

УДК 582.632.1;575.8+57.063

РОД *Betula* L.: ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ И ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ

© 2023 г. Л. В. Ветчинникова¹, *, А. Ф. Титов², **

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

После доработки 23.07.2023 г.

Принята к публикации 25.07.2023 г.

Обобщены и систематизированы результаты исследований отечественных и зарубежных авторов, отражающие популяционно-генетические особенности основных представителей рода *Betula pendula* Roth, произрастающих в лесной зоне Европы: береза повислая *Betula pendula* Roth, береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Приводятся сведения о формировании здесь популяций березы и о путях ее миграции при реколонизации после ледникового периода. Показано, что определенная географическая и климатическая приуроченность способствовали возникновению здесь гибридных зон разных видов березы, которые повлияли на дальнейшую эволюцию этого рода. Рассматривается роль гибридизации в формировании генетической структуры популяций березы, расположенных на территории северо-западной части континентальной Европы, где в результате интрогрессии могли появиться необычные генотипы и гаплотипы, среди которых, предположительно, выделилась карельская береза. Предполагается, что интрогрессивная гибридизация видов, периодически наблюдаемая в роде Береза, может являться одной из главных причин, которая затрудняет четкую таксономическую идентификацию березы повислой и березы пушистой. Отмечается также, что карельская береза, несмотря на ее соответствие общепринятым биологическим критериям вида, по-прежнему считается разновидностью березы повислой (Hämet-Ahti et al., 1992). На основании анализа популяционно-генетических особенностей представителей рода *Betula* L. авторы пришли к заключению о целесообразности сохранения видового статуса для березы повислой и березы пушистой, несмотря на определенные трудности с их идентификацией, и о желательности выделения карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида. Подчеркивается важность и актуальность изучения популяционно-генетических особенностей как широко распространенных, так и редких представителей рода *Betula* L. в плане разработки эффективных способов и мер по их селекции и воспроизводству наиболее ценных генотипов в качестве надежной научной основы устойчивого лесопользования.

Ключевые слова: береза повислая *Betula pendula* Roth, береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, гибридизация, популяции, генетическое разнообразие и дифференциация, таксономия

DOI: 10.31857/S0042132423060108, **EDN:** SKVZDK

ВВЕДЕНИЕ

В целом ряде регионов мира и даже в некоторых странах, подобно России, березы воспринимаются как один из национальных символов, который неизменно привлекает к себе внимание не только ученых и специалистов, но и обычных людей, что объясняется разными причинами, в частности их широкой представленностью в дендрофлоре. Например, на территории лесной зоны Евразии среди лиственных древесных пород наиболее распространенной является береза повислая *Betula pendula* Roth, которая произрастает

здесь во всех климатических зонах, кроме тундры. Почти повсеместно ей сопутствует береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. Однако наиболее часто они встречаются в Северной Европе и европейской части России. В Скандинавии и странах Балтии доля березы в общем объеме древостоя колеблется от 11 до 28% (Hunynen et al., 2010), а в Московской области она занимает более 40% от общей площади лесов (Маслов и др., 2019). При этом оба вида, имея в значительной степени перекрывающиеся ареалы, различаются по отношению к факторам внешней среды: освещенности, влажности и трофности. Береза повислая занима-

ет первый ярус в древостое и предпочитает сухие, затененные места с пониженным содержанием азота. Береза пушистая, напротив, чаще выступает в качестве примеси к лесообразующим породам, но, произрастая в более разнообразных биотопах, в результате охватывает больше фитоценологического пространства, чем береза повислая (85 и 72% соответственно) (Попов, 2017). Еще один аборигенный представитель европейской лесной дендрофлоры — карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Однако лесов она не образует и предпочитает хорошо освещенные места на землях, менее благоприятных по плодородию для других древесных пород. Возможно, изначально ареал карельской березы был сплошным, но в связи с низкой численностью ее популяций (за исключением территории Беларуси), обусловленной разными причинами, в настоящее время он приобрел явно выраженную дискретность, а сама она оказалась в группе редких растений (Ветчинникова, Титов, 2019).

Интересно, что в силу значительного сходства при описании березняки, произрастающие в бореальных лесах, часто рассматриваются в рамках одной формации без разделения на виды (береза повислая или береза пушистая) (Василевич, 1996; Морозова и др., 2022). Среди причин этого следует назвать высокий полиморфизм и внутривидовое разнообразие, которые в целом характерны для рода *Betula* L. Видимо, поэтому еще Регель (Regel, 1865; Natho, 1964) подчеркивал сложность таксономической обработки рода *Betula* L. Наличие деревьев со смешанным проявлением морфофизиологических признаков, характерных для березы повислой и березы пушистой, свидетельствует, скорее, об их гибридном происхождении, что при оценке видовой принадлежности затрудняет применение тех или иных диагностических критериев (Маслов и др., 2019; Маслов, 2021; Ashburner, McAllister, 2013; Linda et al., 2017; Amphlett, 2021). Карельская береза, в отличие от своих ближайших сородичей обладающая уникальной узорчатой древесиной, согласно существующей ботанической номенклатуре, считается разновидностью березы повислой. Особенности структуры ее популяций (пространственной, экологической, возрастной, половой и генетической) описаны нами ранее (Ветчинникова, Титов, 2019, 2020а).

В настоящей работе предпринята попытка обобщения и систематизации данных отечественных и зарубежных авторов с целью выявления популяционно-генетических особенностей березы повислой, березы пушистой и карельской березы, а также определения тех трудностей, которые связаны с их видовой идентификацией и установлением таксономического статуса.

ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ В СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЕ

Хорошо известно, что те или иные изменения в структуре биоценозов, в том числе появление одних видов и исчезновение других, часто связаны с крупномасштабными климатическими сдвигами (Tkachuk, 1983; Grimm, Renner, 2013). На основании реконструкции динамики популяций березы повислой показано, что, несмотря на длительную историю вида в целом (примерно 65 млн лет), увеличение эффективной численности ее популяций и их генетического разнообразия произошло лишь в течение последних 1–2 млн лет (Salojärvi et al., 2017). Зарегистрированы также и резкие спады численности популяций березы повислой, которые, как и у многих других видов, происходили, как правило, в соответствии с хорошо известными периодами глобальных изменений природной среды и климата: мел–палеоген (К–Pg), эоцен–олигоцен (Е–Og), средний миоцен (М) и плейстоцен (Ple). Заметим, что график изменений численности популяций березы повислой, первоначально опубликованный авторами, был построен на основании произвольной частоты мутаций нуклеотидов, равной 1×10^{-9} на одно поколение. Однако для долгоживущих видов до сих пор существуют определенные трудности в оценке данной величины, а также времени одной генерации (то есть времени между двумя последовательными поколениями). В связи с этим, специально для березы повислой время одной генерации было пересмотрено в расчетах на 10, 40 и 80 лет. Это связано с тем, что в репродуктивную фазу береза повислая вступает примерно в возрасте 10 лет, а продолжительность жизни может достигать 120–150 лет. Позднее с учетом этого были опубликованы скорректированные графики (Salojärvi et al., 2019). В результате общая динамика величины эффективной численности популяций березы повислой сохранилась, но абсолютные даты ее изменений сместились. Так, по уточненным данным, наиболее резкое начальное сокращение численности популяций березы повислой произошло 34 млн лет назад, а не вблизи границы мела и палеогена, как предполагалось ранее, а последнее — примерно 2.6 млн лет назад. Указанные различия отражают проблемы, возникающие перед исследователем при изучении эволюционной истории многолетних древесных растений, для которых пока сохраняется неопределенность с принципами расчета частоты мутаций и с установлением продолжительности времени смены одного поколения другим для каждого конкретного вида.

