

УДК 630+582.632

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ВИДОВ БЕРЕЗЫ ПО ФОРМЕ ЛИСТЬЕВ: СРАВНЕНИЕ ДИСКРИМИНАНТНЫХ МЕТОДОВ

© 2021 г. А. А. Маслов*

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: amaslov@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 20.10.2020 г.

После доработки 28.02.2021 г.

Принята к публикации 03.06.2021 г.

Таксономический статус деревьев березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*) определен по листовым параметрам с применением двух дискриминантных функций — *Z* Русанович–Скворцова и *ADF* Atkinson–Colding. Путем сравнения результатов с “эталонными” значениями таксономического статуса (полученными на основании молекулярно-генетического анализа плоидности) установлены процент ошибок в определении таксона по форме листьев, корректность граничных значений функций и наличие гибридов. Результаты расчета функции *Z* Русанович–Скворцова подтвердили возможность разграничения *B. pendula* и *B. pubescens* по форме листьев с измерением четырех линейных параметров. Распределение образцов по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности и значениям *Z* с граничным значением 4.1 полностью совпадают. Несмотря на плавное изменение величины *Z* в объединенной выборке из всех образцов, обнаружен разрыв в ряду значений *Z* между двумя видами; в этот разрыв попали только гибридные особи. Для целей разграничения видов березы дискриминантная функция *Z* Русанович–Скворцова обладает явными преимуществами перед дискриминантной функцией *ADF* Atkinson–Colding. Сюда относятся: меньший размер необходимой повторности, однозначность параметров и меньший процент ошибок. Обнаружено, что по критерию *Z* и критерию *ADF* большинство гибридных особей попадает в группу “*B. pubescens*”, что завышает реальный процент березы пушистой в смешанных популяциях за счет гибридных особей.

Ключевые слова: *Betula pendula*, *B. pubescens*, гибриды, SSR-маркеры, плоидность, форма листовой пластинки, дискриминантная функция *Z* Русанович–Скворцова, дискриминантная функция *ADF* Atkinson–Colding.

DOI: 10.31857/S0024114821050089

Возможности разделения деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth), пушистой (*B. pubescens* Ehrh.) и гибридов между ними на основе молекулярно-генетической оценки уровня плоидности по SSR-маркерам, а также их встречаемость в различных типах леса были рассмотрены нами ранее (Маслов и др., 2019). Показано, что гибриды *B. pendula* × *B. pubescens* являются неотъемлемым компонентом природных сообществ, а определение видов березы по ключам из определителей флоры часто приводит к ошибочным результатам, так как значения признаков встречаются в разных комбинациях. В этой связи большое значение приобретает вопрос возможности разделения видов березы по результатам анализа формы листьев.

Успешные результаты по разделению видов березы по форме листа были получены ранее путем применения дискриминантных методов (Русанович, Скворцов, 1981; Atkinson, Colding, 1986). При этом в работе И.И. Русанович и А.К. Сквор-

цова отсутствуют указания на то, каким образом эталонные образцы относились к тому или иному виду березы. Вероятно, выделение эталонов проводили по совокупности морфологических признаков дерева, что априори закладывает возможность ошибки. В работе M.D. Atkinson и A.N. Codling эталонный таксон определяли путем подсчета числа хромосом. Однако ни в той, ни в другой работе ничего не сказано о гибридах.

В последнее десятилетие разработка различных молекулярно-генетических методов определения видовой принадлежности березы сопровождается изучением морфологических показателей, причем преимущественно по Atkinson–Colding (Wang et al., 2014; Jadwiszczak et al., 2020). В этой связи представляется актуальным проведение сравнение дискриминантных методов разделения видов по форме листьев с привлечением объективных данных. Для эталонного разделения видов в данной работе проводилось определение плоидности образцов на основе анализа микроса-

Таблица 1. Число аллельных вариантов SSR-локусов, выявленных в генотипах образцов березы, и соответствующий им таксономический статус (по: Кирьянов и др., 2019, с изменениями)

