

Влияние экологических факторов на генетический полиморфизм в природных популяциях *Fragaria vesca*

© 2023. Э. В. Бабынин, к. б. н., доцент,
С. А. Дубровная, к. б. н., доцент,
А. Р. Каюмов, д. б. н., доцент,

Казанский (Приволжский) федеральный университет,
420008, Россия, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18,
e-mail: sdubrovnaya@inbox.ru

Генетический полиморфизм ценопопуляций *Fragaria vesca* из республики Марий Эл был измерен методом случайно амплифицированной полиморфной ДНК (RAPD). Ценопопуляции были приурочены к различным стадиям сукцессии лесного фитоценоза. Ценопопуляции земляники в климаксовом фитоценозе и на участке вырубке данного леса отличались соотношением и интенсивностью полового и вегетативного размножения в процессе поддержания численности. На вырубке при высоких показателях интенсивности полового и вегетативного размножения, хорошо выраженных процессах образования семян не встречались особи семенного происхождения, поскольку в условиях высокой конкуренции с рудеральными и луговыми растениями медленно развивающиеся проростки земляники погибали. Прорастание семян и растения семенного происхождения отмечались в условиях климаксового фитоценоза, хотя здесь доля генеративных растений была крайне низкой. Для ценопопуляции, приуроченной к климаксовому лесу, индексы разнообразия Шеннона и генетического разнообразия Нея составили 0,5179 и 0,3613 соответственно. На вырубке индексы разнообразия Шеннона и генетического разнообразия Нея были ниже – 0,4573 и 0,3132 соответственно. Была показана потеря определённых генетических кластеров на вырубке, присутствующих в климаксовом лесу. Наши данные подтверждают положение о том, что климаксовые сообщества с их более стабильными условиями могут выступать регенерационными нишами вида.

Ключевые слова: клоновые растения, репродуктивная ниша, генетический полиморфизм, популяция, антропогенное воздействие, случайно амплифицированная полиморфная ДНК (RAPD).

The effect of ecological factors on genetic polymorphism in natural populations of *Fragaria vesca*

© 2023. E. V. Babynin ORCID: 0000-0003-2285-8879[†]
S. A. Dubrovnaya ORCID: 0000-0001-5700-4203[†]
A. R. Kayumov ORCID: 0000-0001-7195-1557[†]
Kazan (Volga Region) Federal University,
18, Kremlevskaya St., Kazan, Russia, 420008,
e-mail: sdubrovnaya@inbox.ru

Genetic polymorphism of natural cenopopulations of wild strawberry (*Fragaria vesca*) from the Republic of Mari El was measured by randomly amplified polymorphic DNA (RAPD). The method of molecular genome marking based on RAPD-PCR makes it possible to determine the genetic status of populations and establish interpopulation relationships. The cenopopulations that we selected for the analysis were confined to different stages of the forest phytocenosis succession: the climatic phytocenosis and the area of the forest felling. These *F. vesca* cenopopulations differed in the ratio of sexual and vegetative reproduction during the maintenance of the cenopopulation size. In a felling area in conditions of greater illumination the intensity of sexual and vegetative reproduction increases. However, specimens of seed origin were not found in the felling area, since in conditions of high competition with ruderal and meadow plants, slowly developing strawberry seedlings died. The germination of seeds and plants of seed origin was noted under conditions of climatic phytocenosis. For the cenopopulation confined to the climax forest, Shannon's diversity index and Nei's genetic distance were 0.5179 and 0.3613 respectively. In a felling area vegetative reproduction processes predominate, so Shannon's diversity index and Nei's genetic distance were lower, 0.4573 and 0.3132 respectively. In a felling area revealed the loss of certain genetic clusters present in the climax forest. This indicates the loss of a strawberry genetic diversity in the transition to vegetative reproduction due to anthropogenic impact. Our data confirm the idea that climax communities with their more stable conditions can act as regenerative niches of the species.

Keywords: clonal plants, reproductive niche, genetic polymorphism, population structure, anthropogenic influence, RAPD.

Интенсивный характер антропогенной деятельности, связанный с деградацией естественных местообитаний видов, воздействием на них загрязняющих компонентов, внедрением новых видов, которые изменили характер конкуренции, приводит к обеднению генетической структуры существующих видов [1, 2]. Резкая трансформация экологической обстановки стала причиной снижения адаптивной способности видов, наблюдается глобальный, но незапланированный эволюционный эксперимент, оказывающий прямое воздействие на биотическое разнообразие планеты [3]. Понимание и прогнозирование реакции организмов на изменение окружающей среды, вызванное деятельностью человека, является основополагающим направлением в экологических исследованиях [4]. Чтобы оценить способность видов выживать в изменяющейся среде, необходимо выявить свойственный виду эколого-генетический потенциал устойчивости и факторы его определяющие. Объединение популяционно-генетических и эколого-демографических подходов в изучении популяции способствует расширению представления о популяционной структуре вида [5].

