

И.Ю. Исаков, К.А. Шестибратов

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ
И СЕЛЕКЦИОННО-РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
БИОРЕСУРСНОЙ КОЛЛЕКЦИИ РОДА *BETULA* L.
В ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ**

Введение. Создание биоресурсных коллекций является необходимым условием сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов, а также относится к одному из целевых индикаторов и показателей «Федеральной Научно-Технической Программы развития генетических технологий на 2019–2027 годы». В результате реализации «Программы...» предполагается функционирование биоресурсных центров, обеспечивающих формирование, хранение и предоставление образцов коллекций в соответствии с мировыми стандартами, а также создание биоинформационных и генетических баз данных, обеспечивающих снижение технологической зависимости Российской Федерации¹. Актуальными проблемами для хода реализации «Программы...» являются: низкий съем древесины с единицы площади эксплуатационных лесов; недостаточная эффективность лесовосстановления, охраны и защиты лесов, а также низкая актуальность сведений о лесных ресурсах. В то же время наиболее перспективным направлением научно-исследовательских и опытно-конструкторских работ по лесной тематике, приоритетных для России, в настоящий момент является «Создание объектов лесного семеноводства взамен устаревших ...»².

В период 2007–2016 гг. глобальные выбросы CO₂ в результате изменения растительного покрова (в первую очередь обезлесения) составили примерно 12% глобальных выбросов. За тот же период наземная растительность утилизировала около 28% парниковых газов, главным образом в лесах [Seddon et al., 2019]. Биоразнообразие вносит существенный

¹ Федеральная научно-техническая программа развития генетических технологий на 2019-2027 годы. Утверждена Постановлением Правительства РФ от 22 апреля 2019 г. №479.

² Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года. Утверждена Постановлением Правительства РФ от 20 сентября 2018 г. №1989-р.

вклад в национальные экономики стран, а с точки зрения сохранения биоразнообразия реинтродукция хозяйственно ценных видов была бы лучшим и наиболее экономичным решением этой проблемы [Harrison et al., 2022].

Сохранение генотипов *ex situ* может играть особую роль там, где местные виды находятся под угрозой исчезновения из-за промышленного загрязнения или изменения климата, и иметь несколько методов: создание испытательных культур, архивов клонов (клоновые репозитории), лесосеменных плантаций, коллекций в ботанических садах. Создание объектов *ex situ* позволит человечеству сохранить биоразнообразие на планете посредством поддержания банков генов, включающих: а) хранение семян через банки семян; б) коллекции *in vitro* через банки культуры тканей; в) хранение пыльцы через банки пыльцы; г) криосохранение через криогенные банки; д) полевые генные банки и т. д. [Bilal et al., 2022] Таким образом, географически различные условия, вероятно, будут адекватны для подходящих адаптированных генотипов. Кроме того, концепция происхождения формирует важную связь между сохранением лесных деревьев *in situ* и *ex situ* [Brown, Hardner, 2000].

Существующие традиционные программы селекции ограничены для древесных растений более продолжительным репродуктивным циклом, длительным ювенильным периодом (до 20 лет), низкой плодовитостью, высокими уровнями гетерозиготности, различными уровнями плоидности, полиэмбрионией, внутривидовой и межвидовой несовместимостью, инбридинговой депрессией и точным установлением границы между фенотипической экспрессией и воздействием окружающей среды. Эффективная селекция зависит от понимания факторов, определяющих реакцию на отбор, как в краткосрочной, так и в долгосрочной перспективе [Burdon, 2004]. В конечном счете генетическая информация, заложенная в генотипе, через программу индивидуального развития реализуется в фенотипе дерева. Именно фенотип является конечным продуктом для потребителей. Кроме того, целостный фенотип сегодня рассматривается в качестве основного субстрата естественного отбора, а эпигенетическая теория эволюции постулирует первичность фенотипических изменений [Попов и др., 2020], в отличие от синтетической теории эволюции, у которой материалом для эволюции служит наследственная изменчивость организмов, т. е. мутации и комбинации генов [Дарвин, 1939; Huxley, 1942].

Лесные генетические ресурсы относятся к возобновляемым природным ресурсам, что позволяет применять в том числе и разные генетико-

селекционные технологии и получать, в зависимости от типа технологии, различные комбинации хозяйственно важных признаков. Эти признаки относятся к количественным, имеющим свою специфику, а именно: проявляются в результате взаимодействия многих генов (аддитивное проявление); находятся в одних группах сцепления с негативными признаками; находятся под сильным влиянием внешних, экологических факторов [Фольконер, 1985]. Чтобы использовать ценные генотипы деревьев, их нужно выделить из нативных популяций древесных пород, а это невозможно без тщательного изучения исходного материала [Адлер, Вахитов, 1985]. Поэтому при составлении селекционных программ для видов-лесообразователей, в том числе и для берёзы, необходимо учитывать эту специфику, как и необходимые характеристики вида для вовлечения в селекционный процесс [Исаков, Исаков, 2015], и перспективность использования ДНК-маркеров для оценки биоразнообразия у видов деревьев [Gillet, 1999]. Установлено, что у берёзы повислой два гена — PNYC и FRS10 — отвечают за реакцию берёз на свет, несут в себе мутации, коррелирующие с долготой и шириной произрастания, а также с температурным режимом. Мутации гена PNYC также связаны с количеством и периодичностью осадков. А два других гена — KAK и MED5A — отвечают за количество воспроизводимой берёзами древесины [Salojärvi et al., 2017].