Тип леса и номер дерева	Локус							Таксономический статус
	L2.2	L5.4	L7.8	L3.1	L7.3	L022	L1.10	
Сф, 221	1	2	2	2	1	1	2	<i>B. pendula</i>
Сф, 545	2	2	1	2	2	2	1	<i>B. pendula</i>
Сф, 581	4	4	3	4	3	4	1	<i>B. pubescens</i>
Чер, 115	2	3	3	3	1	2	3	<i>B. pendula</i> × <i>pubescens</i>
Чол, 1	3	2	3	3	1	3	2	<i>B. pendula</i> × <i>pubescens</i>
Чол, 2	4	4	4	4	2	3	4	<i>B. pubescens</i>

Примечание. Обозначения типов леса: Сф – сфагновый, Чер – черничный, Чол – черноольшаник.

теллитных спектров (Кирьянов и др., 2019). Цель работы – анализ возможностей разграничения двух видов березы и их гибридов по параметрам формы листьев путем сравнения дискриминантных функций *Z* Русанович–Скворцова и *ADF* Atkinson–Colding. В задачи исследования входили: проверка граничных значений дискриминантных функций, определение процента ошибок, а также анализ вопроса о том, какому таксону, по результатам дискриминантного анализа, более соответствуют гибриды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на постоянных пробных площадях Института лесоведения РАН в заповедных лесных участках и на объектах мониторинга торфяных болот на западе и севере Московской области. Подробная характеристика объектов исследований опубликована нами ранее (Маслов и др., 2019).

Модельные деревья березы в каждом типе леса (зеленомошник, черничник, долгомошник, сфагновое болото и черноольшаник) отбирали регулярным способом по общему списку пронумерованных деревьев. Для каждой модели проводили: измерение высоты и диаметра ствола на высоте 1.3 м, фотографирование кроны, отбор одного двухлетнего побега (по возможности – из средней части кроны). У деревьев с очень высокой кроной в качестве образцов отбирали водяные побеги, весьма характерные для березы в изученных типах леса. После взятия высечки листьев для молекулярно-генетического анализа побеги закладывали в гербарную сетку и высушивали для последующего сканирования. Всего для анализа были отобраны образцы с 47 деревьев.

Методика молекулярно-генетического анализа была описана ранее (Кирьянов и др., 2019; Маслов и др., 2019). Разделение образцов по плоидности на три группы генотипов – *Betula pendula* (2n), *B. pubescens* (4n) и *B. pendula* × *pubescens* (3n)¹

основано на учете максимального числа выявляемых аллельных вариантов по совокупности анализа семи микросателлитных локусов. Наличие не более двух вариантов аллелей в локусе одновременно (x, y) соответствовало березе повислой, четырех (x, y, z, q) – березе пушистой, трех аллелей (x, y, z) – межвидовым гибридам. Примеры генотипирования для образцов разных типов даны в табл. 1. Еще одним подтверждением видового статуса являлась количественная оценка соотношения высоты пиков в различных типах микросателлитных спектров (Кирьянов и др., 2019).

Для анализа формы листьев и вычисления дискриминантных функций побеги сканировали с разрешением 300 dpi. Обработка изображений проводилась в растровом графическом редакторе Corel Photo-Paint и заключалась в настройке гаммы, яркости и контрастности (для лучшего проявления жилок листа) и дополнительного повороте изображения – так, чтобы центральная жилка располагалась как можно ближе к вертикали.

Для вычисления дискриминантной функции *Z* (Русанович, Скворцов, 1981) на скане листа определяли параметры: *AB*, *FN*, *FP*, *CD*, *EF* и *FG* (рис. 1). Для вычисления дискриминантной функции *ADF* (Atkinson, Colding, 1986) на скане листа определяли параметры – *FN*, *FP*, *CD*, а также *TF* и *LTF*.

Алгоритм работы со сканом листа заключался в следующем. Откорректированное изображение импортировали в векторный графический редактор CorelDRAW. Измерение расстояний между точками осуществляли с помощью инструмента “Свободная форма”. На вкладке “Свойства объекта” для кривой (отрезка или полилинии) отображается длина объекта; это число (округленное до целых мм) заносили в соответствующий столбец таблицы Excel (табл. 2). При построении отрезка *AB* целесообразно использовать инструмент “Линейка”, проведя вспомогательные вертикальные линии через крайнюю левую и крайнюю правую точки листа, так как положение линии максимальной ширины при наличии крупных зубцов не всегда является очевидным. Центральная жилка и черешок часто имеют заметную кривизну.