Большой интерес в изучении эколого-генетических механизмов адаптации представляют популяции клоновых растений в лесном фитоценозе, способные длительное время поддерживать численность ценопопуляции (ЦП) за счёт вегетативного размножения при подавлении полового процесса. Длительное расселение ограниченного числа генотипов в ходе вегетативного размножения ведёт к повышению частоты инбридинга, увеличению уровня гомозиготности, что способствует снижению воспроизводства популяции, выживаемости семенного потомства, к снижению репродуктивной способности, и в конечном итоге к увеличению риска вымирания [6].

Проведённые исследования демографических процессов в ЦП *Fragaria vesca* показали преобладание вегетативного размножения в поддержании численности ЦП в условиях мало нарушенных лесных фитоценозов. На деструктивных участках, по сравнению с лесным фитоценозом, интенсивность вегетативного размножения земляники возрастала более чем в три раза, отмечалось существенное увеличение интенсивности полового размножения – доля генеративных растений в онтогенетическом спектре достигала 50%, в то время как в условиях еловых лесов не превышала 4%. Однако, при хорошо выраженном процессе полового размножения проростки и особи семенного происхождения на

деструктивных участках выявлены не были. Они были обнаружены в инвазионно-регрессивных ЦП, приуроченных к малонарушенным климаксовым сообществам [7, 8].

Принимая во внимание, что характер размножения и особенности жизненного цикла в малонарушенных климаксовых сообществах и на деструктивных участках отличаются, можно ожидать, что это отразится на генетической гетерогенности ЦП.

В связи с этим была определена цель нашего исследования: сравнить генетический полиморфизм природных ценопопуляций *Fragaria vesca*, приуроченных к климаксовым и деструктивным сообществам.

Объекты и методы исследования

Объект исследования. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) – многолетнее, поликарпическое, короткокорневищное, надземностолонообразующее растение. Является наиболее распространённым видом рода и существует с четырьмя подвидами, шестью формами и несколькими сортами [9]. Образцы были собраны в Республике Марий Эл в 2018 г. в лесном массиве, прилегающем к заповеднику «Большая Кокшага». Исследованный участок расположен в пределах бореальной лесной зоны Русской равнины в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Территория сложена флювиогляциальными супесчаными и песчаными отложениями с глинистыми и суглинистыми прослойками. Растения *F. vesca* были собраны в ельнике липово-черничном, а также в прилегающем к нему деструктивном сообществе – четырёхлетней вырубке.

Характеристика местообитаний. 1. Деструктивное сообщество – вырубка в ельнике липово-черничном. Площадь – 4000 м². Видовое богатство травяно-кустарничкового яруса составило 49 видов. Были в полной мере представлены растения лесных сообществ, сохранившиеся после рубки древостоя, отмечено внедрение луговых, рудеральных видов.

2. Ельник липово-черничный. Почвы супесчаные. Сомкнутость полога – 0,8. Первый ярус образован елью европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst), липой сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.), с участием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.). Видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса было представлено 23 видами покрытосеменных растений.

Сбор материала. В пределах вырубки и лесного сообщества были заложены временные

трансекты, расстояние между которыми составило 5 м. Через каждые 5 м вдоль трансекты проводили сбор образцов. В условиях ельника, ввиду низкой встречаемости земляники, расстояние в пределах трансекты между отобранными образцами варьировало от 5 до 20 м. Для характеристики состояния ЦП анализировали следующие показатели: число образовавшихся рамет, число плодов – земляничин (в дальнейшем использовали термин «ягода»). Данные показатели анализировали у тридцати растений среднеговозрастного генеративного онтогенетического состояния (g_2). Особенности реализации полового размножения оценивали на основе подсчёта семязачатков в цветках – потенциальная семенная урожайность (ПСУ) и подсчёта полноценных семян в плодах – реальная семенная урожайность (РСУ). Определяли экологическую плотность ЦП, долю растений генеративного периода, растений молодого (g_1), среднеговозрастного (g_2) и старого (g_3) генеративного онтогенетических состояний.