Считается, что становление и развитие современной растительности на значительной части территории Европы началось примерно 12000–10000 лет назад, когда отступающий ледник освободил обширные территории для ее расселения

Таблица 1. Динамика растительности Южной Карелии в голоцене в соответствии с климатохронологической шкалой (по: Елина, Филимонова, 2007, с изменениями)

Рубежи, лет назад	Климат от современного уровня		Климатические стадии и их подстадии	Виды-доминанты и содоминанты	Подзона
	$\Delta T^{\circ}\text{C}$ года	Δ осадки, мм/год			
9300	–6	–175	PB	<i>Betula pubescens</i> , <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8900	–4	–150	BO ₁	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8300	–1 (–3)	–75	BO ₂	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	СТ
8000	–2	–50	BO ₃	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i>	СрТ
7000	+1	–25	AT ₁	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i> , эмпирическая граница <i>Picea</i>	СрТ
6000	0	175	AT ₂	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i>	Ср–ЮТ
4700	+2.5	0	AT ₃	<i>Pinus</i> + <i>Picea</i> + <i>Betula</i> + широколиственные породы	ЮТ (ПодТ)
4300	0	+50	SB ₁	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
3200	+2	+25 (+50)	SB ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
2500	+1	+50	SB ₃	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> (широколиственные породы)	ЮТ (СрТ)
1800	+0.5	–50	SA ₁	<i>Picea</i> + (<i>Pinus</i>)	СрТ
800	+1	+25 (–25)	SA ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i>	СрТ

Примечание: виды-доминанты выделены полужирным шрифтом; климатические стадии и их подстадии: PB – пребореальный, BO – бореальный, AT – атлантический, где индексы 1, 2, 3 означают соответственно потепление, похолодание и потепление; SB – суббореальный, где индексы 1, 2, 3 означают соответственно похолодание, потепление и похолодание, SA – субатлантический, где индексы 1, 2 означают соответственно похолодание и потепление; подзоны: ЛТ – лесотундра, СТ – северная тайга, СрТ – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, ПодТ – подтайга.

(Елина и др., 2000; Волкова, 2015; Willis et al., 2000; Consensus..., 2003). Палеоботанические и палеогеографические исследования показали, что активное формирование популяций березы на территории Северной Европы наблюдалось в период позднеледниковья–голоцена, когда палеорастительность Фенноскандии была представлена белой тайгой, а затем березовыми и сосново-березовыми лесами (Елина, Филимонова, 2007; Lamb, 1977; Huntley, Birks, 1983) (табл. 1).

Территория повторно заселялась за счет растений, преадаптированных к сходным суровым условиям (альпийские виды из прилегающих горных областей) (Savile, 1972; Jadwiszczak, 2012), или же за счет сохранившихся видов из аналогичных экологических ниш прошлых эпох (Толмачев, 1962). В дальнейшем периодически происходили изменения ареалов произрастающих здесь видов растений. Так, к началу суббореального периода (около 4700 лет назад) в связи с колебаниями климата береза почти полностью была вытеснена хвойными породами, сформировавшими послеледниковые леса (табл. 1). Заметим, что различать видовой статус, например березы, по ископаемой пыльце не всегда представляется возможным (Jadwiszczak, 2012).

Прогресс, наблюдаемый за последние два десятилетия в области молекулярной филогеографии, не только открывает, но и уже в определенной степени демонстрирует новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье (Palmé et al., 2003, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012). Для этого, как правило, используется метод анализа микросателлитных последовательностей хлоропластной ДНК. У березы, как и у других лиственных пород, хлоропластная ДНК передается только по материнской линии (Баранов и др., 2016, 2019; Dumolin et al., 1995) и не подвергается половой рекомбинации, поэтому на ее основе в общей популяционной выборке можно выделить группы генетически родственных деревьев. Так, у всех видов березы, произрастающих в Европе, выявлены две основные группы гаплотипов А и С (рис. 1а, б). По мнению ряда исследователей, гаплотипы А и С в силу широкого распространения, вероятно, являются наиболее древними (Watterson, Guess, 1977) и, скорее всего, присутствовали у общих предков изученных видов березы (Järvinen et al., 2003). При этом установлено, что гаплотип А преобладает в популяциях березы пушистой, березы повислой и березы карликовой в западной и северо-западной части Европы (Palmé et al., 2003,

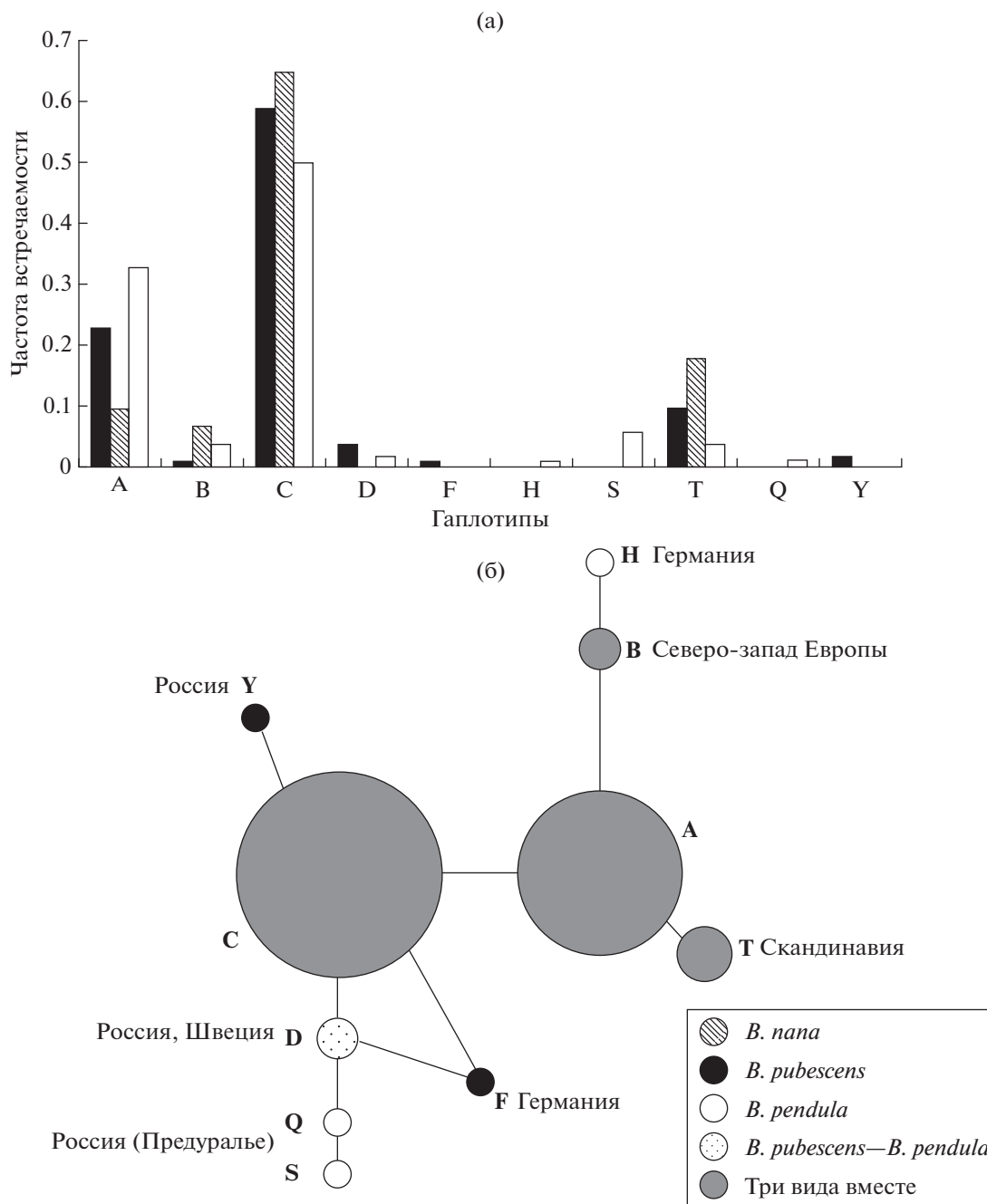


Рис. 1. Частота встречаемости отдельных гаплотипов хлоропластной ДНК в абсолютных (а) и относительных (б) единицах у разных видов березы на территории различных стран в европейской части их ареалов. Диаметр каждого круга (б) примерно пропорционален частоте гаплотипа (по: Palmé et al., 2004, с изменениями).

2004), а гаплотип С — в основном в восточной и юго-восточной (Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012). Редкий гаплотип Т, чаще выявляемый у березы пушистой и березы карликовой (рис. 1а), вероятнее всего, появился относительно недавно в результате интрогрессии и распространился на локальном уровне, в частности в Скандинавии (рис. 1б). Такое генетическое распределение указывает на существование двух основных

центров происхождения березы, один из которых расположен к северу от Альп, а другой — у подножия Уральских гор (Palmé et al., 2004; Jadwiszczak, 2012) или у оз. Байкал (Tsuda et al., 2017). Географическая структура в распределении митотипов у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. подтвердила гипотезу о возможности послеледниковой ее реколонизации из рефугиумов Европы и Урала (Semerikov et al., 2018).

