

Л.В. Ветчинникова

Карельская БЕРЕЗА

и другие редкие
представители
рода *Betula* L.

НАУКА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЛЕСА

Л. В. Ветчинникова

Карельская БЕРЕЗА

**и другие редкие
представители
рода *Betula* L.**



МОСКВА НАУКА 2005

УДК 58
ББК 28.592
В39

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН А.Ф. ТИТОВ

Рецензенты:
доктор биологических наук Е.Ф. МАРКОВСКАЯ,
доктор биологических наук Л.Л. НОВИЦКАЯ

Рисунки на обложке и в тексте выполнены автором
и Т.Ю. Ветчинниковой

Ветчинникова Л.В.

Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. / Л.В. Ветчинникова ; [отв. ред. А.Ф. Титов] ; Ин-т леса Карельского научного центра РАН. – М. : Наука, 2005. – 269 с. – ISBN 5-02-033684-X (в пер.).

В монографии обобщены результаты изучения карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, ледяной березы – ice birch и далекарлийской березы *Betula palmata* Borkh., исторически произрастающих только на территории Европы. Основное внимание уделено вопросам происхождения карельской березы и механизмам, обеспечивающим формирование у нее узорчатой текстуры в древесине, благодаря которой она получила мировую известность. Сформулирована и обоснована эколого-генетическая гипотеза происхождения карельской березы. Представлены данные о прогрессирующем сокращении запасов карельской березы, наблюдаемом за последние 50–70 лет, и показаны современные границы ее ареала. На примере редких и исчезающих берез показаны основные способы размножения древесных растений. Особое место отведено клональному микроразмножению березы в культуре *in vitro*.

Для научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов вузов биологического, лесохозяйственного профиля, а также специалистов по охране и воспроизводству растительных ресурсов.

Темплан 2005-II-85

ISBN 5-02-033684-X

© Ветчинникова Л.В., 2005
© Институт леса Карельского научного центра РАН, 2005
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство “Наука”, 2005

Предисловие

Карельскую березу, отличающуюся высокодекоративной узорчатой текстурой древесины, справедливо называют жемчужиной или царицей лесов Северной Европы. Ее исторически сложившееся название, по всей вероятности, свидетельствует о названии местности, где она впервые была обнаружена и использована для поделок мастерами-краснодеревщиками. Первые упоминания о карельской березе, которая "...внутренностью походит на мрамор", встречаются в описаниях, сделанных в 1766 г. "лесным знателем" форстмейстером Фокелем, отправленным Екатериной II в леса Северо-Запада России. Почти сто лет спустя, в 1857 г. отечественный ученый К. Мерклин дал ей латинское название [Соколов, 1950; Ермаков и др., 1990]. В середине XIX в. свилеватая береза упоминается в карело-финском эпосе "Калевала", а мебель из карельской березы описывается в ряде произведений классиков отечественной литературы. Целенаправленные исследования карельской березы начались только в 20–30-х гг. XX в. почти одновременно в Финляндии и Карелии. Основоположником их в нашей стране стал к.с.-х.н. Н.О. Соколов, которого по праву считают первооткрывателем карельской березы. Значительный вклад в познание природы карельской березы в Республике Карелия внес к.с.-х.н. В.И. Ермаков.

За годы использования и изучения карельская береза заслуженно приобрела мировую славу и известность и в силу своего названия стала в общественном сознании одним из символов Республики Карелия. Именно здесь произрастает наибольшее число деревьев карельской березы в нашей стране. Приезжающие в Карелию туристы считают своим долгом увидеть знаменитую "карелку" и приобрести изделия из необычной древесины с узорчатой текстурой. Вместе с тем у большинства людей существуют представления о ней, с одной стороны, как о низкорослой, имеющей сильно искривленный ствол, а с другой, что все растущие в Карелии березы являются карельскими... Даже для Карелии характерна недостаточная информированность населения об отличительных признаках карельской березы, так как до сих пор изредка ее можно обнаружить в поленницах заготовленных дров или в качестве шеста, подпирающего стог сена.

Помимо Карелии в небольших количествах карельская береза встречается на территории Северной Европы и местами в Центральной Европе. Однако лесов она не образует, произрастает отдельными группами или одиночно. Ее древесина высоко ценится на мировом рынке и продается в отличие от других древесных пород в килограммах, а не в кубических метрах.

Несмотря на успехи, достигнутые при создании лесных культур, приходится с сожалением отмечать, что в последние 50–70 лет наблюдается значительное снижение численности деревьев карельской березы в природных популяциях, а также сужение границ ее ареала до полного исчезновения на территориях отдельных государств. К началу XXI в. генетические ресурсы карельской березы в Республике Карелия также значительно уменьшились. В связи с этим нами были проведены исследования, которые включали уточнение границ современного ареала карельской березы, оценку ее формового разнообразия и трансформации насаждений, а также выявление наиболее перспективных способов сохранения и воспроизводства генофонда карельской березы.

Предыдущая монография Н.О. Соколова “Карельская береза” [1950], основанная на результатах исследования карельской березы, произрастающей на территории Карелии, была издана более 50 лет назад. Позднее вышли в свет монографии А.Я. Любавской “Селекция и разведение карельской березы” [1966], “Карельская береза” [1978] и А.П. Евдокимова “Биология и культура карельской березы” [1989], которые базируются главным образом на материалах, полученных при интродукции карельской березы в Московской области и при ее выращивании в Ленинградской области. Отметим также, что результаты отдельных специальных исследований, связанных с изучением карельской березы в Карелии, изложены в монографиях В.И. Ермакова “Механизмы адаптации березы к условиям Севера” [1986], В.И. Ермакова, Л.Л. Новицкой, Л.В. Ветчинниковой “Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении” [1991], В.В. Коровина, Л.Л. Новицкой, Г.А. Курносова “Структурные аномалии стебля древесных растений” [2003], Л.В. Ветчинниковой “Береза: вопросы изменчивости” [2004].

На территории Фенноскандии, кроме карельской березы, произрастают и другие, еще более редкие представители рода *Betula* – это ледяная береза и далекарлийская береза. Ледяная береза характеризуется волнистой перламутровой древесиной, а далекарлийская береза – высокодекоративной рассеченной формой листовой пластинки. Сведения о них крайне ограничены и противоречивы.

В настоящую монографию включены материалы 30-летних (1974–2004 гг.) исследований автора по изучению морфофизиологических, биохимических, генетических, экологических особенностей берез Севера. Данное направление исследований сложилось в результате более чем 20-летней совместной работы с В.И. Ермаковым. В сборе материалов и частичной их обработке в разные годы принимали участие сотрудники Института леса КарНЦ РАН: З.Д. Бумагина, Н.Н. Николаева, к.б.н. Т.А. Шуляковская, С.Н. Зими́на, Г.К. Канючкова, к.б.н. М.К. Ильи́нова, а также сотрудники Института прикладных математических исследований КарНЦ РАН В.Н. Харин и Е.В. Спектор. Автор выражает всем им благодарность.

Автор также искренне признателен к.с.-х.н. А.Д. Волкову, д.б.н. Е.Ф. Марковской и д.б.н. Л.Л. Новицкой за внимательный просмотр рукописи и ценные пожелания. Особую благодарность автор выражает чл.-корр. РАН А.Ф. Титову и д.б.н. В.И. Крутову за постоянное внимание к работе и помощь, оказанную при написании и подготовке монографии к изданию. Неоценимыми для автора явились терпение и понимание родителей – Кониных Татьяны Никитичны и Василия Платоновича, а также постоянная поддержка со стороны сына Вячеслава и дочери Татьяны, которая, кроме того, приняла активное участие при подготовке рукописи книги к изданию.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

Глава 1

Происхождение карельской березы и механизмы образования узорчатой текстуры древесины

Со времени начала систематического изучения карельской березы исследователи неоднократно высказывали те или иные предположения об ее происхождении, причинах и механизмах появления узорчатой текстуры ее древесины. Однако, несмотря на многочисленные попытки систематизации фактических данных, до сих пор отсутствует достаточно убедительное объяснение, раскрывающее в большей или меньшей степени все особенности и свойства, присущие карельской березе. При этом наиболее спорными остаются вопросы о причинах образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы и, как следствие этого, ее таксономический статус.

В целом, во взглядах на природу карельской березы сформировались две противоположные точки зрения. Согласно одной из них, более популярной, существование карельской березы связано с ее генетическими особенностями. Об этом свидетельствуют результаты многочисленных опытов по внутри- и межвидовой гибридизации и интродукции карельской березы, отражающие наследственный характер ее отличительных признаков. С другой стороны, ряд исследователей объясняют наличие узорчатости в древесине следствием проявления у нее патологии в виде “заболевания”, возникающего под влиянием того или иного внешнего воздействия, и для доказательства этого проводят специальные эксперименты, имитирующие предполагаемую ими последовательность событий.

При анализе литературных данных нам представлялось целесообразным разделить вопросы, касающиеся происхождения карельской березы и механизмов, обуславливающих особый тип текстуры древесины. Естественно, подобное деление носит условный характер и используется нами главным образом для удобства изложения. Хотя заметим, что данная ситуация в какой-то мере является отражением тех объективных трудностей, с ко-

торыми сталкивается исследователь при выборе в качестве объекта карельской березы. Одной из причин этого является полиморфизм, которым характеризуется не только карельская береза, но и весь род *Betula*, являющийся по определению систематиков “кошмаром ботанических исследований” [Regel, 1865; Natho, 1964; Цвелев, 2003, устное сообщение].

1.1. Происхождение карельской березы

Рассмотрим более подробно две противоположные позиции на природу карельской березы.

“Патологическое” происхождение карельской березы. Сторонники данного взгляда рассматривают происхождение карельской березы как результат “заболевания” обычной березы под влиянием тех или иных патогенов, условий произрастания и т.п. Среди основных гипотез здесь следует выделить инфекционную и патологическую.

Инфекционная гипотеза. Эта гипотеза появилась одной из первых, и согласно нее карельская береза образовалась как результат заболевания обычной березы. Возбудителями могли быть бактерии, вирусы и т.п. [Hintikka, 1922; Яковлев, 1949; Atanasoff, 1967; Дрейман, 1975; Коровин и др., 2003 и др.].

Однако данная гипотеза не получила широкого распространения, поскольку не были обнаружены предполагаемые возбудители. Приводя теоретическое обоснование появления в природе карельской березы и капокорешковой березы, А.С. Яблоков [цит. по: Любавская, 1966] отмечает, что наблюдаемая у них способность к образованию особой узорчатой древесины в стволе, сучьях или в каповых наплывах является не заболеванием, а морфофизиологической особенностью, выработавшейся под влиянием неблагоприятных условий среды.

Патологическая гипотеза. Длительное время среди специалистов существовало мнение о том, что индукторами появления карельской березы могли быть неблагоприятные факторы среды, такие как пониженная температура воздуха и/или почвы, заморозки, радиация, особый состав почвы и т.д. [Бородин, 1890; Филиппов, 1926 и др.], в результате воздействия которых могла сформироваться узорчатая текстура древесины. Работы по интродукции карельской березы в различных климатических и почвенных условиях опровергли эти предположения. Способность же карельской березы расти на каменистых почвах и в местах, менее благоприятных для существования древесных пород, объ-

ясняется ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш.

А.И. Толстопятенко [1971] связывает появление узорчатой текстуры в древесине карельской березы с влиянием света. Согласно его точке зрения, карельская береза образовалась вследствие патологического процесса, возникающего в результате фотохимической реакции восстановления трехвалентного аниона щавелевожелезной комплексной соли в двухвалентное железо, соль которого выпадает в виде кристаллов, нанося микропоранения тканям ствола карельской березы и вызывая тем самым образование узорчатой текстуры. К сожалению, специальные исследования и эксперименты в этом направлении не проводились, а химический анализ древесины березы бородавчатой (березы повислой) и карельской березы [Комшилов, Селиванова, 1962] не обнаружил сколько-нибудь существенных различий между ними.

В настоящее время некоторые сторонники “патологического происхождения” [Новицкая, 2000] рассматривают карельскую березу как частный случай “аномального морфогенеза” типа “stem pitting”, описанное для плодовых растений и вызываемое вирусной инфекцией, приводящей к неспецифическим изменениям в строении древесины. К причинам, обуславливающим возникновение узорчатой текстуры в ее древесине, они относят также и другие различные внешние или внутренние факторы, не связанные с происхождением и эволюцией берез.

Генетическое происхождение карельской березы. Исследователи, поддерживающие данную точку зрения на происхождение карельской березы, связывают ее появление с эволюционными процессами становления растительности.

Мутационная гипотеза. Некоторые авторы [Евдокимов, 1994 и др.] допускают возможность мутационного происхождения карельской березы, не указывая при этом, о каких мутациях идет речь: геномных, хромосомных, хроматидных и т.д. Так, при обработке растений колхицином, в результате которой происходит изменение числа хромосом, Валанне [Valanne, 1972] наблюдал развитие узорчатости в древесине сеянцев обычной березы. В более ранних экспериментах, направленных на искусственное получение мутантов у березы [Никитин, 1934а, б] с помощью рентгеновских лучей, γ -лучей, а также химических мутагенов, частота появления мутантов составляла менее 10^{-3} . Практическое значение таких мутантов, так же как и индуцируемых полиплоидов, по мнению ряда исследователей [Соколов, 1958; Mejnartowicz, 1979], невелико и рассчитывать на получение зна-

чительного прогресса в разведении лесных древесных растений с помощью методов, индуцирующих изменения в геномах, нельзя.

Вместе с тем в литературе имеются сведения о том, что в потомстве березы повислой *Betula pendula* при ее совместном произрастании с березой пушистой *Betula pubescens* довольно часто наблюдается появление измененных кариотипов [Голикова, 1986]. По данным Т.П. Голиковой, доля анеу- и полиплоидов может достигать 12,3%, а миксоплоидов около 41%, в то время как в насаждениях с преобладанием березы повислой на эти группы приходится немногим более 10%. В потомстве карельской березы преобладают особи с диплоидным набором хромосом, который равняется 28 и соответствует березе повислой. У значительной его части отмечена анеу- и миксоплоидия [Козьмин, Буторина, 1985].

Рекомбинационная гипотеза. Согласно предположению В.И. Ермакова [1986, 1990], толчком к структурной модификации вторичного проводящего цилиндра у родительских форм карельской березы, которая привела к образованию узорчатой древесины в далеком прошлом, могла стать рекомбинация или перераспределение генетического материала в митотически делящихся клетках.

По нашему мнению, при наличии у карельской березы ограниченного, но довольно “разобщенного” ареала (см. раздел 3.1), трудно представить, чтобы рекомбинации [Ермаков, 1986, 1990] или мутации были столь многочисленными и наблюдались одновременно у растений, произрастающих на значительном удалении друг от друга в различных природно-климатических условиях. Более вероятно, на наш взгляд, мутационное происхождение далекарлийской березы (см. раздел 5.2).

Реликтовая гипотеза. Благодаря приуроченности карельской березы к северо-западной части Европы, где наблюдалось активное действие ледников, возникло предположение о ее реликтовом происхождении. Эту точку зрения поддерживают многие специалисты, внесшие вклад в изучение биологических особенностей карельской березы и разработку способов ее выращивания [Багаев С.Н., 1965; Любавская, 1978; Ермаков, 1986, 1990; Барсукова, 1995 и др.]. Так, А.С. Яблоков [1962], С.Н. Багаев [1965] и А.Я. Любавская [1966, 1968, 1978] реликтовым происхождением карельской березы объясняют ее локальное произрастание на повышенных элементах рельефа и более широкий ареал на территории северо-западной Европы в последний межледниковый период. Вместе с тем, по мнению В.И. Ермакова [1986], береза повислая и береза пушистая являются видами, замещающими в эволюционном развитии карельскую березу.

Эколого-генетическая гипотеза. Согласно эколого-генетической гипотезе, сформулированной нами [Ветчинникова, 2003, 2004а, б], происхождение карельской березы имеет вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями произрастания берез, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и с генетическими особенностями пыльцы. В силу этого ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основными предпосылками, которые способствовали ее появлению, следует считать совместное произрастание березы повислой с березой пушистой и особенности погодных условий в период их цветения, обуславливающие в отдельные годы устранение фенологической изоляции, обычно существующей между видами. Именно в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой, при особом сочетании гаплоидных наборов хромосом, по нашему мнению, и появилась карельская береза.

По внешним признакам (морфологическое строение побегов, форма кроны и т.д.), а также по экологическим условиям мест произрастания карельская береза проявляет большое сходство с березой повислой (*Betula pendula* Roth). Вероятно, поэтому многие специалисты [Соколов, 1950, 1959а; Ruden, 1954; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989 и др.] при таксономической оценке считают карельскую березу разновидностью березы повислой.

В то же время у многих авторов имеются указания [Hintikka, 1922; Пономарев, 1933; Маевский, 1940; Sarvas, 1966; Любавская, 1978 и др.] о сходстве карельской березой с березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольных до короткоствольных и кустообразных. По данным В.И. Ермакова [1986], в Карелии карельская береза обычно произрастает совместно с березой повислой и березой пушистой, составляя одну микропопуляцию. Среди деревьев березы пушистой она встречается в Ленинградской [Соколов, 1970], Костромской [Багаев С.Н., 1963] и Смоленской [Грушенко В.И., Меренков В.Г., 1988, устное сообщение] областях, а также в Латвии [Сакс, Бандер, 1973]. Финские исследователи неоднократно отмечали, что среди сеянцев карельской березы обнаруживаются особи березы пушистой [Sarvas, 1966]. С.Н. Багаев [1963] часть растений карельской березы определяет даже как “карельская береза пушистая”. Преимущественно у березы пушистой отмечено наличие признаков аномального роста – капов, “ведьминых метел”, сувелей, а также быстрое суживание ствола, сильное разветвление и ослабленный прирост, извилистость ствола и ветвей. Эти признаки мы находим

также и у карельской березы. У карельской березы, наконец, так же как у березы пушистой, по данным В.И. Ермакова [1975а, б], листья несколько более “кожистые” и осенью имеют ржаво-грязную окраску.

Приведенные нами наблюдения позволили высказать предположение о существовании генетического родства между березой пушистой и карельской березой и провести в этом направлении специальные исследования. В дальнейшем, на основании многолетних опытов по контролируемому опылению березы повислой, карельской березы и березы пушистой [Ветчинникова, 2004а], мы пришли к заключению о том, что территория Фенноскандии относится к региону, в пределах которого происходит межвидовая гибридизация (см. раздел 7.1.1), причем, несмотря на существенное различие этих берез по числу хромосом ($2n = 28$ и $2n = 56$, соответственно). Это связано с тем, что в условиях Северной Европы береза повислая и береза пушистая часто произрастают совместно и в отдельные годы при особом сочетании погодных условий в весенний период может отсутствовать фенологическая изоляция этих видов, наблюдаемая в обычные по климатическим характеристикам годы. Такое явление отмечалось ранее и другими авторами [Gardiner, 1982; Пичугина, 1972; Natho, 1959; Ермаков, 1975а; Побирушко, 1992а, б и др.]. Кроме того, выявлена широко проявляющаяся в природе индивидуальная и метамерная изменчивость берез по длительности (до 7 дней) цветения женских цветков и сохранения их рыльцами способности к восприятию пыльцы [Ермаков, 1975а, 1986 и др.]. Отмеченные особенности могут способствовать естественной гибридизации березы повислой с березой пушистой в случаях отсутствия между ними фенологической изоляции.

Это означает, что в условиях Фенноскандии особенности роста и развития березы определяются как природно-климатическими факторами, так и наличием возможности для межвидовой гибридизации, в результате которой происходят количественные и качественные изменения ряда морфо-физиологических признаков [Ветчинникова, 2004а]. Некоторые изменения, возникшие в процессе эволюции видов, закрепились генетически и наследуются. Так, вероятно, у березы в условиях Фенноскандии четко выделились карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti и ледяная береза Ice birch.

Наряду с этим, заслуживает внимания мнение Н.И. Орловой [1952, 1956] о том, что на формирование северных видов огромное влияние оказали своеобразные условия, которые существовали на территории Фенноскандии в ледниковый период (опуска-

ние и поднятие суши, трансгрессии и регрессии моря, резкие изменения климатических условий). Те растения, которые были в состоянии изменить свое строение и жизненные функции, сохранились в рефугиумах и некоторые из них дали начало новым видам [Орлова, 1952]. Среди наиболее древних элементов древесной флоры, исходные формы которых проникли на Кольский п-ов в одну из межледниковых эпох из более южных широт Европы, пережили оледенение в рефугиумах Скандинавии или Кольского п-ова и поэтому представляют собой реликты ледникового времени, автор указывает березу извилистую (*B. tortuosa*). Береза повислая, по мнению Н.И. Орловой [1952], является послеледниковым мигрантом из более южных широт. Отсюда следует, что формирование древесной флоры Фенноскандии сложилось в послеледниковое время после окончательного освобождения поверхности ее от ледникового покрова последнего оледенения и связано с различными колебаниями климата в этот период, обусловившими вымирание одних видов и сохранение других.

Ареал березы пушистой, обладающей большим адаптивным потенциалом, простирается по сравнению с березой повислой дальше на Север. Вместе с тем типичные (по морфофизиологическим характеристикам побегов) особи березы пушистой встречаются на территории Карелии повсеместно, однако местами в Кемском, Выгозерском, Иmandровском и Топозерском флористических районах [Раменская, 1983] они сменяются на *Betula czherepanovii* Orl., а в северной части – на *B. subarctica* Orl. На Кольском п-ове береза пушистая полностью замещается [Ветчинникова, 2004а] в подзоне лесотундры и горных криволесях березой извилистой (*B. pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb.) = *B. czherepanovii* Orl.) Nym., а в равнинной части лесной зоны – березой субарктической (*B. pubescens* Ehrh. subsp. *subarctica* Orl. = *B. subarctica* Orl.). Береза повислая произрастает на Кольском п-ове на широте г. Мончегорска [Ермаков, 1986; Ветчинникова, 2004а]. Отсюда можно сделать предположение, что распространение карельской березы на север ограничивается ареалом березы пушистой (*B. pubescens* Ehrh.).

Следовательно, карельская береза не получила своего развития на тех территориях, где при наличии березы повислой и сохранении условий для межвидовой гибридизации происходит замещение березы пушистой другими видами (подвидами) березы или ее гибридами, имеющими отличное от березы пушистой генетическое качество пыльцы.

В соответствии с высказанными представлениями, становится очевидным, что темнокорая карельская береза, произрастаю-

Техническая всхожесть семян темнокорой березы (*Betula obscura*), полученных в результате контролируемого опыления [Побирушко, 1992б]

Вариант опыта	Техническая всхожесть семян, %		
	минимальная	максимальная	средняя
<i>Betula obscura</i>			
свободное опыление	22,0	28,0	25,0
самоопыление	0,0	3,0	0,6
<i>B. obscura</i> × <i>B. pendula</i>	0,0	82,0	39,8
<i>B. obscura</i> × <i>B. pubescens</i>	0,0	13,0	7,8

щая местами на территории Центральной Европы (см. раздел 4.2) могла появиться в результате скрещивания темнокорой березы *Betula obscura* (по морфологическим признакам очень близкой с березой повислой, но не имеющей бетулина в бересте) и березы пушистой *Betula pubescens* [Vetchinnikova, 1997]. В этом случае цвет коры у карельской березы наследуется по материнской линии. Подтверждение этому находим в публикациях В.Ф. Побирушко [1992а, б], который считает, что возможность гибридизации между темнокорой и белыми березами существует, хотя степень биологической совместимости гамет этих берез различна. Так, гибридные семена, полученные от скрещивания темнокорой березы с березой повислой, по показателям полнотерности и технической всхожести (соответственно 81,0 и 82,0%) превосходили семена *B. obscura*, полученные от свободного опыления, примерно в 1,5 раза, тогда как в варианте *B. obscura* × *B. pubescens* уступали (табл. 1) им более чем в два раза, показывая полнотерность в лучшем случае 18,6%, а всхожесть 13,0%.

Несовпадение сроков цветения темнокорой березы и березы повислой большого значения не имеет, так как, согласно В.Ф. Побирушко [1992а], это различие нивелируется как индивидуальной изменчивостью обеих берез по данному признаку, так и характером погодных условий в период их цветения. Важно подчеркнуть, что динамика погодных условий накануне и в период цветения (даже в условиях Белоруссии) может сближать сроки наступления этой фазы у березы повислой и березы пушистой (так было, например, в 1986 и 1988 гг.), в норме разделенных одной–двумя неделями [Побирушко, 1992б].

Таким образом, среди существующих в литературе представлений о происхождении карельской березы, можно выделить

две точки зрения, одна из них объясняет ее появление наличием патогенных или патологических факторов, т.е. результатом внешнего воздействия, а другая – генетических. По нашему убеждению, карельская береза появилась в процессе эволюции, и ее происхождение обусловлено генетическими особенностями березы повислой и березы пушистой и природно-климатическими условиями их произрастания, сложившимися исключительно не территории Европейской части их ареалов, способствующими возможной гибридизации между ними и сохранению потомства.

1.2. Причины и механизмы образования узорчатой текстуры древесины

Не ставя перед собой задачи всестороннего и детального рассмотрения состояния вопроса о причинах, обуславливающих особый тип узорчатой текстуры в древесине карельской березы и механизмах, отражающих последовательность структурных изменений, считаем необходимым коротко остановиться на основных гипотезах, описанных в литературе к настоящему времени. Для удобства изложения мы разделили наиболее известные гипотезы на несколько групп: патогенную, “камбиальную”, гормональную, “сахарозную” и генетическую.

Патогенная (или инфекционная) гипотеза. Она была предложена одной из первых для объяснения причины образования узорчатой или “аномальной” текстуры в древесине. Ее сторонники рассматривали наблюдаемое у карельской березы искривление волокон как следствие болезни или результат ответной реакции обычной березы на действие тех или иных патогенов [Hintikka, 1922; Яковлев, 1949; Atanasoff, 1967; Дрейман, 1975; Сакс, Бандер, 1975; Коровин и др., 2003]. Так, по мнению Ф.С. Яковлева [1949], возбудителем образования каллуса в области камбия могли быть бактерии, поступающие через почки и чечевички в кору побегов. Хинтиikka [Hintikka, 1922] и Атанасов [Atanasoff, 1967] высказывали предположение о существовании вируса, который способен изменять направленность процесса ксилогенеза. Более того, в 70-е гг. XX в. К.А. Саксом и В.Л. Бандером [1970, 1971(1972), 1973, 1974а, б] был разработан “инфекционный способ”, с помощью которого из обычной березы планировалось вырастить карельскую березу почти в неограничен-

ном количестве. Суть его заключалась в замачивании семян березы повислой в соке карельской березы или путем втирания последнего в ранку после снятия коры до камбия. Через год у инфицированных растений березы повислой они отмечали начало изменений, а на четвертый год – образование аномалий в виде скопления сердцевидных лучей древесинной паренхимы и волокнистых трахеид с различной толщиной оболочек, которые внешне напоминали каллус [Дрейман, 1975]. По данным К.А. Сакса и В.Л. Бандера [1975], среди выращенных таким способом сеянцев не менее 75% имели признаки аномалий. Авторы также утверждали, что ими зафиксирован возбудитель инфекции. Сторонники инфекционной гипотезы отрицали генетическое происхождение карельской березы как формы березы бородавчатой (березе повислой), основываясь на том, что в природе существует карельская береза пушистая. При диагностике предлагалось обращать внимание на появление утолщений или вздутий в основании первых боковых веток двух-трехлетних сеянцев, так как у обычных видов березы место прикрепления к стволу сучков гладкое, без валиков. Однако в дальнейшем, при испытании семенного потомства, полученного после проведенной латвийскими учеными специальной обработки семян, на Урале [Махнев, 1982], в Костромской [Багаев С.Н., 1987] и Ленинградской [Евдокимов, 1989] областях, а также в Карелии (наши данные) спустя даже 30 лет, специалистами, имеющими опыт работы с карельской березой, в данном потомстве не было обнаружено ни одного растения березы с признаками “карелистости”.

Против “инфекционного” появления узорчатой текстуры в древесине свидетельствует также отсутствие “заражения” подвоев под влиянием многолетнего контакта с привоем карельской березы и сохранение прививочными компонентами таксономических особенностей в образовании осевых элементов древесины (см. раздел 7.2.2). Против “болезненного” происхождения карельской березы свидетельствуют, наконец, и результаты опытов по пересадке тканей карельской березы на обычную березу. Так, еще в середине XX в. Саарнийоки [Saarnijoki, 1944], на основании первых результатов по пересадке тканей карельской березы на обычную березу, показал отсутствие влияния бактерий или вирусов на формирование узорчатой текстуры в древесине. Широкомасштабные исследования, проведенные нами в 80-е гг. XX в. под руководством и при непосредственном участии В.И. Ермакова, подтвердили, что при трансплантации пересаженные ткани коры карельской березы, располагаясь локально на стволе обычной березы, продолжают сохранять свои таксоно-

мические особенности и не изменяют окружающие ткани, принадлежащие обычной березе (см. раздел 7.2.4).

Но, разумеется, наиболее важным контраргументом является то, что до сих пор отсутствуют публикации, в которых приводились бы сведения, подтверждающие обнаружение бактерий или вирусов, вызывающих изменение текстуры в древесине. Более того, клоны карельской березы, полученные в стерильных условиях культуры *in vitro*, сохраняют узорчатую текстуру в древесине и утолщения на стволе (см. гл. 8).

Вместе с тем к гипотезе инфекционного или патогенного происхождения карельской березы исследователи периодически возвращаются. Ранее, связывая формирование узорчатой текстуры в древесине с патогенным носителем, К.А. Сакс, В.Л. Бандер [1973, 1974б] предположили, что возбудителем инфекции могут быть если не бактерии или вирусы, то микоплазма или какие-то химические вещества, обладающие мутагенными свойствами. Возможность естественной встроенности в геном березы мобильных диспергированных элементов рассматривают воронежские исследователи [Исаков, 1986; Буторина, 1993]. По мнению А.К. Буториной с соавт. [1991], миксоплоидия, наблюдаемая ими в “неспециализированных” тканях карельской березы, могла появиться как следствие гормонального сдвига под действием суровых условий Севера, где происходило ее формирование, или поразившей ее вирусной инфекции, обеспечивающей наследование признака узорчатости древесины в потомстве.

Некоторые авторы [Щетинкин, 1988; Bonham, Barnett, 2001] считают, что первичные аномалии узорчатой текстуры и сердцевинные повторения, наблюдаемые иногда в древесине березы (см. гл. 4), представляют собой единый лучевой тип аномалий. Однако большинство исследователей [Ruden, 1954; Sholz, 1963b; Синадский, 1973; Ермаков и др., 1990; Ермаков, 1998; Kosonen et al., 2004] рассматривают сердцевинные повторения как результат жизнедеятельности личинок мухи *Agromyza carbonaria* Lett и *Dendromyza betula* Kangas.

“Камбиальная” гипотеза. Большинство исследователей механизм и причины образования узорчатой текстуры древесины у карельской березы связывают с изменениями, происходящими в структурно-функциональной деятельности камбия [Яковлев, 1949; Ruden, 1954; Алексеева, 1962; Johnsson, 1974; Дрейман, 1975; Václav et al., 1969; Любавская, 1978; Барильская, 1978, 1979; Ермаков, 1990 и др.]. Так, Ф.С. Яковлев [1949], Руден [1954], А.Я. Любавская [1978], Вацлав и др. [Václav et al., 1969], Джонссон [Johnsson, 1974] указывают на ослабление активности

камбия и наличие у него локальных нарушений при дифференциации элементов вторичной ксилемы у карельской березы по сравнению с березой повислой. В результате при интенсивном делении окружающих клеток у карельской березы, раневой наплыв и коровая паренхима “инкрустируются” в древесину. А.И. Алексеева [1962] и Э.А. Дрейман [1974; 1975] обращают внимание на отмирание отдельных участков камбия.

Н.О. Соколов [1950] и Руден [Ruden, 1954] изменения в камбиальных клетках объясняют механическим воздействием на них каменистых клеток луба, а А.И. Толстопятенко [1971] – друз щавелевокислого железа.

Более подробно стоит остановиться на “гипотезе вторичного проводящего цилиндра”, высказанной В.И. Ермаковым [1990, 1995], которая в силу разных обстоятельств была недостаточно освещена в центральной печати. Ее основные положения сводятся к следующему. Формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы во многом определяется своеобразной архитектоникой вторичного проводящего цилиндра и заключается в его “сетчатом строении” и наличием в нем “прорывов”. Указанные “прорывы” образуются в результате внедрения во вторичную ксилему флоэмных тканей, нарушающих целостность камбиального кольца и проводящего луба. По мнению В.И. Ермакова, одной из отличительных черт вторичного проводящего цилиндра далеких предков современных растений является наличие у них крупноячеистых горизонтальных комплексов. Свидетельством этому служат ребристостебельные формы, горизонтальная система которых представлена обычными и широкими агрегатными лучами. Благодаря наличию последних у растений формируется простейший тип узорчатой древесины в виде извилистости ее годичных слоев, отчего она оказывается как бы рассеченной на секторы. У узорчатых растений карельской березы, которым также присуща ребристость стволов, расчленение вторичной ксилемы крупноячеистыми горизонтальными комплексами приобретает наибольшую выраженность. Цельность их камбиального кольца нарушается вследствие “прорывов” паренхимных элементов коры в месте формирования этих комплексов. В результате в древесине образуются килевидные углубления, которые соответствуют выступам на внутренней стороне коры. Эти углубления приводят к уменьшению доли вертикальных комплексов относительно горизонтальной системы, к образованию их извилистости, что во многом, по мнению автора, определяет причину формирования у узорчатых растений короткоствольной и кустовидной форм по характеру роста [Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991]. В том же

или следующем году в нижних частях углублений в ксилеме появляется каллус, а в процессе его дифференциации – “очаговый” камбий, что является ответной реакцией живых элементов ксилемы на повреждение внедрившимися элементами срединных и верхних слоев коры, имеющими иную биохимическую природу. С такого рода повреждением В.И. Ермаков связывает появление темноокрашенных включений в древесине. Образовавшийся в килевидном углублении очаговый камбий подобно раневому интенсивно формирует ксилемные комплексы с обилием в них паренхимы и небольшим количеством сосудов и волокнистых элементов, которые располагаются неупорядоченно. Одновременно происходит как бы вытеснение из углубления внедрившихся тканей коры, их разрастание, отчего последняя приобретает большую толщину. В дальнейшем одно крупное углубление разделяется на два углубления меньших размеров. Пока осевой орган проявляет интенсивный рост в толщину, будут происходить новые и новые прорывы элементов коры в местах формирования крупноячеистых горизонтальных комплексов, и отмеченные процессы будут повторяться. Причиной эндогенной изменчивости признаков узорчатости и образования мозаичной текстуры древесины у растений, предрасположенных к формированию узорчатой текстуры, по мнению В.И. Ермакова [1990], является различное по интенсивности разрастание тканей флоэмы и ксилемы в отдельных участках оси.

Среди причин, обуславливающих необычную структуру в древесине карельской березы, наблюдаемую при ее анатомо-морфологическом изучении, некоторые авторы называют особенности метаболизма. Более пристальное внимание при этом уделяется или гормональной регуляции [Косиченко, Щетинкин, 1982] или морфогенетической роли сахарозы в этих процессах [Новицкая, 2000; Николаева, 2004].

Гормональная гипотеза. В конце 1980-х гг. были опубликованы результаты исследований [Косиченко, Щетинкин, 1987; Щетинкин, 1988] по получению растений березы повислой с искусственно индуцированной узорчатой древесиной путем инъекции раствора гетероауксина в камбий ствола, а также экстракта листьев карельской березы. В своих опытах на стебле двухлетних сеянцев березы повислой (у 12,3%) авторы [Щетинкин, 1988] отмечали начало формирования аномалий стебля, по структуре близких узорчатой древесине карельской березы: агрегатные лучи повышенной рядности и слойности; образование в местах их выхода на поверхность цилиндра килевидных углублений коры; дифференциация в углублениях, вблизи кам-

бия, крупных глыб склереид и т.д. Подобные изменения, по мнению авторов, приурочены к листовым следам и местам прорыва ветвей, т.е. к местам транспорта фитогормонов, обеспечивающих эндогенный контроль роста и дифференциации тканей. При анализе ростовых веществ во флоэме ствольной части деревьев карельской березы Н.Е. Косиченко, С.В. Щетинкин [1987] и С.В. Щетинкин [1988] обнаружили более высокое (почти в два раза) содержание гетероауксина в местах утолщений и наплывов, чем между ними, что, по их мнению, является причиной интенсивного развития узорчатой древесины. Согласно разработанному авторами способу ранней диагностики, узорчатая древесина определяется по наличию на срезах ложно-широких дилатированных лучей, берущих начало от листовых следов, групп склереид во флоэмной части этих лучей и выемок в древесине под ними, т.е. развитие листовых следов, как считают авторы, и обуславливают лучистую сердцевину. Однако заметим, что ранее на основании детальных сравнительных анатомо-морфологических исследований Ф.Я. Яковлев [1949] сделал заключение о том, что такие взаимоотношения листовых следов и сердцевины имеют место в древесине как у карельской березы, так и у березы повислой.

“Сахарозная” гипотеза. Интересная серия экспериментов по индукции формирования узорчатой текстуры древесины у березы повислой проведена в конце 1990-х гг. Л.Л. Новицкой [1997, 1999, 2003]. Автор полагает, что механизм аномального морфогенеза проводящих тканей связан преимущественно с транспортной формой сахарозы, которая содержится в проводящей флоэме ствола и обладает морфогенетическим эффектом. Основные положения данной гипотезы сводятся к следующему. Базипетальный транспорт ауксина от распускающихся почек и молодых листьев индуцирует деление инициалей камбия. Концентрация сахарозы во флоэме ствола в весенний период относительно низкая, так как продукты фотосинтетической деятельности листьев направлены на формирование кроны. Соотношение сахара/ауксин благоприятствует образованию элементов ксилемы. После завершения формирования ассимиляционного аппарата отток сахарозы из листьев усиливается, что ведет к повышению ее содержания во флоэме. В тех участках ствола, где содержание сахарозы достигает довольно высокого уровня, по мнению автора, возможны три варианта развития событий: 1) концентрация дисахарида имеет величину, благоприятствующую образованию как трахеид, так и ситовидных элементов. Повышение содержания сахарозы через образующуюся при ее расщеплении глюкозу будет способствовать

переходу части молекул ауксина в связанное состояние, что приводит к снижению активности делений ксилемных производных камбия, а в годичном кольце образуется легкий прогиб; 2) концентрация сахарозы стимулирует образование только ситовидных элементов – прогиб годичного кольца усиливается; 3) концентрация сахарозы превышает некий критический уровень. В результате формирование проводящих элементов подавляется, происходит заложение широких аномальных лубо-древесинных лучей; формируется килевидное углубление коры в древесину, наблюдается склерификация клеток паренхимы. Возникают разнонаправленные градиенты концентраций ауксина, что нарушает его строго полярный транспорт. Последнее, по мнению автора, выступает причиной нарушения осевой ориентации прозенхимных элементов, появляется свилеватость проводящих тканей.

Повышенное содержание сахарозы в стволе может создаваться за счет резервного пула сахаров, находящихся в ассимиляционном аппарате брахибластов (многолетних укороченных побегов), которых, по мнению Л.Л. Новицкой [2003] с соавт. [Николаева, 2004], у карельской березы в кроне больше по сравнению с ауксибластами (однолетними удлиненными побегами). Вместе с тем еще В.И. Ермаковым [1986] было подмечено, что образование брахибластов у берез является следствием их адаптации к условиям Севера: брахибласт с розеткой в четыре и более листьев образует примерно такую же фотосинтезирующую поверхность, что и средний ауксибласт того же растения, а затраты на построение короткого (2–4 мм) стебля брахибласта во много раз меньше, чем на длинный стебель ауксибласта, что особенно важно в условиях короткого вегетационного периода. В Мурманской области в отдельные годы у многих растений березы развиваются исключительно брахибласты, однако карельской березы среди них пока не обнаружено.

С точки зрения “сахарозной”, “гормональной” и других гипотез, связывающих причину появления карельской березы с особенностями метаболизма, трудно также объяснить отсутствие влияния привоя на подвой в случае прививки или тканей реципиента на ткани донора – при трансплантации, поскольку каждый из этих компонентов после срастания развивается свойственным ему образом, сохраняя собственный генотип. Кроме того, ни ауксины, ни сахароза не обладают мутагенными свойствами. Следовательно, если с их помощью и можно добиться каких-либо изменений в структуре древесины, то они не могут быть устойчивыми в процессе онтогенеза, тем более, наследственными.

Генетические гипотезы. Установлено, что декоративность текстуры древесины карельской березы передается по наследст-

ву и столь ярко она не проявляется у других древесных растений. Однако генетические основы этого явления пока не определены. Результаты многочисленных селекционно-генетических исследований, проведенных у нас в стране и за рубежом, показали, что при семенном размножении основные признаки и свойства узорчатой текстуры древесины наследуются в потомстве. По данным разных авторов, доля узорчатых растений в потомстве, выращенном из семян карельской березы путем свободного опыления, различна и составляет от 2–3% до 50% (см. раздел 7.1.1). При любых комбинациях перекрестного опыления, даже в случаях, когда оба родителя обладают узорчатой древесиной, сестринские особи всегда представлены двумя группами – узорчатыми и безузорчатыми. Соотношение их между собой различно, но максимальные значения могут достигать 90 : 10, соответственно.

Характер расщепления признаков в потомстве карельской березы и степень его соответствия законам Менделя экспериментально проверить очень сложно, так как практически невозможно вырастить и сохранить без потерь семенное потомство от стадии проростков до времени рубки деревьев с последующим анатомо-морфологическим описанием текстуры рисунка их древесины. При этом следует учитывать, что менее приспособленными и отстающими в росте являются чаще узорчатые формы, а признаки “узорчатости” в выраженной форме проявляются в среднем лишь на 8–10-й год развития растений. Существенно влияет на проявление узорчатости также и густота посадки: при недостатке освещенности рисунок в древесине не образуется, а сформировавшиеся растения карельской березы со временем, при смыкании крон рядом растущих безузорчатых форм или сопутствующих пород, постепенно усыхают и гибнут, выпадая из насаждения.

Некоторые авторы, учитывая довольно высокий процент наследования признаков карельской березы в потомстве, допускали, что ее отличительные признаки кодируются отдельными генами [Ruden, 1954; Евдокимов, 1978 и др.]. Однако с этим допущением трудно согласиться, так как карельская береза распознается не по одному, а по целому ряду признаков, некоторые из них имеют количественный характер наследования. Отечественными и зарубежными исследователями выдвинуто несколько гипотез, отражающих генетические основы наследования. Так, по результатам скрещивания узорчатых форм и получения в потомстве от 44,7% до 53,8% узорчатых особей, шведский исследователь Йонссон [Johnsson, 1951] высказал предположение о том, что детерминация узорчатости в древесине карельской березы осуще-

ствляется несколькими основными рецессивными генами, а также “другими генами, не связанными с формированием узорчатости”, но оказывающими влияние на изменение морфологических признаков у растений.

Вместе с тем понятно, что “узорчатость” не может быть детерминирована обычным комплексом рецессивных факторов, подобно другим наследственным аномальным образованиям, известным у древесных растений (например, капы, сувели или “ведьмины метла”), которые получают эти свойства от одного из родителей и легко распространяются всюду в пределах ареала обычной березы. У карельской березы в подобном случае свойство “узорчатости” широко сохранялось бы в популяциях в виде безузорчатых форм, однако в природе этого не наблюдается. Кроме того, при рецессивной форме наследования трудно объяснить появление части узорчатых форм при свободном опылении отдельно стоящей карельской березы, или отсутствие 100%-ного наследования “узорчатости” при скрещивании последних между собой.

Более вероятной является гетерозиготность (Aa) узорчатых особей. Тогда, в соответствии с гипотезой норвежского исследователя Рудена [Ruden, 1954], при скрещивании берез, обладающих узорчатой текстурой древесины $Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$, получается 25% безузорчатых особей (AA), 50% – узорчатых (Aa) и 25% летальных (aa), а в целом в потомстве – 1/3 безузорчатых и 2/3 узорчатых растений. При скрещивании карельской березы с березой повислой $Aa \times AA = AA + Aa$ образуется 50% безузорчатых (AA) и 50% узорчатых (Aa) особей. Согласно этой гипотезе, потомки, имеющие признак “узорчатости”, могут появиться только от карельской березы или другой березы, участвовавшей в скрещивании с карельской березой. Следовательно, расщепление в потомстве карельской березы на узорчатые и безузорчатые особи, наблюдаемое как в природных, так и экспериментальных условиях, хорошо согласуется с гипотезой Рудена, рассматривавшего узорчатость как моногенный, полuletальный признак, однако с ее помощью трудно объяснить полиморфизм карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола.

А.Я. Любавская [1975] сделала попытку связать форму роста карельской березы с наличием узорчатости в древесине. Согласно ее гипотезе, древовидные особи карельской березы – гетерозиготны (Aa), древовидные особи безузорчатые – гомозиготны по доминантному признаку (AA), а кустовидные узорчатые – гомозиготны по рецессивному признаку (aa). Тогда при самоопылении древовидных форм карельской березы ($Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$) происходит расщепление в соотношении 1 : 3 (безу-

зорчатые особи/узорчатые). При опылении древовидной формы карельской березы пылью, взятой с кустовидного растения ($Aa \times aa = 2Aa + 2aa$), в потомстве могут быть только узорчатые особи, что противоречит экспериментальным данным, согласно которым в потомстве карельской березы обязательно присутствуют (не менее 10%) безузорчатые особи.

В основе гипотезы, предложенной М.Г. Романовским [1986], лежит идея сцепленного наследования скорости роста карельской березы и наличия узорчатости в ее древесине. Высота особей карельской березы, согласно мнению автора, контролируется серией не менее трех полиаллельных генов. Так, кустообразную форму роста (или “замедленный” рост) имеют генотипы a_1a_1 , a_1a_2 , a_1a_3 , короткоствольную форму роста (“средняя” скорость роста) – генотипы a_2a_2 , a_2a_3 , а высокоствольную (быстрорастущие особи) – a_3a_3 и a_i , $i > 3$. Если узорчатость обуславливает ген “+”, а ее отсутствие “0”, то получается два варианта сцепления: a_1^+ и a_1^0 . В пределах ареала карельской березы, по мнению автора, преобладают узорчатые особи короткоствольной формы роста со сцепленным генотипом a_1^+ , в то время как a_1^0 (безузорчатые особи короткоствольной формы роста) встречается здесь крайне редко. В остальных районах произрастания березы повислой аллель низкорослости (короткоствольной формы роста) встречается только в сцеплении с безузорчатостью a_1^0 . Предполагается, что ген a_3 выступает по отношению к сцепленному с ним гену узорчатости в роли супрессора: в сочетании a_3^+ узорчатость не проявляется. Гомозиготы ($a_1^+a_1^+$) по узорчатости гибнут, возможно, еще на эмбриональной стадии развития. В этом случае всхожесть семян, полученных при скрещивании узорчатых растений, не должна превышать 75%. При самоопылении дерева с генотипом $a_1^+a_3^0$ образуются зиготы $a_1^+a_1^+$, $a_1^+a_3^0$, $a_3^0a_3^0$. После гибели гомозигот $a_1^+a_1^+$ в потомстве сохраняются генотипы $a_1^+a_3^0$ (карельская береза кустообразной формы роста) и $a_3^0a_3^0$ (высокоствольная безузорчатая береза) в теоретически ожидаемом соотношении 2 : 1. Структура семьи при скрещивании карельской березы с березой повислой также в значительной степени согласуется с гипотезой, если генотип отцовского дерева принять как $a_2^0a_3^0$. При этом среди гибридов появятся три фенотипа: узорчатые кустообразные, безузорчатые короткоствольные и без-

узорчатые высокоствольные в соотношении 2 : 1 : 1 ($a_1^+ a_3^0 \times a_2^0 a_3^0 = a_1^+ a_2^0 + a_1^+ a_3^0 + a_2^0 a_3^0 + a_3^0 a_3^0$). Сопоставление эмпирических частот с ожидаемыми, по данным С.С. Багаева [1988], свидетельствует в одних случаях о хорошем соответствии фактических соотношений расчетным в соответствии с гипотезой М.Г. Романовского, а в других – нет. Однако, возможно, это обусловлено отпадом узорчатых форм на ранних этапах развития растений. Кроме того, по данной гипотезе пока трудно проследить полиморфизм карельской березы по типу поверхности ствола и, соответственно, по степени насыщенности рисунка.

Рассмотренные выше гипотезы, конечно, не в полной мере описывают реальную картину многообразия форм карельской березы, но с их помощью сделан первый шаг на пути познания генетической природы наследования ее таксономических особенностей. Тем не менее до сих пор остается нерешенным вопрос о наследовании комплекса признаков карельской березы, что более вероятно при их полигенном наследовании, в пользу которого высказывались некоторые исследователи [Ермаков, 1979; 1986; 1990; Погиба, 1988 и др.]. Нельзя исключать возможности наследования признаков “узорчатости” за счет серии множественных аллелей в одном локусе или генов в различных локусах [Johnsson, 1974].

На основании изучения ряда физиолого-биохимических показателей (липиды, изоферменты пероксидазы, эфирные масла и т.п.) у различных видов и разновидностей берез, а также гибридов, полученных в результате контролируемого опыления, нами установлено, что береза повислая и ее разновидность карельская береза довольно близки по составу этих веществ (см. гл. 6). Другой вид – береза пушистая отличается от них повышенным содержанием липидов в почках и характеризуется специфическим набором в них жирных кислот. У последней, в отличие от остальных изученных берез, обнаружено эфирное масло cedран. Кроме того, в почках березы пушистой встречаются изоформы пероксидазы, отсутствующие как у березы повислой, так и у других ее разновидностей, включая карельскую березу. Очевидно, существует взаимосвязь физиолого-биохимических показателей видов с их генетическими особенностями: береза повислая является диплоидом, а береза пушистая – тетраплоидом.

Несмотря на недостаточную цитогенетическую изученность хромосом (в связи с их очень малыми размерами их трудно не только описать, но даже точно сосчитать), установлено [Helms, Jorgensen, 1925], что гаплоидное число хромосом для березы по-

вислой *Betula pendula* Roth составляет 14, а для березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. – 28. Позднее было подтверждено, что их диплоидный набор составляет 28 и 56 хромосом, соответственно [Юркевич, Чубанов, 1969; Соловьева, 1977 и др.]. Отсюда следует, что береза повислая является диплоидом, а береза пушистая – тетраплоидом. Карельская береза, как и береза повислая, является диплоидом с $2n = 28$.

Долгое время существовала точка зрения о том, что береза пушистая – аутотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Сомнения по этому поводу впервые были высказаны Йонссоном [Johnsson, 1949]. После изучения гибридных берез он пришел к выводу, что береза пушистая является аллотетраплоидом, а не аутотетраплоидом.

