ГЕНЕТИКА, 2021, том 57, № 4, с. 412–419

ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ

УДК 582.632.1:575.17

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СЕВЕРНЫХ И ЮЖНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

© 2021 г. Л. В. Ветчинникова[1, *], А. Ф. Титов[2, 3], Л. В. Топчиева[2]

[1]*Институт леса Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, 185910 Россия*

[2]*Институт биологии Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, 185910 Россия*

[3]*Отдел комплексных научных исследований Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, 185910 Россия*

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

Поступила в редакцию 20.05.2020 г.
После доработки 31.07.2020 г.
Принята к публикации 25.08.2020 г.

На основе микросателлитного анализа проведена сравнительная оценка генетического разнообразия северных (находящихся в Республике Карелия и в Финляндии) и южной (в Республике Беларусь) популяций карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Полученные результаты позволили выявить их общие черты, а также определенное генетическое своеобразие. Установлено, что для популяций карельской березы характерно довольно высокое аллельное разнообразие и одновременно с этим превышение значений ожидаемой гетерозиготности над наблюдаемой, что свидетельствует о преимущественном накоплении в популяциях гомозигот и соответственно повышении риска дальнейшей деградации популяций, особенно северных, численность которых резко сократилась в последние десятилетия. В южной популяции аллельное разнообразие оказалось несколько выше, чем в северных, что может быть обусловлено ее значительно более высокой численностью и слабовыраженной фрагментацией. Кластерный анализ подтвердил обособленность южной популяции от северных, что в определенной степени соответствует известному феномену “изоляция расстоянием”.

Ключевые слова: карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, микросателлитные локусы, популяции, генетическое разнообразие и дифференциация.

DOI: 10.31857/S0016675821040147

Представители рода *Betula* L., относящегося к семейству Betulaceae, порядку Betulales, произрастают во всех природных зонах Северного полушария от тундры до субтропиков. На территории Европы широкое распространение получили белокорые березы – *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh., при этом наиболее многочисленные их популяции сосредоточены в умеренных и бореальных лесах [1–3]. Уникальный представитель аборигенной дендрофлоры здесь – карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, которая широко известна благодаря высокоценной узорчатой текстуре древесины [4]. Являясь древесной породой, карельская береза лесов не образует, а ее ареал в значительной степени перекрывается с ареалами березы повислой и березы пушистой, однако ее синэкологический оптимум отличается от последних, прежде всего отношением к световому фактору. Карельская береза также характеризуется высоким уровнем полиморфизма по целому ряду признаков, включая жизненную форму (от одноствольного дерева до многоствольного “дерева-куста” и кустарника), тип поверхности ствола, насыщенность рисунка в древесине и ряд других. Это является одним из отражений биологических особенностей данного вида, характеризует его определенную пластичность, расширяет возможности существования в различных экологических условиях, в том числе малопригодных для других древесных растений [4].

Подобно многим древесным породам карельская береза уже не одно столетие активно используется человеком, однако ее целенаправленное изучение было начато лишь в 20–30-е гг. прошлого века [5–8]. Анализ численности карельской березы в природных популяциях, расположенных исключительно на территории Балтийского региона, показал, что этот вид оказался среди наиболее уязвимых: за последние 100 лет его численность сократилась почти на две трети, а ареал

Таблица 1. Характеристика используемых праймеров и их последовательность

Локус	Номер доступа в базе NCBI	Последовательность праймеров 5'–3'	
		прямой	обратный
L2.3	AF310847	Cy5cagtgtttggacggtgagaa	cgggtgaagtagacggaact
L5.4	AF310862	Cy5aagggcacctgcagattaaga	aaaattgcaacaaaacgttgc
L7.3	AF310864	Cy5ggggatccagtaagcggtat	cacacgagagatagagtaacggaa
L7.4	AF310855	Cy5tgaaacgaacggaagagttg	atacgccagacttttcatccg
L022	AF310874	Cy5aacggacaaattcacgggta	ggagttcatggattggagga

приобрел дизъюнктивный (фрагментированный) характер [9, 10]. Столь значительное его сокращение с большой вероятностью могло привести к обеднению генофонда карельской березы, кардинально изменить генетическую структуру ее популяций и уровень генетического разнообразия. Менее фрагментированная и более многочисленная популяция карельской березы в настоящее время сохранилась только на территории Республики Беларусь.