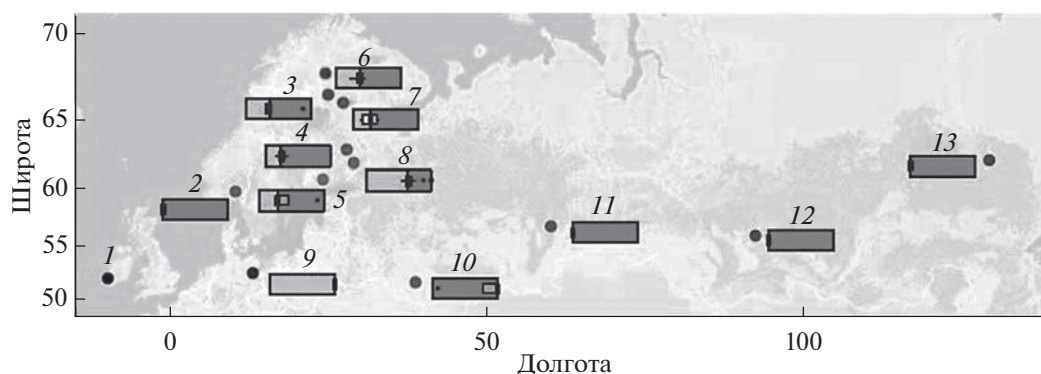


Рис. 2. Пространственное распределение (по: Salojärvi et al., 2017, с изменениями) изученных особей березы повислой и выявленные у них на основании анализа ядерной ДНК фрагменты генома европейской (западной) (светло-серый цвет) и азиатской (восточной) (темно-серый цвет) предковых популяций с наличием гибридной зоны на территории Финляндии; кружками и цифрами обозначены места сбора образцов (n – количество образцов). 1 – Ирландия, $n = 4$; 2 – Норвегия, Drøbak, $n = 4$; 3–8 – Финляндия: 3 – Rovaniemi, $n = 5$, 4 – Vehmersalmi, $n = 5$, 5 – Loppi, $n = 4$, 6 – Kiittilä, $n = 5$, 7 – Posio, $n = 5$, 8 – Punkaharju, $n = 23$; 9 – Германия, $n = 1$; 10–13 – Россия: 10 – Воронеж, $n = 4$, 11 – Екатеринбург, $n = 4$, 12 – Красноярск, $n = 4$, 13 – Якутск, $n = 4$.

Интересно, что на основании анализа хлоропластной, а затем и ядерной ДНК (Palmé et al., 2003, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Jadwiszczak, 2012; Wang et al., 2016) для березы повислой, произрастающей в Европе, установлено существование двух предковых популяций, условно разделенных на европейские (западные, юго-западные) и азиатские (восточные, юго-восточные), с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии (рис. 2) (Hewitt, 2001; Järvinen et al., 2003; Salojärvi et al., 2017). Это означает, что после того, как лед начал отступать, береза повислая, являясь раннесукцессионной породой, активно занимала подходящие ей местообитания и быстро распространялась на север. Более того, реколонизация ею данной территории после оледенения происходила как с запада, так и с востока (Palmé et al., 2003). При этом в Скандинавии преобладали популяции западной гаплогруппы, а в Финляндии – восточной (~70–90%). Высказано предположение, что распространение на территории Финляндии популяции восточной гаплогруппы березы повислой происходило более активно, чем западной, поскольку Скандинавские горы замедляли или полностью препятствовали распространению последней через Норвегию и Швецию (Järvinen et al., 2003). Возможно, это отражает географическое разделение и других видов во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее в результате изучения хлоропластной ДНК (Lascoux et al., 2004). Аналогичные результаты получены также на основании изучения митохондриальной ДНК сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (Semerikov et al., 2018).

Важнейшими факторами становления каждой популяции в отдельности и популяционной

структуры вида в целом являются адаптивные приспособления к условиям существования (Животовский, 2016). На основании секвенирования ядерного генома березы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях в бореальных лесах Евразии, получены первые результаты по изучению ее адаптаций, связанных с геномом (Salojärvi et al., 2017). Установлено, что в процессе эволюции у березы повислой происходили полногеномные дупликации и тандемные дупликации. Изменение ploidy способствовало увеличению количества транскрипционных факторов, связанных с регуляцией роста и развития растений, а тандемные дупликации способствовали увеличению количества генов, участвующих в адаптации растений к факторам внешней среды. В ходе этих исследований у березы повислой обнаружены светочувствительные гены *PHYC* и *FRS10*, контролирующие рост, развитие и плодоношение растений, активность которых связана с природно-климатическими условиями мест ее произрастания. Другие два гена, также впервые обнаруженные в геноме березы повислой, – *КАК* и *MED5A* – экспрессируются в клетках камбия и определяют соотношение ксилемы и флоэмы в ходе формирования ее сосудистой системы.

Следует также добавить, что не у всех существующих к настоящему времени видов растений можно проследить последствия далеких палеогеографических событий, оказавших влияние на формирование современной генетической структуры их популяций. Считается, что для листовенных пород генетические процессы внутри ареалов конкретных видов до сих пор не завершились, поскольку 12–10 тыс. лет, прошедшие после отступления последнего ледника, для древесных растений не значительны по продолжительности,

если соизмерять с числом их последовательных поколений. На современном этапе благодаря наличию зон вторичной интрогрессии и продолжающегося действия естественного отбора могли возникнуть уже новые необычные генотипы и гаплотипы, соответствующие, например, карельской березе. Ее появление исключительно на северо-западе континентальной Европы, скорее всего, стало результатом особого направления в эволюции рода Береза, сопровождавшейся сложными генетическими процессами, обусловленными природно-климатическими изменениями в данном макрорегионе в период глобального похолодания, отмеченного в течение Малого ледникового периода (примерно между 1300 и 1850 гг.) (Ветчинникова, Титов, 2016, 2021). А высокая генетическая полиморфность и адаптивный характер ряда анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков, сформировавшихся в этих специфических природно-климатических условиях, позволили, как нам представляется, карельской березе закрепиться на данной территории.

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОСНОВНЫХ ВИДОВ РОДА *Betula* L.

Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов березы на территории северо-западной части Европы, вероятно, стала важной предпосылкой для возникновения здесь зон вторичной интрогрессии, которые обуславливают существенное повышение генотипического и фенотипического разнообразия. Гибридизацией также можно объяснить географическое распределение генотипов и гаплотипов (Palmé et al., 2004). В частности, у деревьев березы повислой и березы пушистой более высокое сходство наблюдается в симпатрических популяциях, по сравнению с аллопатрическими.

На возможность гибридизации разных видов березы неоднократно указывали многие авторы (Махнев, 1987; Данченко, 1990; Цвелев, 2002; Коропачинский, 2013; Odland, 1994; Thórsson et al., 2007; Schenk et al., 2008). Однако интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрытия ареалов родственных видов, при нарушении репродуктивной изоляции и совпадении сроков цветения этих видов, а также при наличии экологических ниш, пригодных для распространения интрогрессантов. В противном случае естественная гибридизация между ними не происходит. Так, при продвижении на восток вероятность скрещивания березы повислой и березы пушистой резко снижается (Махнев, 1987; Мигалина и др., 2009; Natho, 1959), поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются

различия не только в сроках цветения, но и по условиям их местообитаний.

Исследования последних десятилетий показывают, что многие виды рода *Betula* L. характеризуются высоким уровнем разнообразия (Wagner et al., 2000) в связи с тем, что их изменчивость если не полностью, то в своей значительной части обусловлена комплексом двойных и тройных гибридов и бэккроссов разных поколений (Цвелев, 2002; Коропачинский, 2013; Palmé et al., 2003, 2004). Результатом более ранней гибридизации считается и появление березы пушистой, что отчасти является причиной ее более высокого полиморфизма, по сравнению с березой повислой. Долгое время существовала точка зрения, согласно которой береза пушистая — автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Однако к настоящему времени многие авторы пришли к выводу, что береза пушистая — не автотетраплоид, а аллотетраплоид, то есть в ее генотипе присутствуют два разных диплоидных генома, только один из которых соответствует геному березы повислой (Howland et al., 1995; Tsuda et al., 2017). Что касается источника второго генома, составляющего тетраплоид березы пушистой, то здесь мнения расходятся. Одни авторы называют источником второго генома березу карликовую *Betula nana* L. (Баранов, 2003; Ananthawat-Jónsson et al., 2010; Wang et al., 2014), другие — березу приземистую *Betula humilis* (Walters, 1968), а третьи — такой диплоид, который, по-видимому, уже не существует в природе (Howland et al., 1995). Однако береза повислая и береза пушистая, имея определенные морфологические различия (табл. 2), весьма близки друг другу по многим физиолого-биохимическим показателям, а выявляемые между ними различия не столь велики и носят преимущественно количественный характер (Lundgren et al., 2011).