Выделение ДНК. Геномная ДНК была выделена из свежих листьев одиночных взрослых растений методом, предложенным в [10]. После экстракции качество и концентрацию ДНК определяли с помощью спектрофотометра NanoDrop 2000 («Thermo Scientific», USA). Выделенную ДНК хранили при $-20\text{ }^\circ\text{C}$ до момента использования. Образцы ДНК, полученные от растений из ельника липово-черничного, обозначались символом – w, а образцы ДНК растений на вырубке символом – f.

RAPD-амплификация. RAPD-амплификацию проводили с 11 коммерчески 10-нуклеотидными праймерами (ЗАО Евроген, г. Москва) (табл. 1). Оптимальные

параметры RAPD-амплификации для земляники были определены экспериментально по наибольшему количеству фрагментов и отчётливых полос. Для ПЦР был приготовлен раствор, содержащий буфер ПЦР (1x), MgCl_2 (2,5 мМ), dNTPmix (0,2 мМ), праймер (25 нг), Taq ДНК-полимеразу (1 ед.) и ДНК (10–20 нг). Амплификацию выполняли в ПЦР амплификаторе C1000 Touch Thermal Cycler (Bio-Rad), запрограммированном на начальную денатурацию при $95\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 5 мин, затем 45 циклов при $94\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 1 мин, $44\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 1 мин и $72\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 1 мин, с последующим заключительным этапом удлинения праймера при $72\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 7 мин.

Продукты ПЦР амплификации подвергали электрофорезу в 1,5–2,0% агарозном геле для достижения адекватного разделения полос ДНК. Гель окрашивали в растворе Midori Green Advance и визуализировали с помощью ультрафиолетового света в системе GelDocXR+ (BioRad, USA). Для определения длины фрагментов ДНК использовали маркер молекулярной массы «DNA Ladder 100+ bp» (ЗАО Евроген, г. Москва).

Анализ данных. Амплифицированные фрагменты ДНК для каждого праймера оценивали как присутствующие (1) или отсутствующие (0) в двоичном виде. Полосы с одинаковым расстоянием миграции считались гомологичными и вводились в матрицу двоичных данных. Показатели генетического разнообразия, такие как информационный индекс Шеннона (I) [11], индекс разнообразия генов Нея (h) [12], а также генетическую дистанцию между популяциями (D) определяли с использованием программного

Таблица 1 / Table 1
Нуклеотидные последовательности праймеров, используемых в этом исследовании
Nucleotide sequences of the primers used in this study

№ No.	Код праймера Primer codes	Нуклеотидная последовательность Nucleotide sequences
1	OPB08	GTCCACACGG
2	OPB19	ACCCCCGAAG
3	OPA15	TTCCGAACCC
4	OPA16	AGCCAGCGAA
5	OPA17	GACCGCTTGT
6	OPA20	GTTGCGATCC
7	OPG11	TGCCCCGTCGT
8	OPG14	GGATGAGACC
9	OPG18	GGCTCATGTG
10	OPA8	GTGACGTAGG
11	OPA10	GTGATCGCAG

Таблица 2 / Table 2

Показатели интенсивности вегетативного и полового размножения земляники лесной в различных местообитаниях
Indicators of the intensity of vegetative and sexual reproduction of *Fragaria vesca* in various habitats

Местообитания Habitat	Показатели / Indicators					
	число рамет на материнском растении the number of ramets on the mother plant	длина столонов (см) length of stolons (sm)	число плодов на растении number of fruits per plant	доля (%) цветущих растений (g1+g2+g3) proportion (%) of flowering plants (g1+g2+g3)	семенная урожайность seed yield	
					ПСУ PSY	PCY ASY
Климаксовый фитоценоз Climax phytocenosis	2***	79*	1,5***	2,3***	47***	41***
Вырубка Felling	7	87	6,0	57	120	113

Примечание: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$; ПСУ – потенциальная семенная урожайность; PCY – реальная семенная урожайность.

Note: * $p < 0.05$; *** $p < 0.001$; PSY – potential seed yield; ASY – actual seed yield.

обеспечения POPGENE [13]. Дендрограмма была построена в соответствии с методом невзвешенной парной группы со средними арифметическими (UPGMA) с помощью программы NTSYS-PC Ver. 2.02e.