Берёза повислая является модельной системой для адаптации северных деревьев к изменению климата благодаря достижениям в геномике берёзы. Проведены исследования по её устойчивости к патогенным насекомым, азотному обмену, эффективности фотосинтеза и фенологии, а также её высокой генетической изменчивости [Heimonen et al., 2016; Silfver et al., 2020; Tenkanen et al., 2020].

Полигоном для реального решения таких задач является создание и исследование объектов Единого Генетико-Селекционного Комплекса, к которым относится изучаемый объект — опытные культуры берёзы.

Цель работы — изучить некоторые селекционные количественные и качественные характеристики семенного потомства F_1 на созданном объекте биоресурсной коллекции *ex situ* видов и селекционных форм берёзы.

Задачи исследования:

- создать биоресурсную коллекцию берёзы через проведение гибридизации и самоопыления в нативных популяциях местных и интродуцированных видов берёз, получить семенное потомство F_1 ;

- определить изменчивость количественных признаков у селекционных форм F_1 видов берёз через фенотипическую пластичность роста в высоту берёзы повислой, б. пушистой, б. далекарлийской, б. каменной и б. вишнёвой, полученных при свободном опылении;
- дать характеристику лабораторной всхожести семян местных видов берёз, берёзы повислой и берёзы пушистой, при разных способах опыления.

Материалы и методика исследования. Объектом для исследования служили опытные культуры селекционных форм, видов и гибридов берёзы. Местонахождение – Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В.М. Пескова, Рамонский район Воронежской области. Географические координаты - 51°58'02.53" с.ш. 39°26'02.95" в.д. В качестве исходных были использованы деревья из автохтонных популяций берёзы повислой (обозначение в дальнейшем – С – суходол) и берёзы пушистой (болото – Б). Самоопыление проводилось в 1981 г. на деревьях берёзы, произрастающих на территории Усманского бора, по общепринятой методике [Пятницкий, 1961]. Ход цветения определялся по мере распускания женских серёжек. За две недели до цветения на ветви ставились пергаментные изоляторы с предварительно пропарафиненными краями. Попадание чужеродной пыльцы избегалось путём расположения в горловине изолятора ваты и её жёсткой фиксации. Тогда же была проведена меж- и внутривидовая гибридизация берёз. Полученные семена летом 1982 г. были высеяны в посевном отделении Ступинского стационара ЦНИИЛГиС. В возрасте 2-х лет сеянцы были пересажены на лесокультурную площадь в 298 квартале ВГБЗ по схеме 3 x 1 м. Высаживали максимальное количество полученных в результате гибридизации и самоопыления жизнеспособных сеянцев. Возраст опытных культур в настоящее время – 41 год. Количество – 1570³ деревьев. Этот объект является первичным, родоначальным для других объектов (F_2) в Семилукском лесопитомнике и в районе села Князево. Высота деревьев определялась высотомером Suunto RM-5/1520 PC в соответствии с прилагаемой инструкцией. Данные обрабатывались в программе Statistica 12 с определением основных статистических параметров и достоверности значений при $p < 0,05$. Созревшие семена были собраны и пророщены в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре. Балльная оценка всхожести семян проводилась по ГОСТ 13056.6-97 с небольшой нашей модификацией. Баллы всхожести определялись так: если на 15 день опыта (по методике) всхожесть

³ данные на момент посадки.

семян составила 80-100%, она оценивалась на 5 баллов, 60-79% – 4 балла, 40-59% – 3 балла, 20-39% – 2 балла, до 19% – 1 балл. Тестировались семена от самоопыления и свободного опыления, собранные на том же дереве. В первом случае в качестве отцовских растений (опылителей) использовались следующие виды: берёза бумажная (*Betula papyrifera* Marshall), берёза маньчжурская (*Betula mandshurica* (Regel) Nakai), берёза бело-китайская (*Betula albosinensis* Burkill), берёза вишневая (*Betula lenta* L.), берёза железная (*Betula ermanii* Cham.). Пыльца б. бумажной и б. вишнёвой заготовлена с деревьев, растущих в Ботаническом саду имени Б.М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета. Кроме того, испытывалось семенное потомство от свободного опыления трёх далекарлийских (разрезнолистных) берёз.

В состав коллекции F₁ входят семьи берёзы, имеющие следующее генетическое происхождение: 27 семей берёзы повислой и 21 семья б. пушистой, полученные при разных способах опыления (самоопыление и свободное опыление); внутривидовые гибриды (б. повислая х б. пушистая – 3 семьи, обратное скрещивание – 5 семей); межвидовые и межсекционные гибриды на основе местных видов берёз – б. повислой – 14 семей; б. пушистой – 24 семьи. Испытывались также следующие формы берёз: карельская берёза и гибриды с её участием – 27 семей; далекарлийская берёза – 3 семьи; б. вишнёвая – 3 семьи; б. каменная – 1 семья. В коллекции представлено также формовое разнообразие берёз, например, чернокорая, карликовая и т. д. Считается, что берёза далекарлийская является формой берёзы повислой *Betula pendula* f. *dalecarlica* (L.f.) Regel [Qu et al., 2020]). Решением Научно-технического совета ВГЛТУ от 26 декабря 2019 г. все они на базе Центра коллективного пользования научным оборудованием «Биолестех» входят в состав Биоресурсной Коллекции (БК) ВГЛТУ. Такие БК являются не только стратегическим резервом элитных генотипов лесного генофонда, но и базой для эффективного выращивания посадочного материала ценных генотипов и создания лесных культур целевого назначения. Перспективные генотипы созданных и выращенных растений берёзы клонированы и используются в научных, образовательных целях сотрудников ВГЛТУ и в качестве показательных объектов ЕГСК [Биоресурсная..., 2019] и других исследовательских организаций, включены в коллекцию *in vitro* клонов ценных генотипов лиственных древесных растений в качестве объектов Научно-технологической инфраструктуры Российской Федерации [Коллекция..., 1991]. На рис. 1 показана схема расположения объекта исследования.