Учитывая это, цель данной работы – изучение генетического разнообразия и уровня дифференциации популяций карельской березы, расположенных в северной (Россия (Республика Карелия), Финляндия) и южной (Республика Беларусь) частях ее ареала, с помощью ядерных микросателлитных маркеров.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования использовали двухлетние растения карельской березы, полученные из семян от контролируемого опыления. Родительские особи сибсового потомства отбирали в наиболее крупных природных популяциях карельской березы, расположенных в северной (~62° с.ш., Финляндия и Россия) и южной (~52° с.ш., Республика Беларусь) частях ее ареала, удаленных друг от друга примерно на 1300 км с севера на юг в пределах одной географической долготы (~30° в.д.). Учитывая значительное сокращение площади и численности деревьев северных популяций карельской березы, в исследования были включены три наиболее многочисленные, одна из которых – Финская – расположена в районе Пункахарью (Восточная Финляндия, Южное Саво), а две другие – Карельская 1 и Карельская 2 – на территории Республики Карелия (Россия), примерно в 400–500 км восточнее финской. Кроме того, каждая из карельских популяций представлена двумя субпопуляциями, разделенными между собой акваторией Онежского озера: это Прионежская А и Прионежская Б (в случае Карельская 1) и Заонежская А и Заонежская Б (в случае Карельская 2), произрастающие, соответственно, на юго-западном и северо-восточном его побережьях. Все северные популяции находятся в сходных природно-климатических условиях. Южная популяция (Белорусская) отражает генофонд основных белорусских популяций, представленный в составе искусственно созданного насаждения на территории Кореневской экспериментальной лесной базы Института леса Национальной академии наук Беларуси (в 13 км южнее г. Гомеля).

Общее число исследованных образцов составило не менее 180 (по 30 случайно отобранных растений от каждой из изученных популяций и субпопуляций). Листовые пластинки отбирали весной в период их распускания.

ДНК из растительной ткани выделяли с использованием набора AxyPrep Multisource Genomic DNA Kit (Axygen, США). Микросателлитный анализ проводили по пяти ядерным микросателлитным локусам: L2.3, L5.4, L7.3, L7.4, L022 (табл. 1), использованным нами ранее для оценки генетической структуры популяций в Карелии [11].

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) осуществляли в амплификаторе iCycler iQ 5 (Bio-Rad, США) по следующей программе: денатурация – 3 мин при 95°C, далее 35 циклов: денатурация 30 с при 95°C, отжиг – 30 с при 59°C, полимеризация 30 с при 72°C. Финальная элонгация – 10 мин при 72°C. Протокол был оптимизирован с использованием градиентного температурного режима. Реакционная смесь для ПЦР объемом 50 мкл включала 50 нг ДНК изучаемых образцов (2 мкл), 10 пМ каждого праймера (0.2 мкл), 12.5 мкл смеси для ПЦР DreamTaq PCR Master Mix (Thermo Fisher Scientific, Германия) и 35 мкл деионизованной стерильной воды.