Результаты наших исследований также свидетельствуют в пользу того, что береза пушистая не может быть аутотетраплоидом, так как, например, имеет изоформы пероксидазы, жирные кислоты и эфирные масла, отсутствующие у диплоида. Скорее всего, береза пушистая действительно является аллотетраплоидом, включающим два разных диплоидных генома. Одним из них может быть геном березы повислой. Тогда, при скрещивании березы пушистой с березой повислой ($AABB \times AA = AABBAA$, где $AABB$ – береза пушистая с $2n = 56$, а AA – береза повислая с $2n = 28$) не следует ожидать каких-либо морфологических или физиолого-биохимических изменений у растений. При опылении же березы повислой пыльцой березы пушистой ($AA \times AABB = = AABB$), возможно, появление новых признаков, благодаря которым выделилась, например, карельская береза. В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Все изоформы изученного диплоидного вида березы повислой обнаруживаются в пероксидазах почек тетраплоида березы пушистой, так же как и жирные кислоты липидов. Вместе с тем у березы пушистой имеются изоформы пероксидазы, жирные кислоты и эфирные масла, отсутствующие у диплоида (см. гл. 6). При опылении березы пушистой пыльцой березы повислой гибриды обладают всеми признаками материнской формы. При обратном скрещивании у гибридов проявляются признаки отцовской формы, в том числе короткоцепочковые жирные кислоты липидов, специфичные для березы пушистой. При этом степень выраженности проявления признаков узорчатой текстуры в древесине карельской березы, по-видимому, определяется уровнем экспрессии генов.

Что касается источника второго генома, то он пока неизвестен, поскольку специфичные для березы пушистой изофермен-

ты, жирные кислоты и эфирные масла не обнаружены пока ни у одного из исследованных диплоидов. Возможно, что в настоящее время такой диплоид уже и не существует в природе.

В подтверждение выдвинутой нами гипотезы свидетельствуют также результаты изучения генетической дифференциации березы повислой, карельской березы, березы пушистой и березы карликовой, полученные О.Ю. Барановым [2003], согласно которым, наиболее близкими генетическими структурами обладают береза повислая и карельская береза, затем к ним присоединяется береза пушистая (см. вклейку, рис. 1).

Таким образом, существующие к настоящему времени гипотезы о происхождении карельской березы и механизмах образования узорчатой текстуры в ее древесине не выявили пока в полной мере причин, его обуславливающих. В связи с этим трудно ожидать положительного эффекта от использования киселемного сока или вытяжки из листьев, а также растворов различной концентрации гетероауксина или сахарозы в качестве индуктора, направленного на получение “узорчатости” в древесине березы повислой, равноценной карельской березе. Вместе с тем не вызывает сомнения возможность повышенного содержания гетероауксинов и сахарозы в местах активного образования узорчатой текстуры в древесине отдельных особей. Несмотря на морфогенетические свойства, на которые указывают некоторые авторы, ни ауксин, ни сахароза не выступают в качестве показателя, с помощью которого можно было бы диагностировать карельскую березу уже на ранних этапах её развития. По всей вероятности, они не могут быть и главной причиной появления карельской березы, а повышенное их содержание в тканях скорее является следствием процессов, происходящих при формировании редкой по выраженности узорчатой текстуры древесины и смещающих направленность ростовых процессов в стволе от вертикального к радиальному. Вместе с тем анатомо-морфологические и биохимические исследования в определенной степени способствуют познанию механизмов, объясняющих направленность этих процессов.

О значительном сходстве каллусной ткани, образуемой при повреждениях, и узорчатой, свойственной карельской березе, указывал еще Руден [Ruden, 1954], объясняя это содержанием в раневом каллусе элементов различного вида тканей, каменистых клеток и паренхимы коры. Подобное сходство, очевидно, обнаруживается и при сопоставлении аномалий узорчатой древесины с сердцевинными повторениями.

По всей вероятности, наиболее близким к пониманию изучаемых процессов, является генетический подход. Не вдаваясь в

анализ литературы по генетическому контролю скрещивания видов с различным числом хромосом, что выходит за рамки нашего рассмотрения, подчеркнем, что в целом генетическая детерминация образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы является надежно установленным фактом. Широкие перспективы для этого открывает использование современных методов выделения и изучения ДНК.

До сих пор оставались открытыми главные вопросы: каким образом в пределах ограниченного и в то же время прерывистого ареала могли появиться особи, отличающиеся тесным сцеплением генов, контролирующими текстурные особенности древесины и быстроту роста, каково происхождение карельской березы и ее место среди других видов берез, чем объясняется полиморфизм ее особей. Обобщение результатов многолетних селекционно-генетических, морфо-физиологических, экологических и биохимических исследований позволили нам сформулировать гипотезу эколого-генетического происхождения карельской березы, согласно которой ее появление носит вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и генетическими особенностями пыльцы. В силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основной причиной, которая предшествовала ее появлению, следует считать возможность гибридизации березы повислой с березой пушистой, а предпосылками этого явилось их совместное произрастание и отсутствие фенологической изоляции между ними в отдельные годы. Благодаря неоднородной генетической структуре наследственности, которая образуется в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой, появилась, на наш взгляд, карельская береза.

Глава 2

Современный ареал карельской березы, ее ресурсы и охрана

2.1. Современный ареал и ресурсы карельской березы

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti является аборигенным компонентом дендрофлоры Северной, а местами – Центральной Европы. Ее ареал довольно полно был описан в 1920–1930-х гг. Хинтиккой [Hintikka, 1922, 1926] и Н.О. Соколовым [1936, 1950], а затем в 1950–1960-х гг. Линдквистом [Lindquist, 1954], Шольцем [Scholz, 1963a] и Вацлавом [Václav, 1963]. В более поздних работах при рассмотрении ареала карельской березы многие авторы [Saarnio, 1976; Евдокимов, 1989; Emanuelsson, 1999 и др.] приводят карту-схему, ранее опубликованную Вацлавом [Václav, 1963].

Учитывая достаточно короткий цикл развития карельской березы (ее предельный возраст составляет 50–60 лет, тогда как у березы повислой – 120–140 лет) и постоянное использование ее ресурсов, можно было предположить, что места произрастания карельской березы и частота ее встречаемости к началу XXI в. могли значительно измениться в сторону их сокращения. Поэтому нам представлялось целесообразным на основании собственных данных и имеющихся в литературе описаний уточнить границы современного ареала карельской березы и провести анализ антропогенной трансформации ее насаждений, наблюдаемой в течение последних 50–70 лет.

Естественный ареал карельской березы в Финляндии в 1920–1930-х гг. простирался по всей южной и юго-восточной части ее территории и, особенно, на горных хребтах южной Тавастландии [Heikinheimo, 1951]. К началу XXI в. он значительно сузился (см. вклейку, рис. 2): в природных условиях карельская береза встречается довольно редко в южной части Финляндии [Hämet-Ahti et al., 1989, 1992; Mikkilä, 1992], а также местами – в восточной и на островах ее южной части [Flora Nordica, 2000].

В Пункахарью (62° с.ш. 30° в.д., юго-восток Финляндии) обнаружена редкая триплоидная форма карельской березы, получившая в честь своего первооткрывателя Olli Heikinheimo название Olli [Mikkela, 1992].

Из Швеции под названием “шведского лилейного дерева”, по данным Мелля [цит. по: Соколов, 1950], карельская береза поставлялась на английские рынки еще в начале XX в. Н.О. Соколов [1950] отмечал, что карельская береза росла в Южной Швеции, в частности, в Смоланде (Småland). Немногочисленными оказались публикации о распространении карельской березы в самой Швеции [Johnsson, 1951; Lindquist, 1954; Martinsson, 1995], согласно которым она произрастала в центральной и южной ее частях. Например, по данным Йонссона [Johnsson, 1951], узорчатая береза почти неизвестна ни в Норрланде (Norrland) (северная часть Швеции), ни в Сконе (Skåne) (южная часть Швеции). Для селекции использовались деревья, произрастающие в Смоланде, Вормланде (Värmland) и Уппланде (Uppland), недалеко от Экебу (Ekebu) и Бруннсберга (Brunnsberg). В 1950-е гг., согласно Линдквисту [Lindquist, 1954], карельская береза в Швеции произрастала от провинции Сконе до Миттельнорланда (Mittelnorland). Высокоценные ее формы встречались в центральной части Смоланда вокруг Веттерзее (Vetterzei) и в Уппланде. Некоторые авторы [Saarnio, 1976, 1980; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989; Pagan, Paganová, 1994] считают, что территория естественного произрастания карельской березы в Швеции захватывает ее южные районы. В то же время известно, что в южной части Швеции произрастают уже широколиственные леса с участием дуба черешчатого и бука лесного. В силу повышенной зависимости своего развития от освещенности и слабой конкурентоспособности карельская береза обнаруживается чаще на обочинах дорог и на опушках леса. Несмотря на то что она может расти на каменистых почвах, она достаточно требовательна к условиям произрастания.

По мнению Мартинссона [Martinsson, 1995], выращивание карельской березы долгое время было “неразвитой нишей в шведском лесном хозяйстве”, так как с середины 1950-х гг. работы по изучению карельской березы здесь были приостановлены. Позднее в 1990-е гг. в рамках активно развивающегося международного сотрудничества возникла возможность осуществить международные научные экспедиции с участием специалистов из Финляндии, Швеции, Норвегии, Белоруссии по изучению распространения карельской березы на территории Скандинавских стран, Финляндии и Белоруссии [Ветчинникова и др., 1998; Martinsson,

Vetchinnikova, 1999; Emanuelsson, 1999; Побирушко и др., 1999]. Так, исследования, проведенные в 1995 г., показали, что в Швеции естественные запасы карельской березы составляют не менее 1 тыс. м³, и более широкое распространение она получила в Уппланде, т. е. в юго-восточной части страны (см. вклейку, рис. 2). В результате следующей экспедиции 1996 г. [Emanuelsson, 1999; Побирушко и др., 1999] было выявлено свыше 80 новых мест, что существенно расширило представление о ресурсах и распространении карельской березы на территории Швеции. Здесь она встречается в мелколесье (68% местонахождений), на нелесных землях (пастбищах или сенокосных угодьях), обочинах дорог (17%), а также на приусадебных участках (15%).

В Норвегии карельская береза в природных популяциях произрастает в юго-восточной части страны (Østlandet) (см. рис. 2). Деревья обычно растут одиночно и разбросано на большом расстоянии друг от друга, но изредка встречаются относительно крупными группами [Hodnebrog, 1996a, b].

В Эстонии редкие деревья карельской березы отмечены (см. рис. 2) на бывших береговых валах, на альварных почвах, каменных грядках и других местах на западном побережье Балтийского моря [Pork, Sander, 1973]. В Латвии выявлено не более 400 растений [Сакс, Бандер, 1973] в 36 популяциях, которые располагаются почти по всей территории [Сакс, Бандер, 1970; Кундзиньш и др., 1972]. Самая крупная из них состояла из 153 деревьев и занимала площадь около 15 га [Сакс, Бандер, 1974б]. В Литве карельская береза произрастала [Vailionis, 1935], но редко [Сакс, Бандер, 1973]. В настоящее время одиночные растения имеют небольшие размеры и искривленный ствол [Survila, 2004, устное сообщение].

В Центральной Европе ареал карельской березы пролегает по северо-востоку Словакии (см. рис. 2), слегка внедряясь на юго-запад [Pagan, Paganová, 1994]. Здесь она встречается также возле жилых построек и в редких насаждениях, которые возникли при зарастании пастбищ. Отсутствие этого таксона в центральной части Словакии, по мнению авторов, обусловлено наличием крупных лесных массивов.

На территории Белоруссии, по данным В.Ф. Побирушко [1992а, б], карельская береза обнаружена в 30 из 32 физико-географических районов Белоруссии (см. рис. 2). При этом установлено, что общее число особей (около 40 тыс. деревьев) значительно превышает наиболее часто встречающиеся в литературе данные о ее численности (15 тыс.). По нашей оценке, они представляют собой наибольшие запасы карельской березы среди

всех мировых ресурсов, имеющихся в природных популяциях к началу XXI в. Места произрастания большинства растений (69%) карельской березы здесь приурочены к опушкам, редколесьям, перелескам, а также к землям, вышедшим из-под сельскохозяйственного пользования [Pabirushka, 2000]. Отдельные деревья и небольшие группы (21%) отмечены среди низкополнотных лесных массивов и в придорожных полосах (10%). Подобные условия являются наиболее благоприятными для роста и размножения карельской березы. Именно поэтому наиболее активное естественное возобновление карельской березы в пределах ее ареала, по нашему мнению, наблюдается в Белоруссии.

В России природные популяции карельской березы имеются на территории Республики Карелия, в Ленинградской, Псковской, Смоленской, Костромской, Владимирской и Калужской областях (см. рис. 2). Вместе с тем при интродукции она хорошо растет и на Кольском п-ве (67°40' с.ш.) [Александрова, Кузнецова, 1975] и в Узбекистане (40° с.ш.) [Яскина, 1968, 1972, 1973]. Полусибсовое потомство карельской березы, выращенное в условиях, резко отличающихся от естественного ареала, в соответствующей пропорции сохраняет свои оригинальные декоративные признаки узорчатой древесины. Со второй половины XX в. карельская береза активно выращивается в Московской области [Любавская, 1966], на Урале [Махнев, 1982], в Сибири [Суходольский, 1971], в Воронежской [Попов и др., 1996] и Кировской областях [Козьмин, 1988], в Республике Марий Эл и Ульяновской области [Хакимова, 2002, 2004], в Украине [Литвак, 1968; Молотков, 1984] и других регионах России и стран СНГ. Результаты исследований по интродукции карельской березы убедительно свидетельствуют о наследственном характере появления узорчатой текстуры в древесине карельской березы, не зависящем от климатических и почвенных условий новых мест ее произрастания.

А.В. Козьминым [1988] в культурах карельской березы, созданных в Воронежской области, обнаружено триплоидное дерево карельской березы (первое в России и второе в мире), подтвержденное цитологическими исследованиями [Буторина и др., 1991]. По данным автора, это дерево в возрасте 13 лет превышало средние показатели деревьев в культурах по высоте на 23%, по диаметру – на 59%, по протяженности рисунка по стволу – на 41%, по ширине листовой пластинки – на 41%, по длине листа – на 33%, по ширине соплодий – на 35%. Орешки также имели более крупные размеры, но всхожесть семян составила всего 1%.

В нашей стране наибольшее число деревьев в природных условиях произрастает на территории южной части Карелии, где

она также является компонентом аборигенной дендрофлоры. Первые краткие сведения о наличии карельской березы в лесах Карелии относятся к середине XVIII в. [Соколов, 1938] без указания мест, где именно на территории бывшей Олонецкой губернии она встречается. Первую точную справку в письменном виде, которая сохранилась до наших дней, о месте нахождения карельской березы в Карелии, в частности в Заонежском районе, составил в 1926 г. его житель С.И. Сиявин. В 1934 г. он представил более подробный перечень мест этого района, где заготавливалась карельская береза или имелись несрубленные деревья. Таких мест было установлено 14 с общим число деревьев – 121, диаметром от 10 до 25 см.

Значительный вклад по выявлению мест произрастания карельской березы в Карелии внес ученый-лесовод Н.О. Соколов. Начиная с 1928 г. (по линии Карельского научно-исследовательского института краеведения, совместно с работниками лесхозов), под его руководством и при непосредственном участии были проведены поисковые работы в Заонежском, Петровском, Пряжинском, Шелтозерском, Ведлозерском, а также в Олонецком и Медвежьегорском районах Карелии.

Результаты этих описаний [Соколов, 1950, 1959а] перенесены нами на карту Карелии прошлых лет, т.е. 30-х годов XX в. (в пределах Карело-Финской АССР). К этому нас побудили определенные причины. С течением времени изменилась схема административно-территориального деления Карелии, например, на современной карте отсутствует Петровский район, исчезли некоторые населенные пункты, к которым была сделана привязка местонахождения популяций или отдельных деревьев карельской березы. Кроме того, изменилось положение государственной границы с Финляндией и т.д. На полученной карте-схеме (см. вклейку, рис. 3), более наглядно проявляется разбросанность и плотность популяций карельской березы в разных районах республики в 1930–1940-е гг. Сопоставление их с современными данными позволило выявить изменение численности деревьев карельской березы, произошедшее за последние 50–70 лет и уточнить границы ее произрастания на территории Карелии.

К началу XXI в. северная граница ареала карельской березы проходит немного южнее г. Медвежьегорска – примерно на 63° с. ш. Восточная граница тянется от с. Шуньга через с. Великая Губа, Кижы и Сенная Губа к г. Петрозаводску. Затем граница ареала проходит по западному берегу Онежского озера на с. Вознесенье (Ленинградская обл.). Западная граница ареала карельской березы из Медвежьегорского района опускается

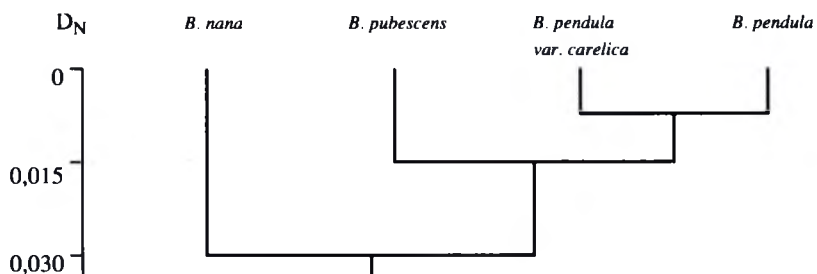


Рис. 1. Дендрограмма, иллюстрирующая степень генетической дифференциации березы повислой (*Betula pendula*), карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*), березы пушистой (*B. pubescens*) и березы карликовой (*B. nana*)

D_N – коэффициент генетической дистанции, разработанный Nei [по: Баранов, 2003]



Рис. 2. Ареал карельской березы к началу XXI в. (места произрастания обозначены точечно)

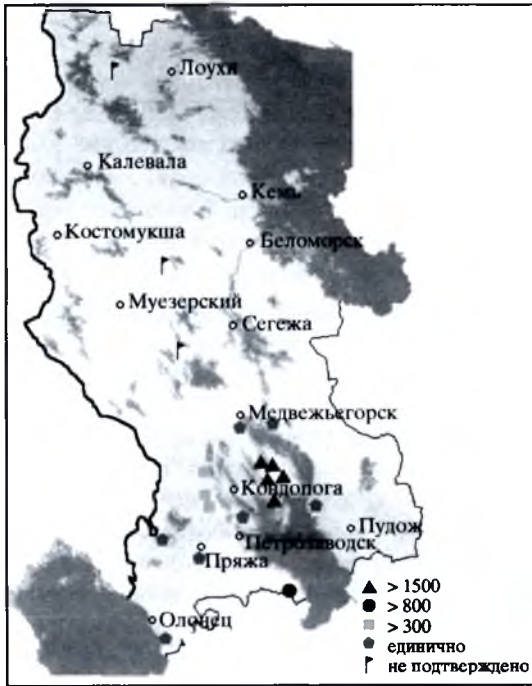
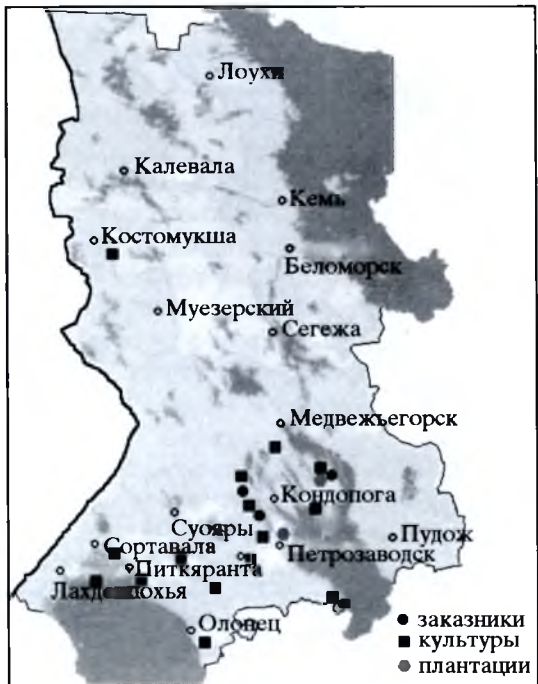


Рис. 3. Природные популяции карельской березы на территории Карелии в 30-х гг. XX в.

Рис. 4. Размещение ботанических заказников, лесосеменных плантаций и лесных культур карельской березы на территории Карелии к началу XXI в.



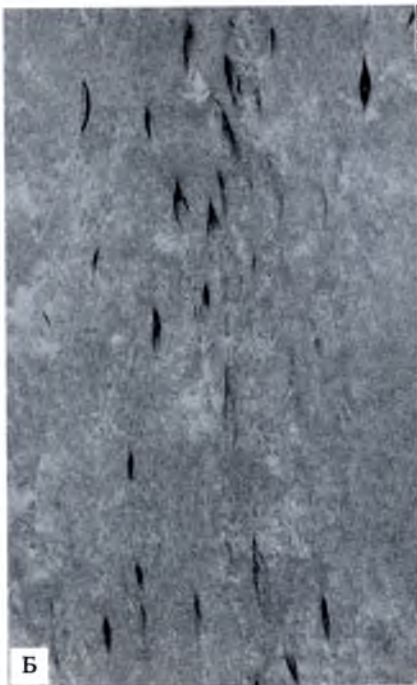
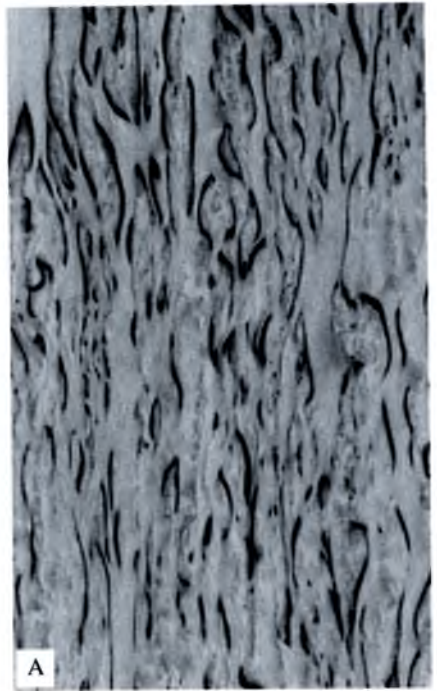


Рис. 10. Различная степень насыщенности рисунка в древесине карельской березы: очень плотная (А) и редкая (Б) (тангентальный срез)



Рис. 45. Изоляция женских сережек при проведении контролируемого опыления



Рис. 49. Образование поросли у карельской березы



Рис. 50. Размножение березы отводками



Рис. 51. Прикорневой кап березы пушистой

А – внешний вид, Б – радиальный срез

А



Рис. 58. Комбинированная текстура древесины ствола карельской березы *in vivo* у шаровидноутолщенного типа поверхности ствола (А) и мелкобугорчатого (Б), у которого нижняя часть имеет признаки "узорчатости", а верхняя – развивается по типу обычной древесины

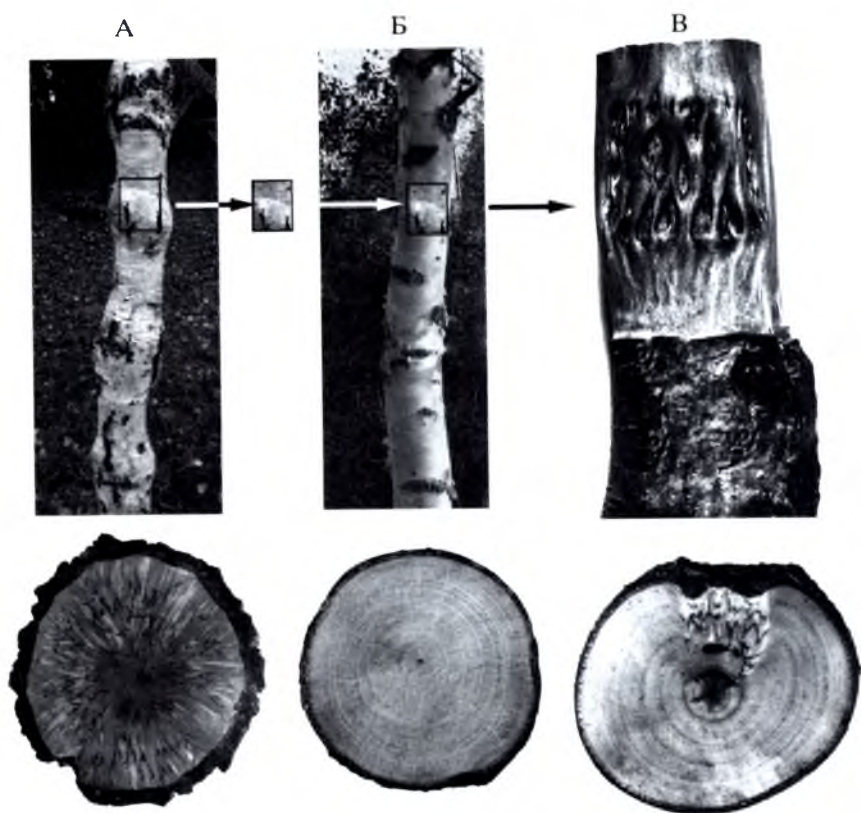


Рис. 59. Схема прижизненного обогащения древесины березы с обычной слабовыраженной текстурой древесины путем трансплантации на нее тканей коры карельской березы



Рис. 63. Развитие побегов в культуре тканей, полученных из меристемы почек ауксибластов

А – карельской березы (36 дней после введения); Б – далекардийской березы (30 дней после введения)



в Кондопожский, через Мунозерский кряж на д. Соддер и далее в Прионежский район и Ленинградскую область.

На протяжении всего ареала карельская береза не образует лесов и встречается в древостоях лиственных пород в виде групп или одиночных деревьев. В одних популяциях количество сохранившихся растений карельской березы исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и редко сотнями особей, поэтому запасы ее ограничены, а ареал является локальным и прерывистым.

Таким образом, карельская береза произрастает на территории Северной, а местами и Центральной Европы. Более крупные ее насаждения размещаются на территории Белоруссии, Скандинавских стран (Швеции, Норвегии), в Финляндии и России. Также она встречается в Словакии и прибалтийских государствах. Ареал карельской березы с севера ограничивается 63° с.ш. (Россия, Республика Карелия), на юге – 48° с.ш. (Словакия), с запада – 10° в.д. (Норвегия) и с востока – 40° в.д. (Россия, Костромская обл.). Произрастает одиночно или небольшими группами преимущественно в местах, хорошо освещенных, и поэтому чаще обнаруживается на обочинах дорог, на опушках леса и на каменистых почвах. Несмотря на то что ее ареал является прерывистым и локальным (исключительно на территории Европы!), он имеет область распространения, обусловленную природно-климатическими условиями. При интродукции таксономические признаки карельской березы сохраняются, что свидетельствует о наследственном характере их образования.

2.2. Антропогенная трансформация насаждений карельской березы, ее охрана и воспроизводство

Карельская береза в природных популяциях встречается, как было сказано, только в Европе, причем на очень небольших по площади территориях, как правило, изолированных друг от друга, и находится под угрозой исчезновения [Ветчинникова, 1999б]. В связи с этим интерес к карельской березе, возросший на рубеже XX и XXI вв., в разных странах включает не только экономический аспект, но и природоохранный.

Ретроспективный анализ данных о местах произрастания карельской березы выявил антропогенную трансформацию ее на-

саждений. Так, в XIX–начале XX в. карельская береза произрастала не только в странах Скандинавии, Финляндии, России, Белоруссии и Словакии, но и в Германии [Sholz, 1963a, b] и Польше [Jakuszewski, 1966, 1970], где в настоящее время имеются сведения о наличии всего нескольких деревьев, по всей вероятности, уже искусственного происхождения. По некоторым предположениям [Соколов, 1959a; Scholz, 1963a; Mejnartowicz, 1979], карельская береза в начале XX в. местами встречалась на территории северной Украины и в Чехии. Чрезвычайная ситуация складывается в настоящее время и в странах Балтии: запасы карельской березы здесь значительно сократились, ее искусственное воспроизводство практически приостановлено.

В связи с ограниченностью ресурсов и локальностью ареала карельской березы, уже с 20–30-х годов XX в. в Финляндии и России уделяется большое внимание вопросам ее воспроизводства на промышленном уровне.

По данным финских исследователей [Hintikka, 1926], к 20–30-м гг. XX в. запасы карельской березы в Финляндии были значительно истощены, и ценная порода оказалась среди исчезающих. Тем не менее до сих пор Финляндия занимает ведущие позиции по продаже карельской березы и изделий из нее на мировом рынке. В этой стране работы по разведению карельской березы были организованы по инициативе Хейкинхеймо [Mikkela, 1992] и продолжены в государственных организациях и частном секторе. Основные мероприятия по ее воспроизводству были проведены в Южной Финляндии на естественных для карельской березы широтах (61°48' с.ш. 29°19' в.д.). Дополнительно были выполнены искусственные посадки карельской березы и на более северных для нее широтах (66°–68° с.ш. 24°–29° в.д.). В результате уже к началу 1960-х гг. только в различных областях Лапландии (северная часть Финляндии) высажено более 34 тыс. саженцев почти на 30 га [Etholén, 1978]. Позднее посадки карельской березы осуществлялись на площади от 150 до 250 га ежегодно [Martinsson, 1995]. Семена в Финляндии собираются, главным образом, с деревьев, выращиваемых в теплицах. Так, к 1994 г. на ее территории действовало 15 таких семенных плантаций, из них на 12-ти выращивали березу повислую, на двух – березу пушистую и на одной – карельскую березу [Ruupänen, Viherä-Arnio, 1994].

В 90-е гг. XX в. заметно активизировались работы по выращиванию карельской березы в Норвегии [Hodnebrog, 1996a–c; 1998]. Большое внимание ей уделяется в Швеции [Martinsson, 1995, 2000, 2004], где периодически проводятся специальные семинары по агротехнике выращивания карельской березы с це-

лю привлечения населения и частных фермеров из Швеции, а также представителей других стран Западной Европы – Финляндии, Норвегии и Дании, к созданию ее искусственных насаждений. Инициатором этих работ является доктор Уве Мартинссон (Owe Martinsson).

Длительная эксплуатация запасов карельской березы в конце XIX–начале XX в. и позднее, особенно в годы Великой Отечественной войны и временной оккупации территории Республики Карелия привела к значительному сокращению ее ресурсов. По данным Н.О. Соколова [1958], “пригодных к рубке деревьев карельской березы почти не осталось” (с. 161). Особенно сильно при этом пострадали семенные участки в Заонежском, Петровском, Шелтозерском, Ведлозерском и Пряжинском районах, где наилучшие по высоте и текстуре древесины семенные деревья были вырублены и вывезены [Соколов, 1958]. В этот же период карельская береза практически исчезла в Олонецком, Пудожском районах, а также и на территории бывшего Кижского сельсовета и некоторых других мест Карелии.

Интенсивные рубки привели в результате не только к сокращению численности карельской березы, но и во многих случаях к изменению их габитуса, поскольку после отбора в рубку деревьев, отличающихся крупными размерами и лучшим рисунком древесины, в природных популяциях оставались низкорослые деревья, преимущественно порослевого происхождения. Отсюда и возникло, по всей вероятности, представление о карельской березе как имеющей низкий рост и изогнуто-неправильную форму ствола. В связи с этим уже в 1939 г. Совет народных комиссаров Карельской АССР издал специальное постановление, в котором объявил карельскую березу особо охраняемой породой, а следовательно, и редким растением. Были запрещены рубки карельской березы, проведена ее инвентаризация, начаты работы по воспроизводству.

Не случайно первый ботанический заказник, площадью 8,3 га, был создан в 1956 г. на территории Кондопожского района для охраны и воспроизводства именно карельской березы, а позднее, в 1984 г., и в других районах Карелии [Белоусова, 1987, 1992]. На 2004 г. официальный статус имеют четыре ботанических заказника карельской березы [Хохлова и др., 2000] общей площадью 40,4 га (см. вклейку, рис. 4). Наиболее крупные из них: “Анисимовщина” – 6,1 га, “Каккорово” – 26 га, “Марциальные Воды” – 4,4 га.

В 1985 г. карельская береза была внесена в Красную книгу Карелии. Однако в последнее издание (1995 г.) из-за отсутствия статуса вида она не вошла.

Таблица 2
Создание лесных культур
карельской березы в Карелии

Годы закладки	Площадь, га
1934–1952	15,5
1953–1955	134,5
1959–1960	9,0
1961–1969	141,5
1970–1986	5202,0
1987–1995	32,7
1996–2002	1,0
Итого	5536,2

Закладка первых лесных культур карельской березы в Карелии была осуществлена в 1934 г. Н.О. Соколовым на территории Петрозаводского (ныне ботанический заказник) и в 1939 г. – Заонежского лесхозов. С 1948 г. в Карелии начато планомерное создание лесных культур карельской березы путем посева семян на вырубках (табл. 2). К 1996 г. общая площадь лесных культур карельской березы составляла около

5,5 тыс. га, при частичной инвентаризации которых (на 1/3 от всей площади) было выявлено 37,8 тыс. деревьев [Лаур, 1997] с признаками узорчатости. Позднее, к сожалению, выяснилось, что культуры, созданные без учета биологических особенностей карельской березы, оказались по селекционным показателям среднего и низкого уровня [Щурова, 1992]. По данным Карельского проектного селекционно-семеноводческого центра на 01.01.2005 г., на всех лесных культурах выращивается около 35–40 тыс. деревьев карельской березы с признаками узорчатости, и площадь их сократилась до 3,8 тыс. га. Лесные культуры имеются в 14-ти лесхозах республики, самые северные из них находятся на территории Костомукшского лесхоза (64°60' с.ш.).

1960–1980-е гг. в Карелии характеризуются активным развитием генетико-селекционных исследований с целью получения высококачественных семян и посадочного материала, совершенствованием технологий выращивания древесины с заданными свойствами. Создаются промышленные лесные культуры карельской березы и архивы клонов, организуется плантационное выращивание. С 1972 г. посадочный материал карельской березы начали выращивать в условиях закрытого грунта в теплицах Петрозаводского и Олонецкого лесхозов [Смирнов, 1973].

Согласно данным инвентаризации, проведенной в 1968–1970 гг., карельская береза в природных популяциях на территории Карелии произрастала на площади 107,7 га [Смирнов, 1972]. Площадь отдельных участков занимала от 0,07 до 23,5 га с количеством деревьев на одном участке от 2 до 1167. Средний возраст древостоев колебался по отдельным участкам от 20 до 67 лет. Общее число деревьев карельской березы в Карелии в природных популяциях к 1970 г. составляло 4800 шт. К сожалению, на 01.01.2005 г. согласно предварительной оценке их осталось не бо-

лее 2–3 тыс. Вегетативное и семенное потомство плюсовых деревьев карельской березы выращивается на лесосеменных плантациях (42 га) (см. рис. 4), из них на площади 0,4 га создан архив клонов от 41 плюсового дерева, 85 деревьев карельской березы оформлены как плюсовые.

Важную роль в разработке теоретических положений и практических рекомендаций по восстановлению ресурсов карельской березы сыграли работы карельских ученых. С начала 1960-х гг. под руководством В.И. Ермакова в Карелии были начаты многолетние селекционно-генетические исследования, направленные на изучение генетических особенностей карельской березы и увеличение доли узорчатых форм в потомстве. Одним из направлений данного этапа изучения карельской березы явились работы по гибридизации берез с участием карельской березы и создание экспериментальных участков испытания клонов и гибридных семей. Определяющее значение имели разработки по применению вегетативного способа размножения лучших плюсовых деревьев карельской березы методом прививки с использованием теплиц каркасного типа [Ермаков, 1971, 1983]. За последние годы накоплен опыт размножения карельской березы путем выполнения прививок не только в целях научных исследований, но и для создания лесосеменных плантаций [Лаур, Шурова, 1987; Лаур, Тренин, 1993]. В 1980-е гг. проведены многовариантные исследования по внутри- и межвидовой трансплантации тканей березы (см. раздел 7.2.4) и их регенерации при повреждении [Ермаков и др., 1991].

К началу XXI в. генетические ресурсы карельской березы в Республике Карелия значительно уменьшились, а в нескольких ботанических заказниках они оказались на грани исчезновения. Это связано не только с массовыми браконьерскими рубками (за 1996–2003 гг. на территории Карелии, согласно официальным данным, срублено 1377 стволов различных форм роста и узорчатости), но и с возрастом растений. К настоящему времени большинство естественных насаждений карельской березы, а также более 300 га искусственно созданных по возрастной структуре (70 лет и более) являются перестойными или спелыми (в отличие от обычной березы, у которой предельный возраст составляет 120–140 лет). Промышленные рубки карельской березы на территории Республики Карелия не ведутся. Однако экономически оправдано проводить рубки карельской березы в возрасте 40–50 лет [Raulo, Sirén, 1978; Martinsson, 1995], поскольку примерно с этого возраста у нее начинается усыхание ветвей или загнивание ствола. На основании практического опыта и изучения годичных

колец, установлено, что образование рисунка у карельской березы происходит не за счет локального усиления роста в отдельных (по некоторым данным – поврежденных) частях дерева, а в период интенсивного роста всего дерева [Heikinheimo, 1951; Ruden, 1954].

Изучение выхода деловой древесины и дохода от главной рубки показало, что насаждения карельской березы в возрасте 50 лет [Raulo, Sirén, 1978] по получению фанерного кряжа и незначительному присутствию гнили превзошли по рентабельности все другие древесные породы, произрастающие в Финляндии, поэтому карельская береза в 1980 г. была признана здесь деревом года [Saarnio, 1980]. Биологический оборот карельская береза совершает приблизительно за 60 лет. В парках, городских посадках и для научных целей можно выращивать деревья дольше [Mikkela, 1992].

Выявлены случаи отрицательного воздействия лесохозяйственных мероприятий на состояние естественных насаждений карельской березы и их возобновление. Так, например, в 1968 г., в Карелии при опрыскивании сенокосных угодий ядохимикатами пострадали прилегающие к ним леса, в результате значительно пострадала Мунозерская популяция карельской березы (погибло 125 стволов деревьев).

Особое опасение вызывает то, что естественное возобновление карельской березы на территории Карелии осуществляется крайне слабо и в основном за счет образования поросли. По всей вероятности, это связано с тем, что характерные места обитания карельской березы (заброшенные пастбища, земли, вышедшие из-под сельскохозяйственного использования и т.п.) постепенно исчезают или подвергаются значительному изменению, что угрожает естественному появлению здесь карельской березы и способствует смене породного состава лесов. Вероятно, аналогичные события уже произошли в Германии и Польше, и в настоящее время наблюдаются на территории Северо-Запада России. Однако в отличие от западных стран, где преобладает урбанизация территории, в Карелии, наоборот, происходит “одичание” ряда районов и зарастание бывших сельскохозяйственных земель лесом. Кроме того, было замечено, что нарушение баланса генотипов в насаждениях карельской березы обуславливает, по-видимому, снижение жизнеспособности не только особей, но и популяций в целом. Богатый естественный генофонд, а также благоприятные условия для произрастания (насаждения с низкой естественной полнотой, участки леса среди сельскохозяйственных угодий, пастбища и т.д.), по нашему мнению, обуславливают пока

устойчивое возобновление карельской березы на территории Белоруссии.

Таким образом, к началу XXI в. наибольшие природные запасы карельской березы в мире сосредоточены на территории Белоруссии (до 40 тыс. деревьев). В пределах России максимальное число (не более 3 тыс.) деревьев карельской березы в природных популяциях и около 35–40 тыс. растений в искусственно созданных насаждениях сосредоточено на территории Республики Карелия. При естественном возобновлении порослевое развитие карельской березы преобладает по сравнению с ростом семян, в результате этого отмечена тенденция увеличения числа особей, имеющих кустовидную или гнездовидную форму роста. Установлено наличие антропогенной трансформации насаждений карельской березы, которое выражается в уменьшении численности деревьев, сокращении объема природных популяций до полного их исчезновения на некоторых территориях, изменении габитуса растений с древовидного на кустовидный и т.д. Ускорению этих процессов способствуют ее некоторые биологические особенности (предельный возраст – 50–60 лет, низкая конкурентоспособность по сравнению с другими древесными породами и т.п.), а также антропогенное воздействие (браконьерские рубки, лесохозяйственные мероприятия и т.д.). Следствием наблюдаемых процессов в перспективе может стать полное исчезновение карельской березы, уникального представителя древесных растений, обладающего оригинальной узорчатой текстурой древесины.

Глава 3

Район, объекты и методы исследований

3.1. Район исследований

Республика Карелия расположена на северо-западе Европейской части России, на юго-восточном склоне Балтийского щита докембрийских кристаллических пород, и, соответственно, в Восточной Фенноскандии, между 60°40' и 66°40' с.ш. и 29°18' и 37°58' в.д. Наибольшая протяженность территории с севера на юг – 660 км, а с запада на восток – 424 км, общая площадь 172,4 тыс. км² [Атлас КАССР, 1989]. На севере Карелия непосредственно прилегает к Мурманской области, на северо-востоке омывается Белым морем, восточная граница разделяет ее с Архангельской областью, а южная – Вологодской и Ленинградской областями. На западе проходит государственная граница с Финляндией.

Климат Карелии обусловлен прежде всего ее географическим положением, близостью морей и океанов. Вся территория Карелии входит в атлантико-арктическую климатическую зону, поэтому климат здесь морской и переходный к континентальному. Ветры западных направлений, преобладающие в зимнее время, обеспечивают поступление теплых масс воздуха с Атлантического океана и часто вызывают оттепели, летние ветра с севера приносят холодный воздух с Северного Ледовитого океана [Романов, 1961; Раменская, 1987]. Особенности циркуляционного режима, количество солнечной радиации, поступающее соответственно географической широте территории, близость Балтийского, Белого и Баренцева морей, интенсивная циклоническая деятельность во все времена года, комплекс местных, крайне разнообразных природных условий (рельеф, обилие озер и болот, значительная лесистость и т.п.) обуславливают продолжительную, но не суровую зиму, позднюю весну с частыми возвратами холодов, прохладное, короткое лето и длительную осень [Разнообразие биоты..., 2003]. Самый теплый месяц в году – июль. Среднемесячная температура воздуха в июле на севере +14 °С, а на юге

+17 °С. Самые холодные месяцы – январь и февраль с температурой, соответственно, –11,9 °С и –10,1 °С. Заморозки в Карелии могут быть не только весной и осенью, но и летом [Агроклиматические ресурсы Карельской АССР, 1974].

Основным фактором среды на Севере, лимитирующим рост растений, является недостаток тепла. Если в Московской области средняя температура июля соответствует +18 °С, то в южной части Республики Карелия – +16 °С. Число дней с температурой 10 °С и выше равно соответственно 131 и 106, что на 25 дней (почти на месяц!) меньше. Сумма летних температур воздуха выше 10 °С в Карелии составляет около 1500°, в Московской области – свыше 2800°, что примерно в два раза больше. Холодный период с температурой воздуха ниже нуля на севере Карелии длится в среднем 190 дней, а в южной части Республики – около 150 дней. Велика амплитуда колебаний температуры в течение суток: она может достигать 25–30 °С. При этом температура почвы в корнеобитаемой зоне обычно на 2–5 °С ниже температуры воздуха.

Вследствие географического положения на северных широтах в Карелии наблюдается недостаточность солнечной радиации (особенно ультрафиолета); повышенная влажность воздуха, снижающая в нем содержание кислорода, резкие перепады атмосферного давления (на 24–26 мм в течение одних суток). Годовое количество осадков – 450 мм на севере и более 740 мм – на юге.

Своеобразие природы Севера определяется также особенностями годовичного и суточного ритмов светового периода. С продвижением к полюсу средняя продолжительность дня (в часах) резко возрастает с апреля по сентябрь, а зимой, наоборот, значительно удлиняется темное время суток.

Вытянутость территории в широтном направлении обуславливает существенные различия в климате и растительности отдельных районов Республики. Территорию Карелии обычно делят на две климатические зоны: северную и южную, которые соответствуют северной и среднетаежной подзонам. Основным биотическим компонентом ландшафтов Карелии является лес. Более 85% территории региона относится к лесному фонду, особенностью которого является высокий удельный вес нелесных земель (34,3%), среди которых преобладают болота и водные пространства. Суммарно этими двумя категориями занято 97,7% нелесных площадей. Сосновые леса занимают 63,8% лесопокрытой площади, еловые – 25,2%, березовые – 10,1%, доля осинников составляет лишь 0,7%, сероольшанников – 0,2%. Преобладают древостои в возрасте от 10 до 40 лет, они составляют около 50%, и

старше 60 лет – 28,5% от площади лиственных лесов [Разнообразие биоты..., 2003].

Для Карелии характерен сильно расчлененный рельеф и наличие большого количества рек, озер и болот. В формировании рельефа существенную роль сыграл ледник, который образовал моренные гряды, холмы и множество озер [КАССР. Природа. Хозяйство. 1986]. Особенностью региона, кроме того, является почти повсеместная бедность почв. По сравнению с центральными областями минеральные почвы здесь отличаются низким уровнем естественного плодородия, бедностью элементами минерального питания, главным образом, азотом. По характеру почвообразования Карелия разделена также на две почвенные подзоны: северную и южную, которые совпадают с климатическими зонами и растительными подзонами. Для республики характерно широкое распространение подзолистых почв, а также подзолисто-болотных и болотных. В целом, в Карелии преобладают супесчаные и песчаные почвы [Морозова, 1991].

Таким образом, вследствие влияния Атлантики и близости к Северному Ледовитому океану климат Карелии крайне неустойчив, один тип погоды резко сменяется другим. Однако, благодаря воздействию Атлантического океана, среднегодовая температура воздуха в Карелии в среднем на 10 °С выше, чем в более континентальных районах – Сибири и Якутии, лежащих на той же географической широте [КАССР. Природа. Хозяйство, 1986]. Для региона в целом характерна крайняя неустойчивость погодных явлений, их частые и быстрые изменения даже в течение суток и длительная продолжительность смены сезонов года.

Кроме того, отмеченные природно-климатические особенности Карелии (неустойчивость суточных и сезонных температур, повышенная влажность, длительная продолжительность смены сезонов года и пр.) в значительной степени влияют на глубину покоя и выживание древесных растений, произрастающих в Восточной Фенноскандии на северном пределе их ареала, а также синхронизируют сроки прохождения у них фенологических фаз, способствуя тем самым естественной гибридизации близкородственных видов. Это, в свою очередь, является одной из причин существования многих спорных вопросов, касающихся таксономии берез, произрастающих в этом регионе. Вместе с тем именно в условиях Фенноскандии у березы выделились уникальные особи с наследственными изменениями в текстуре древесины (карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, ледяная береза – ice birch) и форме листовой пластинки (далекарлийская береза *Betula palmata* Borkh.). Их происхождение и физи-

олого-биохимические особенности по сути дела пока не изучены, ареалы ограничены и прерывисты. В России в естественных условиях наибольшее число деревьев карельской березы, отличающейся узорчатой текстурой древесины, произрастает на территории Карелии, поэтому ее изучение и решение вопросов воспроизводства имеет здесь особое значение.

3.2. Объекты исследования

Основным объектом изучения явилась **карельская береза** *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Кроме того, были исследованы и другие редкие разновидности березы повислой (*Betula pendula* Roth): **ледяная береза** ice birch и **далекарлийская береза** *Betula palmata* Borkh., более известная как *B. pendula* Roth f. *dalecarlica* (L.f.) Schneid.

Исследования проводили как в природных популяциях, так и в искусственно созданных насаждениях, полученных в результате внутри-, межвидовой гибридизации и вегетативного размножения березы (в основном путем прививки и клонального микро-размножения в культуре *in vitro*).

Контролируемое опыление было осуществлено в 1964 г. в природных популяциях (район д. Каккорово, 95 км к югу от г. Петрозаводска) березы повислой и березы пушистой с участием карельской березы сотрудниками лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений Института леса Карельского филиала АН СССР под руководством В.И. Ермакова. Опыты по контролируемому опылению карельской березы для получения сибсового потомства осуществляли по следующим вариантам: самоопыление; без опыления; опыление внутри карельской березы; опыление внутри вида (карельская береза с березой повислой, далекарлийская береза с карельской березой); опыление между видами (карельская береза с березой пушистой и наоборот). В результате на экспериментальной базе Института леса, расположенной на территории Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН (вблизи г. Петрозаводска), были созданы участки испытания гибридных семей (сибсов и полусибсов) березы на площади около 5 га.

Оценку влияния генотипа родительских особей на проявление признаков узорчатой текстуры древесины в потомстве проводили с использованием деревьев, полученных в результате пе-

рекрестного опыления внутри карельской березы – восьми материнских растений с семью отцовскими (24 гибридные семьи, представленные 349 деревьями, фенотипически различающихся по типу поверхности ствола и форме роста).

При изучении вегетативного потомства объектом исследования были 22-летние клоны карельской березы, растущие на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (там же вблизи г. Петрозаводска). Вегетативное потомство карельской березы получали путем прививки, начиная с 1967 г. Подвоями служили 4–5-летние растения березы повислой или березы пушистой. Коллекция состоит более чем из 100 клонов, имеющих разное происхождение. Наибольшее число клонов отражают состав популяций карельской березы, расположенных в северной части ее ареала в пределах Республики Карелия у д. Спасская Губа (62°15' с.ш., 33°45' в.д., 60 км к северу от г. Петрозаводска), и в южной – у д. Каккорово (61°20' с.ш., 35°15' в.д., 95 км к югу от г. Петрозаводска). Каждый клон, представлен 5–12 растениями с характерными признаками карельской березы.

Эксперименты по внутри- и межвидовым пересадкам коры карельской березы осуществлены более чем на 250 деревьях-реципиентах [Ермаков и др., 1990, 1991]. Исследования проводили как на экспериментальных участках, так и в природных популяциях березы (Машезерское лесничество, в 35-ти км от г. Петрозаводска). Растения-доноры карельской березы отбирали по прямым и косвенным признакам, отражающим наличие узорчатой текстуры в древесине. Собственно пересадку донорской коры осуществляли прививочным ножом с пластиковым “язычком” на конце, противоположном лезвию, для извлечения вырезанного участка тканей.

Объектами физиолого-биохимических исследований были различные органы и ткани основных видов и разновидностей берез, произрастающих в Восточной Финноскандии (Карело-Мурманский регион).

Растения-регенеранты получены в культуре *in vitro* путем клонального микроразмножения [Ветчинникова и др., 1996]. Предварительно среди растений карельской березы проводили отбор наиболее ценных для размножения гибридов и клонов. Для этого использовали диагностические признаки, характеризующие наличие узорчатой текстуры древесины с учетом типа поверхности ствола и формы роста растений, т.е. по тем же признакам, по которым обычно рекомендуется отбирать так называемые “плюсовые” деревья карельской березы [Багаев С.Н. и др., 1985; Ермаков и др., 1985].

При клональном микроразмножении в качестве экспланта использовали почки весенние, распускающиеся (апрель–май), затем летние, вновь образующиеся (июнь–июль), а также покоящиеся (сентябрь–март), побеги, ткани листа, стебля в основном карельской березы и далекарлийской березы. Обычно вводили в культуру пазушные, реже – апикальные почки ауксибластов (у березы апикальные почки часто отсутствуют в результате усыхания верхней части побега). Почки отбирали с кроющими чешуями и без них, с фрагментом стебля и без него; фрагменты листовой пластинки из верхней, средней и нижней части, которые помещали на питательную среду нижней или верхней стороной; часть коры (3 × 3 мм) или стебля. Если эксплантом служили проростки, в этом случае использовали только гибридные семена, полученные в результате внутривидового скрещивания лучших особей карельской березы.

В настоящей монографии приведены результаты исследований, полученные в период с 1974 по 2004 г. Основной материал собран на территории Карелии, частично в Финляндии, Швеции, а также в Белоруссии.

3.3. Основные методы исследований

Гибридизация. Опыты по контролируемому опылению осуществляли по традиционной методике. Ветви с женскими сережками изолировали до начала цветения последних (обычно в мае) с помощью пакетов, изготовленных из плотного пергамента. Параллельно проводили срезку ветвей с мужскими сережками для выгонки пыльцы и размещали их в отдельные помещения. После искусственного опыления, по мере подсыхания рылец на женских сережках (примерно через две недели), изоляторы снимали. Семена собирали отдельно по вариантам скрещивания обычно в конце июля–начале августа. Качество гибридных семян определяли в мае–июне следующего года путем их проращивания на специальном аппарате с автоматическим регулированием температуры воды. Часть гибридных семян использовали при введении в культуру тканей.

