



DOI: 10.21178/2079–6080.2025.4.60
УДК 630*161 + 630*8

Способность к гибридизации и гибридный потенциал в роде Берёза в Центральной лесостепи России

© И.Ю. Исаков¹, Е.О. Видягина², Л.И. Колтунова¹

Hybridization ability and hybrid potential in the genus *Betula* in the Central forest-steppe of Russia

I.Yu. Isakov, E.O. Vidyagina, L.I. Koltunova (Voronezh State Forest Engineering University named after G.F. Morozov; Branch of the Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Russian Academy of Sciences)

The article presents information on the possibility of hybridization and hybrid potential in the genus Birch. Data on the growth of birch hybrids of the first F_1 and second F_2 generations during seed reproduction are presented. The seed progeny of different genetic origins were studied (interspecific hybrids, hybrids of local birches with introduced ones): silver birch, open pollination – C-31, C-4, C-27, C-20, self-pollination – C-51; downy birch, open pollination – B-12, B-20, B-3, self-pollination – B-11. Hybrids: C-2 \times *B. papyrifera*, B-5 \times mixture of silver birch pollen, B-4 \times *B. cherry*, B-5 \times *B. mandshurica*. Bidirectional hybridization in the genus Birch was confirmed for diploid silver birch and tetraploid downy birch. Viable hybrids were also obtained between silver birch and white Chinese birch, paper birch, cherry birch and downy birch; and between silver birch and cherry birch, white Chinese birch, and Manchurian birch. Introgressive hybridization was confirmed in both local species. As a result of artificial hybridization, a greater hybrid potential was revealed in the polyploid birch species – the downy birch. Hybrids with the Manchurian birch were obtained. Besides the hybrids formed by the silver birch (with the paper birch), the downy birch in the second generation formed hybrids with the cherry birch and the Manchurian birch. Productivity (based on tree height) demonstrated the potential for using interspecific birch hybrids in the Central Forest-Steppe of Russia (C-3 \times downy birch, 8.3 m; B-5 \times silver birch, 7.1 m; and B-5 \times Manchurian birch, 7.3 m).

Key words: hybridization, quantitative traits, diploid, tetraploid, silver birch, downy birch, seed propagation

Способность к гибридизации и гибридный потенциал в роде Берёза в Центральной лесостепи России

И.Ю. Исаков, Е.О. Видягина, Л.И. Колтунова

В статье приводятся сведения о возможности гибридизации и гибриднему потенциалу в роде Берёза. Приводятся данные по росту гибридов берёзы первого F_1 и второго F_2 поколения при семенной репродукции. Изучалось семенное потомство разного генетического происхождения (межвидовые гибриды, гибриды местных берёз с интродуцированными): берёза повислая, свободное опыление – С-31, С-4, С-27, С-20, самоопыление – С-51; берёза пушистая, свободное опыление – Б-12, Б-20, Б-3, самоопыление – Б-11. Гибриды: С-2 × б. бумажная, Б-5 × смесь пыльцы берёзы повислой, Б-4 × б. вишнёвая, Б-5 × б. маньчжурская. Подтверждена двунаправленная гибридизация в роде Берёза для диплоидной берёзы повислой и тетраплоидной берёзы пушистой. Также получены жизнеспособные гибриды между берёзой повислой и б. бело-китайской, б. бумажной, б. вишнёвой и б. пушистой; между берёзой пушистой и б. вишнёвой, б. бело-китайской, б. маньчжурской. У обоих местных видов подтверждена интрогрессивная гибридизация. В результате проведения искусственной гибридизации выявлен большой гибридный потенциал у полиплоидного вида берёз – берёзы пушистой. Получены гибриды с берёзой маньчжурской. Кроме гибридов, полученных при скрещивании берёзы повислой с берёзой бумажной, берёза пушистая во второй генерации образовала гибриды с берёзой вишневой и берёзой маньчжурской. Показатель продуктивности (по высоте дерева) показал перспективность использования в Центральной лесостепи России межвидовых гибридов берёз (С-3 × б. пушистая, 8,3 м; Б-5 × б. повислая, 7,1 м и Б-5 × б. маньчжурская, 7,3 м).

Ключевые слова: гибридизация, количественные признаки, диплоид, тетраплоид, берёза повислая, берёза пушистая, семенное размножение

Исаков Игорь Юрьевич – профессор кафедры лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений, д-р с.-х. наук

E-mail: labgen@vgtta.vrn.ru

Видягина Елена Олеговна – научный сотрудник группы лесной биотехнологии, канд. биол. наук

Колтунова Людмила Ивановна – аспирант кафедры лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений

¹ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»

394087, г. Воронеж, ул. Тимирязева, д. 4

Телефон: +7 (473) 253–78–47

²Филиал ГНЦ ФГБУН Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук (ФИБХ)

142290, Московская область, г. Пущино, Проспект науки, д. 6

Введение

Гибридизация, или гибридологический метод — один из основных методов генетики, основанный на скрещивании организмов с различающимися признаками (количественными и/или качественными) и анализе семенного потомства (в случае растений) на предмет наследования изучаемого признака в ряду поколений. В России гибридизация на древесных растениях впервые была проведена в 1759 году профессором Российской Академии наук И. Кёльрейтером. Им же впервые отмечена возможность получения у древесных растений хозяйственно ценных гибридов с эффектом гетерозиса [2]. С помощью гибридизации решаются проблемы несовместимости деревьев, определения родительских генотипов, получения устойчивых растений как к неблагоприятным факторам среды, так и к возбудителям заболеваний, адаптации к новым природным условиям, и многие другие [5, 10, 13, 26, 28].

Гибридизация обеспечивает возможность быстрого эволюционного скачка; обычно вызывает взрыв изменчивости во втором поколении, при этом могут появиться ценные формы (генотипы), которые не могли бы возникнуть внутри вида благодаря медленным темпам эволюции [7]. Считается, что в свободно скрещивающейся популяции эволюция не будет иметь места, когда совместно действующие гены вызывают довольно крупные изменения и в то же время каждый ген неблагоприятен в отдельности. У самоопыляющихся или сильно инбридированных видов эволюция возможна в том случае, когда несколько мутаций, полезных в комбинации друг с другом, но вредных в отдельности, встречается одновременно (там же).

