

УДК 582.632.1:575.858

DOI: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: РАЗНОВИДНОСТЬ ИЛИ САМОСТОЯТЕЛЬНЫЙ ВИД?

*Л. В. Ветчинникова*¹, *д-р биол. наук, доц., гл. науч. сотр.*; *ResearcherID: J-5665-2018*, *ORCID: 0000-0003-2091-905X*

А. Ф. Титов^{2,3}, *чл.-кор. РАН, д-р биол. наук, проф., рук. лаб., гл. науч. сотр.*; *ResearcherID: A-6705-2014*, *ORCID: 0000-0001-6880-2411*

¹Институт леса ФИЦ «Карельский научный центр РАН», ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

²Институт биологии ФИЦ «Карельский научный центр РАН», ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

³Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН», ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; e-mail: titov@krc.karelia.ru

Кратко представлены сведения о том, как формировались и изменялись взгляды на таксономический статус и систематическое положение карельской березы, уникального и высокоценного представителя лесной дендрофлоры, которая в настоящее время произрастает в естественных условиях исключительно в северо-западной части континентальной Европы. На основании собственных и литературных данных и в соответствии с общепринятыми критериями вида (морфологическим, биохимическим, генетическим, репродуктивным, географическим и экологическим) проанализированы многочисленные факты и наблюдения, которые, по мнению авторов, свидетельствуют о соответствии карельской березы таксономическому рангу вида. Рассматриваются вопросы ее обособленности и родственных связей с другими представителями рода *Betula* L. Подчеркивается, что признание карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида важно не только с научной точки зрения, но и имеет немаловажное природоохранное значение, так как существующие международные и национальные природоохранные документы и нормативно-правовые акты ориентированы на животные и растительные организмы, имеющие видовой статус.

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 1. С. 26–48. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

Финансирование: Работа осуществлялась из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН, Институт биологии КарНЦ РАН, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Ключевые слова: карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, таксономический статус, критерии вида, Республика Карелия.

Введение

Карельская береза, или узорчатая береза (англ. – curly birch), является уникальным аборигенным компонентом дендрофлоры Северной, Восточной, а местами – Центральной Европы. Ее высокоценная узорчатая древесина на протяжении не менее 5 столетий привлекает к себе внимание и широко применяется при изготовлении мебели, сувениров, предметов интерьера и домашнего

обихода. Считается, что свое название «карельская» она получила благодаря первым сведениям о распространении этой березы в Карелии, где местное население использовало ее из-за древесины с красивым узором.

До сих пор среди ученых-ботаников нет единого мнения о таксономическом статусе этого редкого представителя рода *Betula L.*, хотя однозначное решение данного вопроса представляет интерес не только в теоретическом, но и практическом плане. Исходя из этого, целью данной работы явилась оценка таксономического статуса карельской березы на основе важнейших общепринятых критериев вида: морфологического (анатомо-морфологического), биохимического (физиолого-биохимического), генетического (цито- и молекулярно-генетического), репродуктивного, географического и экологического. Однако сначала коротко остановимся на истории этого вопроса и попробуем понять причины существующих разногласий относительно таксономического статуса и систематического положения карельской березы.

*Изменение взглядов на таксономический статус
и систематическое положение карельской березы*

Впервые запись о карельской березе с названием «*visa*» в значении «*curly grain wood*» (узорчатая древесина) появилась в словаре финского языка в 1745 г. [70]. В России первые сведения о березе, которая «внутренностью походит на мрамор», также относятся к XVIII в., когда по приглашению Екатерины I специалист лесного дела из Германии Ф.Г. Фокель в период с 1727 по 1753 г. обследовал леса северо-запада России и подготовил книгу по лесоводству, опубликованную в 1766 г. [36, 39]. Почти сто лет спустя, в 1857 г., отечественный ученый-ботаник К.Е. Мерклин впервые предложил для карельской березы латинское название *Betula alba L. var. carelica* Mercklin, которая, по его словам, «имеет коммерческое и местное название древесины – береза карельская [30, с. 82], или карельская береза [30, с. 83], и привозится зимой из Финляндии». Как отметил Мерклин, ее свилеватая и твердая древесина идет на мелкие токарные и столярные работы. Разумеется, подобную информацию нельзя принять в качестве ботанического описания, тем не менее благодаря именно К.Е. Мерклину карельская береза получила особый таксономический статус.

Разноплановые научные исследования карельской березы были начаты лишь в XX в. Вероятно, из-за отсутствия полного описания ее отличительных особенностей систематическое положение карельской березы, предложенное К.Е. Мерклиным, утвердилось в литературе не сразу. Более того, в странах, где она встречается и/или встречалась в естественных условиях, продолжают использовать разные тривиальные названия. Например, в Финляндии карельскую березу называют «*visakoivu*» [60, 70], в Норвегии – *valbjörk* [61, 83], в Швеции – *masurbjörk*, *braun maserbirke* [67, 73, 89] и т.д.

Принятию решения о таксономическом статусе карельской березы долгое время препятствовало и то обстоятельство, что после разделения *Betula alba L.* на два вида (*B. verrucosa* Ehrh. и *B. pubescens* Ehrh.) большинство авторов стали считать карельскую березу разновидностью березы бородавчатой, хотя некоторые находили в ней внешнее сходство и с березой пушистой [25, 60, 87]. В частности, она сходна с *B. verrucosa* по форме листовой пластинки, морфологическому строению побегов, условиям местообитаний. С *B. pubescens* ее объе-

диняет наличие у обеих разных форм роста (от высокоствольной до кустообразной), а также относительно медленный рост, характер ветвления, опушенность побегов и листьев в первые годы развития растений. Финские исследователи неоднократно отмечали присутствие березы пушистой среди семян карельской березы [87]. Н.А. Пономарев (1932), П.Ф. Маевский (1933) и О.И. Кузенева (1936) рассматривали карельскую березу в качестве разновидности березы пушистой [24], а С.Н. Багаев такого рода растения описывал как «карельская береза пушистая» [3]. Тем не менее уже в конце 30-х гг. XX в. явное отличие карельской березы от обоих видов по ряду признаков, и в первую очередь по текстуре древесины, послужило основанием Н.О. Соколову – первооткрывателю карельской березы в России – для выделения ее в особую форму *B. verrucosa* Ehrh. f. *carelica* Soc., а позднее – и разновидности *B. verrucosa* Ehrh. var. *carelia* N. Sok. [38–41]. Признание карельской березы в качестве разновидности находим также в работе чешского исследователя Г. Хейтманека [59].

Однако противоречивость мнений относительно таксономического статуса карельской березы сохранялась в течение многих десятилетий. К 40-50-м гг. прошлого века в разных странах Европы усилился интерес к карельской березе и ее заново стали «открывать», давая при этом разные латинские названия с внутривидовым рангом, соответствующим форме (f.) березы бородавчатой: *B. verrucosa* Ehrh. f. *maserica* N. f. [83], *B. verrucosa* Ehrh. f. *callosa* Svoboda [90], *B. verrucosa* Ehrh. f. *carelica* Hort. [19]. Но, судя по всему, морфологические различия между березой бородавчатой и карельской березой в то время авторы сводили лишь к единственному признаку – наличию у последней узорчатой текстуры древесины.

В определении систематического положения карельской березы и установлении ее современного ботанического названия значительная роль принадлежит финским ученым. Так, в 1976 г. для карельской березы они указывали – *B. verrucosa* Ehrh. f. *carelica* Sok. [84], а с 1978 г. – *B. pendula* f. *carelica* Sok. [81,85]. Такое изменение было вызвано тем, что в 50-е гг. латинское название *B. verrucosa* Ehrh. березы бородавчатой (syn. береза повислая), согласно правилам приоритета, заменили на *B. pendula* Roth. Однако на этом изменения в ботаническом статусе карельской березы не закончились. В начале 80-х гг. в Финляндии при опубликовании библиографии по карельской березе в латинском названии ей вернули авторство К.Е. Мерклина [55]. Надо заметить, что некоторые ученые возражали против этого, указывая на обрывочность сведений в его публикации о карельской березе, и предлагали оставить автором Н.О. Соколова [17], который одним из первых подробно описал отличительные признаки карельской березы [38, 39]. В конце 80-х – начале 90-х гг. авторство К.Е. Мерклина было «узаконено» [57, 58]. К настоящему времени прочно закрепилось название «карельская береза» – *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti [11, 12, 14, 68, 70 и др.]. Согласно этому названию она является разновидностью березы повислой и в соответствии с существующей ботанической номенклатурой ее следует называть как береза повислая разновидность карельская. Для удобства изложения мы, как и другие авторы, допускаем использование ее русского тривиального названия – карельская береза.

Однако расхождение мнений относительно таксономического статуса карельской березы сохранилось до сих пор. Дело в том, что в дискуссии о систематическом положении карельской березы, которая активно велась в течение XX в., была упущена важная деталь о том, что К.Е. Мерклин [30], давая латинское название карельской березе, подчеркнул ее обособленность от других видов бере-

зы, в том числе от березы повислой и березы пушистой. Заметим, что в середине XVIII в. древовидные белокорые березы еще не разделялись и, согласно К. Линнею, считались одним видом – березой белой *Betula alba* L. Вероятно, в силу этих обстоятельств в 70-х гг. А.Я. Любавская [23, 24] неоднократно высказывалась в пользу выделения карельской березы в качестве самостоятельного вида, и такую точку зрения разделяли и другие авторы [18, 34]. Но главной причиной, которая в XX в. сдерживала решение вопроса о видовом статусе карельской березы, было отсутствие у ряда исследователей уверенности в ее генетическом происхождении и устойчивом наследовании в поколениях отличительных свойств, прежде всего узорчатой текстуры древесины, поскольку в ее потомстве встречаются особи с обычной древесиной. Однако к настоящему времени собраны многочисленные факты и аргументы, обобщенные нами в виде гипотезы эколого-генетического происхождения карельской березы [12, 92] и свидетельствующие о том, что ее появление как самостоятельной формы в процессе эволюции именно на территории северо-запада континентальной Европы было связано с серьезными природно-климатическими изменениями, которые происходили здесь в течение Малого ледникового периода (примерно между 1300 и 1850 гг. нашей эры). Наиболее вероятной его причиной считаются события, обусловленные сложным взаимодействием между атмосферой и океаном в районе Северной Атлантики, который является одним из самых климатически нестабильных в мире [93]. Разумеется, внешние условия и факторы способны дать лишь толчок и/или способствовать проявлению и закреплению определенных преимуществ у отдельных генотипов, которые могли появиться в роде *Betula* L. в результате тех или иных генетических процессов, наблюдаемых на уровне популяций и видов. Столь же важным с точки зрения вопроса о появлении карельской березы следует считать наличие здесь зон вторичной интродукции, которой на территории Фенноскандии отводится особая роль, поскольку «чистых» популяций (т.е. популяций без примеси представителей других близкородственных видов) здесь почти не осталось. Попутно заметим, что широко распространенные виды – *B. pendula* и *B. pubescens* – также не являются строго обособленными друг от друга и нередко участвуют в межвидовой гибридизации, давая в потомстве расщепление признаков [44, 50, 56]. Неслучайно при таксационной характеристике лесных насаждений, как правило, береза повислая и береза пушистая не разделяются и учитываются как единая древесная порода – береза.