Разделение и определение ядерных микросателлитных фрагментов выполняли на приборе CEQ 8000 Genetic Analysis System (Beckman Coulter, Швейцария) с использованием набора GenomeLab Fragment Analysis (Beckman Coulter). Количество анализируемого ПЦР-продукта – 0.5 мкл. Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью программы Arlequin 3.1. Уровень генетического разнообразия и дифференциацию популяций оценивали по следующим показателям: число аллелей, приходящееся на один локус; наблюдаемая гетерози-

Таблица 2. Число аллелей и величины наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для пяти локусов в популяциях и субпопуляциях карельской березы, находящихся в северной и южной частях ее ареала

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

готность (H_O); ожидаемая гетерозиготность (H_E); индекс фиксации Райта (коэффициент инбридинга, F): коэффициент инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}), коэффициент инбридинга особи относительно вида (F_{IT})), коэффициент инбридинга популяции относительно вида (показатель межпопуляционного разнообразия (F_{ST}). Соответствие распределения частот аллелей равновесию Харди–Вайнберга для каждой популяции (критерий χ^2) проверяли с использованием программного обеспечения Arlequin 3.1 [12]. Наличие “нуль-аллелей” выявляли с помощью программного обеспечения MICRO-CHECKER 2.2.3. Генетическое расстояние между популяциями оценивали с помощью программы GenAlEx 6.51b2. Объединение особей в кластеры (метод UPGMA) и построение дендрограммы с бутстреп-оценкой (1000 генераций) осуществляли в программе PopTree. Для анализа пространственного распределения генетической изменчивости популяций использовали тест Мантеля (программа GenAlEx 6.51b2).

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Все изученные популяции карельской березы характеризуются высоким уровнем аллельного разнообразия (табл. 2). При этом наибольшее число аллелей на локус зафиксировано для южной (белорусской) популяции (7–8), а наименьшее – для северных (карельских и финской, в среднем до 7). При этом во всех изученных популяциях выявлено несоответствие распределения частот аллелей закону Харди–Вайнберга ($p < 0.05$).

Минимальные значения наблюдаемой гетерозиготности (H_O) установлены для карельской субпопуляции Заонежская Б и популяции Белорусская (соответственно 0.31 и 0.38) (табл. 2). Для других величина H_O колебалась от 0.44 до 0.56. Наименьшие значения ожидаемой гетерозиготности (H_E) отмечены для карельской субпопуляции Заонежская А (0.57), в остальных популяциях она варьировала от 0.71 до 0.75.

Таблица 3. Значения статистик Райта по пяти ядерным микросателлитным локусам

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
L2.3	0.286	0.432	0.205
L5.4	0.496	0.597	0.199
L7.3	0.291	0.445	0.217
L7.4	0.197	0.328	0.163
L022	0.287	0.356	0.201

Таблица 4. Значения F_{ST} для популяций карельской березы, находящихся в северной и южной частях ее ареала

Популяции, субпопуляции	Карельские				Финская	Белорусская
	Прионежская А	Прионежская Б	Заонежская А	Заонежская Б		
Карельские						
Прионежская А	0.0000					
Прионежская Б	0.0811	0.0000				
Заонежская А	0.1574	0.1645	0.0000			
Заонежская Б	0.1660	0.2260	0.1738	0.0000		
Финская	0.1451	0.2079	0.1429	0.1536	0.0000	
Белорусская	0.2823	0.2945	0.2574	0.2433	0.2293	0.0000

Таблица 5. Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) между популяциями карельской березы

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Компонент дисперсии	Изменчивость, %
Межпопуляционная	5	232.17	1.43	28
Внутрипопуляционная	174	627.13	3.60	72
Общая	179	859.30	5.03	100

Оценка генетической подразделенности популяций и инбридинга показала, что из пяти исследованных ядерных микросателлитных локусов только L5.4 отличается повышенными значениями показателей F_{IS} и F_{IT} (табл. 3). Значения F_{ST} оказались весьма близкими для всех изученных локусов.

На основании расчета индекса фиксации Райта F_{IS}, характеризующего инбридинг особи относительно популяции, установлено, что в одной из карельских субпопуляций (Заонежская А) и в популяции Белорусская наблюдается избыток гетерозигот ($F_{IS} = -0.2475$ и -0.2022 соответственно), а в других северных популяциях – их дефицит (табл. 2). Величина генного разнообразия также оказалась выше в южной популяции по сравнению с северными (почти на 5%), однако статистически значимых различий между ними не обнаружено (например, значение критерия Стьюдента при сравнении субпопуляции Заонежская А и популяции Белорусская составило 0.94, $p = 0.35$).