При отсутствии нормального распределения учитывали медиану (Me). Для проверки гипотезы о равенстве генеральных средних двух независимых выборок использовали непараметрический критерий Уилкоксона-Манна-Уитни. Использованы стандартные обозначения уровня значимости: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Результаты и обсуждение

Анализ репродуктивной системы *Fragaria vesca*. В условиях низкой освещённости климаксовых фитоценозов переход к половому размножению для растений земляники затруднён, поддержание численности ЦП происходило за счёт вегетативного размножения. Однако интенсивность процесса невысокая. Среднее число рамет на особь составляло два экземпляра (табл. 2). При этом большая часть рамет укоренялась на расстоянии 40–80 см от материнского растения, максимальное удаление рамет составило 100–120 см. Ограниченное расселение рамет способствовало формированию изолированных скоплений, представленных, как правило, нецветущими растениями. Экологическая плотность в скоплении составила 4,6 экземпляра на 1 м².

В условиях деструктивных сообществ за счёт вегетативного размножения отмечалось существенное увеличение плотности ЦП. На

отдельных площадках плотность достигала 182 рамет на 1 м². Средний показатель экологической плотности составил 36,4. При хорошо выраженных процессах полового размножения (табл. 2) и высоких показателях завязываемости семян их прорастание в условиях вырубки практически невозможно. Проростки земляники, по сравнению с проростками других двудольных растений, из семян развиваются крайне медленно [14], они характеризуются низкой конкурентной способностью по сравнению с растениями рудеральных и луговых фитоценозов. Особи семенного происхождения также не были обнаружены на вырубке.

Полиморфизм ДНК. Анализ генетического полиморфизма был проведён методом RAPD. Метод RAPD хорошо зарекомендовал себя при анализе полиморфизма растений рода *Fragaria* [15–19]. Имеются данные об обнаружении хорошего соответствия между значениями генетического сходства, основанными на маркерах RAPD, и информацией о родословной для восьми различных сортов *Fragaria × ananassa* [16]. Было продемонстрировано, что генетическая архитектура популяций р. *Fragaria* может сильно различаться из-за пространственных вариаций клонального и полового воспроизводства [20].

В ходе наших работ из 11 оценённых праймеров маркеров RAPD три праймера показали высокую степень полиморфизма и давали стабильный результат из хорошо различимых полос. Размер полученных фрагментов (от 200 до 1500 пн) соответствует размерам, указанным в литературе для праймеров RAPD [21]. Дру-

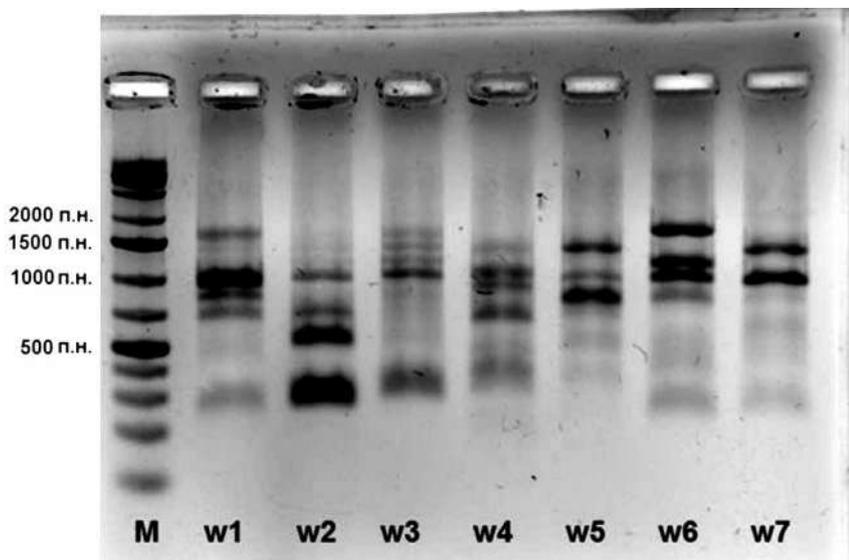


Рис. 1. Паттерн полос образцов *Fragaria vesca* в агарозном геле с использованием праймера OPB08; M – маркер длин ДНК; w1-7 – номера образцов ДНК
Fig. 1. Agarose gel electrophoresis of randomly primed DNA amplifications of *Fragaria vesca* with primer OPB08; M – DNA size marker; w1-7 – numbers of DNA samples

гие праймеры давали низкое качество амплификации или низкий уровень полиморфизма и не рассматривались в окончательном анализе данных.