Рис. 1. Схема расположения биоресурсной коллекции берёзы F₁, 298 квартал Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова, границы обозначены зеленым цветом

Fig. 1. The locaton of the bioresource collection of birch F₁, 298 block of the Voronezh State Natural Biosphere Reserve named after V.M. Peskov, the boundaries are marked in green

Результаты исследования и обсуждение. В ходе работы были определены статистически достоверные различия между вышеуказанными группами берёз (рис. 2).



Рис. 2. Количество достоверных различий ($p<0,05$) между видами и формами берёз F₁ по росту в высоту в возрасте 10 лет

Fig. 2. The number of significant differences ($p<0.05$) between species and forms of birch F₁ in height at the age of 10 years

На рис. 2 видно, что минимальными и максимальными значениями этого показателя характеризовались интродуцированные виды берёз (б. каменная и б. вишнёвая, 0 и 32 соответственно). Далекарлийская берёза и местные виды имели промежуточные значения.

Для наглядности были взяты контрастные по среднесемейному показателю роста в высоту семьи местных видов берёз и аналогичные показатели других видов (форм) берёз (табл. 1).

Таблица 1

Основные статистические характеристики фенотипов местных и интродуцированных видов и форм берёз

The main statistical characteristics of the phenotypes of local and introduced birch species and forms

Вид (форма), семья	Количество семей, n деревьев в семье, n	Основные статистические характеристики				
		Рост в высоту $M \pm m_x$, м	Дисперсия σ^2	Коэффициент вариации C_v , %	min	max
Берёза повислая / С-1	$\frac{13}{8}$	$5,2 \pm 0,33$	0,86	18	3,8	6,9
С-54	8	$1,3 \pm 0,44$	1,53	70	0,4	3,6
Б. пушистая / Б-5	$\frac{16}{8}$	$2,3 \pm 0,37$	1,12	46	1,2	3,6
Б-18	10	$5,7 \pm 0,34$	1,17	19	3,9	7,1
Б. каменная	$\frac{1}{3}$	$1,2 \pm 0,30$	0,28	44	0,8	1,8
Б. вишнёвая 1	$\frac{3}{8}$	$1,5 \pm 0,17$	0,23	33	0,8	2,4
Б. вишнёвая 3	8	$0,9 \pm 0,2$	0,31	59	0,3	2,0
Б. вишнёвая 4	6	$1,1 \pm 0,24$	0,35	55	0,4	1,7
Далекарлийская берёза Б	$\frac{3}{31}$	$5,1 \pm 0,24$	1,77	26	2,0	8,0
Далекарлийская берёза Х	31	$6,1 \pm 0,2$	1,2	18	3,9	8,2
Далекарлийская берёза СХИ	29	$4,7 \pm 0,33$	3,1	37	1,0	7,9

Значения коэффициента вариации были от 18% (семья С-1) до 70% (семья С-54). По эмпирической шкале уровней изменчивости морфометрических признаков, предложенной [Мамаев, 1972] для древесных растений, среднему

уровню изменчивости (13–20%) соответствовал рост семей С-1, Б-18 и потомства далекарлийской берёзы Х. Повышенный уровень (21–30%) показала семья далекарлийской берёзы Б. Высокий уровень изменчивости признака (31–40%) наблюдался у семей берёзы вишнёвой 1 и далекарлийской берёзы СХИ. Семьи с очень высоким уровнем изменчивости (свыше 40%) – С-54, Б-5, б. каменной, б. вишнёвой 3 и 4. На рис. 3 показана изменчивость роста в высоту семей местных и интродуцированных берёз.

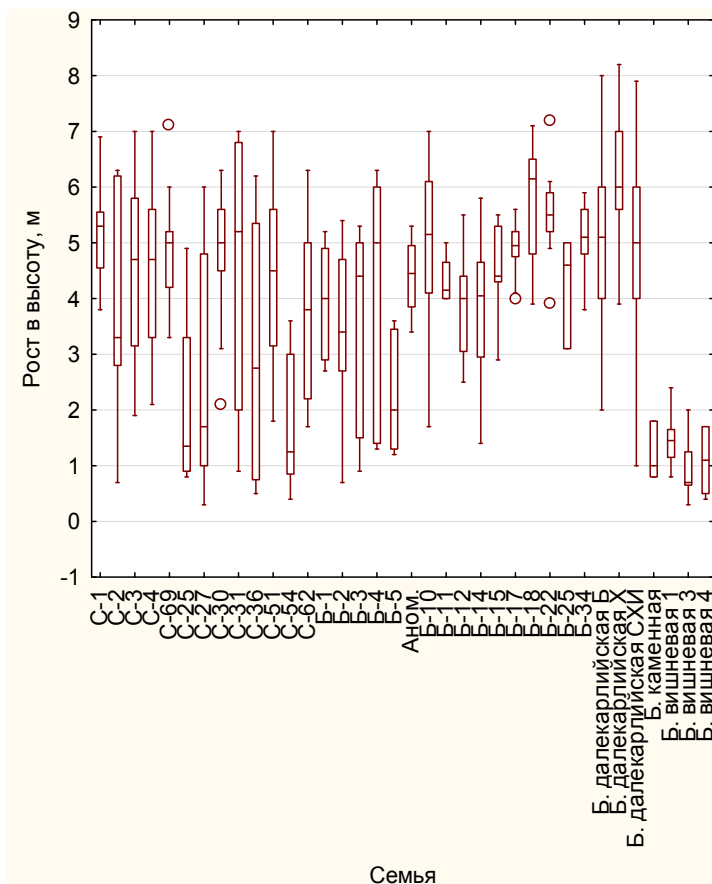


Рис. 3. Изменчивость роста в высоту семей местных и интродуцированных видов и форм берёзы, биоресурсная коллекция F₁, возраст 10 лет