Известно, что в течение длительного времени понятие «вид» в биологии основывалось прежде всего на изучении и выявлении морфологических различий между организмами [2, 26]. Но еще Е. Регель [82] относил род *Betula* L. к ряду «тех трудных родов», которые «доводили» исследователей «до отчаяния» и для которых до сих пор отсутствуют четкие диагностические критерии в определении видов в этом роде [27]. Вместе с тем развитие и все более широкое применение молекулярно-генетических методов исследований позволяют по-новому взглянуть на процессы видообразования и родственные отношения между видами в роде *Betula* [51, 62, 66, 72, 91, 94]. Добавим, что в последние годы в проблеме происхождения видов важная роль отводится интродукции [2, 75, 88, 91, 95], что, по нашему мнению, принципиально важно для понимания происхождения карельской березы [12, 92, 93].

Рассмотрим более подробно критерии вида, чтобы взглянуть на карельскую березу через их призму. Предварительно отметим, что представленные

здесь данные и суждения во многом базируются на результатах собственных исследований и наблюдений, которые были получены в ходе многолетних лабораторных работ и многочисленных экспедиций, организованных как на территории России (Республики Карелия, Башкортостан и Марий Эл; Ленинградская, Мурманская и Смоленская области), так и зарубежных стран (Дания, Швеция, Финляндия, Польша, Германия, Латвия, Литва, Республика Беларусь), причем не только в границах почти всего ареала карельской березы, но и за его пределами, в случае ее интродукции в другие регионы.

*Оценка таксономического статуса карельской березы
на основе общепринятых критериев вида*

Морфологический (анатомо-морфологический) критерий. По цвету коры, морфологии листовой пластинки и органов генеративной сферы карельская береза действительно в большей степени, по сравнению с другими видами, схожа с березой повислой. Отличительной ее чертой является узорчатая древесина с особыми физико-механическими свойствами, благодаря которой она высоко ценится на мировом рынке и в отличие от других древесных пород продается в килограммах, а не в кубических метрах. Необычное строение древесины, свойственное преимущественно ствольной части дерева, хорошо заметно на его поперечном спиле (рис. 1, а), поскольку проводящие элементы направлены не строго вертикально, а под разными углами, что приводит к образованию извилистости годичных приростов, а наличие темно-окрашенных включений обуславливает ее оригинальную цветовую гамму. У других видов березы на поперечных срезах древесины рисунок отсутствует (рис. 1, в).

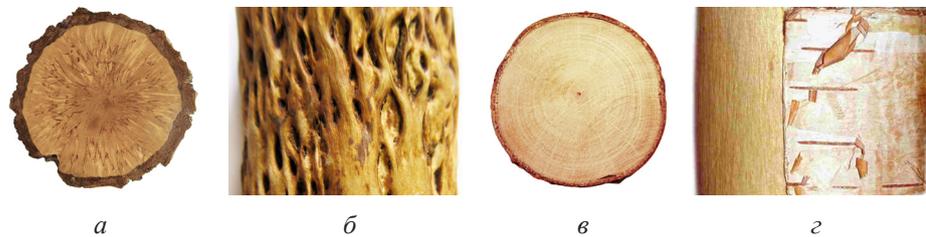


Рис. 1. Поперечные спилы (а, в) и поверхность древесины ствола после снятия коры (б, г) у карельской березы (а, б) и березы пушистой (в, г)

Fig. 1. Cross cuts (a, в) and surface of trunk wood after bark removing (б, г) from curly birch (а, б) and downy birch (в, г)

Несмотря на то, что по составу анатомических элементов древесина карельской березы также близка с древесиной берез повислой, но резко отличается по их соотношению: объем сердцевинных лучей и древесной паренхимы у карельской березы значительно больше, а длина волокнистых элементов, количество сосудов и размеры их члеников меньше (табл. 1) [1, 24, 39, 48, 83].

Более того, основу узорчатого рисунка древесины в виде темно-коричневых прожилок представляют скопления клеток паренхимной ткани. Светлые полосы появляются в местах изменения ориентации анатомических элементов, когда на поперечном срезе сосуды, сердцевинные лучи и волокнистые трахеиды располагаются в радиальной проекции и наоборот [25]. Установлено, что переход от древовидных форм роста к кустарниковым сопровождается нарастанием

паренхиматизации. Более активно паренхимные элементы взамен трахеальных откладываются в местах ослабления деятельности камбия в сторону древесины [46], причем, как правило, в тех участках ствола, которые примыкают к листовым следам и находятся в основании боковых побегов. В результате на поверхности ствола образуются визуально различимые выпуклости или утолщения, относящиеся к косвенным признакам, по которым можно диагностировать наличие узорчатой текстуры в древесине. Основными типами поверхности ствола у карельской березы являются шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Их внешний вид, как правило, отражает характер внутренней текстуры древесины. Так, шаровидноутолщенный тип свидетельствует о наличии выраженного, часто крупно-узорчатого, рисунка преимущественно в древесине утолщений и относительно слабом его проявлении или полном отсутствии в пограничных между утолщениями частях ствола. Наиболее равномерная и плотная узорчатая текстура в древесине карельской березы наблюдается у деревьев с мелкобугорчатым типом. Ребристая поверхность ствола свидетельствует о наличии слабой волнистости волокон в ее древесине [14].

Таблица 1

**Соотношение анатомических элементов
в древесине березы повислой и карельской березы [25]**

Анатомические элементы	Береза повислая	Карельская береза	
		обычная по текстуре	узорчатая
Волокнистые трахеиды, %	63,6	55,4	25,5
Сосуды, %	23,7	16,1	14,9
Сердцевинные лучи, %	10,3	21,0	45,4
Древесная паренхима, %	2,4	7,5	14,2
Длина волокнистых элементов, мк	75,0	47,6	46,6
Длина члеников сосудов, мк	53,2	36,1	28,7
Диаметр члеников сосудов, мк	5,9	4,4	3,6

Примечание. Максимальное значение показателей выделено полужирным шрифтом.

Среди признаков, прямо указывающих на наличие узорчатой текстуры в древесине, наиболее важным считается рельефная или ямчатая поверхность ствола, которая обнаруживается после удаления коры (например, в виде небольшого «окошка») (рис. 1, б). В этом случае о насыщенности узорчатой текстуры в древесине можно судить по количеству эллипсоидных углублений, вытянутых вдоль ствола. На внутренней стороне коры карельской березы имеются килевидные выступы, соответствующие форме и размерам ямок. У других видов березы поверхность древесины, как и внутренняя сторона коры, в основном ровная и гладкая (рис. 1, г).

Установлена определенная зависимость между толщиной коры и наличием рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в 3-4 раза толще по сравнению с березой повислой или березой пушистой независимо от условий и места ее произрастания [18, 39] (рис. 1, а и в). Кора у карельской березы по сравнению с другими видами березы формируется в более молодом возрасте (вследствие сильного разрастания компонентов луба и образования склерейд) и наиболее рельефно выступает в местах утолщений ствола и в основании боковых побегов.

Хорошо выраженный полиморфизм у карельской березы отмечен на всем протяжении ареала не только по типу поверхности ствола, но и по форме роста: от древовидных до кустарниковых и от одноствольных до многоствольных (последние, как правило, имеют порослевое происхождение) (рис. 2).

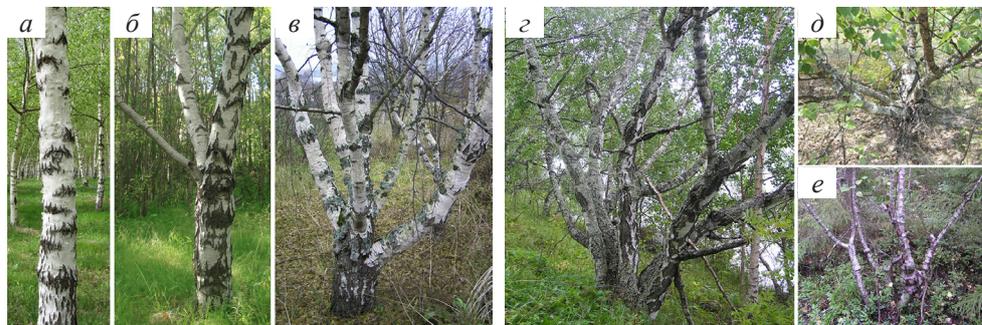


Рис. 2. Полиморфизм карельской березы по форме роста: *a* – высокоствольная; *б* – короткоствольная; *в* – кустообразная; *г* – гнездовидная (многоствольная); *д* – кустарниковая; *е* – кустовидная

Fig. 2. Polymorphism of curly birch according to the form of growth: high-stemmed (*a*), short-stemmed (*b*), shrub-like (*c*), multi-stemmed (*d*), shrubby (*d*) and fruticose (*e*)

При невысокой плотности насаждений карельской березы ведущая роль в формовом составе принадлежит короткоствольной форме роста (до 50...60%) (рис. 2, *б*). На долю деревьев высокоствольной формы (рис. 2, *a*) приходится до 10...15%, кустообразная (рис. 2, *в*) составляет примерно 25...30%, причем доля последней увеличивается по направлению к южной части ареала. Изучение генетических особенностей карельской березы с применением методов микросателлитного анализа подтвердило, что ее формовое разнообразие имеет генетическую детерминацию [7]. По внешнему виду карельская береза в отличие от березы повислой, как правило, ниже по высоте, крона у нее более редкая, «плакучесть» ветвей почти отсутствует, кора более грубая.