Выбранные 3 праймера суммарно дали 30 амплифицированных полос, из которых 22 были полиморфными (табл. 3). Локус считался полиморфным, если полоса присутствовала у одних особей и отсутствовала у других, и была мономорфной, если полоса присутствовала у всех особей одного вида (рис. 1). В соответствии с процентным содержанием полиморфной ДНК из трёх праймеров, средний процент полиморфной ДНК превышает 70%, поэтому можно сказать, что эти три праймера имеют высокий уровень полиморфизма и могут быть использованы в анализе генетической изменчивости земляники.

По результатам проделанного нами RAPD-анализа были построены дендрограммы, показывающие степень генетического сходства между растениями земляники, собранными в лесу и на вырубке (рис. 2). На дендрограмме выборка растений земляники была разделена на три кластера (I, II и III) на уровне сходства 65%. Растения с вырубке группируются в основном в одном кластере II. Растения, произрастающие в лесу, присутствуют во всех трёх кластерах, при этом кластер III включает в себя только лесные растения.

Ряд ДНК-маркеров, таких как RAPD, AFLP, SSR и ISSR, используется в исследованиях генетической структуры популяций, оценки филогенетических отношений и генетического разнообразия, построения генетических карт и идентификации сортов

Таблица 3 / Table 3

Общий полиморфизм полос, полученных в RAPD анализе для популяций *Fragaria* в лесу и на вырубке / Summary of polymorphic bands generated by randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) applied to two local populations of *Fragaria*

Код праймера Primer codes	Число полос Number of bands	Число полиморфных полос Number of polymorphic bands	Количество полиморфных полос, % Number of polymorphic bands, %
OPB08	10	7	70,0
OPA20	9	7	77,8
OPG18	11	8	72,7
Общее число Total number	30	22	73,3

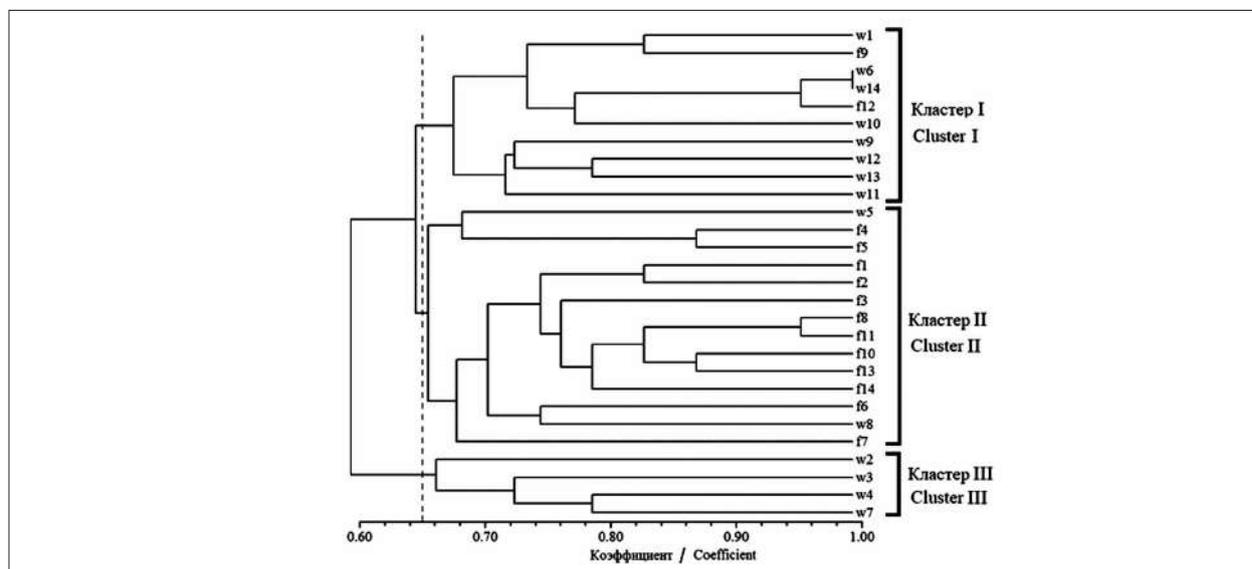


Рис. 2. Дендрограмма, основанная на данных RAPD, показывающая отношения между растениями, собранными на вырубке (f) и в лесу (w)

Fig. 2. Dendrograms of cluster analysis highlighting phylogenetic relationships among the plants *Fragaria vesca* collected in the felling area (f) and in the forest (w) based on RAPD molecular markers

[22–25]. Анализ генетического разнообразия с помощью метода RAPD считается одним из основных методов, поскольку он не требует предварительной информации о последовательности ДНК и для его использования необходимо очень небольшое количество ДНК.