Fig. 3. Family height growth variability of local and introduced birch species and forms, bio-resource collection F₁, age 10 years

Рост местных видов берёз. Б. повислая, представленная совокупностью семей С-1 – С-69, проявляла гораздо большую вариабельность по признаку роста в высоту при свободном опылении в возрасте 10 лет по сравнению с б. пушистой. Так, максимальные значения (7 м) наблюдались у семей С-3, С-4, С-31 и С-51. Минимальные значения (менее 1 м) – у С-2, С-25, С-27, С-31, С-36 и С-54. Среднесемейные по этому признаку значения составили: С-1 – 5,2 м; С-2 – 4,0 м; С-3 – 4,6 м; С-4 – 4,6 м; С-25 – 1,3 м; С-27 – 1,8 м; С-30 – 5,0 м; С-31 – 5,1 м; С-36 – 2,8 м; С-51 – 4,5 м; С-54 – 1,3 м; С-62 – 3,9 м; С-69 – 5,0 м. Среднее значение роста в высоту берёзы повислой семенного происхождения – 3,8 м. Статистически достоверные различия выявлены у контрастных по росту семей С-1 и С-54: $t_{\phi} = 5,2-1,3 > t_{0,05} = 2,14$.

Б. пушистая, представленная совокупностью семей Б-1 – Б-34 и Аномальной формой, имела наименьшие значения признака рост в высоту 0,7 и 0,9 м (семьи Б-2 и Б-3), максимальные 7,0 и 7,1 м (семьи Б-10 и Б-18). Средние значения признака составили: Б-1 – 4,0 м; Б-2 – 3,4 м; Б-3 – 4,4 м; Б-4 – 5,0 м; Б-5 – 2,3 м; Аном. – 5,5 м; Б-10 – 5,2 м; Б-11 – 4,2 м; Б-12 – 4,0 м; Б-14 – 4,1 м; Б-15 – 4,4 м; Б-17 – 4,9 м; Б-18 – 6,1 м; Б-22 – 5,5 м; Б-25 – 4,6 м; Б-34 – 5,1 м. Среднее значение роста в высоту у берёзы пушистой составило 4,3 м. Ранее [Исаков, 2015] был определён индекс самофертильности у изучаемых семей берёз. Нужно отметить, что при свободном опылении минимальными значениями высоты характеризуются высокосамофертильные формы берёзы повислой С-54 и б. пушистой Б-12. Статистически достоверные различия выявлены между средними значениями роста семей Б-5 и Б-18: $t_{\phi} = 6,1-2,3 > t_{0,05} = 2,12$.

Рост интродуцированных берёз. Отдельные деревья всех трёх форм далекарлийской берёзы превышали по росту в высоту все вовлечённые в эксперимент виды берёз, и местные, и интродуцированные – соответственно, 8 м, 8,2 м и 7,9 м. Результаты различий по средним высотам статистически достоверны с другими интродуцированными видами – берёзой каменной и берёзой вишневой: $t_{\phi} = 4,7-1,2 > t_{0,05} = 2,04$ и $t_{\phi} = 4,7-0,9 > t_{0,05} = 2,0$ соответственно.

Два интродуцированных вида, б. вишнёвая (представленная тремя семьями) и б. каменная (представленная одной семьёй), показали значительное отставание в росте, а максимальное значение не превышало 2,5 м (б. вишнёвая 1).

На рис. 4 и 5 показана всхожесть семян, полученных у местных видов берёз при свободном опылении (а) и самоопылении (б).

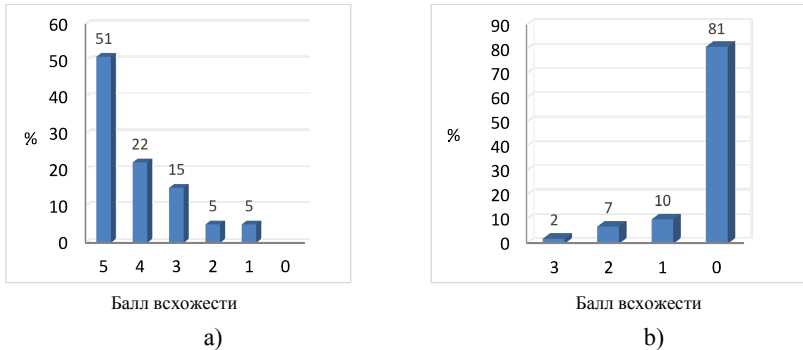


Рис. 4. Всхожесть семян у деревьев березы повислой при свободном опылении (а) и при самоопылении (б)

Fig. 4. Seed germination in silver birch trees with open pollination (a) and self-pollination (b)

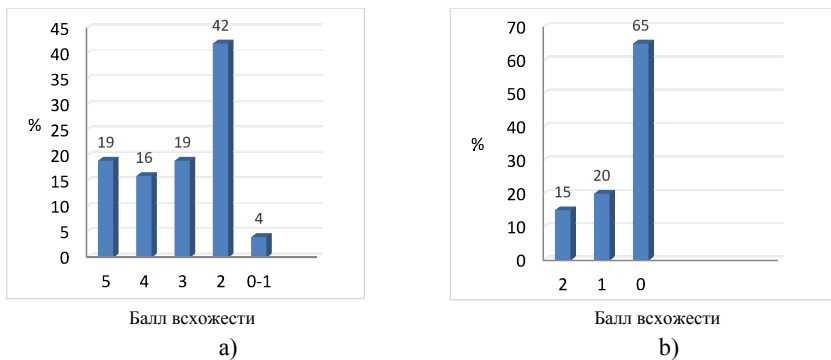


Рис. 5. Всхожесть семян у деревьев березы пушистой при свободном опылении (а) и при самоопылении (б)