¹ В классическом понимании межвидового гибрида F1.

В таких случаях, чтобы измерить FN , FP и EF , мы строили полилинию из нескольких прямых отрезков, аппроксимирующих кривую.

Всего для расчета показателя Z надо сделать шесть измерений длины отрезков: AB , FN , FP , CD , EF и FG . Для расчета показателя ADF необходимо измерить длину четырех отрезков (FN , FP , CD и FT), а также вычислить число зубцов LTF . Как видно, часть измерений для вычисления Z и ADF совпадает, что сокращает объем работы, если целью является вычисление и того, и другого показателя.

Расчет дискриминантной функции Z проводили на основе четырех параметров (Русанович, Скворцов, 1981):

$$Z = \frac{AB}{CD} + 1.5 \frac{EF}{FG}. \quad (1)$$

По мнению авторов, граничное значение показателя Z равняется 4.1; при $Z \geq 4.1$ образцы относятся к березе повислой; при $Z < 4.1$ — к березе пушистой.

Расчет дискриминантной функции ADF (Atkinson, Colding, 1986) проводили на основе трех параметров:

$$ADF = 12LTF + 2FT - 2CD - 23. \quad (2)$$

По мнению авторов, граничное значение показателя ADF равняется 0; при $ADF > 0$ образцы относятся к березе повислой; при $ADF < 0$ — к березе пушистой. Повторность (число листьев) для каждого дерева, согласно оригинальным методикам авторов, для функции Z составляла 1, для функции ADF — 5 (для вычисления значений LTF , FT , CD для каждого дерева брались средние по пяти листьям).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 2 на примере нескольких образцов показаны результаты измерений параметров листа и расчета функций Z , ADF . Колонка “Вид” отражает таксономический статус деревьев, установленный по результатам молекулярно-генетического анализа. Из таблицы видно, что значения Z для трех деревьев *B. pendula* действительно больше 4.1, тогда как значение ADF у березы 545 — меньше 0, что означает ошибку в идентификации таксона. Один из гибридов (береза 465) по значениям Z и ADF относится к *B. pendula*, другой (береза 541) — к *B. pubescens*.

Разграничение таксонов на основе функции Z

Распределение всех деревьев по величине Z в пределах таксонов по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности показано на рис. 2. Как следует из рисунка, значения Z в объединенной выборке меняются плавно — от мини-