Это свидетельствует не только об их филогенетической близости, но и о возможности гибридизации между ними (что и подтверждается многочисленными фактами, зафиксированными в естественных условиях). Аллотетраплоидность березы пушистой, или присутствие в ее генотипе ($2n = 56$) генома березы повислой ($2n = 28$), очевидно, облегчает гибридизацию между этими видами, имеющими разную плоидность. Однако наличие деревьев со смешанным проявлением внешних признаков затрудняет определение их видовой принадлежности в полевых условиях (Маслов, 2021; Brown et al., 1982; Atkinson et al., 1997).

Карельская береза, несмотря на гибридное происхождение, по морфологическим признакам побегов, форме листовой пластинки и в целом кроны, а также по эдафическим условиям в местах произрастания проявляет большое сходство с березой повислой (рис. 3), очевидно, поэтому

Таблица 2. Некоторые морфологические признаки березы повислой и березы пушистой (по: Ветчинникова, 2004, с изменениями)

Признак	Береза повислая	Береза пушистая
Форма листьев	От ромбовидной до треугольно-яйцевидной с вытянутой вершиной (часто загнутой вбок) и широким клиновидным основанием	От яйцевидной до широкояйцевидной с коротко заостренной вершиной, закругленным основанием и опушением в углах жилок на нижней стороне листа
Поверхность стебля молодых побегов	С многочисленными смолистыми “бородавками”	Опушенная, без “бородавок”
Форма кроны	Ветви I порядка направлены вверх под углом $<45^\circ$, остальные свисают вниз	Ветви направлены вверх под углом $>45^\circ$, вниз не свисают
Поверхность ствола	Кора грубо трещиноватая, чечевички едва заметны	Береста белая с хорошо выраженными чечевичками
Крылатка (плод)	Крыло шире орешка $\sim$ в 2 раза	Крыло равно орешку или немного шире его

она считается ее разновидностью. С другой стороны, целый ряд авторов (Любавская, 1978; Hiptikka, 1922) указывают на сходство карельской березы с березой пушистой. Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольной до короткоствольной и кустообразной. В пределах ареала карельская береза обычно произрастает совместно с березой повислой и березой пушистой. Финские исследователи неоднократно отмечали, что при посеве семян карельской березы обнаруживается и береза пушистая (Savvas, 1966). Признаком гибридного происхождения карельской березы может выступать также и сам факт появления в ее семенном потомстве (от свободного опыления) особей с признаками, характерными для березы повислой или березы пушистой. Но главная отличительная особенность карельской березы (рис. 3в) — уникальная узорчатая древесина (Ветчинникова, Титов, 2019), которая внешне, наряду с другими косвенными признаками, прижизненно проявляется в виде утолщений или выпуклостей на поверхности ствола и отсутствует у других видов березы (рис. 3а, б).

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНЫХ ВИДОВ БЕРЕЗЫ

Как известно, на основе биологических особенностей вида, его взаимодействия с другими видами и под влиянием факторов внешней среды формируется структура популяций (Динамика..., 2004). Несмотря на то, что последняя реколонизация березой повислой европейской части России прошла около 10 тыс. лет назад, она могла оставить определенный след в генетической структуре ее современных популяций. Являясь анемофильным растением, береза повислая характеризуется интенсивным потоком генов (так как пыльца и семена,

имеющие крылатки, переносятся ветром на значительные расстояния), который мог внести изменения в первоначальную генетическую структуру популяций. Хлоропластная ДНК, передаваемая по материнской линии, как правило, поддерживает первоначальную генетическую структуру популяций дольше, чем ядерная, но сокращает межпопуляционный поток генов (Järvinen et al., 2004). Двойное оплодотворение, характерное для березы повислой, как и для других покрытосеменных растений, и отсутствие гаплоидной ткани гаметофита в семенах (в отличие от хвойных видов, имеющих гаплоидный эндосперм) затрудняют изучение системы скрещивания и не позволяют устанавливать аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет (Падутов, 2001; Динамика..., 2004; Pekkinen et al., 2005). Поэтому популяционно-генетические исследования, проводимые на листовых древесных растениях, как правило, ограничиваются анализом генетического разнообразия популяций, уровня их внутри- и межвидовой дифференциации и инбридинга без дополнительных возможностей, имеющихся при изучении хвойных пород (Динамика..., 2004).

Анализ генетической структуры популяций березы повислой, произрастающей на территории Северной Европы, показал довольно высокий уровень генетической изменчивости внутри ее популяций и низкую дифференциацию между популяциями на основании изучения как аллозимных локусов (Rusanen et al., 2003), так и ядерных генов (Järvinen et al., 2004). Отсутствие генетической дифференциации свидетельствует о том, что ее ареал может формироваться за счет одной крупной непрерывной популяции, имеющей высокую эффективную численность (Järvinen et al., 2004). Изучение южных популяций березы повислой, расположенных, например, на территории Италии, наоборот, показало, что они характеризовались слабо выраженным потоком генов

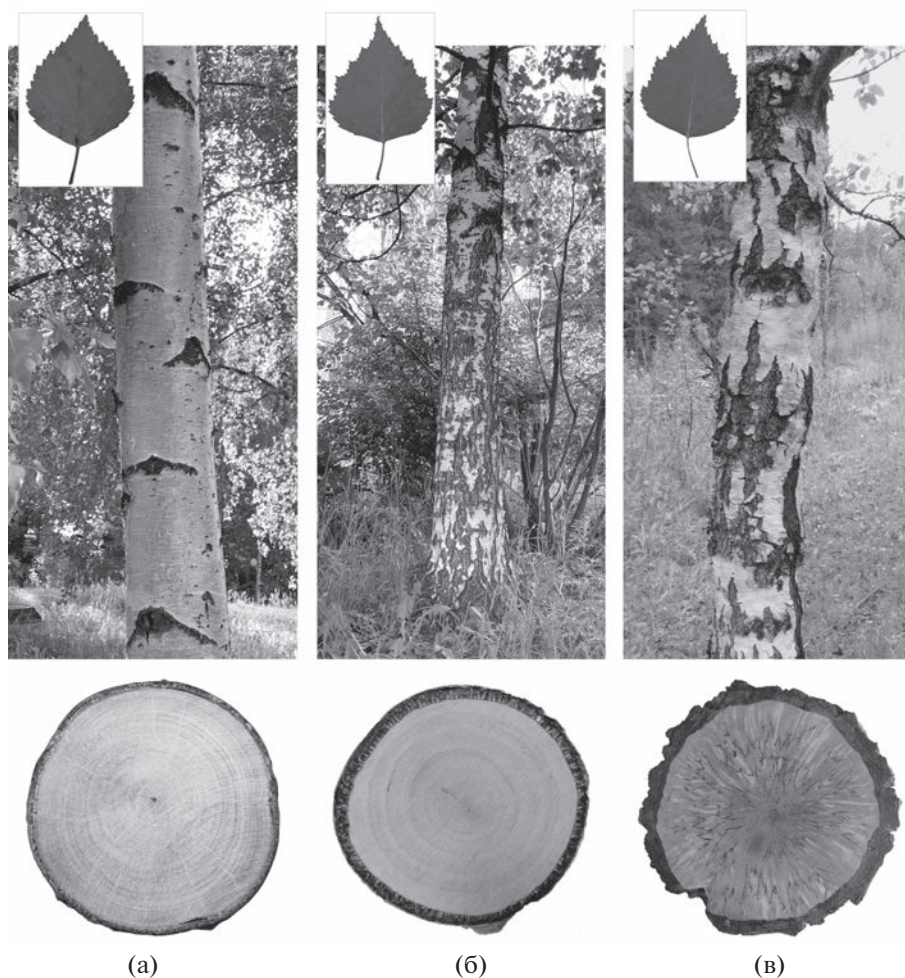


Рис. 3. Листовые пластинки, поверхности и поперечные спилы ствола березы пушистой (а), березы повислой (б) и карельской березы (в).