Количественная оценка дифференциации популяций карельской березы, расположенных в северной и южной частях ее ареала, проведена на основании коэффициента F_{ST}, который при попарном сравнении служит мерой генетических дистанций (табл. 4). Согласно четырем внутривидовым уровням дифференциации, предложенным Райтом ($F_{ST} < 0.05$ – слабая; $0.05 < F_{ST} < 0.15$ – промежуточная; $0.15 < F_{ST} < 0.25$ – большая и $F_{ST} > 0.25$ – очень большая) [13], только в южной популяции (Белорусская) карельской березы обнаружен высокий уровень дифференциации, который варьировал от 0.23 до 0.29. Минимальные значения F_{ST} и слабый уровень генетической дистанции зафиксированы при сравнении субпопуляций внутри популяции Карельская 1. Между другими северными популяциями уровень дифференциации оказался промежуточным или большим.

По результатам анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) 28% общей генетической изменчивости приходится на межпопуляционную составляющую, 72% – на внутрипопуляционную компоненту (табл. 5).

Дендрограмма генетического сходства изученных популяций карельской березы отображена на рис. 1. Кластерный анализ объединил субпопуляции Прионежская А и Прионежская Б, представляющие популяцию Карельская 1, в один кластер, что подтвердило их близкое родство (0.92). Популяция Карельская 2, в состав которой входят субпопуляции Заонежская А и Заонежская Б, составила общий кластер с популяциями Финская и Карельская 1 (генетическое сходство равно 0.86). Однако заонежские субпопуляции оказались более удаленными друг от друга по сравнению с прионеж-

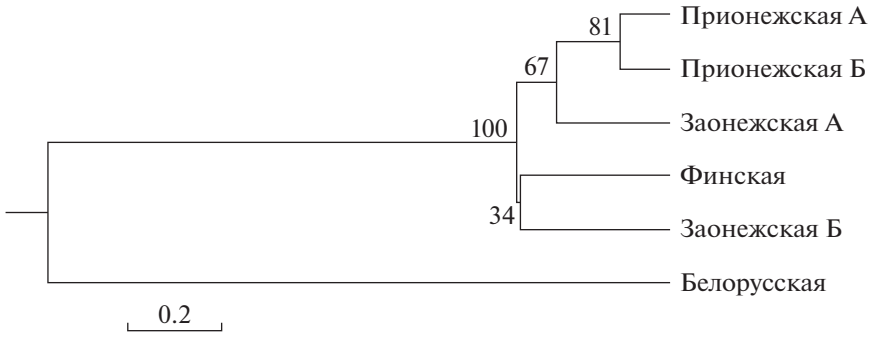

Рис. 1. Дендрограмма, отражающая степень генетического сходства популяций карельской березы, находящихся в северной (Финская, Карельская 1 (субпопуляции Прионежская А и Прионежская Б) и Карельская 2 (субпопуляции Заонежская А и Заонежская Б)) и южной (Белорусская) частях ее ареала, с помощью микросателлитных маркеров.

скими. Южная популяция (Белорусская) сформировала на дендрограмме отдельное плечо и оказалась генетически обособленной от северных. Об изоляции расстоянием изученных популяций свидетельствует также уровень значимости для коэффициента Мантеля ($p < 0.01$), за исключением популяций Заонежская А и Б.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты микросателлитного анализа ДНК показали, что популяции карельской березы, расположенные в северной (Республика Карелия, Финляндия) и южной (Республика Беларусь) частях ее ареала характеризуются высоким уровнем аллельного разнообразия (от 4 до 14), что согласуется с данными финских ученых (от 4 до 15), изучавших карельскую березу по семи микросателлитным локусам [14]. У *B. pendula* и *B. pubescens* аллельное разнообразие по тем же локусам оказалось существенно ниже. В частности, в условиях Беларуси число аллелей на локус для березы повислой составило всего 1–2, а для березы пушистой – от 2 до 4 [15].