Обследование естественных популяций карельской березы, проведенное нами, показало, что в границах всего ее ареала встречаются деревья, возраст которых составляет 100 лет и более. Это означает, что средний возраст и общий биологический цикл развития карельской березы примерно соответствуют показателям большинства основных видов рода *Betula*, а цикл и является не столь коротким, как предполагалось ранее. Таким образом, у карельской березы основными морфологическими (анатомо-морфологическими) признаками, характеризующими ее как вид, выступают узорчатая текстура древесины (включая отличное от других видов соотношение анатомических элементов древесины и коры), а также устойчивый хорошо выраженный полиморфизм (внутривидовое разнообразие) по форме роста и типу поверхности ствола, причем независимо от условий и места ее произрастания в естественных условиях и при интродукции. Благодаря узорчатой текстуре древесины у карельской березы произошло укрепление механической функции ствола деревьев и возникла возможность накопления (а при необходимости мобилизации) большего количества запасных веществ.

Биохимический (физиолого-биохимический) критерий. Определяющая роль в формировании разных форм роста у карельской березы принадлежит симподиальному типу ветвления, которое обусловлено пониженной скоростью апикального роста осевого побега. Показано, что активное формирование

боковых почек и побегов вследствие раннего отмирания у нее верхушечной почки, в отличие от других видов березы, наблюдается уже на ранних этапах ее развития [16, 18, 35, 84]. В отдельные годы площадь листовой пластинки карельской березы может вдвое превышать аналогичный показатель у березы повислой. Изучение связанных и свободных аминокислот (табл. 2), углеводов и липидов в тканях разных видов березы показало, что основные изменения в их содержании и составе обусловлены, как правило, сменой фаз развития растений [45]. Ряд авторов в отдельные годы отмечают повышенное содержание цитокининов [49], глутаминовой кислоты [47] и отсутствие сорбитола в пасоке карельской березы [79]. Уровень содержания гетероауксина в тканях луба ветвей и ствола у карельской березы также выше, чем у березы повислой [20]. По сравнению с березой повислой и березой пушистой у карельской березы выше доля суммарных липидов в лубе ствола (в 2 раза) и ниже в бересте (на 15...20%) [10, 11]. При этом содержание диеновых жирных кислот в липидах (в основном за счет линолевой) в бересте достоверно выше. На отдельных этапах сезонного развития у растений с узорчатой текстурой по сравнению с «безузорчатыми» отмечена повышенная активность пероксидаз [15, 31]. Стоит отметить, что карельская береза и «обычные» виды (береза повислая и береза пушистая) весьма близки друг к другу, при этом по многим физиолого-биохимическим показателям она занимает промежуточное положение между ними.

Таблица 2

Динамика содержания свободных и белковых аминокислот (мг/г сухой массы), а также их соотношения в почках и листьях разных видов березы в зависимости от фенофазы [45]

Фенофаза	Береза повислая			Карельская береза			Береза пушистая		
	Аминокислоты		Белковые/ свободные	Аминокислоты		Белковые/ свободные	Аминокислоты		Белковые/ свободные
	сво- бод- ные	белко- вые		сво- бод- ные	белко- вые		сво- бод- ные	белко- вые	
Набухшие почки	5,4	249,6	46,2	<u>4,1</u>	<u>207,9</u>	<u>50,7</u>	3,9	<u>212,6</u>	54,5
Распускающиеся почки	<u>4,3</u>	400,8	93,2	4,2	<u>384,2</u>	<u>91,5</u>	5,3	382,7	72,2
Сформировавшиеся листья	0,8	192,6	240,8	<u>0,7</u>	<u>142,0</u>	<u>202,9</u>	0,6	139,2	232,0
Желтеющие листья	1,4	<u>130,6</u>	93,3	<u>1,1</u>	<u>106,8</u>	<u>97,1</u>	0,6	153,3	255,5
Вновь сформированные почки	2,7	112,4	<u>41,6</u>	1,7	<u>102,6</u>	60,4	2,7	84,0	31,1
Покоящиеся почки	2,8	114,0	40,7	<u>1,9</u>	<u>102,1</u>	<u>53,7</u>	1,3	71,0	54,6

Примечание. Максимальное значение показателей выделено полужирным шрифтом, минимальное – курсивом, средние – подчеркнуты.

Таким образом, карельская береза характеризуется значительным сходством с березой повислой и березой пушистой по многим физиолого биохимическим показателям, а выявляемые между ними различия носят преимущественно количественный характер, что указывает на их очевидную филогенетическую близость.

Генетический (цитогенетический и молекулярно-генетический) критерий. Несмотря на недостаточно полную изученность кариотипа представите-

лей рода *Betula* (из-за очень малого размера хромосом – до 2 μ), считается, что гаплоидное число хромосом для *B. pendula* Roth равняется 14, для *B. pubescens* Ehrh. – 28, их диплоидный набор – 28 и 56 хромосом соответственно [8, 42, 52]. Иначе говоря, береза повислая является диплоидом, а береза пушистая – тетраплоидом. Карельская береза представляет собой скорее диплоид с количеством хромосом, равным 28, которое, однако, может изменяться в диапазоне от 23-25 до 40-42, что свидетельствует о наличии миксоплоидии в соматических тканях узорчатых особей [8]. Несмотря на то, что явление миксоплоидии может проявляться у ряда видов древесных пород (включая березу повислую и березу пушистую), исследования показали, что у отдельных деревьев карельской березы доля триплоидных клеток ($2n = 3x = 42$) может составлять более 50%, анеуплоидных (гипо- и гипердиплоидные, например, 11 ($n - 3$) и 34 ($2n + 6$) соответственно) – около 20%, доля диплоидных ($2n = 2x = 28$) – не более 30% (рис. 3).

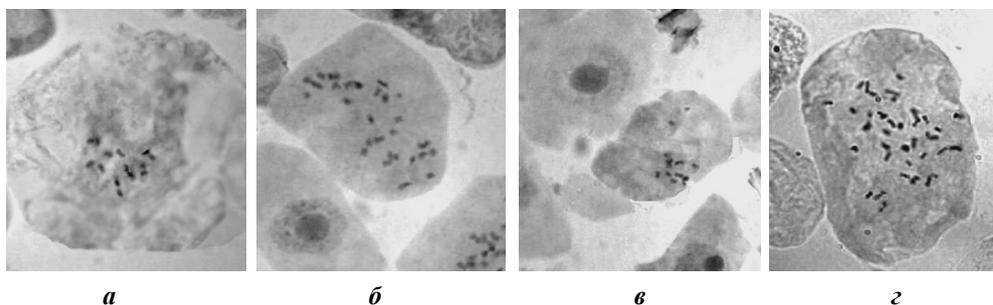


Рис. 3. Метафазные пластинки клеток листовой меристемы карельской березы с различным числом хромосом: а – гаплоидным – 14 (n); б – модальным диплоидным – $2n = 2x = 28$; в и г – анеуплоидным – 11 ($n - 3$) и 34 ($2n + 6$) (увеличение: $10^{\times} \times 100^{\times} \times 1,5^{\times}$ [29])

Fig. 3. Metaphase plates of leaf meristem cells of curly birch with different number of chromosomes: а – haploid – 14 (n); б – modal diploid – $2n = 2x = 28$; в and г – aneuploid – 11 ($n - 3$) and 34 ($2n + 6$). Magnification: $10x, 100x, 1.5x$ [29]

По мнению А.К. Буториной [9], узорчатость в древесине формируется только в тех случаях, когда уровень миксоплоидии клеток в меристематических тканях составляет не менее 20% или даже превышает 30%. Наличие у карельской березы миксоплоидии нашло подтверждение при использовании молекулярно-генетических SSR-маркеров (Simple Sequence Repeats) [5]. При этом ее уровень по разным локусам оказался сходным и не был связан с какой-либо из хромосом. Биологическая роль и причины данного явления пока не установлены. Вместе с тем не исключено, что у карельской березы в период мейоза при микроспорогенезе и развитии мужского гаметофита причиной изменения кариотипа формируемой пыльцы может быть цитомиксис, способствующий появлению анеуплоидных гамет, а у триплоидов – формированию нередуцированной пыльцы [8]. Повышенный уровень цитомиксиса, обнаруживаемый, как правило, в результате интрогрессивной гибридизации, может быть обусловлен участием аллотетраплоидных видов [37], в случае карельской березы таким видом может выступать береза пушистая.

Следовательно, наличие миксоплоидии у карельской березы может свидетельствовать не только об ее гибридном происхождении, но и, что особенно важно для нашего анализа, об ее генетической обособленности относительно

березы повислой и березы пушистой. Однако при применении цитогенетического анализа в целях диагностики карельской березы возникают объективные сложности в подсчете хромосом из-за их мелкого размера (до 2 μ) при немалом количестве (от 14 до 56). В силу этих обстоятельств филогения и взаимоотношения видов в роде *Betula* на основе цитогенетических показателей довольно сложны, систематика чрезвычайно затруднена и, очевидно, нуждается в иных методических подходах.

Существенные различия в генетической структуре популяций карельской березы и березы повислой были обнаружены с помощью изоферментного анализа (13 ферментных систем, находящихся под контролем 20 генов) [6]. В частности, на дендрограмме, построенной методом UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean – метод попарного внутригруппового невзвешенного среднего), показано, что на территории Республики Беларусь карельская береза обособлена от березы повислой (рис. 4).