Явление гибридизации в роде Берёза вместе со значительным варьированием морфологических признаков значительно осложняет идентификацию видов. В результате выделение четких и ясных признаков вида, их наследование, становится сложной задачей.

Среди других положительных послед-

ствий селекции является отдалённая гибридизация, позволяющая объединить в новых генотипах, ранее не встречавшихся в природе, ценные свойства и признаки, которые в ходе эволюции разошлись на значительное расстояние друг от друга [8].

Экспериментальные скрещивания разных видов берёз, в частности повислой и пушистой [14] показали, что все гибридные особи имели триплоидный набор ($2n = 42$) хромосом, а родители, соответственно, 28 и 56 хромосом. В опытах гибриды оказывались, как правило, стерильными. Экспериментально показано, что гибридизация между берёзой повислой и пушистой может идти только в одном направлении, так как пыльца берёзы повислой не прорастает нормально на рыльцах берёзы пушистой. Опыты по искусственной гибридизации упомянутых видов берёз, по свидетельству некоторых российских исследователей [3] также показали, что гибридные семена или совсем не прорастают, или по всхожести значительно уступают контролю.

Рядом работ по изучению цитологического и метаболического полиморфизма берёз в Центральном Черноземье [1, 4, 6, 29] показано его проявление на физиолого-биохимическом, клеточном и субклеточном уровнях.

По сравнению с объектами растениеводства прогресс в геномике лесных древесных пород наблюдается значительно меньше. Этому способствует очень большой размер многих геномов деревьев (например, от 19 до 24 Гб у еловых и сосновых пород) и ограниченное финансирование [23].

Работа по расшифровке генома берёзы повислой была опубликована в 2017 году [27]. Среди характеристик геномных адаптаций авторы отмечают дубликацию генов, участвующих в ответных реакциях на действия окружающей среды, которые были вызваны не полиплоидией, а продолжающимися процессами тандемного повторения. Такие повторы генерируются теми же механизмами, что и варианты номеров копий (CNV), которые в последнее время интенсивно изу-

чаются (особенно в геномах животных) как адаптивные “регуляторы настройки” на межпопуляционном уровне. Хромосомные структуры служат, кроме того, и инструментом, осуществляющим то развитие, которое они же предопределяют: “... они и архитектурный проект, и строительная бригада в одно и то же время” [9].

Количественные признаки, которые проявляют непрерывное распределение, являются наиболее экономически важными в сельскохозяйственной и лесной генетике.

Морфологические признаки используются не только для идентификации видов, родов и семейств; но и для оценки систематических взаимосвязей и для разделения сортов, селекционных линий и т. д. В отличие от молекулярных маркеров, морфологические признаки часто сильно зависят от окружающей среды, и, следовательно, необходимы специальные селекционные программы и экспериментальные разработки, чтобы отличать генотипические вариации от фенотипических. Напротив, современные молекулярные технологии предоставляют практически неограниченное количество потенциальных маркеров на генотипическом уровне [15, 31].

Генетические маркеры представляют собой инструменты для определения как близких семейных отношений, так и реализованной системы размножения между особями сообщества [16]. Идентификация одного из них, или обоих родителей индивида называется «анализом происхождения». Если известно материнское дерево, от которого получено семя, как в случае сбора семян непосредственно с материнского дерева, предположение только о (отцовском) доноре пыльцы или родителе пыльцы называется «анализом отцовства». Тем не менее, даже в тех случаях, когда такие тесные генеалогические связи либо не могут быть выявлены, либо не представляют первостепенного интереса, ДНК-маркеры могут дать информацию о системе размножения, которая реализуется в лесных насаждениях.

Внутри рода Берёза наблюдается явление полиплоидии, виды образуют ряд от диплоидов до октаплоидов. Полиплоиды в роде *Betula* составляют почти 60 % описанных таксонов, при этом уровень плоидности достигает додекаплоида [30]. Многочисленные исследования полиплоидных групп берёз показали, что виды с большим числом хромосом, как правило, происходят от видов с меньшим числом. Бесплодие, возникающее у некоторых гибридов, может быть устранено путем удвоения их хромосомного набора, что переводит их на более высокий уровень плоидности [32, 33].

Высокая частота полиплоидии, и особенно аллополиплоидии, в пределах рода может быть по нескольким причинам. Размер гаплоидного генома *Betula* относительно невелик (там же), это означает, что полиплоидизация может быть менее затратной, чем у видов с более крупными гаплоидными геномами [17, 20]. Виды *Betula* опыляются ветром, и между многими видами была зарегистрирована частая гибридизация. Например, были обнаружены естественные гибриды между *B. pubescens* (4×) × *B. nana* (2×), *B. papyrifera* (6×) × *B. alleghaniensis* (6×), *B. alleghaniensis* (6×) × *B. lenta* (2×) и *B. platyphylla* (2×) × *B. albosinensis* (4×) [11, 18]. Гибридизация является неотъемлемой частью формирования аллополиплоидов и сама по себе может способствовать образованию редуцированных гамет [24]. Многие виды *Betula* являются первопроходцами в условиях высоких широт и больших высот, которые также могут способствовать образованию редуцированных гамет [21, 25].

На молекулярном уровне показано, что анализ состава РНК позволяет изучить изменение транскрипционной активности генов при эффекте аллополиплоидизации [12].

Темпы видообразования у диплоидных видов были явно выше, чем у полиплоидов, о чём свидетельствуют высокие вероятности более активного видообразования у диплоидов у большинства родов. При этом вероятно-

сти вымирания у диплоидных видов ниже, чем у полиплоидов, а полиплоидные виды появляются относительно часто, но зато оказываются недолговечными и быстро вымирают [22].

Таким образом, имеется противоречивая информация о направленном получении гибридов берёзы и использовании в качестве материнского дерева диплоидного или тетраплоидного видов. Наша работа посвящена изучению этой проблемы в условиях Центральной лесостепной зоны России.

Цель работы – изучить селекционные количественные характеристики гибридного семенного потомства берёз на созданных объектах ЕГСК (Единого Генетико-Селекционного Комплекса) для выявления оптимальных видов доноров и акцепторов пыльцы с точки зрения продуктивности.