Наши исследования, проведенные по пяти микросателлитным локусам, свидетельствуют о том, что аллельное разнообразие карельской березы несколько выше в южной части ее ареала (29 аллелей) по сравнению с северной (26.5–27 аллелей) (табл. 2). По всей вероятности, это обусловлено значительно более высокой численностью ее популяций без выраженной фрагментации ареала на территории Республики Беларусь, а не экологической нагрузкой, которую могут испытывать виды на границах ареала или в неблагоприятных условиях произрастания [16–19]. Наиболее вероятной причиной значительного снижения численности в северных популяциях мог выступать антропогенный фактор, в частности селективная вырубка деревьев с наиболее ярко выраженной узорчатой текстурой в древесине, которая особенно активно осуществлялась на территории стран Северной Европы и российской Карелии [10, 20–23]. В результате сокращения площади популяций и их численности количество аллелей сократилось, но не так резко, как это отмечено, например, для островных популяций сосны обыкновенной [24]. Учитывая предельный возраст карельской березы, который составляет 100 лет и более, можно предположить, что сравнительно высокий полиморфизм северных популяций сохранился благодаря тому, что необратимое снижение эффективной численности популяций и сокращение их площадей произошли относительно недавно.

Различия, обнаруженные в соотношении наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в сторону увеличения последней, являются отражением инбридинга, отбора против гетерозигот и дрейфа генов в популяциях с низкой численностью [18, 25–31]. О значительном недостатке гетерозигот (от 25 до 77%) свидетельствуют также различия, выявленные по уровню инбридинга особи относительно отдельной популяции (F_{IS}) (см. табл. 2). Так, наибольшие значения F_{IS} отмечены в популяции Карельская 1, которые по сравнению с Финской оказались выше более чем в 2 раза. Ранее нами показано, что для карельских популяций по четырем локусам среднее значение F_{IS} равнялось 0.2223, а инбридинг особи относительно популяции соответствовал 22.23% [11, 32]. F_{IT} по значениям оказался выше и обнаружил 33.51%-ный недостаток гетерозигот у особей относительно вида, тогда как F_{ST} составил лишь 0.1450. Следовательно, только 14.5% всей генетической изменчивости карельской березы приходится на межпопуляционную составляющую, а 85.5% – на внутрипопуляционную [9]. Причиной этого могла стать высокая частота близкородственных скрещиваний, происходящих, вероятно, вследствие пространственной изоляции северных популяций и входящих в них субпопуляций и соответственно ослабления потока генов между ними [33, 34].

Следует также отметить, что субпопуляция карельской березы Заонежская 2 и популяция Белорусская характеризуются статистически достоверным накоплением избытка доли гетерозигот. Последнее корреспондируется с тем, что первая является наибольшей по численности в России, а вторая – наибольшей в мире. По данным П.С. Кирьянова с соавт. [15] в составе белорусских популяций среди "узорчатых" особей карельской березы более 70% являются гетерозиготными. Довольно высокие значения ожидаемой гетерозиготности в популяциях карельской березы отмечены также на территории Финляндии (0.72) [14].

Показатели генетического сходства (в пределах от 0.92 до 0.77) подтвердили выявленные генетические различия между северными и южной популяциями карельской березы. Согласно дендрограмме генетического сходства анализируемые популяции можно условно разделить на два больших кластера (см. рис. 1). В один из них вошли деревья из популяций, расположенных на территории России (Республика Карелия) и Финляндии, что было ожидаемым, поскольку эти территории, хотя и удалены друг от друга на 400 км, расположены в сходных природно-климатических условиях. Генетически дальше от них отстоит Белорусская популяция, что прежде всего может быть следствием ее географической отдаленности и действия фактора "изоляция расстоянием" [35–38].