и, будучи длительно изолированными, имели более низкое генетическое разнообразие, незначительный дрейф генов и высокий уровень инбридинга (De Dato et al., 2020). По мнению ряда авторов (Palmé et al., 2003; Jadwiszczak, 2012), в послеледниковый период миграции березы повислой из этих регионов в Европу не было, этому препятствовали Альпы и Пиренеи. При изучении генетического разнообразия и дифференциации восточных популяций березы повислой, произрастающих, например, на Урале, выявлен вклад гена, кодирующего изофермент NADHdh-1-дегидрогеназы, в разделение южноуральских и предуральских популяций на две группы — равнинные и горные. Равнинные и горные березняки имеют близкие значения наблюдаемой H_O (0.523 и 0.522 соответственно) и ожидаемой H_E (0.479 и 0.489 соответственно) гетерозиготности. При этом влияние инбридинга на генетическую структуру популяций вида фактически отсутствует (Коновалов и др., 2001; Коновалов, 2003).

Как уже отмечалось, среди широко распространенных видов рода *Betula* L. редким растением является карельская береза. Наблюдаемое в последние 100 лет значительное сокращение численности ее популяций с большой вероятностью сопровождалось обеднением ее генофонда и не могло не сказаться кардинально на генетической структуре ее популяций и уровне генетического разнообразия (Ветчинникова и др., 2021).

Существование различий в генетической структуре популяций березы повислой и карельской березы, произрастающих в условиях Беларуси, ранее было показано с помощью изоферментного анализа (Баранов, Марковская, 2003). Наибольшее расхождение между популяциями обнаружено по локусу *Gpi-2* (глюкозофосфатизомеразы), у которого частоты аллелей 1.00 и 1.30 у березы повислой составляют 77.2 и 18.6% соответственно, а у карельской березы — 47.9 и 51.1% соответственно. Важно отметить, что у более чем 90% деревьев карельской березы *Gpi-2* находится в гетерозигот-

Таблица 3. Количество аллелей в ядерных SSR-локусах, выявленных у карельской березы, березы повислой, березы пушистой и гибрида между березой повислой (♀) и березой пушистой (♂)

Локус	Карельская береза*	Береза повислая**	Береза пушистая**	Б. повислая (♀) × Б. пушистая (♂)**
L2.2	—	1–2	4	2–3
L2.3	10	—	—	—
L5.4	6	2	4	2–3
L7.8	—	1–2	3–4	3
L3.1	—	2	4	3
L7.3	8	1–2	2–3	1
L7.4	—	—	—	—
L022	7	1–2	3–4	2–3
L1.10	—	1–2	1–4	2–3

Примечание: прочерк означает отсутствие данных; * — по: Ветчинникова и др., 2012; ** — по: Кирьянов и др., 2019.

Таблица 4. Число аллелей и величины наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для пяти ядерных микросателлитных локусов (L2.3, L5.4, L7.3, L7.4, L022) в популяциях и субпопуляциях карельской березы, находящихся в северной и южной частях ее ареала (по: Ветчинникова и др., 2021)

Популяция, субпопуляция	Число аллелей		F_{IS}	Гетерозиготность	
	всего	на один локус		наблюдаемая (H_O)	ожидаемая (H_E)
Северная часть ареала					
Карельская 1					
Прионежская А	28	7.00 ± 2.55	0.6056	0.51 ± 0.18	0.71 ± 0.06
Прионежская Б	26	6.50 ± 0.87	0.7785	0.44 ± 0.17	0.71 ± 0.07
Карельская 2					
Заонежская А	26	6.50 ± 1.12	−0.2475	0.56 ± 0.20	0.57 ± 0.17
Заонежская Б	26	6.50 ± 1.70	0.2505	0.31 ± 0.16	0.73 ± 0.10
Среднее	26.5	6.63		0.46	0.68
Финская	27	6.75 ± 1.10	0.3305	0.45 ± 0.10	0.75 ± 0.09
Южная часть ареала					
Белорусская	29	7.25 ± 2.50	−0.2022	0.38 ± 0.22	0.75 ± 0.06

ном состоянии по аллелям 1.00 и 1.30 или в гомозиготном по аллелю 1.30, а для березы повислой более характерно присутствие аллеля 1.00. Согласно авторам, отличия, выявленные у карельской березы по гену *Gpi-2*, обусловлены ее гибридным происхождением, а относительно высокий процент (18.6%) у березы повислой аллеля 1.30 — генным потоком между видами.

Микросателлитный анализ ядерного генома позволил выявить (Ветчинникова и др., 2012, 2021; Koivuranta et al., 2008) у карельской березы довольно высокое аллельное разнообразие — от 4 до 15 на один локус, тогда как у березы повислой и березы пушистой, например в условиях Беларуси (Ки-

рьянов и др., 2019), оно существенно ниже — 1–2 и 2–4 соответственно (табл. 3).

Вместе с тем аллельное разнообразие у карельской березы несколько ниже в северной части ее ареала (Финляндия и Россия, Карелия), по сравнению с южной (Беларусь) — 26.5–27 и 29 аллелей на геном соответственно (табл. 4), что, по всей вероятности, обусловлено значительно более высокой численностью ее популяций и менее выраженной фрагментацией ареала на территории Республики Беларусь.

Для северных популяций карельской березы характерно также превышение значений ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой, что свидетельствует о преимущественном накоплении

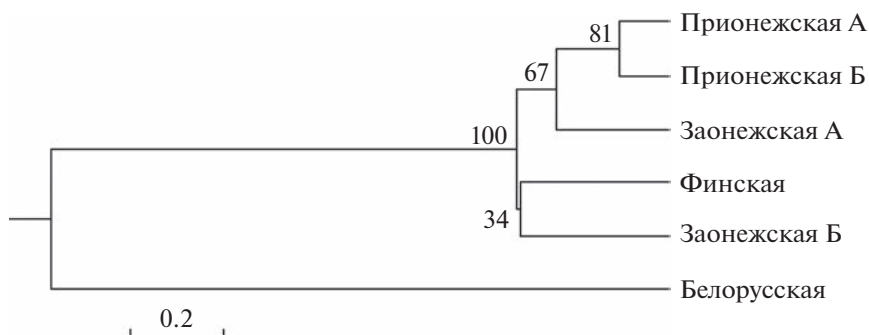


Рис. 4. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства популяций карельской березы, находящихся в северной (Финская, Карельские (субпопуляции Прионежская А и Б и Заонежская А и Б) и южной (Белорусская) частях ее ареала, с помощью микросателлитных маркеров (по: Ветчинникова и др., 2021).

гомозигот, следовательно, о повышении в перспективе риска деградации ее популяций. Изменения соотношения ожидаемой H_E и наблюдаемой H_O гетерозиготности в сторону уменьшения последней (Ветчинникова и др., 2021) — отражение инбридинга и дрейфа генов в популяциях с низкой численностью (Динамика..., 2004; Падутов и др., 2008; Шигапов и др., 2014; Ellstrand, Elam, 1993). О дефиците гетерозигот в северных популяциях карельской березы свидетельствуют также различия, выявленные на основании F -статистики Райта, характеризующей уровень инбридинга особи относительно отдельной популяции — F_{IS} (табл. 4). F_{IT} по значениям оказывается выше и обнаруживает 33.51%-ный недостаток гетерозигот у особей относительно вида, тогда как F_{ST} составляет лишь 0.1450. Последнее указывает не только на значительную дифференциацию популяций, но и на наличие в них большого числа близкородственных скрещиваний, происходящих, вероятно, вследствие пространственной изоляции северных популяций и, соответственно, ослабления потока генов между ними (Ветчинникова и др., 2021).

Показатели генетического сходства (в пределах от 0.92 до 0.77) подтверждают выявленные генетические различия между северными и южной популяциями карельской березы. Так, согласно дендрограмме генетического сходства (рис. 4) в одном из кластеров оказываются деревья, представляющие северные популяции (Россия, Карелия и Финляндия), которые хотя и удалены друг от друга на 400 км, но расположены в сходных природно-климатических условиях; а в другом — южная популяция (Беларусь). По всей вероятности, это обусловлено географической отдаленностью изученных популяций и действием фактора изоляции расстоянием (Алтухов, 2003; Видякин и др., 2015). В целом полученные результаты позволяют выявить общие черты современных популяций карельской березы (высокий уровень аллельного разнообразия, превышение ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой и др.). Некоторые раз-

личия, обнаруженные при оценке их генетического разнообразия, скорее, обусловлены биологическими особенностями вида и его эволюционной историей, чем природно-климатическими особенностями местообитания ее северных и южной популяций.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Betula* L.