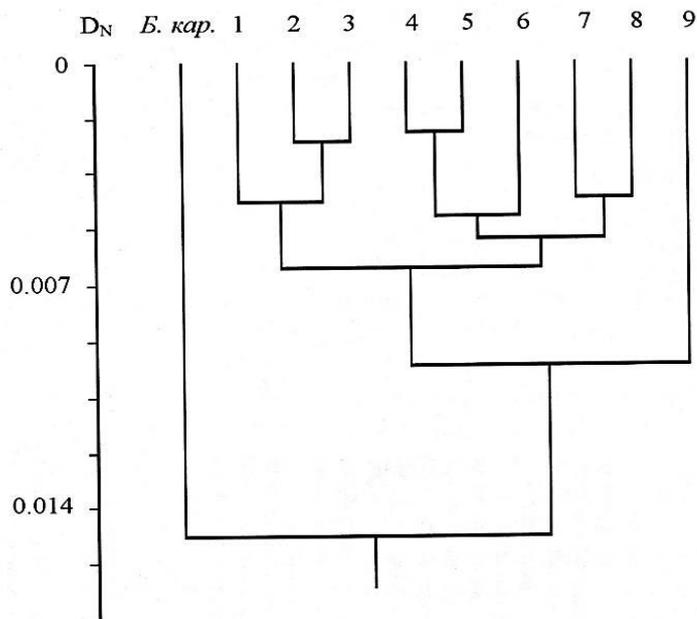


Рис. 4. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства между карельской березой и березой повислой, произрастающих на территории Республики Беларусь, на основании изоферментного анализа (D_N – коэффициент генетической дистанции Ней; *Б. кар.* – карельская береза; 1–9 – природные популяции березы повислой [5])

Fig. 4. Dendrogram reflecting the degree of genetic similarity between curly birch and silver birch growing on the territory of the Republic of Belarus and based on the isoenzyme analysis, where D_N – coefficient of Ney's standard genetic distance, *Б. кар.* – curly birch, 1–9 – natural populations of silver birch [5]

При этом наибольшее расхождение было выявлено по аллозимному локусу *Gpi-2* (глюкозофосфатизомеразы), у которого в популяциях березы повислой частоты аллелей 1.00 и 1.30 составляют 77,2 и 18,6% соответственно, а у березы карельской – 47,9 и 51,1% [6]. Следует добавить, что большинство деревьев карельской березы (более 90%) по данному гену находятся в гетерозиготном состоянии ($Gpi-2^{1.00/1.30}$) или гомозиготном по аллелю 1.30. У березы повислой

по этому локусу наиболее распространен генотип Gp1-2^{1.00/1.00}. Вероятность обнаружения в ее в насаждениях генотипа Gp1-2^{1.30/1.30}, по данным автора, составляет менее 5%. Высокий уровень наблюдаемой гетерозиготности по гену Gp1-2 у карельской березы свидетельствует об ее гибридном происхождении и обособленности от березы повислой.

В последние десятилетия многие исследователи для генетического картирования и оценки степени родства между популяциями и разными видами березы используют инвертированные повторы ДНК [4, 28, 54, 62, 76]. Этот метод, названный RAPD (Random Amplified Polimorphic DNA), основан на полимеразной цепной реакции PCR (Polimerase Chain Reaction). В результате ряд RAPD-локусов были предложены для использования в диагностике морфологически разных форм карельской березы или для паспортизации ее клонов [4, 28]. В последние годы для этих целей стали применяться также микросателлитные маркеры [43, 80].

Таким образом, на основании молекулярно-генетического изучения и маркирования генома карельской березы, с одной стороны, установлена ее генетическая обособленность, с другой – ее филогенетическое родство не только с березой повислой, но и с березой пушистой, что согласуется с высказанной нами эколого-генетической гипотезой происхождения карельской березы [12, 92].

Репродуктивный критерий. Карельская береза, подобно всем представителям рода *Betula*, относится к анемофильным растениям и размножается преимущественно семенами. При высокой концентрации деревьев (в том числе в специальных теплицах или при контролируемом опылении) доля растений с ярко выраженными признаками, характерными для карельской березы, как правило, резко возрастает и составляет в потомстве 90% и более. Это говорит об устойчивом наследовании узорчатости древесины при семенном размножении карельской березы и подтверждает ее обособленность от березы повислой. Но, имея гибридное происхождение, карельская береза также легко скрещивается с березой повислой и березой пушистой, как и последние между собой, несмотря на тетраплоидность березы пушистой [12, 50, 63, 92]. Подтверждением этого служат также результаты изучения степени генетической дифференциации разных видов березы, полученные с помощью молекулярно-генетических методов [7, 28, 69].

Однако межвидовая гибридизация приводит к расщеплению признаков в потомстве. Поэтому в настоящее время, когда численность популяций карельской березы значительно сократилась, при свободном опылении вероятность появления растений с узорчатой древесиной в естественных условиях крайне невелика и может составлять всего 2...3%, в лучшем случае до 25% или чуть больше.

Сравнительный анализ морфо-физиологических признаков пыльцы (размер пыльцы, длина пыльцевой трубки, фертильность, жизнеспособность) не выявил достоверных различий между карельской березой, березой повислой и березой пушистой по размеру пыльцевых зерен, тогда как у березы карликовой они были ожидаемо самыми мелкими [32, 33] (рис. 5, а). Наибольшая длина пыльцевой трубки зафиксирована у березы повислой, наименьшая – у карельской березы (рис. 5, б). Самый высокий уровень фертильности пыльцы наблюдался у березы пушистой (рис. 6, а), а самая низкая жизнеспособность – у карельской березы (рис. 6, б).

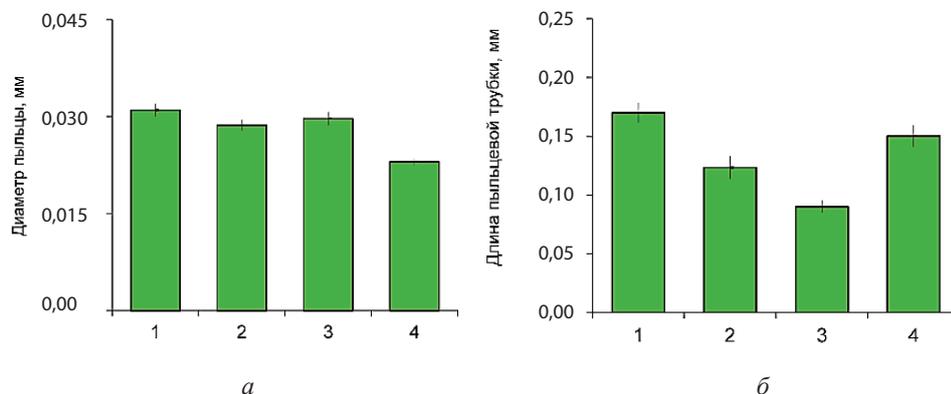


Рис. 5. Размер (диаметр) пыльцевого зерна (*a*) и длина пыльцевых трубок (*б*) у берез повислой (1), пушистой (2), карельской (3) и карликовой (4)

Fig. 5. The size (diameter) of a pollen grain (*a*) and the length of pollen tubes (*b*) of silver birch (1), downy birch (2), curly birch (3), and dwarf birch (4)

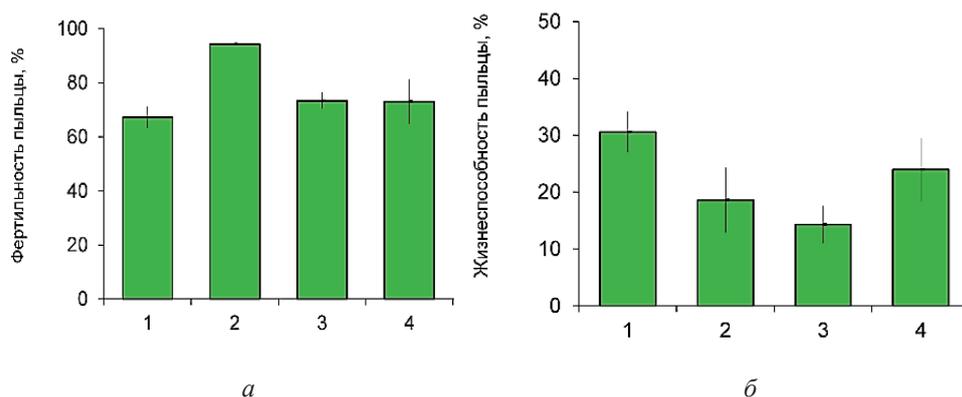


Рис. 6. Уровень фертильности (*a*) и жизнеспособности (*б*) пыльцы у берез повислой (1), пушистой (2), карельской (3) и карликовой (4)

Fig. 6. The fertility (*a*) and viability (*b*) levels of pollen of silver birch (1), downy birch (2), curly birch (3), and dwarf birch (4)

Не исключая возможного влияния экологических факторов на морфо-физиологические показатели формирующейся пыльцы, следует подчеркнуть, что наблюдаемые различия в проявлении признаков мужского гаметофита прежде всего отражают генетическое своеобразие отдельных видов березы, связанное, в частности, с их приспособленностью к условиям произрастания. По всей вероятности, эти особенности позволяют пыльце успешно конкурировать в процессах опыления и оплодотворения, и подобная способность в конечном счете направлена на поддержание на определенном уровне процессов размножения, распространения и выживания исследуемых видов в условиях конкретных местообитаний. При этом у каждого из исследованных видов в условиях анемофилии сформировались разные морфо-физиологические особенности мужского гаметофита. Например, у березы пушистой при высокой фертильности пыльцы наблюдаются низкий процент прорастания и небольшая длина

пыльцевой трубки. У березы повислой, наоборот, низкая фертильность пыльцы уравнивается высоким уровнем ее жизнеспособности и развитием удлиненной пыльцевой трубки. Свойства пыльцы карельской березы по некоторым показателям (низкая жизнеспособность и небольшая длина пыльцевой трубки) оказались хуже, чем у других видов берез. Низкий уровень жизнеспособности пыльцы карельской березы, вероятно, обусловлен цитомиксисом, при котором возрастает количество аномалий в мейозе [21]. При завершении микроспорогенеза и в ходе гаметогенеза число нарушений снижается, поэтому фертильность пыльцы карельской березы сохраняется на довольно высоком уровне.