Таким образом, полученные нами результаты демонстрируют довольно высокое генетическое разнообразие популяций карельской березы, знание которого необходимо учитывать при выборе путей предотвращения негативных последствий, связанных с сокращением численности ее популяций. Некоторые различия в величинах параметров генетического разнообразия, выявленные у карельской березы в северной и южной частях ее ареала, скорее обусловлены биологическими особенностями вида и его эволюционной историей (включая дрейф генов), чем экологическими условиями местообитания ее северных и южных популяций. Поэтому, решая проблему сохранения генетического разнообразия карельской березы, важно учитывать генетическую структуру ее популяций и уровень их внутри- и межпопуляционной дифференциации. В частности, для искусственного воспроизводства и реинтродукции данной древесной породы следует отбирать лучшие генотипы (плюсовые деревья) из разных частей ареала с учетом происхождения и особенностей конкретных популяций. Целесообразно также создавать и использовать для этих целей уже имеющиеся коллекции клонов карельской березы в культуре *in vitro* [39, 40].

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 и Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on harmonisation of regulatory oversight in biotechnology. № 28. Environment Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris, 2003. 46 p.
2. *Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A. et al.* Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in Northern Europe // Forestry. 2010. V. 83. № 1. P. 103–119. https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035
3. *Попов С.Ю.* Ценотическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78. № 2. С. 61–73.
4. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.* Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи соврем. биологии. 2019. Т. 139. № 5. С. 412–433. https://doi.org/10.1134/S0042132419050107
5. *Hintikka T.J.* Visakoivusta ja sen esiintymisestä // Metsät. Aikak. 1916. V. 33. № 11. P. 417–420.
6. *Heikinheimo O.* Visakoivumetsien perustaminen ja kasvattaminen // Suomen metsänhoitoyhdistyksen vuosikirja. 1933. P. 27–46.
7. *Соколов Н.О.* Краеведам о карельской березе. Петрозаводск: Изд. Карельского гос. музея, 1938. 16 с.
8. *Lindquist B.* Forstgenetik in der Schwedischen Waldbaupraxis. Radebeul und Berlin: Neumann, 1954. 156 s.
9. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.* Ботанические заказники карельской березы в Республике Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018. Т. 103. № 2. С. 256–265. https://doi.org/10.1134/S0006813618020096
10. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.* Современное состояние ресурсов *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растит. ресурсы. 2020. Т. 56. № 1. С. 16–33. https://doi.org/10.31857/S0033994620010082
11. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л.* Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экол. генетика. 2012. Т. 10. Вып. 1. С. 34–37.
12. *Excoffier L., Lischer H.E.L.* Arlequin suite version 3.5: a new series of programs to perform population genetics

analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. 2010. V. 10. P. 564–567. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