Задачи исследования:

- обобщить литературные данные и практическую способность к скрещиванию (гибридизации) в роде Берёза;
- определить гибридный потенциал у селекционных форм и гибридов F_2 берёз через фенотипическое проявление признака рост в высоту;
- дать характеристику роста в высоту гибридов местных видов берёз, где в качестве материнских деревьев выступали берёзы повислая и берёза пушистая.

Объекты и методы исследований

Первый анализируемый в исследовании объект ЕГСК селекционных форм, видов и гибридов берёзы F_1 был создан 1983 году путём гибридизации и самоопыления в Воронежском государственном природном биосферном заповеднике им. В.М. Пескова. Географические координаты: $51^{\circ}58'02.53''$ с. ш., $39^{\circ}26'02.95''$ в. д.

В 1991 и 1993 гг. в этих культурах по апробированной нами методике [19] также были проведены генетико-селекционные мероприятия и получено семенное потомство второго поколения, F_2 , которое в рендомизированных

повторностях высажено в разных экологических условиях для изучения роста и развития полученных гибридов. Географические координаты объекта F_2 : $52^{\circ}03'50.97''$ с. ш., $39^{\circ}12'59.24''$ в. д.; Рамонский район, окрестности с. Князево. Другой объект F_2 деревьев берёзы такого же генетического происхождения заложен в Семилукском питомнике. Географические координаты: $51^{\circ}42'31.06''$ с. ш., $38^{\circ}57'05.03''$ в. д.

Методика получения растительного материала включает предварительный отбор деревьев, постановку пергаментных изоляторов для предотвращения попадания чужеродной пыльцы с одновременным удалением мужских серёжек, этикетированием побегов, контролем прохождения цветения у рядом стоящих деревьев и сбор инбредных и гибридных семян. Семена от свободного опыления собирали одновременно; для морфологических показателей испытуемых гибридных деревьев берёз деревья аутбредного происхождения служили в качестве контроля. Для определения основных статистических характеристик использовался пакет программ Statistica v. 12.

Семена интродуцированных берёз для гибридизации были собраны:

- с материнских деревьев, произрастающих в Ботаническом саду Воронежского государственного университета им. Б.М. Козо-Полянского – при создании объекта F_1 ;
- для создания F_2 – в дендрарии Семилукского лесопитомника ВНИИЛГИСбиотех весной 1991 года (объект у с. Князево) весной 1993 года (объект Семилукский лесопитомник). Посадка двухлетних саженцев производилась под меч Колесова на лесокультурную площадь в нарезанные борозды. Замеры высот в раннем возрасте (до 10 лет) проводили мерным шестом, в последующие годы – высотомером Haglóf, согласно инструкции.

Результаты и их обсуждение

Статистические характеристики семенного потомства двух видов берёз гибридного происхождения первого поколения.

1. Берёза повислая (*Betula pendula* Roth)

Для всех полученных семей берёз был проведён тест на нормальность распределения по признаку рост в высоту, определены значения критериев Колмогорова–Смирнова и Шапиро–Вилка, средние значения

признака и количество деревьев в выборке. Материнские деревья берёзы повислой (С-1, С-2, С-3, С-4) образовали гибриды с б. белой китайской, б. бумажной, б. вишневой, б. пушистой. Данные представлены в таблице 1.

Таблица 1

Характеристика семей берёзы повислой

Гибридная комбинация	Высота дерева, м	Количество деревьев в семье, шт.
С-1 × б. белая китайская	5,0	3
С-2 × б. бумажная	7,0	3
С-3 × б. вишнёвая 4	6,0	11
С-2 × б. вишнёвая 3	6,4	4
С-2 × б. вишнёвая 1	7,2	5
С-3 × б. пушистая	8,3	5
С-4 × б. пушистая	7,4	7
С-4 × б. вишнёвая 3	4,9	6
С-2 × б. белая китайская	5,0	3
С-2 × б. бумажная	7,0	3
С-3 × б. вишнёвая 4	6,0	11
С-2 × б. вишнёвая 3	6,4	4
С-2 × б. вишнёвая 1	7,2	5
С-3 × б. пушистая	8,3	5
С-4 × б. пушистая	7,4	7
С-4 × б. вишнёвая 3	4,9	6
С-69 × Аномальная	8,8	6
С-1 контроль	8,3	9
С-2 контроль	7,1	17
С-3 контроль	6,9	13
С-4 контроль	7,8	13
С-69 контроль	7,7	14
Итого	7,2	116

На рисунке 1 показана изменчивость роста гибридов берёзы повислой, которая выступала в качестве материнского растения с интродуцированными видами — берёзой белой китайской, бумажной, вишнёвой и местной берёзой пушистой. Для контроля использовался рост деревьев, полученных при свободном опылении.