Fig. 5. Seed germination in downy birch trees with open pollination (a) and self-pollination (b)

Проведенные исследования по изучению выполненности семян березы не дают однозначных результатов и не позволяют проводить тестирование на самофертильность по отношению процента пустых семян к выполненным (при проведении самоопыления). Поэтому уровень самофертильности был определен по индексу самофертильности роста у семей, полученных при разных способах опыления, полагая при этом, что у потомства самофертильных деревьев при самоопылении их рост и развитие будут превосходить таковой у потомства, полученного при свободном опылении.

Берёза повислая. Семена, полученные при свободном опылении, взошли почти у всех деревьев. При балльной оценке всхожести структура выборки выглядит следующим образом (рис. 4а). У 51% материнских деревьев семена имели высший балл, всхожесть семян 22% деревьев оценивалась как хорошая, у 15% деревьев семена имели удовлетворительную всхожесть, крайне низкую всхожесть (1–2 балла) имели семена 10% деревьев, не образовалось семян у одного дерева (№ 45), что составляет 2% от выборки.

При самоопылении (рис. 4б) семена были получены только у 75% материнских деревьев, но их структура по всхожести сильно отличалась от таковой при свободном опылении: 81% материнских деревьев имели нулевой балл всхожести семян, единичные всходы у семян 17% растений, и только семена одного дерева (№ 42) характеризовались хорошей всхожестью. Соответственно 25% деревьев реагировали на самоопыление полным отсутствием семян.

Берёза пушистая. При свободном опылении (рис. 5а) жизнеспособные семена образовали все отобранные деревья (36 экземпляров). 19% деревьев показали отличную всхожесть семян, у 20% она была хорошей, у 19% – удовлетворительной, у 42% деревьев отмечена плохая всхожесть, и только одно дерево (4% выборки) характеризовалось нулевой всхожестью.

Деревья б. пушистой реагировали на самоопыление следующим образом (рис. 5б): семена образовались у 79% деревьев из выборки. У этих деревьев нулевая всхожесть наблюдалась у 65%, всхожесть остальных 35% составила 1–2 балла.

Заключение. Создана биоресурсная коллекция местных и интродуцированных видов берёз. Изученная совокупность местных и интродуцированных берёз по росту в высоту показала межвидовую, внутривидовую и внутрисемейную специфичность по этому признаку. При сравнении среднесемейных значений роста семенного потомства от свободного опыления видно, что по количеству высокорослых деревьев (7 м) б. повислая имеет больше семей, чем б. пушистая, 4 и 2 соответственно. Установлены семьи полиплоидных видов лесных древесных растений (б. пушистая, самостерильные, Б-18 и Б-10), имеющие по исследованным количественным признакам приоритетный селекционный потенциал перед диплоидными (б. повислая). Таким образом, для селекции берёзы в Воронежской области можно привлекать не только традиционный вид – диплоидную берёзу повислую, но и отдельные перспективные семьи полиплоидного вида – берёзы пушистой.

Максимальные значения этого признака у интродуцированных берёз наблюдались у далекарлийской берёзы, минимальные – у берёзы вишнёвой

и каменной. У последних видов количество посемейных достоверных различий имело максимальное (32) и минимальное значения (0), что может служить косвенным подтверждением бесперспективности для целей интродукции.

При тестировании деревьев на отношение к инбридингу дифференциация нативных популяций наблюдается уже при всхожести семян. Дальнейшие исследования роста этих деревьев показали, что при свободном опылении преимущества в росте имеют самостерильные формы и б. повислой, и б. пушистой.

Данные по оценке всхожести семян позволяют говорить о различиях у видов и форм берёз по способности образовывать жизнеспособные семена при разных способах опыления. У берёзы повислой и б. пушистой количество не завязавшихся семян при проведении однократного инбридинга примерно одинаково – 25% и 21% соответственно.

Подтверждено избирательное негативное влияние инбридинга (инбридинговая депрессия) на определённые группы деревьев на количественные признаки репродуктивных структур – степень всхожести семян – и вегетативных структур – рост штамба в высоту.

Сведения о финансировании исследования. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-64-00036.

Благодарности. Авторы благодарят рецензентов за вклад в экспертную оценку статьи.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

Адлер Э.Н., Вахитов В.А. Пути генетического улучшения лесных древесных растений. М.: Наука, 1985. 240 с.

Биоресурсная коллекция *ex situ* селекционных форм, гибридов берёзы ВГЛ-ТУ: каталог. URL: https://vgltu.ru/files/nauka/BIOLEsteh/kollekciya_gibridov_i_form_roda_betula.pdf?ysclid=lg20xfe52c14377019

Дарвин Ч. Действие перекрёстного опыления и самоопыления в растительном мире. М.-Л.: ОГИЗ – Сельхозгиз, 1939. 340 с.

Исаков И.Ю., Исаков Ю.Н. Инбридинг и гибридизация в роде Береза. Генезис и значение. Lambert Academic Publishing, 2015. 107 с.

Коллекция *in vitro* клонов ценных генотипов лиственных древесных растений // Научно-технологическая инфраструктура Российской Федерации. URL: <http://ckp-rf.ru/usu/569228/> (дата обращения: 15.01.2024).