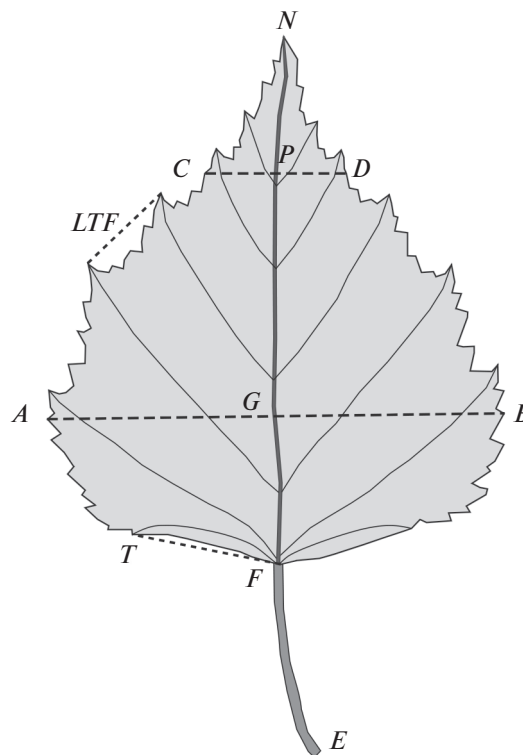


Рис. 1. Лист березы с разметкой для проведения измерений. Обозначения: AB — линия максимальной ширины листа; FN — длина листовой пластинки от основания до верхушки; FP — $\frac{1}{4}$ от длины листовой пластинки, считая от основания; CD — ширина листовой пластинки на уровне $\frac{1}{4}$ ее длины, считая от основания; EF — длина черешка; FG — расстояние от основания листовой пластинки до места ее максимальной ширины; TF — расстояние от основания листовой пластинки до конца первой жилки в основании листа; $LTF = NT1 - NT2$, где $NT1$ — это число зубцов с внутренней стороны линии, соединяющей третью и четвертую боковые жилки, $NT2$ — число зубцов с внешней стороны той же линии; зубцы, соответствующие собственно третьей и четвертой жилкам в расчет не включаются (в показанном случае $NT1 = 3$, $NT2 = 0$, $LTF = 3$).

мальной величины 3.0 до максимальной 7.2. Однако значения Z у видовых таксонов *B. pendula* и *B. pubescens* не пересекаются. Более того, в изученной выборке имеется явный разрыв в ряду значений между видовыми таксонами: максимальное значение Z у *B. pubescens* — 3.3, а минимальное значение Z у *B. pendula* — 4.1. Таким образом, подтверждается граничное значение $Z = 4.1$, указанное в работе И.И. Русанович и А.К. Скворцова (1981). Распределение образцов между таксонами *B. pendula* и *B. pubescens* по значениям Z с граничным значением 4.1 полностью соответствует результатам молекулярно-генетического анализа плоидности.

Гибриды, существование которых не рассматривалось в работе И.И. Русанович и А.К. Сквор-

Таксон	(а)	(б)	(в)
<i>Betula pendula</i>	 $Z = 4.11$	 $Z = 5.41$	 $Z = 7.20$
<i>B. pubescens</i>	 $Z = 3.00$	 $Z = 3.13$	 $Z = 3.30$
<i>B. pendula</i> × <i>B. pubescens</i>	 $Z = 2.57$	 $Z = 3.63$	 $Z = 5.35$

Рис. 3. Минимальные (а), средние (б) и максимальные (в) значения величины Z при разной форме листа у двух видов березы и гибрида.

нов и между таксонами. На рисунке 3 показана форма листьев двух видов березы и гибрида у деревьев с минимальной, средней и максимальной величиной Z в пределах таксона. Читатель вправе самостоятельно сделать вывод, возможно ли разделить таксоны по форме листа “на глаз”, не проводя расчеты дискриминантной функции. По мнению автора, визуально разделить таксоны по форме листа (например, если речь идет о гербарных образцах) не представляется возможным. Это связано с высокой полиморфностью *Betula pendula* и *B. pubescens* (Махнев, 1987; Данченко,

1990; Atkinson, 1992; Howland et al., 1995; Ветчинникова, 2004; Maliouchenko et al., 2007; Коропачинский, 2013).

Сравнение показателей Z и ADF

Надежность полученных результатов по разграничению видов березы, а также объем работ и удобство вычислений существенно отличаются для показателя Z и показателя ADF . Процент ошибок при разграничении *Betula pendula* и *B. pubescens* (без учета гибридов) для показателя Z был