Изучение роста и развития генеративного и вегетативного потомства березы. В течение 35 лет проводили наблюдения за ростом и развитием гибридов и привитых растений: отмечали проявление косвенных признаков наличия узорчатой текстуры в

стволе, периодически измеряли их высоту, диаметр ствола, обилие цветения и плодоношения и т.д.

Физиолого-биохимические исследования. *Анализ жирнокислотного состава суммарных липидов.* Экстракцию липидов осуществляли смесью хлороформа и метанола (в соотношении 2:1 по объему) по методу [Folch et al., 1957]. Разделение липидов на фракции проводили с помощью силикагеля Bio-Sil A100–200 mesh на колонках, в качестве которых использовали 145-мм пастеровские пипетки. Через колонку с силикагелем пропускали липидный экстракт и вымывали растворителями отдельные фракции: хлороформом – нейтральные липиды, ацетоном – гликолипиды, смесью хлороформа с метанолом (1:1), а затем метанолом – фосфолипиды [Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004].

Жирные кислоты в виде их метиловых эфиров разделяли на газожидкостном хроматографе “Chrom-5” (Чехословакия) с ионизационно-пламенным детектором [Ветчинникова и др., 2000; Шуляковская и др., 2004]. Идентификацию жирных кислот осуществляли путем сравнения с заведомыми образцами метиловых эфиров, а также сопоставлением эквивалентной длины цепи (ECL) с табличными данными [Jamieson, 1975]. Концентрацию индивидуальных жирных кислот рассчитывали по произведениям высот пиков на хроматограммах на время удерживания [Столяров и др., 1978]. Все кислоты распределяли по группам в зависимости от степени ненасыщенности: моноеновые (М) – в углеродной цепочке имеется одна двойная связь; диеновые (Д) – две двойные связи; триеновые (Тр) – три двойные связи; тетраеновые (Тетр) – четыре двойные связи и насыщенные (Н) – в углеродной цепочке двойные связи отсутствуют. Индекс двойной связи (ИДС) рассчитывали по методу [Lyons et al, 1964]. Коэффициент ненасыщенности жирных кислот определяли по формуле: $K = \Sigma \text{ненасыщенных кислот} / \Sigma \text{насыщенных кислот}$, где Σ – сумма.

В состав суммы короткоцепочковых жирных кислот включали жирные кислоты с числом углеродных атомов менее 16, длинноцепочковых – более 18.

Изучение эфирных масел. Для извлечения эфирных масел использовали покоящиеся почки. Сбор образцов выполняли в октябре 1997 г., марте и ноябре 1998 г. и феврале 1999 г. Извлечение эфирных масел из свежесобранных измельченных почек (60–70 г) проводили методом гидродистилляции в аппарате Клевенджера. Качественный состав эфирного масла [Isidorov et al., 2004] изучали с предварительным разделением в гетерогенной системе, состоящей из двух несмешивающихся растворителей (гексан-ацетонитрил), а затем с применением газохромато-

графического и хроматомасс-спектрометрического анализов (GC/MS).

Изоферментный анализ. Отбор почек для изучения изоферментов пероксидазы проводили в течение 1993–1997 гг. в периоды глубокого и вынужденного покоя (декабрь, февраль, март), когда спектр изоэнзимов наиболее богатый. Ферменты экстрагировали из свежего растительного материала трис-глициновым буфером (рН = 8,3), содержащим 0,1% ЭДТА, 1% тритона X-100 [Ларионова, 1979, 1982]. Разделение ферментов осуществляли методом вертикального диск-электрофореза в полиакриламидном геле [Сафонов, Сафонова, 1969а, б; Маурер, 1971]. Окраску гелей с ферментативной активностью проводили по В.И. Сафонову и М.П. Сафоновой [1971]. В качестве субстрата для пероксидазы использовали бензидин. Состав изоферментов характеризовали по относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), по величине которой выделены три зоны подвижности изоферментов: медленная (ОЭП до 0,33), средняя (ОЭП от 0,34 до 0,66) и быстрая (ОЭП от 0,67 до 1,0).

Анализ аминокислот. Образцы березы фиксировали серным эфиром, высушивали, измельчали. Извлечение свободных аминокислот из растительного материала проводили по методу В.П. Плешкова [Плешков, Кондратьев, 1971]. Для разделения аминокислот использовали автоматический аминокислотный анализатор “ААА-339” (Чехословакия).

Клональное микроразмножение. В качестве питательной среды использовали минеральную основу MS [Murashige, Skoog, 1962] и WPM [Lloyd, McCown, 1981]. Дополнительно вносили витамины, гормоны, сахарозу, агар [Ветчинникова и др., 1996]. Все операции проводили в асептических условиях в ламинар-боксе.

В ходе постановки экспериментов проводили постоянные наблюдения за качественными и количественными изменениями происходящих процессов. Так, на первом этапе после введения тканей в культуру учитывали качественные показатели любой морфологической реакции эксплантов, ведущей в дальнейшем к формированию растительного организма. На стадии мультипликации (множественного образования побегов) отмечали высоту и число дифференцирующихся стеблевых побегов, которые отражали эффективность размножения. При достижении побегов в длину 1,5–2,0 см, их пересаживали на среду для укоренения. На этапе ризогенеза фиксировали число и длину корней. При формировании корневой системы растения-регенеранты переносили в нестерильные условия (в почву) на доращивание. После высад-

ки в грунт у растений учитывали высоту, состояние, приживаемость и сохранность.

По мере нарастания биомассы и увеличения числа побегов, а также с целью сохранения жизнедеятельности меристемы и ее способности к делению, проводили субкультивирование (обычно через каждые три–четыре недели в течение нескольких лет) на свежую среду.

Многомерный анализ. При анализе закономерностей фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы использовали методы математической классификации: кластерный, пошаговый дискриминантный, факторный и регрессионный анализы [Аффифи, Эйзен, 1982; Ким и др., 1989; Харин, 1992]. В пределах каждой семьи растения описывали двумя категоризированными переменными – формой роста и типом поверхности ствола. По форме роста исследовали три группы деревьев: высокоствольные, короткоствольные и кустообразные. По характеру поверхности ствола в каждой группе анализировали шесть типов: из них четыре с узорчатой текстурой древесины – шаровидноутолщенные, мелкобугорчатые, бугорчатые, ребристые и два безузорчатые: с обычной текстурой древесины без признаков узорчатости и со слабым проявлением этих признаков.

Исходными данными стали результаты наблюдений за ростом и развитием растений карельской березы, полученные за 35 лет и обобщенные по десятилетиям: первое – к 1975 г., когда растениям было десять лет и началось фенотипическое проявление признаков “карелистости” (наличия декоративного рисунка в древесине); второе – к 1986 г. и третье – к 1999 г. Предварительно для перехода от качественных наблюдений к количественным показателям для каждой из семей был проведен анализ категоризированных переменных и получены парные таблицы табуляции размерностью 3×6 (в строках – три формы роста, в столбцах – шесть типов поверхности ствола). В строках типы поверхности ствола представлены процентом присутствия каждого из шести типов в общем числе стволов с соответствующей формой роста. Из этих таблиц были сформированы три матрицы (соответственно для трех форм роста) размерностью 24 (по числу семей) на 18 (переменные – шесть типов поверхности ствола, определенные для каждого десятилетия), которые использовались при вычислении парных коэффициентов корреляции: в кластерном анализе объектов для определения доминирующих типов ствола в группах и поиска групп семей, близких по текстуре древесины внутри групп; а также в факторном – для определения структуры взаи-

мосвязей между переменными и выявления закономерностей развития в онтогенезе отдельных типов поверхности ствола и их сочетаний [Ветчинникова, 2003; Ветчинникова и др., 2003, Vetchinnikova et al., 2003]. Одинаковые знаки факторных нагрузок у *одного и того же типа в различные десятилетия* указывали на стабильность его развития, а противоположные – на нестабильность. Одинаковые знаки нагрузок *на разные типы поверхности ствола в одном и том же десятилетии* означали совместимость их проявления в этот период, а противоположные – несовместимость.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью общепринятых методов вариационной статистики [Рокицкий, 1973; Ивантер, Коросов, 1992, 2003].

Глава 4

Морфологические особенности и полиморфизм карельской березы

4.1. Морфологические особенности карельской березы

Уникальным представителем лесов Европы (преимущественно Северной), как было сказано выше, является *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Вероятно, благодаря первым сведениям об ее распространении в Карелии, а главное, использованию древесины местным населением, эта береза получила существующее ныне название “карельская береза”. За рубежом она больше известна как узорчатая береза (*Curly birch*). В Финляндии ее называют “visakoivu” или “кудрявая береза” и считают, что оно более точно отражает биологические особенности. В течение длительного времени даже ученые называли ее по-разному: *B. alba* L. var. *carelica* Mercklin., *B. verrucosa* Ehrh. f. *carelia* NS, *B. pendula* L. var. *carelica* Sokolov, *B. verrucosa* Ehrh. f. *gibbosa* Lindquist, *B. verrucosa* Ehrh. f. *maserica* Ruden, *B. verrucosa* Ehrh. f. *callosa* Svoboda.

Существует мнение о том, что карельская береза – низкорослое растение, имеющее сильно изогнутый ствол. В определенных случаях это соответствует действительности, но чаще листьями, сережками (и семенами), белым цветом коры с грубыми трещинами у основания ствола карельская береза напоминает березу повислую (*Betula pendula* Roth), ботанической разновидностью которой и является. Отличительной особенностью карельской березы является наличие у нее оригинальной узорчатой текстуры древесины, которая по рисунку и прочности напоминает мрамор (см. вклейку, рис. 5).

Высокодекоративный узорчатый рисунок, хорошо заметный на поперечном срезе ствола (рис. 5, А), создается благодаря сочетанию золотисто-белых блестящих полосок (различной длины и

ширины, радиально направленных и исходящих не из сердцевинны, а на некотором расстоянии от нее) и темно-коричневых включений (в виде круглых или фигурных скобок, а также запятых или V-образных), наряду с волнисто-изгибающимися годичными кольцами, расположенными на обычно светло-желтом фоне основной массы древесины. Сердцевина древесины карельской березы на поперечном срезе иногда имеет форму многолучевой звездочки (вероятно, поэтому финны рисунок карельской березы часто называют “цветком”). На тангентальном срезе (рис. 5, Б) узорчатый рисунок выражен в виде продолговатых эллипсов и полумесяцев, а на радиальном (рис. 5, В), кроме того, напроминает U-образную форму. Волокна древесины у карельской березы направлены не строго вертикально, а под разным углом, что создает свилеватую структуру и является причиной образования в ней волнистости, курчавости, наличия “завитков” и оригинальной цветовой гаммы, местами с блестящей поверхностью. Свилеобразование, наблюдаемое у карельской березы, встречается у многих древесных растений достаточно широко. Об этом свидетельствуют данные и других исследователей [Saarnijoki, 1961; Ермаков, 1986]. По нашему мнению, проявление этого свойства соответствует закону гомологических рядов, установленному Н.И. Вавиловым (1920). Вместе с тем наиболее ярко изгиб волокон выражен именно у карельской березы, декоративность древесины которой дополняется характерными только ей темно-коричневыми включениями, отсутствующими у других древесных растений.

По внешним признакам карельскую березу в срубленном состоянии или в готовых изделиях (см. вклейку, рис. 6) достаточно легко определяет каждый, имеющий о ней какое-либо представление. Хотя однажды мы столкнулись с фактом, когда специалист лесного хозяйства с определенным опытом работы с карельской березой ошибочно признал ее в древесине обычной березы, поврежденной личинками мухи *Agromyza carbonaria* Lett и *Dendromyza betula* Kangas. Поводом для ошибки явились сердцевинные повторения, которые обнаруживаются у части деревьев на поперечном спиле в виде темно-коричневых включений. Однако, в отличие от карельской березы, они имеют равномерное распределение по годичным слоям, многократно повторяются в виде черточек или тире на некотором расстоянии друг от друга (см. вклейку, рис. 7) и являются типичным проявлением результата жизнедеятельности личинок насекомых. Наблюдения показали, что эти личинки зимуют в виде куколки, а весной с началом функционирования камбия, перемещаются по нему вдоль ветки

через ствол к корневищу, а затем обратно вверх по новым ходам, выбираясь оттуда только осенью через кору. Эти ходы заполняются коричневым каллусообразным веществом, однако образующийся в дальнейшем новый камбий формирует обычную текстуру древесины.

В лесу найти карельскую березу, однако, нелегко. Поиск и диагностика карельской березы требуют определенных усилий и навыков. По сравнению с березой повислой, она обычно ниже по высоте, крона у нее более редкая, а кора более грубая и толстая. Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости (более крупные в местах разветвления), внешне различимые на поверхности ствола (см. вклейку, рис. 8, А). При удалении коры, что легко сделать в период активного транспорта ассимилятов (в Карелии – июнь–июль), обнаруживаются признаки, прямо свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине карельской березы. Они выражаются в виде рельефной или ямчатой поверхности с многочисленными эллипсоидными углублениями, несколько вытянутыми вдоль ствола (рис. 8, Б). У других видов березы на поперечном срезе древесины рисунок отсутствует (см. вклейку, рис. 9, А), а при снятии коры открывается обычная прямо волокнистая ровная поверхность (рис. 9, Б), свойственная и березе повислой, и березе пушистой. На внутренней стороне коры карельской березы наблюдаются соответствующие форме и размерам ямок килевидные выступы, вовсе отсутствующие у обычных видов березы. Отдельные участки ровной поверхности ствола имеются и у узорчатых особей карельской березы, причем преобладают они обычно в верхней части ствола и на ветвях (см. раздел 7.2.4).

Образование узорчатого рисунка в древесине у сеянцев и саженцев карельской березы визуально обнаруживается не сразу. В среднем, только на 8–10-й год развития растений с определенной долей уверенности можно обнаружить неровности на стволе, которые являются косвенным показателем, свидетельствующим о формировании узорчатой текстуры в древесине [Heikinheimo, 1951; Saarnio, 1976; Pätäilä, 1980; Ермаков, 1986; Ruynänen L., Ruynänen M., 1986; Евдокимов, 1989; Hodnebrog, 1996a, b; Шапкин и др., 1996; Ветчинникова, 1999а и др.]. Однако, согласно нашим многолетним наблюдениям и литературным данным, признаки “карелистости” у одних растений могут проявляться уже в возрасте 3–5 лет [Соколов, 1970; Ruynänen, 1988], а у других – только в 20–25 [Соколов, 1970; Сакс, Бандер, 1970, 1971(1972)] и даже в 40 лет [Scholz, 1960]. Установлено, что в качестве еще одного ко-

свенного показателя образования узорчатой текстуры в стволе, уже на второй–третий год развития карельской березы могут служить утолщения или “щеки”, появляющиеся у основания ветвей. Степень насыщенности текстуры в древесине карельской березы в значительной мере зависит от полноты насаждения. При недостатке освещенности рисунок в древесине может формироваться односторонне, а не по всему диаметру ствола. Кроме того, в случае создания культур карельской березы семенного происхождения смешанной посадкой через 10–15 лет наблюдается смыкание крон рядом растущих безузорчатых форм, и вследствие этого у растений с признаками узорчатой текстуры древесины замедляется рост, и в дальнейшем они обычно засыхают и погибают. Многолетние наблюдения за лесными культурами карельской березы, проведенные нами [Ермаков, 1975а, 1986] в Карелии и А.Я. Любавской, С.П. Погибой [1988] и М.Г. Романовским с соавт. [1987] в Московской области, свидетельствуют о преимущественной гибели низкорослых форм, обладающих узорчатой текстурой в древесине. При своевременном удалении обычной безузорчатой березы в культурах карельской березы доля растений с узорчатой древесиной увеличивается в три–четыре раза [Sarvas, 1966] по сравнению с тем, если уходы отодвигаются на более поздний возраст берез. Следовательно, местоположение карельской березы в популяции (или полнота насаждения) влияет не только на рост дерева, но и на степень выраженности у нее узорчатой текстуры в древесине, а в некоторых случаях влечет и прекращение ее образования.

В.И. Ермаковым [1971, 1979] разработан способ диагностики карельской березы, который позволяет судить о наличии в стволе узорчатой текстуры древесины и степени насыщенности ее рисунка (см. вклейку, рис. 10). Способ предусматривает вырез участка коры на стволе в виде прямоугольника размером 2 × 4 или 3 × 4 см (в зависимости от диаметра ствола) и его последующее приживание путем возвращения вырезанного участка коры на прежнее место и закрепление его, например, липкой лентой (скотчем). Если под снятой корой открывается ровная гладкая поверхность древесины на стволе, то это означает обычный тип текстуры. Когда же на ней имеются рельефные углубления в виде вытянутых вдоль ствола ямок – это свидетельствует об ее узорчатости. По обилию таких углублений на обнаженном участке древесины можно судить о насыщенности рисунка. Для этого на открывшейся поверхности древесины определяется число углублений. В дальнейшем проводится их пересчет на единицу площади и устанавливается показатель насыщенности рисунка. По шкале,

предложенной В.И. Ермаковым, *очень плотным* следует считать рисунок, когда на 1 см² приходится 7 и более углублений (рис. 10, А), *плотным* – 4–6, *редким* – 1–3 углубления (рис. 10, Б). Строение древесины карельской березы, насыщенность рисунка, его плотность и свилеватость варьируют в широких пределах. Пользоваться данным способом диагностики узорчатой текстуры древесины и определять плотность ее рисунка целесообразнее в период активного транспорта ассимилятов (июнь, июль), когда кора снимается без дополнительных усилий. В дальнейшем этот способ нами был несколько усовершенствован: кору снимали не полностью, а только отгибали ее, делая надрезы в коре с трех сторон. А.П. Евдокимов (1978) для диагностики узорчатой текстуры предлагал производить Г-образный надрез в коре.

В результате многолетних наблюдений Н.О. Соколовым [1950], а затем Саарнио [Saarnio, 1976] и В.И. Ермаковым [1979] установлена определенная зависимость между толщиной коры и степенью насыщенности рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в три–четыре раза толще по сравнению с обычной. По данным В.И. Ермакова [1986], толщина коры у деревьев карельской березы семенного происхождения составляет от 5 до 13% и более от диаметра ствола и зависит как от формы роста растений, так и от характера текстуры древесины. В местах образования узорчатой древесины на стволе кора не только толстая, но и часто грубая, трещиноватая, а на внутренней поверхности обязательно имеет килевидные выросты. Вследствие этого толщина коры также относится к диагностическим признакам карельской березы.

Интенсивное нарастание общей массы коры, как показали исследования Л.А. Барильской и И.Т. Ахтио [1981], осуществляется не только за счет камбиальных делений, но и за счет меристематической активности паренхимных клеток первого и второго года жизни, о чем свидетельствует отсутствие годичной слоистости в приросте последних лет. Склерейды в коре карельской березы выявляются уже в первом годичном кольце, однако типичного склеренхимного кольца здесь в дальнейшем не образуется.

Оригинальность строения и высокая хозяйственная ценность декоративной древесины карельской березы неоднократно привлекала внимание исследователей. Анатомический анализ, проведенный многими авторами [Яковлев, 1949; Соколов, 1950; Алексеева, 1962, 1964; Любавская, 1969; Дрейман, 1974; Барильская, 1979; Коровин, 1987; Щетинкин, 1988; Коровин и др., 2003 и др.] показывает, что в древесине карельской березы по сравнению с березой повислой наблюдаются нарушения в развитии лу-

чей и интенсивное развитие паренхимы. Увеличение количества сердцевинных лучей сопровождается объединением их в агрегатные лучи [Любавская, 1968]. В таких агрегатных лучах карельской березы, получивших название “аномалий” [Яценко-Хмелевский, 1954], как правило, встречаются каменистые клетки (склереидные комплексы) и почти полностью отсутствуют сосуды. В вакуолярной системе клеток аномальных скоплений древесинной паренхимы отмечена высокая концентрация фенольных соединений. Большая часть паренхимных клеток аномалий в наружных годичных слоях узорчатой древесины карельской березы имеет жизнеспособный протопласт [Барильская, 1978]. По данным Н.Е. Косиченко и С.В. Щетинкина [1987; Щетинкин, 1988], диагностическими анатомо-морфологическими признаками узорчатой текстуры древесины карельской березы является образование дилатированных агрегатных лучей, появление клиновидных изгибов камбия в местах выхода этих лучей на поверхность древесины и формирование крупных склереид в аномальных лучах у камбия.

Кроме декоративных свойств, древесина карельской березы является твердой и тяжелой (930 кг/м³ сырой массы) [Martinsson, 1995], обладает высокой прочностью во всех направлениях. Изучение физико-механических свойств [Соколов, 1937, 1959a] показало, что, в отличие от обычной березы повислой, древесина карельской березы колется с большим трудом, но при этом довольно легко обрабатывается [Яблоков, 1949] столярными и токарными инструментами. В связи с этим она широко используется для изготовления сувениров, мебели и древесных орнаментов. По оценке немецких специалистов [Scholz, 1960, 1970], узорчатая древесина карельской березы принадлежит к самым дорогим облицовочным шпонам вообще и является самым ценным по качеству шпоном березовых. Такой шпон используется прежде всего в мебельной промышленности, радио- и телепромышленности, а также в народном промысле и производстве сувениров. Мебель, изготовленная из карельской березы, неоднократно упоминалась в произведениях классиков русской литературы. Образцы старинной мебели и других изделий из карельской березы представлены в музеях Москвы и Санкт-Петербурга, а также в Финляндии, Швеции, Германии. В XX в. древесина карельской березы применялась для внутренней отделки административных и общественных зданий, салонов транспортных средств (теплоходов, автомобилей, самолетов), а также при изготовлении музыкальных инструментов и изделий повышенной прочности (молотков, подшипников и т.п.).

Древесина карельской березы в отличие от древесины обычной березы до сих пор как исключение (наряду с древесиной самшита) продается в килограммах, а не в кубических метрах. Стоимость 1 кг составляет от 1 до 4 долл. и выше в зависимости от степени насыщенности рисунка [Martinsson, Vetchinnikova, 1999; Martinsson, 2000]. В Финляндии в середине 1960-х гг. 1 кг узорчатой древесины в сыром виде приравнивался к стоимости сахарного песка [Vesterinen, 1957, 1966], что дороже любого другого дерева, известного на Севере.

4.2. Формовое разнообразие карельской березы

Карельская береза характеризуется разнообразием по целому ряду признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины, а также цвет коры, которое проявляется при выращивании особей как в одинаковых условиях произрастания, так и в разных частях ее ареала. Полиморфизм карельской березы определил различные подходы к ее классификации. Наиболее широко признанными среди специалистов считаются классификации формового разнообразия карельской березы, предложенные Н.О. Соколовым [1950], А.Я. Любавской [1969, 1978] и Саарнио [Saarnio, 1976].

На основании изучения мест естественного произрастания карельской березы в Карелии, Ленинградской области и Белоруссии Н.О. Соколов [1950] выделил у нее три основных типа по форме роста и практической значимости:

I тип – кустообразная карельская береза. Отличается небольшой высотой, низко опущенной раскидистой кроной. Вместо главного ствола развиваются почти одинаково мощные побеги, из которых одни имеют вертикальное направление, другие принимают наклонное положение (см. вклейку, рис. 11, А). Важно отметить наличие развитой прикорневой части ствола от 10 до 40 см. Отличительной особенностью этой формы является необычное ветвление. При типичном симподиальном ветвлении побеги заканчиваются одной верхней пазушной почкой, у данного типа карельской березы отмечено две-три почки, в результате наблюдается своеобразное вильчатое ветвление.

II тип – короткоствольная карельская береза. Отличается от обычной березы повислой того же возраста более коротким стволом (от 0,5 до 1,8 м), а также по общей высоте (до 10 м), форме и строению кроны (рис. 11, Б). Крона широкораскидистая,

густо облиственная без ясно выраженной главной оси ствола, который заменяется несколькими одинаково мощноразвитыми толстыми ветвями. Древесина отличается весьма красивой текстурой и очень ценится как для получения токарных изделий, так и для выделки фанеры или шпона.

III тип – высокоствольная карельская береза. Имеет обычную для березы высоту ствола. В Карелии в благоприятных для роста условиях достигает высоты 15 м и более, имеет прямой, нормально сбежистый ствол и хорошую очищаемость от сучьев (рис. 11, В), которая распространяется по длине ствола от его основания на 2 м и более.

В природных условиях встречаются также и переходные формы, особенно между короткоствольной и высокоствольной. Тем не менее классификация выделенных форм значительных затруднений, как правило, не вызывает.

Кроме того, в литературе имеются сведения о карельской березе, имеющей кустовидную [Любавская, 1966], гнездовидную [Ермаков, 1986] и кустарниковую [Любавская, 1966; Побирушко, 1992а, б] форму роста. Судя по описаниям и иллюстрациям, кустовидная форма, согласно классификации А.Я. Любавской [1996], очень похожа на кустообразную, выделенную Н.О. Соколовым [1950]. Гнездовидная многоствольная форма роста, описанная В.И. Ермаковым [1986], по нашему мнению, может иметь порослевое происхождение (на месте ранее вырубленного или погибшего материнского дерева) в случае, если все стволы в “гнезде” являются карельскими (см. раздел 7.2.1). Кустарниковая форма роста карельской березы, в отличие от кустообразной, характеризуется небольшой высотой и отсутствием основного ствола, который у корневой шейки распадается на несколько боковых ветвей. Она также может иметь порослевое происхождение. Древесина таких растений часто характеризуется насыщенным равномерным рисунком при небольшом диаметре стволиков. Большинство из них не обладают репродуктивной способностью, встречаются преимущественно в южной части ареала карельской березы в виде кустарника, имеют короткий жизненный цикл.

Особо следует отметить наличие в природе темнокорой высокоствольной формы карельской березы (см. вклейку, рис. 12), произрастающей в Белоруссии [Побирушко, 1996, устное сообщение; Vetchinnikova, 1997; Ветчинникова, 2004б] и в Словакии [Pagan, Paganová, 1994].

При изучении формового разнообразия карельской березы в естественных насаждениях Карелии и Белоруссии, а также в культурах в Московской области А.Я. Любавская [1966, 1969,

1978] предложила классифицировать ее на шесть форм с признаками узорчатости древесины и одну форму без признаков узорчатости. Последняя, по мнению автора, “несет признаки карельской березы только в генотипе”, но внешне не отличается от березы повислой. Узорчатые особи распознаются по наличию выпуклостей на стволе и различаются по текстуре древесины, характеру роста, а следовательно, и по промышленной ценности; четыре формы из них она относит к древовидной группе карельской березы и две – к кустовидной. Близкие по габитусу ствола формы карельской березы А.Я. Любавская разделила добавлением индекса “а” или “б”: I а – высокоствольная крупноузорчатая форма (с мелкими утолщениями по стволу); I б – шаровидноутолщенная неравномернузорчатая форма; II а – короткоствольная пятнистоузорчатая форма; II б – лироствольная плотноузорчатая форма; III – кустовидная мелкоузорчатая форма; IV – кустарниковая чернокорая соединенноузорчатая форма.

Финские исследователи первоначально Саарнио [Saarnio, 1976], а затем Рауло и Сирен [Raulo, Sirén, 1978] при описании карельской березы основное внимание уделяли характеру поверхности ствола и по этому признаку дифференцировали ее на четыре типа: бутылочный, или “с шейками”, – К (kaulavisa), бугорчатый (с выпуклостями), или шишковатый, – Р (paukuravisa), продольно-наплывный, или “полосками”, – J (juomuvisa) и кольчатый – R (rengavisa).

А.П. Евдокимов [1989, 1994], учитывая опыт финских коллег, предложил выделять особи с преимущественно мелкобугорчатой поверхностью ствола (I тип), наличием отдельных крупных вздутий (II тип), с муфтообразными утолщениями (III тип) и ребристой поверхностью ствола (IV тип).

Уместно отметить, что отличия карельской березы по внешним признакам ствола (утолщениям) были ранее частично описаны Н.О. Соколовым [1950]. Затем В.И. Ермаков [1986] с соавт. [1991] выделили среди них наиболее характерные – ребристые, мелко- или крупнобугорчатые и с шаровидными утолщениями, чередующиеся “перехватами” – и обозначили их как формы ствола. Позднее они были уточнены и выделены нами [Vetchinnikova, 1998a, 2000; Ветчинникова, 2004б] как типы поверхности ствола (поскольку термин “форма ствола” уже используется в лесоводстве): шаровидноутолщенный (см. вклейку, рис. 13, А), мелкобугорчатый (рис. 13, Б) и ребристый (рис. 13, В). Встречаются растения со смешанным типом поверхности ствола: ребристо-бугорчатым, бугорчато-шаровидноутолщенным и т.д. Однако, как показала практика, более мелкое дробление при выделении типов

Формовое разнообразие карельской березы

По форме роста [Соколов, 1950]	По типу поверхности ствола	
	Русский аналог [Ермаков, 1986; Vetchinnikova, 1998a]	Финский аналог [Saarnio, 1976]
Кустообразная	Шаровидноутолщенный	К (бутылочная)
Короткоствольная	Мелкобугорчатый	Р (бугорчатая)
Высокоствольная	Ребристый	J (продольно-наплывная)
–	–	R (кольчатая)

Таблица 4

Сравнительная характеристика типов поверхности ствола, выделенных у карельской березы финскими исследователями

Тип	Наличие		Проявление узорчатости в древесине	Толщина коры
	выпуклостей	ямчатости (под корой)		
К	Есть	Есть (на утолщениях)	Есть (на утолщениях)	Толстокорая
Р	Есть	Есть	Равномерное	Толстокорая
J	Полосы	Редкое	Слабое	Толстокорая
R	Есть	Нет	Нет	Тонкокоруя

поверхности ствола обычно приводит к путанице или субъективному описанию признаков.

Выделяемый нами шаровидноутолщенный тип поверхности ствола соответствует (табл. 3) типу К (бутылочный) согласно финской классификации [Saarnio, 1976]; мелкобугорчатый – типу Р (бугорчатый) и ребристый – J (продольно-наплывный). Финские исследователи выделяют, кроме того, 4-й тип – R (кольчатый). По нашему убеждению, деревья с “кольчатым” типом поверхности ствола не относятся к карельской, а являются ледяной березой (*ice birch*) (см. разд. 5.1). Ледяная береза, так же как и карельская, имеет выпуклости на поверхности ствола, но отличается от нее значительно более тонкой корой и отсутствием темно-коричневых включений в текстуре древесины (табл. 4, см. вклейку, рис. 14). Следует заметить, что темно-коричневые включения обычно отсутствуют и у ребристого типа карельской березы. Наши исследования показали (см. раздел 4.5), что у большинства таких растений после 10-ти лет развития ребристый тип сменяется мелкобугорчатым узорчатым.

Установлено, что степень насыщенности рисунка узорчатой древесины, с одной стороны, определяется полнотой насаждения карельской березы, а с другой – отражает ее формовое разнообразие, в значительной степени связанное с типом поверхности ствола. Так, ребристый тип поверхности ствола свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или его полного отсутствия в “перехватах”. Наиболее равномерное размещение узорчатой текстуры в древесине наблюдается у мелкобугорчатого типа поверхности ствола. Кроме того, для изготовления шпона чаще используют высоко- и короткоствольные деревья, а для мелких сувениров (включая бижутерию) предпочитают кустообразные и кустарниковые формы, у которых при характерном им замедленном вертикальном и радиальном росте обычно происходит формирование более насыщенного и “утонченного” рисунка в древесине.

Таким образом, на всем протяжении ареала карельская береза характеризуется формовым разнообразием. Главные различия у нее наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола. Основными формами роста у карельской березы являются: высокоствольная, короткоствольная, кустообразная. По типу поверхности ствола целесообразно выделять: шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Безузорчатый тип карельской березы также встречается, но визуально его невозможно отличить от обычной березы повислой. В лучшем случае к нему можно отнести безузорчатые сибсы, полученные в результате контролируемого опыления между собой узорчатых особей карельской березы. При инвентаризации карельской березы в природных популяциях по форме роста следует выделять также гнездовидные древовидные и кустовидные растения, которые являются многоствольными, но в отличие от кустообразных не имеют общего ствола в прикорневой части. Сравнительно широкое распространение последних связано, по всей вероятности, с их порослевым происхождением (см. раздел 7.2.1). Ведущая роль в формовом составе карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60%) во всех частях ее ареала. На долю высокоствольных приходится до 10–15%, а кустообразные и кустарниковые составляют около 25–30%, причем численность последних возрастает по направлению к южной части ее ареала. По основным типам поверхности ствола можно ориентировочно определить степень насыщенности рисунка в древесине карельской березы: ребристый тип поверхности ствола свидетельствует

лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного узорчатого рисунка в древесине утолщений и относительно слабом проявлении или его полном отсутствии в “перехватах”. Наиболее равномерное размещение узорчатой текстуры в древесине наблюдается у мелкобугорчатого типа поверхности ствола. При интродукции таксономические особенности у карельской березы сохраняются. Это свидетельствует не только об эколого-географической приуроченности ареала карельской березы, но и генетической обусловленности и таксономической дискретности ее формового разнообразия.

Только в Швеции, Финляндии и Карелии встречается ледяная береза или кольчатая (R-тип по финской классификации) [Saarnio, 1976]. В Белоруссии и Словакии произрастает темнокожая форма карельской березы. Появление последней связано с возможным участием в межвидовой гибридизации локально произрастающей здесь березы темнокожей *Betula obscura* Kotula ex Fiek с березой пушистой (см. гл. 1).

Причины ограниченности ареала и широкого формового разнообразия карельской березы остаются пока до конца невыясненными. Поэтому и систематическое положение карельской березы одни авторы [Соколов, 1950; Ruden, 1954; Václav, 1963; Сакс, Бандер, 1973] определяли как **форму** березы повислой, а другие – как **разновидность** березы повислой [Яблоков, 1949; Багаев С.Н., 1963; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989; Ветчинникова, 2003 и др.]. А.С. Яблоков [1949] и А.Я. Любавская [1968] предлагали выделять ее в качестве самостоятельного вида.

4.3. Вариабельность типа поверхности ствола у карельской березы в зависимости от формы роста растений

Установлено, что декоративная текстура древесины карельской березы наследуется, но генетические закономерности этого явления пока не определены. Длительность времени проявления косвенных признаков у карельской березы, свидетельствующих о наличии узорчатого рисунка в древесине, а также отсутствие возможностей для многолетнего выращивания полученного потомства и сохранения его от конкурентного отпада и антропогенного воздействия, затрудняют применение классического гибридологического метода. Длительное время при посадке карельской березы обычной ошибкой была отбраковка

мелких и внешне ослабленных деревьев, которые чаще со временем и становились узорчатыми. Кроме того, выяснилось, что высота растений и насыщенность рисунка узорчатой текстуры в древесине в значительной степени определяются полнотой насаждения.

Учитывая факт наличия в природе большого числа переходных форм карельской березы как по характеру роста, так и по очертаниям ствола, а также располагая данными по росту и развитию гибридного потомства карельской березы, мы провели систематизацию большого объема экспериментального материала и анализ формирования выпуклостей на стволах в течение более чем 30-ти лет их развития [Ветчинникова, 2003; Ветчинникова и др., 2003; Vetchinnikova et al., 2003] с привлечением методов математической классификации [Афифи, Эйзен, 1982; Ким и др., 1989; Харин, 1992].

При изучении вариабельности структуры поверхности ствола карельской березы в зависимости от формы роста и характера возрастной динамики формирования узорчатой текстуры в древесине мы использовали гибридное сибсовое потомство (24 семьи), полученное в результате скрещивания внутри карельской березы – восьми материнских растений с семью отцовскими в 1964 г. (табл. 5, 6). В настоящее время потомство состоит из 349 деревьев, фенотипически различающихся по типу поверхности ствола и форме роста.

На первом этапе была поставлена задача оценить формовое разнообразие карельской березы и проверить наличие связи между формой роста и типом поверхности ствола, на втором – выявить закономерности проявления узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве в процессе онтогенеза растений.

Анализ категоризирования данных для каждой из изученных гибридных семей карельской березы показал, что для всех семей нулевая гипотеза об отсутствии зависимости между формой роста и характером поверхности ствола отвергается, что указывает на существование связи между ними.

Рассмотрим подробно результаты кластеризации гибридных семей по типу поверхности ствола, полученные к первому десятилетию (к 1975 г.) развития растений. При классификации семей по характеру поверхности ствола у гибридных растений высокоствольной формы роста были выделены три кластера (рис. 15, А) с доминированием (по величинам центроидов) отдельных типов поверхности ствола. В первой (I) группе доминирующее положение занимает обычный по текстуре, безузорчатый тип поверхно-

Таблица 5

**Динамика проявления признаков узорчатой текстуры древесины
в гибридных семьях (F₁) карельской березы (в течение 20 лет развития)**

№ се- мей	Материнские (♀) и отцовские (♂) де- ревья, их форма рос- та и тип поверхности ствола	Число гиб- ридов	Проявление признаков узорчатости по годам								
			1965- 1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976- 1981	1982- 1986	
	♀ № 124 (в/ств, буг)										
1	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	15	-	-	2	2	-	8	-	-	
2	♂ № 115 (в/ств, ребр + м/буг)	15	1	2	-	1	-	7	-	-	
	Всего	30	1	2	2	3	-	15	-	-	
	♀ № 112 (в/ств, ребр)										
3	♂ № 89 (в/ств, буг)	15	-	3	-	2	-	6	-	-	
4	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	13	3	5	-	-	-	1	-	-	
	Всего	28	3	8	-	2	-	7	-	-	
	♀ № 60 (куст, ш/ут)										
5	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	18	-	3	1	-	-	3	4	-	
6	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	16	1	-	-	2	4	3	-	1	
7	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	18	-	1	-	2	2	1	2	3	
	Всего	52	1	4	1	4	6	7	6	4	
	♀ № 51 (в/ств, ш/ут)										
8	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	14	1	3	1	3	3	2	-	-	
9	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	13	-	1	-	1	2	4	2	1	
10	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	12	-	1	-	-	-	4	3	-	
11	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут)	16	-	-	-	-	3	4	3	-	
	Всего	55	1	5	1	4	8	14	8	1	
	♀ № 115 (в/ств, ребр+ м/буг)										
12	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	10	-	-	-	-	1	4	-	1	
13	♂ № 89 (в/ств, буг)	16	-	-	-	3	-	3	-	-	
14	♂ № 63 (куст, буг)	14	1	-	-	1	1	3	-	-	
15	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	16	2	-	-	1	2	4	2	-	
16	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	14	1	-	-	3	-	5	2	-	
	Всего	70	4	-	-	8	4	19	4	1	

Таблица 5 (окончание)

№ семей	Материнские (♀) и отцовские (♂) деревья, их форма роста и тип поверхности ствола	Число гибридов	Проявление признаков узорчатости по годам							
			1965–1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976–1981	1982–1986
	♀ № 44 (к/ств, м/буг)									
17	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	21	–	–	–	1	3	6	5	–
18	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	15	2	–	–	–	5	5	2	–
19	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут + буг)	15	–	3	1	5	2	1	1	–
	Всего	51	2	3	1	6	10	12	8	–
	♀ № 273 (куст, м/буг)									
20	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут + буг)	10	1	–	–	–	1	3	–	–
21	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	15	2	1	1	–	2	–	2	–
22	♂ № 89 (в/ств, буг)	12	–	–	–	–	3	3	1	–
	Всего	37	3	1	1	–	6	6	3	–
	♀ № 63 (куст, буг)									
23	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	13	1	–	3	1	1	2	1	–
24	♂ № 89 (в/ств, буг)	14	1	–	1	3	1	2	–	–
	Всего	27	2	–	4	4	2	4	1	–

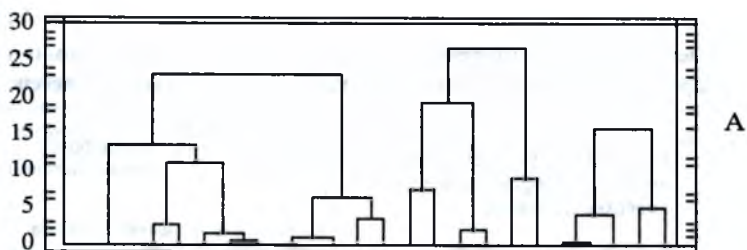
Примечание. Здесь и в табл. 6 форма роста: в/ств – высокоствольная, к/ств – короткоствольная, куст – кустообразная. Типы поверхности ствола: ш/ут – шаровидноутолщенный, м/буг – мелкобугорчатый, буг – бугорчатый, ребр – ребристый.

сти ствола (значение соответствующего ему центра – наибольшее), затем – со слабовыраженными признаками узорчатости и, наконец, узорчатый мелкобугорчатый тип поверхности ствола. Во второй (II) группе семей доминирующее положение по типу поверхности ствола занимают деревья безузорчатые по фенотипу, затем узорчатые с бугорчатым и мелкобугорчатым типами поверхности ствола. Для третьей (III) группы семей также характерно доминирование обычного безузорчатого, затем – шаровидноутолщенного и со слабовыраженными признаками узорчатости ствола.

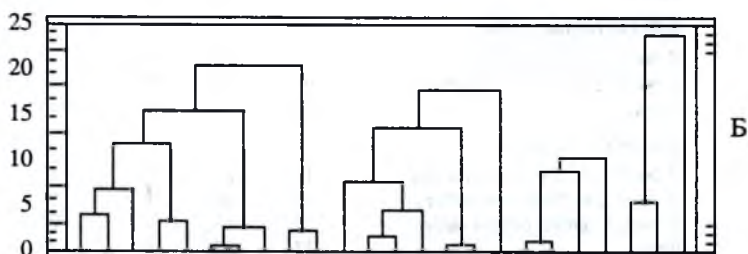
Для проверки корректности группировки семей проведен пошаговый дискриминантный анализ. Полученные результаты позволили выявить к первому десятилетию (1975 г.) для растений высокоствольной формы роста три дискриминатора (типы поверхности ствола – шаровидноутолщенный, ребристый, безу-

Проявление признаков узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы по формам роста (на 20-й год развития растений)

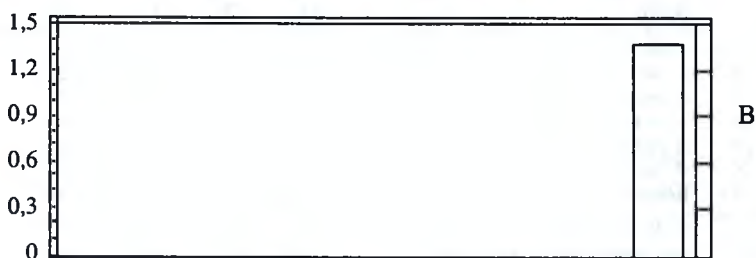
№ семей	Материнские (♀) и отцовские (♂) деревья, их форма роста и тип поверхности ствола	Число узорчатых растений		Форма роста (число растений, шт.)		
		всего	в %	в/ств.	к/ств.	куст.
	♀ № 124 (в/ств, буг)					
1	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	12	80	0	12	0
2	♂ № 115 (в/ств, ребр+ м/буг)	11	79	5	6	0
	Всего	23	79	5	18	0
	♀ № 112 (в/ств, ребр)					
3	♂ № 89 (в/ств, буг)	11	73	1	9	1
4	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	9	70	0	8	1
	Всего	20	72	1	17	2
	♀ № 60 (куст, ш/ут)					
5	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	11	61	5	6	0
6	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	11	65	1	9	1
7	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	11	61	2	8	1
	Всего	33	62	8	23	2
	♀ № 51 (в/ств, ш/ут)					
8	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	13	87	1	11	1
9	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	11	85	3	7	1
10	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	8	67	1	6	1
11	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут)	10	63	3	7	0
	Всего	42	75	8	31	3
	♀ № 115 (в/ств, ребр+ м/буг)					
12	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	6	60	4	2	0
13	♂ № 89 (в/ств, буг)	6	40	4	2	0
14	♂ № 63 (куст, буг)	6	46	1	4	1
15	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	11	70	5	6	0
16	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	11	79	6	4	1
	Всего	40	59	20	18	2
	♀ № 44 (к/ств, м/буг)					
17	♂ № 328 (в/ств, ребр + м/буг)	15	71	5	9	1
18	♂ № (332+102) (в/ств, м/буг)	14	93	4	8	2
19	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут + буг)	13	87	2	11	0
	Всего	42	83	11	28	3
	♀ № 273 (куст, м/буг)					
20	♂ № (817+101) (в/ств, ш/ут + буг)	5	50	0	4	1
21	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	8	53	3	5	0
22	♂ № 89 (в/ств, буг)	7	58	1	6	0
	Всего	20	54	4	15	1
	♀ № 63 (куст, буг)					
23	♂ № (24+5) (в/ств, ш/ут + буг)	9	70	1	8	0
24	♂ № 89 (в/ств, буг)	8	57	0	8	0
	Всего	17	64	1	16	0



Кластеры
 Доминирующие типы
 поверхности ствола: б/уз, сл.уз, м/буг б/уз, буг, м/буг б/уз, ш/ут, сл.уз



Кластеры
 Доминирующие типы
 поверхности ствола: буг, ш/ут, ребр м/буг, буг, ш/ут б/уз, ш/ут, сл.уз ш/ут, м/буг, ребр, сл.уз



Кластеры
 Доминирующие типы
 поверхности ствола: ш/ут буг

Рис. 15. Группирование гибридных семей по типу поверхности ствола у десятилетних особей высокоствольной (А), короткоствольной (Б) и кустообразной (В) форм роста

Типы поверхности ствола: ш/ут – шаровидноутолщенный, м/буг – мелкобугорчатый, буг – бугорчатый, ребр – ребристый, б/уз – без признаков узорчатости, сл. уз – со слабовыраженными признаками узорчатости

зорчатый), наиболее существенно разделяющие выделенные группы семей (табл. 7). Из этих типов поверхности ствола наиболее информативными для разделения семей на группы, исходя из величин F-критерия исключения, дискриминаторов из дискриминационных функций, являются деревья карельской березы с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола (наибольшее значение F-критерия исключения), затем следуют обычные безузорчатые и ребристые. Результаты групповой классификации с учетом выделенных дискриминаторов показали 100%-ную корректность разделения семей на группы-кластеры (табл. 8). Эти группы семей статистически достоверно отличаются друг от друга попарно по F-критерию.

При классификации семей гибридных растений карельской березы по характеру поверхности ствола у особей с короткоствольной формой роста выявлены четыре группы (рис. 15, Б), в которых доминируют ярко выраженные узорчатые типы. Результаты пошагового дискриминантного анализа подтвердили корректность полученной классификации. Наиболее информативными для группирования семей по F-критерию исключения (табл. 7) оказались безузорчатый, затем – мелкобугорчатый и бугорчатый типы поверхности ствола.

У растений карельской березы кустообразной формы роста в результате кластеризации семей выделены три группы (рис. 15, В). В первой, самой многочисленной по гибридным семьям, доминирующие формы отсутствуют ввиду малочисленности деревьев с кустообразной формой роста в каждой семье. Во второй группе доминирует шаровидноутолщенный тип поверхности ствола, в третьей – бугорчатый. Пошаговый дискриминантный анализ показал, что шаровидноутолщенный тип поверхности ствола наиболее информативен для различения этих трех групп (табл. 7).

Для деревьев карельской березы всех форм роста на 1975 г. при классификации отмечено убывание насыщенности кластеров по числу гибридных семей (табл. 9).

Следовательно, в первое десятилетие своего развития карельская береза начинает фенотипически активно проявлять признаки узорчатости. По результатам кластеризации семей для высокоствольной формы роста наиболее характерно наличие обычных безузорчатых растений, а для короткоствольной и кустообразной – узорчатых. По типу поверхности ствола среди узорчатых преобладают шаровидноутолщенный и бугорчатый. Доминирующие позиции по частоте встречаемости для всех форм роста на десятый год развития карельской березы принадлежат

Таблица 7

Результаты отбора дискриминаторов

Включенные дискриминаторы (тип поверхности ствола)	Статистика		Табличные значения F -критерия
	F -включения	F -исключения	
	Форма роста		
	Высокоствольная		
Шаровидноутолщенный	48,28	46,98	
Безузорчатый	13,38	14,11	$F_{\text{доп.}}^{\text{вкл.}} = 3,47$
Ребристый	4,96	4,96	$F_{\text{доп.}}^{\text{иск.}} = 3,46$
	Короткоствольная		
Безузорчатый	125,36	114,92	$F_{\text{доп.}}^{\text{вкл.}} = 3,1$
Мелкобугорчатый	7,63	11,87	$F_{\text{доп.}}^{\text{иск.}} = 3,0$
Бугорчатый	11,60	11,60	
	Кустообразная		
Шаровидноутолщенный	225,20	225,2	$F_{\text{доп.}}^{\text{вкл.}} = 3,47$ $F_{\text{доп.}}^{\text{иск.}} = 3,46$

Таблица 8

Матрицы трех вариантов групповой классификации семей карельской березы

Группа семей	% корректности	Число семей, классифицированных в группы			
		I	II	III	IV
		Форма роста			
		Высокоствольная			
I	100	13	0	0	—
II	100	0	6	0	—
III	100	0	0	5	—
Суммарный	100	13	6	5	—
		Короткоствольная			
I	100	10	0	0	0
II	85,7	1	6	0	0
III	100	0	0	4	0
IV	100	0	0	0	3
Суммарный	95,8	11	6	4	3
		Кустообразная			
I	100	13	0	0	—
II	100	0	6	0	—
III	20	4	0	1	—
Суммарный	83,3	17	6	1	—

**Результаты кластеризации гибридных семей
карельской березы по типу поверхности ствола по десятилетиям**

Год	I кластер		II кластер		III кластер		IV кластер	
	Число гибридных семей	Доминирующий тип поверхности ствола	Число семей	Доминирующий тип поверхности ствола	Число семей	Доминирующий тип поверхности ствола	Число семей	Доминирующий тип поверхности ствола
	Форма роста							
Высокоствольная								
1975	13	б/уз сл.уз м/буг	6	б/уз буг м/буг	5	б/уз ш/ут сл.уз	-	-
1986	10	б/уз буг м/буг	7	б/уз м/буг	7	б/уз	-	-
1999	11	-	13	б/уз м/буг буг	-	-	-	-
Короткоствольная								
1975	10	буг ш/ут ребр	7	м/буг буг ш/ут	4	буг м/буг б/уз	3	ш/ут м/буг ребр сл.уз
1986	14	буг м/буг ш/ут	7	м/буг буг	3	ш/ут м/буг буг	-	-
1999	7	м/буг буг	10	буг м/буг	7	буг ш/ут м/буг	-	-
Кустообразная								
1975	13	-	6	ш/ут	5	буг.	-	-
1986	18	-	6	ш/ут м/буг	-	-	-	-
1999	21	-	3	ш/ут	-	-	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 18. Типы поверхности ствола: ш/ут – шаровидно-утолщенный; м/буг – мелкобугорчатый; буг – бугорчатый; ребр – ребристый; б/уз – без признаков узорчатой текстуры в древесине; сл.уз – слабое проявление признаков узорчатой текстуры в древесине. Позиции доминирующих типов поверхности ствола располагаются в порядке убывания встречаемости слева направо.