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: Наука, 1972. 283 с.

Попов Е.Б., Драгавцев В.А., Малецкий С.И. Три кита эконоки: Истоки и перспективы нового направления в общей биологии. СПб.: Издательско-полиграфическая ассоциация высших учебных заведений, 2020. 132 с.

Пятницкий С.С. Практикум по лесной селекции. М.: Сельхозиздат, 1961. 265 с.

Фолькнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков / под ред. Л.А. Животовского. М.: Агропромиздат, 1985. 486 с.

Bilal T., Ayoob B., Behar B., Rafeeq J., Mehraj B., Farooq S., Mushtaq I. Exploration and conservation of forest genetic resources // Journal of Plant Development Sciences. 2022. Vol. 14, no. 4. P. 387–393.

Brown A.H.D., Hardner C. Sampling the gene pools of forest trees for *ex situ* conservation // Forest Conservation Genetics: Principles and Practice. Melbourne Editors, 2000. P. 185–196.

Burdon R.D. Genetics and genetic resources: Quantitative genetic principles. // Encyclopedia of Forest Sciences. Academic Press, 2004. P. 182–187.

Chang S., Mahon E.L., MacKay H.A., Rottmann W.H., Strauss S.H., Pijut P.M., Powell W.A., Coffey V., Lu Haiwei, Mansfield S.D., Jones T.J. Genetic engineering of trees: progress and new horizons. In Vitro Cellular Developmental Biology // Plant. 2018. Vol. 54. P. 341–376.

Gillet E.M. DNA markers – concepts and characteristics // Which DNA Marker for Which Purpose? Institute für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Universität Göttingen, 1999. P. 1–8.

Harrison R.D., Shono K., Gitz V., Meybeck A., Hofer T., Wertz-Kanounnikoff S. Mainstreaming biodiversity in forestry // FAO Forestry Paper. Rome, FAO and Bogor, Indonesia, CIFOR, 2022. No. 188. 175 p.

Heimonen K., Valtonen A., Kontunen-Soppela S., Keski-Saari S., Rousi M., Oksanen E., Roininen H. Susceptibility of silver birch (*Betula pendula*) to herbivorous insects is associated with size and phenology of birch– implications for climate warming // Scan. J. For. Res. 2016. Vol. 32. P. 95–104.

Huxley J. Evolution: The Modern synthesis. London: Georg Allen & Unwin Ltd., 1942. 645 p.

Oksanen E. Birch as a Model Species for the Acclimation and Adaptation of Northern Forest Ecosystem to Changing Environment // Front. For. Glob. Change. 2021. Vol. 4. P. 1–7.

Qu Chang, Bian Xiuyan, Han Rui, Jiang Jing, Yu Qibin, Liu Guifeng Expression of *BpPIN* is associated with IAA levels and the formation of lobed leaves in *Betula pendula* ‘Dalecartica’ // J. For. Res. 2020. Vol. 31. P. 87–97.

Salojärvi J., Smolander O.P., Nieminen K., Rajaraman S., Safronov O., Safdari P., Lamminmäki A., Immanen J., Lan Tianying, Tanskanen J., Rastas P., Amiryousefi A., Jayaprakash B., Kammonen J. I., Hagqvist R., Eswaran G., Ahonen V. H., Serra J. A., Asiegbu F. O., Dios Barajas-Lopez J. de, Blande D., Blokhina O., Blomster T., Broholm S., Brosché M., Fuqiang Cui, Dardick C., Ehonen S. E., Elomaa P., Escamez S.,

Fagerstedt K. V., Fujii Hiroaki, 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 Kean-Jin, 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., Pocai P., Possen B. J. H. M., Punkkinen M., Rahikainen M. M., Rousi M., Ruonala R., Schoot C. van der, 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 Enjun, 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. Vol. 49. P. 904–912.

Seddon N., Turner B., Berry P., Chausson A., Girardin C.A.J. Grounding nature-based climate solutions in sound biodiversity science // *Nature Climate Change*. 2019. Vol. 9, no 2. P. 84–87.

Silfver T., Heiskanen L., Aurela M., Myller K., Karhu K., Meyer N., Tuovinen J.-P., Oksanen E., Rousi M., Mikola J. Insect herbivory control of Subarctic ecosystem CO₂ exchange in present and future climates // *Nature Commun.* 2020. Vol. 11. Art. no. 2529.

Tenkanen A., Keski-Saari S., Salojärvi J., Oksanen E., Keinänen M., Kontunen-Soppela S. Differences in growth and gas exchange between southern and northern provenances of silver birch (*Betula pendula*) in northern Europe // *Tree Phys.* 2020. Vol. 40, no 2. P. 198–214.

References

Adler E.N., Vahitov V.A. Puti geneticheskogo uluchsheniya lesnyh drevesnyh rasteniy. Moscow: Nauka, 1985. 240 p. (In Russ.)

Bilal T., Ayoob B., Behar B., Rafeeq J., Mehraj B., Farooq S., Mushtaq I. Exploration and conservation of forest genetic resources. *Journal of Plant Development Sciences*, 2022, vol. 14, no. 4, pp. 387–393.

Bioresursnaya kolleksiya *ex situ* selektsionnyh form, gibridov breezy: katalog. VGLTU, 2019. URL: https://vgltu.ru/files/nauka/BIOLesteh/kollekciya_gibridov_i_form_roda_betula.pdf?ysclid=lg20xfe52c14377019. (In Russ.)