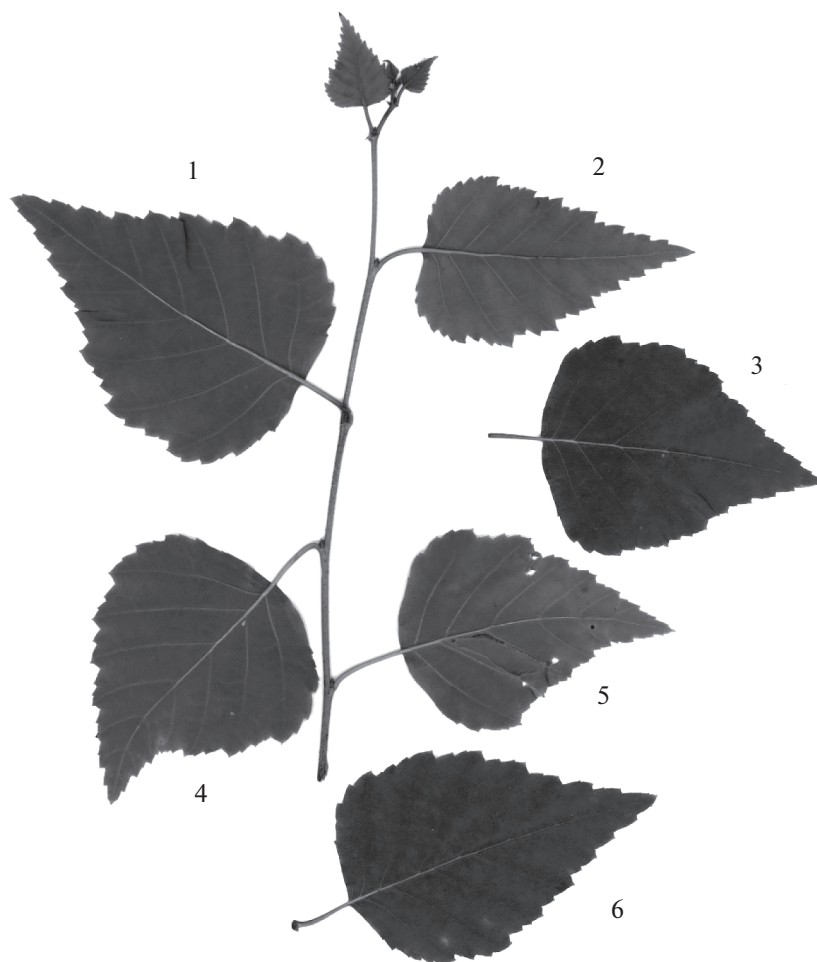


Рис. 4. Разнообразие формы листа в пределах одного побега *B. pendula* (дерево № 80) в черничном типе леса. Примечание: 1–6 номера листьев в табл. 3.

равен нулю. Для показателя *ADF* процент ошибок был равен 7.1% — три дерева из сорока двух были отнесены к *B. pubescens* вместо *B. pendula*. В работе N. Wang соавт. (2014) граничное значение показателя *ADF* предлагается сдвинуть с нуля на -2 , но даже в этом случае процент ошибочно отнесенных деревьев составит 4.8%.

Одна из причин высокой доли ошибок у показателя *ADF* по сравнению с показателем *Z* связана с тем, что значения *ADF* сильно варьируют от листа к листу. На рисунке 4 показан пример полиморфизма листьев в пределах одного побега *B. pendula*, а в табл. 3 — результаты расчетов *Z* и *ADF* для каждого из этих листьев. Значения *Z* у разных листьев варьируют от 3.47 до 5.13, и лишь один лист из шести (с минимальным значением *Z*) ошибочно отнесен к другому таксону². Значения *ADF* у разных листьев варьируют от -15 до 21, и из шести листьев четыре идентифицированы ошибочно. Усреднение показателей по всем шести листьям дает зна-

чение *ADF* = -1 также с ошибочным отнесением образца к *B. pubescens*.

Проведение измерений для вычисления показателя *Z* на практике не встречает затруднений. Каждый из показателей определен однозначно. Напротив, при проведении измерений для вы-

Таблица 3. Значения *Z* и *ADF* для шести листьев одного побега *Betula pendula* в сосняке-черничнике (рис. 4) и соответствие эталону определения таксона

Лист №	<i>Z</i>	Правильность определения таксона	<i>ADF</i>	Правильность определения таксона
1	4.44	Да	-7	Нет
2	4.93	Да	-15	Нет
3	4.15	Да	-1	Нет
4	4.65	Да	7	Да
5	5.13	Да	21	Да
6	3.47	Нет	-9	Нет

² В связи с выявлением факта возможных ошибок, при значениях *Z* от 3 до 5 повторность желательно увеличить.

числения показателя *ADF* мы столкнулись с рядом проблем. У некоторых листьев трудно определить на скане, какая жилка от основания является первой, третьей, четвертой. А при подсчете числа зубцов *LTF* не всегда очевидно, какие выступы на краю листа считать зубцом, а какие — нет. Указанные проблемы делают показатель *ADF* более субъективным по сравнению с показателем *Z*. Наконец, согласно оригинальным методикам повторность для определения *Z* равна 1, тогда как для определения *ADF* необходимо измерить 5 листьев и усреднить значения по каждому показателю.