Число гибридных растений карельской березы по вариантам скрещивания

Характеристика материнских деревьев	Характеристика отцовских растений		
	№ (24+5) в/ств, ш/ут + буг	№ 63 куст, буг	№ 89 в/ств, буг
№ 44 к/ств, м/буг	0	0	0
№ 51 в/ств, ш/ут	13	0	0
№ 60 куст, ш/ут	18	0	0
№ 63 куст, ш/ут	13	0	14
№ 112 в/ств, ребр	0	0	15
№ 115 в/ств, ребр	14	13	15
№ 124 в/ств, буг	0	0	0
№ 273 куст, м/буг	15	0	12
Всего гибридов	73	13	56

Примечание. Форма роста: в/ств – высокоствольная, к/ств – короткоствольная, куст – кустообразная. Тип поверхности ствола: ш/ут – шаровидноутолщенный, м/буг – мелкобугорчатый, буг – бугорчатый, ребр – ребристый.

шаровидноутолщенному и бугорчатому, а также обычному без признаков узорчатости типам поверхности ствола.

Проследим проявление в потомстве фенотипических признаков, характеризующих родительские деревья. Число гибридных растений карельской березы по вариантам скрещивания даны в табл. 10. Представляется целесообразным отдельно рассмотреть влияние материнских и отцовских растений на формирование признаков узорчатости в потомстве.

Сравнительный анализ влияния материнских растений на разнообразие в проявлении признаков узорчатости в потомстве по формам роста (табл. 11) свидетельствует о том, что уже в первое десятилетие развития материнские растения определяют структуру распределения семей по типу поверхности ствола и их принадлежность к определенным кластерам.

У деревьев карельской березы высокоствольной формы роста наибольшее влияние на формирование доминирующих в I кластере типов поверхностей ствола оказывают материнские растения № 51 (форма роста – высокоствольная, тип поверхности ствола – шаровидноутолщенный) и № 273 (кустообразная, мелкобугорчатый), во II – № 44 (короткоствольная, мелкобугорчатый) и № 115 (высокоствольная, мелкобугорчатый, частично ребристый), в III – № 60 (кустообразная, шаровидноутолщенный) (табл. 11). Ведущие позиции для деревьев высокоствольной формы роста (табл. 9) на 1975 г. занимают обычный безузорчатый тип, затем со слабовыраженным проявлением

Характеристика отцовских растений				Всего гибридов
№ 115 в/ств, ребр + м/буг	№ 328 в/ств, ребр + м/буг	№ (332+102) в/ств, м/буг	№ (817+101) в/ств, ш/ут + буг	
0	21	15	15	51
0	15	12	16	56
0	18	17	0	53
0	0	0	0	27
0	0	13	0	28
0	10	16	0	68
14	0	15	0	29
0	0	0	10	37
14	64	88	41	349

признаков узорчатости и мелкобугорчатый. Начинают проявляться бугорчатый и шаровидноутолщенный типы поверхности ствола.

Для гибридных растений карельской березы короткоствольной формы роста существенное влияние на формирование доминирующих форм в I кластере поверхностей ствола принадлежит материнским растениям № 51, 63 (кустообразная, бугорчатый), 112 (высокоствольная, ребристая), во II кластере – № 115, в III – № 60, IV – № 51 (табл. 11). Преобладающие позиции в доминировании поверхностей ствола у деревьев карельской березы короткоствольной формы роста занимают бугорчатый, мелкобугорчатый и шаровидноутолщенный типы (см. табл. 9).

Для особей карельской березы кустообразной формы роста ведущие позиции при формировании гибридов в I кластере занимают материнские деревья № 44, 60, 63, 115, 124 и 273. Во II кластере наиболее существенное влияние на проявление шаровидноутолщенного типа поверхности ствола оказывает материнское дерево № 51. В III кластере наибольшее влияние на проявление бугорчатого типа поверхности ствола оказывает материнское дерево № 115 (см. табл. 11).

При оценке участия отцовских деревьев (табл. 12) в наследовании признаков узорчатости в потомстве среди деревьев высоко- и короткоствольной формы роста было выявлено сильное влияние карельской березы от совместного использования пыльцы деревьев № (24 + 5) (высокоствольная, шаровидноутолщенный) и

**Частота появления семей от разных материнских растений карельской березы
в кластерах для трех форм роста**

Клас-тер	Год	Материнские растения							
		№ 44*	№ 51	№ 60	№ 63	№ 112	№ 115	№ 124	№ 273
		Форма роста							
Высокоствольная									
I	1975	0	3	1	1	2	2	1	3
	1986	1	1	2	0	1	3	1	1
	1999	1	1	2	2	0	2	1	2
II	1975	2	1	0	0	0	2	1	0
	1986	1	3	0	0	1	1	1	0
	1999	2	3	1	0	2	3	1	1
III	1975	1	0	2	1	0	1	0	0
	1986	1	0	1	2	0	1	0	2
	1999	0	0	0	0	0	0	0	0
Короткоствольная									
I	1975	1	2	0	2	2	1	1	1
	1986	2	2	2	2	1	2	1	2
	1999	1	0	0	0	1	3	2	0
II	1975	1	0	1	0	0	4	1	0
	1986	1	0	0	0	1	3	1	1
	1999	0	1	2	2	1	2	0	2
III	1975	1	0	2	0	0	0	0	1
	1986	0	2	1	0	0	0	0	0
	1999	2	3	1	0	0	0	0	1
IV	1975	0	2	0	0	0	0	0	1
Кустообразная									
I	1975	2	1	2	2	0	2	2	2
	1986	2	2	2	2	1	5	2	2
	1999	2	3	3	2	2	5	2	2
II	1975	1	2	1	0	1	0	0	1
	1986	1	2	1	0	1	0	0	1
	1999	1	1	0	0	0	0	0	1
III	1975	0	1	0	0	1	3	0	0
	1986	0	1	0	0	0	0	0	0
	1999	0	0	0	0	0	0	0	0

* Характеристики материнских растений см. в табл. 5, 6.

№ (332 + 102) (высокоствольная, мелкобугорчатый). Для гибридных растений кустообразной формы роста – смеси пыльцы, полученной от деревьев № 332 и 102. В дальнейшем данные по оценке влияния материнских и отцовских растений на наследование признака “карелистости” в потомстве можно использовать

Влияние отцовских растений карельской березы на частоту проявления признаков узорчатости в потомстве по формам роста

Клас-тер	Год	Отцовские растения						
		№ (24+5)*	№ 63	№ 89	№ 115	№ 328	№ (332+102)	№ (817+101)
		Форма роста						
Высокоствольная								
I	1975	2	2	3	0	1	3	2
	1986	3	0	1	0	4	2	0
	1999	1	1	2	0	2	3	2
II	1975	2	0	0	1	2	1	0
	1986	1	0	1	1	0	3	1
	1999	4	0	2	1	2	3	1
III	1975	1	0	1	0	1	1	1
	1986	1	1	2	0	0	1	2
	1999	0	0	0	0	0	0	0
Короткоствольная								
I	1975	3	0	2	0	0	3	2
	1986	3	1	3	0	1	5	1
	1999	1	0	1	1	1	2	1
II	1975	0	1	1	1	2	2	0
	1986	2	0	1	1	1	1	1
	1999	3	2	2	0	0	3	0
III	1975	1	0	1	0	1	0	1
	1986	0	0	0	0	2	0	1
	1999	1	0	0	0	3	1	2
IV	1975	1	0	0	0	1	1	0
	1986	0	0	0	0	0	0	0
	1999	0	0	0	0	0	0	0
Кустообразная								
I	1975	3	0	2	1	3	2	2
	1986	4	1	3	1	1	6	2
	1999	5	1	4	1	2	6	2
II	1975	1	0	1	0	1	2	1
	1986	1	0	1	0	3	0	1
	1999	0	0	0	0	2	0	1
III	1975	1	1	1	0	0	2	0
	1986	0	0	0	0	0	0	0
	1999	0	0	0	0	0	0	0

* Характеристики отцовских растений см. в табл. 5, 6.

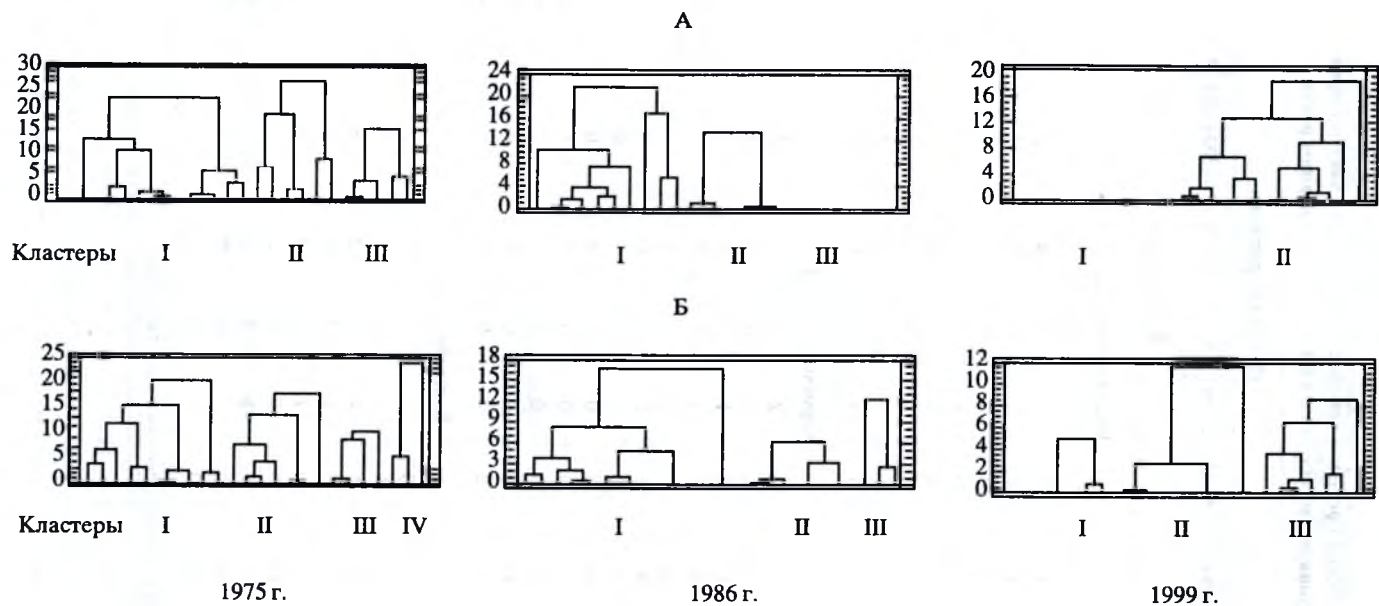


Рис. 16. Группирование гибридных семей карельской березы по характеру поверхности ствола у особей высокоствольной (А) и короткоствольной (Б) форм роста в отдельные десятилетия их развития

для подбора комбинаций скрещивания при получении гибридного потомства целевого назначения.

По такому же принципу была проведена классификация формового разнообразия гибридных семей карельской березы в проявлении узорчатости с выделением доминирующих позиций типов поверхности ствола на второе (к 1986 г.) и третье (к 1999 г.) десятилетия развития растений (рис. 16). Результаты кластеризации (см. табл. 9, рис. 16, А, Б) показали, что в структуре неоднородности семей карельской березы по типу поверхности ствола наиболее разнообразны деревья с короткоствольной формой роста: четыре кластера выделяются к 1975 г., три – к 1986 г. и три – к 1999 г. (рис. 16, Б). Менее вариабельна структура семей по типам поверхности ствола высокоствольной: выделяются по три кластера – на 1975 и 1986 и два – на 1999 г. (рис. 16, А) и кустообразной форм роста: три кластера на 1975 г. и по два на 1986 и 1999 г.

Из результатов классификации потомства по десятилетиям в течение 1965–1999 гг. следует, что шаровидноутолщенный тип поверхности ствола доминирует у растений карельской березы кустообразной формы роста, реже – у короткоствольной (см. табл. 9). Мелкобугорчатый тип поверхности ствола наиболее ярко проявляется у растений высоко- и короткоствольной и очень слабо – у кустообразной форм роста. К устойчивым по доминированию можно отнести также и бугорчатый тип поверхности ствола, который в основном характерен растениям карельской березы короткоствольной формы роста, а обычный безузорчатый тип поверхности ствола занимает первые доминирующие позиции только у растений высокоствольной формы роста во всех семьях. Самыми слабыми по степени фенотипического проявления при оценке сходства и кластеризации семей являются типы поверхности ствола со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости и особенно ребристый. По частоте встречаемости отдельных типов поверхности ствола во всех кластерах за годы исследования можно сделать вывод о равномерности парного сходства семей. По всей вероятности, эта равномерность объясняется характером гибридизации.

Таким образом, на основании последовательных, многолетних наблюдений за характером проявления признаков узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы нами выделены доминирующие типы поверхности ствола у деревьев по десятилетиям их развития (в течение 35 лет), подтверждена корректность полученной классификации. Установлено также наличие взаимосвязи между формой роста и типом поверхности ствола у карельской березы в отдельные десятилетия.

4.4. Взаимовлияние роста растений и процесса образования узорчатой текстуры древесины у карельской березы

В свое время Н.О. Соколов [1950], изучая естественные популяции, отмечал, что карельская береза в отличие от березы бородавчатой (березы повислой) имеет ряд признаков, присущих поверхности ее ствола независимо от высоты. В то же время в литературе имеются указания [Любавская, 1978] о том, что у карельской березы по мере перехода от древовидных к кустовидным формам усиливается узорчатость текстуры. В.И. Ермаков [1986] проявление узорчатой текстуры в древесине гибридного потомства также связывает с формой роста деревьев: в группе высокоствольных растений около 16% гибридов обладают узорчатой текстурой древесины, тогда как у короткоствольных – более 90%. Отсюда кажется очевидным, что при формировании узорчатой текстуры в древесине происходит замедление роста растений в высоту. Существуют мнения о том, что это происходит или в результате искривления волокон [Saarnijoki, 1944] или вследствие значительного накопления в древесине паренхимы и сердцевинных лучей при слабом развитии сосудов [Багаев С.Н., 1984]. Вместе с тем выше было отмечено, что узорчатость в древесине карельской березы образуется исключительно в период интенсивного роста растений.

Как было сказано выше, внешнее проявление узорчатой текстуры древесины возможно в редких случаях – на 3–5-й год, обычно – 8–10-й, иногда – 20-й год развития растений. Наблюдения за ростом семенного потомства карельской березы позволили А.Я. Любавской [1975] высказать предположение о том, что дифференциация растений по габитусу начинается уже с первого года жизни и большая часть растений, предрасположенных к образованию узорчатой текстуры древесины, развивается не из крупномерных сеянцев, а из нестандартных и угнетенных. По ее мнению, в производственных условиях не придают этому значения и при посадке выбирают быстрорастущие, часто безузорчатые особи, выбраковывая медленнорастущие, но потенциальные “карелки”.

Для определения наличия взаимовлияния высоты растений и типа поверхности ствола нами были проведены исследования с привлечением регрессионного анализа. Для каждой формы роста по каждому десятилетию были получены следующие уравне-

ния регрессии:

$$y = a_0 + a_1^* \sqrt{x} \quad \text{или} \quad y = b_0 + b_1^* x^2,$$

где y – значение зависимой переменной (или типа поверхности ствола, или формы роста); x – значение независимой переменной (или типа поверхности ствола, или формы роста).

Во всех полученных уравнениях свободные коэффициенты оказались незначимы, а коэффициенты регрессии значимы с 5%-ным уровнем. Все уравнения достоверны с 5%-ным уровнем значимости.

Из оценки взаимовлияния типа поверхности ствола и высоты растений (табл. 13), следует, что при кустообразной форме роста карельской березы замедленный рост ее ствола оказывает определенное влияние на развитие узорчатой текстуры в древесине (коэффициент регрессии – 8,6), в результате формируется преимущественно шаровидноутолщенный тип поверхности ствола. В то же время у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы отмечено слабое влияние высоты на радиальный прирост деревьев (немного более заметное при шаровидноутолщенном типе поверхности ствола) и, соответственно, на узорчатость древесины ствола.

Обратная картина наблюдается при оценке влияния характера поверхности ствола на вертикальный рост дерева (табл. 13). Так, для высокоствольной формы роста карельской березы выявлена сильная степень зависимости скорости роста дерева в высоту от типа поверхности ствола и особенно сильно это выражено у деревьев, имеющих ребристый и шаровидноутолщенный тип (коэффициент регрессии – 89,3 и 69,7 соответственно). Особи, имеющие мелкобугорчатый и бугорчатый типы поверхности ствола влияют в меньшей степени (коэффициент регрессии – 53,2 и 58,4 соответственно) и приблизительно одинаково на скорость роста растений в высоту. Отсутствует какое-либо влияние безузорчатого типа поверхности ствола на рост растений в высоту.

Среди деревьев короткоствольной формы роста при оценке взаимовлияния типа поверхности ствола и высоты растений карельской березы прослеживаются четкие различия узорчатых и обычных безузорчатых типов поверхности ствола. В наиболее сильной и приблизительно одинаковой степени выявлено положительное влияние характера поверхности ствола на рост растений в высоту, обладающих ребристым типом, безузорчатым и со слабовыраженными признаками узорчатости (коэффициент регрессии – 53,0; 55,3 и 58,7, соответственно). Наличие узорчатости

Таблица 13

**Взаимовлияние высоты растений и типа
поверхности ствола в гибридном потомстве карельской березы**

Переменные		Форма роста			Переменные		Форма роста		
Зависимые (тип поверх- ности ствола)	Независи- мые (высота)	Высоко- ствольная	Коротко- ствольная	Кусто- образная	Зависимые (тип поверх- ности ствола)	Независи- мые (высота)	Высоко- ствольная	Коротко- ствольная	Кусто- образная
		Коэффициент регрессии					Коэффициент регрессии		
Ф ₄	Н ₄	0,88	0,16	8,56	Н ₄	Ф ₄	69,71	31,71	0,11
Ф ₅	Н ₅	0,02	0,02	–	Н ₅	Ф ₅	53,21	36,08	–
Ф ₆	Н ₆	0,01	0,03	8,22	Н ₆	Ф ₆	58,38	22,64	0,1
Ф ₇	Н ₇	0,01	0,02	–	Н ₇	Ф ₇	89,28	52,99	–
Ф ₈	Н ₈	–	0,02	–	Н ₈	Ф ₈	–	55,34	–
Ф ₉	Н ₉	0,02	0,02	–	Н ₉	Ф ₉	51,17	58,70	–

Примечание. Ф – типы поверхности ствола карельской березы: Ф₄ – шаровидноутолщенный; Ф₅ – мелкобугорчатый; Ф₆ – бугорчатый; Ф₇ – ребристый; Ф₈ – безузорчатый; Ф₉ – со слабовыраженными признаками узорчатости. Н₄; Н₅; Н₆; Н₇; Н₈; Н₉ – высота деревьев карельской березы с соответствующими типами поверхности ствола.

в древесине растений с шаровидноутолщенным, мелкобугорчатым и бугорчатым типом поверхности ствола оказывает менее сильное влияние на высоту растений (коэффициент регрессии – 31,7; 36,1 и 22,6, соответственно).

Таким образом, изучение взаимовлияния высоты деревьев карельской березы и проявления у них косвенных признаков узорчатой текстуры в древесине ствола показало наличие такой зависимости у растений, имеющих кустообразную форму роста. У деревьев карельской березы, имеющих высоко- и короткоствольную форму роста, тип образующейся поверхности ствола не проявляет выраженной зависимости от его высоты. В то же время высота растений в определенной степени связана с формирующимся у них типом поверхности ствола, что особенно заметно проявляется на ранних этапах (в первые 10 лет) развития растений карельской березы, когда наряду с интенсивным ростом у растений происходит активное образование узорчатой текстуры в древесине.

4.5. Основные закономерности изменения типа поверхности ствола у карельской березы в онтогенезе

Многолетние наблюдения за ростом и развитием сибирского потомства карельской березы дали основание предположить существование внешне слабо заметного (или скрытого во времени) изменения типа поверхности ствола у деревьев в онтогенезе. Так, изучая динамику проявления признаков карельской березы в зависимости от возраста, А.П. Евдокимов [1989] отмечал, “...что особи с отдельными вздутиями на поверхности ствола по мере развития узорчатости переходят в категорию особей с мелкобугорчатой поверхностью ствола”. Автор полагает, что «признаки “мелкая бугорчатость” и “отдельные вздутия” характеризуют один и тот же процесс формирования узорчатой древесины на разных возрастных стадиях» (с. 46). По данным Н.О. Соколова [1950], “с возрастом неровно бугорчатая поверхность выравнивается (сглаживается), так как на стволе развивается кора с толстой коркой” (с. 52). Согласно нашим наблюдениям [Ермаков и др., 1995], особенно ярко хронографическая изменчивость поверхности ствола проявляется в начале образования узорчатости древесины, в онтогенезе происходит ослабление этого процесса.

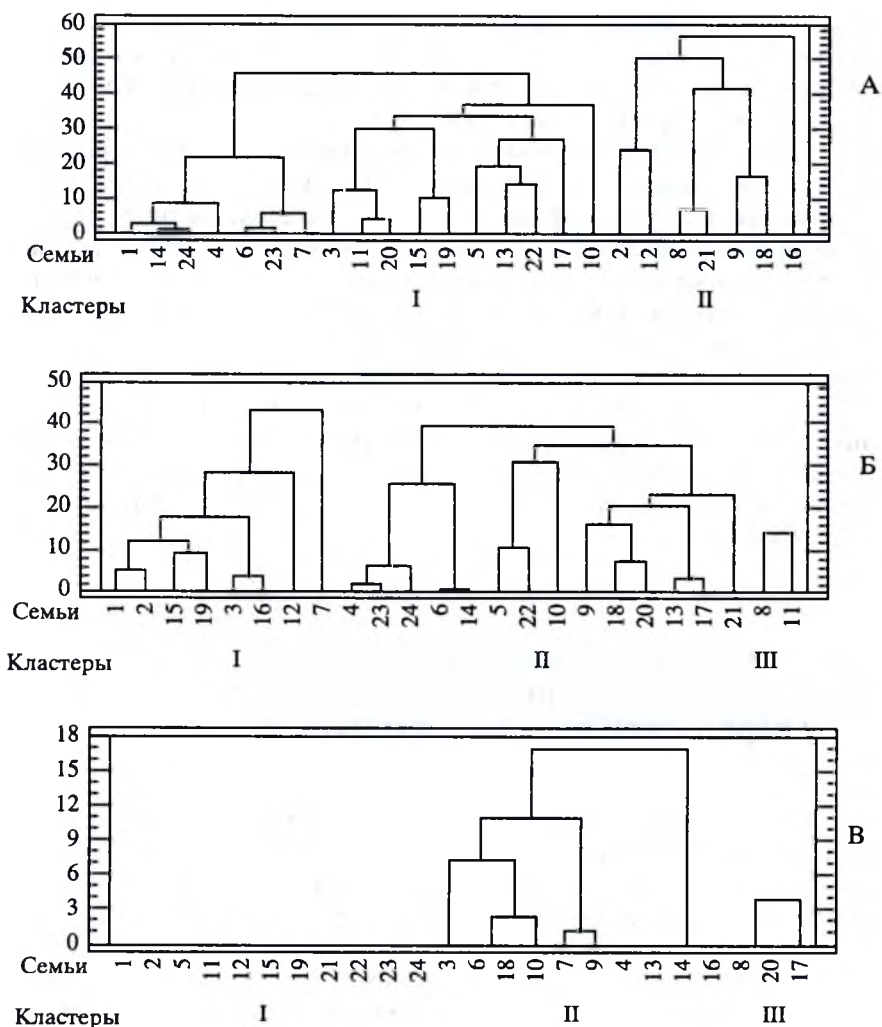


Рис. 17. Группирование гибридных семей по типу поверхности ствола у особей высокоствольной (А), короткоствольной (Б) и кустообразной (В) форм роста за три десятилетия развития

Наибольшее развитие внешних признаков, отличающих карельскую березу от других берез, наблюдается к 25–30 годам, которые затем сглаживаются [Евдокимов, 1989]. Более подробных данных нам обнаружить не удалось.

Вместе с тем изучение динамики изменения признаков проявления узорчатой текстуры древесины (по типу поверхности ство-

ла) в гибридном потомстве карельской березы в течение 35 лет их развития в условиях Карелии, позволило нам высказать предположение о преобладании отдельных типов поверхности ствола у различных форм роста и возможности их взаимоотношения в онтогенезе. Для проверки этого предположения были привлечены кластерный и факторный анализы.

Для деревьев *высокоствольной* формы роста карельской березы за три десятилетия развития при кластеризации семей получили два кластера объемами в 17 и 7 семей (рис. 17, А, табл. 14). По величинам центроидов в I кластере на первое десятилетие (1975 г.) доминирующие позиции занимали: обычный тип поверхности ствола без признаков узорчатости, мелкобугорчатый и шаровидноутолщенный; во втором десятилетии (1986 г.) – мелкобугорчатый и обычный без признаков узорчатости, а в третьем (1999 г.) – по степени доминирования выделялись бугорчатый, шаровидноутолщенный и ребристый. Следует иметь в виду, что большинство обычных безузорчатых деревьев к 30-ти годам развития растений (1999 г.) нами были спилены в связи с проведением ухода за культурами карельской березы. Наличие обычных безузорчатых особей, возможно, показало бы их преобладающее развитие и в третьем десятилетии.

Следовательно, для карельской березы *высокоствольной* формы роста в течение всех трех десятилетий преобладающее развитие имели бугорчатый и шаровидноутолщенный типы поверхности ствола, а также обычный тип без признаков узорчатости.

Для растений карельской березы *короткоствольной* формы роста в результате кластеризации получили три группы с числом семей в каждой из них соответственно 8, 14 и 2 (рис. 17, Б). В первой группе на 1975 г. доминирующее формирование получили типы поверхности ствола: со слабовыраженным проявлением признаков, без признаков узорчатости, а также ребристый (табл. 14). На второе десятилетие (1986 г.) преобладали шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый типы; на третье (1999 г.) – ребристый, со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости и мелкобугорчатый. Во второй группе, самой многочисленной, ведущее развитие в течение трех десятилетий (и особенно во второе) получили мелкобугорчатый, бугорчатый и шаровидноутолщенный типы поверхности ствола. В третьей на протяжении трех десятилетий доминировали мелкобугорчатый, шаровидноутолщенный и бугорчатый.

Следовательно, у деревьев карельской березы, имеющих *короткоствольную* форму роста, ведущие позиции при формирова-

**Результаты кластеризации гибридных семей карельской березы
различных форм роста**

Год	I кластер	II кластер	III кластер
	Доминирующий тип поверхности ствола		
<i>Высокоствольная</i>			
1975	Безузорчатый*	Безузорчатый	—
	Мелкобугорчатый	Мелкобугорчатый	
	Шаровидноутолщенный	Слабовыраженная узорчатость	
1986	Мелкобугорчатый	Мелкобугорчатый	—
	Безузорчатый	Шаровидноутолщенный	
	Бугорчатый	Безузорчатый	
1999	Бугорчатый	Бугорчатый	—
	Шаровидноутолщенный	Шаровидноутолщенный	
	Ребристый	Ребристый	
<i>Короткоствольная</i>			
1975	Слабовыраженная узорчатость	Безузорчатый	Мелкобугорчатый
	Безузорчатый	Слабовыраженная узорчатость	Шаровидноутолщенный
	Ребристый	Ребристый	Бугорчатый
1986	Шаровидноутолщенный	Мелкобугорчатый	Шаровидноутолщенный
	Мелкобугорчатый	Бугорчатый	Бугорчатый
	Ребристый	Шаровидноутолщенный	Ребристый
1999	Ребристый	Ребристый	—
	Слабовыраженная узорчатость	Шаровидноутолщенный	
	Мелкобугорчатый	—	
<i>Кустообразная</i>			
1975	—	Шаровидноутолщенный	Мелкобугорчатый
		Безузорчатый	Бугорчатый
1986	—	Шаровидноутолщенный	—
		Мелкобугорчатый	
1999	—	—	—

* Позиции доминирующих типов поверхности ствола располагаются в порядке убывания величин центроидов.

нии поверхности ствола занимали мелкобугорчатый и бугорчатый типы. Далее из результатов факторного анализа будет видно, что эти два типа сменяют друг друга по десятилетиям.

Для семей карельской березы, включающих растения с *кустообразной* формой роста (рис. 17, В), в результате кластерного анализа получили три группы объемом 11, 10 и 3 семей. В семь-

ях первой группы, составляющей 45,8% от общего числа, не выявились доминирующие типы поверхности ствола в связи с отсутствием у них растений кустообразной формы роста. Во второй группе доминирующее развитие в семьях получили шаровидно-утолщенный и мелкобугорчатый – на второе десятилетие. В третьей – ведущие позиции в семьях получили мелкобугорчатый, бугорчатый и шаровидноутолщенный типы поверхности ствола на 1975 г. В целом, по всем группам семей наибольшее развитие у растений карельской березы кустообразной формы роста получил шаровидноутолщенный тип поверхности ствола (табл. 14).

Таким образом, у деревьев карельской березы всех форм роста доминирующими типами поверхности ствола в течение трех десятилетий явились мелкобугорчатый и шаровидноутолщенный.

При поиске закономерностей развития отдельных типов поверхности ствола и их сочетаний в sibсовом потомстве карельской березы в онтогенезе предполагалось изучить проявление как самосопряженности (степень устойчивости) каждого типа, так и взаимосопряженности (корреляция) различных типов поверхности ствола. Самосопряженность означала проявление устойчивости (стабильности) или неустойчивости (нестабильности) при индивидуальном формировании определенного типа поверхности ствола в течение 1965–1999 гг., а взаимосопряженность – параллельность (совместимость) развития нескольких типов или апараллельность (несовместимость). Под апараллельностью подразумевалась несовместимость развития нескольких типов поверхности ствола у карельской березы в отдельные десятилетия и наличие смены одних типов другими по десятилетиям. Для выявления структуры само- и взаимосопряженности типов поверхности ствола использовался корреляционный и факторный анализы.

Анализ значений факторных нагрузок по их знакам и величинам позволила выявить некоторые закономерности динамики проявления характера поверхности ствола в гибридном потомстве карельской березы в онтогенезе. Одинаковые знаки факторных нагрузок у одного и того же типа в различные десятилетия указывали на стабильность его развития, а противоположные – на нестабильность. Одинаковые знаки нагрузок на разные типы поверхности ствола карельской березы в одном и том же десятилетии означали параллельность (совместимость) их проявления в этот период, а противоположные – на апараллельность (несовместимость).

Интересно рассмотреть результаты факторного анализа отдельно по формам роста карельской березы и начать его с результатов факторного решения, полученных для *коротко-*

Таблица 15

**Факторные нагрузки для короткоствольной
и кустообразной форм роста карельской березы**

Тип поверхности ствола	Форма роста							
	короткоствольная					кустообразная		
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₁	F ₂	F ₃
1975 г.								
Шаровидноутолщенный	-0,08	0,73	-0,39	0,13	-0,21	0,29	0,78	-0,04
Мелкобугорчатый	-0,26	-0,45	-0,09	0,70	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,35	-0,22	0,35	-0,68	-0,42	-0,18	-0,54	-0,37
Ребристый	-0,16	0,13	-0,15	-0,44	0,77	0	-0	0
Безузорчатый	0,06	-0,06	0,73	0,41	-0,08	0	-0	0
Слабовыраженная узорчатость	0,05	-0,22	-0,01	0,28	0,81	0	-0	0
1986 г.								
Шаровидноутолщенный	0,03	0,93	-0,03	-0,06	0,01	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,85	-0,33	-0,01	0,21	0,03	-0,21	0,32	0,81
Бугорчатый	0,87	-0,34	-0,04	-0,18	-0,04	-0,24	0,71	-0,55
Безузорчатый	-0,18	0,04	0,83	0,05	-0,07	0	-0	0
1999 г.								
Шаровидноутолщенный	0,08	0,87	0,20	-0,09	0,02	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,88	-0,34	0,01	0,11	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,93	-0,14	-0,13	-0,08	-0,04	0	-0	0
S ² %	29,93	21,51	13,92	9,12	8,83	38,24	23,17	13,08

Примечание. Здесь и в табл. 16 нагрузки, абсолютная величина которых больше 0,5, выделены полужирным шрифтом.

ствольной, так как она встречается в условиях Карелии достаточно часто и является более ценной по текстуре древесины. Из матрицы корреляции для этой формы роста извлечено пять факторов (F_1 – F_5) – главных компонент (табл. 15), описывающих общую дисперсию переменных (типов поверхности ствола) на 83,31%. По вычисленным через факторные нагрузки значениям факторов F_{1j} ; F_{2j} ; F_{3j} ; F_{4j} и F_{5j} рассмотрим проявление обнаруженных сторон структуры сопряженности типов поверхности ствола карельской березы короткоствольной формы роста (рис. 18) в сибсовом потомстве, полученном в результате контролируемого опыления.

По *первому* фактору (F_1) у деревьев карельской березы с мелкобугорчатым типом поверхности ствола на 1975, 1986 и 1999 гг. факторные нагрузки имеют одинаковые (отрицательные) знаки, что означает стабильность развития данного типа у потомков в течение 35 лет (табл. 15), и особенно в последние два десятилетия (максимальные по абсолютной величине нагрузки относятся на 1986 и 1999 гг.). Такая же тенденция, но по положительным нагрузкам, выявлена для бугорчатого типа поверхности ствола. Противоположные знаки факторных нагрузок мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхностей ствола на 1986 и 1999 гг. указывают на несовместимость их развития в онтогенезе в последние два десятилетия. Смена знаков нагрузок у этих типов по десятилетиям (отрицательные – у мелкобугорчатого на 1975 и 1999 гг., положительные – у бугорчатого на 1986 г.) показывает на то, что один тип поверхности ствола сменяет другой в процессе развития растений. Положительные значения *первого* фактора показали, что у 60% семей бугорчатый тип поверхности ствола стабильно развивался во второе и третье десятилетия и наиболее сильно проявился в семьях № 6 и 14 (рис. 18, А). В остальных семьях стабильное проявление “бугорчатости” выражено в меньшей степени, но достаточно равномерно по семьям. Отрицательные значения фактора показали устойчивость проявления мелкобугорчатого типа поверхности ствола на 1975, 1986 и 1999 гг. и особенно во второе и третье десятилетия у 40% семей и наиболее ярко в семьях № 12 и 19. Следует отметить, что в этих семьях в гибридизации участвовали деревья, имеющие мелкобугорчатый или бугорчатый характер поверхности ствола.

Во *втором* факторе (F_2) по положительным высоким нагрузкам выявлена стабильность развития шаровидноутолщенного типа поверхности ствола (табл. 15) у гибридов карельской березы в течение 35 лет и наиболее сильно она проявляется в семье № 11, менее сильно – семье № 8 и еще слабее – семьях № 20, 21 и 18

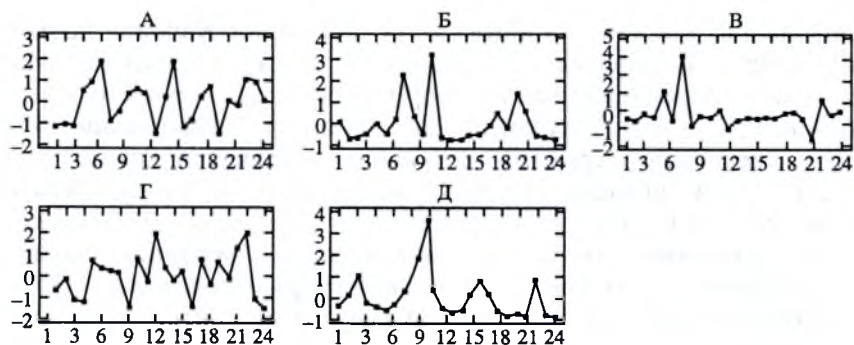


Рис. 18. Проявление структуры сопряженности типов поверхности ствола у карельской березы с короткоствольной формой роста

По вертикали – значения факторов F_{ij} ($i = 1 \div 5$; $j = 1 \div 24$): А – фактор F_{1j} ; Б – фактор F_{2j} ; В – фактор F_{3j} ; Г – фактор F_{4j} и Д – фактор F_{5j} ; по горизонтали – номера гибридных семей

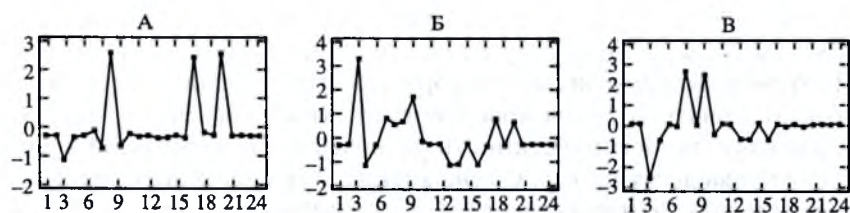


Рис. 19. Проявление структуры сопряженности типов поверхности ствола у карельской березы кустообразной формы роста

По вертикали – значения факторов F_{ij} ($i = 1 \div 3$; $j = 1 \div 24$): А – фактор F_{1j} ; Б – фактор F_{2j} ; В – фактор F_{3j} ; по горизонтали – номера гибридных семей

(рис. 18, Б), а по различию в знаках нагрузок у шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности – апараллельность их развития (несовместимость и смена). Отрицательные значения этого фактора выявили равномерность проявления по трем десятилетиям мелкобугорчатого типа поверхности ствола у 75% семей карельской березы.

Третий фактор (F_3) показал по положительным высоким нагрузкам стабильность развития обычного типа поверхности ствола без признаков узорчатости в течение первых двадцати лет у отдельных потомков 33% семей, что наиболее заметно в семье № 7 (рис. 18, В). Отсутствие части деревьев к 1999 г. привело к нулевой нагрузке на этот тип на третье десятилетие, что, по-видимому, не обнаружило его стабильности в течение всех 35 лет.

В этом факторе на первое и второе десятилетия можно также отметить несовместимость развития шаровидноутолщенного типа поверхности с безузорчатым (табл. 15).

В *четвертом* факторе (F_4) по положительным достаточно высоким нагрузкам и значениям в первое десятилетие прослеживается параллельность (совместимость) развития мелкобугорчатого характера поверхности ствола и обычной без признаков узорчатости (табл. 15) с доминированием мелкобугорчатого у 55% семей, что наиболее сильно проявляется в семьях № 12 и 22 (рис. 18, Г). По отрицательным нагрузкам и значениям за тот же период – у 45% семей совместимость (параллельность) формирования бугорчатого и ребристого типов с доминированием бугорчатого. Более ярко оно выражено в семьях № 9, 16 и 24. В *четвертом* факторе, как и в первом, выражена также несовместимость (апараллельность) развития мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхности ствола, но здесь она более ярко проявляется в первое десятилетие.

Пятый фактор (F_5) по положительным одинаково высоким нагрузкам и значениям в первое десятилетие отразил совместное формирование двух типов поверхности ствола – ребристого и со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости (табл. 15). Наиболее сильно по значениям фактора оно выражено в семье № 10 и одинаково, но с меньшей степенью в семьях № 3, 16 и 22 (рис. 18, Д). Отсутствие деревьев к 1986 и 1999 гг. привело к нулевым нагрузкам в этом факторе на эти переменные. Их наличие, возможно, показало бы совместное развитие выделенных типов в течение всех лет исследования.

Таким образом, выявленная структура сопряженности шести типов поверхности ствола карельской березы с короткоствольной формой роста показала стабильность развития шаровидноутолщенного, мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхности ствола с преобладанием мелкобугорчатого на протяжении трех десятилетий ее развития. Кроме того, установлена несовместимость формирования в отдельные десятилетия шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого, мелкобугорчатого и бугорчатого и наличие смены этих типов поверхности ствола друг на друга по десятилетиям. В первое десятилетие отмечена несовместимость развития у растений безузорчатого типа поверхности ствола с остальными типами, кроме типа со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости.

Для *кустообразной* формы роста карельской березы по результатам факторного анализа получено три фактора (табл. 15, рис. 19). *Первый* фактор (F_1) по положительным оценкам нагру-

зок показал стабильность развития шаровидноутолщенного типа поверхности ствола в течение тридцати пяти лет развития, особенно во второе и третье десятилетия, а по отрицательным – параллельность (совместимость) формирования мелкобугорчатого и бугорчатого типов на 1986 г. (табл. 15). В гибридном потомстве карельской березы кустообразной формы роста по положительным значениям *первого* фактора в течение трех десятилетий и особенно в последние два ярко проявилась шаровидная утолщенность ствола в семьях № 8, 17, 20 (рис. 19, А). В остальных семьях, и заметнее всего в семье № 3, на второе десятилетие по отрицательным значениям фактора выражена параллельность (совместимость) развития мелкобугорчатого и бугорчатого типов с доминированием последнего.

Второй фактор (F_2) по положительным и отрицательным нагрузкам и значениям выявил невозможность совместного развития шаровидноутолщенного и бугорчатого типов поверхности ствола у карельской березы в течение первого и совместимость развития мелкобугорчатого и бугорчатого в течение второго десятилетия (табл. 15), что особенно ярко по значениям факторов проявилось в семье № 3 и достаточно заметно у № 9 (рис. 19, Б). В остальных семьях и особенно у № 4, 13, 14 и 16 по отрицательным значениям фактора к 1975 г. видно равномерное проявление бугорчатой поверхности ствола.

В *третьем* факторе (F_3) в гибридном потомстве карельской березы по отрицательным нагрузкам и значениям ярко выражена стабильность бугорчатого типа (семья № 3) в первое и особенно во второе десятилетие (табл. 15). К 1986 г. заметна апараллельность (несовместимость) проявления мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхности ствола. Мелкобугорчатый характер поверхности наиболее ярко проявился в семьях № 7 и 9 (рис. 19, В).

Следовательно, при кустообразной форме роста карельской березы в выявленной структуре сопряженности типов поверхности ствола главным образом участвуют шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и бугорчатый. При этом следует подчеркнуть, что шаровидноутолщенный тип поверхности стабилен и доминирует в своем развитии (установлено кластерным анализом) в течение всех лет изучения sibсового потомства. Бугорчатый тип достаточно ярко проявляется в первое десятилетие. На второе десятилетие он сохраняется, но дополняется совместным развитием с мелкобугорчатым с небольшим доминированием последнего. На третье десятилетие из трех типов поверхности ствола у карельской березы проявляется только шаровидноутолщенный.

**Факторные нагрузки для высокоствольной формы роста
карельской березы**

Тип поверхности ствола	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆
1975 г.						
Шаровидноутолщенный	-0,03	-0,01	-0,11	0,87	0,05	0,02
Мелкобугорчатый	-0,10	0,08	0,89	-0,19	-0,16	-0,13
Бугорчатый	0,32	0,45	-0,07	-0,33	0,46	-0,36
Ребристый	0,95	-0,04	-0,09	0,01	-0,01	0,08
Безузорчатый	-0,27	-0,77	-0,45	-0,05	-0,18	0,22
Слабовыраженная узорчатость	0,02	0,85	-0,08	0,16	-0,00	0,11
1986 г.						
Шаровидноутолщенный	-0,18	-0,09	-0,22	0,02	0,87	-0,23
Мелкобугорчатый	0,13	0,01	0,93	0,13	-0,08	0,15
Бугорчатый	-0,07	-0,14	-0,54	0,03	-0,67	-0,41
Ребристый	0,34	0,34	-0,26	-0,52	0,16	0,40
Безузорчатый	-0,13	0,19	0,10	0,50	-0,38	0,01
Слабовыраженная узорчатость	-0,07	0,03	0,05	-0,03	-0,03	0,96
1999 г.						
Мелкобугорчатый	0,10	0,68	0,12	-0,5	-0,01	0,16
Бугорчатый	0,69	0,20	0,03	-0,23	-0,12	-0,24
Ребристый	0,97	-0,02	-0,10	-0,01	-0,02	0,06
Безузорчатый	-0,71	-0,51	-0,12	0,41	0,06	0,03
Слабовыраженная узорчатость	0,82	0,13	0,30	-0,03	0,01	-0,07
S ² %	29,31	14,94	12,25	9,68	8,56	7,75

Для высокоствольной формы роста карельской березы из матрицы корреляции извлечено шесть факторов (табл. 16, рис. 20). Первый (F₁) отразил устойчивость развития ребристого характера поверхности ствола в семье № 16 (рис. 20, А), а также, но в меньшей степени в семье № 17. Отрицательные значения в первое и третье десятилетия показали доминирование у деревьев с высокоствольной формой роста обычного типа поверхности ствола без признаков узорчатой текстуры в древесине (табл. 16).

Во втором факторе (F₂) установлена стабильность развития обычного типа поверхности ствола без признаков узорчатой текстуры в древесине и четкая апараллельность (несовместимость) его в первом десятилетии с типом слабовыраженного проявления признаков узорчатости, а в течение трех десятилетий – с бугорча-

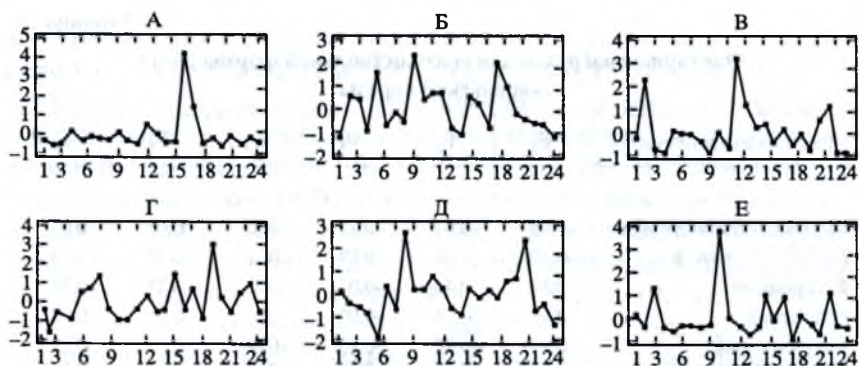


Рис. 20. Проявление структуры сопряженности типов поверхности ствола у карельской березы высокоствольной формы роста

По вертикали – значения факторов F_{ij} ($i = 1 \div 6$; $j = 1 \div 24$): А – фактор F_{1j} ; Б – фактор F_{2j} ; В – фактор F_{3j} ; Г – фактор F_{4j} и Д – фактор F_{5j} , Е – фактор F_{6j} ; по горизонтали – номера гибридных семей

тым типом поверхности ствола (табл. 16). Положительные значения *второго* фактора (рис. 20, Б) отразили параллельность (совместимость) развития бугорчатого характера поверхности ствола и со слабовыраженным проявлением признаков узорчатой текстуры древесины, причем с доминированием последнего к 1975 г., а также развитие мелкобугорчатого – к 1999 г. в семьях № 9, 18, 5, 19 (по величине убывания значений факторов). Отрицательные значения второго фактора в первое и третье десятилетия показали достаточно высокое проявление обычного безузорчатого типа поверхности ствола в семьях № 1, 14 и 24.

В *третьем* факторе (F_3) по величине нагрузок наблюдается стабильность развития мелкобугорчатого типа поверхности ствола в течение 35-ти лет (табл. 16). По значениям факторов более ярко она выражена в первые два десятилетия в семье № 12 и 2 (рис. 20, В) и менее сильно в семьях № 13 и 22. Отрицательные значения отразили равномерность развития в семьях обычного безузорчатого типа к 1975 г. и бугорчатого – к 1986 г.

По *четвертому* фактору (F_4) отмечена устойчивость шаровидноутолщенного типа поверхности ствола в первые два десятилетия (особенно в семье № 19) и апараллельность (несовместимость) развития ребристого и обычного без признаков узорчатости типов поверхности ствола в течение 35-ти лет (табл. 16, рис. 20, Г).

По положительным значениям *пятого* фактора замечено развитие у гибридов карельской березы бугорчатого типа по-

верхности ствола в первое десятилетие и изменение его на шаровидноутолщенный во второе десятилетие (табл. 16). Особенно ярко это проявилось у потомков семей № 8 и 21 (рис. 20, Д). Развитие бугорчатого типа поверхности ствола к 1986 г. сохранилось в семьях № 5 и 24.

Шестой фактор (F_6) выявил стабильность развития в течение трех десятилетий бугорчатого и апараллельность (несовместимость) его с ребристым типом поверхности ствола (табл. 16). Положительные значения показали сильно выраженное проявление к 1986 г. типа поверхности ствола со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости в семье № 10. В значительно меньшей степени, но такая же тенденция присутствует в семьях № 3, 15, 17, 22 (рис. 20, Е).

Обобщение результатов факторных решений о проявлении узорчатости в гибридном потомстве карельской березы по различным формам роста показало наличие стабильного развития определенных типов поверхности ствола (табл. 17). Так, шаровидноутолщенный характер поверхности ствола имеет стабильное развитие у гибридов в течение всех 35-ти лет независимо от формы роста. У деревьев карельской березы с высоко- и короткоствольной формой роста стабильно развиваются мелкобугорчатый и бугорчатый типы поверхности ствола, тогда как у кустообразной доминирует шаровидноутолщенный. Обычный, гладкий, без признаков узорчатости тип поверхности ствола в течение изученных десятилетий стабильно проявляется только у высокоствольных форм роста, у короткоствольных он заметен в первые два десятилетия. Ребристый тип поверхности постоянно присутствует только у высокоствольных форм роста, у короткоствольных после десяти лет развития он сменяется узорчатыми типами. Не вызывает сомнения отсутствие стабильности в проявлении слабовыраженных признаков узорчатости: со временем они или исчезают, или усиливаются. Если признаки узорчатости исчезают, то независимо от формы роста продолжает развиваться обычный тип без признаков узорчатости в древесине. В случае если со временем косвенные признаки узорчатости усиливаются, то согласно полученным данным, характер их фенотипического проявления различается у высоко- и короткоствольных форм карельской березы. Так, у растений высокоствольной формы роста появляется ребристость и(или) бугорчатость. У потомков с короткоствольной формой роста показано формирование типа поверхности ствола как со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости, так и ребристого к 1975 г., в дальнейшем они развиваются в мелкобугорчатый или бугорчатый типы.

Проявление характера поверхности ствола у различных форм роста карельской березы в онтогенезе в течение 35 лет развития

Тип поверхности ствола	Форма роста		
	высокоствольная		
	1975 г.	1986 г.	1999 г.
Шаровидноутолщенный	+	+	+
Мелкобугорчатый	++	++	+
Бугорчатый	+	+	+
Ребристый	+	+	+
Безузорчатый	+	+	+
Слабовыраженная узорчатость	-	-	-

Тип поверхности ствола	Форма роста		
	короткоствольная		
	1975 г.	1986 г.	1999 г.
Шаровидноутолщенный	+	++	++
Мелкобугорчатый	+	++	++
Бугорчатый	+	+	+
Ребристый	-	-	-
Безузорчатый	+	+	-
Слабовыраженная узорчатость	-	-	-

Тип поверхности ствола	Форма роста		
	кустообразная		
	1975 г.	1986 г.	1999 г.
Шаровидноутолщенный	+	++	++
Мелкобугорчатый	-	+	-
Бугорчатый	+	+	-
Ребристый	-	-	-
Безузорчатый	-	-	-
Слабовыраженная узорчатость	-	-	-

**Совместимость формирования различных типов поверхности ствола
у различных форм роста карельской березы в течение 35 лет развития**

Совместимость типов поверхности ствола	Попарное развитие отдельных типов поверхности ствола		
	на 1975 г.	на 1986 г.	на 1999 г.
	Форма роста		
		Высокоствольная	
Совместимые	буг и сл.уз ребр и сл.уз	б/уз и сл.уз ребр и сл.уз	ребр и сл.уз
Несовместимые	ребр и б/ уз б/уз и сл.уз буг и ребр	ребр и б/уз ш/ут и буг буг и ребр	ребр и б/уз б/уз и сл.уз буг и ребр
		Короткоствольная	
Совместимые	м/буг и б/уз буг и ребр ребр и сл.уз	-	-
Несовместимые	м/буг и буг	м/буг и буг	м/буг и буг
		Кустообразная	
Совместимые	-	м/буг и буг ш/ут и буг	-
Несовместимые	ш/ут и буг	м/буг и буг	-

В процессе исследований замечено, что стабильное развитие отдельных типов поверхности ствола у карельской березы проявляется попарно (параллельно или апараллельно) и зависит от формы роста (табл. 18). Так, у растений короткоствольной формы роста во все изученные десятилетия их развития отмечено несовместимое проявление мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхности ствола. Установлено наличие совместного развития бугорчатого и ребристого типов поверхности ствола у короткоствольной формы в первое десятилетие и несовместимое – во все годы исследований у высокоствольной.