Таким образом, можно заключить, что при семенном размножении у карельской березы наблюдается устойчивое наследование признаков узорчатой древесины. При ее совместном произрастании с березой повислой, березой пушистой или другими видами берез между ними возможна гибридизация, но только при условии устранения обычно существующей фенологической изоляции, что периодически происходит в отдельные годы. Пыльца карельской березы отличается средним уровнем фертильности, но низкой жизнеспособностью, которая, скорее всего, обусловлена цитомиксисом и генетической гетерогенностью, свойственной гибридам. Подобные морфо-физиологические особенности пыльцы карельской березы, очевидно, снижают эффективность процессов опыления, оплодотворения и вероятность получения полноценных семян, что наряду с другими факторами объясняет ограниченность ее ареала и низкий уровень естественного возобновления.

Географический критерий. Представители рода Береза (*Betula* L.), относящегося к семейству Березовые (*Betulaceae*), порядку Березоцветные (*Betulales*), распространены во всех природных зонах Северного полушария с умеренным климатом, занимая обширные территории в Европе, Азии и Америке. Ареал карельской березы, как нам представляется, сформировался в ходе длительной эволюции представителей рода *Betula* исключительно в специфических природно-климатических условиях северо-запада континентальной Европы. Он имеет четко выраженные границы, несмотря на то, что является дизъюнктивным (прерывистым) и перекрывается с ареалами березы повислой и березы пушистой. К настоящему времени в одних популяциях количество сохранившихся растений карельской березы исчисляется единицами, в других – несколькими десятками и редко сотнями, поэтому ресурсы ее весьма ограничены. Наиболее крупные ее популяции находятся на территории Республики Беларусь. В природных условиях она сохранилась в России, Швеции и Финляндии. Встречается в Норвегии, Польше, Словакии, Украине, Эстонии, Латвии, изредка – в Дании, Германии, Чехии и Литве. Очевидно, что биологические особенности карельской березы и ее внутривидовое разнообразие позволили ей закрепиться на определенных территориях, природно-климатические условия которых способствовали не только ее появлению, но и сохранению.

Экологический критерий. Как показывают исследования, на всем протяжении своего ареала карельская береза не образует лесов, произрастает одиночно или небольшими группами, как правило, изолированными друг от друга, преимущественно в хорошо освещенных местах, и поэтому чаще обнаруживается на обочинах дорог, по берегам водоемов, на опушках леса и около пастбищ. По мнению специалистов, сравнительно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям позволяет ей успешно расти на бед-

ных песчаных и каменистых почвах, бывшей пашне [34, 39, 89], поскольку почвенное питание у нее, как и у большинства видов березы, осуществляется в основном за счет микоризы [14].

Тот факт, что карельская береза часто произрастает в местах, менее благоприятных для других древесных пород, объясняется ее низкой конкуренто-способностью и необходимостью поиска незанятых ниш, причем с достаточно высокой освещенностью [14, 64, 89]. Неслучайно, существует явно выраженная взаимосвязь между освещенностью и плотностью узорчатой текстуры в древесине: при ее недостатке рисунок в древесине карельской березы формируется односторонним, а не по всему диаметру. При этом изменяется и направление роста ствола: дерево становится наклонным или даже флагообразным в сторону наибольшей освещенности. Установлено, что при высокой плотности насаждений высокоствольные формы роста карельской березы до появления признаков узорчатости растут интенсивно и не уступают по высоте березе повислой [14, 17]. Но через 10-15 лет, по мере формирования узорчатой древесины, они снижают темпы роста и переходят в подчиненный ярус, поскольку наблюдается смыкание крон растущих рядом безузорчатых особей. По мере затенения постепенно прекращается и формирование узорчатой текстуры в древесине. Деревья короткоствольной и кустообразной форм роста к этому времени не выдерживают конкуренции с более быстрорастущими лиственными породами и, как правило, находятся в угнетенном состоянии или отмирают.

Накопленные сведения об условиях произрастания карельской березы опровергают мнение о ее приуроченности к определенному типу почв. На плодородных почвах она также хорошо растет и развивается, но только при условии отсутствия конкуренции с другими древесными породами.

Таким образом, можно заключить, что карельская береза занимает вполне определенную экологическую нишу и характеризуется особым отношением к среде обитания, а также низкой конкурентоспособностью по сравнению с другими древесными породами, прежде всего сопутствующими.

Заключение

Биологические особенности карельской березы – уникальные анатомо-морфологические свойства древесины; хорошо выраженный полиморфизм по форме роста и типу поверхности ствола; наличие определенной экологической ниши и локальный, но четко выраженный дизъюнктивный ареал; наличие миксоплоидии и цитомиксиса, свойственных гибридам, а главное устойчивое наследование при семенном размножении признаков узорчатой текстуры древесины, указывают на ее очевидную генетическую обособленность и, как следует из анализа собственных данных и литературы, на соответствие общепринятым критериям вида.

Вполне очевидно, что географическая приуроченность является отражением особого направления в эволюции рода *Betula* L., в результате которого у карельской березы сформировался и закрепился качественно новый морфотип, обеспечивший ей собственные способы и механизмы приспособления к вполне определенным местообитаниям. Так, хорошо выраженный полиморфизм жизненных форм (от деревьев до кустарников), наряду с другими особенностями, позволяет ей нормально расти и развиваться в разных экологических условиях

и местообитаниях, включая те, которые малопригодны для других древесных видов. В результате образования склерид в тканях флоэмы и ксилемы у карельской березы происходит усиление механической функции ствола. Укороченные размеры члеников сосудов обеспечивают ускоренную мобилизацию пластических веществ между лучами, сосудами и волокнистыми трахеидами, а активное развитие паренхимной ткани способствует депонированию метаболитов и их более рациональному использованию при ухудшении внешних условий.

Однако следует отметить, что в последние десятилетия в связи с активным развитием филогеографии обозначился определенный поворот от биологической концепции вида в сторону филогенетической и от типологической концепции таксона к популяционной. В связи с этим в филогении и таксономии все шире используются молекулярно-генетические методы (например, сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК). Разработан также ряд подходов видоидентификации растений, включающий наряду с классическими методами секвенирование таксономически значимых районов ДНК. Интересно, что на основании анализа хлоропластной, а затем и ядерной ДНК [65, 74, 77, 78, 94, 96] для березы повислой, произрастающей в Европе, установлено существование двух предковых популяций, условно разделенных на европейские и азиатские (с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии) [86], что говорит о весьма вероятном их происхождении от общего предка. Не исключено, что это отражает аллопатрическое образование и разделение видов во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее на основании изучения хлоропластной ДНК [71]. Так, одним из предков аллотетраплоидного вида березы пушистой в филогении считается береза повислая. Нами на основании молекулярного маркирования генома карельской березы и изучения ряда физиолого-биохимических показателей также показана ее филогенетическая близость как с березой повислой, так и с березой пушистой [14].

Отметим и то, что необходимо разделять понятие внутривидовой изменчивости (которая отражает степень вариабельности тех или иных признаков у данного вида, является обычным явлением и способствует поддержанию устойчивости и целостности вида в изменяющихся условиях внешней среды) и видообразование, которое чаще всего становится следствием достаточно крупных реорганизаций генома [2]. Поэтому для признания видового статуса крайне важно привлекать не только данные филогеографии, но и других биологических дисциплин – ботаники, физиологии, биохимии, цитогенетики, популяционной генетики и экологии. И если следовать такому более широкому (комплексному) подходу, то кажется вполне закономерным вывод, к которому мы пришли, а именно о необходимости пересмотра таксономического ранга карельской березы и выделения ее в качестве самостоятельного биологического вида. Разумеется, только после широкого обсуждения данного вопроса, и прежде всего со специалистами в области систематики.

Следует сказать и о том, что нерешенность данного вопроса может порождать определенные негативные последствия. Дело в том, что в результате активного хозяйственного использования карельской березы (в качестве источника высокоценной древесины) в последние 50-70 лет в природных популяциях отмечено резкое сокращение ее численности, вплоть до полного исчезновения на территории отдельных стран и регионов [13]. Дополнительно

усугубляет ситуацию то обстоятельство, что на всем протяжении ареала у нее фактически отсутствует жизнеспособный подрост. Поэтому нельзя исключить, что следствием этого в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы, т. е. утрата одного из наиболее уникальных представителей лесной дендрофлоры Европы. В случае же признания карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида она может получить официальный статус краснокнижного объекта, поскольку существующие ныне международные и национальные природоохранные документы, и нормативно-правовые акты ориентированы на животные и растительные организмы, имеющие видовой статус [53]. Добавим, что согласно требованиям, установленным к категории редкости видов (Красная книга России) и степени угрозы (Международный союз охраны природы – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources), карельская береза в одной из красных книг регионального уровня [22] уже отнесена к категории 2/ЕН (где 2 – сокращающиеся в численности виды, а ЕН – Endangered – находящиеся в опасном состоянии (исчезающие) виды). Однако из-за отсутствия таксономического ранга, соответствующего виду, в красные книги международного и национального уровней она не включена, что делает карельскую березу более уязвимой, а задачу сохранения ее генофонда и восстановления численности трудно решаемой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ/REFERENCES