Таксономическая идентификация видов рода *Betula* L. до сих пор считается весьма проблематичной (Коропачинский, 2013; Маслов, 2021; Ashburner, McAllister, 2013; Linda et al., 2017; Amphlett, 2021). Это обусловлено, главным образом, высоким полиморфизмом и внутривидовым разнообразием составляющих его видов, а также довольно высокой частотой их гибридизации. Не случайно при таксационной характеристике лесных насаждений, как правило, береза повислая и береза пушистая не разделяются и учитываются как единая древесная порода — береза (Маслов и др., 2019; Морозова и др., 2022). Другая ситуация сложилась с карельской березой: до сих пор не завершена окончательно дискуссия относительно ее таксономического статуса.

Как известно, в течение длительного времени понятие “вид” в биологии основывалось прежде всего на изучении и выявлении морфологических различий между организмами (Майр, 1974; Алтухов, 1997). В настоящее время активно используются ДНК-маркеры (ядерные, хлоропластные и митохондриальные), которые имеют определенные преимущества, по сравнению с морфофизиологическими показателями, поскольку наряду с другими достоинствами они непосредственно отражают генетические особенности организмов и являются более многочисленными. Так, в последние десятилетия многие исследователи для оценки степени родства между видами березы используют инвертированные повторы ДНК или RAPD (ran-

dom amplified polymorphic DNA) (Баранов, 2003; Матвеева и др., 2008; Howland et al., 1995; Dąbrowska et al., 2006; Nowakowska, 2011), филогенетический анализ и таксономическую идентификацию видов на основе маркеров AFLP (amplified fragment length polymorphism) (Schenk et al., 2008) и последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальных генов — ITS (internal transcribed spacer) (Tarieiev et al., 2019; Jadwiszczak et al., 2020). Тем не менее, даже с их помощью часто трудно различить между собой березу повислую и березу пушистую. Считается, что причиной этого, скорее всего, является аллополиплоидная природа генома березы пушистой (Wang et al., 2014). Как уже отмечалось, несмотря на тетраплоидность березы пушистой при совместном ее произрастании с березой повислой между ними возможна гибридизация, что и усложняет определение их видовой принадлежности.

Еще более сложная задача — идентификация и генетическая оценка редких разновидностей в роде *Betula*, например карельской березы. В настоящее время геномные исследования, направленные на выявление генетических факторов, обуславливающих узорчатую текстуру в ее древесине, ведутся в Республике Беларусь, России, Финляндии и Польше, а количество публикаций постепенно растет (Можаровская и др., 2018; Баранов и др., 2019; Jadwiszczak et al., 2020; Shestibratov et al., 2021). Секвенирование хлоропластного генома карельской березы белорусскими учеными позволило выявить 130 кодирующих локусов, а его общий размер составил 161.1 т.п.н. (Баранов и др., 2018, 2019; Кирьянов и др., 2018). Исследования показали, что по структурно-функциональной организации хлоропластного (а также и митохондриального) генома карельская береза очень схожа с березой повислой. Небольшие различия между ними выявлены в некодирующих областях, включая те, которые содержат короткие tandemно повторяющиеся последовательности ДНК (Кирьянов и др., 2018), а позднее определены и в кодирующих (Shestibratov et al., 2021).

Трудности, с которыми сталкиваются исследователи при поиске новых диагностических критериев видов, вероятно, связаны с тем, что используемые молекулярно-генетические подходы представляют собой сборную группу методов, которые направлены на установление разных генетических параметров, например: локализации генов в геноме, характера наследования (доминантный, кодоминантный), механизмов передачи (обоеполюс наследование или только по линии одного из родителей) и уровня изменчивости (мономорфность, гипервариабельность). Кроме того, при проведении молекулярно-генетических исследований полученные результаты во многом зависят и от используемого оборудования (его аналитических

возможностей), биологических особенностей объекта изучения и даже квалификации персонала и др. (Матвеева и др., 2011; Ковалевич и др., 2015; Li et al., 2007).

Березы представляют собой сложную таксономическую группу не только из-за разнообразия их морфологических признаков и частой гибридизации, но отчасти и из-за путаницы, связанной с бинарной номенклатурой ее видов (Järvinen et al., 2003, 2004; Wielgolaski, 2005; Ashburner, McAllister, 2013). Еще в середине XVIII в. Линней описал европейские древовидные березы как один вид — *Betula alba* L. Спустя почти полвека Эрхардт (Eh-rhardt) на основании морфологических признаков разделил вид *Betula alba* (береза белая) на два разных вида: березу бородавчатую *Betula verrucosa* Ehrh. и березу пушистую *Betula pubescens* Ehrh. Однако в середине XX в. выяснилось (Васильев, 1964; Natho, 1959, 1964), что еще до Линнея немецкий ботаник Рот (Roth) выделил и описал в качестве вида березу повислую *Betula pendula*, которая по характеристике соответствует березе бородавчатой, позднее выделенной Эрхардтом. Согласно правилам установления приоритета, официальное подтверждение получило название береза повислая *Betula pendula* Roth. Для березы пушистой в таком случае корректным было бы название *Betula alba* L. (Евдокимов, 1989; Данченко, 1990; Natho, 1964). Но некоторые авторы предлагают вовсе отказаться от использования названия *Betula alba* и приводят веские аргументы (Govaerts, 1996). Широкое использование названия *Betula pubescens* для березы пушистой обусловлено, очевидно, еще и тем, что оно в большей степени соответствует описанию данного вида.

Вопрос о том, считать ли карельскую березу самостоятельным видом или разновидностью, также не столь прост. Уже К.Е. Мерклин (Мерклин, 1857), давая латинское название карельской березе, подчеркнул ее обособленность от березы повислой и березы пушистой, которые считались тогда одним видом — березой белой *Betula alba* L. Нами показано, что, согласно общепринятыми критериями вида (морфологическим, биохимическим, генетическим, репродуктивным, географическим и экологическим), карельская береза вполне соответствует таксономическому рангу вида (Ветчинникова, Титов, 2020б). Однако в геноме ее различия с березой повислой, вероятно, незначительны, поэтому до сих пор с помощью наиболее популярных маркеров ДНК, которые используются для такого рода задач, они не обнаружены. И, согласно существующей ботанической номенклатуре, она по-прежнему считается разновидностью березы повислой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление и становление популяций основных видов рода *Betula* L. на территории Европы имеет длительную историю, а их численность, генетическая структура и генетическое разнообразие в значительной степени сформировались под влиянием абиотических и биотических факторов среды, сложившихся здесь в послеледниковый период. Определенный след в генетической структуре популяций березы оставила последняя реколонизация ею данной территории, которая прошла около 10 тыс. лет назад.

В последние годы с развитием методов молекулярной филогеографии появились новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье. Например, как было показано выше, на основании анализа хлоропластной ДНК у всех видов березы, произрастающих в Европе, выявлены две основные группы гаплотипов, что позволило говорить о существовании двух предковых популяций, один из центров происхождения которой располагается к северу от Альп, а другой — у подножья Уральских гор. Показано также, что береза повислая, являясь раннесукцессионной породой, активно занимала подходящие ей экологические ниши после последнего оледенения и быстро распространялась на север, причем реколонизация ею данной территории совершалась как с запада, так и с востока. При этом высказано предположение, что распространение популяции восточной гаплогруппы березы повислой происходило быстрее, чем западной. В результате, на территории Финляндии образовались зоны вторичной интрогрессии с высокой концентрацией перекрестноопыляемых видов. В их потомстве могли появиться необычные гаплотипы и генотипы — к таковым, по нашему мнению, можно отнести карельскую березу, главным отличительным признаком которой является узорчатая древесина. Гибридизацией можно объяснить и большое сходство деревьев березы повислой и березы пушистой, которое наблюдается у них по морфофизиологическим показателям. Таким образом, аллотетраплоидность березы пушистой, очевидно, с одной стороны, облегчает гибридизацию между этими видами, имеющими разную ploidy, а с другой — затрудняет точное установление их видовой принадлежности.

Изучение генетической структуры популяций березы повислой выявило достаточно высокий уровень их генетического разнообразия. Наблюдаемое отсутствие генетической дифференциации между популяциями свидетельствует в пользу мнения о том, что популяция березы повислой могла сформироваться как единая благодаря присущей ей высокой эффективной численности. Для популяций карельской березы характерны довольно

высокое аллельное разнообразие и одновременно с этим превышение значений ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой, что говорит о преимущественном накоплении в популяциях гомозигот, ослаблении потока генов между ними и, соответственно, повышении риска дальнейшей их деградации, особенно северных, численность которых в силу разных причин резко сократилась в конце XX—начале XXI вв.