Анализ распределения деревьев различных форм роста карельской березы в семьях по типу поверхности ствола показал, что у растений кустообразной формы преобладает шаровидно-утолщенный тип поверхности ствола, который мало изменяется в течение всей их жизни. У деревьев высоко- и короткоствольной формы роста тип поверхности ствола может изменяться в онтогенезе. Так, в семье № 8 (см. табл. 4, 5) у потомства, полученного от скрещивания материнского дерева (♀) – карельская береза высокоствольной формы роста с шаровидноутолщенным типом по-

верхности ствола с отцовским деревом (δ) – карельская береза высокоствольной формы роста с мелкобугорчатым и частично ребристым типом поверхности ствола, в потомстве преобладает шаровидноутолщенный тип независимо от формы роста. В семье № 12 (φ – карельская береза высокоствольной формы роста с мелкобугорчатым и частично ребристым типом поверхности ствола, δ – карельская береза высокоствольной формы роста с мелкобугорчатым и частично ребристым типом поверхности ствола) доминирует мелкобугорчатый тип поверхности ствола во все годы при короткоствольной форме роста растений и в течение первых двух десятилетий у высокоствольных. На 1975 и 1986 гг. отмечено развитие мелкобугорчатого типа поверхности ствола у деревьев карельской березы как высоко-, так и короткоствольной формы роста в семье № 22 (φ – карельская береза кустообразной формы роста с мелкобугорчатым типом поверхности ствола, δ – карельская береза высокоствольной формы роста с бугорчатым типом поверхности ствола). Кроме того, у части растений в этой семье к 1975 г. выявлено наличие ребристого типа поверхности ствола и(или) со слабовыраженным проявлением признаков узорчатости. В семьях № 22 и 12 в первые два десятилетия показано проявление обычного типа поверхности ствола без признаков узорчатости. В семье № 9 (φ – карельская береза высокоствольной формы роста с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола, δ – карельская береза высокоствольной формы роста с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола), у деревьев высокоствольной формы роста на 1975 г. узорчатая текстура древесины фенотипически проявляется наличием бугорчатого типа поверхности ствола, который к 1999 г. сменяется мелкобугорчатым. Растения карельской березы с короткоствольной формой роста в семье № 9 в течение двух десятилетий сохраняют бугорчатый тип поверхности ствола. При кустообразной форме роста в семье № 9 на второе и третье десятилетия развития растений у части из них проявляются бугорчатый и мелкобугорчатый типы поверхности ствола. В семье № 16 (φ – карельская береза высокоствольной формы роста с мелкобугорчатым и частично ребристым типом поверхности ствола, δ – карельская береза высокоствольной формы роста с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола) ребристый тип проявился только у растений с высокоствольной формой роста, а у короткоствольных – ребристая поверхность ствола сменилась бугорчатой.

Следовательно, результаты многомерного анализа показали обязательное присутствие в гибридном потомстве карельской березы деревьев с обычным без признаков узорчатости типом по-

верхности ствола у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных. На десятый год развития в гибридном потомстве наиболее активно происходит формирование узорчатой текстуры в древесине, что влечет за собой изменение структуры поверхности ствола. К 30–35 годам у короткоствольных и кустообразных форм роста карельской березы фенотипическое проявление узорчатости у растений в основном стабилизируется. Выявленный характер попарного развития отдельных типов поверхности ствола свидетельствует о наличии скрытых взаимосвязей между их проявлением и существовании перехода одного типа в другой. Показано, что длительность и характер фенотипического проявления узорчатости у потомства карельской березы различны у отдельных форм роста.

Таким образом, установлены доминирующие типы поверхности ствола, характерные для разных форм роста карельской березы. Так, при формировании узорчатой текстуры в древесине карельской березы при высоко- и короткоствольной форме роста преобладает шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а при кустообразной – шаровидноутолщенный как в отдельные десятилетия, так и в течение более чем 30-ти лет развития сибирского потомства. Использование факторного анализа позволило выявить некоторые закономерности динамики проявления характера поверхности ствола в гибридном потомстве карельской березы и впервые обоснованно показать, что текстурный фенотип ее ствола формируется не всегда завершенным и может трансформироваться в онтогенезе, причем характер этих изменений зависит от формы роста растений. Так, у части гибридов карельской березы независимо от формы роста в течение 35-ти лет изучения развивается шаровидноутолщенный тип поверхности ствола. У большинства высоко- и короткоствольных форм устойчиво проявляется также мелкобугорчатый тип поверхности. Обычный гладкий тип поверхности ствола без признаков узорчатости в течение всего периода исследований наблюдался у высокоствольных форм роста растений карельской березы, у короткоствольных он был замечен только в первые два десятилетия. Ребристый тип поверхности ствола устойчиво проявлялся в онтогенезе высокоствольных растений, у короткоствольных после 10-ти лет развития он сменился узорчатым типом. Не вызывает сомнения наличие динамики в проявлении слабовыраженных признаков узорчатости: со временем они или исчезают, или усиливаются. Если признаки узорчатости исчезают, то независимо от формы роста продолжает развиваться обычный тип без признаков узорчатости. В случае если со временем

признаки узорчатости усиливаются, то, согласно полученным данным, характер их фенотипического проявления различается у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы. Вероятно, здесь мы еще не смогли ответить на все вопросы, касающиеся взаимосвязи между ростом карельской березы и формированием в ее стволе узорчатой текстуры древесины, но, располагая уникальной возможностью наблюдать развитие этих признаков у гибридного потомства в течение 35-ти лет, нам удалось выявить доминирующие типы поверхности ствола у деревьев карельской березы с различной формой роста и основные закономерности их изменения в онтогенезе растений.



Рис. 5. Узорчатый рисунок древесины карельской березы на поперечном (А), продольном (Б) и радиальном (В) срезах



Рис. 6. Сувениры, изготовленные из карельской березы



Рис. 7. Древесина березы пушистой, поврежденная личинками мухи *Agromyza carbonaria* Lett и *Dendromyza betula* Kangas (поперечный срез)

Рис. 8. Утолщения (выпуклости), видимые на поверхности ствола карельской березы снаружи (А) и ямчатая (рельефная) поверхность древесины после снятия коры (Б)

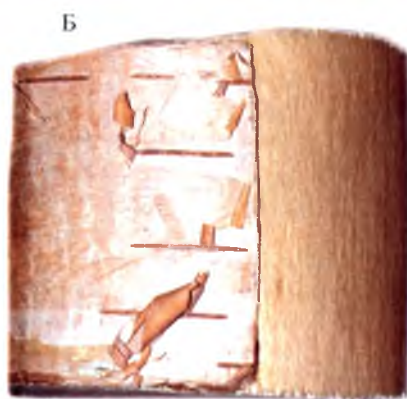


Рис. 9. Поперечный срез (А) и ровная поверхность древесины березы пушистой после снятия коры (Б)



Рис. 11. Формы роста карельской березы: кустообразная (А), короткоствольная (Б), высокоствольная (В)

Рис. 12. Темнокорая высокоствольная карельская береза. Белоруссия

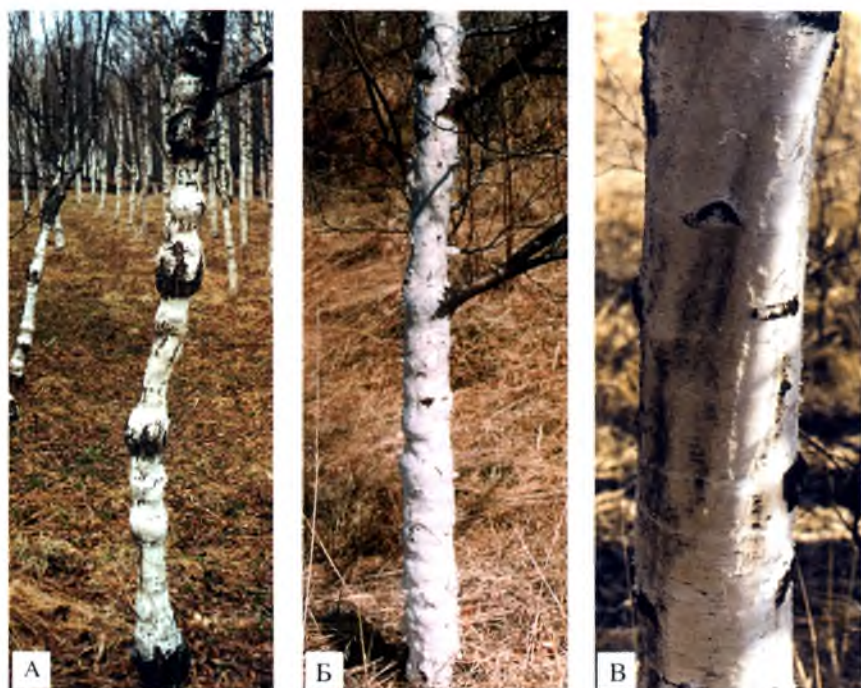


Рис. 13. Типы поверхности ствола карельской березы: шаровидно-утолщенный (А), мелкобугорчатый (Б) и ребристый (В)



Рис. 14. Ледяная береза



Рис. 21. Ледяная береза в природной популяции. Карелия

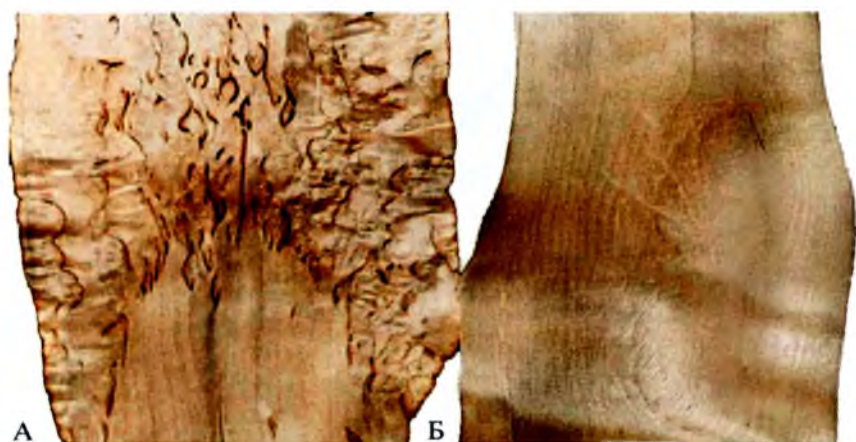


Рис. 22. Древесина карельской березы (А), ледяной березы (Б) и березы повислой (В). Тангентальный срез



Рис. 23. Далекарлийская береза (А), отличающаяся декоративной формой листовой пластинки (Б)



Рис. 43. Во время сбора плодовые сережки березы рассыпаются на семена и семенные чешуйки



Рис. 44. Мужские (А) и женские (Б) сережки березы



Рис. 52. Общий вид прививки карельской березы, выполненной вегетирующим привоем с дополнительным водным питанием

Место прививки – под лейкопластырем



Рис. 53. Прививка карельской березы спустя 15 лет

Место срастания подвоя с привоем указано стрелкой



А



Б



В



Г



Д

Рис. 60. Комбинированная текстура древесины при трансплантации тканей карельской березы на березу повислую (А, Б, В, Г) и наоборот: березы повислой на карельскую березу (Д)



Рис. 61. Внешний вид ствола березы пушистой в год кольцевой пересадки (А) на нее тканей коры карельской березы и спустя 9 лет (Б)

Б



Рис. 62. Комбинированная текстура древесины после снятия коры на растении-реципиенте (А) и на поперечном спиле (диаметр – 18 см) спустя 9 лет

Стрелкой указано место стыка пересаженной ткани (объяснение см. в тексте)



Рис. 65. Мультипликация (кратное увеличение числа побегов) и элонгация (удлинение) побегов карельской березы в культуре *in vitro*
Диаметр пробирки – 18 мм



Рис. 67. Образование корней в культуре *in vitro*



Рис. 68. Карельская береза в возрасте 4-х лет с характерными ей утолщениями на стволе, полученная путем клонального микроразмножения

Глава 5

Другие редкие разновидности *Betula pendula* Roth, произрастающие в Фенноскандии

Наряду с карельской березой *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, на территории Фенноскандии встречаются и другие редкие разновидности березы, обладающие декоративными свойствами, в частности, ледяная береза или ice-birch, и далекарлийская береза *Betula palmata* Borkh. Научные данные об этих разновидностях берез практически отсутствуют, поэтому мы включили их в свои исследования.

5.1. Ледяная береза

Флористической редкостью на территории Фенноскандии является береза, получившая в странах Северной Европы название ледяной – *Eisbirke*, *ice birch*, *ismasurbjork* [Lindquist, 1948; Johnsson, 1974; Mejnartowicz, 1979 и др.]. Своего собственного ботанического названия она не имеет, характеризуется декоративной текстурой древесины и является малоизученным растением. Финские исследователи [Saarnio, 1976; Ruynänen L., Ruynänen M., 1986] относят ледяную березу к карельской (см. раздел 4.2.) и выделяют ее как тип R (кольчатая). В более ранних публикациях немецкие авторы называют ее *Eisbirke* и относят к *Betula pendula* Roth. Согласно Линдквисту [Lindquist, 1954] ледяная береза является “крайним типом пламенной березы” (*flambjork*, *flamy birch*). Йонссон [Johnsson, 1974] выделяет у деревьев березы повислой с декоративной древесиной коричнево-узорчатую (карельская береза), фигурную (ледяная береза) и пламенную (пламенная береза). Эту точку зрения разделяют Мартинссон [Martinsson, устное сообщение, 1995] и Емануэльссон [Emanuelsson, 1999]. По данным Линдквиста [Lindquist, 1954] ледяная береза произрастала в Швеции, где мы обнаружили ее в культурах, заложенных в 1952 г.

вблизи Алкветтерна [Ветчинникова и др., 1998]. Данных о наследовании признаков ледяной и пламенной древесины в потомстве обнаружить в известной нам литературе не удалось. Пламенная береза, которая встречается в некоторых странах Западной Европы, на территории Карелии до сих пор не была обнаружена, поэтому мы оставили ее за рамками нашего рассмотрения.

Ледяная береза – высокое прямоствольное дерево до 30 м высотой, с белой корой, ценится оригинальной волнистой текстурой древесины с перламутровым блеском. Ее характерной особенностью является наличие на поверхности ствола как бы поперечных неправильной формы бугорчатых выпуклостей (см. рис. 14; см. вклейку рис. 21), благодаря чему она имеет определенное сходство с карельской березой. Эти утолщения хорошо заметны у ледяной березы в ранней и средней стадии роста. Однако ее древесина не имеет темно-коричневых вкраплений, характерных для карельской березы (см. вклейку рис. 22, А, Б). Кроме того, в отличие от карельской березы, у ледяной березы при удалении коры обнаруживается не ямчатая, а ровная поверхность ствола. Наконец, кора ледяной березы, в отличие от карельской (см. табл. 4), очень тонкая: при диаметре 18–20 см ее толщина составляет всего 0,2–0,3 см. Форма ствола прямая, но камбий на срезе ствола слегка волнистый, поэтому в древесине встречаются небольшие неровности, проступающие через поперечную структуру волокон. Древесина ледяной березы (рис. 22, Б) белая, блестящая, как будто сжимаемая под пальцами к середине. На продольном и тангентальном срезах видны различные оттенки в связи с тем, что волокна идут не прямолинейно как в случае березы повислой (рис. 22, В), а располагаются в вертикальной плоскости под углом разбегающимися волнами и извилинами. В результате на продольном и тангентальном срезах просматривается волнистая, барашковидная текстура древесины с перламутровым оттенком вследствие различного отражения ею света. Описанный рисунок древесины сохраняется как при семенном, так и при вегетативном размножении. Древесина ледяной березы может представлять ценное сырье при изготовлении шпона или фанеры, для мебельной промышленности, резьбы и поделок. Кроме того, ее древесина обладает большой прочностью и устойчивостью против гнили.

В Карелии единичные деревья (6 шт.) ледяной березы обнаружены в 1970-е гг. В.И. Ермаковым в микропопуляции с березой повислой и березой пушистой вблизи д. Кончезеро Кондопожского района. Возраст деревьев 40–50 лет, средняя высота 18 м, средний диаметр на высоте 1,3 м равен 20 см (рис. 21). Одно

из них нами было спилено, ствол использовали для изготовления экспериментальной партии шпона, а ветви – в качестве черенков для прививки. С части деревьев удалось собрать семена. В результате к настоящему времени на наших опытных участках имеется как семенное, так и вегетативное потомство этих деревьев. Независимо от происхождения потомство сохраняет признаки утолщения на стволах и волнистую направленность волокон в древесине, что свидетельствует о наследовании этих признаков как в вегетативном, так и в семенном потомстве.

Судя, по древесному сырью, периодически поступавшему в Петрозаводск для изготовления фанеры, ледяная береза произрастала также в Приладожье, вблизи г. Сортавалы.

Ареал ледяной березы совпадает с северной частью ареала карельской березы – южная часть Карелии, юго-западные прибрежные районы Финляндии, центральная часть Швеции (от провинций Смоланд и Блекинге до Уппланда и Вормланда). Встречалась в Германии и Польше [Mejnartowicz, 1979]. Указания о присутствии ее в Словакии отсутствуют [Pagan, Paganová, 1995], в Белоруссии она не обнаружена [Побирушко, 1996, устное сообщение].

Таким образом, на территории Фенноскандии в природных популяциях изредка встречается ледяная береза, которая не имеет до сих пор собственного ботанического статуса. В Финляндии ее относят к карельской березе. По внешним признакам ствола (имеются утолщения) и наличию волнистой свилеватой древесины она, действительно, очень схожа с карельской березой, но в отличие от последней, характеризуется более тонкой корой и отсутствием темно-коричневых вкраплений в древесине. Отмеченные признаки наследуются как семенным, так и вегетативным потомством. По происхождению ледяная береза, скорее всего, является результатом возможной здесь гибридизации берез.

5.2. Далекарлийская береза

Среди разновидностей березы повислой на территории Фенноскандии встречаются еще и декоративнолистные формы. Особое место здесь занимает *Betula palmata* Borkh [Цвелев, 2002], более известная в литературе как далекарлийская береза *Betula pendula*, f. *dalecarlica* (L.f.) Schneid, *Betula dalecarlica* L., *Betula dalecarlica* (L. f), *Betula laciniata* Wahlb. и т.п. Она характеризуется глубококорассеченными листьями, поэтому иногда ее называют березой с “кленовыми” листьями [Андреев, 1981]. Родина дале-

карлийской березы – Швеция. В 1781 г. сын известного ботаника К. Линнея в провинции Dalecarlica нашел необычную березу в диком состоянии и дал ей соответствующее название *Betula alba f. dalecarlica* [Синадский, 1973]. До сих пор далекарлийская береза очень популярна в Швеции.

Далекарлийская береза по внешним признакам ствола и кроны очень схожа с березой повислой (*Betula pendula* Roth): высокое стройное дерево до 25–30 м высотой, белокорое, ветви тонкие, повислые (см. вклейку, рис. 23, А). Растение также однодомное, раздельнополое, ветроопыляемое, морозостойкое, светолюбивое, дымо- и газоустойчивое [Лантратова, 1991]. Vegetирует в обычные для березы повислой сроки. Листовая пластинка у далекарлийской березы – перисторазделенная или перисторассеченная, лопасти длинные и узкие, края редкозубчатые (рис. 23, Б). Красота далекарлийской березы сочетается с быстротой роста, крайней неприхотливостью к почвенным условиям. Зимостойка, побеги одревесневают полностью, прирост в высоту ежегодный, форма роста сохраняется. Это дает возможность широко использовать ее в целях озеленения даже в местах с суровым климатом и бедными почвами. В культуру введена достаточно давно. Г.Ф. Пука [1980], ссылаясь на наблюдения И. Цигры, опубликованные в 1839 г., писал, что за 40 лет произрастания в Прибалтике далекарлийская береза выдержала самые сильные морозы.

Чрезвычайно декоративная своей ажурной кроной, свисающими побегами и надрезанными двоякопильчато-зубчатыми листьями, далекарлийская береза широко используется для посадки в ботанических садах и парках Европы. Чистые насаждения далекарлийской березы (группами и рощами) выделяются светлой окраской листвы, изящной формой крон и белоснежной корой на фоне всех других пород. Весьма эффектны и смешанные группы из березы с хвойными: сосной обыкновенной и особенно с елью и кедровой сосной (рис. 23, А) [Колесников, 1974].

В единичных экземплярах она интродуцирована и по всей европейской части России [Аксенова, Фролова, 1989]. На территории современной Карелии далекарлийская береза оказалась благодаря доктору Винтеру, который в начале XX в. создал на побережье Ладожского озера (м. Таруниemi, в 8 км к югу от г. Сортавалы) уникальный для таежной зоны дендропарк. Судя по опубликованным данным [Андреев, 1981], далекарлийская береза была привита на стволы обычной березы на высоте 0,5 м от земли. К 1997 г., т.е. к возрасту около 90 лет она, к сожалению, считается погибшей [Кищенко, Андреев, 1997а, б]. Ранее сотрудниками Института леса Карельского филиала АН СССР были заготов-

лены черенки и сделано более 100 прививок далекарлийской березы на молодые (5–6 лет) подвой березы повислой и березы пушистой. В настоящее время 30-летние прививки далекарлийской березы, растущие на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН, достигли высоты от 10 до 12 м, при диаметре до 20 см. Все они сохраняют декоративную перисторассеченную форму листовой пластинки, у которой доли листьев узкие и длиннозаостренные, более или менее зубчатые.

В литературе имеются сведения, что далекарлийская береза размножается семенами и вегетативно. При семенном размножении отмечено значительное расщепление признаков [Аксенова, Фролова, 1989]. На основании наших данных, у далекарлийской березы, произрастающей как в условиях Карелии, так и в Швеции, наблюдается недоразвитость (раннее усыхание) мужских сережек, что препятствует получению полноценной пыльцы [Ветчинникова, 1999в]. Семена, формирующиеся на далекарлийской березе, в результате свободного опыления, имеют достаточную высокую всхожесть, но не сохраняют рассеченность листовой пластинки в потомстве. Развитие женских сережек на прививках, растущих на наших опытных участках, впервые наблюдалось в 1973, т.е. спустя три года после их выполнения; с 20-летнего возраста прививки далекарлийской березы цветут почти ежегодно. Формирование женских сережек неоднократно было использовано для проведения опытов по гибридизации [Ермаков, Зиминая, 1983; Ветчинникова, 1999в]. Особый интерес среди вариантов скрещивания представляло опыление цветков далекарлийской березы пыльцой карельской березы. Основной целью таких опытов являлось изучение возможности получения среди сестринских растений гибридов, сочетающих в себе совокупность главных признаков, характерных для исходных родителей, т.е. рассеченность листовых пластинок и узорчатая текстура древесины. Фертильное потомство, полученное в результате скрещивания далекарлийской березы с карельской березой свидетельствует о генетическом родстве между ними (табл. 19). Энергия прорастания и всхожесть гибридных семян оказались достаточно высокими при скрещивании как внутри карельской березы, так и между разновидностями одного вида. Нулевая всхожесть была в варианте далекарлийская береза самоопыление.

Гибридологический анализ показал, что у некоторых сестринских растений под влиянием отцовского дерева (карельская береза) проявились признаки узорчатости. Так, в 10-летнем возрасте, первоначально, было отмечено появление ребристости у двух гибридных особей из 15 в семье. Через три года ребристость

**Показатели всхожести гибридных семян в опытах по скрещиванию
с участием далекарлийской березы**

Вариант скрещивания	Энергия прорастания	Всхожесть семян, %	Вариант скрещивания	Энергия прорастания	Всхожесть семян, %
1992 г. проращивания семян					
Кар.б.22 × кар.б.27	40	70	Кар.б.22 своб. оп.	17	25
Дал.б. × кар.б.27	43	44	Дал.б. своб. оп.	12	19
1994 г. проращивания семян					
Дал.б. × кар.б.51	19	43	Кар.б.51 × кар.б.22	9	14
Дал.б. × кар.б.27	4	12	Кар.б.51 × кар.б.Х	8	16
Дал.б. × кар.б.22	4	33	Кар.б.27 × кар.б.22	8	13
Дал.б. × кар.б.Х	8	27	Кар.б.27 × кар.б.51	21	38
Дал.б. с/оп	0	1	Кар.б.27 × кар.б.Х	7	17
Кар.б. × кар.б.27	3	5	Дал.б. × кар.б.22 с доопыл.	5	17
Кар.б. × кар.б.51	3	5	Дал.б. × кар.б.27	2	14
Кар.б.51 × кар.б.27	7	12	Дал.б. × кар.б.51	8	31

Примечание. Дал.б. – далекарлийская береза, кар.б. – карельская береза, с/оп – самоопыление, своб. оп. – свободное опыление, с доопыл. – с дополнительным опылением.

обнаружилась еще у одного сестринского растения. Два года спустя на их стволах (особенно в нижней части) образовались утолщения. Эти эксперименты свидетельствуют о влиянии генетического качества пыльцы на проявление признаков узорчатой текстуры в древесине.

Вместе с тем, ни у одного из сестринских растений не наблюдались признаки рассеченности листовой пластинки, характерной для материнского растения. Листья сформировались цельными и типичными для обычной, в равной степени как и для карельской березы. Спустя 25 лет мы провели определение величины гибридного индекса по морфологическим признакам у побегов гибридного потомства [Ветчинникова, 1999в], полученного в варианте скрещивания далекарлийской березы с карельской березой. Морфологический анализ показал доминирование признаков отцовского растения – карельской березы, у которой листья цельные, не рассеченные на отдельные лопасти. Заметные изменения выявлены по признаку – форма листовой пластинки. Так, у одного из потомков она округло-треугольная (с усеченным основанием), у другого – переходная к округло-треугольной (с широко-клино-

видным основанием), а у третьего – округло-ромбовидная. Значительная вариабельность наблюдается по признаку наличия бородавок на листовых пластинках, которых у первого дерева очень много, а у двух других деревьев нет совсем. Текстура листовых пластинок у первого и третьего очень блестящая и тонкая как бумага, у третьего – переходная к ней. Форма вершины листовой пластинки у одного дерева – очень острая и сильно вытянутая, часто с загнутой вбок верхушкой, у двух других деревьев – просто острая и вытянутая. Вместе с тем декоративной формы листовой пластинки, присущей далекарлийской березе, ни у одного дерева в данной гибридной семье не было выявлено. Маловероятным, на наш взгляд, является возможность проявления рассеченнолистности также и в гибридном потомстве второго поколения (F_2).

Большая ценность межвидовых гибридов далекарлийской березы состоит в том, что у части сестринских растений в первом поколении проявились признаки “карелистости”, наследованные по отцовской линии. С другой стороны, следует отметить, что при снятии коры у далекарлийской березы на поверхности ствола наблюдается небольшая ямчатость. При скрещивании далекарлийской березы с карельской березой у отдельных гибридных растений с возрастом рельефность поверхности ствола при снятии коры усиливается и влечет за собой появление “узорчатости” в самой древесине.

Вместе с тем по происхождению далекарлийская береза имеет скорее мутационное происхождение, чем является каким-либо гибридом [Ветчинникова, 1999в, 2003, Цвелев, 2002; Пиев, 2003, устное сообщение]. Именно по этому декоративную форму листовой пластинки в потомстве далекарлийской березы, к сожалению, семенным путем получить невозможно даже из семян шведского происхождения. Для ее разведения используются исключительно вегетативные способы размножения. С 1970 г. по настоящее время в Институте леса Карельского научного центра РАН ведутся работы по прививке далекарлийской березы на молодые (2–3 года) подвой березы повислой и березы пушистой. С этой целью используются следующие способы прививки: в боковой разрез, за кору и аблактировка вегетирующим привоем (см. раздел 7.2). Приживаемость их в зависимости от погодных условий колеблется от 56 до 92%. В последнее время далекарлийская береза используется нами при размножении в культуре тканей. При вегетативном размножении декоративные признаки листовой пластинки полностью сохраняются.

Таким образом, далекарлийская береза, отличающаяся перисторассеченной листовой пластинкой, является разновидностью

березы повислой, и появилась, по всей вероятности, в результате мутации. Об этом свидетельствуют ее локальное произрастание и отсутствие полноценной пыльцы вследствие недоразвития и раннего подсыхания мужских сережек. Женские сережки развиваются нормально, но в потомстве (даже полученном из семян, собранных в Швеции, на родине далекарлийской березы) декоративные признаки листовой пластинки не наследуются. Сохранение декоративных признаков листовых пластинок далекарлийской березы наблюдается только при ее вегетативном размножении путем прививки или клонального микроразмножения.

Глава 6

Физиолого-биохимическая характеристика различных видов и разновидностей березы

Древесные растения в онтогенезе проходят ряд закономерных изменений, которые проявляются в годичной ритмике физиолого-биохимических и морфогенетических процессов. В период прекращения роста и перехода древесных растений в состояние глубокого покоя изменяется направленность обменных процессов в сторону накопления пластических веществ, выполняющих в организме запасную и защитную роль [Генкель, Окнина, 1964; Poteroy et al., 1970 и др.].

По характеру запасных веществ Фишер [Fisher, 1891], а затем К. Перетолчин [1904], Винклер [Winkler, 1913], Синнот [Sinnot, 1918] и другие исследователи предложили разделять древесные растения на “маслянистые” и “крахмалистые”. К группе “маслянистых” растений Синнот относит ель, сосну, тополь (большинство видов), липу, калину, грецкий орех, лещину, а к “крахмалистым” – клен, барбарис, каштан, магнолию, платан, дуб, сирень. Березу автор считает “маслянистым” растением, лишь некоторые ее виды (не указывая) он определяет в промежуточную группу. При анализе выделенных групп растений нетрудно заметить, что к “маслянистым” относятся, в основном, деревья, ареал которых располагается в более северных широтах.

Дальнейшие исследования [McNair, 1945] показали, что в тропиках всего 5% семейств растений запасает масло, тогда как в умеренном поясе такие семейства составляют примерно 80% от их общего числа. Это свидетельствует о том, что растения, содержащие масло, являются более холодостойкими, чем растения, запасующие крахмал. Вместе с тем имеются сведения, что взаимосвязь между содержанием масла и степенью морозостойчивости растений проявляется не только на видовом, но даже и на сортовом уровне [Проценко, Полищук, 1948; Генкель, Окнина, 1964; Вакарь, 1976 и др.].

У морозоустойчивых древесных форм растений в осенне-зимний период наблюдается гидролиз крахмала и превращение образующихся в результате этого сахаров в масла [Tuttle, 1919, 1921; Миронова и др., 1971; Пачулия, 1969]. Превращение крахмала в сахара и масла является результатом приспособления растений к осенне-зимним условиям при переходе в состояние покоя. И.И. Туманов [1940, 1979] относит эти процессы ко II фазе закаливания.

По данным К.М. Поплавского [1956], жиры в коре и древесине ветвей яблони присутствуют уже в летнее время. При похолодании, начиная с листопада, содержание их только увеличивается, что совпадает с процессами превращения крахмала в жиры. О наличии масел в летний период в побегах некоторых устойчивых сортов лимона указывает также К.Ф. Пачулия [1969].

Сравнительной оценке накопления липидов в растениях разных климатических зон посвящены исследования С.Л. Иванова [1961], которые стали классическими. Им установлено, что в большинстве случаев при продвижении посевов ряда масличных культур с юга на север и с повышением высоты места их произрастания над уровнем моря в их тканях увеличивается количество масла и возрастает неопределенность составляющих его жирных кислот. Причину подобной зависимости между климатом и маслообразованием у растений С.Л. Иванов усматривает в том, что высокая теплотворная способность масла и особенно наличие в нем неопределенных кислот служит защитным приспособлением у растений в холодных условиях северных широт.

П.А. Генкель [1978], изучая зимостойкость некоторых плодовых культур, также заостряет внимание на защитной роли липидов, поскольку при недостаточном их количестве наблюдается гибель растений зимой в результате обезвоживания клеток и механического повреждения их кристаллами льда, образующихся в межклетниках.

По мнению А.Г. Верещагина [1958, 1972], в холодное время года липиды биологически выгодны организму в качестве запасных веществ, поскольку на единицу объема они содержат вдвое большее количество энергии, чем углеводы. При этом автор отмечает, что “именно необходимость сохранения зародыша от неблагоприятных условий зимы заставило растения в процессе эволюции перейти от запасания высокомолекулярного крахмала к накоплению жидкого, низкомолекулярного и легко мобилизуемого продукта – жира” [Верещагин, 1958, с. 115].

Индуктирующим фактором в процессе накопления масел, по мнению С.Л. Иванова [1961], является температура. Кроме того,

в литературе имеются данные, свидетельствующие о значительном влиянии на процесс образования масел у растений и других климатических факторов, например, влажности [Иванов Н.Н., 1926, 1931; Шарапов, 1954], а также фотопериода [Sairam, Srivastava, 1977] и минерального питания [McNair, 1945; Царегородцева и др., 1976].

Очевидно, что основные виды березы не получили бы столь широкое распространение на Севере без приспособления их генеративной и вегетативной сферы к суровым условиям среды. Известно, что морфо- и органогенез листового аппарата и женских органов генеративной сферы начинается с образования почек более чем за 10 месяцев до их распускания и цветения (в Карелии – это конец июня–начало июля). Во внутривидовом состоянии они переживают суровые условия осени, зимы и большей части весны. Анализ морфо-физиологических особенностей побегов у березы обратил наше внимание на факт очень высокого содержания липидов в почках, которые заполняют свободные пространства между ее зачаточными органами и защищают их меристематические ткани в зимних условиях и обеспечивают успешное начало вегетации в следующем году [Ветчинникова, 2003]. Учитывая важность липидного обмена для выживания древесных растений на Севере, мы уделили ему особое внимание в своих исследованиях.

6.1. Жирнокислотный состав липидов в различных органах и тканях основных видов березы и их разновидностей

Жирные кислоты, входящие в состав липидов высших растений, содержат в основном четное число атомов углерода от 12 до 22, чаще всего – 16 или 18. Содержание ненасыщенных жирных кислот, как правило, выше, чем насыщенных. Ненасыщенные жирные кислоты имеют более низкую температуру плавления, что важно для организмов, обитающих в холодных зонах. В растениях из ненасыщенных жирных кислот наиболее широко распространены и встречаются в наибольших количествах – олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты. Из насыщенных жирных кислот в больших количествах встречается пальмитиновая и стеариновая кислоты. Насыщенные жирные кислоты с числом углеродных атомов меньше 10 и больше 20 присутствуют очень редко и в малых количествах.

Анализ литературных данных показал, что сведения о жирнокислотном составе липидов древесных растений очень ограничены. Исследования подобного рода проводились, в основном, на семенах, древесине, коре некоторых лиственных и хвойных пород. Например, Е.А. Алексеева с соавт. [1970а, б, 1971], а позднее Е.А. Демченко [1974] установили, что жирнокислотный состав липидов коры осины более чем на 50% представлен ненасыщенными жирными кислотами типа C_{18} . Среди насыщенных, по данным авторов, преобладает пальмитиновая кислота. В масле кедровых орехов [Пуш, 1971] содержание ненасыщенных кислот достигает 94,5%, среди которых: олеиновой – 17,1%, линолевой – 56,6%, линоленовой – 20,8%. Основными компонентами в семенах сосны [Hansen, Boderick, 1968] являются олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты, тогда как в древесине доминируют олеиновая и линолевая кислоты [Anderson et al., 1969a, b]. Липиды семян разных видов клена [Hopkins et al., 1968] характеризуются повышенным содержанием олеиновой (от 18 до 36%) и линолевой (от 18 до 44%) кислот, линоленовой при этом отмечены лишь следы. Около 28% насыщенных кислот обнаружено в плодах черешни [Bishop, Wade, 1977]. Масло облепихи, по данным С.М. Асланова и Э.И. Новрузова [1976] характеризуется значительным содержанием (39,3–41,1%) пальмитоолеиновой ($C_{16:1}$) кислоты, а ее семена – линолевой ($C_{18:2}$) [Цыдендамбаев и др., 1993]. Имеются сведения о жирнокислотном составе липидов древесины березы повислой и об отсутствии в них смоляных кислот [Хиллис, 1965].

Хорошо выраженные различия по содержанию и составу жирных кислот используются для биохимической характеристики классов, семейств и родов растений, а также в целях установления филогенетических связей между отдельными систематическими группами растений. Исследования многих авторов показали, что жирнокислотный состав липидов часто отражает таксономические особенности, поэтому может использоваться для видовой идентификации микроорганизмов [Kates, 1972; Васюренко и др., 1975; Рубан, 1977; Сухарева-Немакова, Каленик, 1977], водорослей [Allen et al., 1970], грибов [Шиврина и др., 1969], папоротникообразных [Lytle, Sever, 1973], хвойных [Anderson et al., 1969a, б] и покрытосемянных растений [McNair, 1945; Purdy, Truter, 1961; Vickery, 1971]. Так, для некоторых групп растений характерно наличие сравнительно редких ненасыщенных жирных кислот, содержащих одну-четыре двойные и тройные связи, или имеющие циклическое строение молекул. Например, масла растений из семейства крестоцветных (рапса и горчицы) содер-

жат от 42 до 55% ненасыщенной эруковой кислоты, семена кле-
щевины богаты рицинолевой кислотой.

Ввиду того, что подобные кислоты встречаются редко, а на-
бор широко распространенных жирных кислот ограничен, в си-
стематике делаются попытки принять за основу не качествен-
ное, а количественное соотношение жирных кислот. Имеются
сведения о том, что количественное соотношение отдельных
жирных кислот можно использовать при характеристике видов и
даже сортов некоторых растений [Умаров, Мурзабаева, 1970;
Азарова, Олифсон, 1971; Ермаков А.И., Попова, 1975]. Так, к
примеру, удалось доказать принадлежность *Neidzwedzkaia semi-
retchenskaia* к семейству *Bignoniaceae* [Бурнашева, Маркман,
1968]. Результатами жирнокислотного анализа подтверждается
классификация видов, входящих в состав семейства *Ascegaeae*
[Hopkins et al., 1968]. Таксономическим признаком у растений в
известной мере может быть и величина йодного числа липидов
[McNair, 1945; Приступа, 1950, 1952], а также соотношение сумм
насыщенных и ненасыщенных жирных кислот [Новицкая Г.В.,
Криштопа, 1971].

Установлено, что в составе липидов водорослей, грибов, па-
поротников преобладают насыщенные жирные кислоты – паль-
митиновая и стеариновая с небольшим содержанием олеиновой
кислоты. Высоконасыщенные кислоты обуславливают низкое
йодное число (от 4 до 10) липидов порядка пальмовых. Джемисон
и Рейд, изучая жирнокислотный состав липидов хвои и листьев
различных представителей голосеменных [Jamieson, Reid, 1972] и
покрытосеменных растений [Jamieson, Reid, 1969, 1971] установи-
ли, что хвойные отличаются разнообразием и большим содержа-
нием полиненасыщенных C_{20} жирных кислот. Эти данные согла-
суются с работами некоторых других исследователей [Hansen,
Boderick, 1968; Laseter et al., 1973].

Динамика жирнокислотного состава липидов древесных рас-
тений изучена в меньшей степени. Анализ литературных данных
показывает, что содержание липидов и их жирнокислотный со-
став варьирует в зависимости от вида, внутри вида (и сорта) и в
онтогенезе растений. Степень этого варьирования определяется
генотипом и зависит от факторов окружающей среды.

6.1.1. Характеристика жирнокислотного состава суммарных липидов в почках, листьях и семенах основных видов березы и их разновидностей

Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в почках. В результате изучения внутри- и межвидовой изменчивости берез по жирнокислотному составу липидов в почках березы повислой в условиях Финноскандии (рис. 24, А), нами установлен высокий уровень жирных кислот с 18 атомами углерода. Среди них основными являются: стеариновая ($C_{18:0}$), олеиновая ($C_{18:1}$), линолевая ($C_{18:2}$), линоленовая ($C_{18:3}$), из которых около 80% (от общего содержания) составляют

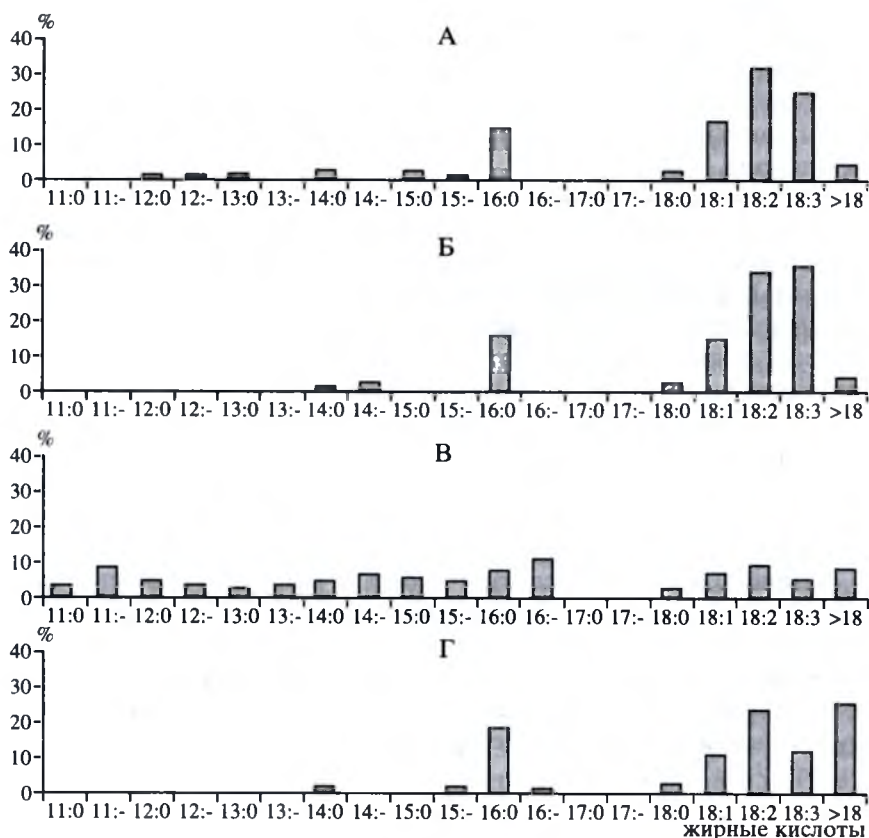


Рис. 24. Жирнокислотный состав липидов (% от суммы кислот), содержащихся в почках березы повислой (А), карельской березы (Б), березы пушистой (В) и березы карликовой (Г)

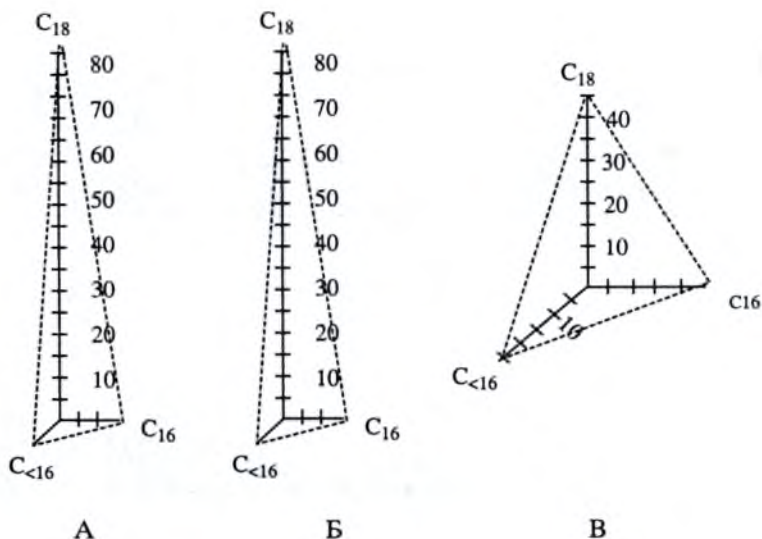


Рис. 25. Соотношение (в %) жирных кислот типа $C_{<16}$, C_{16} и C_{18} в липидах почек березы повислой (А), карельской березы (Б) и березы пушистой (В)

линолевая и линоленовая кислоты (рис. 24, А; 25, А; 26, А). В меньших количествах, но постоянно присутствуют жирные кислоты с 14 атомами углерода (в основном миристиновая $C_{14:0}$) и 16 (в основном – пальмитиновая $C_{16:0}$). Содержание пальмитиновой кислоты здесь в 5–7 раз выше, чем стеариновой и составляет около 10%. Миристиновой – около 1%. Кроме того, найдены следовые количества $C_{11:}$, $C_{12:0}$, $C_{13:}$, $C_{15:}$, $C_{16:}$, $C_{17:}$. Содержание неидентифицированных жирных кислот с длиной углеродных атомов больше 18 ($C_{>18}$) в почках березы повислой составляет около 6%.

Липиды почек карельской березы (рис. 24, Б; рис. 25, Б; рис. 26, А) по составу и соотношению жирных кислот сходны с таковыми березы повислой: около 90% приходится на пальмитиновую, стеариновую, олеиновую, линолевую и линоленовую кислоты, преобладающими (в среднем около 80%) являются ненасыщенные линолевая и линоленовая кислоты.

Сравнительный анализ метиловых эфиров жирных кислот, содержащихся в липидах почек березы пушистой и березы повислой, показал наличие существенных различий между ними по распределению компонентов [Кони́на, 1978а, б]. В почках березы пушистой (рис. 24, В; 25 В; 26, А) выявлено 22 компонента с числом углеродных атомов от 11 до 18 и три типа длинноцепочковых с числом углеродных атомов больше 18 ($C_{>18}$), разнообразных по

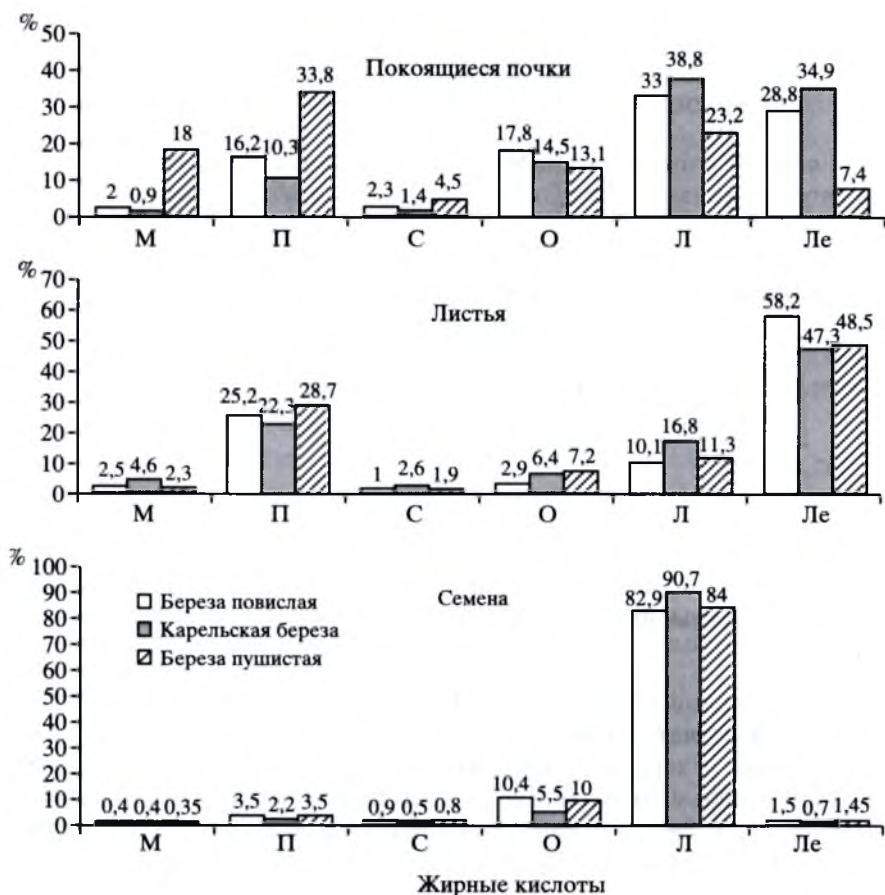


Рис. 26. Содержание основных жирных кислот в покоящихся почках, листьях и семенах различных берез

М – миристиновая, П – пальмитиновая, С – стеариновая, О – олеиновая, Л – линолевая и Ле – линоленовая жирные кислоты

количеству двойных связей. Из представленных в них жирных кислот в липидах почек березы пушистой идентифицированы: пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая и линоленовая жирные кислоты. Вместе с тем, если у березы повислой перечисленных идентифицированных жирных кислот имеется до 96%, то у березы пушистой – только 40% от общего содержания. Особый интерес представляет появление в липидах березы пушистой значительных количеств короткоцепочковых (C_{11} – C_{15}) жирных кислот. Иногда их сумма в 30 раз выше по сравнению с поч-

ками других исследованных нами видов и разновидностей березы. На рис. 25 представлено соотношение между жирными кислотами типа $C_{<16}$, C_{16} и C_{18} , выделенными из липидов почек березы повислой (рис. 25, А), карельской березы (рис. 25, Б) и березы пушистой (рис. 25, В). Сумма ненасыщенных жирных кислот в почках березы пушистой превышает сумму насыщенных, хотя и в меньшей степени, чем у березы повислой.

Сравнение жирнокислотного состава липидов почек березы повислой и березы субарктической (подвид березы пушистой), произрастающих на Кольском п-ове, показало, что независимо от географической широты качественный состав липидов в пределах вида остается без изменений. Вместе с тем различия между видами, выявленные в южной части Карелии, с продвижением на Север сохраняются. Повышение высоты места произрастания растений над уровнем моря также не оказывает влияния на соотношение жирных кислот в составе липидов растений одного и того же вида.

Учитывая установленные различия между березой повислой и березой пушистой, интересно было определить жирнокислотный состав липидов почек березы карликовой, которая встречается на всей территории Фенноскандии. В почках березы карликовой отмечено наличие миристиновой (около 1%), пальмитиновой (18%), стеариновой (2,5%), олеиновой (10%), линолевой (25%), линоленовой (13%) кислот. К числу специфических кислот, характерных для березы карликовой, относятся неидентифицированные длинноцепочковые жирные кислоты с числом углеродных атомов больше 18 (рис. 24, Г).

Таким образом, сопоставление основных видов берез, произрастающих на территории Карело-Мурманского региона, показывает преобладание в липидах почек березы пушистой жирных кислот с короткой углеродной цепью, тогда как для березы повислой и карельской березы характерно наличие значительных количеств линолевой и линоленовой кислот, а для березы карликовой – длинноцепочковых жирных кислот, по всей вероятности, высокомолекулярных ненасыщенных. Очевидно, данное различие в соотношении жирных кислот не является случайным и связано с характером приспособления березы к условиям произрастания.

Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в листьях. На основании изучения жирнокислотного состава липидов листьев различных видов березы установлено, что его компоненты имеют приблизительно одинаковое соотношение, например, в них содержится от 1 до 4% миристиновой кислоты. Доля пальмитиновой кислоты в суммарных ли-

пидах листьев березы выше, чем в семенах, и составляет около 20%. Количество стеариновой и олеиновой кислот в липидах листьев примерно такое же, как и в семенах (3–5%). Существенные различия установлены в относительном содержании линолевой и линоленовой кислот: в листьях, в отличие от семян и почек, линолевой кислоты содержится всего 8–13%, в то время как линоленовой – от 36 до 54%, в зависимости от вида растения (рис. 26, Б). Это согласуется с экспериментальными данными ряда авторов [Родионов, 1978; Жиров, Мерзляк, 1983] о высоком содержании в листьях линоленовой кислоты. Кроме того, в листьях отмечены следовые количества лауриновой кислоты ($C_{12:0}$), тридекановой ($C_{13:0}$), маргариновой ($C_{17:0}$), а также неидентифицированных жирных кислот с четным и нечетным числом углеродных атомов: $C_{12:}$, $C_{13:}$, $C_{14:}$, $C_{15:}$, $C_{16:}$, $C_{17:}$. Обнаружено также присутствие (до 5%) неидентифицированных длинноцепочковых жирных кислот с числом углеродных атомов больше 18 ($C_{>18}$).

В суммарном липидном экстракте, полученном из листьев разных видов березы, существенных различий в соотношении сумм насыщенных и ненасыщенных жирных кислот не выявлено. Коэффициент ненасыщенности (K) у березы повислой и карельской березы равен 2,9, а у березы пушистой – 2,3.

Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в семенах. Анализ жирнокислотного состава липидов, выделенных из семян березы повислой, карельской березы и березы пушистой показал (см. рис. 26, В), что в них содержатся, как насыщенные жирные кислоты: миристиновая ($C_{14:0}$), пальмитиновая ($C_{16:0}$), стеариновая ($C_{18:0}$), так и ненасыщенные: олеиновая ($C_{18:1}$), линолевая ($C_{18:2}$) и линоленовая ($C_{18:3}$). Относительное содержание каждой из них различно. При этом доля ненасыщенных жирных кислот в семенах березы повислой и карельской березы составляет около 97%, у березы пушистой – 93%.

В целом, однако, не удалось обнаружить четких видовых различий по жирнокислотному составу липидов, выделенных из семян. Обращает на себя внимание тот факт, что в семенах у всех растений ненасыщенные жирные кислоты представлены, в основном, линолевой кислотой (около 90%).

Таким образом, при изучении жирнокислотного состава суммарных липидов отдельных органов различных видов березы, произрастающих в условиях Восточной Фенноскандии, показано, что в семенах ненасыщенные жирные кислоты (их доля – 93–97%) представлены в основном линолевой кислотой (около 90%), а в листьях – линоленовой (36–54%) независимо от их видовой принадлежности. Установлены видовые особенности жирно-

кислотного состава суммарных липидов, содержащихся в почках березы пушистой, которые состоят в высоком относительном содержании короткоцепочковых жирных кислот. У березы карликовой среди особенностей жирнокислотного состава суммарных липидов в почках обнаружено наличие длинноцепочковых жирных кислот.

6.1.2. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фазы развития почек и листьев

Видовые особенности жирнокислотного состава суммарных липидов в почках березы пушистой, которые состоят в высоком относительном содержании короткоцепочковых жирных кислот, установлены нами на основании изучения индивидуальной, сезонной и географической изменчивости березы пушистой, березы повислой и карельской березы [Ветчинникова, 1983, 2003, 2004а; Ветчинникова и др., 2000]. Кроме того, показано, что у березы пушистой в полностью сформированных зимних почках количество липидов на 10–15% выше, чем у другого вида – березы повислой [Конина, 1978а; Vetchinnikova, 1998b; Ветчинникова, 2003]. В результате изучения фракционного состава липидов почек и листьев березы повислой отмечено, что основную массу среди них составляют нейтральные: 90% от общего содержания липидов в почках и 78,7% в листьях; гликолипидов – 8,7% и 18,2%; фосфолипидов – 1,1% и 3,0%, соответственно. Исследование жирнокислотного состава липидов почек и листьев березы повислой показало, что основную массу суммарных липидов и их отдельных фракций составляют ненасыщенные жирные кислоты – преимущественно линолевая и линоленовая. Среди насыщенных жирных кислот превалирует пальмитиновая [Чернобровкина, Ильинова, 1983; Родионов и др., 1987]. Анализ литературных данных свидетельствует, что вопрос о содержании фракций липидов и их жирнокислотном составе в органах березы разных видов и разновидностей остается до сих пор открытым, отсутствуют также данные об изменении жирнокислотного состава липидов органов березы при смене фаз их развития.

Нами проведено изучение динамики содержания суммарных липидов и фосфолипидов, а также жирнокислотного состава отдельных фракций (нейтральных липидов, глико- и фосфолипидов), содержащихся в почках и листьях двух видов березы (березы пушистой и березы повислой) и трех разновидностей березы

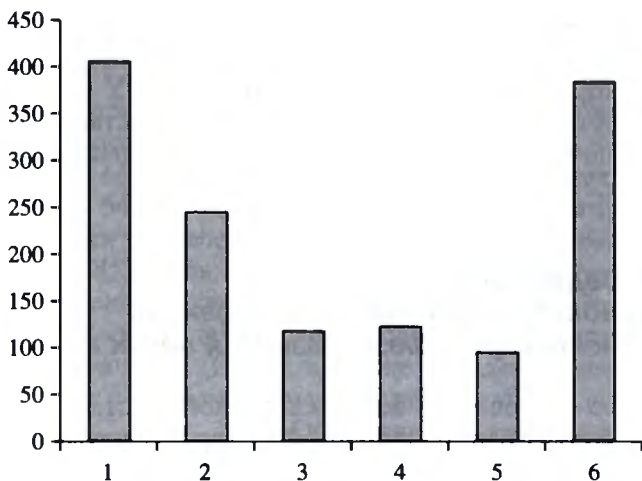


Рис. 27. Содержание суммарных липидов в почках – листьях – почках карельской березы

По вертикали – содержание суммарных липидов, мг/г сухого вещества; по горизонтали: 1 – почки перед распусканием, 2 – распускающиеся почки, 3 – молодые листья, 4 – зрелые листья, 5 – желтеющие листья, 6 – вновь сформированные почки

повислой (карельской березы, далекарлийской березы, ледяной березы) в разные фазы их развития. Основное внимание при этом было уделено исследованию распределения липидных соединений в почках и листьях берез на последовательных этапах развития растений и динамике жирнокислотного состава запасных и мембранных липидов [Шуляковская и др., 2004].

Сравнение содержания суммарных липидов в почках и листьях в различные фазы их развития показало одинаковую динамику накопления этих веществ у всех изученных видов и разновидностей березы. Так, в почках в весенний период (перед распусканием) уровень липидов довольно высокий (рис. 27), при распускании почек и формировании листовых пластинок количество суммарных липидов снижается в три–четыре раза. В желтеющих листьях концентрация липидов остается на таком же низком уровне, как и в активно фотосинтезирующих листьях летом. Это свидетельствует о том, что накопление липидных соединений в них не происходит, а, возможно, осуществляется отток жирных кислот сначала в качестве питательных веществ из зеленых сформировавшихся листьев к формирующимся в это время вегетативным почкам и генеративным структурам, а затем из желтеющих листьев в виде запасных веществ – в почки. В сентябре во

вновь сформированных почках содержание липидов на единицу массы в три–четыре раза выше, чем в желтеющих листьях. Накопление суммарных липидов в почках осенью обеспечивает защиту меристематических тканей зимой и запас питательных веществ, необходимый для успешного начала вегетации весной следующего года.

При распускании почек наблюдается существенный рост количества фосфолипидов на единицу массы почек (табл. 20), что, объясняется, вероятно, быстрым ростом тканей и активацией образования мембран новых клеточных структур, в состав которых входят фосфолипиды. Следует подчеркнуть, что наблюдаемое существенное увеличение концентрации липидного фосфора обычно происходит на фоне снижения общего количества суммарных липидов почек. В связи с тем, что большую часть липидов почек березы составляют нейтральные липиды (запасные липидные соединения), то в период формирования побегов они, по всей вероятности, расходуются на получение необходимой энергии, а фосфолипиды (компоненты клеточных мембран) активно синтезируются и участвуют в формировании клеточных структурных образований. Осенью при значительном возрастании суммы липидов в почках по сравнению с желтеющими листьями концентрация липидного фосфора остается примерно одинаковой в листьях и почках. В этот период происходит подготовка растений к глубокому покою, что сопровождается накоплением запасных и защитных липидов.

При распускании почек, несмотря на заметное увеличение количества фосфолипидов на единицу массы, в них сохраняется соотношение групп жирных кислот с разной степенью ненасыщенности. Например, в 2000 г. у березы повислой содержание липидного фосфора в распускающихся почках было в 2,6 раза выше, чем перед распусканием, но жирнокислотный состав фосфолипидов не изменился: моноеновых кислот, как в покоящихся, так и распускающихся почках было 6%, диеновых – 47%, триеновых – 25%, насыщенных около 20%. У далекарлийской березы и ледяной березы увеличение количества липидного фосфора в этот период было несколько меньше, чем у березы повислой, но соотношение между группами жирных кислот фосфолипидов также сохранялось. Снижение уровня суммарных липидов при распускании почек не вызывало заметных изменений в жирнокислотном составе ни во фракции нейтральных липидов, ни гликолипидов почек березы. Следовательно, период распускания почек березы сопровождается количественными изменениями липидных фракций при сохранении их качественного состава.

Таблица 20

**Содержание липидного фосфора в почках и листьях различных берез
(мкг Р/г сухого вещества)**

Вид, разновидность	Фаза развития		
	почки перед распусканием	распускающиеся почки	зрелые листья
Береза пушистая	347,1±14,3	888,1±12,5	247,0±13,7
Береза повислая	325,2±11,3	850,5±12,5	350,2±31,3
Карельская береза	168,9±5,4	806,8±0	281,4±18,8
Далекарлийская береза	344,0±3,1	744,2±12,5	362,7±22,5
Ледяная береза	387,7±22,5	781,7±33,1	375,2±47,2

Вид, разновидность	Фаза развития		
	желтеющие листья	вновь сформированные почки	покоящиеся почки
Береза пушистая	377,7±14,3	262,7±10,8	181,2±6,2
Береза повислая	384,6±23,6	306,4±12,5	240,8±8,3
Карельская береза	340,8±25,0	323,3±26,2	225,1±0
Далекарлийская береза	312,7±19,0	262,7±5,4	227,0±13,2
Ледяная береза	267,0±2,7	247,4±5,7	222,0±8,3

Таблица 21

**Содержание диеновых (Д), триеновых (Тр) и суммы ненасыщенных
жирных кислот (СНЖК) на примере фракций липидов почек и листьев
далекарлийской березы (% от суммы жирных кислот)**

Фракции липидов	Группа жирных кислот	Фаза развития					
		почки перед распусканием	распускающиеся почки	молодые листья	сформировавшиеся листья	желтеющие листья	вновь сформированные почки
Нейтральные липиды	СНЖК	88	83	68	70	62	85
	Д	40	33	14	16	14	36
	Тр	26	26	39	40	30	25
Гликолипиды	СНЖК	87	81	89	88	84	83
	Д	33	29	4	4	6	29
	Тр	45	46	82	82	77	41
Фосфолипиды	СНЖК	75	71	68	71	61	77
	Д	46	37	32	22	18	50
	Тр	18	20	32	38	33	14

В то же время при росте листовой пластинки уменьшение суммарного содержания липидных соединений сопровождается изменением жирнокислотного состава. В нейтральных липидах снижается уровень диеновых при росте содержания триеновых или насыщенных кислот, а также уменьшается до минимума доля тетраеновых кислот. В гликолипидах значительно увеличивается концентрация триеновых кислот (табл. 21). В фосфолипидах повышается доля триеновых кислот при снижении диеновых. В желтеющих листьях во фракциях нейтральных и фосфолипидов сохраняется высокая концентрация насыщенных жирных кислот, которая определяется как разность суммы всех жирных кислот и суммы ненасыщенных жирных кислот. В гликолипидах поддерживается очень высокий уровень триеновых кислот и суммы ненасыщенных жирных кислот. По сравнению с желтеющими листьями во вновь образованных к осени почках формируется иной жирнокислотный состав за счет возрастания доли диеновых кислот при снижении триеновых во всех фракциях липидов, повышения относительного содержания тетраеновых кислот в нейтральных липидах, снижения доли насыщенных кислот в нейтральных и фосфолипидах.

Таким образом, почки, зеленые и желтеющие листья березы имеют определенные особенности жирнокислотного состава различных фракций липидов. В почках отмечено высокое относительное содержание диеновых кислот во всех фракциях липидов, и особенно в фосфолипидах, а также более заметное, чем в листьях, содержание тетраеновых кислот в нейтральных липидах. Для зеленых листьев характерна значительная доля триеновых кислот во всех фракциях, особенно в гликолипидах. Желтеющие листья сохраняют высокую концентрацию триеновых кислот в гликолипидах и имеют довольно высокий уровень насыщенных жирных кислот в нейтральных и фосфолипидах.

Доля диеновых кислот в фосфолипидах почек березы составляет более 40% от всех жирных кислот, и они представлены в значительной степени линолевой кислотой ($C_{18:2}$) (рис. 28). В фосфолипидах листьев около 40% приходится на триеновые кислоты, в основном, за счет линоленовой кислоты ($C_{18:3}$). В гликолипидах листьев всех исследованных видов и разновидностей березы очень велика доля триеновых кислот, представленных главным образом линоленовой кислотой, которая составляет около 80% от суммы кислот (рис. 29).

При изучении жирнокислотного состава липидов почек берез разных видов и разновидностей отмечено, что на фоне одинако-

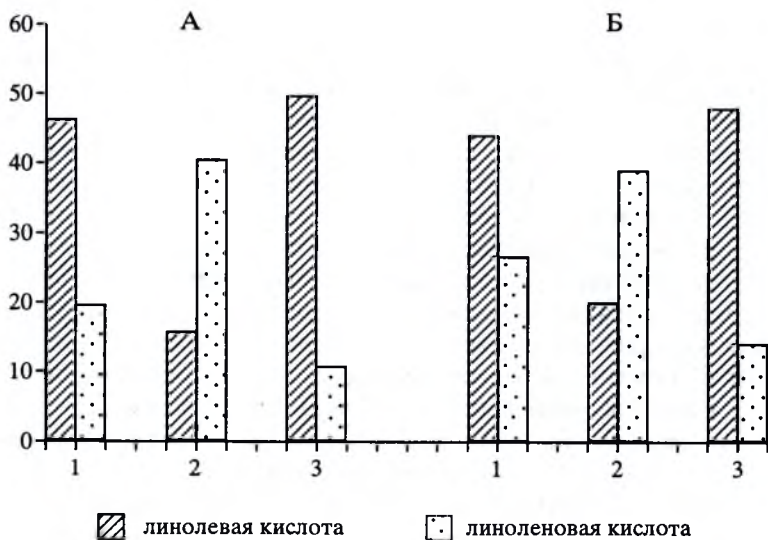


Рис. 28. Содержание линолевой и линоленовой кислот в фосфолипидах почек и листьев березы пушистой (А) и карельской березы (Б)

По вертикали – содержание кислот, % от суммы жирных кислот; по горизонтали: 1 – почки перед распусканием (апрель), 2 – зрелые листья (июнь), 3 – вновь сформированные почки (сентябрь)

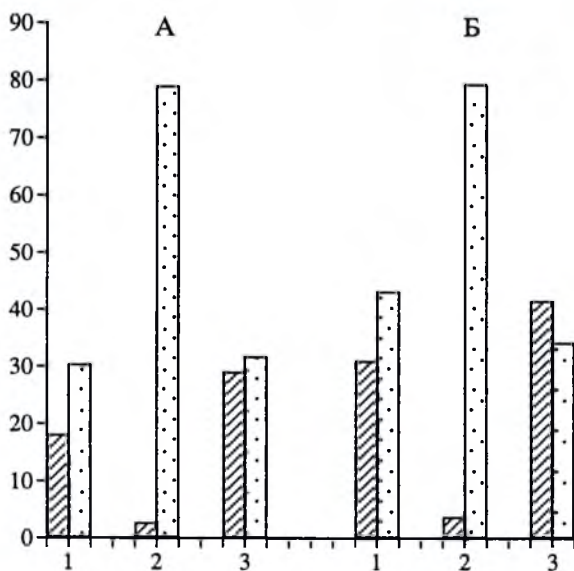


Рис. 29. Содержание линолевой и линоленовой кислот в гликолипидах почек и листьев березы повислой (А) и ледяной березы (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 28

**Соотношение C_{18}/C_{16} жирных кислот липидов в почках
различных видов и разновидностей березы**

Вид, разновидность	Фаза развития почек	Суммарные липиды	Нейтральные липиды	Гликолипиды	Фосфолипиды
Береза пушистая	растущие	2,0	1,4	2,4	2,9
	сформировавшиеся	1,0	2,1	4,7	3,1
	распускающиеся	2,4	1,4	1,5	3,9
Береза повислая	растущие	6,2	5,1	4,0	0,9
	сформировавшиеся	9,7	8,8	8,6	5,1
	распускающиеся	9,0	8,5	5,4	4,6
Карельская береза	растущие	6,5	7,5	5,7	3,1
	сформировавшиеся	10,3	10,8	4,8	4,0
	распускающиеся	7,0	8,5	9,4	4,3
Далекарлийская береза	растущие	7,5	9,5	6,0	3,4
	сформировавшиеся	11,3	12,1	7,2	3,7
	распускающиеся	12,8	11,5	10,4	3,6
Ледяная береза	растущие	8,4	8,3	7,2	2,9
	сформировавшиеся	11,2	6,5	3,5	4,1
	распускающиеся	7,4	11,0	8,2	5,0

вой динамики групп кислот по степени ненасыщенности проявляются некоторые особенности в соотношении жирных кислот по длине углеродной цепочки. Так, в почках березы пушистой (весенних и осенних) в суммарных липидах очень низкое значение имеет соотношение C_{18}/C_{16} (кислот с длиной углеродной цепочки в 18 атомов к кислотам с 16 атомами углерода) (табл. 22). При разделении суммарных липидов почек березы пушистой на фракции низкий показатель соотношения C_{18}/C_{16} обнаруживается в нейтральных и гликолипидах, тогда как в фосфолипидах почек всех изученных берез соотношение C_{18}/C_{16} является примерно одинаковым.

Таким образом, содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в почках и листьях основных видов березы и их разновидностей изменяются в зависимости от фазы их развития. В период распускания почек расходуются запасные липиды, существенно повышается содержание фосфолипидов в связи с активным образованием клеточных структур, в мембраны которых они входят. При этом сохраняется соотношение групп жирных кислот по степени ненасыщенности, характерное для почек. Рост листовой пластинки сопровождается изменением жирнокислотного состава фракций липидов: происходит снижение от-

носительного содержания линолевой кислоты (18 : 2) и повышение линоленовой (18 : 3), что наиболее выражено в гликолипидах листьев. В пожелтевших листьях во всех фракциях липидов сохраняется довольно высокий уровень линоленовой кислоты, в нейтральных и фосфолипидах высока доля насыщенных жирных кислот. Во вновь образованных почках к осени происходит накопление суммарных липидов. Жирнокислотный состав липидов почек сохраняется до начала их распускания в следующем году: во всех липидных фракциях преобладают диеновые кислоты (в основном, линолевая), кроме того, в нейтральных липидах почек доля тетраеновых кислот выше, чем в листьях. Почки березы пушистой характеризуются видовыми особенностями жирнокислотного состава липидов по длине углеродной цепочки: нейтральные липиды и гликолипиды содержат значительно больше короткоцепочковых жирных кислот и кислот с 16 атомами углерода, чем почки другого вида – березы повислой и ее разновидностей.

6.1.3. Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части

Отдельный интерес представляют данные, полученные нами при сравнительном изучении березы пушистой, березы повислой и карельской березы, по содержанию суммарных липидов, выделенных из бересты, луба и древесины ствола [Шуляковская и др.,

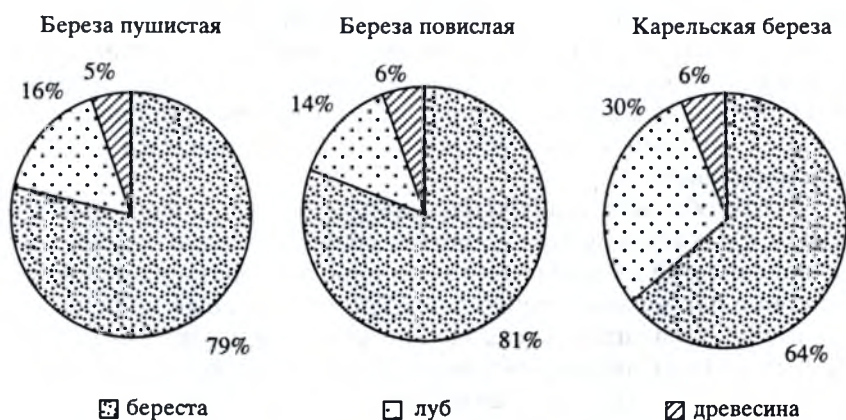


Рис. 30. Содержание суммарных липидов в стволе березы повислой (А), березы пушистой (Б) и карельской березы (В)

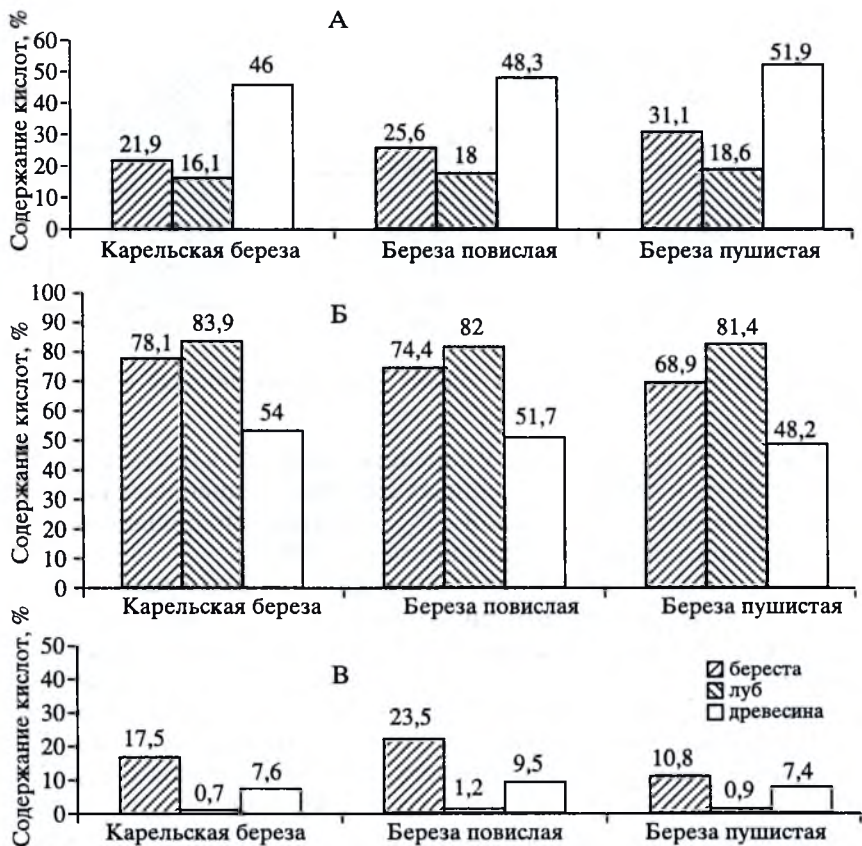


Рис. 31. Сумма насыщенных (А), ненасыщенных (Б) и короткоцепочковых (В) жирных кислот в различных частях ствола березы повислой, карельской березы и березы пушистой

2000]. Результаты исследований показали, что в стволовой части березы обоих видов независимо от срока взятия образцов наибольшее количество липидов (от 64 до 81%) сосредоточено в бересте (рис. 30). Около 30% от всех липидов ствола обнаружено нами в лубе и менее 10% – в древесине. У карельской березы по сравнению с березой повислой и березой пушистой выше доля суммарных липидов в лубе (в два раза) и ниже в бересте (на 15–20%).

Сравнительный анализ жирнокислотного состава липидов, содержащихся в стволовой части березы, свидетельствует о преобладании насыщенных жирных кислот в древесине, ненасыщенных – в лубе и короткоцепочковых – в бересте независимо от видовой принадлежности растений (рис. 31, А, Б, В). Обращает на



Рис. 32. Содержание диеновых кислот суммарных липидов в бересте березы

себя внимание тот факт, что у карельской березы в бересте в различные фазы в суммарных липидах содержится диеновых кислот (в основном, за счет линолевой – $C_{18:2}$) достоверно больше, чем у березы повислой и березы пушистой (рис. 32).

По составу жирных кислот в липидах березы преобладают C_{18} – кислоты: в основном линолевая – $C_{18:2}$ и линоленовая – $C_{18:3}$. Наибольшая сумма такого типа жирных кислот обнаружена нами в лубе. В лубе и древесине изученных видов и разновидностей березы наблюдается сходство в соотношении кислот с различным числом углеродных атомов: преимущество C_{18} над C_{16} сохраняется здесь и в период роста, и в период покоя (рис. 33). В то же время в бересте в период роста растений отмечено существенное увеличение суммы жирных кислот с 16 атомами углерода и преобладание их над другими группами кислот. Среди индивидуальных жирных кислот липидов в бересте и лубе березы наибольший процент приходится на линолевою (18 : 2), пальмитиновую (16 : 0), олеиновую (18 : 1) и линоленовую (18 : 3) кислоты, в древесине же кислоты по своей концентрации располагаются иначе: пальмитиновая (16 : 0), линолевая (18 : 2), олеиновая (18 : 1) и стеариновая (18 : 0).

Таким образом, береста независимо от вида и разновидности березы характеризуется наибольшим содержанием липидов, которые по сравнению с другими частями ствола, имеют больше короткоцепочковых жирных кислот, а в активный период роста – кислот с 16 атомами углерода (C_{16}). В лубе липидов до 30% от общего содержания их в стволе, и они отличаются высокой концентрацией ненасыщенных и C_{18} – кислот (в основном за счет $C_{18:2}$ – линолевой и $C_{18:3}$ – линоленовой). Для древесины свойственно довольно низкое содержание липидов, включающих преимущественно насыщенные жирные кислоты. Различия, уста-

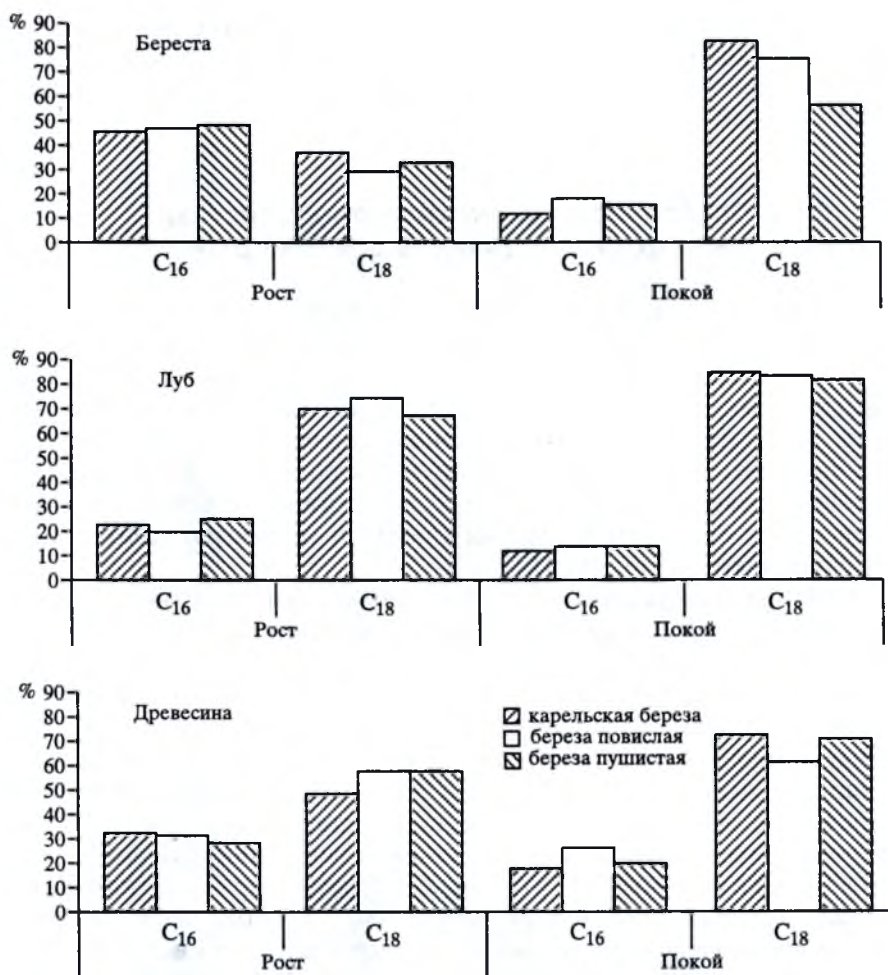


Рис. 33. Соотношение сумм C₁₆ и C₁₈ жирных кислот в стволовой части различных берез в период роста и покоя

новленные нами по жирнокислотному составу липидов разных частей ствола березы, обусловлены их функциями: береста плотно покрывая ствол, выполняет защитную роль. Соответственно, липиды, предназначенные для защиты ствола и его проводящей системы от неблагоприятных условий среды (в том числе от низких температур и резких ее колебаний), включают короткоцепочковые жирные кислоты. Липиды, которые являются запасными и накапливаются в древесине, состоят в большей степени из насыщенных жирных кислот. В тканях луба, особенно разви-

тых у карельской березы и играющих доминирующую роль в формировании узорчатой текстуры древесины [Ермаков и др., 1995], наблюдается высокое содержание в липидах ненасыщенных жирных кислот.

6.1.4. Особенности жирнокислотного состава отдельных фракций липидов осевых органов

Изучение жирнокислотного состава суммарных липидов стволовой части берез, показало преобладание насыщенных жирных кислот в древесине, ненасыщенных – в лубе и короткоцепочковых – в бересте, независимо от их видовой принадлежности. Рассмотрим показатели жирнокислотного состава липидов по фракциям (нейтральные, глико- и фосфолипиды) в отдельных частях (древесина, луб, береста) осевых органов (ствол, побеги) в период их активной вегетации (июнь) и листопада (сентябрь) [Ветчинникова и др., 2004].

Фосфолипиды древесины (как ствола, так и побегов) изученных видов и разновидностей березы, характеризуются повышенным содержанием насыщенных жирных кислот (в среднем на 10%) по сравнению с лубом и берестой (рис. 34, А). Соответственно более низкими значениями в древесине характеризуются индекс двойной связи (ИДС) и коэффициент ненасыщенности (K) жирных кислот. Доли моно- (M) и диеновых (D) жирных кислот в древесине примерно равны и в сумме составляют около 30%. Кроме того, в июне, в период активной вегетации, наблюдается увеличение триеновых (Tr) жирных кислот во фракции гликолипидов. Следует отметить незначительное преобладание (около 5%) короткоцепочковых жирных кислот и жирных кислот с числом углеродных атомов равных или более 20 (C_{20}) во фракциях нейтральных липидов и гликолипидов по сравнению с фракцией фосфолипидов. В древесине во всех фракциях отмечено преобладание (от 4 до 12%) жирных кислот типа C_{16} по сравнению с C_{18} (рис. 35, А).

В лубе ствола и побегов как березы пушистой, так и березы повислой, наблюдается до 60% жирных ненасыщенных кислот, большая часть из которых приходится на жирные кислоты с 18 атомами углерода (рис. 35, Б). Липиды, экстрагированные из лубяной части ствола и побегов, отличаются повышенным содержанием диеновых (D) жирных кислот (рис. 34, Б): наиболее заметное их преобладание наблюдается во фракции фосфолипидов. Следует отметить здесь низкий процент жирных кислот, со-

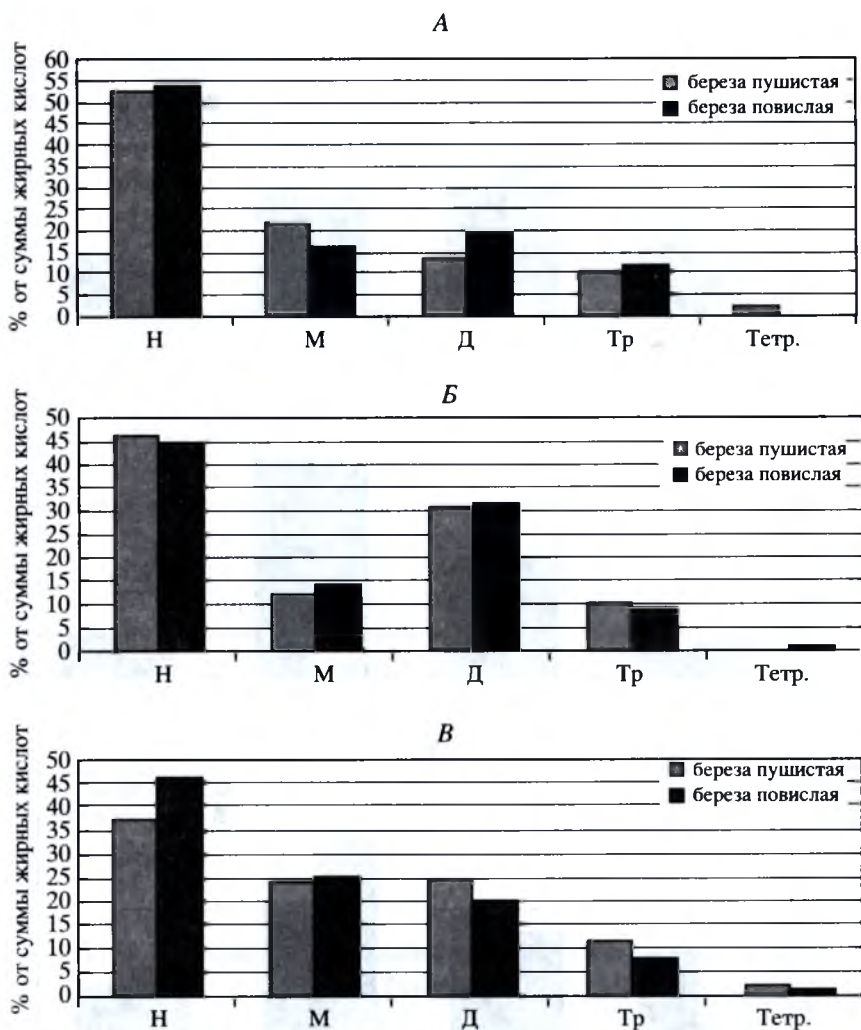


Рис. 34. Соотношение насыщенных (Н), моно- (М), ди- (Д), три- (Тр) и тетраеновых (Тетр) жирных кислот в фосфолипидах древесины (А), луба (Б) и бересты (В) побегов березы

держащих 20 и более атомов углерода по сравнению с древесиной и берестой (рис. 35, Б).

В бересте осевых органов изученных деревьев и в период активной вегетации, и в период листопада, отмечено небольшое, но стабильное преобладание (на 10–15%) ненасыщенных жирных кислот над насыщенными. Во всех фракциях, и особенно во

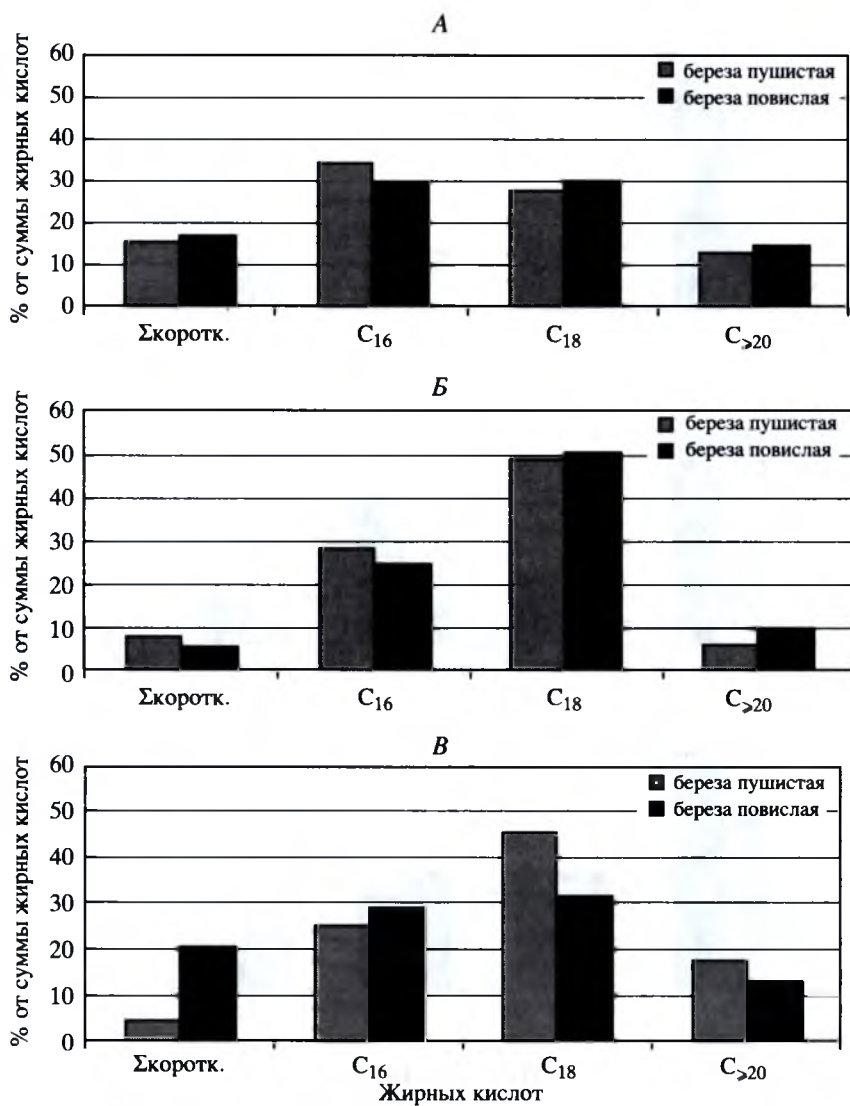


Рис. 35. Соотношение сумм короткоцепочковых (Σкоротк.), C₁₆; C₁₈ и C_{>20} в гликолипидах древесины (А), луба (Б) и бересты (В) побегов березы

фракции фосфолипидов наблюдается более высокое содержание (почти в 2,5 раза) жирных кислот типа C_{18} по сравнению с C_{16} . Во фракции нейтральных липидов и гликолипидов установлено повышенное содержание (почти в 2 раза) короткоцепочковых жирных кислот и кислот типа C_{20} по сравнению с фракцией фосфолипидов. Доли моно- (М) и диеновых (Д) жирных кислот в среднем равны и в сумме составляют до 40% (рис. 34, В), однако в сентябре их соотношение (на 10%) меняется в пользу диеновых. В активный период вегетации (июнь) отмечено значительное повышение в содержании (более 20%) триеновых (Тр) жирных кислот. Обращает на себя внимание факт наличия некоторых различий по изученным показателям в бересте между березой пушистой и березой повислой.

Сравнительный анализ жирнокислотного состава нейтральных липидов, а также глико- и фосфолипидов, выделенных из тканей осевых органов, свидетельствуют об особенностях их состава в древесине, лубе и бересте. Так, древесина изученных берез отличается повышенным содержанием насыщенных жирных кислот во всех фракциях липидов. В лубе и особенно во фракции фосфолипидов довольно значительную долю составляют диеновые жирные кислоты. В бересте во фракциях нейтральных липидов и гликолипидов отмечено повышенное содержание короткоцепочковых жирных кислот и кислот типа C_{20} . В древесине и особенно в бересте отмечено преобладание жирных кислот типа C_{18} над C_{16} . Очевидно, что содержание жирнокислотного состава липидов осевых органов определяется их структурно-функциональной ролью.

6.1.5. Особенности жирнокислотного состава липидов в органах и тканях основных видов и разновидностей березы

Изучение жирнокислотного состава суммарных липидов в различных органах березы показало, что в них содержится более 20 четко выделяемых компонентов. Наиболее разнообразный состав жирных кислот обнаружен в почках. В семенах, листьях, коре и древесине ствола он заметно беднее. Преобладающими по содержанию (по мере убывания) во всех тканях березы являются линолевая ($C_{18:2}$), линоленовая ($C_{18:3}$), пальмитиновая ($C_{16:0}$), олеиновая ($C_{18:1}$), миристиновая ($C_{14:0}$) и стеариновая ($C_{18:0}$) жирные кислоты. Однако следует заметить, что в различных органах и тканях относительное содержание отдельных жирных кислот

различно. Так, в покоящихся и распускающихся почках в наибольшем количестве содержится линолевая или линоленовая, в листьях – линоленовая, в семенах – линолевая (см. рис. 26), в бересте и древесине – довольно много пальмитиновой жирной кислоты (см. рис. 33).

Соотношение жирных кислот с разной степенью ненасыщенности также неодинаково в исследованных органах и тканях. Например, в почках всех изученных берез преобладают диеновые (Д) и триеновые (Тр) кислоты, в листьях – триеновые (рис. 36). В процессе распускания почек в соотношении отдельных групп ненасыщенных жирных кислот происходит сдвиг в сторону триеновых кислот. Вероятно, при формировании побегов в процессе распускания почек происходит десатурация жирных кислот, т.е. образование новых двойных связей. Этому способствует, по-видимому, большая освещенность листьев и более активное поступление кислорода в их ткани по сравнению с почками.

Анализ жирнокислотного состава липидов в отдельных частях ствола исследованных берез показал отсутствие в них тетраеновых кислот и значительное накопление насыщенных жирных кислот: в коре 33–62%, в древесине – 47–71%. В то же время в покоящихся и распускающихся почках, а также в листьях, они составили меньше 1/3 суммы всех кислот. Отсюда и ИДС жирнокислотного состава липидов коры и древесины ниже такового других исследованных органов: для коры ИДС = 0,77–1,38, для древесины – 0,55–1,07 (для почек и листьев в пределах 1,55–2,19). Коэффициент ненасыщенности (*K*) жирнокислотного состава липидов также свидетельствует о разном соотношении сумм ненасыщенных и насыщенных кислот в изученных органах. Так, у покоящихся почек он изменяется от 2,8 до 12,9; распускающихся почек от 2,8 до 3,8; листьев – 2,0–4,2; древесины – 0,4–1,1; коры – 0,6–2,0. Ненасыщенность жирных кислот наибольшая – в почках и листьях, а наименьшая – в древесине.

Сравнительное изучение жирнокислотного состава суммарных липидов различных органов отдельных видов и разновидностей березы подтвердило ранее установленный нами факт [Кони́на, 19786], что почки березы пушистой богаты короткоцепочковыми жирными кислотами, доля которых достигает 30% от суммы всех кислот, в то время как в почках отдельных форм березы повислой их содержится не более 6% (рис. 37). В листьях, коре и древесине независимо от вида и разновидности березы таких кислот также немного – до 7%. Довольно высокое содержание кислот с числом углеродных атомов от 8 до 14 отмечено также в зимней бересте березы (11–23,5%).

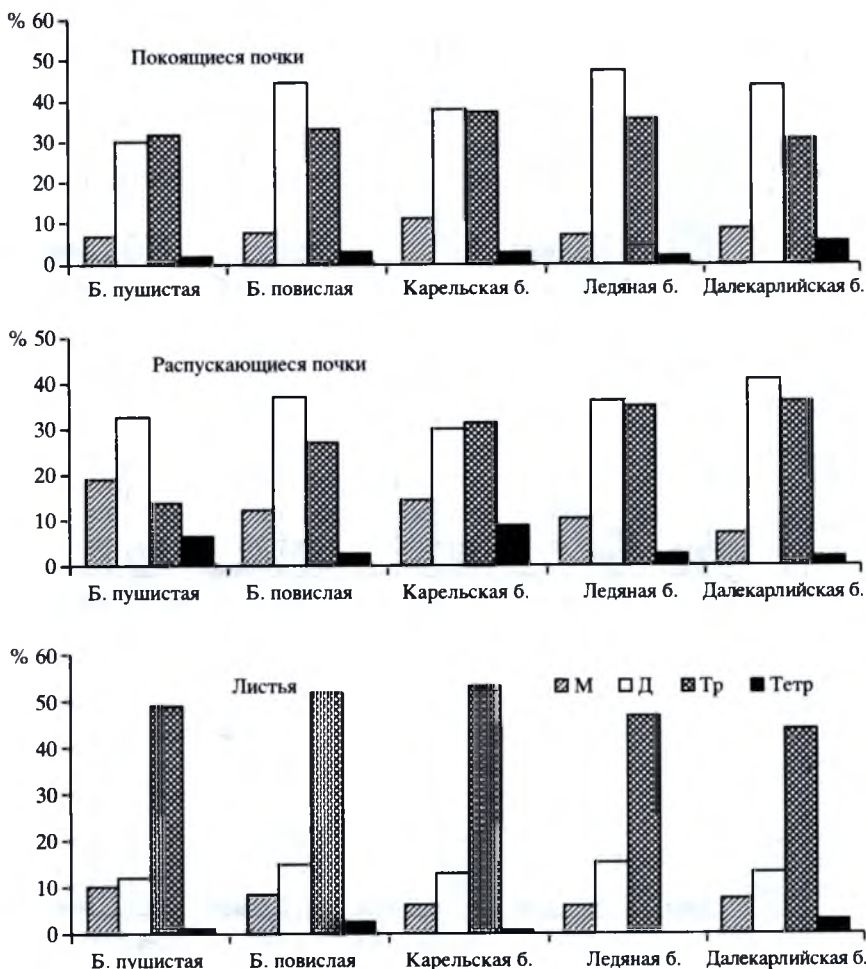


Рис. 36. Соотношение моно- (М), ди- (Д), три- (Тр) и тетраеновых (Тетр) жирных кислот в покоящихся почках, распускающихся почках и листьях

Здесь и в табл. 37 по вертикали – содержание жирных кислот (% от их суммы)

Таким образом, изучение жирнокислотного состава суммарных липидов выявило наличие ряда особенностей, характерных для отдельных органов изученных видов и разновидностей березы. К ним относятся: высокое содержание короткоцепочковых жирных кислот в почках березы пушистой и возрастание доли триеновых кислот в листьях в процессе формирования побегов из почек. В листьях и почках степень ненасыщенности жирных кис-

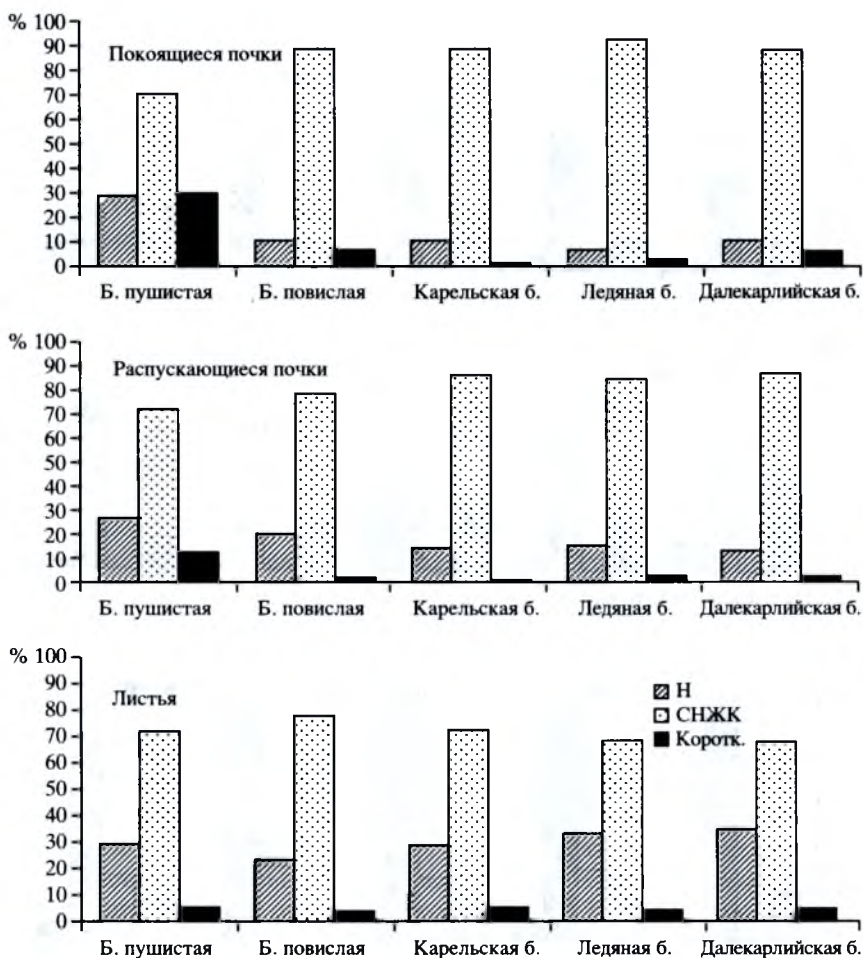


Рис. 37. Относительное содержание насыщенных (Н), ненасыщенных (СНЖ) и короткоцепочковых (Σкоротк.) жирных кислот в покоящихся почках, распускающихся почках и листьях изученных видов и разновидностей березы

лот, входящих в состав липидов, выше, чем в коре и древесине. Липиды коры и древесины, имеющие в своем составе кислоты с низкой степенью ненасыщенности (с преобладанием насыщенной пальмитиновой кислоты), играют в основном роль запасных веществ. Установлено распределение липидов ствола между берестой, лубом и древесиной. У карельской березы по сравнению с березой повислой и березой пушистой выше доля суммарных липидов в лубе (вдвое) и ниже в бересте (почти на 20%). Выявле-

ны определенные особенности жирнокислотного состава липидов отдельных частей ствола березы: в древесине липиды содержат больше насыщенных кислот, в лубе – ненасыщенных (особенно у карельской березы), а в бересте – короткоцепочковых. Очевидно, особенности состава липидов напрямую связаны с функциями отдельных тканей и органов.

6.1.6. Жирнокислотный состав липидов в почках гибридного потомства березы

Физиолого-биохимические исследования, проведенные на различных органах и тканях берез, произрастающих на территории Восточной Фенноскандии, показали, что изученные нами виды четко отличаются по содержанию липидов, по качественному составу, а также соотношению отдельных жирных кислот. Установлено, что липиды почек березы повислой на 80–85% состоят из жирных кислот с углеродной цепочкой из 18 атомов, тогда как у березы пушистой содержание этих кислот составляет только 40–50% от общего количества. Кислоты типа C_{18} включают насыщенную стеариновую кислоту и ненасыщенные жирные кислоты с различным числом двойных связей в алифатической цепи – это олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты. В отличие от березы повислой, липиды почек березы пушистой характеризуются значительным содержанием короткоцепочковых жирных кислот. Видовые особенности берез установлены с учетом внутривидовой изменчивости особей, влияния природно-климатических условий произрастания, сезонной динамики. Сравнительный анализ показал наличие определенных закономерностей в качественном и количественном распределении липидов по органам и тканям растений, что в значительной степени является видоспецифичным и может служить одним из таксономических показателей.

В Фенноскандии в результате наблюдаемой здесь естественной гибридизацией между березой повислой и березой пушистой достаточно часто “стираются” характерные для видов морфологические признаки побегов [Ветчинникова, 2004а]. Возникает естественный вопрос: если жирнокислотный состав липидов в почках является видоспецифичным, каким он будет у гибридных растений?

Согласно литературным данным [McNair, 1945; Purdy, Fruter, 1961; Hansen, Boderik, 1968; Hopkins et al., 1968; Anderson et al., 1969a, b; Jamieson, Reid, 1969, 1971; Vickery, 1971; Laseter et al., 1973], в случае морфологической неопределенности видов, в том числе древесных растений, для их идентификации в качестве так-

сономического показателя, а также для установления филогенетических связей между отдельными систематическими группами растений можно использовать жирнокислотный состав липидов. Вместе с тем, практически отсутствуют данные об изменении этого показателя в гибридном потомстве.