Brown A.H.D., Hardner C. Sampling the gene pools of forest trees for *ex situ* conservation. *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice*. Melbourne Editors, 2000, pp. 185–196.

Burdon R.D. Genetics and genetic resources: Quantitative genetic principles. *Encyclopedia of Forest Sciences*. Academic Press, 2004, pp. 182–187.

Chang S., Mahon E.L., MacKay H.A., Rottmann W.H., Strauss S.H., Pijut P.M., Powell W.A., Coffey V., Lu Haiwei, Mansfield S.D., Jones T.J. Genetic engineering of trees: progress and new horizons. In *Vitro Cellular Developmental Biology. Plant*, 2018, vol. 54, pp. 341–376.

Darvin Ch. Deystvie perekrestnogo opyleniya i samoopyleniya v rastitel'nom mire. Moskva-Leningrad: OGIZ – Sel'hozgiz, 1939. 340 p. (In Russ.)

Folkoner D.S. Vvedeniye v genetiku kolichestvennykh priznakov / pod. red. L.A. Zhivotovskogo. Moskva: Agropromizdat, 1985. 486 p. (In Russ.)

Gillet E. M., 1999. DNA markers – concepts and characteristics. *Which DNA Marker for Which Purpose?* Institute fur Forstgenetik und Forstpflanzenzuchtung, Universitat Gottingen, 1999, pp. 1–8.

Harrison R.D., Shono K., Gitz V., Meybeck A., Hofer T., Wertz-Kanounnikoff S. Mainstreaming biodiversity in forestry. *FAO Forestry Paper*, Rome, FAO and Bogor, Indonesia, CIFOR, 2022, no. 188, 175 p.

Heimonen K., Valtonen A., Kontunen-Soppela S., Keski-Saari S., Rousi M., Oksanen E., Roininen H. Susceptibility of silver birch (*Betula pendula*) to herbivorous insects is associated with size and phenology of birch– implications for climate warming. *Scan. J. For. Res.*, 2016, vol. 32, no. 2, pp. 95–104.

Huxley J. Evolution: The Modern synthesis. London: Georg Allen & Unwin Ltd., 1942. 645 p.

Isakov I., Isakov Yu. Inbriding i gibridizatsiya v rode Bereza. *Genezis i znacheniiye*. Lambert Academic Publishing, 2015. 107 p. (In Russ.)

Kollektsiya in vitro klonov tsennykh genotipov listvennykh drevesnykh rasteniy. *Nauchno-technologicheskaya infrastruktura Rossiyskoy Federatsii*. URL: <http://ckprf.ru/usu/569228/> (assessed January 15, 2024). (In Russ.)

Mamaev S. A. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh porod. Moscow: Nauka, 1972. 283 p. (In Russ.)

Oksanen E. Birch as a Model Species for the Acclimation and Adaptation of Northern Forest Ecosystem to Changing Environment. *Front. For. Glob. Change*, 2021, vol. 4, pp. 1–7.

Popov E. B., Dragavtsev V. A., Maletskiy S. I. Tri kita ekonomiki: Istoki i perspektivy novogo napravleniya v obschey biologii. St. Petersburg: Izdatelsko-poligraficheskaya assotsiatsiya vysshykh uchebnykh zavedeniy, 2020. 132 p. (In Russ.)

Pyatnitskiy S.S. Praktikum po lesnoy selektsii. Moscow: Sel'hozizdat, 1961. 265 p. (In Russ.)

Qu Chang, Bian Xiuyan, Han Rui, Jiang Jing, Yu Qibin, Liu Guifeng Expression of BpPIN is associated with IAA levels and the formation of lobed leaves in *Betula pendula* 'Dalecartica'. *J. For. Res.*, 2020, vol. 31, no. 1, pp. 87–97.

Salojärvi J., Smolander O.P., Nieminen K., Rajaraman S., Safronov O., Safdari P., Lamminmäki A., Immanen J., Lan Tianying, Tanskanen J., Rastas P., Amiryousefi A., Jayaprakash B., Kammonen J. I., Hagqvist R., Eswaran G., Ahonen V. H., Serra J. A., Asiegbu F. O., Dios Barajas-Lopez J. de, Blande D., Blokhina O., Blomster T., Broholm S., Brosché M., Fuqiang Cui, Dardick C., Ehonen S. E., Elomaa P., Escamez S., Fagerstedt K. V., Fujii Hiroaki, 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 Kean-Jin, 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., Schoot C. van der, 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 Enjun, 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, vol. 49, no. 6, pp. 904–912.

Seddon N., Turner B., Berry P., Chausson A., Girardin C.A.J. Grounding nature-based climate solutions in sound biodiversity science. *Nature Climate Change*, 2019, vol. 9, no. 2, pp. 84–87.

Silfver T., Heiskanen L., Aurela M., Myller K., Karhu K., Meyer N., Tuovinen J.-P., Oksanen E., Rousi M., Mikola J. Insect herbivory control of Subarctic ecosystem CO₂ exchange in present and future climates. *Nature Commun.*, 2020, vol. 11, art. no. 2529.

Tenkanen A., Keski-Saari S., Salojärvi J., Oksanen E., Keinänen M., Kontunen-Soppela S. Differences in growth and gas exchange between southern and northern provenances of silver birch (*Betula pendula*) in northern Europe. *Tree Phys.*, 2020, vol. 40, no. 2, pp. 198–214.