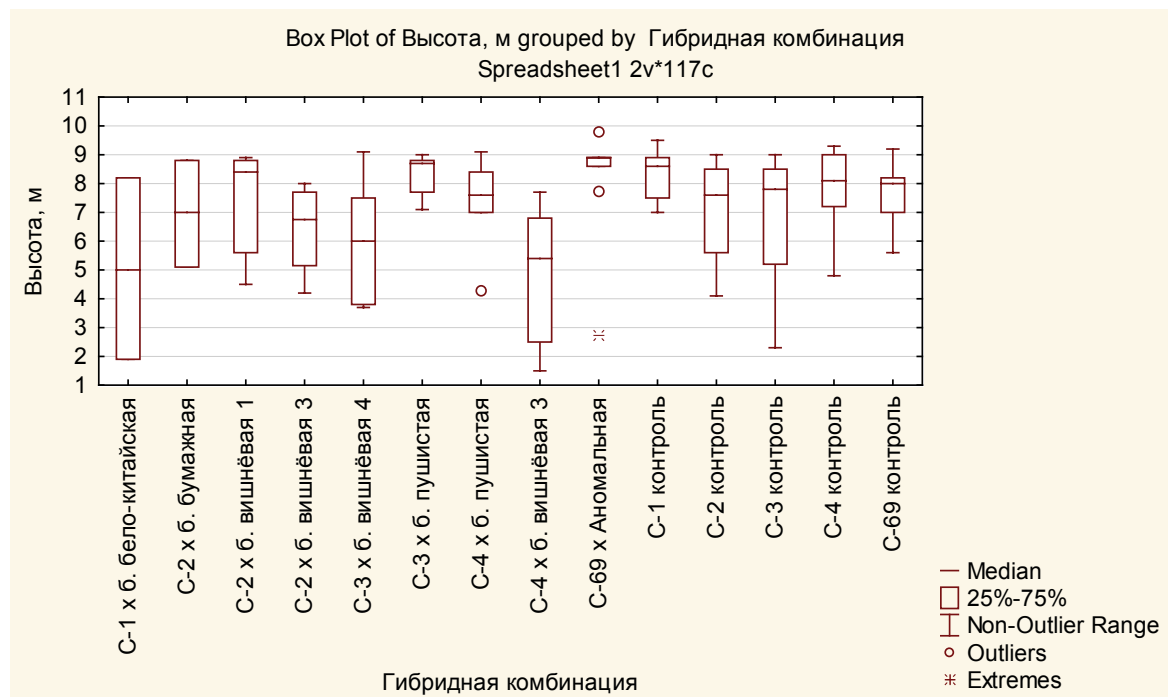


Рис. 1. Средние значения признака «рост в высоту» у гибридных семей и контроля берёзы повислой

В целом рисунок 1 демонстрирует разнокачественность выборок гибридных и контрольных растений. Семьи контрольных деревьев С-1, С-2, С-3, С-4 и С-69 показали типичный характер для графика box plot, с медианными значениями и данными, не выходящими за пределы диапазона. Гибридные семьи отличаются аномальными значениями, выходящими за рамки нормального распределения, и нарушениями диапазона без выбросов.

2. Берёза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.)

В гибридизации использовались материнские деревья Б-1, Б-2, Б-4 и Б-5. Они образовывали гибридные растения при скрещивании с б. бумажной, б. повислой,

б. пушистой (внутривидовые гибриды), б. вишнёвой, б. белой китайской и б. маньчжурской (табл. 2).

На рисунке 2 представлена изменчивость роста семей гибридов берёзы пушистой с интродуцированными б. бумажной, б. вишнёвой, б. белой китайской, б. маньчжурской, также межвидовых и внутривидовых, и контрольных семей Б-1, Б-2, Б-3, Б-4, Б-5.

Из рисунка 2 видно, что гибридные комбинации с интродуцированными видами берёз на основе берёзы пушистой также имели нарушения в характере графика box plot. У берёзы пушистой наблюдается больший потенциал к образованию гибридов, в частности, ещё с одним видом, берёзой маньчжурской.

На рисунке 3 показан характер распределения изменчивости гибридов берёзы повислой и берёзы пушистой разных гибридных комбинаций второго поколения, полученных при семенном размножении.

Кроме гибридов, образованных берёзой повислой с берёзой бумажной, берёза пушистая во второй генерации образовала гибриды с берёзой вишневой и берёзой мань-

чжурской. Самым большим ростом в высоту отличались отдельные деревья берёзы пушистой (Б-3 св – 22,3 м), берёзы повислой (С-51 со – 20,2 м) и гибрида С-2 × берёза бумажная – 20 м.

В таблице 3 приведены данные по среднесемейным значениям роста в высоту, количеству полученных деревьев и стандартному отклонению, полученному при вычислении статистических характеристик семей.

Таблица 2

Характеристика семей берёзы пушистой

Гибридная комбинация	Высота дерева, м	Количество деревьев в семье, шт.
Б-1 × б. бумажная	4,4	15
Б-1 × б. повислая	6,4	7
Б-1 × б. пушистая	6,9	7
Б-1 × б. вишнёвая 1	7,0	4
Б-2 × б. бумажная	5,3	12
Б-2 × б. белая китайская	6,8	6
Б-1 × б. бумажная	4,4	15
Б-2 × б. повислая	6,7	3
Б-2 × б. маньчжурская	5,4	4
Б-4 × б. белая китайская	5,6	5
Б-5 × б. бумажная	3,2	7
Б-5 × б. повислая	7,1	7
Б-5 × б. белая китайская	4,8	28
Б-5 × б. маньчжурская	7,3	3
Б-1 контроль	6,6	16
Б-2 контроль	5,3	16
Б-3 контроль	5,5	7
Б-4 контроль	3,9	3
Б-5 контроль	5,1	5
Итого	5,5	155