1. Алексеева А. И. Диагностические признаки древесины карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 1962. №3. С. 33-37. [Alekseyeva A. I. Diagnostic Signs of Curly Birch Wood. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 1962, no. 3, pp. 33–37]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/1962.pdf>
2. Алтухов Ю. П. Вид и видообразование // Сорос. образоват. журнал. 1997. №4. С. 2-10. [Altukhov Yu. P. Species and Speciation. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal* [Soros Educational Journal], 1997, no. 4, pp. 2–10].
3. Багаев С. Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // Лесн. хоз-во. 1963. №6. С. 20-22. [Bagayev S. N. Karelian and Burr-Root Birch in the Forests of Kostroma Region. *Lesnoye khozyaystvo*, 1963, no. 6, pp. 20–22].
4. 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, 2003. 24 с. [Baranov O. Yu. *The Population and Genetic Structure of Representatives of the Genus Betula L. in Belarus, and Its Application in Forest Selection: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs. Gomel*, 2003. 24 p.].
5. Баранов О. Ю., Балюцкас В. Использование молекулярно-генетических маркеров для анализа плоидности осины и березы // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. тр. Вып. 69. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2009. С. 129–135. [Baranov O. Yu., Balyutskas V. M. Using Molecular Genetic Markers for Analysis of Aspen and Birch Ploidy. *Issues of Forest Science and Forestry: Collection of Academic Papers*. Gomel, IL NaN of Belarus Publ., 2009, iss. 69, pp. 129-135].
6. Баранов О. Ю., Марковская Ю. А. Особенности генетической структуры березы карельской по гену *Gpi-2* // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. тр. Вып. 50. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. С. 181–185. [Baranov O. Yu., Markovskaya Yu. A. Features of Genetic Structure of Curly Birch by *Gpi-2* Gene. *Issues of Forest Science and Forestry: Collection of Academic Papers*. Gomel, IL NaN of Belarus Publ., 2003, iss. 50, pp. 181–185].
7. Баранов О. Ю., Николаева Н. Н., Машкина О. С., Балюцкас В. М. Филогенетический анализ березы карельской на основании данных секвенирования гена ал-

когольдегидрогеназы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 24–29. [Baranov O. Yu., Nikolayeva N. N., Mashkina O. S., Balyutskas V. M. Phylogenetic Analysis of Curly Birch Based on Alcohol Dehydrogenase Gene Sequencing Data. *Structural and Functional Abnormalities of Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors: Proceedings of the International Conference*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2011, pp. 24–29].

8. Буторина А. К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21, № 7. С. 1192–1198. [Butorina A. K. Cytogenetics of Economically Valuable Forms of Curly Birch. *Genetika* [Soviet Genetics], 1985, vol. 21, no. 7, pp. 1192–1198].

9. Буторина А. К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов: сб. науч. тр. Воронеж: НИИЛГиС. 1993. С. 40–47. [Butorina A. K. On the Nature of Curly Birch Wood Veins. *Genetic and Ecological Principles of Forest Productivisation: Collection of Academic Papers*. Voronezh, NIILGiS Publ., 1993, pp. 40–47].

10. Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с. [Vetchinnikova L. V. *Birch: Variability Problems (Morpho-Physiological and Biochemical Aspects)*. Moscow, Nauka Publ., 2004. 183 p.].

11. Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с. [Vetchinnikova L. V. *Karelian Birch and Other Rare Representatives of the Genus Betula* L. Moscow, Nauka Publ., 2005. 269 p.].

12. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экологическая генетика. 2016. Т. 14, № 2. С. 3–18. DOI: [10.17816/ecogen1423-18](https://doi.org/10.17816/ecogen1423-18) [Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The Origin of the Karelian Birch: An Ecogenetic Hypothesis. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2017, vol. 7, iss. 6, pp. 665–677]. DOI: [10.1134/S2079059717060144](https://doi.org/10.1134/S2079059717060144)

13. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 2. С. 256–265. [Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karelian Birch in Sanctuaries in the Republic of Karelia: History, Current State, Problems. *Botanicheskii Zhurnal* [Botanical journal], 2018, vol. 103, no. 2, pp. 256–265]. DOI: [10.1134/S0006813618020096](https://doi.org/10.1134/S0006813618020096)

14. Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с. [Vetchinnikova L., Titov A., Kuznetsova T. Curly Birch: *Biological Characteristics, Resource Dynamics, and Reproduction*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2013. 312 p.].

15. Галибина Н. А., Мошкина Е. В., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Знаменский С. Р. Активность пероксидазы как индикатор степени узорчатости древесины карельской березы // Лесоведение. 2016. № 4. С. 294–304. [Galibina N. A., Moshkina E. V., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Znamenskii S. R. Peroxydase Activity Indicates Veining of Curly Birch. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2016, no 4, pp. 294–304].

16. Ганюшкина Л. Г. Характеристика некоторых физиологических показателей березы карельской // Пути адаптации организмов в условиях Севера. Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 1978. С. 28–29. [Ganyushkina L. G. Description of Some Physiological Parameters of Curly Birch. *Ways of Adaptation of Organisms in the North*. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 1978, pp. 28–29].

17. Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 228 с. [Evdokimov A. P. *Biology and Crop of Curly Birch*. Leningrad, LSU Publ., 1989. 228 p.].

18. Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. 1986. 144 с. [Ermakov V. I. *Mechanisms of Birch Adaptation to the North Conditions*. Leningrad, Nauka Publ., 1986. 144 p.].

19. Качалов А.А. Деревья и кустарники. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 408 с. [Kachalov A.A. *Trees and Shrubs*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1970. 408 p.].

20. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатости древесины березы карельской // Современные аспекты древесиноведения: тез. докл. всесоюз. конф. (22–24 сент. 1987 г.). Красноярск: ИЛИД, 1987. С. 27–29. [Kosichenko N.E., Shchetinkin S.V. Structural Aspects of Differentiation and Diagnosis of Wood Veins in Curly Birch. *Modern Aspects of Wood Science: Abstracts of the All-Union Conference* (September 22–24, 1987). Krasnoyarsk, ILID Publ., 1987, pp. 27–29].

21. Кравец Е.А. Цитомиксис и его роль в регуляции фертильности растений // Онтогенез. 2013. Т. 44, №3. С. 147–165. [Kravets E.A. Cytomixis and Its Role in the Regulation of Plant Fertility. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology], 2013, vol. 44, no. 3, pp. 147–165]. DOI: [10.7868/S0475145013030038](https://doi.org/10.7868/S0475145013030038)

22. Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с. [*Red Book of the Republic of Karelia*. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2007. 368 p.].

23. Любавская А.Я. Селекция и интродукция карельской березы: автореф.... д-ра с.-х. наук. М., 1969. 48 с. [Lyubavskaya A. Ya. *Selection and Introduction of Karelian Birch*: Dr. Agric. Sci. Diss. Abs. Moscow, 1969. 48 p.].

24. Любавская А.Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород: сб. ст. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. С. 53–59. [Lyubavskaya A. Ya. Karelian Birch and Its Place in the System of the Genus *Betula*. *Regularities of Intraspecific Variability of Hardwood Species: Collection of Academic Papers*. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1975, pp. 111–114].

25. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 158 с. [Lyubavskaya A. Ya. *Karelian Birch*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1978. 158 p.].

26. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. [Mayr E. *Populations, Species, and Evolution*. Moscow, Mir Publ., 1974. 460 p.].

27. Маслов А.А., Баранов О.Ю., Сирин А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. №3. С. 177–187. [Maslov A.A., Baranov O. Yu., Sirin A.A. A Molecular Genetics Study of Silver and Downy Birches in Peatland and Paludified Forest Types in the Middle of the East European Plain. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2019, no. 3, pp. 177–187]. DOI: [10.1134/S0024114819020062](https://doi.org/10.1134/S0024114819020062)

28. Матвеева Т.В., Машкина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. 2008. Т. 6, №3. С. 18–23. [Matveeva T. V., Mashkina O.S., Isakov Y. N., Lutova L. A. Molecular Passportization of Clones of Karelian Birch Using PCR with Semi-Specific Primers. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological genetics], 2008, vol. 6, no. 3, pp. 18–23].

29. Машкина О.С., Буторина А.К., Табацкая Т.М. Карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) как модель для изучения генетической и эпигенетической изменчивости при формировании узорчатой древесины // Генетика. 2011. Т. 47, №8. С. 1073–1080. [Mashkina O. S., Butorina A. K., Tabatskaya T. M. Karelian Birch (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* Merkl.) as a Model for Studying Genetic and Epigenetic Variation Related to the Formation of Patterned Wood. *Genetika* [Russian Journal of Genetics], 2011, vol. 47, no. 8, pp. 1073–1080]. DOI: [10.1134/S1022795411080126](https://doi.org/10.1134/S1022795411080126)

30. Мерклин К. Анатомія коры и древесины стебля разных лѣсныхъ деревъ и кустарниковъ Россіи. Санкт Петербургъ: Типографія Якова Трея, 1857. 101 с. [Merklin K. *Anatomy of Bark and Stem Wood of Different Forest Trees and Shrubs in Russia*. Saint Petersburg, Tipografiya Yakova Treya, 1857. 101 p.].

31. Никерова К.М., Галибина Н.А., Мощенская Ю.Л., Новицкая Л.Л., Подгорная М.Н., Софронова И.Н. Участие каталазы и пероксидазы в процессах ксилогенеза у карельской березы // Лесоведение. 2019. №2. С. 115–127. [Nikerova K. M., Galibina N. A.,

Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L., Podgornaya M. N., Sofronova I. N. Contribution of Catalase and Peroxidase to Xylogenesis of Karelian Birch. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2019, no. 2, pp. 115–127]. DOI: [10.1134/S0024114819020086](https://doi.org/10.1134/S0024114819020086)

32. Николаевская Т.С., Ветчинникова Л.В., Лебедева О.Н., Кузнецова Т.Ю. Морфофизиологическая характеристика пыльцы различных видов березы в условиях Восточной Фенноскандии // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биogeография, вып. 14. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 84–91. [Nikolaevskaya T.S., Vetchinnikova L.V., Lebedeva O.N., Kuznetsova T.Yu. Morphophysiological Characteristics of Pollen of Various Birch Species in Eastern Fennoscandia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Biogeografiya* [Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Series: Biogeography], 2008, iss. 14, pp. 84–91].

33. Николаевская Т.С., Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Лебедева О.Н. Изучение пыльцы у аборигенных и интродуцированных в условия Карелии представителей рода *Betula* L. // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биogeография, вып. 9. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. №4. С. 90–95. [Nikolaevskaya T.S., Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Lebedeva O.N. Study of Pollen in Native and Introduced *Betula* Species in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Biogeografiya* [Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Series: Biogeography], 2009, iss. 4, pp. 90–95].