Для сравнительного изучения содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках были отобраны типичные деревья березы повислой, березы пушистой, карельской березы, а также 29 гибридов F_1 , полученных от различных вариантов контролируемого внутри- и межвидового скрещивания, проведенного в 1964 г. В связи с тем, что у карельской березы по форме роста встречаются высокоствольные растения, короткоствольные и кустообразные, а по типу поверхности ствола шаровидноутолщенные, мелкобугорчатые и ребристые, в наших исследованиях участвовали гибриды карельской березы, различающиеся по форме роста и характеру поверхности ствола [Ветчинникова, 2004а].

Результаты изучения гибридного потомства, полученного от внутри- и межвидового скрещивания березы, свидетельствуют о том, что в составе липидов почек гибридных растений имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий четко определить видовую принадлежность отдельных особей. Способность видов к большему или меньшему накоплению отдельных жирных кислот в липидах устойчиво сохраняется в потомстве: при сравнении жирнокислотного состава липидов почек материнского, отцовского и гибридного растений установлена высокая степень сходства гибридов с одним из родителей по этому показателю (рис. 38). Для ответа на вопрос, признаки кого из родителей наследует потомство, полученное от различных вариантов скрещивания, мы изучили индивидуальную изменчивость гибридов по жирнокислотному составу липидов в почках.

В вариантах скрещивания карельской березы с березой повислой, в варианте самоопыления карельской березы, а также в контрольных – березы повислой с березой повислой и карельской березы с карельской березой, заметных различий в жирнокислотном составе не наблюдается (табл. 23; рис. 39, А, В). Для гибридных особей этих вариантов характерно высокое содержание ненасыщенных жирных кислот – олеиновой $C_{18:1}$ (12–17%), линолевой $C_{18:2}$ (37–40%) и линоленовой $C_{18:3}$ (32–34%). Среди насыщенных большую долю составляет пальмитиновая кислота $C_{16:0}$ (7–13%). Следовательно, гибриды от скрещивания карельской березы с карельской березой, карельской березы с березой повислой, карельской березы вариант самоопыление (рис. 39, А, В, Д, Ж) наследуют признаки основного вида – березы повислой,

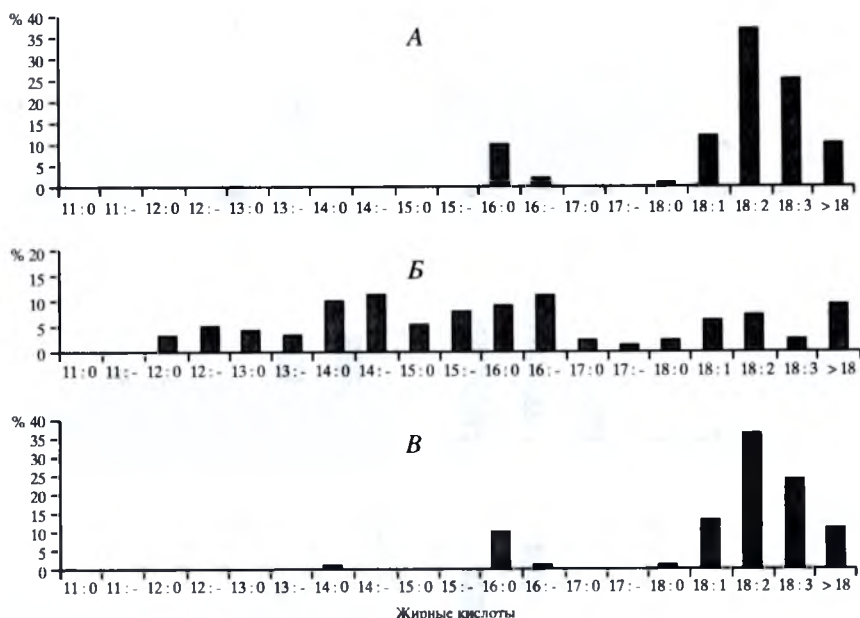


Рис. 38. Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов почек материнского растения – карельской березы (А); отцовского – березы пушистой (Б); гибридного – от скрещивания карельской березы с березой пушистой (В)

разновидностью которой является карельская береза. Общее содержание липидов в почках этих гибридов составляет 34–36% от абс. сух. в-ва.

Дальнейшее изучение гибридного потомства показало, что при внутривидовом скрещивании карельской березы с карельской березой или березой повислой, а также в варианте карельская береза самоопыление, в составе липидов накапливается до 75% суммы линолевой и линоленовой жирных кислот, 18% – олеиновой и 14% – пальмитиновой (табл. 24). Качественный состав соответствует контрольному варианту – береза повислая × береза повислая. При участии в скрещивании карельской березы у потомства с признаками узорчатой древесины отмечено более высокое содержание линолевой и линоленовой кислот (в среднем, на 7–12%). У особей без признаков узорчатости наблюдается незначительное снижение пальмитиновой кислоты и увеличение линолевой (рис. 39, В).

При межвидовом скрещивании березы пушистой с карельской березой (рис. 39, Г) или березой повислой получены деревья

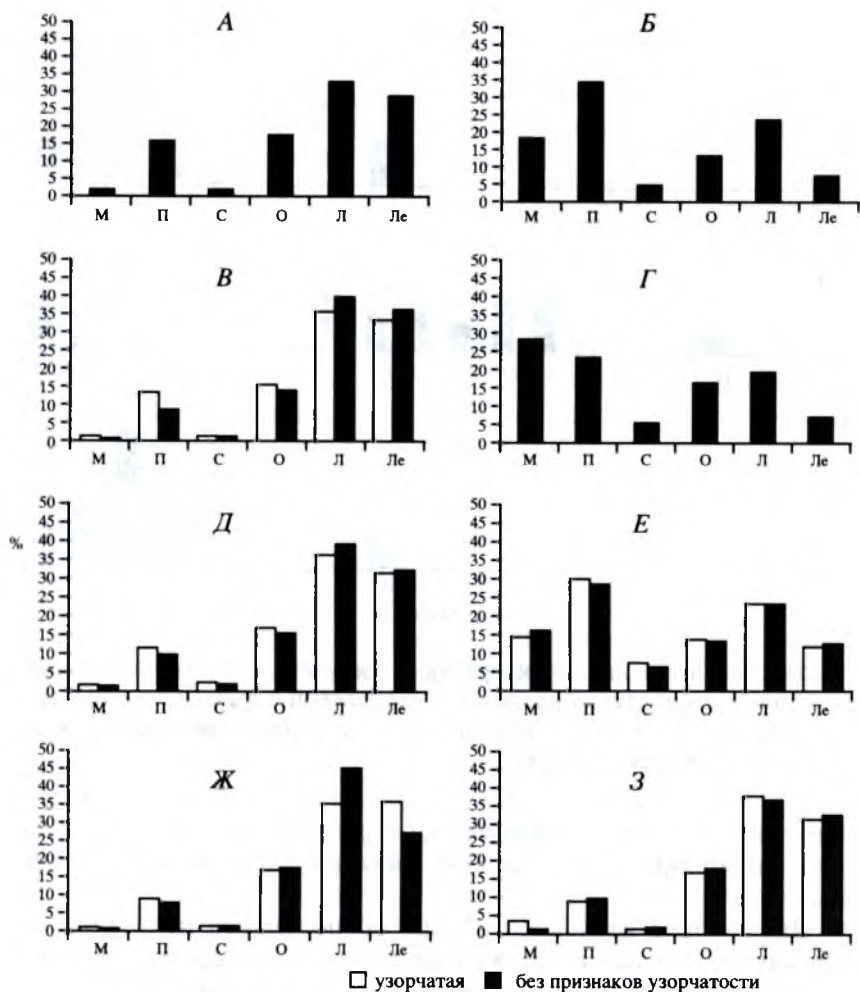


Рис. 39. Жирнокислотный состав липидов гибридного потомства березы

А – б. повислая × б. повислая, Б – б. пушистая × б. пушистая, В – карельская б. × карельская б., Г – б. пушистая × карельская б., Д – карельская б. × б. повислая, Е – карельская б. × б. пушистая, Ж – карельская б., самоопыление, З – карельская б. × б. пушистая

высокоствольной формы роста без признаков узорчатой текстуры древесины. В вариантах скрещивания, где в качестве материнского взяты растения березы пушистой, независимо от того, какое растение было отцовским (береза повислая, карельская береза или береза пушистая), у гибридов первого поколения (F_1) наблюдалось доминирующее влияние материнских растений бере-

Относительное содержание жирных кислот в почках гибридного потомства (F₁) березы, полученных от разных вариантов скрещивания

Жирные кислоты	б. повислая × б. повислая	карельская б. × карельская б.	карельская б., самоопыление	карельская б. × б. пушистая	б. пушистая × карельская б.
C ₁₁ -	следы	0,0	0,0	0,0	следы
C _{12:0}	следы	0,0	0,0	0,0	2,0±0,2
C ₁₂ -	следы	0,0	0,0	0,0	4,5±0,8
C _{13:0}	следы	0,0	следы	следы	3,3±0,7
C _{13:2}	0,0	0,0	следы	0,0	2,0±0,5
C _{14:0}	1,7±0,2	0,3±0,0	2,0±0,4	0,5±0,1	8,6±0,4
C ₁₄ -	следы	0,0	0,0	следы	9,2±0,1
C _{15:0}	1,7±0,2	0,0	0,6±0,2	следы	3,8±0,0
C ₁₅ -	1,9±0,2	0,0	0,7±0,1	следы	6,7±0,0
C _{16:0}	13,7±1,6	8,1±0,2	8,9±0,3	7,5±0,1	7,1±0,1
C ₁₆ -	2,9±0,4	2,5±0,6	2,1±0,2	1,2±0,2	10,1±0,1
C _{17:0}	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3±0,2
C ₁₇ -	следы	0,0	0,0	0,0	1,0±0,1
C _{18:0}	1,9±0,1	0,8±0,0	1,5±0,1	1,4±0,1	1,6±0,2
C _{18:1}	15,1±0,6	11,9±0,1	13,0±0,6	17,0±0,2	5,1±0,5
C _{18:2}	31,3±0,8	37,1±0,4	35,1±0,3	29,0±0,6	6,0±0,6
C _{18:3}	24,3±0,6	30,8±0,4	24,8±0,3	32,0±0,1	2,4±0,5
C _{>18}	5,2±0,2	9,2±0,1	10,5±0,2	10,3±0,1	8,5±0,3

зы пушистой (табл. 23, рис. 39, Б, Г) и по жирнокислотному составу. Так, например, в липидах почек дерева № 878 (береза пушистая × карельская береза) (табл. 23) доля короткоцепочковых жирных кислот почти в 2,5 раза превышало сумму кислот типа C₁₈ (рис. 39, Г), что характерно для березы пушистой (рис. 39, Б). У растений рассматриваемых вариантов отмечено также повышенное содержание суммарных липидов, которое достигало 40–45% (от абс. сух. в-ва).

Значительный интерес представляют варианты скрещивания карельской березы с березой пушистой и березы повислой с березой пушистой. Здесь в потомстве появляются гибриды с признаками не только материнского растения (березы повислой или карельской березы) (см. рис. 38, В; 39, З; табл. 23), но и отцовского (березы пушистой) (см. рис. 39, Е). Из семи исследованных особей данного варианта (табл. 25) у четырех (деревья № 393, 533, 728, 729) жирнокислотный состав липидов почек был подобен таковому березы пушистой. Они отличались также повышенным содержанием суммарных липидов (40–45% от абс. сух. в-ва). Следует подчеркнуть, что эта группа гибридов унаследова-

**Относительное содержание основных жирных кислот
в липидах почек гибридных растений**

№ дерева	Варианты скрещивания	Наличие признаков узорчатости	Жирные кислоты					
			М	П	С	О	Л	Ле
Карельская береза × береза повислая								
304	Кар. б. 60 × б. пов.	+	0,6	8,6	1,6	19,5	33,2	36,5
307	Кар. б. 60 × б. пов.	+	2,1	13,3	2,4	16,5	38,9	26,8
468	Кар. б. 51 × б. пов.	+	2,5	13,0	2,9	15,1	45,3	21,2
736	Кар. б. 273 × б. пов.	+	1,5	11,1	2,1	16,8	27,9	40,8
463	Кар. б. 51 × б. пов.	–	0,7	8,7	2,3	14,0	43,0	31,2
735	Кар. б. 273 × б. пов.	–	1,9	11,3	2,0	15,6	37,3	32,0
Карельская береза × карельская береза								
353	Кар. б. 60 × кар. б. (332+102)	+	0,4	7,5	1,2	13,7	36,1	41,2
511	Кар. б. 115 × кар. б. 328	+	1,7	13,0	1,4	15,0	36,8	32,2
567	Кар. б. 115 × кар. б. (332+102)	+	2,2	12,0	2,2	16,0	36,6	31,4
723	Кар. б. 273 × кар. б. 89	+	1,0	8,5	1,8	14,5	40,8	33,5
774	Кар. б. 63 × кар. б. 89	+	0,6	14,9	0,6	15,2	33,2	35,6
350	Кар. б. 60 × кар. б. (332+102)	+	0,3	9,1	0,9	13,4	41,7	34,6
563	Кар. б. 115 × кар. б. (332+102)	–	0,7	8,6	1,5	13,8	41,3	34,1
712	Кар. б. 273 × кар. б. 89	–	0,5	9,1	1,6	14,7	37,7	36,4
Карельская береза, самоопыление								
336	Кар. б. 60 с/оп	+	0,5	7,6	1,8	19,6	30,7	39,8
342	Кар. б. 60 с/оп	+	2,4	10,4	1,7	15,2	41,2	29,1
457	Кар. б. 51 с/оп	+	1,3	9,1	1,6	15,7	32,6	39,7
456	Кар. б. 51 с/оп	–	0,9	7,9	1,7	17,5	44,8	27,2
Береза повислая × береза повислая								
139	Б. пов. × б. пов.	–	2,0	16,2	2,3	17,8	33,0	28,8

Примечание. Здесь и в табл. 25 и 26. Кар. б. – карельская береза, б. пов. – береза повислая, с/оп – самоопыление. М – миристиновая, П – пальмитиновая, С – стеариновая, О – олеиновая, Л – линолевая, Ле – линоленовая жирные кислоты.

Сравнительная характеристика гибридов от скрещивания карельской березы с березой пушистой по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках

№ дерева	Жирнокислотный состав липидов, характерный для		Содержание липидов в % от абс.сух. в-ва	Гибридный индекс
	б. повислой	б. пушистой		
Гибриды с признаками карельской березы				
276	+	–	35,8±0,8	56
398	+	–	36,6±0,5	49
729	–	+	44,5±0,3	31
Гибриды без признаков карельской березы				
282	+	–	35,7±0,4	55
393	–	+	45,9±0,7	41
533	–	+	39,8±0,4	37
728	–	+	44,4±0,1	35

ла и морфологические признаки березы пушистой: величина гибридного индекса [Ветчинникова, 2004а] у них меньше (от 31 до 41) по сравнению с особями, жирнокислотный состав которых соответствовал таковому березы повислой (величина гибридного индекса от 49 до 56). Особый интерес представляет гибрид № 729 (табл. 25, 26), у которого проявились некоторые морфологические признаки карельской березы, но при этом жирнокислотный состав липидов оказался сходным с березой пушистой. Дальнейшие исследования показали, что при скрещивании карельской березы с березой пушистой в потомстве имеются особи с признаками и без признаков узорчатой текстуры в древесине (табл. 25). Важно отметить, что жирнокислотный состав не определяется наличием или отсутствием узорчатой текстуры в древесине, а связан с генотипом отдельных растений (рис. 39).

Таким образом, результаты изучения гибридного потомства, полученного от внутри- и/или межвидового скрещивания березы повислой и березы пушистой свидетельствуют о том, что наследование жирнокислотного состава липидов в почках у гибридов первого поколения (F_1) происходит в основном по материнской линии с частичным доминированием березы пушистой. В составе липидов почек гибридных растений березы имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий достаточно четко определить видовую принадлежность отдельных особей, что можно использовать в качестве дополнительного критерия при “морфоло-

Жирнокислотный состав липидов почек гибридных растений, полученных от межвидового скрещивания карельской березы с березой пушистой

№ дерева	Варианты скрещивания	Наличие признаков узорчатости	Жирные кислоты					
			М	П	С	О	Л	Ле
Жирнокислотный состав, характерный б. пов.								
276	Кар. б. 60 × б. пуш.	+	1,5	10,6	1,9	18,6	31,3	36,2
398	Кар. б. 51 × б. пуш.	+	1,4	8,8	2,1	17,1	42,0	28,6
282	Кар. б. 60 × б. пуш.	–	3,6	9,1	1,7	16,8	37,6	31,2
Жирнокислотный состав, характерный б. пуш.								
729	Кар. б. 729 × б. пуш.	+	14,3	29,7	7,6	13,5	23,2	11,8
393	Кар. б. 51 × б. пуш.	–	15,3	32,2	7,1	13,2	23,1	9,1
533	Кар. б. 115 × б. пуш.	–	15,3	26,0	5,4	14,2	21,2	18,0
728	Кар. б. 273 × б. пуш.	–	12,7	30,4	6,1	10,4	25,4	14,9

гической неопределенности” вида. Способность видов к накоплению отдельных жирных кислот в липидах устойчиво сохраняется в потомстве. Свойственный отдельным видам специфический жирнокислотный состав липидов, содержащихся в почках, связан с адаптацией этих растений к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Сравнительное изучение двух видов березы показало, что у березы повислой содержание ненасыщенных жирных кислот выше по сравнению с березой пушистой, хотя эти данные и не укладываются в концепцию, получившую наибольшее распространение среди специалистов к началу наших исследований, согласно которой липидам более зимостойкого вида свойственно более высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот – линолевой и линоленовой. Нами впервые установлено, что для березы пушистой, а также березы субарктической и березы извилистой, характерно наличие в почках значительных количеств липидных компонентов с небольшим молекулярным весом, предположительно, короткоцепочковых жирных кислот.

Необходимо отметить, что в последние годы появились публикации (Somervelle, Browse, 1991), объясняющие механизм, при

котором типичные короткоцепочковые, жирные кислоты, аккумулярованные в триацилглицеридах, не встречаются в составе мембран. Обнаружены многочисленные представители растений различных родов, у которых в запасных липидах содержатся значительные объемы жирных кислот от C_8 до C_{14} . Подобное биохимическое разнообразие, вероятно, связано со свойствами одного или нескольких ферментов.

По нашему мнению, в данном случае следует рассматривать два различных пути, способствующие адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Березы с более южным ареалом (повислая и карельская) регулируют фазовое состояние липидов почек только через синтез полиненасыщенных жирных кислот. Можно предположить, что десатурация высших жирных кислот является первичной и биохимически более простой реакцией растения на снижение температуры. Это, в частности, подтверждается тем, что активность данной реакции возрастает на холоде вследствие большей растворимости кислорода [Родионов, 1978]. У березы пушистой, а также березы субарктической и извилистой, хорошо адаптированных к условиям крайнего Севера [Ветчинникова, 2004а], кроме указанного, нами установлен и иной механизм снижения температуры плавления липидов в виде синтеза короткоцепочковых жирных кислот. В условиях Севера это, по-видимому, свойственно запасным липидам, локализованным в пространстве между зачаточными органами почек березы, и имеет защитно-приспособительное значение.

Одновременное определение содержания липидов и их жирнокислотного состава у двух видов – березы пушистой и березы повислой – позволило выявить значительную автономность у них количественных и качественных изменений компонентов липидов в почках. Это можно объяснить тем, что их адаптация к меняющимся условиям среды шла различными путями. Полученные данные позволяют рекомендовать использование жирнокислотного состава и количественного содержания липидов у березы с целью оценки видовой принадлежности, по крайней мере, в тех случаях, когда по тем или иным причинам это затруднительно сделать, используя морфологические критерии.

6.2. Эфирные масла почек березы

Эфирное масло почек березы является важным биологически активным компонентом, которое давно привлекает исследователей из-за целебных свойств и использования в практической медицине. В последние годы этот интерес усилился в связи с тем, что в 1995 г. американскими учеными [Pisha et al., 1995] установлено, что производное бетулина – бетулиновая кислота – проявляет противоопухолевую активность по отношению к раку кожи и другим заболеваниям [цит. по Ведерникову, Рошину, Шабановой, 2000].

Относительно состава эфирных масел в литературе имеются весьма противоречивые сведения. Это объясняется сложностью их идентификации. По данным Р.Д. Колесниковой с соавт. [1979], в почках березы повислой в условиях Воронежской области идентифицированы борнилацетат, бетуленолы, кадинены, значительная часть компонентов остается неидентифицированной. В.М. Вершняк и Р.А. Степень [1992], Р.А. Степень с соавт. [1987] считают, что главными компонентами эфирного масла березы повислой в условиях центральной Якутии является α -бетуленилацетат и кариофиллен, на долю которых приходится около 50% от массы масла. Основную часть эфирного масла березы пушистой в условиях Литвы, согласно Я.П. Балвочюте с соавт. (1980) составляют сексвитерпеновые углеводороды (43,28%) и сексвитерпеновые кислородсодержащие соединения (52,92%). По данным Д.Н. Ведерникова и В.И. Рошина [1998] в состав эфирных масел почек березы повислой входят сексвитерпеноиды кариофилланового и гумуланового типов. Среди сексвитерпеноидов [Ведерников, Рошин, Кошкин, 2000] выделены известные: β -кариофиллен (1,1%), 14-гидрокси- β -кариофиллен (2,6%), оксид β -кариофиллена (5%), гумулен (0,5%) и впервые полученные: 14-ацетокси- β -кариофиллен (31,5%), 6-гидрокси- β -кариофиллен (11%), 6-ацетокси- β -кариофиллен (4%). По данным авторов, они проявляют вирулицидную активность в отношении вирусов гриппа А и В. В последние годы в эфирных маслах почек березы установлено присутствие новых тритерпеноидов [Ведерников, Мигунова, Рошин, 2000; Taipale, Lapinjoki, 1993].

Для исследования состава эфирных масел в настоящее время используются методы газохроматографического и хромато-масс-спектрометрического анализа [Зинкевич, 1997]. Для успешного применения этих методов необходимо надежное информационное обеспечение (базы данных по масс-спектрам и хроматогра-

фическим параметрам удерживания). В связи с вышеизложенным, для идентификации компонентов эфирных масел, выделенных нами из почек березы, потребовалось проведение специальных методических исследований с использованием методов газовой хроматографии и хромато-масс-спектрометрии [Isidorov et al., 2000, 2004].

Идентификация органических компонентов, содержащихся в многокомпонентной смеси, является очень сложной аналитической задачей. Интерпретация результатов – наиболее ответственная стадия, требующая разработки специальных алгоритмов и применения обширных баз данных. Эта проблема усложняется тем фактом, что большинство широко используемых баз данных, содержащих физико-химические постоянные, масс спектры и RI-спектры, являются далеко неполными и перекрываются только частично. Вместе с тем ни один из ныне существующих наборов данных не может обеспечить надежную идентификацию органических компонентов.

Нами [Isidorov et al., 2004] на примере малоизученной сложной смеси (эфирное масло из почек берез) проведены исследования, которые продемонстрировали возможность получения наиболее достоверной идентификации компонентов при газо-хроматографическом (GC) анализе в сочетании с масс-спектрометрией низкого разрешения (GC/MS). В дополнение к масс-спектрометрической информации для идентификации привлекались индексы удерживания R_I и коэффициенты разделения K_r в гетерогенной системе, состоящей из двух несмешивающихся растворителей (гексан-ацетонитрил). Условия проведения анализа описаны подробнее в специальной работе [Isidorov et al., 2000].

Результаты идентификации компонентов эфирных масел почек березы представлены в табл. 27. Относительное содержание каждого из компонентов масел было не менее чем 0,5%. Идентификация эфирных масел была проведена двумя методами. Один из них состоял в сравнении индексов удерживания, вычисленных по результатам газожидкостного анализа [Adams, 1995]. Коэффициенты распределения в системе гексан-ацетонитрил и полученные из них значения параметр j были использованы как дополнительные индикаторные признаки. Второй метод включал сравнение записываемых в ходе анализа масс-спектрометров с имеющимися в библиотеке Wiley 138 прибора HP-5972 [1991].

Можно видеть, что только 11 из 40 компонентов по результатам идентификации этими двумя методами совпали (табл. 27). Более того, в двух случаях GC/MS идентификации потребовалось уточнение структур изомеров. Так, компонент № 4, иденти-

Результаты анализа эфирных масел почек березы

GC идентификация по индексам удерживания к величинам K _p					GC/MS идентификация по каталогу Wiley 138		
Компоненты	Содержание в %	Индекс удерживания		K _p /j	Компоненты	Q	R _{lit}
		расчет	Adams				
1	2	3	4	5	6	7	8
1. α-Кубебен	0,5	1348±2	1351	15,8/0,19	α-Копаен	95	1376
2. α-Копаен	7,2	1375±1	1376	7,8/0,47	α-Копаен	99	1376
3. β-Бурбонен	0,5	1381±2	1384	—/—	β-Бурбонен	98	1384
4. (E)-Кариофиллен	3,2	1414±2	1418	9,0/0,46	Кариофиллен	99	—
5. Сесквитерпен C ₁₅ H ₂₄	0,6	1426±1	—	8,8/0,48	D-Гермакрен	98	1480
6. β-Цедран, C ₁₅ H ₂₆	0,7	1437±1	1436	—/—	Бицикло[5.2.0]нонан, 4,8,8-триметил-	90	—
7. α-Цедран + β-Гумулен	1,3	1441±1	1440	—/—	Гуайя-6,9-диен	99	1456
8. α-Гумулен	3,1	1452±2	1454	9,3/0,48	Гумулен	99	—
9. Аллоаромадендрен	3,7	1459±1	1461	8,7/0,5	Аллоаромадендрен	99	1461
10. γ-Мууролен	2,3	1477±1	1477	10,2/0,47	γ-Кадинен	97	1513
11. D-Гермакрен	18,5	1482±1	1480	7,1/0,63	D-Гермакрен	99	1480
12. β-Гуайен, цис-1	1	1489±1	1490	6,4/0,68	D-Гермакрен	94	1480
13. Валенин (?)	2,7	1491±1	1491	8,9/0,54	β-Кубебен	90	1351
14. γ-Кадинен	3,8	1512±1	1513	6,0/0,73	γ-Кадинен	96	1531
15. δ-Кадинен	14,1	1523±1	1524	9,8/0,53	α-Кубебен	76	1351
16. Кадина-1,4-диен	0,5	1532±1	1532	11,0/0,49	α-Цедрен	83	1409
17. α-Кадинен	0,9	1537±1	1538	—/—	γ-Мууролен	99	1477
18. Калакорен C ₁₅ H ₂₀	1,1	1541±1	1542	10,6/0,59	Нафталин, 1,2-дигидро-1,1,6-триметил-	64	—
19. Сесквитерпеновый спирт C ₁₅ H ₂₄ O	0,6	1554±1	1554	0,55/1,81	Вулгарол Б	85	1650
20. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₄ O	0,5	1566±1	1568	1,1/1,52	Трицикло[5.3.0]ундецен-6,10,11,11-тетраметил-	92	—

Таблица 27 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
21. Спатуленол	0,5	1575±1	1576	—/—	Спатуленол	99	1576
22. Кариофилен оксид	1,4	1582±1	1581	4,3/0,95	Бицикло[3,2,0]гепт-6-ен, 6-пропил цис-	50	—
23. α-Цедран эпоксид (андрэн)	1,4	1585±1	1585	2,6/1,17	6,8-Диметокси-3-метил-1-бензоксепин-5 (2H)-, C ₁₃ H ₁₄ O ₄	93	—
24. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₄ O	0,9	1589±1	—	1,6/1,39	Пиретрин, C ₂₁ H ₂₈ O ₃	50	>2300
25. Гумулен оксид II+ сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₂ O	1	1610±1	1606	—/—	Спиро[4,4]нонан-2-один	55	—
26. Изолонгифоланон, транс- (пикония)	1,2	1616±1	1618	1,3/1,5	Фенол, C ₁₅ H ₂₆ O	96	—
27. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₄ O	1,1	1628±1	1627	0,53/1,9	Кадина-1,4-диен	95	1532
28. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₄ O	1,2	1636±2	—	—/—	(7S, 10S)-2,10-диметил-6-метилен-7, 10-эпокси-2,11-додекадиен	64	—
29. Кариофиллен, 6-гидрокси-	2,4	1643±2	—	0,80/1,74	Бицикло[4,4,0]дец-1-ен, 2-изо-пропил-5-метил-9-метилен-	90	—
30. α-Цедран-8(15)ен-9-ол	1,5	1647±1	1644	0,54/1,91	Виддрен	96	1429
31. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₂ O	0,6	1653±2	—	—/—	Аромадендрен	97	1439
32. Сесквитерпеноид C ₁₅ H ₂₄ O	0,8	1658±3	—	1,9/1,38	T-Мууролол (C ₁₅ H ₂₆ O)	50	1645
33. Кариофиллен, 14-гидрокси-	8,5	1667±2	1664	1,15/1,61	Аллоаромандендрен	91	1461
34. 8-Цедран-13-ол	0,9	1688±1	1688	0,70/1,84	3,4'-Дифлуоро-4-метоксиби-фенил	90	—

Таблица 27 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
35. α -Гумулен, 14-гидрокси-	2,5	1706 \pm 2	1709	-/-	Вулгарол Б	46	-
36. Нонадекан	0,4	1900	1900	-/-	Эйкозан	91	2000
37. Манол оксид	0,5	1900	1989	-/-	Манол оксид	94	1989
38. Неизвест- ный	0,5	>2000	-	-/-	Манол оксид	90	1989
39. Хенейко- зан	0,4	2100	2100	-/-	Тетракозан	91	2400
40. Тетрако- зан	0,3	2400	2400	-/-	Тетракозан	91	2400

фицированный согласно масс-спектру как кариофиллен, оказался Е-изомером этого углевода, а компонент № 8 – α -изомером гумулена.

40 компонентов различных классов веществ было обнаружено нами в гексановом экстракте, полученном из почек березы: сесквитерпеновые гидрокарбоны и их кислородсодержащие производные, а также ряд дитерпенов и C_{17} – C_{25} *n*-алканов. Значительные различия по содержанию терпеновых компонентов обнаружены в почках различных видов березы. В частности, одним из главных компонентов в гексановом экстракте березы пушистой является гидрокарбон цедран $C_{15}H_{26}$, который отсутствует у повислой березы и карельской [Isidorov et al., 2001].

Таким образом, впервые была проведена детальная идентификация эфирных масел почек березы с использованием газовой хроматографии и масс-спектроскопии. Установлено наличие в них терпеновых гидрокарбонов и их кислородсодержащих производных. Показаны различия, выявленные по составу и соотношению компонентов эфирных масел основных видов березы: в почках березы пушистой имеется эфирное масло цедран, которое не обнаружено в почках березы повислой или карельской березы.

6.3. Изоферменты пероксидазы в почках березы

Уточнение видовой принадлежности растений при отсутствии четкой их определенности по морфологическим признакам в ряде случаев, как было сказано выше, можно провести по биохимическим признакам, которые бывают не менее значимы, чем

морфологические. Кроме того, информация о видовых особенностях метаболизма существенно дополняет характеристику таксона. В настоящее время в генетических исследованиях при анализе внутривидового разнообразия древесных растений широко используются изоферментные спектры [Янбаев, 2002; Падутов, 2001; Баранов, 2003]. Изоферменты являются не только маркерами генома. Они, принимая участие в метаболизме, маркируют определенные биохимические процессы и формируют “метаболический фенотип” особей [Алтухов и др., 1989]. Кроме того, изоферменты могут выступать в качестве теста при выяснении филогенетических взаимосвязей между таксонами, а также при изучении процессов микроэволюции и видообразования [Гончаренко, Падутов, 2001; Потенко, 2004].

В растительном организме одним из важнейших полифункциональных ферментов является *пероксидаза*. Разнообразие ее функций определяется большим числом молекулярных форм энзима, т.е. изоферментов [Садвакасова, Кунаева, 1987; Андреева, 1988; Савич, Перуанский, 1990]. Для каждого белка, в том числе и фермента, существуют гены, определяющие его структуру и активность. Эти гены имеют определенную последовательность нуклеотидов в ДНК, что отражается в аминокислотном составе детерминируемого ими белка. При некоторых изменениях нуклеотидной последовательности ДНК возникают соответствующие различия в аминокислотном составе фермента, это ведет к образованию генетических вариантов фермента – изоферментов. Структура изоэнзимов обуславливает величину белковых молекул, а также их поверхностный заряд, от которого зависит подвижность изоферментов в поле постоянного тока. В результате при электрофорезе экстрактов растительных тканей изоферменты размещаются в определенной последовательности в полиакриламидном геле [Полозова, 1978; Духарев, 1979]. Исследование состава изоферментов пероксидазы в покоящихся почках ряда древесных растений свидетельствуют о возможности использования изоферментного спектра в качестве таксономического показателя [Шадманов, 1976; Голодрига и др., 1981; Лукашевич, 1991; Ган, Лукашевич, 1992]. В литературе имеются указания [Аксенова и др., 1971; Хаберман, 1972; Титов, 1975, 1978] об участии в защитных реакциях растительной клетки фермента пероксидазы. Некоторыми авторами [McCown et al., 1969] повышение устойчивости напрямую связывается с увеличением числа изоферментов этого фермента.

Изучение состава изоферментов почек березы и выявление сходства и различий в спектрах пероксидазы [Шуляковская, Вет-

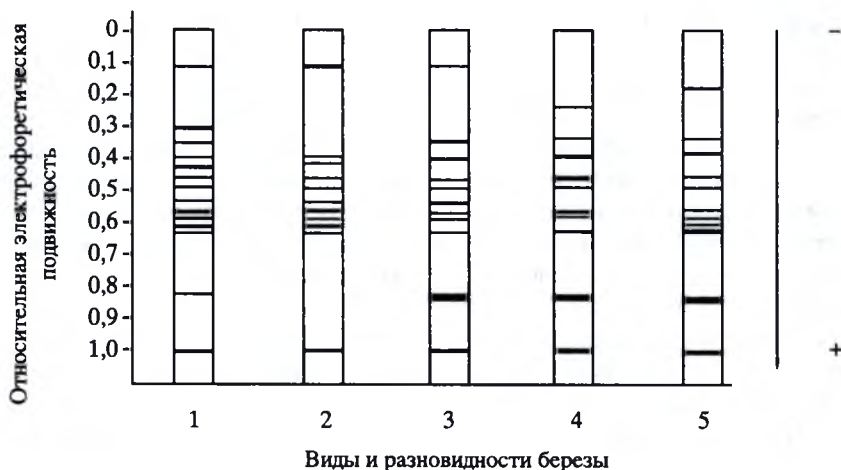


Рис. 40. Электрофореграммы изоферментов пероксидазы почек

1 – березы пушистой, 2 – карельской березы, 3 – березы повислой, 4 – далекарлийской березы, 5 – ледяной березы

чинникова, 1998; Ветчинникова, 2004а] показало, что в почках карельской березы, березы повислой, ледяной березы, далекарлийской березы в зимний период определяется от 4 до 10 изоферментов пероксидазы, в почках березы пушистой – от 9 до 17. Наиболее богатый состав изопероксидаз в почках березы пушистой отмечен в период глубокого покоя – от 13 до 17 изоформ, что на 3–7 компонентов больше, чем у остальных видов и разновидностей, проанализированных в одно и то же время. В период вынужденного покоя у деревьев березы пушистой обнаружено по 12 изоформ фермента, в то время как у карельской березы, березы повислой, ледяной березы и далекарлийской березы их вдвое меньше: 5–6.

Изучение состава изоферментов пероксидазы по величинам относительной электрофоретической подвижности (ОЭП) показало, что среди них есть от 3 до 5 изоформ, которые не могут считаться видоспецифичными, так как выявляются у всех исследуемых объектов. К ним, в частности, относятся изоферменты с ОЭП=0,55–0,57; 0,58–0,59 и 0,62–0,64, а также 0,38–0,40 и 0,45–0,47. В гелях они расположены в зоне средней электрофоретической подвижности очень близко друг от друга в виде тонких, ярко-синих полос (рис. 40). Следует заметить, что спектры изопероксидаз в почках разных деревьев одного вида или разновидности очень схожи. Так, раздельный анализ двух растений в период глубокого покоя показал, что у ледяной березы из 10 изоформ –

9 одинаковых, у карельской березы из 10 форм – 7 идентичных, у березы повислой из 10 – 6 одинаковых, у березы пушистой из 14 и 17 – 13 идентичных. В период вынужденного покоя, у трех растений березы пушистой из 12 полос на гелях – 11 идентичных, у двух деревьев карельской березы из 5–6 полос – 5 одинаковых и т. д. В спектре изоферментов пероксидазы почек березы пушистой имеются 7 изоформ, которые найдены у всех растений данного вида: это компоненты с ОЭП=0,41–0,43; 0,48–0,50; 0,52–0,54; 0,55–0,57; 0,58–0,59; 0,62–0,64 и 0,81–0,83. Следовательно, большая часть спектра пероксидазы березы пушистой постоянно по своему составу и расположена, в основном, в зоне средней электрофоретической подвижности. Следует заметить, что в период глубокого покоя только в почках березы пушистой определяется изоформа с ОЭП=0,27–0,28. В почках карельской березы во всех образцах выявляются изоформы с ОЭП=0,45–0,47 и 0,58–0,59, очень часто окрашиваются полосы с ОЭП=0,41–0,43; 0,62–0,64 и 0,55–0,57. Перечисленные изоферменты составляют стабильную часть спектра пероксидазы в почках карельской березы. У березы повислой в почках постоянным является изофермент с ОЭП=0,58–0,59, достаточно стабильно встречаются изоформы с ОЭП=0,45–0,47; 0,55–0,57 и 0,62–0,64. У ледяной березы в спектрах изопероксидаз чаще других обнаруживаются компоненты с ОЭП=0,55–0,57; 0,58–0,59 и 0,62–0,64, т.е. универсальные для всех видов и разновидностей; у далекарлийской березы – полосы с ОЭП=0,45–0,47; 0,48–0,50; 0,81–0,83, а также свойственные всем изучаемым объектам: 0,58–0,59 и 0,62–0,64.

Таким образом, сравнительный анализ видов и разновидностей березы по составу изоферментов пероксидазы почек в период зимнего покоя показало, что у березы пушистой спектр изопероксидаз отличается наибольшим числом изоформ, среди которых постоянными являются семь компонентов, расположенных в основном в зоне средней электрофоретической подвижности. Кроме того, у нее есть изоформа с ОЭП=0,27–0,28, которая обнаружена нами в период глубокого покоя только у данного вида. Карельская береза и береза повислая сходны между собой как по разнообразию, так и по составу изоферментов. У ледяной березы периодически обедняется спектр изоферментов пероксидазы почек, хотя по составу изоформ она сходна с другими объектами. Далекарлийская береза пока изучена в меньшей степени, но состав наиболее часто встречающихся у нее изопероксидаз несколько отличается от остальных видов и разновидностей. Следовательно, изоферменты пероксидазы, содержащиеся в почках березы, проявили заметные различия на межвидовом уровне.

Возможно, это связано с явлением полиплоидии, характерным березе пушистой. Исследования последних лет показывают, что полиплоидные древесные растения обладают широкой экологической и генетической амплитудой изменчивости и характеризуются значительно бльшим разнообразием, чем соответствующие диплоиды. Число полиплоидных форм растений возрастает, как известно, по мере продвижения на север. Природная полиплоидия часто встречается в роде *Betula* L. и в условиях Фенноскандии. Более того, различный уровень плоидности здесь не является препятствием для естественной гибридизации видов между собой. Чтобы получить более точную оценку внутривидовых различий, вероятно, необходимо провести дополнительные исследования по выявлению генных локусов, кодирующих синтез изозимов других ферментных систем, и изучить эти локусы у разных видов и разновидностей.

6.4. Состав свободных аминокислот в почках березы

Аминокислоты составляют физиологически важную группу азотистых соединений, так как участвуют в синтезе белков, ферментов, нуклеиновых кислот, органических кислот, сложных углеводов, жиров и др. [Кретович, 1980]. В клетке существует цитоплазматический, хлоропластный, митохондриальный и другие функционально различные фонды аминокислот. Возможность их существования побудила исследователей рассматривать набор свободных аминокислот в клетке не как однородную, диффузно перемещающуюся массу соединений, а как пространственно организованную систему [Измайлов, 1986].

В литературе встречаются лишь единичные работы по аминокислотному составу тканей березы. Свободные аминокислоты в однолетних сеянцах и соке карельской березы изучали Г.К. Эглите и В.П. Ошкая [1973]. Ими показано, что у карельской березы и бородавчатой (березы повислой) сок имеет одинаковый состав аминокислот, но отличается соотношением компонентов. Однолетние сеянцы карельской березы содержат больше глутаминовой кислоты, чем сеянцы бородавчатой березы, выращенные в одинаковых условиях. Остается неясным вопрос, какую березу характеризуют авторы: карельской березой, судя по тексту статьи, они называют сеянцы, выращенные из семян, предварительно замоченных в соке карельской березы.

Однако практический опыт, как было указано выше, показал отсутствие положительного эффекта при обработке обычных семян пасокой карельской березы [Махнев, 1982; Багаев С.Н., 1987; Евдокимов, 1989; Ермаков, Ветчинникова, 1985, неопубл. данные].

Н.П. Чернобровкиной [1979] в семенах (от свободного опыления), собранных с деревьев карельской березы, идентифицировано 17 свободных аминокислот. Наибольшее содержание из них (6,52–6,97 мг %) приходится на аргинин, что, по мнению автора, связано с ингибированием распада белков. Довольно много в семенах глютаминовой кислоты (2,06–2,76 мг %). Другие аминокислоты составляют менее 1%. В почках карельской березы [Чернобровкина, 1978] идентифицированы те же свободные и связанные аминокислоты, что и в семенах, однако, отличительной особенностью почек является присутствие в них пролина, количество которого особенно резко повышается весной, перед их распусканием. Н.П. Чернобровкина [1979] исследовала также динамику свободных ауксинов, ингибиторов и гиббереллинов в семенах и почках карельской березы. Согласно полученным данным, в почках карельской березы в период глубокого покоя были обнаружены вещества с Rf ИУК (индолилуксусная кислота), АБК (абсцизовая кислота), ингибиторы фенольной природы. Активность ИУК была высокой осенью и весной. Ингибиторы в большей степени проявлялись осенью, весной же наблюдались вещества с Rf АБК.

Изучению состава и содержания свободных аминокислот в покоящихся (рис. 41) и распускающихся почках березы пушистой, березы повислой, карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы. В результате установлено очень высокое содержание аргинина (от суммы свободных аминокислот): в почках березы пушистой в период глубокого покоя (декабрь) оно варьирует от 40 до 49% (рис. 41, А), у ледяной березы – 37–38% (рис. 41, Г), у березы повислой – 25–30% (рис. 41, Б), у далекарлийской березы – 20–23% (рис. 41, Д), у карельской березы – 19–29% (рис. 41, В). Благодаря способности аргинина замедлять гидролиз белков [Durzan, 1968; Shibacka, Thimann, 1970], вероятно, в период покоя он препятствует распаду запасных и защитных белков в почках березы до наступления благоприятных для роста условий.

В почках различных видов и разновидностей березы обнаруживается до 10% γ -аминомасляной кислоты. Глутаминовой кислоты содержится от 5 до 10%, причем наибольшее ее количество наблюдается у карельской березы. Повышенное содержание ас-

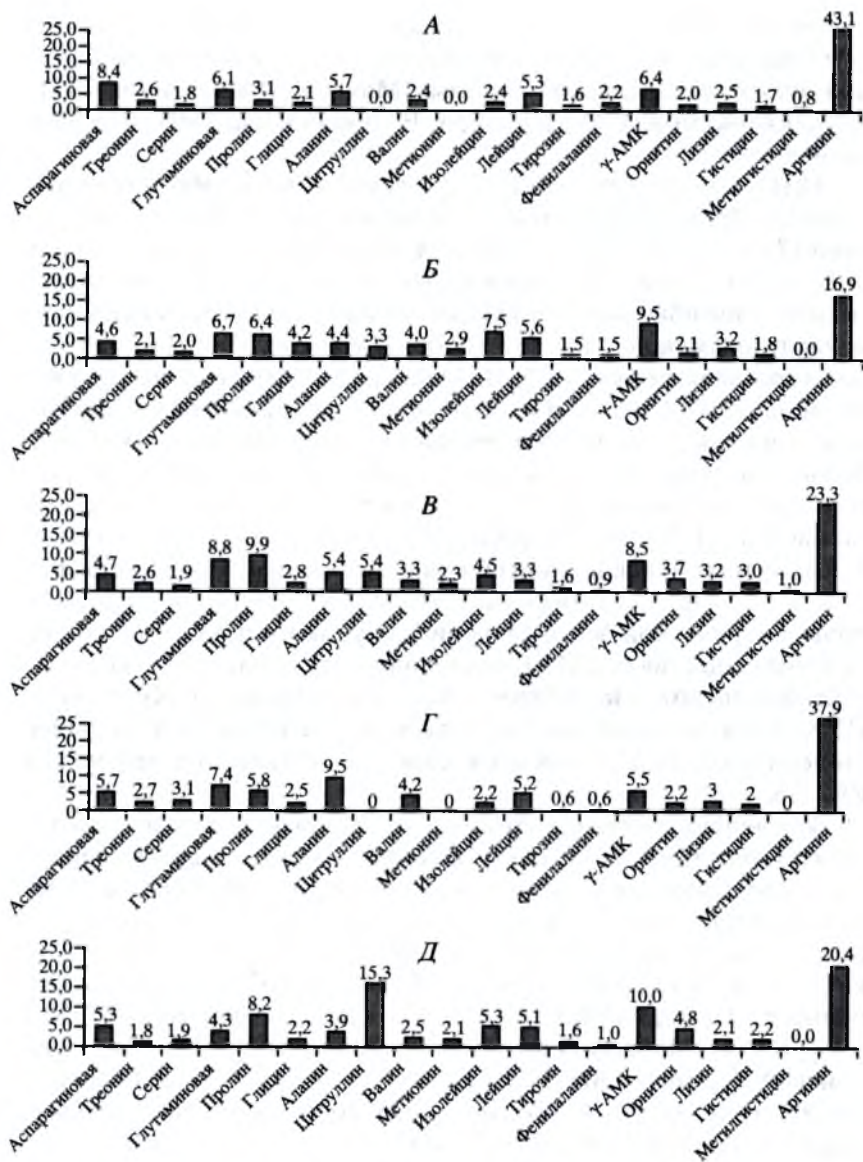


Рис. 41. Сравнительная характеристика березы пушистой (А), березы повислой (Б), карельской березы (В), ледяной березы (Г) и далекарлийской березы (Д) по содержанию аминокислот в покое почках

парагиновой кислоты отмечено в покоящихся почках березы пушистой по сравнению с другим видом – березой повислой и ее разновидностями.

Следует отметить накопление пролина в почках диплоидных декоративных разновидностей березы повислой – карельской березы (от 6 до 12%) и далекарлийской березы (5–8%). У полиплоидного вида березы пушистой содержание пролина заметно ниже, и его содержание варьирует в пределах от 1 до 5%. Далеккарлийская береза в отличие от всех других изученных видов и разновидностей характеризуется наиболее высоким содержанием цитруллина и орнитина. Вместе с тем у далекарлийской березы в почках отмечены пониженные концентрации глутаминовой кислоты, глицина, валина и аланина. В почках березы пушистой и ледяной березы, наоборот, не обнаружен цитруллин, а также метионин, но при этом у них наблюдается высокое содержание аланина. В почках березы пушистой в 1,5–2 раза выше содержание фенилаланина по сравнению с березой повислой и ее разновидностями. Береза повислая характеризуется повышенным содержанием изолейцина и лизина в почках. Ледяная береза отличается повышенным содержанием лейцина. Большинство свободных аминокислот составляют менее 5% от суммы кислот. Это треонин, серин, глицин, валин, метионин, тирозин, фенилаланин, орнитин, лизин, гистидин.

Таким образом, у изученных представителей рода *Betula* запас азота в покоящихся почках находится в основном в виде аргинина. В период распускания почек доля аргинина уменьшается, но возрастает содержание γ -аминомасляной кислоты и пролина. Видовые особенности березы пушистой проявляются в количественно более высоком содержании аспарагиновой кислоты и пониженном – пролина. Береза повислая в почках характеризуется повышенным процентом изолейцина. Далеккарлийской березе свойственно накопление цитруллина и орнитина. Пушистая береза и ледяная характеризуются отсутствием цитруллина и метионина. У карельской березы, в отличие от других видов и разновидностей, в составе аминокислот обнаружены небольшие количества метилгистидина.

Глава 7

Исследование способности березы к размножению

Вопрос о значении разных способов размножения для прогрессивного развития живой природы до сих пор не считается окончательно решенным, хотя сам факт их существования и эволюционного “закрепления” уже свидетельствует о важности этого феномена. В генетическом плане размножение представляет собой непрерывный поток информации в ряду поколений, что обеспечивает преемственность между ними и устойчивость вида во времени [Юсуфов, 1972].

Известно, что наиболее прогрессивным способом воспроизводства живых организмов является половое размножение. Его преимущества в борьбе за жизнь очевидны и поэтому оно относится к важным достижениям эволюции. Отличительным свойством растений является их способность к вегетативному размножению. Если семенное размножение способствует быстрому расселению вида и усилению изменчивости потомства, вегетативное ведет в основном к закреплению популяции на вновь занятой территории. Дочерние особи, образующиеся при вегетативном размножении, располагаясь близко друг от друга, формируют порой сплошные заросли одного клона. При этом растения сохраняют генотип в неизменном виде и быстро количество их увеличивается. Однако, в силу ограниченности рекомбинации наследственных факторов и отсутствия дрейфа генов, вегетативное размножение в какой-то степени приводит к своеобразной изоляции вида и способствует снижению уровня биоразнообразия и групповой однородности организмов. В этом случае при резком изменении условий произрастания может наблюдаться значительное уменьшение численности особей в популяции. Как исключение, например, при близкородственных скрещиваниях, при последующем половом размножении иногда создается возможность для использования резерва наследственной изменчивости.

Важной основой прогрессивной эволюции признано расширение нормы реакции организма на часто меняющиеся условия



Рис. 42. Основные пути размножения березы

среды [Шмальгаузен, 1968], что повышает надежность процесса воспроизводства. Формы и способы размножения, являясь лабильными особенностями вида [Дубинин, 1966], имеют значение для повышения общей его приспособленности к условиям среды. Приспособленность у растений достигается как за счет возрастания фенотипической изменчивости, так и за счет закрепления системы определенных способов размножения. Исследуя способность карельской березы к размножению и учитывая факт необходимости воспроизводства ее генофонда, мы придерживаемся точки зрения, согласно которой наиболее эволюционно прогрессивным считается закрепление целой системы способов размножения растений, взаимодополняющих друг друга [Завадский, 1958].

Береза, как и большинство других древесных растений, может размножаться и семенным и вегетативным путем. В естественных условиях у березы преобладает семенное размножение, и она легко расселяется на новых территориях, является породой-пионером. При вегетативном размножении береза считается трудноукореняемым растением.

На основании многолетних исследований биологических особенностей различных видов и разновидностей березы (в том числе карельской березы), а также изучения их способности к воспроизводству нами проанализированы и обобщены возможные пути ее размножения (рис. 42) и выявлены наиболее перспективные среди них.