Чтобы сравнить степень генетической дивергенции популяций, была оценена стандартная генетическая дистанция (D) [14]. Генетическая дистанция между популяциями была небольшой ($D = 0,1161$), а значение генетической идентичности Нея, напротив, составило 0,8904. Эти показатели указывают на низкую генетическую дифференциацию между двумя популяциями. Высокое сходство между этими сообществами закономерно, так как эти сообщества находятся в непосредственной близости друг от друга, а имеющиеся различия могут быть связаны только с формированием экологической дифференциации между ними.

Анализ генетического полиморфизма взятых нами ЦП, рассчитанный с помощью информационного индекса Шеннона (I) и разнообразия генов $Nei (h)$, показал, что ЦП в климаксовом сообществе была более полиморфной ($I = 0,5179, h = 0,3613$), чем ЦП на вырубке ($I = 0,4573, h = 0,3132$), что связано с прорастанием семян в климаксовом фитоценозе. Мы также не можем исключить, что семена растений, произрастающих на вырубке, могут распространяться под полог леса, где они имеют больше шансов для прорастания. Перенос семян из других фитоценозов и успешное

прохождение начальных стадий онтогенеза в климаксовом сообществе является важным механизмом снижения инбридинга в популяциях.

Заключение

Изменения эколого-ценотических условий, связанные с вырубкой лесов, способствуют активизации процессов полового и вегетативного размножения. В то же время гибель проростков и разрастание отдельных генотипов ведёт к снижению генетического полиморфизма популяции земляники на деструктивных участках. Индексы разнообразия Шеннона и генетического разнообразия Нея составили 0,4573 и 0,3132, в то время как в условиях климаксового леса, где доля генеративных растений была менее 5%, индексы разнообразия Шеннона и генетического разнообразия Нея составили 0,5179 и 0,3613 соответственно. Климаксовые фитоценозы с их более стабильными условиями являются регенерационными нишами вида. Здесь отмечается прорастание семян, образованных на деструктивных участках. Показатели генетического полиморфизма двух ЦП были достаточно схожи, что может быть связано с взаимопроникновением генотипов, наличие ДНК, характерных только для лесной популяции, отражает вероятностный характер переноса сюда семян из других участков леса. Сочетание деструктивных и относительно ненарушенных лесных фитоценозов способствует поддержа-

нию внутривидовой популяционной генетической полиморфизма.

Работа выполнена за счёт средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