Следует отметить, что в последние десятилетия обозначился определенный поворот от биологической концепции вида в сторону филогенетической и от типологической концепции таксона к популяционной. В связи с этим в таксономии все шире используются молекулярно-генетические методы исследования. Однако пока сохраняются определенные трудности их применения, особенно в случаях, когда различия в геноме видов невелики. Поэтому для характеристики видов и оценки их видового статуса необходимо привлекать данные и других биологических дисциплин (ботаники, цитогенетики, биохимии и др.). Только при комплексном подходе можно с большей степенью надежности ответить на дискуссионные вопросы, касающиеся таксономии представителей рода *Betula* L. Это особенно важно, так как интрогрессивная гибридизация видов, периодически наблюдаемая в роде *Betula* L., обуславливает появление смешанных форм, что, в частности, затрудняет четкую видовую идентификацию березы повислой и березы пушистой. Иная ситуация сложилась с карельской березой, которая, хотя и отличается от березы повислой наличием узорчатой текстуры в древесине (наряду с другими признаками), тем не менее до сих пор считается ее разновидностью. Поэтому резонно говорить о целесообразности сохранения видового статуса для березы повислой и березы пушистой и желательности выделения карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида.

Наконец, следует сказать, что изучение популяционно-генетической структуры широко распространенных (березы повислой и березы пушистой) и редких (карельской березы) представителей рода *Betula* L., помимо теоретического, представляет значительный практический интерес в плане разработки эффективных способов и мер по их селекции и воспроизводству наиболее ценных генотипов, создавая тем самым надежную научную основу для устойчивого лесопользования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук” (Институт леса КарНЦ РАН — № FMEN-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН — № FMEN-2022-0004).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов 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. Вид и видообразование // Сорос. образов. журн. 1997. № 4. С. 2–10.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
- Баранов О.Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2003. 24 с.
- Баранов О.Ю., Марковская Ю.А. Особенности генетической структуры березы карельской по гену *Gpi-2* // Пробл. лесоведения и лесоводства. Вып. 50. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. С. 181–185.
- Баранов О.Ю., Каган Д.И., Падутов В.Е. Оценка влияния различных факторов на формирование генетической структуры и уровень генетической изменчивости популяций лесных древесных видов // Мол. прикл. генет. 2016. Т. 20. С. 5–14.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В., Падутов В.Е. Высокопроизводительное секвенирование хпДНК карельской березы // Лесное хозяйство / Тез. докл. 82 науч.-техн. конф. проф.-препод. сост., науч. сотrud. и аспирантов с междунар. уч. (1–14 февраля 2018 г., Минск). Минск: БГТУ, 2018. С. 52–53.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В. и др. Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // Докл. НАН Беларуси. 2019. Т. 63 (3). С. 312–316.
- Василевич В.И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81 (11). С. 1–13.
- Васильев В.Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и *Betula verrucosa* Ehrh. // Бот. журн. 1964. Т. 49 (12). С. 1787–1789.
- Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экол. генет. 2016. Т. 14 (2). С. 3–18.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза — уникальный биологический объект // Успехи соврем. биол. 2019. Т. 139 (5). С. 412–433.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи соврем. биол. 2020а. Т. 140 (6). С. 601–615.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // ИВУЗ. Лесн. журн. 2020б. № 1. С. 26–48.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 243 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экол. генет. 2012. Т. 10 (1). С. 34–37.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южной популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57 (4). С. 412–419.
- Видякин А.И., Боронникова С.В., Нечаева Ю.С. и др. Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа // Генетика. 2015. Т. 51 (12). С. 1401–1409.
- Волкова П.А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье: Дис. ... докт. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2015. 226 с.
- Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 205 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Ред. Ю.П. Алтухов. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.
- Елина Г.А., Филимонова Л.В. Палеорастиельность позднеледниковья-голоцена Восточной Фенноскандии и проблемы картографирования // Сб. тр. III Всерос. школы-конф. “Актуальные проблемы геоботаники” (24–29 сентября 2007 г., Петрозаводск). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 117–143.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 242 с.
- Животовский Л.А. Популяционная структура вида: экогеографические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. 2016. Т. 42 (5). С. 323–333.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Можаровская Л.В. и др. Анализ генетико-таксономических отношений карельской березы с представителями семейства *Betulaceae* на основании данных секвенирования хлоропластного генома // Перспективы развития и проблемы современной ботаники / Мат. Всерос. молод. конф. с междунар. уч. (8–12 октября 2018 г., Новосибирск). Новосибирск: Академиздат, 2018. С. 95–97.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Мол. прикл. генет. 2019. Т. 26. С. 45–55.
- Ковалевич А., Падутов В., Баранов О. Полногеномное секвенирование — новый этап генетических исследова-

- дований // Наука и инновации. 2015. № 5 (147). С. 56–58.
- Коновалов В.Ф. Береза повислая на Южном Урале: структура популяций, селекция и воспроизводство: Дис. ... докт. с.-х. наук. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. 503 с.
- Коновалов В.Ф., Галеев Э.И., Янбаев Ю.А. Генетическая дифференциация популяций березы повислой на Южном Урале // Лесн. вестн. 2001. № 5. С. 62–68.
- Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 459–479.
- Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сиринов А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187.
- Маслов А.А. Разграничение видов березы по форме листьев: сравнение дискриминантных методов // Лесоведение. 2021. № 5. С. 523–530.
- Матвеева Т.В., Машикина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экол. генет. 2008. Т. 6 (3). С. 18–23.
- Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И. и др. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // Экол. генет. 2011. Т. 9 (1). С. 32–43.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae* / Ред. С.А. Мамаев. М.: Наука, 1987. 128 с.
- Мерклин К. Анатомія коры і деревини стебля різних льняних дерев і кустарників Росії. СПб.: типографія Якова Трея, 1857. 101 с.
- Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиол. раст. 2009. № 6. С. 948–953.
- Можаровская Л.В., Пантелеев С.В., Кирьянов П.С. и др. Структурно-функциональный анализ хлоропластного генома карельской березы // Научные стремления. 2018. № 23. С. 9–12.
- Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е. и др. Синтаксономическое разнообразие березовых и осиновых лесов Московской области на автоморфных почвах // Разнообразие растительного мира. 2022. № 2 (13). С. 30–56.
- Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. 144 с.
- Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экол. генет. 2008. Т. 6 (1). С. 3–11.
- Попов С.Ю. Ценогическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78 (2). С. 61–73.
- Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. Л.: ЛГУ, 1962. 100 с.
- Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (Betulaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Шуганов З.Х., Мустафина А.Н., Шуганова А.И., Уразбахтина К.А. Генетическое разнообразие популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. в Башкирском Предуралье // Генетика. 2014. Т. 50 (9). С. 1067–1074.
- Amphlett A. Identification and taxonomy of *Betula* (Betulaceae) in Great Britain and Ireland // Brit. Irish Botany. 2021. V. 3 (2). P. 99–135.
- Anamthawat-Jónsson K., Thórsson E.T., Temsch E.M., Greilhuber J. Icelandic birch polyploids – the case of a perfect fit in genome size // J. Bot. 2010. V. 2. P. 1–9.
- Ashburner K., McAllister H.A. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. Richmond: Royal Botanic Gardens, Kew, 2013. 431 p.
- Atkinson M.D., Jervis A.P., Sangha R.S. Discrimination between *Betula pendula*, *Betula pubescens*, and their hybrids using near infrared reflectance spectroscopy // Can. J. Forest Res. 1997. V. 27. P. 1896–1900.
- Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. // Walsonia. 1982. V. 14. P. 133–145.
- Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on harmonisation of regulatory oversight in biotechnology. № 28. Environment Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris, 2003. 46 p.
- Dąbrowska G., Działuk A., Burnicka-Turek O. et al. Genetic diversity of postglacial relict shrub *Betula nana* revealed by RAPD analysis // Dendrobiology. 2006. V. 55. P. 19–23.
- De Dato G.D., Teani A., Mattioni C. et al. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range // Front. Plant Sci. 2020. V. 11 (310). P. 1–13.
- Dumolin S., Demesure B., Petit R.J. Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 91. P. 1253–1256.
- Ellstrand N.C., Elam D.R. Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
- Govaerts R. Proposal to reject the name *Betula alba* (Betulaceae) // Taxon. 1996. V. 45 (4). P. 697–698.
- Grimm G.W., Renner S.S. Harvesting Betulaceae sequences from GenBank to generate a new chronogram for the family // Bot. J. Linn. Soc. 2013. V. 172. P. 465–477.
- Hämälähti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.V.A. Suomen puu- ja pensaskasvio [Woody Flora of Finland]. Helsinki: Dendrologian Seura, 1992. P. 107–111.
- Hewitt G.M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 537–549.
- Hintikka T.J. Die “Wisa” – Krankheit der Birken in Finland // Z. Pflanzenkrankh. Gallenk. 1922. B. 32. S. 193–210.