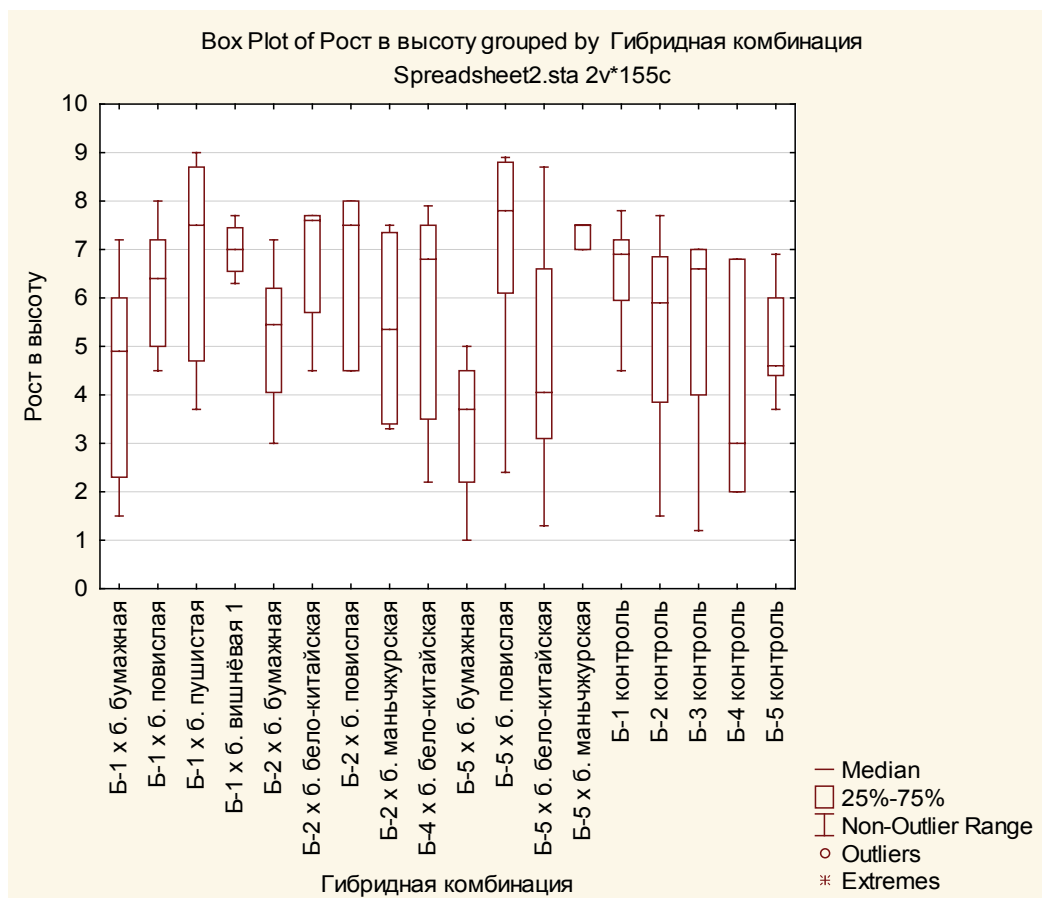


Рис. 2. Средние значения признака «рост в высоту» у гибридных семей и контроля берёзы пушистой

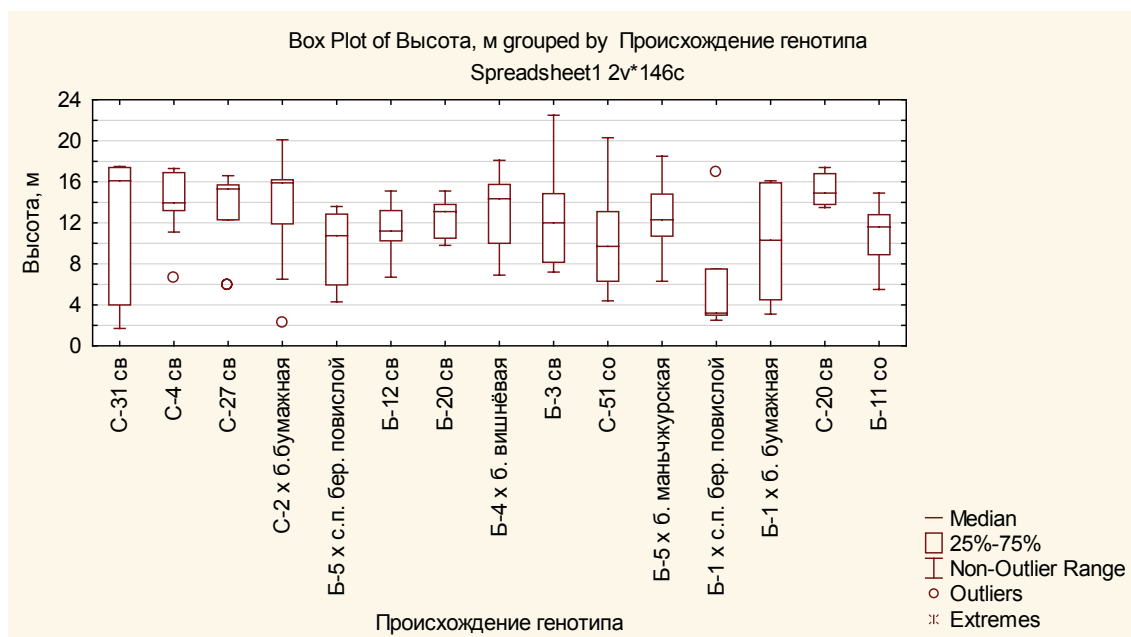


Рис. 3. Изменчивость роста в высоту берёзы повислой, берёзы пушистой и некоторых гибридов F2

Таблица 3

Основные статистические характеристики генотипов берёз
разного генетического происхождения

Происхождение	Рост в высоту, м $M \pm m$	Количество деревьев, шт.	Стандартное отклонение
С-31 св. оп.	12,6 ± 2,5	7	6,8
С-4 св. оп.	14,8 ± 0,7	9	2,1
С-27 св. оп.	15,0 ± 0,6	8	1,4
С-2 × б. бумажная	14,9 ± 1,4	8	4,1
Б-5 × с. п. б. повислая	9,7 ± 1,0	12	3,6
Б-12 св. оп.	11,6 ± 0,7	12	2,4
Б-20 св. оп.	12,5 ± 0,5	11	1,8
Б-4 × б. вишневая	13,0 ± 1,0	12	3,6
Б-3 св. оп.	12,5 ± 1,8	8	5,2
С-51 самооп.	10,9 ± 1,9	9	5,6
Б-5 × б. маньчжурская	12,5 ± 0,8	17	3,2
С-20 св. оп.	15,2 ± 0,6	7	1,5
Б-11 самооп.	10,9 ± 0,9	10	2,8

Примечание. С – берёза повислая; Б – берёза пушистая; «св. оп.» – свободное опыление; «с. п.» – смесь пыльцы; «самооп.» – самоопыление

Показатели роста в высоту.

Свободное опыление. Максимальным показателем среднесемейного роста на чернозёмной почве отличалась семья берёзы повислой С-20 – 15,2 метра, у берёзы пушистой – семья Б-20 (12,55 метра). У берёзы пушистой Б-3 при таком способе опыления одно дерево имело самый высокий показатель высоты среди всех деревьев – 22,3 метра.

Самоопыление. В эксперименте при этом способе опыления получены две семьи – берёза пушистая Б-11 и б. повислая С-51. Средневыборочные значения – 10,92 и 10,97 м, соответственно.

Рост гибридов. Проводился мониторинг роста следующих гибридов с местными и интродуцированными видами: берёза повислая 2 × б. бумажная, берёза пушистая 5 × смесь пыльцы б. повислой, берёза пушистая 4 × б. вишнёвая, б. пушистая 5 × б. маньчжурская. Максимальные и минимальные среднесемейные значения – С-2 × б. бумаж-

ная – 14,9 метра и Б-5 × с. п. б. повислой – 9,7 метра.