Литература

1. Carroll S.P., Jorgensen P.S., Kinnison M.T., Bergstrom C.T., Denison R.F., Gluckman P., Smith T.B., Strauss S.Y., Tabashni B.E. Applying evolutionary biology to address global challenges // *Science*. 2014. V. 346. P. 313–325.
2. Hendry A.P., Gotanda K.M., Svensson E.I. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2017. V. 372. Article No. 20160028.
3. Smith T.B., Bernatchez L. Evolutionary change in human-altered environments // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. No. 1. P. 1–8.
4. Andrew A., Bernatchez L., Bonin A., Buerkle C.A., Carstens B., Emerson B., Garant D., Giraud T., Kane N., Rogers S.R., Slate J., Smith H., Sork V., Stone G., Waits L., Widmer A., Rieseberg L. A roadmap for molecular ecology // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. No. 10. P. 2605–2626.
5. Готов Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // *Экология*. 1983. № 1. С. 3–10.
6. Charlesworth D., Willis J.H. The genetics of inbreeding depression // *Nature Reviews Genetics*. 2009. V. 10. No. 11. P. 783–796.
7. Дубровная С.А. Динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляции *Fragaria vesca* (Rosaceae) // *Растительные ресурсы*. 2011. Т. 47. № 1. С. 3–15.
8. Дубровная С.А. Жизненный цикл и регенерационные ниши травянистых растений в лесных сообществах // *Сибирский лесной журнал*. 2016. № 3. С. 24–33.
9. Staudt G.S. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution // *Acta Horticulturae*. 1989. V. 265. P. 23–34.
10. Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.B. A plant DNA mini-preparation: Version II // *Plant Mol Biol Rep*. 1983. V. 1. No. 4. P. 19–21.
11. Lewontin R.C. The apportionment of human diversity // *Evolutionary Biology*. 1972. V. 6. P. 381–398.
12. Nei M. The genetic distance between populations // *American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283–292.
13. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. Popgene. Version 1.31. Microsoft window based freeware for population genetic analysis. Alta, Canada: Centre for International Forestry Research, University of Alberta and Tim Boyle, Edmonton, 1999. 29 p.
14. Ведерникова О.П., Дубровная С.А. Онтогенез земляники лесной // *Онтогенетический атлас лекарственных растений*. Т. 1. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. С. 196–202.
15. Aristya G.R., Kasiamdari R.S., Setyoningrum R., Larasati B. Genetic variations of strawberry cultivars of *Fragaria × ananassa* and *Fragaria vesca* based on RAPD // *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*. 2019. V. 20. No. 3. P. 770–775.
16. Graham J., McNicol R.J., McNicol J.W. A comparison of methods for the estimation of genetic diversity in strawberry cultivars // *Theoretical and Applied Genetics*. 1996. V. 93. P. 402–406.
17. Harrison R.E., Luby J.J., Furnie G.R., Hancock J.F. Differences in the apportionment of molecular and morphological variation in North American strawberry and the consequences for genetic resource management // *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2000. V. 47. P. 647–657.
18. Degani C., Rowland L.J., Saunders J.A., Hokanson S.C., Ogden E.L., Golan-Goldhirsh A., Galletta G.J. A comparison of genetic relationship measures in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) based on AFLPs, RAPDs, and pedigree data // *Euphytica*. 2001. V. 117. P. 1–12.
19. Sugimoto T., Tamaki K., Matsumoto J., Yamamoto Y., Shiwaku K., Watanabe K. Detection of RAPD markers linked to the everbearing gene in Japanese cultivated strawberry // *Plant Breeding*. 2005. V. 124. No. 5. P. 498–501.
20. Wilk J.A., Kramer A.T., Ashley M.V. High variation in clonal vs. sexual reproduction in populations of the wild strawberry, *Fragaria virginiana* (Rosaceae) // *Annals of Botany*. 2009. V. 104. No. 7. P. 1413–1419.
21. Williams J.G., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // *Nucleic Acids Res*. 1990. V. 18. No. 25. P. 6531–6535.
22. Bartish I.V., Jeppsson N., Nybom H. Population genetic structure in the dioecious pioneer plant species *Hippophae rhamnoides* investigated by random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers // *Molecular Ecology*. 1999. V. 8. P. 791–802.
23. Congiu L., Chicca M., Cella R., Rossi R., Bernacchia G. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers to identify strawberry varieties: a forensic application // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9. P. 229–232.
24. Allnutt T.R., Newton A.C., Premoli A., Lara A. Genetic variation in the threatened South American conifer *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae), detected using RAPD markers // *Biological Conservation*. 2003. V. 114. P. 245–253.
25. Фархутдинов Р.Г., Саитова З.Р., Кулуев Б.Р., Григориади А.С., Федяев В.В., Гарипова М.И., Новоселова Е.И., Ямалева А.А. Физиолого-биохимические и генетические параметры в популяциях лишайника *Physcia stellaris* Nyl. в зависимости от уровня загрязнения // *Теоретическая и прикладная экология*. 2020. № 1. С. 77–83.