34. Побирушко В.Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника: сб. науч. тр. Минск: Наука і тэхніка, 1992. Вып. 31. С. 31–39. [Pobirushko V.F. Distribution and Variability of Karelian Birch in Belarus. *Botany: Collection of Academic Papers*. Minsk, Navuka i tekhnika Publ., 1992, iss. 31, pp. 31–39].

35. Погиба С.П. Полиморфизм жизненных форм карельской березы в свете теории соматической эволюции // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: материалы международ. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 245–249. [Pogiba S.P. Polymorphism of Vital Forms of Karelian Birch in the Context of the Theory of Somatic Evolution. *Structural and Functional Abnormalities of Growth and Development of Plants under the Influence of Environmental Factors. Proceedings of the International Conference*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2011, pp. 245–249].

36. Редько Г.И. Лесной знатель Ф.Г. Фокель в России // Изв. вузов. Лесн. журн. 1990. №5. С. 129–131. [Red'ko G.I. Forest Expert F.G. Fokel' in Russia. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 1990, no. 5, p. 129–131]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/1990/1990%20№%205.pdf>

37. Сидорчук Ю.В., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. Особенности цитомиксиса в материнских клетках пыльцы у трансгенных растений табака *Nicotiana tabacum* L. с мутантным фенотипом // Цитология. 2007. Т. 49, №10. С. 870–875. [Sidorchuk Yu.V., Deineko E.V., Shumny V.K. Peculiarities of the Cytomixis in the Pollen Mother Cells of Transgenic Tobacco Plants (*Nicotiana tabacum* L.) with Mutant Phenotype. *Tsitologiya* [Cell Tissue and Biology], 2007, vol. 49, no. 10, pp. 870–875].

38. Соколов Н.О. Карельская береза // Тр. ЛТА. 1938. Вып. 53. С. 87–96. [Sokolov N.O. Karelian Birch. *Trudy LTA*, 1938, iss. 53, pp. 87–96].

39. Соколов Н.О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Фин. ССР, 1950. 116 с. [Sokolov N.O. *Karelian Birch*. Petrozavodsk, Gosudarstvennoye izdatelstvo Karelo-Finskoy SSR, 1950. 116 p.].

40. Соколов Н.О. Задачи дальнейшего изучения карельской березы // Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР. 1958. №3. С. 96–102. [Sokolov N.O. Tasks of the Further Study of Karelian Birch. *Izvestiya Karel'skogo i Kol'skogo filialov AN SSSR*, 1958, no. 3, pp. 96–102].

41. Соколов Н.О. Отбор карельской березы в лесах и культурах Северо-Запада // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород: сб. ст. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1975. С. 111–114. [Sokolov N.O. Selection of Karelian Birch in Forests and Plantations of the North-West. *Regularities of Intraspecific Variability*

of *Hardwood Species: Collection of Academic Papers*. Sverdlovsk, UNTs AN SSSR Publ., 1975, pp. 111–114].

42. Соловьёва Н.М. К кариологическому изучению берез // Бюл. Глав. ботан. сада. 1977. №106. С. 100–103. [Solov'yeva N.M. To the Caryological Study of Birches. *Bulleten` Glavnogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the Central Botanical Garden], 1977, no. 106, pp. 100–103].

43. Федулова Т.П., Исаков Ю.Н., Корчагин О.М., Исаков И.Ю., Кондратьева А.М., Ржевский С.Г. Молекулярно-генетическая дифференциация генотипов березы на основе полиморфизма SSR-маркеров // Лесотехн. журн. 2017. №4. С. 6–16. [Fedulova T.P., Isakov Y.N., Korchagin O.M., Isakov I. Y., Kondratyeva A.M., Rzhavskiy S.G. Molecular-Genetic Differentiation of Genotypes of Birch Based on SSR-Markers Polymorphism. *Lesotekhnicheskij zhurnal* [Forestry Engineering Journal], 2017, vol. 7, no. 4, pp. 6–16]. DOI: [10.12737/article_5a3cef5a94cab2.12952001](https://doi.org/10.12737/article_5a3cef5a94cab2.12952001)

44. Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (Betulaceae) в Восточной Европе //Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 47–73. [Tsvelev N.N. On the Genera *Betula* L. and *Alnus* Mill (Betulaceae) in Eastern Europe. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy* [Novitates Systematicae Plantarum Vascularium], 2002, iss. 34, pp. 47–73].

45. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Репин А.В., Шредерс С.М. Динамика содержания аминокислот в почках и листьях *Betula pubescens* и *B. pendula* (Betulaceae) в течение вегетационного периода // Растит. ресурсы. 2007. Т. 43, №4. С. 87–94. [Shulyakovskaya T. A., Vetchinkikova L. V., Repin A. V., Schreders S. M. Dynamics of Amino Acid Content in Buds and Leaves of *Betula pubescens* and *B. pendula* (Betulaceae) during the Vegetation Period. *Rastitelnye Resursy*, 2007, vol. 43, no. 4, pp. 87–94].

46. Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl. и *Betula pendula* Roth: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1988. 24 с. [Shchetinkin S.V. *Histogenesis of Veined Wood in Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. and *Betula pendula* Roth: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs. Voronezh, 1988. 24 p.].

47. Эглите Г.К., Ошкая В.П. Свободные аминокислоты карельской березы // Изв. АН Латв. ССР. 1973. №1. С. 15–20. [Egliste G.K., Oshkaya V.P. Free Amino Acids in Karelian Birch. *Izvechtiya AN Latvyskoy SSR*, 1973, no. 1, pp. 15–20].

48. Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. №1. С. 3–19. [Yakovlev F.S. Anatomical Structure of Karelian Birch Trunk. *Izvestiya Karelo-Finskoy nauchnoissledovatel'skoy bazy AN SSSR*, 1949, no. 1, pp. 3–19].

49. Ahokas H. Cytokinins in the Spring Sap of Curly Birch (*Betula pendula* f. *carelica*) and the Non-Curly Form. *Journal of Plant Physiology*, 1985, vol. 118, iss. 1, pp. 33-39. DOI: [10.1016/S0176-1617\(85\)80162-0](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(85)80162-0)

50. Anamthawat-Jónsson K., Thór Thórsson A. Natural Hybridization in Birch: Triploid Hybrids between *Betula nana* and *B. pubescens*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2003, vol. 75, iss. 2, pp. 99-107. DOI: [10.1023/A:1025063123552](https://doi.org/10.1023/A:1025063123552)

51. Bina H., Yousefzadeh H., Esmailpour M., Esmailzadeh O. Molecular Identification of the Genus *Betula* Based on ITS Sequence Data and Its Secondary Structure in Iran. *Iranian Journal of Rangelands and Forests Plant Breeding and Genetic Research*, 2014, vol. 22, no. 2 (44), pp. 168–180.

52. Consensus Document on the Biology of European White Birch (*Betula pendula* Roth). *Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology*, No. 28. Paris, OECD, 2003. 45 p.

53. *Convention on Biological Diversity*. Rio de Janeiro, United Nations, 1992. 28 p. Available at: <https://www.cbd.int/convention/text/> (accessed 22.04.19).

54. Dąbrowska G., Działuk A., Burnicka O., Ejankowski W., Gugnacka-Fiedor W., Goc A. Genetic Diversity of Postglacial Relict Shrub *Betula nana* Revealed by RAPD Analysis. *Dendrobiology*, 2006, vol. 55, pp. 19-23. DOI: [10.13140/RG.2.1.2160.8488](https://doi.org/10.13140/RG.2.1.2160.8488)

55. Etholén K., Huuri L. Visakoivua käsittelevä kirjallisuus [Bibliography on Curly Birch, *Betula pendula* var. *carelica* (Mercklin)]. *Folia Forestalia*, 1982, vol. 502. 24 p.
56. Hagman M. On Self- and Cross-Incompatibility Shown by *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 1971, vol. 73 (6), pp. 1–125.
57. Hämet-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.V. A. *Suomen puu- ja pensaskasvio* [Woody Flora of Finland]. Helsinki, Dendrologian Seura, 1989. 290 p.
58. Hämet-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.V. A. *Suomen puu- ja pensaskasvio* [Woody Flora of Finland]. Helsinki, Dendrologian Seura, 1992. 373 p.
59. Hejtmánek G. *Betula pendula* var. *carelica* Sokolov v Československu. *Preslia*, 1957, vol. 29, pp. 264–268.
60. Hintikka T.J. Die “Wisa” – Krankheit der Birken in Finnland. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Gallenkunde*, 1922, B. 32, Nr. 5/6, S. 193–210.
61. Hodnebrog T. *Valbjørk: produksjon på utvalgte kloner*. Ås, Forskningsparken, 1996. 3 p.
62. Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J. Morphological and Molecular Variation in Natural Populations of *Betula*. *New phytologist*, 1995, vol. 130, iss. 1, pp. 117–124. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1995.tb01821.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb01821.x)
63. 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. *Annals of Botany*, 2019, vol. 123, iss. 7, pp. 1179–1189. DOI: [10.1093/aob/mcz024](https://doi.org/10.1093/aob/mcz024)
64. Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. Silviculture of Birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe. *Forestry*, 2010, vol. 83, iss. 1, pp. 103–119. DOI: [10.1093/forestry/cpp035](https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035)
65. Jadwiszczak K.A. What Can Molecular Markers Tell Us about the Glacial and Postglacial Histories of European Birches? *Silva Fennica*, 2012, vol. 46, no. 5, pp. 733–745. DOI: [10.14214/sf.923](https://doi.org/10.14214/sf.923)
66. Järvinen P., Palmé A., Morales L. O., Länneppää M., Keinänen M., Sapanen T., Lascoux M. Phylogenetic Relationships of *Betula* species (Betulaceae) Based on Nuclear ADH and Chloroplast *matK* Sequences. *American Journal of Botany*, 2004, vol. 91, iss. 11, pp. 1834–1845. DOI: [10.3732/ajb.91.11.1834](https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1834)
67. Johnsson H. Avkommor av masurbjork [Progeny of Curly Birch]. *Svenska SkogavForen. Tidskr.*, 1951, Bd. 49, Nr. 1, S. 34–45.
68. Jonsell B. *Flora Nordica: Lycopodiaceae – Polygonaceae (Vol. 1)*. Stockholm, The Bergius Foundation, 2000. 344 p.
69. Karlík P. Taxonomická problematika bříz *Betula* L. v České Republice se zvláštním zřetelem na drobné taxony z okruhu břízy pýřité *Betula pubescens* agg. [Taxonomical Problematic of the Genus *Betula* L. in the Czech Republic with Special Respect on Taxons from Group *Betula pubescens* agg.]. *Bříza – strom roku 2010: sborník z konference. Kostelec nad Černými lesy, 23 září 2010*. Praha, Česká zemědělská univerzita, 2010, pp. 61–65.
70. Kosonen M. *Visakoivu – Curly Birch*. Finland, Metsäkustannus Oy, 2004. 197 p.
71. Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R.G. Impact of Ice Ages on the Genetic Structure of Trees and Shrubs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, vol. 359, iss. 1442, pp. 197–207. DOI: [10.1098/RSTB.2003.1390](https://doi.org/10.1098/RSTB.2003.1390)
72. Li J., Shoup S., Chen Z. Phylogenetics of *Betula* (Betulaceae) Inferred from Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Rhodora*, 2005, vol. 107, no. 929, pp. 69–86. DOI: [10.3119/04-14.1](https://doi.org/10.3119/04-14.1)
73. Lindquist B. *Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis*. Radebeul und Berlin, Neumann Verlag, 1954. 156 S.
74. Maliouchenko O., Palmé A.E., Buonamici A., Vendramin G.G., Lascoux M. Comparative Phylogeography and Population Structure of European *Betula* Species, with Particular Focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *Journal of Biogeography*, 2007, vol. 34, iss. 9, pp. 1601–1610. DOI: [10.1111/j.1365-2699.2007.01729.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01729.x)