Заключение

Показана возможность межвидовой и межсекционной гибридизации и получения фертильных гибридных растений в роде Берёза. Межсекционный гибрид Б-4 × берёза вишнёвая по среднесемейному показателю роста в высоту (13,0 м) превышал таковые у гибридов Б-5 × с. п. б. повислая (9,7 м) и Б-5 × б. маньчжурская (12,5 м), но уступал в росте гибридам С-2 × б. бумажная (14,9 м). Поскольку б. бумажная является октаплоидом ($2n = 8x = 112$) [32], перспективно для получения высокопродуктивных гибридов скрещивание с деревьями-донорами пыльцы, имеющими повышенную ploidy по сравнению с материнскими деревьями (берёза повислая, $2n = 2x = 28$);

Два местных вида берёз, повислая и пушистая, полученные при разных способах опыления (самоопыление и свободное опыле-

ние), достаточно хорошо растут на чернозёмных почвах. Лидером по росту в высоту является берёза повислая со среднесемейными показателями 12,6; 14,8; 15,1; 11,0 и 15,2 м. Однократный инбридинг повлиял на рост семьи С-51, и её показатель был минимальным среди них.

Берёза пушистая занимает подчинённое положение к первому виду, заключающемся в более депрессивном росте – среднесемейные показатели 11,6; 12,5; 12,5 и 10,9 м. Также потомство самоопыленной семьи Б-11 имело минимальное значение этого признака (10,9 м).

Статистически достоверные различия, выявленные с применением программы

ANOVA ($p < 0,05$), получены между семьями Б-1 × с. п. б. повислая и С-27 св. оп. (0,41), С-2 × б. бумажная (0,049) и С-20 св. оп.

В результате гибридизации разных видов и форм берёз получены гибриды как при опылении берёзы повислой, так и б. пушистой.

Таким образом, по общей продуктивности для чернозёмных почв можно рекомендовать выращивание берёзы повислой. Кроме этого, отдельные деревья б. пушистой известного генетического происхождения могут также быть использованы для выращивания на этих типах почв.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (Соглашение № 22–64–00036).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Буторина, А.К. Влияние экологической обстановки в местах произрастания материнских деревьев на качество семенного потомства березы повислой / А.К. Буторина, Т.В. Вострикова // Лесное хозяйство. – 2004. – № 5. – С. 20–23.
2. Кельрейтер, Й.Г. Учение о поле и гибридизации растений / Й.Г. Кельрейтер. – Сельхозгиз, 1938. – 246 с.
3. Махнёв, А.К. О закономерностях внутривидовой изменчивости берёзы по биологическим свойствам семян в горах северного Урала / А.К. Махнёв, О.В. Махнева // Экология. – 1979. – № 2. – С. 22–32.
4. Машкина, О.С. Цитоморфометрические особенности каллусной ткани березы в условиях культуры *in vitro* / О.С. Машкина, Т.М. Табацкая, А.А. Бугаева // В сб.: Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов. Межрегиональный сборник научных работ. – Воронеж, 2021. – С. 146–154. – DOI: 10.31857/S0475145020060051.
5. Медведева, С.О. Использование ITS-маркеров для определения видовой принадлежности берез секции *Arterocaryon* / С.О. Медведева, О.Е. Черепанова, Е.Г. Филиппов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2023. – Т. 22, № 2. – С. 187–190. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=55079904> (дата обращения 12.08.2025).
6. Табацкая, Т.М. Опыт долговременного хранения коллекции ценных генотипов березы с использованием безгормональных питательных сред / Т.М. Табацкая, О.С. Машкина // Лесоведение. – 2020. – № 2. – С. 147–161. – DOI: 10.31857/S0024114820020084.
7. Холдэн, Дж.Б.С. Факторы эволюции / Дж.Б.С. Холдэн. – М.-Л.: Госуд. изд-во биологич. и мед. литературы, 1935. – 124 с.
8. Цицин, Н.В. Теория и практика отдалённой гибридизации / Н.В. Цицин. – М.: Наука, 1981. – 160 с.
9. Шредингер, Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? / Э. Шредингер. – М.: РИМИС, 2009. – 176 с.
10. Anamthawat-Jónsson, K. Naturally occurring triploid birch hybrids from woodlands in Iceland are partially fertile / K. Anamthawat-Jónsson, L. Karlsdóttir, A.E.T. Thórsson, M.H. Jóhannsson // New Forests. – 2021. – № 52. – P. 659–678. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09816-z>.

11. Anamthawat-Jónsson, K. Hybrid introgression: the outcomes of gene flow in birch / K. Anamthawat-Jónsson // *ScienceAsia*. – 2019. – № 45. – P. 203–211. – DOI: 10.2306/scienceasia.
12. Buggs, R.J. Transcriptomic shock generates evolutionary novelty in a newly formed, natural allopolyploid plant / R.J.A. Buggs, L. Zhang, N. Miles [et al.] // *Curr. Biol.* – 2011. – № 21. – P. 551–556. – DOI: 10.1016/j.cub.2011.02.016.
13. Chen, S. Genome sequence and evolution of *Betula platyphylla* / S. Chen, Y. Wang, L. Yu [et al.] // *Horticulture Research*. – 2021. – № 8. P. 37. – DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00481-7>
14. Eifler, I. Artkreuzungen bei Birken / I. Eifler // *Der Zächter*. – 1956. – N 26. – P. 342–346.
15. Ewing, B. Analysis of expressed sequence tags indicates 35,000 human genes / B. Ewing, P. Green // *Nature Genetics*. – 2000. – N 25. – P. 232–234. – DOI: 10.1038/76115.
16. Gillet, E.M. Qualitative inheritance analysis of isoenzymes in haploid gametophyte: Principles and a computerized method / E.M. Gillet // *Silvae Genetica*. – 1996. – N 45. – P. 8–16.
17. Guignard, M.S. Impacts of nitrogen and phosphorus: from genomes to natural ecosystems and agriculture / M.S. Guignard, A.R. Leitch, C. Acquisti [et al.] // *Front. Ecol. Evol.* – 2017. – № 5. – P. 70. – DOI: 10.3389/fevo.2017.00070.
18. Hu, Y.N. Population structure of *Betula albosinensis* and *Betula platyphylla*: evidence for hybridization and a cryptic lineage / Y.N. Hu, L. Zhao, R.J.A. Buggs [et al.] // *Ann. Bot.* – 2019. – № 123. – P. 1179–1189.
19. Isakov, I.Yu. The effect of a single inbreeding on the growth and development of fast-growing tree species, *Betula pendula* and *Betula pubescens* / I.Yu. Isakov // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* – 2021. – № 875. – DOI: 10.1088/1755-1315/875/1/012014.
20. Leitch, A.R. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants / A.R. Leitch, I.J. Leitch // *New Phytol.* – 2012. – № 194. – P. 629–646.
21. Mason, A.S. Production of viable male unreduced gametes in *Brassica interspecific* hybrids is genotype specific and stimulated by cold temperatures / A.S. Mason, M.N. Nelson, G. Yan, W.A. Cowling // *BMC Plant Biol.* – 2011. – № 11. – P. 103.
22. Mayrose, I. Recently Formed Polyploid Plants Diversify at Lower Rates / I. Mayrose, S.H. Zhan, C.J. Rothfels [et al.] // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – P. 1257.
23. Neale, D. Forest tree genomics: growing resources and applications / D. Neale, A. Kremer // *Nature Reviews Genetics*. – 2011. – N 12. – P. 111–122. – DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg2931>.
24. Ramsey, J. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants / J. Ramsey, D.W. Schemske // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1998. – № 29. – P. 467–501.
25. Ramsey, J. Unreduced gametes and neopolyploids in natural populations of *Achillea borealis* (Asteraceae) / J. Ramsey // *Heredity*. – 2007. – № 98. – P. 143–150.
26. Raulo, J. In Finnish (English title: Birch book). Gummerus Oy, Jyväskylä, 1981. – 130 p.
27. Salojärvi, J. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch / J. Salojärvi, O.P. Smolander, K. Nieminen et al. // *Nature Genetics*. – 2017. – N 49. – P. 904–912. – DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.3862>.
28. Shestibratov, K.A. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome / K.A. Shestibratov, E.N. Mescherova, K.V. Krutovsky [et al.] // *Frontiers in genetics*. – 2021. – Vol. 12. – No FEB. – P. 625764. – DOI: 10.3389/fgene.2021.625764. – EDN SLSAEC.
29. Vostrikova, T.V. Use of physiological-biochemical, cellular and sub-cellular characteristics of *Betula pendula* as markers of seed germination and monitoring territory pollution / T.V. Vostrikova, O.A. Zemlyanukhina, V.N. Kalaev // *Periodico Tche Quimica*. – 2019. – Vol. 16, no. 32. – P. 1034–1045.