References

1. Carroll S.P., Jorgensen P.S., Kinnison M.T., Bergstrom C.T., Denison R.F., Gluckman P., Smith T.B., Strauss S.Y., Tabashni B.E. Applying evolutionary biology to address global challenges // *Science*. 2014. V. 346. P. 313–325. doi: 10.1126/science.1245993
2. Hendry A.P., Gotanda K.M., Svensson E.I. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2017. V. 372. Article No. 20160028. doi: 10.1098/rstb.2016.0028
3. Smith T.B., Bernatchez L. Evolutionary change in human-altered environments // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. No. 1. P. 1–8. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03607.x
4. Andrew A., Bernatchez L., Bonin A., Buerkle C.A., Carstens B., Emerson B., Garant D., Giraud T., Kane N., Rogers S.R., Slate J., Smith H., Sork V., Stone G., Waits L., Widmer A., Rieseberg L. A roadmap for molecular ecology // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. No. 10. P. 2605–2626. doi: 10.1111/mec.12319
5. Glotov N.V. Assessment of genetic heterogeneity of natural populations: Quantitative traits // *Ekologiya*. 1983. No. 1. P. 3–10 (in Russian).
6. Charlesworth D., Willis J.H. The genetics of inbreeding depression // *Nature Reviews Genetics*. 2009. V. 10. No. 11. P. 783–796. doi: 10.1038/nrg2664
7. Dubrovnaya S.A. Dynamics of ontogenetic and spatial structure of *Fragaria vesca* (Rosaceae) coenopopulations // *Rastitel'nyye resursy*. 2011 V. 47. No. 1. P. 3–15 (in Russian).
8. Dubrovnaya S.A. Life cycle and regeneration niches of herbaceous plants in forest communities // *Sibirskiy Lesnoy Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. No. 3. P. 24–33 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20160303
9. Staudt G.S. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution // *Acta Horticulturae*. 1989. V. 265. P. 23–34. doi: 10.17660/actahortic.1989.265.1
10. Dellaporta S.L., Wood J., Hicks J.B. A plant DNA mini-preparation: Version II // *Plant Mol Biol Rep*. 1983. V. 1. No. 4. P. 19–21. doi: 10.1007/BF02712670
11. Lewontin R.C. The apportionment of human diversity // *Evolutionary Biology*. 1972. V. 6. P. 391–398. doi: 10.1007/978-1-4684-9063-3_14
12. Nei M. The genetic distance between populations // *American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283–292.
13. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. Popgene. Version 1.31. Microsoft window based freeware for population genetic analysis. Alta, Canada: Centre for International Forestry Research, University of Alberta and Tim Boyle, Edmonton, 1999. 29 p.
14. Vedernikova O.P., Dubrovnaya S.A. Ontogeny of *Fragaria vesca* // *Ontogenetic atlas of medicinal plants*. V. 1. Yoshkar-Ola: MarGU, 1997. P. 196–202 (in Russian).
15. Aristya G.R., Kasiamdari R.S., Setyoningrum R., Larasati B. Genetic variations of strawberry cultivars of *Fragaria × ananassa* and *Fragaria vesca* based on RAPD // *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*. 2019. V. 20. No. 3. P. 770–775. doi: 10.13057/biodiv/d200322
16. Graham J., McNicol R.J., McNicol J.W. A comparison of methods for the estimation of genetic diversity in strawberry cultivars // *Theoretical and Applied Genetics*. 1996. V. 93. P. 402–406. doi: 10.1007/BF00223182
17. Harrison R.E., Luby J.J., Furnie G.R., Hancock J.F. Differences in the apportionment of molecular and morphological variation in North American strawberry and the consequences for genetic resource management // *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2000. V. 47. P. 647–657. doi: 10.1023/A:1026530125493
18. Degani C., Rowland L.J., Saunders J.A., Hokanson S.C., Ogden E.L., Golan-Goldhirsh A., Galletta G.J. A comparison of genetic relationship measures in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) based on AFLPs, RAPDs, and pedigree data // *Euphytica*. 2001. V. 117. P. 1–12. doi: 10.1023/A:1004008408435
19. Sugimoto T., Tamaki K., Matsumoto J., Yamamoto Y., Shiwaku K., Watanabe K. Detection of RAPD markers linked to the everbearing gene in Japanese cultivated strawberry // *Plant Breeding*. 2005. V. 124. No. 5. P. 498–501. doi: 10.1111/J. 1439-0523.2005.01144.X
20. Wilk J.A., Kramer A.T., Ashley M.V. High variation in clonal vs. sexual reproduction in populations of the wild strawberry, *Fragaria virginiana* (Rosaceae) // *Annals of Botany*. 2009. V. 104. No. 7. P. 1413–1419. doi: 10.1093/aob/mcp239
21. Williams J.G., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // *Nucleic Acids Res*. 1990. V. 18. No. 25. P. 6531–6535.
22. Bartish I.V., Jeppsson N., Nybom H. Population genetic structure in the dioecious pioneer plant species *Hippophae rhamnoides* investigated by random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers // *Molecular Ecology*. 1999. V. 8. P. 791–802. doi: 10.1046/j.1365-294X.1999.00631.x
23. Congiu L., Chicca M., Cella R., Rossi R., Bernacchia G. The use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers to identify strawberry varieties: a forensic application // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9. P. 229–232. doi: 10.1046/j.1365-294x.2000.00811
24. Allnutt T.R., Newton A.C., Premoli A., Lara A. Genetic variation in the threatened South American conifer *Pilgerodendron uviferum* (Cupressaceae), detected using RAPD markers // *Biological Conservation*. 2003. V. 114. P. 245–253. doi: 10.1016/S0006-3207(03)00044-2
25. Farkhutdinov R.G., Saitova Z.R., Kuluev B.R., Grigoriadi A.S., Fedyaev V.V., Garipova M.I., Novoselova E.I., Yamaleeva A.A. Physiological, biochemical, and genetic parameters of the lichen *Physcia stellaris* Nyl. populations depending on the level of pollution // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 1. P. 77–83 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4304-2020-1-077-083