13. *Фрисман Л.В., Богданов А.С., Картавцева И.В. и др.* Дифференциация континентальных изолятов полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) по микросателлитным локусам // Журн. общ. биологии. 2019. Т. 80. № 4. С. 274–285.
14. *Koivuranta L., Leinonen K., Pulkkinen P.* Marketing of forest reproductive material: the use of microsatellites for identification of registered tree clones in Finland // Metlan työraportteja / Working Papers of the Finnish Forest Research Institute 77. 2008. 19 s. http://www.metla.fi/julkaisut/workingpapers/2008/mwp077.htm.
15. *Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В.* Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Мол. и прикл. генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.
16. *Лебедева О.Н., Николаевская Т.С., Титов А.Ф., Федоренко О.М.* Биологические особенности северных популяций многолетних злаков. Генетический груз и выживаемость. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 261 с.
17. *Федоренко О.М., Зарецкая М.В., Лебедева О.Н., Титов А.Ф.* Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.), расположенных на северной периферии ареала вида // Тр. Карельского научн. центра РАН. 2014. № 2. С. 36–42.
18. *Шигапов З.Х., Мустафина А.Н., Шигапова А.И., Уразбахтина К.А.* Генетическое разнообразие популяций редкого вида *Dictamnus gymnostylis* Stev. в Башкирском Предуралье // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1067–1074. https://doi.org/10.7868/S0016675814090136
19. *Нечаева Ю.С., Жуланов А.А., Боронникова С.В., Пришнивская Я.В.* Нуклеотидный полиморфизм адаптивно значимых генов-кандидатов в популяциях *Larix sibirica* Ledeb. Урала // Генетика. 2017. Т. 53. № 5. С. 591–600. https://doi.org/10.7868/S0016675817050071
20. *Scholz E.* Das Verbreitungsgebiet der Braunmaserbirke // Arch. Forstwesen. 1963. Bd. 12. № 12. S. 1243–1253.
21. *Соколов Н.О.* Карельская береза. Петрозаводск: гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.
22. *Побирушко В.Ф.* Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника. Минск: Навука і тэхніка, 1992. Вып. 31. С. 31–39.
23. *Hagqvist R., Mikkola A.* Visakoivun kasvatus ja käyttö. Hameenlinna, 2008. 168 s.
24. *Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С. и др.* Инсуляризация и полиморфизм островных маргинальных популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2011. № 3. С. 170–175.
25. *Сулей М.* Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 177–196.
26. *Hamrick J.L., Godt M.J.W.* Allozyme diversity in plant species // Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. Massachusetts: Sinauer Associates, Sunderland, 1989. P. 43–63.
27. *Ellstrand N.C., Elam D.R.* Population genetic consequences of small population size: implication for plant conservation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 217–242.
28. *Алтухов Ю.П.* Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Соросовский журн. 1995. № 1. С. 32–43.
29. *Хедрик Ф.* Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 588 с.
30. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука, 2004. 619 с.
31. *Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И.* Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экол. генетика. 2008. Т. 6. № 1. С. 3–11.
32. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю.* Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
33. *Холина А.Б., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н.* Генетическая структура и дифференциация популяций тетраплоида *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae) // Генетика. 2009. Т. 45. № 1. С. 81–91.
34. *Баранов О.Ю., Каган Д.И., Падутов В.Е.* Оценка влияния различных факторов на формирование генетической структуры и уровень генетической изменчивости популяций лесных древесных видов // Мол. и прикл. генетика. 2016. Т. 20. С. 5–14.
35. *Wright S.* Isolation by distance // Genetics. 1943. V. 28. № 2. P. 114–138.
36. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
37. *Видякин А.И., Боронникова С.В., Нечаева Ю.С. и др.* Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1401–1409. https://doi.org/10.7868/S0016675815120139
38. *Федоренко О.М., Зарецкая М.В.* Особенности микросателлитного полиморфизма двух видов *Arabidopsis* // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1391–1400.
39. Коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae. http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/.
40. Коллекция *in vitro* клонов ценных генотипов лиственных древесных растений. http://ckp-rf.ru/usu/569228/.

A Study of the Genetic Diversity and Differentiation of Northern and Southern Curly Birch Populations

L. V. Vetchinnikova[a, *], A. F. Titov[b, c], and L. V. Topchieva[b]

[a] *Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

[b] *Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

[c] *Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

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

The genetic diversity of northern (in the Republic of Karelia and Finland) and southern (in Belarus) populations of curly birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti was compared using microsatellite analysis. As a result, their common features as well as some genetic peculiarities were revealed. We found that the curly birch populations had a fairly high allelic diversity simultaneously with observed heterozygosity not as high as expected, indicating that the accumulation of homozygotes prevailed in the populations, thus increasing the risk of their degradation, especially for northern populations, which have already declined sharply in the past few decades. In the southern population, the allelic diversity turned out to be somewhat higher than in northern ones, possibly due to a larger size and slight fragmentation. Cluster analysis confirmed the separation of the southern population from its northern counterparts, which to some degree corresponds to the well-known "isolation by distance" phenomenon.

Keywords: curly birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, microsatellite loci, populations, genetic diversity and differentiation.