30. Wang, N. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) / N. Wang, H.A. McAllister, P.R. Bartlett, R.J.A. Buggs // *Ann. Bot.* – 2016. – N 117. – P. 1023–1035. – DOI: 10.1093/aob/mcw048.
31. Weising, K. DNA fingerprinting in plants: principles, methods, and applications / K. Weising, H. Nybom, M. Pfenninger [et al.] // Taylor and Francis Group. CRC press. Second Edition, 2005. – 444 p. – DOI: 10.1201/9781420040043.
32. Woodworth, R.H. *Cytomixis* / R.H. Woodworth // *Journal of the Arnold Arboretum*. Harvard University. – 1931. – N 12. – P. 23.
33. Wright, S. Evolution in Mendelian populations / S. Wright // *Genetics*. 16. Un. of Chicago, 1931. – 63 p.

REFERENCES

1. Butorina, A.K., Vostrikova T.V. The influence of the environmental situation in the places where maternal trees grow on the quality of seed progeny of silver birch. *Forestry [Lesnoye khozyaystvo]*, 2004, no. 5, pp. 20–23. (In Russian).
2. Kelreiter J.G. The doctrine of field and plant hybridization. Selkhozgiz, 1938, 246 p. (In Russian).
3. Makhnev A.K. Makhneva O.V. On the patterns of intraspecific variability of birch according to the biological properties of seeds in the mountains of the Northern Urals. *Ecology [Ekologiya]*, 1979, no. 2, pp. 22–32. (In Russian).
4. Mashkina O.S. Tabatskaya T.M., Bugayeva A.A. Cytomorphometric features of birch callus tissue under *in vitro* culture conditions. *In the collection: Organization and regulation of physiological and biochemical processes. Interregional collection of scientific papers [V sb.: Organizatsiya i regulyatsiya fiziologo-biokhimicheskikh protsessov. Mezhhregional'nyy sbornik nauchnykh rabot]*. Voronezh, 2021, pp. 146–154. DOI: 10.31857/S0475145020060051. (In Russian).
5. Medvedeva S.O., Cherepanova O.Ye., Filippov Ye.G., Koporikov A.R. Using ITS markers to determine the species affiliation of birches of the section *Apterocaryon*. *Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia [Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii]*, 2023, vol. 22, no. 2, pp. 187–190. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=55079904> (accessed: 12.08.2025). (In Russian).
6. Tabatskaya T.M., Mashkina O.S. Experience of long-term storage of a collection of valuable birch genotypes using hormone-free nutrient media. *Forestry [Lesovedeniye]*, 2020, no. 2, pp. 147–161. DOI: 10.31857/S0024114820020084. (In Russian).
7. Holden J.B.S. Factors of evolution. Moscow-Leningrad, State publishing house of biological and medical literature, 1935, 124 p. (In Russian).
8. Tsitsin N.V. Theory and practice of distant hybridization. Moscow, Science, 1981, 160 p. (In Russian).
9. Shredinger, E. What is life from the point of view of physics? Moscow, RIMIS, 2009, 176 p. (In Russian).
10. Anamthawat-Jónsson K., Karlsdóttir L., Þórsson A.E.T., Jóhannsson M.H. Naturally occurring triploid birch hybrids from woodlands in Iceland are partially fertile. *New Forests*, 2021, no. 52, pp. 659–678. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09816-z>.
11. Anamthawat-Jónsson K. Hybrid introgression: the outcomes of gene flow in birch. *ScienceAsia*, 2019, no. 45, pp. 203–211. DOI: 10.2306/scienceasia.
12. Buggs R.J., Zhang L., Miles N., Tate J.A., Gao L., Wei W., Schnable P.S., Barbazuk W.B., Soltis P.S., Soltis D.E. Transcriptomic shock generates evolutionary novelty in a newly formed, natural allopolyploid plant. *Curr. Biol.*, 2011, no. 21, pp. 551–556. DOI: 10.1016/j.cub.2011.02.016.
13. Chen S., Wang Y., Yu L., Zheng T., Wang S., Yue Z., Jiang J., Kumari S., Zheng C., Tang H., Li J., Li Y., Chen J., Zhang W., Kuang H., Robertson J.S., Zhao P.X., Li H., Shu S., Yordanov Y.S., Huang H., Good-