Материал поступил в редакцию 30.01.2024

Исаков И.Ю., Шестибратов К.А. Фенотипическая пластичность и селекционно-репродуктивные особенности биоресурсной коллекции рода *Betula* L. в Воронежской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2025. Вып. 252. С. 260–277. DOI: 10.21266/2079-4304.2025.252.260-277

В статье приводятся теоретические и практические данные по созданию, составу и некоторым параметрам продуктивности и воспроизводства биоресурсной коллекции быстрорастущих древесных растений на примере рода *Betula* L. Изучен рост в высоту у 10-летних деревьев, выращенных из семян свободного опыления берёзы повислой (13 семей), б. пушистой (16 семей), далекарлийской берёзы (3 семьи), б. каменной (1 семья), б. вишнёвой (3 семьи). Выявлены количественные признаки вегетативной сферы деревьев – рост в высоту и генеративной – прорастание семян у разных селекционных категорий берёз. Максимальное значение (7 м) по этому показателю б. повислой наблюдалось у семей С-3, С-4, С-31 и С-51 (высокосамоостерильная). У б. пушистой наивысшее значение 7,1 м выявлено у высокосамоостерильной формы Б-18. Установлено, что для самоостерильных форм обоих местных видов берёз перспективным селекционным направлением является получение семян и

воспроизводство при естественном способе размножения. Среди интродуцированных в Воронежскую область наиболее перспективной является далекарлийская берёза, у которой даже среднесемейные значения роста в высоту превышали аналогичный показатель у местных видов, а отдельные деревья всех трёх семей были лидерами по этому признаку среди всех изученных видов. Другие виды берёзы, интродуцированные в Воронежскую область, б. каменная и б. вишнёвая, по этому признаку показали низкие значения и являются бесперспективными для целей интродукции в Воронежскую область. Определена всхожесть семян местных видов берёз, полученных при разных способах опыления. Выявлена тенденция к асимметричности распределения показателей баллов всхожести при самоопылении (минимальные значения) и свободном опылении (максимальные значения) у диплоидного вида (берёзы повислой) и относительной симметричности у тетраплоидного (полиплоидного) вида (б. пушистой).

Ключевые слова: фенотип, биоресурсная коллекция, род Берёза, генофонд, гибриды, самоопыление, свободное опыление.

Isakov I.Yu., Shestibratov K.A. Phenotypic plasticity and breeding reproductive features in the bioresource collection of the genus *Betula* L. in the Voronezh region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2025, iss. 252, pp. 260–277 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2025.252.260-277

The article provides theoretical and practical data on the creation, composition and some parameters of productivity and reproduction of a bioresource collection of fast-growing woody plants using the example of the genus *Betula* L. The height growth of 10-year-old trees grown from seeds of open pollination of silver birch (13 families), downy b. (16 families), silver birch «Dalecarlica» (3 families), *B. ermanii* (1 family), *B. lenta* (3 families) was studied. Quantitative signs of the vegetative sphere of trees – height growth and generative – seed germination in different breeding categories of birch trees were revealed. The maximum value (7 m) for this indicator was observed in families C-3, C-4, C-31 and C-51 (highly self-sterile). In *B. pubescens*, the highest value of 7.1 m was found in the highly self-sterile form B-18. It has been established that for self-sterile forms of both local birch species, a promising breeding direction is the production of seeds and reproduction with a natural method of reproduction. Among those introduced to the Voronezh Region, the Dalecarlian birch is the most promising, in which even the average family height values exceeded the same indicator for local species, and individual trees of all three families were leaders in this respect among all studied species. Other birch species introduced to the Voronezh Region, *B. ermanii* and *B. lenta*, showed low values for this feature and are unpromising for the purposes of introduction in the Voronezh region. The germination of seeds of local birch species obtained by different pollination methods has been determined. A tendency to asymmetry in the distribution

of germination scores during self-pollination (minimum values) and open pollination (maximum values) in a diploid species (silver birch) and relative symmetry in a tetraploid (polyploid) species (downy birch) was revealed.

Keywords: phenotype, bioresource collection, Birch genus, gene pool, hybrids, self-pollination, open pollination.

ИСАКОВ Игорь Юрьевич – доцент кафедры лесной генетики, биотехнологии и физиологии растений Воронежского государственного лесотехнического университета имени Г.Ф. Морозова, кандидат сельскохозяйственных наук. SPIN-код: 1242-6288. ORCID ID: 0000-0003-2927-3275. Web of Science Researcher ID: AAH-5614-2020. Scopus Author ID: 57213354445.

394087, ул. Тимирязева, д. 8, г. Воронеж, Россия. E-mail: labgen@vglta.vrn.ru

ISAKOV Igor Yu. – PhD (Agricultural), Associate Professor of the Department of Forest Genetics, Biotechnology and Plant Physiology, Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov. SPIN-code: 1242-6288. ORCID ID: 0000-0003-2927-3275. Web of Science Researcher ID: AAH-5614-2020. Scopus Author ID: 57213354445.

394087. Timiryazeva str. 8. Voronezh. Russia. E-mail: labgen@vglta.vrn.ru

ШЕСТИБРАТОВ Константин Александрович – руководитель группы лесной биотехнологии филиала ГНЦ ИБХ РАН, кандидат биологических наук. SPIN-код: 2166-1664. ORCID ID: 0000-0002-1996-6433. Web of Science Researcher ID: J-5288-2018.

142290, пр. Науки 6, г. Пушкино, Московская область, Россия. E-mail: schestibratov.k@yandex.ru

SHESTIBRATOV Konstantin A. – PhD (Biological), Head of Forest Biotechnology Group, Branch of the Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry of the Russian Academy of Sciences. SPIN-code: 2166-1664. ORCID ID: 0000-0002-1996-6433. Web of Science Researcher ID: J-5288-2018.

142290. Nauki av. 6. Pushchino. Moscow region. Russia. E-mail: schestibratov.k@yandex.ru