- Howland B.D.E., Oliver R.P., Davy A.J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytol. 1995. V. 130. P. 117–124.
- Huntley B., Birks H.J.B. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago. Camb., L., N.Y., N. Roch., Melbourne, Sydney: Camb. Univ. Press, 1983. 667 p.
- Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A. et al. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe // Forestry. 2010. V. 83 (1). P. 103–119.
- Jadwiszczak K.A. What can molecular markers tell us about the glacial and postglacial histories of European birches? // Silva Fennica. 2012. V. 46 (5). P. 733–745.
- Jadwiszczak K.A., Vetchinnikova L.V., Bona A. et al. Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // Ann. Forest Res. 2020. V. 63 (2). P. 121–137.
- Järvinen P., Lemmetyinen J., Savolainen O., Sopanen T. DNA sequence variation in *BpMADS2* gene in two populations of *Betula pendula* // Mol. Ecol. 2003. V. 12 (2). P. 369–384.
- Järvinen P., Palmé A., Morales L.O. et al. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear ADH and chloroplast *matK* sequences // Am. J. Bot. 2004. V. 91 (11). P. 1834–1845.
- Koivuranta L., Leinonen K., Pulkkinen P. Marketing of forest reproductive material: the use of microsatellites for identification of registered tree clones in Finland. 77. Vantaa: Finn. Forest Res. Instit., 2008. 19 p.
- Lamb H.H. Climate: present, past and future. V. 2. Climatic history and the future. London: Routledge, 1977. 835 p.
- Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R.G. Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 2004. V. 359 (1442). P. 197–207.
- Li J., Chen Z., Shoup S. Phylogenetic relationships of diploid species of *Betula* (Betulaceae) inferred from DNA sequences of nuclear nitrate reductase // Syst. Bot. 2007. V. 32 (2). P. 357–365.
- Linda R., Kuneš I., Baláš M., Gallo J. Morphological variability between diploid and tetraploid taxa of the genus *Betula* L. in the Czech Republic // J. Forest Sci. 2017. V. 63 (12). P. 531–537.
- Lundgren L.N., Pan H., Theander O. et al. Development of a new chemical method for distinguishing between *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Sweden // Can. J. For. Res. 2011. V. 25. P. 1097–1102.
- Maliouchenko O., Palmé A.E., Buonamici A. et al. Comparative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens* // J. Biogeogr. 2007. V. 34. P. 1601–1610.
- Natho G. Variationsbreite und Bastradbildung bei Mitteleuropäischen Birkensippen // Repertorium Novarum Specierum Regni Vegetabilis. 1959. B. 61 (3). S. 211–273.
- Natho G. Stand und Problematic der *Betula* – Taxonomie in Mitteleuropa // Biol. Zbl. 1964. B. 83 (2). S. 189–195.
- Nowakowska Ju.A. Application of DNA markers against illegal logging as a new tool for the Forest Guard Service // Folia Forestalia Polonica. 2011. V. 53 (2). P. 142–149.
- Odland A. *Betula pubescens*, *B. pendula* and *B. nana*. Their distribution, establishment and response to the environment in Norway. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning, 1994. P. 1–50.
- Palmé A.E., Su Q., Rautenberg A. et al. Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula* // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 201–212.
- Palmé A.E., Su Q., Palsson S., Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 167–178.
- Pekkinen M., Varvio S., Kulju K.K.M. et al. Linkage map of birch, *Betula pendula* Roth, based on microsatellites and amplified fragment length polymorphisms // Genome. 2005. V. 48. P. 619–625.
- Regel E. Bemer Kungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten // Bull. Soc. Nature. Mosquae. 1865. B. 38 (4). P. 388–434.
- Rusanen M., Vakkari P., Blom A. Genetic structure of *Acer platanoides* and *Betula pendula* in Northern Europe // Can. J. For. Res. V. 2003. V. 33 (6). P. 1110–1115.
- Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. V. 49 (6). P. 904–912.
- Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Author correction: genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2019. V. 51 (7). P. 1187–1189.
- Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito // Metsätal. Aikakauslehti. 1966. V. 83 (8). P. 331–333.
- Savile D.B.O. Arctic adaptations in plants. Ottawa: Res. Branch, Depart. Agricult., 1972. 81 p.
- Schenk M.F., Thienpont C.N., Koopman W.J.M. et al. Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers // Tree Genet. Genomes. 2008. V. 4. P. 911–924.
- Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Yu.A. et al. Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // Tree Genet. Genomes. 2018. V. 14 (8). P. 1–7.
- Shestibratov K.A., Baranov O.Y., Mescherova E.N. et al. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome // Front. Genet. 2021. V. 12. P. 625764.
- Tarieiev A., Olshanskyi I., Gailing O., Krutovsky K.V. Taxonomy of dark- and white-barked birches related to *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* (Betulaceae) in Ukraine based on both morphological traits and DNA markers // Bot. J. Linn. Soc. 2019. V. 191 (1). P. 142–154.
- Thórsson A.E., Pálsson S., Sigurgeirsson A., Anamthawat-Jónsson K. Morphological variation among *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland // Ann. Bot. 2007. V. 99. P. 1183–1193.
- Tkachuck R.D. The Little Ice Age // Origins. 1983. V. 10 (2). P. 51–65.
- Tsuda Y., Semerikov V., Sebastiani F. et al. Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia // Mol. Ecol. 2017. V. 26 (2). P. 589–605.
- Wagner F., Neuvonen S., Kürschner W.M., Visscher H. The influence of hybridization on epidermal properties of

- birch species and the consequences for palaeoclimatic interpretations // *Plant Ecol.* 2000. V. 148. P. 61–69.
- Walters S.M. *Betula* L. in Britain // *Proc. Bot. Soc. Br. Isl.* 1968. V. 7 (2). P. 179–180.
- Wang N., Borrell J.S., Buggs R.J.A. Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)? // *New J. Bot.* 2014. V. 4 (2). P. 90–94.
- Wang N., McAllister H.A., Bartlett P.R., Buggs R.J.A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) // *Ann. Bot.* 2016. V. 117. P. 1023–1035.
- Watterson G.A., Guess H.A. Is the most frequent allele the oldest? // *Theor. Popul. Biol.* 1977. V. 11. P. 141–160.
- Wielgolaski F.E. History and environment of the nordic mountain birch // *Plant ecology, herbivory, and human impact in nordic mountain birch forests* / Eds M.M. Caldwell, G. Heldmaier, R.B. Jackson et al. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.
- Willis K.J., Rudner E., Sümegi P. The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe // *Quat. Res.* 2000. V. 53. P. 203–213.

Genus *Betula* L.: Species-Specific Population-Genetic Features and Taxonomy Problems

L. V. Vetchinnikova^{a, *} and A. F. Titov^{b, **}

^aForest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^bInstitute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

The article summarizes and systematizes the results of studies by Russian and foreign authors related to the population-genetic features of the main members (silver birch *Betula pendula* Roth, downy birch *Betula pubescens* Ehrh., curly (or Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) of the birch genus (*Betula* L.) growing in the forest zone of Europe. Information is provided about forming of birch populations in the region and about its migration pathways when recolonizing the territory after the Ice Age. We demonstrate that due to certain geographic and climatic affiliations there appeared zones of hybridization between different birch species, which had an effect on the subsequent evolution of this genus. Attention is given to the role of hybridization in shaping the genetic structure of the birch population in the north-western part of continental Europe, where introgression has generated unusual genotypes and haplotypes, among which curly birch has probably become differentiated. We argue that the introgressive hybridization of species observed now and then in the birch genus may be of the main reasons for the problems with definite taxonomic identification of silver birch and downy birch. It is also remarked that curly birch, although meeting the conventional biological criteria of a species, is still regarded a variety of silver birch. Having analyzed the population-genetic features of members of the genus *Betula* L., the authors conclude that the species status of silver birch and downy birch should be retained in spite of the identification difficulties and that instating curly birch as a separate biological species is advisable. We emphasize the importance and relevance of studying the population-genetic features of both common and rare members of the *Betula* genus to enable the development of efficient methods and practices of their selective breeding and reproduction of the most valuable genotypes as a solid scientific foundation for sustainable forest management.

Keywords: silver birch *Betula pendula* Roth, downy birch *Betula pubescens* Ehrh., curly birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, hybridization, populations, genetic diversity and differentiation, taxonomy