- stein D.M., Gai Y., Qi Q., Min J., Xu C., Wang S., Qu G.Z., Paterson A.H., Sankoff D., Wei H., Liu G., Yang C. Genome sequence and evolution of *Betula platyphylla*. *Horticulture Research*, 2021, no. 8, p. 37. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00481-7>.
14. Eifler I. Artkreuzungen bei Birken. *Der Zachter*, 1956, no. 26, pp. 342–346.
 15. Ewing B., Green P. Analysis of expressed sequence tags indicates 35,000 human genes. *Nature Genetics*, 2000, no. 25, pp. 232–234. DOI: 10.1038/76115.
 16. Gillet E. M. Qualitative inheritance analysis of isoenzymes in haploid gametophyte: Principles and a computerized method. *Silvae Genetica*, 1996, no. 45, pp. 8–16.
 17. Guignard M.S., Leitch A.R., Acquisti C., Eizaguirre C., Elser J.J., Hessen D.O., Jeyasingh P.D., Neiman M., Richardson A.E., Soltis P.S., Soltis D.E., Stevens C.J., Trimmer M., Weider L.J., Woodward G., Leitch I.J. Impacts of nitrogen and phosphorus: from genomes to natural ecosystems and agriculture. *Front. Ecol. Evol.*, 2017, no. 5, p. 70. DOI: 10.3389/fevo.2017.00070.
 18. Hu Y.N., Zhao L., Buggs R.J.A., Zhang X.M., Li J., Wang N. Population structure of *Betula albosinensis* and *Betula platyphylla*: evidence for hybridization and a cryptic lineage. *Ann. Bot.*, 2019, no. 123, pp. 1179–1189.
 19. Isakov I.Yu. The effect of a single inbreeding on the growth and development of fast-growing tree species, *Betula pendula* and *Betula pubescens*. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2021; N 875 012014. DOI 10.1088/1755-1315/875/1/012014.
 20. Leitch A.R., Leitch J. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants. *New Phytol.*, 2012, no. 194, pp. 629–646.
 21. Mason A.S., Nelson M.N., Yan G., Cowling W.A. Production of viable male unreduced gametes in *Brassica interspecific* hybrids is genotype specific and stimulated by cold temperatures. *BMC Plant Biol.*, 2011, no. 11, p. 103.
 22. Mayrose I., Zhan S.H., Rothfels C.J., Magnuson-Ford K., Barker M.S., Rieseberg L.H., Otto S.P. Recently Formed Polyploid Plants Diversify at Lower Rates. *Science*, 2011, vol. 333, pp. 1257.
 23. Neale D., Kremer A. Forest tree genomics: growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics*, 2011, no. 12, pp. 111–122. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg2931>.
 24. Ramsey J., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1998, no. 29, pp. 467–501.
 25. Ramsey J. Unreduced gametes and neopolyploids in natural populations of *Achillea borealis* (Asteraceae). *Heredity*, 2007, no. 98, pp. 143–150.
 26. Raulo J. In Finnish (English title: Birch book). Gummerus Oy, Jyväskylä, 1981, 130 p.
 27. Salojärvi J., Smolander O.P., Nieminen K., Rajaraman S., Safronov O., Safdari P., Lamminmäki A., Immanen J., Lan T., Tanskanen J., Rastas P., Amiryousefi A., Jayaprakash B., Kammonen J.I., Hagqvist R., Eswaran G., Ahonen V.H., Serra J.A., Asiegbu F.O., de Dios Barajas-Lopez J., Blande D., Blokhina O., Blomster T., Broholm S., Brosché M., Cui F., Dardick C., Ehonen S.E., Elomaa P., Escamez S., Fagerstedt K.V., Fujii H., Gauthier A., Gollan P.J., Halimaa P., Heino P.I., Himanen K., Hollender C., Kangasjärvi S., Kauppinen L., Kelleher C.T., Kontunen-Soppela S., Koskinen J.P., Kovalchuk A., Kärenlampi S.O., Kärkönen A.K., Lim K.J., Leppälä J., Macpherson L., Mikola J., Mouhu K., Mähönen A.P., Niinemets Ü., Oksanen E., Overmyer K., Palva E.T., Pazouki L., Pennanen V., Puhakainen T., Poczai P., Possen B.J.H.M., Punkkinen M., Rahikainen M.M., Rousi M., Ruonala R., van der Schoot C., Shapiguzov A., Sierla M., Sipilä T.P., Sutela S., Teeri T.H., Tervahauta A.I., Vaattovaara A., Vahala J., Vetchinnikova L., Welling A., Wrzaczek M., Xu E., Paulin L.G., Schulman A.H., Lascoux M., Albert V.A., Auvinen P., Helariutta Y., Kangasjärvi J. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch. *Nature Genetics*, 2017, no. 49, pp. 904–912. DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.3862>.

28. Shestibratov K.A., Baranov O.Y., Mescherova E.N., Kiryanov P.S., Panteleev S.V., Mozharovskaya L.V., Krutovsky K.V. and Padutov V.E. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome. *Frontiers in genetics*, 2021, vol. 12, no. FEB, p. 625764. DOI: 10.3389/fgene.2021.625764. – EDN SLSAEC.
29. Vostrikova T.V., Zemlyanukhina O.A., Kalaev V.N. Use of physiological-biochemical, cellular and sub-cellular characteristics of *Betula pendula* as markers of seed germination and monitoring territory pollution. *Periodico Tche Quimica*, 2019, vol. 16, no. 32, pp. 1034–1045.
30. 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, no. 117, pp. 1023–1035. DOI: 10.1093/aob/mcw048.
31. Weising K., Nybom H., Pfenninger M., Wolff K., Kahl G. DNA fingerprinting in plants: principles, methods, and applications. Taylor and Francis Group. CRC press. Second Edition. 2005, 444 p. DOI: 10.1201/9781420040043.
32. Woodworth R.H. Cytomixis. R.H. Woodworth. *Journal of the Arnold Arboretum*. Harvard University, 1931, no. 12, p. 23.
33. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*. 16. Un. of Chicago, 1931, 63 p.

Статья поступила в редакцию 10.10.2025