Несмотря на существенные различия в разграничении таксонов с использованием показателей *Z* и *ADF*, в отношении пяти гибридных деревьев результаты разграничения совпали полностью: четыре дерева были отнесены к "*B. pubescens*" и одно — к "*B. pendula*". Это показывает, что независимо от используемой дискриминантной функции разграничение деревьев из природных популяций будет, как правило, завышать долю березы пушистой за счет гибридов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты расчета дискриминантной функции *Z* на основе параметров формы листа (Русанович, Сковцов, 1981) подтвердили возможность и эффективность таксономического разграничения *B. pendula* и *B. pubescens* по форме листа с измерением четырех линейных параметров. Распределение образцов *B. pendula* и *B. pubescens* по результатам молекулярно-генетического анализа плоидности и по значениям *Z* с граничным значением 4.1 полностью совпадают; ошибка составила 0%. Несмотря на плавное изменение величины *Z* в объединенной выборке из природных популяций, обнаружен разрыв в ряду значений *Z* между двумя видами ($3.3 < Z < 4.1$), и в этот разрыв попали только гибридные особи.

Для целей разграничения видов березы дискриминантная функция *Z* Русанович—Сковцова обладает явными преимуществами перед дискриминантной функцией *ADF* (Atkinson, Colding, 1986). Сюда относятся: меньший размер необходимой повторности, однозначность параметров и, главное, — меньший процент ошибок разграничения.

Обнаружено, что по критерию *Z* и по критерию *ADF* большинство гибридных особей попадает в группу "*B. pubescens*", что завышает реальный процент березы пушистой в смешанных популяциях за счет гибридных особей.

* * *

Автор признателен А.А. Сирину, О.Ю. Баранову, Н.Г. Улановой и Л.В. Ветчинниковой за по-

мощь и ценные советы в процессе работы над публикацией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука, 2004. 183 с.
- Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 205 с.
- Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Кириянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Молекулярная и прикладная генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.
- Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сибирский экологический журн. 2013. Т. 20. № 4. С. 459–479.
- 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.
- Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 129 с.
- Русанович И.И., Сковцов А.К. Использование дискриминантного анализа для нахождения разграничительных видовых характеристик формы листа берез // Журн. общей биологии. 1981. Т. 42. № 5. С. 762–770.
- Atkinson M.D. Biological flora of the British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecology. 1992. V. 80. № 4. P. 837–870.
- Atkinson M.D., Colding A.N. A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* // Watsonia. 1986. V. 16. № 1. P. 75–76.
- Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A. The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. // Watsonia. 1982. V. 14. P. 133–145.
- Howland D., Oliver R., Davy A. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytologist. 1995. V. 130. P. 117–124.
- Isidorov V.A., Stocki M., Vetchinikova L. Inheritance of specific secondary volatile metabolites in buds of white birch *Betula pendula* and *Betula pubescens* hybrids // Trees. 2019. V. 33. № 5. P. 1329–1344.
- Jadwiszczak K., Vetchinnikova L., Bona A., Tyburski L., Kuznetsova T., Isidorov V. Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // Annals of Forest Research. 2020. V. 63. № 2. P. 121–137.
- Maliouchenko O., Palme 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* // J. Biogeography. 2007. V. 34. № 9. P. 1601–1610.
- Wang N., Borrell J., Buggs R. Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)? // New J. Botany. 2014. V. 4. P. 90–94.

Distinguishing between Birch Species by Leaf Shape: a Comparison of Two Discriminant Functions

A. A. Maslov*

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Sovetskaya, 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia

**E-mail: amaslov@ilan.ras.ru*

The taxonomic status of birch trees (*Betula pendula*, *B. pubescens*) was determined by leaf shape using two discriminant functions – *Z* (Rusanovich–Skvortsov) and *ADF* (Atkinson–Colding). The number of misidentifications (error rate), correct value of boundary score, and hybrids status was determined by comparing of *Z* and *ADF* scores with species allocation as determined by molecular genetic evaluation of the ploidy level. The tests of Rusanovich–Skvortsov discriminant function *Z* confirmed the possibility of *B. pendula* and *B. pubescens* differentiation by leaf shape features with the measurement of four linear parameters. Distribution of samples according to molecular genetic evaluation of the ploidy level and according *Z* scores with boundary value of 4.1 fully coincide. Despite a gradual change in *Z* scores in the combined sample of all specimens, a gap was found between the two species; and only hybrid specimens were found within this gap. Rusanovich–Skvortsov *Z* function was found to have several advantages over the *ADF* Atkinson–Colding function. This includes: a smaller number of leaves per tree for measurements, unambiguousness of measures characters and smaller error rate. It was found that most hybrid specimens fall into the “*B. pubescens*” group using both *Z* and *ADF* score. This overstates the real percentage of *B. pubescens* in mixed populations due to hybrid specimens.

Keywords: *Betula pendula*, *Betula pubescens*, hybrids, SSR markers, ploidy level, leaves shape, Rusanovich–Skvortsov discriminant function, Atkinson–Colding discriminant function.

REFERENCES

- Atkinson M.D., Biological flora of the British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh., *J. Ecology*, 1992, Vol. 80, No. 4, pp. 837–870.
- Atkinson M.D., Codling A.N., A reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens*, *Watsonia*, 1986, Vol. 16, No. 1, pp. 75–76.
- Brown I.R., Kennedy D., Williams D.A., The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh., *Watsonia*, 1982, Vol. 14, pp. 133–145.
- Danchenko A.M., *Populyatsionnaya izmenchivost' berezy* (Population variability of birch), Novosibirsk: Nauka, 1990, 205 p.
- Ermakov V.I., *Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa* (The mechanisms of birch adaptation in the north). Leningrad: Nauka, 1986, 144 p.
- Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J., Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula*, *New Phytologist*, 1995, Vol. 130, No. 1, pp. 117–124.
- Isidorov V.A., Stocki M., Vetchinnikova L., Inheritance of specific secondary volatile metabolites in buds of white birch *Betula pendula* and *Betula pubescens* hybrids, *Trees*, 2019, Vol. 33, No 5, pp. 1329–1344.
- Jadwiszczak K., Vetchinnikova L., Bona A., Tyburski L., Kuznetsova T., Isidorov V., Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica*, *Annals of Forest Research*, 2020, Vol. 63, No.2, pp. 121–137.
- Kiryanov P.S., Baranov O.Yu., Maslov A.A., Padutov A.V., Molekulyarno-geneticheskiye podkhody k identifikatsii mezhvidovykh i vnutrividovykh gibridov berez Vostochno-Yevropeyskogo regiona (Molecular genetic approaches to the identification of inter-specific and intra-species birch hybrids of the Eastern European region), *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika*, 2019, Vol. 26, pp. 45–55.
- Koropachinskii I.Yu., Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, Vol. 6, No. 4, pp. 350–369.
- Makhnev A.K., *Vnutrividovaya izmenchivost' i populyatsionnaya struktura berez: Seksii Albae i Nanae* (Intraspecific variability and population structure of birches: Sect. Albae and Nanae), Moscow: Nauka, 1987, 129 p.
- 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*, *J. Biogeography*, 2007, Vol. 34, No. 9, pp. 1601–1610.
- Maslov A.A., Baranov O.Yu., Sirin A.A., Molecular genetics study of silver and downy birches in peatland and paludified forest types in the Center of the East European Plain, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 703–710.
- Rusanovich I.I., Skvortsov A.K., Ispol'zovanie diskriminantnogo analiza dlya nakhozheniya razgranichitel'nykh vidovykh kharakteristik formy lista berez (Application of discriminant analysis as means to distinguish birch species on the leaf form), *Zhurnal obshchei biologii*, 1981, Vol. 42, No. 5, pp. 762–770.
- Vetchinnikova L.V., *Bereza. Voprosy izmenchivosti: morfologicheskoe i biokhimicheskoe aspekty* (Birch: Variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects), Moscow: Nauka, 2004, 183 p.
- Wang N., Borrell J.S., Buggs R.J.A., Is the Atkinson discriminant function a reliable method for distinguishing between *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae)?, *New J. Botany*, 2014, Vol. 4, No. 2, pp. 90–94.