75. Nagamitsu T., Kawahara T., Kanazashi A. Endemic Dwarf Birch *Betula apoiensis* (Betulaceae) is a Hybrid that Originated from *Betula ermanii* and *Betula ovalifolia*. *Plant Species Biology*, 2006, vol. 21, iss. 1, pp. 19–29. DOI: [10.1111/j.1442-1984.2006.00147.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2006.00147.x)

76. Nowakowska Ju. A. Application of DNA Markers against Illegal Logging as a New Tool for the Forest Guard Service. *Folia Forestalia Polonica, Series A*, 2011, vol. 53, no. 2, pp. 142–149.

77. Palme 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*. *Molecular Ecology*, 2004, vol. 13, iss. 1, pp. 167–178. DOI: [10.1046/j.1365-294X.2003.02034.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02034.x)

78. Palmé A. E., Su Q., Rautenberg A., Manni F., Lascoux M. Postglacial Recolonization and cpDNA Variation of Silver Birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology*, 2003, vol. 12, iss. 1, pp. 201–212. DOI: [10.1046/j.1365-294X.2003.01724.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01724.x)

79. Pätäälä R. V. Pirun puristama visakoivu. *Suomen Luonto*, 1980, vol. 39, no. 1, pp. 3–5.

80. Pekkinen M., Varvio S., Kulju K. K. M., Kärkkäinen H., Smolander S., Viherä Aarnio A., Koski V., Sillanpää M. J. Linkage Map of Birch, *Betula pendula* Roth, Based on Microsatellites and Amplified Fragment Length Polymorphisms. *Genome*, 2005, vol. 48(4), pp. 619–625. DOI: [10.1139/g05-031](https://doi.org/10.1139/g05-031)

81. Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto [Yield in Volume and Money of Final Cutting in Four Curly Birch Stands]. *Silva Fennica*, 1978, vol. 12, no. 4, pp. 245–252. DOI: [10.14214/sf.a14862](https://doi.org/10.14214/sf.a14862)

82. Regel E. Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer arten. *Bull. Soc. Nature. Mosquae*, 1865, vol. 38, no. 4, pp. 388–434.

83. Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk [Summary: On Speckled Birch (Mazer-Birch) and Some Other Forms of Curled Birch]. *Meddelelser fra Det Norske Skogforsøksvesen*, 1954, vol. 43, no. 12, pp. 454–505.

84. Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa [The Quality and Development of Cultivated Curly-Birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) Stands in Southern Finland]. *Folia Forestalia*, 1976, no. 263, pp. 1–28.

85. Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu. *Dendrologian seuran tiedotuksia*, 1980, vol. 11, no. 1, pp. 4–14.

86. Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K., Rajaraman S., Safronov O., Safdari P. et al. Genome Sequencing and Population Genomic Analyses Provide Insights into the Adaptive Landscape of Silver Birch. *Nature Genetics*, 2017, vol. 49, pp. 904–912. DOI: [10.1038/ng.3862](https://doi.org/10.1038/ng.3862)

87. Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito. *Metsätal Aikakauslehti*, 1966, vol. 83, no. 8, pp. 331–333.

88. Schenk M. F., Thienpont C.-N., Koopman W. J. M., Gilissen L. J. W. J., Smulders M. J. M. Phylogenetic Relationships in *Betula* (Betulaceae) Based on AFLP Markers. *Tree Genetics & Genomes*, 2008, vol. 4, pp. 911–924. DOI: [10.1007/s11295-008-0162-0](https://doi.org/10.1007/s11295-008-0162-0)

89. Scholz E. Die rationelle Bewirtschaftung der Birke. *Sozialistische Forstwirtschaft*, 1963, Bd. 13, Nr. 12, S. 362–367.

90. Svoboda P. *Lesní dřeviny a jejich porosity. Část 3*. Praha, Státní zemědělské nakladatelství, 1957. 457 s.

91. Thomson A. M., Dick C. W., Pascoini A. L., Dayanandan S. Despite Introgressive Hybridization, North American Birches (*Betula* spp.) Maintain Strong Differentiation at Nuclear Microsatellite Loci. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, vol. 11, no. 5, art. 101. 12 p. DOI: [10.1007/s11295-015-0922-6](https://doi.org/10.1007/s11295-015-0922-6)

92. Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The Origin of the Karelian Birch: An Ecogenetic Hypothesis. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2017, vol. 7, iss. 6, pp. 665–677. DOI: [10.1134/S2079059717060144](https://doi.org/10.1134/S2079059717060144)

93. Vetchinnikova L., Titov A. The Mysteries of the Origin of the Curly Birch. Thünen Report 62: *Proceedings of the German Russian Conference on Forest Genetics*,

Ahrensburg, November 21–23, 2017. Braunschweig, Germany, 2018, pp. 55–60. DOI: [10.3220/REP1539855736000](https://doi.org/10.3220/REP1539855736000)

94. Wang N., McAllister H. A., Bartlett P. R., Buggs R. J. A. Molecular Phylogeny and Genome Size Evolution of the Genus *Betula* (Betulaceae). *Annals of Botany*, 2016, vol. 117, iss. 6, pp. 1023–1035. DOI: [10.1093/aob/mcw048](https://doi.org/10.1093/aob/mcw048)

95. Wang N., Thomson M., Bodles W. J. A., Crawford R. M. M., Hunt H. V., Featherstone A. W., Pellicer J., Buggs R. J. A. Genome Sequence of Dwarf Birch (*Betula nana*) and Cross-Species RAD Markers. *Molecular Ecology*, 2013, vol. 22, iss. 11, pp. 3098–3111. DOI: [10.1111/mec.12131](https://doi.org/10.1111/mec.12131)

96. Watterson G. A., Guess H. A. Is the Most Frequent Allele the Oldest? *Theoretical Population Biology*, 1977, vol. 11, iss. 2, pp. 141–160. DOI: [10.1016/0040-5809\(77\)90023-5](https://doi.org/10.1016/0040-5809(77)90023-5)

CURLY BIRCH: A VARIETY OR A SEPARATE SPECIES?

L. V. Vetchinnikova¹, Doctor of Biology, Assoc. Prof., Chief Research Scientist;

ResearcherID: [J-5665-2018](https://orcid.org/0000-0003-2091-905X), ORCID: [0000-0003-2091-905X](https://orcid.org/0000-0003-2091-905X)

A. F. Titov^{2,3}, Corresp. Member of RAS, Doctor of Biology, Prof., Head of Laboratory, Chief Research Scientist; ResearcherID: [A-6705-2014](https://orcid.org/0000-0001-6880-2411), ORCID: [0000-0001-6880-2411](https://orcid.org/0000-0001-6880-2411)

¹Forest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation; e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

²Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation

³Department of Multidisciplinary Scientific Research of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation; e-mail: titov@krc.karelia.ru

Curly (Karelian) birch is a unique and highly valuable representative of woody flora, whose natural growth has been preserved only in the north-west of continental Europe. The article recapitulates the development of views on the taxonomic status and systematic position of the birch. We have analyzed the numerous facts and observations, which, from our perspective, bear record to correspondence of curly birch to the species taxonomic rank. It was done based on our own and published data, and in accordance with generally accepted criteria of the species (morphological, biochemical, genetic, reproductive, geographical, and ecological). The issues of separateness and relatedness of the birch to other representatives of the genus *Betula* L. are considered. It is emphasized that the recognition of curly birch as a separate biological species is important not only for scientific reasons, but also has great environmental significance since international and national nature protection documents, regulations and laws are focused on animals and plants with a species status.

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly Birch: A Variety or a Separate Species? *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2020, no. 1, pp. 26–48. DOI: [10.37482/0536-1036-2020-1-26-48](https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-1-26-48)

Funding: The study was carried out within the framework of the state assignment of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute, Institute of Biology, and Department of Multidisciplinary Scientific Research) and covered by the federal budget.

Keywords: curly birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, taxonomic status, species criteria, Republic of Karelia.

Поступила 22.04.19/Received on April 22, 2019