7.1. Семенное размножение березы

Благодаря хорошему плодоношению и обилию мелких семян, которые у березы пушистой переносятся ветром на 85–175 м, а у березы повислой – на 110–250 м при скорости ветра 3,5 м/сек [Денисов и др., 1973], она может быстро и широко расселяться по территории. Семена у березы очень мелкие: средняя масса 1000 шт. чистых (без семенных чешуек) семян составляет всего 0,17 г при размахе изменчивости от 0,09 до 0,29 г [Тольский, 1932; Денисов и др., 1973], а общее число семян в 1 кг – более 5 млн штук [Тольский, 1932]. Однако всхожесть семян березы невелика и, в среднем, составляет от 10 до 25%, хотя бывает и выше, доходя в отдельных случаях до 60% [Пономарев, 1933]. По мнению С.Г. Навашина [1951], низкая всхожесть семян связана с образованием пустых семян (часто вследствие партенокарпии), а также с повреждением их грибом склеротинией (*Sclerotinia betulae* Woron.) или березовым комариком (*Cecidomyia betulae*). В условиях Севера (например, в Карелии) величина всхожести семян березы, кроме того, в значительной степени зависит от срока их сбора и климатических условий вегетационного периода. Как показали наши исследования, наилучшее качество имеют семена, собранные в августе (позднее они могут осыпаться). Снижение всхожести и энергии прорастания семян июльского сбора в процессе хранения говорит о том, что к моменту сбора они еще не были полностью созревшими. Тем не менее, имеются сведения о том, что недозрелые семена при летнем посеве дают сеянцы, превосходящие по своим размерам двухлеток, полученных при весеннем посеве [Привалов, 1959].

Как правило, семена березы теряют всхожесть уже спустя год после их сбора, хотя в литературе встречаются данные о том, что полностью созревшие полнозерные семена березы способны сохранять свою всхожесть до трех лет и более [Привалов, 1959].

Карельская береза, подобно всем березовым, также может размножаться семенами и сохранять при этом декоративные признаки древесины. У этой березы масса 1000 шт. семян составляет от 0,062 до 0,286 г [Бандер, 1964; Барсукова, 1995]. Всхожесть семян имеет широкий размах от 3 до 81% [Бандер, 1964; Ермаков, 1986; Барсукова, 1995; Ветчинникова Т.Ю., Титов, 2004]. Плодоношение у гибридов карельской березы в условиях Карелии начинается примерно в 10-летнем возрасте, а у клонов может происходить со второго года после прививки. В связи с ограниченностью ресурсов карельской березы, и, соответственно, незначи-

тельными запасами семян, их заготовка проводится обычно вручную путем сбора плодовых сережек с растущих деревьев. Обрезка ветвей при заготовке семян не допускается, так как это приводит к потере урожая в последующие годы [Любавская, 1971]. Собранные плодовые сережки при подсыхании рассыпаются на двукрылые семянки (орешек) и семенные чешуйки (см. вклейку, рис. 43). Наличие чешуек в семенах не оказывает отрицательного влияния на хранение последних, а при посеве вручную чешуйки являются своеобразным разрыхлителем почвы, в которую попадают семена. Практический опыт показывает, что семена карельской березы вследствие довольно быстрой потери всхожести желателно использовать свежесобранными при летней посадке или весной, следующей после их сбора.

Известно, что у березы наблюдается неравномерное плодоношение: высокоурожайные годы чередуются с годами средними и малоурожайными. Это связано в основном с погодными условиями предыдущего урожая года. Поэтому важным условием при организации работ по контролируемому опылению березы является ориентировочный прогноз обилия цветения. В.И. Ермаковым [1971, 1986] с сотрудниками [Зими́на, Бумагина, 1983] разработан метод прогнозирования обилия цветения и плодоношения березы (в том числе и карельской березы). В основе метода лежат следующие выявленные особенности:

- объем плодоношения растений березы определяется в основном количеством заложившихся у них генеративных органов: при большем их количестве формируется, как правило, и более высокий урожай;
- многочисленное заложение мужских сережек в той или иной популяции или на отдельных деревьях березы сопряжено с обильным развитием женских.

Благодаря указанным особенностям, предполагаемый объем цветения популяции или отдельно стоящих деревьев березы можно определить по количеству заложившихся мужских сережек (см. вклейку, рис. 44, А). Последние закладываются как правило на верхушках удлинённых побегов и их можно обнаружить визуально уже в конце июня – начале июля предыдущего урожая года. Таким образом, по обилию мужских сережек за 10 месяцев до цветения и 13 месяцев до сбора семян можно с большой долей вероятности предсказать количество женских сережек (рис. 44, Б) и величину будущего урожая, так как зависимость между ними прямо пропорциональная.

При свободном опылении у березы можно получить огромное количество семян, но закрепить в потомстве ценные признаки ма-

теринских растений, обладающих, например, узорчатой текстурой древесины весьма трудно. Это связано с генетическим качеством пыльцы окружающих деревьев: из семян отдельно стоящей карельской березы вероятность выхода узорчатых особей в потомстве невелика и может составлять всего 2–3%. При свободном опылении карельской березы можно получить не более 25% и в лучшем случае до 50% растений с узорчатой древесиной [Raulo, 1980; Багаев С.С., 1983]. При контролируемом опылении деревьев, обладающих ярко выраженными признаками узорчатой текстуры в древесине, наследственные свойства гибридных семян значительно улучшаются, а в потомстве возрастает доля растений с признаками, характерными для карельской березы до 80–90% [Sarvas, 1966; Любавская, 1971; Ермаков, 1979 и др.]. В таком случае при выращивании карельской березы из семян гибридного происхождения к возрасту рубки можно получить 100%-е ее насаждение. Именно поэтому в селекции карельской березы активно применяется метод гибридизации, а для создания лесосеменных плантаций и лесных культур более предпочтительным является использование семян, полученных в результате контролируемого опыления.

7.1.1. Контролируемое опыление

Контролируемое опыление (гибридизация). При искусственном выращивании карельской березы, наряду с отбором ее высокодекоративных селекционных форм в природных популяциях, важное место отводится методу гибридизации, который позволяет сохранить и воспроизвести разнообразие генетического материала, свойственного этому уникальному по своей природе растению. Процесс получения гибридных семян включает в себя изоляцию женских сережек (см. вклейку, рис. 45), сбор пыльцы с мужских сережек и искусственное нанесение пыльцы на рыльца пестиков женских цветков.

Первые работы по гибридизации карельской березы выполнены в Швеции в 1940–1943 гг. Йонссоном [Johnsson, 1951]. В России подобные исследования начаты в 1950-е гг. А.Я. Любавской [1978] в Карелии и Московской обл., в 1960-е гг. В.И. Ермаковым [1975а, 1986] в Карелии, в 1970–1980-е гг. С.Н. Багаевым [1963] и С.С. Багаевым [1988] в Костромской обл., в 1990-е гг. – Т.Л. Барсуковой [1996] в Белоруссии.

По данным А.Я. Любавской [1978], в большинстве случаев соотношение числа особей с признаками и без признаков узорчатости древесины при опылении карельской березы пыльцой березы повислой равно 1 : 3, от свободного опыления 1 : 1, от само-

опыления 3 : 1, а от опыления различных узорчатых форм – 2 : 1. На основании изучения зависимости проявления признаков узорчатой текстуры древесины от формы роста растений, А.Я. Любавской [1966, 1972, 1975] была предложена методика ранней диагностики сеянцев карельской березы на ранних этапах (1–2 года) ее развития и дифференциации их на три фракции: I – быстрорастущие крупные (более 30 см), II – мелкие (растения по высоте не превышают 15 см) и III – средние (промежуточные), которые подращиваются и сортируются только на второй год жизни. Используя данную методику для изучения наследования основных признаков и свойств карельской березы при сохранении максимально возможного числа сеянцев, полученных в результате контролируемого скрещивания, Т.Л. Барсукова [1996] показала, что при опылении короткоствольной формы образуется около 75% растений мелкой фракции, и около 1,0–1,8% – крупной. При прямом и обратном опылении высокоствольных форм количество сеянцев мелкой фракции составляет 54,2–56,1 %, средней – 28,1–30,8 %, а крупной 13,1–7,7%.

При многократном проведении внутри- и межвидового скрещивания мы предполагали изучить возможности скрещивания березы повислой, карельской березы и березы пушистой между собой, как в первом, так и во втором поколениях. Следует отметить, что плодоношение у карельской березы за редким исключением наблюдается даже в годы слабой урожайности обычной березы и начинается в более раннем возрасте, чем у деревьев без признаков узорчатости. В связи с этим работы по гибридизации карельской березы периодически мы проводим и на привитых растениях.

Об успехе контролируемого опыления, как известно, можно судить по всхожести гибридных семян. Анализ результатов проведенных опытов показал, что их эффективность во многом зависит от степени биологической совместимости гамет родительских пар, от погодных условий в период проведения опыления и после него, а также от многих других факторов. Так, в 1980 и 1981 гг. благоприятные погодные условия периода цветения и оплодотворения в ряде вариантов контролируемого опыления позволили получить семена с более высокой всхожестью по сравнению со свободным опылением, что наблюдается довольно редко. В 1982 г., сильное похолодание, наступившее после опыления, отрицательно сказалось на результатах скрещивания. В 1983 г. опыты по контролируемому опылению оказались также малоэффективными, поскольку цветение было очень слабым, и, кроме того, высокая влажность в изоляторах из-за дождливой пого-

Таблица 28

Показатели всхожести гибридных семян (%) в опытах по контролируемому опылению 1980 г.

Материнские растения F ₁	№ деревя	С/оп	Б/оп	Отцовские деревья						Сво- бодное опыле- ние
				Кар. б. (смесь)	Кар. б. ребр	Кар. б. буг	Кар. б. б/уз	Б. пов. × б. пов.	Б. пуш. × б. пуш.	
Кар.б. 124 × кар. б. (332 + 102), уз	22	28	0	–	25	45	59	–	9	43
Кар. б. 112 × кар. б. (24 + 5), уз	105	0	0	–	–	–	–	–	–	78
Кар. б. 51 × кар. б. (24 + 5), уз	421	19	0	–	45	–	68	62	4	52
Кар. б. 273 × кар. б. (24 + 5), уз	696	0	–	46	–	–	52	–	0	52
Кар. б. 60 × б. пов., уз	310	0	0	75	25	60	25	25	0	33
Кар. б. 51 × б. пов., б/уз	466	0	0	–	–	–	25	–	–	20
Кар. б. 124 × б. пуш., б/уз	66	0	–	–	0	–	–	0	–	0
Кар. б. 60 × б. пуш., б/уз	279	0	–	–	–	0	–	–	–	0
Кар. б. 273 × б. пуш., б/уз	729	0	0	–	0	0	0	–	0	0
Б. пов. × б. пов., б/уз	140	0	0	–	–	86	–	–	–	63
Б. пов. × б. пуш., б/уз	165	0	–	43	–	50	–	–	0	47
Б. пуш. × б. пуш., б/уз	175	0	0	–	0	0	–	–	–	61
Б. пуш. × кар. б. (332 + 102), б/уз	204	0	–	–	0	0	–	–	–	26
Б. пуш. × б. пов., б/уз	889	0	–	–	–	0	–	0	–	15

Примечание: Кар. б. – карельская береза, Б. пов. – береза повислая, Б. пуш. – береза пушистая, уз – узорчатая, б/уз – без признаков узорчатости, ребр – ребристая, буг – бугорчатая, с/оп – самоопыление, б/оп – без опыления

ды в период опыления, явилась причиной снижения вероятности равномерного попадания пыльцы на рыльца женских сережек. Тем не менее, результаты отдельных вариантов скрещивания заслуживают их краткого обсуждения.

В 1980 г. скрещивание проведено на 14 материнских деревьях, в основном, на гибридах первого поколения (F_1). Пыльца заготовлена с шести отцовских деревьев (табл. 28), в том числе с гибридов от скрещивания различных форм карельской березы, а также березы пушистой и березы повислой. На всех материнских растениях был поставлен вариант самоопыления, в котором всхожие семена оказались лишь на двух деревьях (№ 22 и 421), являющихся гибридами внутри карельской березы. Процент их всхожести был довольно высоким и составил 28 и 19%. На восьми материнских деревьях изолированные ветви с женскими сережками были оставлены без опыления. Полученные семена в этом варианте оказались стерильными.

При перекрестном контролируемом опылении наилучшие результаты получены в вариантах внутри карельской березы и при скрещивании ее с березой повислой и, наоборот, березы повислой с карельской березой. Так, при скрещивании в пределах карельской березы средняя всхожесть гибридных семян второго поколения (F_2) составила почти 49% (максимальная – 68%, минимальная – 4%), что несколько ниже, чем при свободном опылении (56,3%). При опылении карельской березы пыльцой березы повислой всхожесть варьировала от 25 до 75%. Самый высокий показатель всхожести семян получен при реципрокном скрещивании березы повислой с карельской березой. Так, на материнском дереве № 140 он составил 86%, что на 23% выше значений этого показателя, полученного в варианте от свободного (естественного) опыления.

На этом фоне большой интерес представляли результаты межвидовой гибридизации. Скрещивание гибридов (береза повислая × береза пушистая), полученных в первом поколении (F_1) (например, дерево 165), с карельской березой проходило весьма успешно: всхожесть гибридных семян (F_2) достигла, в среднем, 46,5%, т.е. примерно столько же, сколько и при свободном опылении (47%). При опылении того же гибрида пыльцой березы пушистой, полученной от внутривидового скрещивания, образовались семена с нулевой всхожестью.

Стерильные семена получены также при повторной гибридизации межвидовых гибридов (F_1), у которых в качестве материнских служили растения березы пушистой, а отцовских – карельская береза или береза повислая. При опылении женских се-

режек на материнском дереве 204 (межвидовой гибрид F_1 – береза пушистая × карельская береза) пыльцой карельской березы семена во втором поколении (F_2) оказались стерильными. Тот же результат получен и на дереве 889 (межвидовой гибрид F_1 – береза пушистая × береза повислая). Стерильными сформировались семена (F_2) от скрещивания его с березой повислой. Для обоих материнских деревьев (№ 204 и 889), являющихся межвидовыми гибридами во втором поколении (F_2) характерна пониженная всхожесть семян и от свободного опыления (соответственно 26 и 15%).

Очень низкая всхожесть семян (9% и 4%) (F_2) наблюдалась при скрещивании гибридов, полученных внутри карельской березы, с березой пушистой (деревья 22 и 421). В то же время при свободном их опылении, всхожесть составила соответственно 43 и 52% (табл. 28). При обратных скрещиваниях внутривидовых гибридов (береза пушистая × береза пушистая) с карельской березой (дерево 175) результат оказался нулевым, а при свободном опылении – 61%. Семена, собранные с материнских гибридов № 66, 279 и 729 (карельская береза × береза пушистая), независимо от варианта скрещивания (с карельской березой, березой повислой или березой пушистой) не дали ни одного проростка (табл. 28). Такой же результат наблюдался при проращивании семян, полученных от свободного опыления данных деревьев.

В 1981 г. скрещивание выполнено на девяти материнских деревьях-гибридах F_1 карельской березы, двух – березы повислой и двух – березы пушистой. В качестве отцовских были использованы деревья карельской березы (прививки), внутривидовые гибриды F_1 березы пушистой и березы повислой (табл. 29). Среди материнских деревьев в этом году наблюдалась большая изменчивость по всхожести семян от свободного опыления (9–65%).

Низкая всхожесть (1–7%) зафиксирована в варианте с самоопылением. Вызывает особый интерес тот факт, что из семи материнских деревьев, которые участвовали в варианте без опыления, с четырех были собраны семена со значительной для данного варианта всхожестью 6–20% (деревья 74, 77, 528). При этом первые два, будучи сестринскими, резко отличаются между собой по всхожести семян не только в варианте без опыления (8–20%), но и от свободного опыления (18 и 65%).

Следует отметить довольно высокую всхожесть семян межвидовых гибридов (карельская береза × береза пушистая), полученных при скрещивании их с карельской березой (12 и 45%) и с березой пушистой (6 и 25%), а также в варианте от свободного опыления (18 и 65%), в отличие от предыдущего года, когда

Показатели всхожести гибридных семян второго поколения (%).
Контролируемое опыление, выполненное в 1981 г.

Материнские растения первого поколения (F ₁)	№ дерева	Отцовские деревья			С/оп	Б/оп	Свободное опыление
		Кар. б. прививка	Б. пуш. гибрид	Б. пов. гибрид			
Кар. б. 124 × кар. б. (332 + 102), уз	32	—	3	—	—	0	15
Кар. б. 124 × кар. б. 115, б/уз	40	—	—	—	2	—	28
Кар. б. 60 × кар. б. (24 + 5), уз	327	26	0	19	—	0	29
Кар. б. 115 × кар. б. 89, уз	528	37	—	—	5	6	9
Кар. б. 115 × кар. б. (24 + 5), уз	589	59	11	20	—	6	32
Кар. б. 112, с/оп., уз	105	37	0	—	1	—	57
Кар. б. 60 × б. пов., уз	309	60	—	—	7	—	44
Кар. б. 124 × б. пуш., уз	74	12	6	—	—	8	18
Кар. б. 124 × б. пуш., уз	77	45	25	—	—	20	65
Б. пов. × б. пов., б/уз	137	—	—	—	—	—	55
Б. пов. × б. пов., б/уз	140	33	0	—	—	—	25
Б. пуш. × б. пуш., б/уз	175	0	—	0	—	—	20
Б. пуш. × б. пуш., б/уз	184	—	—	—	—	0	25

Примечание. Кар. б. — карельская береза, б. пов. — береза повислая, б. пуш. — береза пушистая, уз — узорчатая, б/уз — без признаков узорчатости, с/оп — самоопыление, б/оп — без опыления

при таких вариантах скрещивания были получены стерильные семена. Положительный результат межвидового скрещивания карельской березы с березой пушистой получен и в 1983 г.: всхожесть семян, например, дерева 101 составила 2%, а дерева 414 — 4%.

В 1982 г. из семи подобранных для контролируемого опыления материнских деревьев (гибридов) всхожие семена оказались только на одном из них с № 157 (береза повислая × береза пушистая). Четыре дерева из шести, не давших всходов, были гибридами внутри карельской березы (карельская береза × карельская береза), одно — внутри вида березы повислой (карельская береза × береза повислая) и одно — между видами (карельская береза × береза пушистая). Следовательно, гибридное дерево 157 (береза повислая × береза пушистая) обнаружило в слабо урожайный 1982-й год способность к цветению и плодоношению.

Собранные с него гибридные семена дали довольно высокую всхожесть: от самоопыления – 40%, от скрещивания с березой пушистой (береза пушистая × береза пушистая) – 48%, с межвидовым гибридом (береза повислая × береза пушистая) – 34% и от свободного опыления – 45%. Однако в двух комбинациях, в которых отцовскими деревьями были внутривидовые гибриды (береза повислая × береза повислая) и гибриды (карельская береза, самоопыление), семена оказались стерильными.

В 1983 г. в связи с почти полным отсутствием женских и мужских сережек на участках испытания гибридных семей карельской березы, мы вынуждены были провести скрещивание на некоторых привитых растениях карельской березы, у которых наблюдалось цветение. Особенно обильным цветением отличался клон № 29 (карельская береза, короткоствольная форма роста с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола), у которого всхожесть семян, полученных в результате свободного опыления, составила около 18% (наименьшая – 10, наибольшая – 24%, вероятно, вследствие недостаточного количества пыльцы). Однако, несмотря на то, что средняя величина всхожести семян у всех материнских деревьев была относительно небольшой, сам этот факт, обильного цветения отдельных клонов в неурожайный год для большинства берез, заслуживает особого внимания. Контролируемое опыление внутри карельской березы клона № 29 дало более высокий результат по сравнению со свободным (всхожесть семян 23 и 14%, соответственно).

При контролируемом опылении женских сережек пыльцой березы повислой на материнском дереве карельской березы № 101 (кустообразная форма роста, шаровидноутолщенный тип поверхности ствола), всхожесть гибридных семян достигла 36%, что в два–три раза выше по сравнению с деревьями клона № 29.

Скрещивание карельской березы с березой пушистой и на этот раз дало положительный, хотя и невысокий, результат: всхожесть семян у дерева 414 (клон № 29) составила 4%, а у дерева 101 (клон № 816) – 2%.

Таким образом, изучение всхожести семян, полученных в результате контролируемого опыления, свидетельствует о биологической совместимости и возможности скрещивания березы не только внутри вида (береза повислая × береза повислая, береза повислая × береза карельская и наоборот), но и между видами (береза повислая × береза пушистая, береза карельская × береза пушистая и наоборот), причем не только в первом поколении, полученном при скрещивании, но и во втором.

7.1.2. Рост и развитие семенного потомства карельской березы

Основные результаты гибридологических исследований наследственных особенностей карельской березы первого поколения (F_1), достигшей 20–25-летнего возраста, в условиях Карелии достаточно подробно отражены в публикациях В.И. Ермакова [1975а, 1986, 1990]. Эти данные показали, что наследственная предрасположенность к формированию узорчатой текстуры древесины проявляется у большинства растений уже в течение первых десяти лет, однако у отдельных сестринских растений она может быть нереализованной в течение двух десятилетий и более. Строгой зависимости от варианта или комбинации скрещивания не обнаружено: даже в одной гибридной семье, полученной с участием карельской березы, проявление признака узорчатости происходит в различном возрасте. Наибольшее число “карелок”, по данным автора, появилось при скрещивании, когда оба родителя по фенотипу относились к карельской березе. В среднем, число узорчатых потомков в семьях составило более 60% с колебанием в зависимости от наследственных особенностей родительских деревьев от 40 до 90% [Ермаков, 1990]. В то же время не выявлено четких закономерностей проявления признаков “карелистости” в потомстве карельской березы от самоопыления (внутри одного дерева).

Из результатов скрещивания карельской березы с березой пушистой и наоборот (межвидовые скрещивания опытов 1964 г.) следует, что если материнским деревом была карельская береза, а отцовским – береза пушистая, то максимальное число узорчатых потомков в некоторых комбинациях достигало 37%, а в среднем – не более 19%. При обратных межвидовых скрещиваниях, когда карельская береза использовалась в качестве отцовского растения (береза пушистая с карельской березой), у гибридных потомков автором получен нулевой результат по проявлению признаков “карелистости”. Лишь спустя 25 лет у отдельных гибридов отмечено проявление ребристости на стволах [Ермаков, 1990], но вряд ли правомерно предполагать, что у них обязательно проявится весь комплекс признаков узорчатой текстуры древесины, присущий карельской березе.

По наблюдениям В.И. Ермакова [1986; 1990], почти во всех вариантах скрещивания отмечена значительная вариабельность гибридов, имеющих узорчатую древесину, по формам роста. Большинство из них имели короткоствольную и кустообразную формы роста. Так, среди узорчатых гибридов 1964 г. таких особей в три раза больше, чем высокоствольных, а в 1969 г. – в пять

Проявление признаков узорчатой текстуры древесины в семенном потомстве березы, полученном при внутри- и межвидовом скрещивании

Вариант гибридной семьи	Всего растений (шт.)			Число гибридов с признаками узорчатости					
	1975 г.	1986 г.	1999 г.	1975 г.		1986 г.		1999 г.	
				шт.	%	шт.	%	шт.	%
Кар. б. × кар. б.	348	279	203	236	67,8	191	68,4	191	94,1
Кар. б., без опыл.	32	30	38	19	59,4	19	63,3	19	50
Кар. б., самоопыл.	51	40	34	25	49	20	50	20	58,8
Кар. б., своб. опыл.	26	25	39	13	50	11	44	11	28,2
Кар. б. × б. пов.	58	39	57	25	43,1	13	33,3	13	22,8
Кар. б. × б. пуш.	61	51	26	10	16,4	12	23,5	12	46,1
Б. пов. × б. пов.	17	14	14	0	0	0	0	0	0
Б. пов. × б. пуш.	14	14	27	0	0	0	0	0	0
Б. пуш. × б. пуш.	32	29	17	0	0	0	0	0	0
Б. пуш., без опыл.	17	17	22	0	0	0	0	0	0
Б. пуш., своб. опыл.	27	23	76	0	0	1	4,3	1	1,3
Б. пуш. × кар. б.	82	76	5	0	0	0	0	0	0
Б. пуш. × б. пов.	5	5	5	0	0	0	0	0	0

Примечание. Кар. б. – карельская береза, б. пов. – береза повислая, б. пуш. – береза пушистая, без опыл. – без опыления, самоопыл. – самоопыление, своб. опыл. – свободное опыление

раз. По всей вероятности, это связано с формовым разнообразием родительских особей, и, в первую очередь, материнских растений. Однако и высокоствольные узорчатые растения визуально не отличались интенсивным ростом в высоту по сравнению с высокоствольными безузорчатыми особями (за исключением тех, которые имели ребристый тип поверхности ствола). По заключению автора, какой бы вариант скрещивания карельской березы не рассматривался, практически во всех случаях в 20–25-летнем гибридном потомстве F_1 от одних и тех же родителей встречались и узорчатые и безузорчатые сестринские растения в различном количественном соотношении этих групп [Ермаков, 1990], что свидетельствует о наследственной обусловленности узорчатой текстуры древесины. Дальнейшее изучение роста и развития гибридных растений карельской березы позволило нам выявить доминирующие типы поверхности ствола и возможности их трансформации у отдельных форм роста в онтогенезе (см. разделы 4.3–4.5).

Анализ семенного потомства карельской березы, полученного от различных вариантов скрещивания (рис. 46, табл. 30), пока-

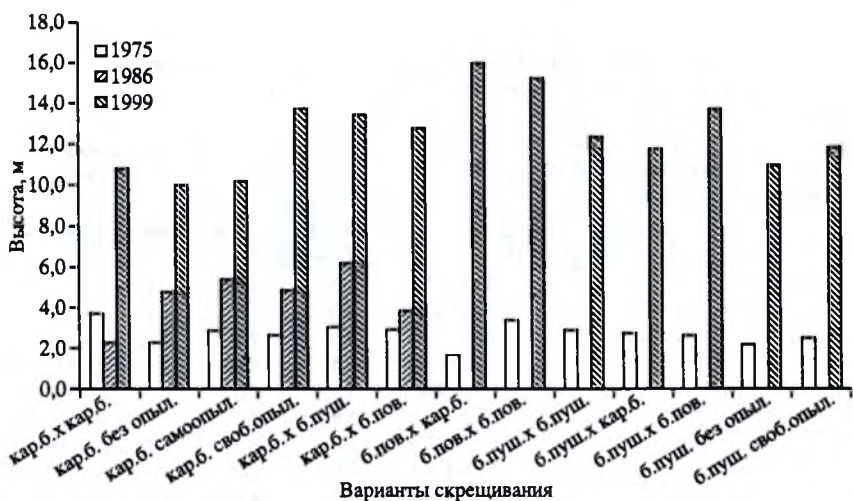


Рис. 46. Динамика роста растений семенного потомства березы (на основании средних значений высоты по десятилетиям)

зал, что все деревья с узорчатой текстурой, растут медленнее по сравнению с их сестринскими растениями, обладающими обычной древесиной. В среднем, наибольшие значения по высоте наблюдаются в вариантах, где одним из родителей является береза пушистая или береза повислая. Так, у 35-летних гибридов, полученных от скрещивания березы повислой с карельской березой, средняя высота составляет около 16 м, березы повислой с березой повислой – 15,8 м, березы пушистой с березой повислой – 13,8 м, в варианте карельская береза от свободного опыления – 13,8 м. Это объясняется тем, что среди растений в этих вариантах скрещивания присутствуют деревья без признаков узорчатости древесины (табл. 30), которые обладают более интенсивным ростом в высоту по сравнению с сестринскими растениями, имеющими узорчатую текстуру. Гибридные растения, не обладающие узорчатой текстурой древесины, имеют более высокие значения по высоте и колеблются в пределах от 16 до 22 м. К 35-ти годам разница между узорчатыми и безузорчатыми растениями по высоте может составлять 6–10 м, а по диаметру (на высоте 1,3 м) – от 9 до 14 см. В семьях с участием карельской березы (табл. 31) высота растений колеблется от 8,4 до 14,9 м (см. рис. 46).

Значения показателей роста по высоте и по диаметру в значительной степени зависят от варианта скрещивания. Рассмотрим вариант скрещивания карельской березы с карельской березой (табл. 31, рис. 47). Он представлен 24 семьями (см. табл. 5 и 6)

**Высота 35-летнего семенного потомства, полученного
от скрещивания внутри карельской березы**

Варианты скрещивания (номера деревьев)	Всего дере- вьев, шт.	Сред- няя вы- сота, м	С признаками узорчатости		Без признаков узорчатости	
			min, м	max, м	min, м	max, м
44 × 328	17	11,1 ± 1,6	1,5	17,5	7,0	20,5
44 × (332 + 102)	5	8,6 ± 2,0	5,0	7,5	–	16,5
44 × (817 + 101)	7	8,4 ± 1,5	4,5	7,5	14,0	14,5
51 × (24 + 5)	9	9,4 ± 1,0	6,5	13,0	7,5	16,5
51 × 328	6	8,6 ± 2,4	2,5	11,0	–	19,0
51 × (332 + 102)	10	12,5 ± 1,6	5,5	8,0	15,0	20,0
51 × (817 + 101)	9	11,7 ± 2,1	5,0	8,5	15,0	19,0
60 × (24 + 5)	12	11,5 ± 1,4	6,0	11,0	14,5	18,5
60 × 328	6	12,3 ± 2,4	4,5	5,0	15,5	16,5
60 × (332 + 102)	11	11,2 ± 1,4	6,5	7,0	15,0	18,0
63 × (24 + 5)	5	11,2 ± 2,8	5,0	7,0	8,0	19,0
63 × 89	6	12,0 ± 2,3	4,0	2,5	13,5	17,0
112 × 89	11	9,6 ± 1,7	4,0	8,5	15,5	17,0
112 × (332 + 102)	10	8,6 ± 1,5	3,0	9,5	15,0	16,0
115 × (24 + 5)	8	12,1 ± 1,4	8,5	20,0	–	–
115 × 63	7	14,9 ± 1,9	6,0	11,0	13,0	19,5
115 × 89	11	14,5 ± 1,5	8,5	14,5	6,0	20,0
115 × 328	8	11,8 ± 1,2	–	11,5	6,0	18,0
115 × (332 + 102)	11	13,5 ± 1,3	7,5	11,5	14,0	19,0
124 × 115	11	9,9 ± 1,9	3,5	15,0	8,0	15,5
124 × (332 + 102)	7	9,9 ± 1,1	4,5	10,5	11,5	16,0
273 × (24 + 5)	8	13,3 ± 2,0	6,0	11,0	17,0	19,5
273 × 89	10	11,6 ± 1,9	4,5	10,5	16,0	18,0
273 × (817 + 101)	9	11,8 ± 2,2	2,0	9,5	16,0	19,0

и включает 227 деревьев, среди которых из оставшихся к 1999 г. выделено 116 растений (табл. 32) с признаками карельской березы. Высота гибридных деревьев к 35-летнему возрасту варьирует от 1,5 м до 20,5 м (табл. 31). Наименьшие средние ее значения (8,4–8,6 м) отмечены (рис. 47, А) у деревьев в семье, полученной от скрещивания карельской березы № 44 с (332 + 102) или (817 + 101), а также карельской березы № 51 с № 328 и карельской березы № 112 с № (332 + 102), несмотря на то, что большинство из них являются высокоствольными по форме роста. Вместе с тем, в этих семьях (табл. 32) наблюдается более 65% деревьев, имеющих узорчатую текстуру древесины. Максимальная средняя высота в потомстве (14,5–14,9 м) наблюдается в варианте, где в качестве материнского растения использована карель-

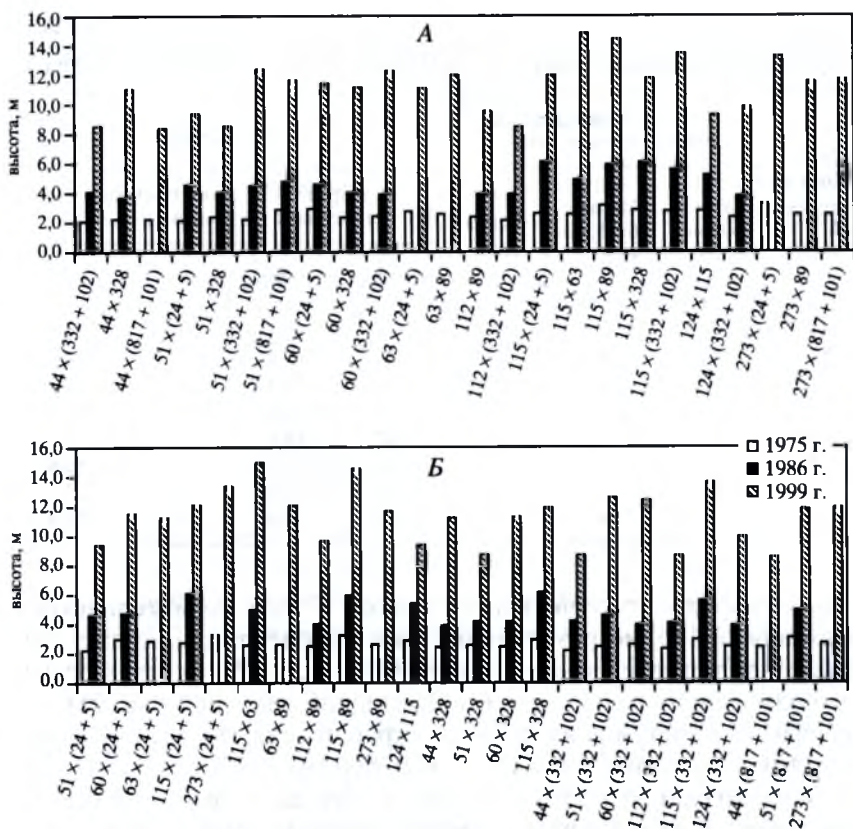


Рис. 47. Изменчивость sibсовых растений карельской березы по высоте в течение 35 лет развития

Номера ♀ материнских (А) и ♂ отцовских (Б) растений расположены в порядке возрастания. По горизонтали – варианты гибридных семей

ская береза № 115 (рис. 47, А). Во всех пяти вариантах скрещивания с ее участием (отцовские растения – карельская береза № 328; 89; 63; 332 + 102; 24 + 5), средняя высота полученных гибридов составляет от 12,1 до 14,9 м при диаметре на высоте 0,5 м – от 10 до 14 см; на высоте 1,3 м – от 10 до 17 м. Число узорчатых деревьев в этих семьях составляет около 44%. На основании полученных данных, установлена обратно пропорциональная связь между средней высотой деревьев в семье и числом в ней узорчатых особей: чем больше высота, тем меньше число растений с признаками карельской березы.

На рост растений карельской березы оказывают влияние не только материнские, но и отцовские растения (рис. 47, Б). Напри-

Проявление признаков узорчатости в потомстве карельской березы (1999 г.)

Материнские деревья, №	Тип поверхности ствола (число деревьев, шт.)			Всего деревьев			
	Шаровидноутолщенный	Мелкобугорчатый	Ребристый	с узорчатой текстурой		без признаков узорчатости ствола	
				шт.	%	шт.	%
44	6	12	1	19	65,5	10	34,5
51	11	10	2	23	67,6	11	32,4
60	3	9	0	12	41,4	17	58,6
63	0	4	0	4	36,4	7	63,6
112	4	8	2	14	66,6	7	33,3
115	1	15	4	20	44,4	25	55,6
124	0	12	0	12	66,6	6	33,3
273	5	6	1	12	44,4	15	55,6

мер, у гибридов, полученных от одного и того же материнского растения № 115, но различающихся по происхождению пыльцы, также наблюдается заметная вариабельность по высоте. Согласно полученным результатам, наименьшие значения высоты наблюдается у растений в вариантах скрещивания, где для опыления использовалась пыльца карельской березы № 328 (рис. 47, Б).

Индивидуальная изменчивость растений по высоте в пределах гибридной семьи во всех исследованных комбинациях скрещивания достаточно велика, и это связано с генетическими особенностями родительских деревьев, а не внешними факторами, поскольку они произрастают в одинаковых условиях.

Рост гибридных растений по диаметру мы изучали на высоте 0,5 м и 1,3 м (рис. 48), так как у карельской березы нормальную или близкую к нормальной высоту стволов имеет только (и соответствует названию) высокоствольная форма роста. Ввиду того, что на стволах карельской березы имеются утолщения, тип поверхности ствола у нее может быть шаровидноутолщенным, мелкобугорчатым или ребристым.

Результаты свидетельствуют, что к 10-ти годам развития (1975 г.) диаметр ствола в потомстве карельской березы на высоте 0,5 м варьировал от 4 до 6 см, а на высоте 1,3 м – от 2 до 3,8 см (рис. 48, А). После 20-ти лет роста (1986 г.) средние значения диаметра на разной высоте ствола почти выравниваются: на 0,5 м – от 6 до 9 см; на 1,3 м – от 6 до 13 см (рис. 48, Б). К 35-ти годам развития средние значения радиального прироста гибридов возрас-

тают на высоте 1,3 м (рис. 48, В). Так, в варианте без опыления карельской березы средние значения диаметра ствола составляют около 20 см, при самоопылении – 15 см, от свободного опыления – 18 см, при скрещивании карельской березы с березой повислой – 18 см.

У узорчатых форм после 30 лет развития замедляется рост растений не только в высоту, но и по диаметру, что подтверждается данными, полученными на основании многолетних наблюдений за ростом и развитием гибридных растений, произрастающих на наших экспериментальных участках, где не были предусмотрены рубки ухода, и это привело к подавлению растений карельской березы со стороны рядом растущих и преобладающих обычных берез без признаков узорчатости.

Следовательно, карельская береза, обладающая узорчатой текстурой древесины, значительно отличается от березы повислой как по высоте, так и по диаметру ствола. Так, при одинаковом возрасте береза повислая опережает карельскую березу по высоте ствола, но уступает ей по диаметру, т.е. интенсивность роста у карельской березы как бы смещается с вертикального направления (рост в высоту) в радиальное (увеличение диаметра ствола). Это означает более интенсивное использование продуктов деятельности ассимиляционного аппарата карельской березы на формирование у нее тканей ксилемы и флоэмы в радиальном направлении, а не в вертикальном. Возможно, это связано с более коротким предельным возрастом карельской березы (почти в два раза) по сравнению с обычной березой повислой. По всей вероятности, процессы подавления вертикального роста у карельской березы детерминированы генетически. В таком случае следует считать обоснованным метод ранней диагностики карельской березы, предложенный А.Я. Любавской [1996], основанный на разделении однолетних сеянцев по трем фракциям в соответствии с их высотой. Более полно вопросы взаимосвязи степени насыщенности рисунка в древесине карельской березы с увеличением в массе ее ствола доли коры представлены в работах В.И. Ермакова [1971, 1986].

Таким образом, при семенном размножении карельской березы в потомстве обязательно присутствуют особи как с признаками узорчатой текстуры древесины, так и с обычной безузорчатой текстурой. Дифференциация сестринских растений карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола свидетельствует о наследственном характере их появления, а частота узорчатых особей в потомстве, зависит, очевидно, как от материнского, так и отцовского растений.

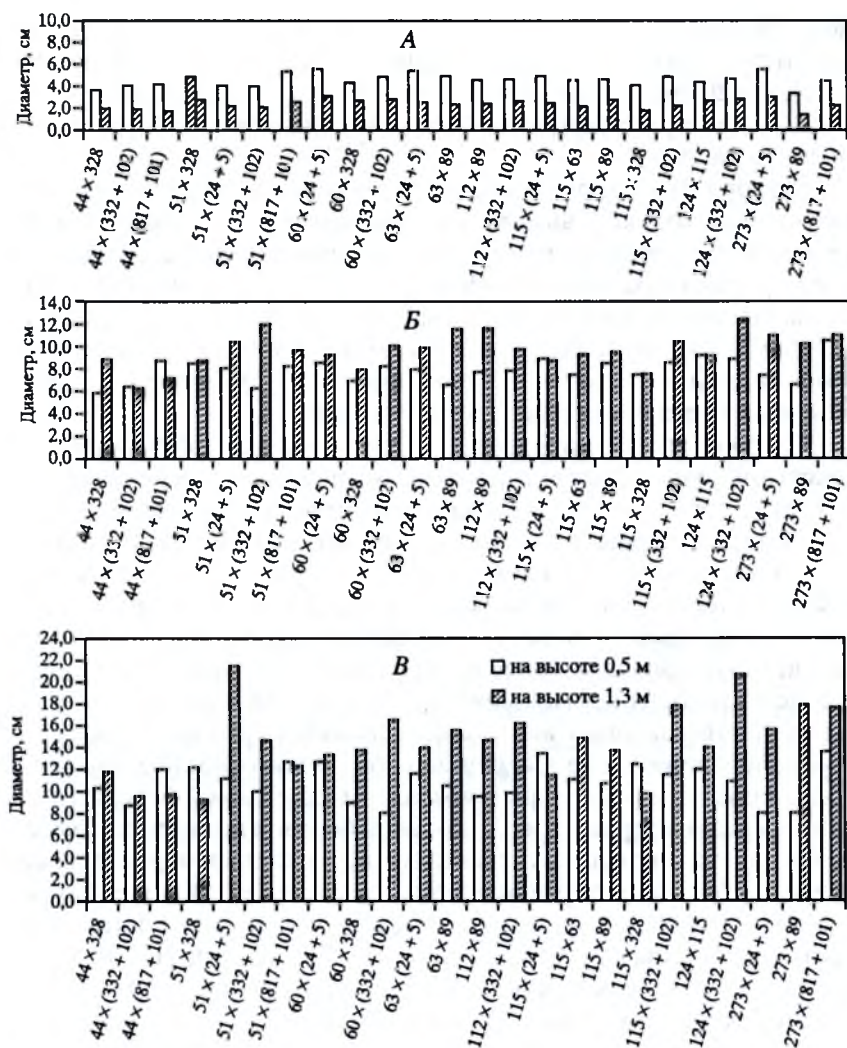


Рис. 48. Динамика роста гибридных растений карельской березы по диаметру:

А – на 1975 г.; Б – 1986; В – 1999 г. По горизонтали – варианты гибридных семей, расположенные в порядке возрастания номеров материнских ♀ растений

Длительное испытание гибридов первого поколения (F_1) отдельно по семьям позволило получить данные по количественному соотношению узорчатых к безузорчатым сестринским растениям в зависимости от вариантов и комбинаций контролируемого опыления. Наибольшее количество потомков с узорчатой дре-

весинной, которое может достигать 80–90%, отмечено при скрещивании деревьев карельской березы между собой. Наши данные согласуются с данными других авторов [Sarvas, 1966; Ермаков, 1979; Martinsson, 1995]. Учитывая отмеченные особенности карельской березы и ограниченность ее ресурсов, мы пришли к заключению о целесообразности использования гибридных семян карельской березы при ее размножении в культуре *in vitro* (см. гл. 8). Клонирование меристемы проростков гибридных семян позволяет сохранить гетерогенность природных популяций, что может явиться составной частью мероприятий по сохранению генофонда карельской березы.

7.2. Вегетативное размножение редких и исчезающих представителей рода *Betula*

7.2.1. Вегетативное размножение березы в природных условиях

В процессе освоения березой северных территорий и возвышенных над уровнем моря мест произрастания она приобрела способность к *естественному вегетативному возобновлению*. Благодаря этой способности восстанавливать утраченные части надземных органов или локальные повреждения, вызванные резкими ухудшениями как климатических, так и почвенных условий произрастания, не происходит полной гибели растений березы [Ермаков, 1975б, 1986]. Так, при утрате верхушки, ближайшая к ней почка дает удлинённый побег замещения, принимающий вертикальное положение. На месте отхождения такого побега может образоваться изгиб стебля. При многократном замещении вертикального побега, растения становятся извилистыми или кривоствольными [Ермаков, 1986]. В Карело-Мурманском регионе наиболее ярко признаки искривленности осевых органов проявляются у березы извилистой (*Betula pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* = *B. czherepanovii*), произрастающей на склонах Хибинских гор на высоте 250–450 м н. у. м. Здесь она образует зоны елово-березового и березового криволесья. Будучи поврежденными или неспособными обсеменить площадь, например, после пожара, березы расселяются на территории вегетативным путем. В естественных условиях береза (в том числе и карельская береза) вегетативно может возобновляться **порослью**. Последняя обычно появляется у шейки корня (см. вклейку, рис. 49) растения. Возможно форми-

рование поросли не у основания ствола, а выше по стволу (стволовая поросль), однако такого рода поросль по мере загнивания основного (материнского) ствола постепенно погибает. Образование многочисленной поросли вокруг материнского дерева карельской березы со временем (вокруг оставшегося пня) способствует развитию многоствольной или гнездовидной формы роста. Поросль в зависимости от условий произрастания может сформировать полноценные деревья и тогда образующееся “гнездо” состоит из нескольких стволов. Более часто такие многоствольные или гнездовидные деревья встречаются в естественных природных популяциях карельской березы после рубки материнских деревьев. При вегетативном порослевом происхождении все стволы наследуют узорчатую текстуру древесины, что проявляется в виде выпуклостей на поверхности ствола. В случаях, если сформировавшаяся группа деревьев представлена не только карельскими, но и обычными березами, то, по всей вероятности, последние происходят из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня. Очевидно, что при росте “пучком” всходы или поросль березы легче преодолевают конкуренцию с травяной растительностью. Такие случаи наблюдаются в естественных насаждениях и связаны с одно- или разновременным прорастанием семян как карельской, так и повислой (или пушистой) березы на очень близком расстоянии друг от друга. В искусственно созданных насаждениях при отсутствии ухода возможно прорастание семян обычных берез у основания или даже на поверхности, близкой к основанию ствола карельской березы.

Гнездовидная или многоствольная форма роста, а также кустовидная, по всей вероятности, определили наблюдаемое иногда в природе размножение березы **отводками**. Полегшие или наклонившиеся ветви или стволы в местах соприкосновения их с почвой со временем могут укорениться (см. вклейку, рис. 50). В местах укоренения развиваются новые побеги, дающие начало образованию самостоятельных деревьев. Специальные исследования, свидетельствующие о возможности вегетативного размножения карельской березы отводками, были проведены в 1950-х гг. в Германии [Scholz, 1960]. Размножение отводками является, вероятно, экологической особенностью березы, которая реализуется в суровых северных условиях.

Большое значение в размножении березы в условиях Севера играет ее способность к образованию спящих почек и формированию капов, которые отличаются высокой меристематической активностью. Древесина капов очень твердая и тяжелая, на разрезе имеет красивый рисунок, образуемый в процессе многолет-

него формирования спящих почек. Наросты типа сувель [Коровин и др., 2003], в отличие от капов, не имеют спящих почек. По мнению В.И. Ермакова [1986], **капообразование** является эволюционно прогрессивным механизмом, обеспечивающим возобновление растений после пожаров или угнетения. У северных берез капы часто образуются в виде отдельных очагов у корневой шейки или на стволах. Капы встречаются преимущественно у березы пушистой [Багаев С.Н., 1965]. В центральной части Кольского п-ва на обследованных нами участках практически все березы имеют прикорневые капы (см. вклейку, рис. 51, А, Б). При ухудшении условий произрастания прикорневые капы способствуют формированию кустарниковой формы у растений, боковые оси которых обычно образуются вследствие пробуждения почек прикорневых капов. Побегов от них часто формируются под рыхлым почвенным покровом. Развиваясь, они быстро занимают вертикальное положение.

У березы повислой и карельской березы капы встречаются, но крайне редко. Долгое время (до середины XX в.) саму узорчатую древесину карельской березы отождествляли с капом [Иванов Л.А., 1939; Флора Средней полосы Европейской части СССР, 1954]. Необоснованность этого суждения была обнаружена Н.О. Соколовым [1950], который показал, что все особенности в строении древесины карельской березы связаны не с развитием придаточных почек, способствующих капообразованию, а с наличием широких сердцевинных лучей.

Таким образом, в природных условиях карельская береза вегетативно может размножаться порослью и изредка отводками.

Существующая острая необходимость в сохранении и размножении уникальных генетически ценных форм березы, достигших возраста старше 20–30 лет, т.е. когда проявляются все его ценные признаки, способствовала развитию работ по искусственному вегетативному размножению редких и исчезающих генотипов березы. Решение этой проблемы возможно через искусственное восстановление морфогенетической активности деревьев за счет физиологического омоложения (реювенилизации) первоначально путем размножения их *in vivo*, а в дальнейшем и *in vitro* [Bonga, 1982; David, 1982].

Омоложение *in vivo* предполагает стимулирование образования корневых отпрысков, индукцию побегов путем обрезки деревьев, проведение прививки, черенкование или размножение отводками и т.д. Кроме того, сами культуры *in vitro* могут оказывать омолаживающий эффект [Sato, 1991; Srivastava et al., 1985; Perez, Postigo, 1989].

Имеется опыт разведения карельской березы путем стеблевого или зеленого **черенкования**. Наилучшие результаты по укоренению черенков получены для молодых растений. Активные исследования в этом направлении проведены А.П. Евдокимовым и С.А. Савельевым [1991а, б; Савельев, 1992; Евдокимов, 1994] в Ленинградской области, О.М. Шапкиным и Е.В. Казанцевой [1996] – в Московской области, В.Л. Бандером [1964] – в Латвии, Рююнянен [Ruunänen, 1987] – в Финляндии, Паганом и Пагановой [Pagan, Paganová, 1994] – в Словакии. В качестве физиологически активных веществ обычно используются индолилуксусная (ИУК) кислота, индолилмасляная (ИМК), парааминобензойная (ПАБК), фумаровая (ФУМ) кислоты, полистимулин А-6 и другие вещества в различных концентрациях. Приживаемость укорененных растений, в среднем, составляет от 1,6 до 40% в зависимости от способа обработки и возраста размножаемого растения. К сожалению, для широкого применения с целью получения посадочного материала карельской березы способ размножения зелеными черенками требует дальнейших исследований [Шапкин, Казанцева, 1996]. Некоторые авторы отмечают слабую зимостойкость корнесобственных саженцев в условиях северных регионов [Багаев и др., 1985; Евдокимов, Савельев, 1991б].

Опираясь на практический опыт, считаем, что для березы одним из наиболее эффективных способов размножения карельской березы и омоложения ее *in vivo* является **прививка** [Ветчинникова и др., 1987; Лаур, Щурова, 1987].

В 1970–1980 гг. нами был разработан [Ермаков и др., 1990, 1993, 1994] и подробно описан [Ермаков и др., 1991, 2000] способ прижизненного (*in vivo*) обогащения древесины обычных видов березы путем **трансплантации** на них тканей коры карельской березы. В результате под корой донора формируется оригинальная узорчатая древесина, органично соединенная с обычной.

В последнее десятилетие XX в. активно развивался и быстро завоевал популярность прогрессивный путь вегетативного размножения – **клональное микроразмножение** в культуре тканей.

С целью оценки возможности использования последних трех способов вегетативного размножения для разведения карельской березы и других редких представителей рода *Betula* нами проведены специальные исследования. Их результаты представлены ниже.

7.2.2. Искусственное размножение березы путем прививки

Разнообразные способы прививки лиственных пород [Кичунов, 1931 и др.] можно объединить в три группы: окулировка – прививка почкой (“глазком”), срезанной с побега; прививка черенком – прививка отрезка побега с несколькими почками: вращеп, вприклад, копулировка, за кору и др.; аблактировка – прививка веткой, которая до срастания с подвоем сохраняется на корнях или погружается в воду с питательным раствором.

В Карелии первые работы по прививкам древесных растений, в том числе карельской березы, начаты в 1961 г. под руководством к. с.-х. н. В.И. Ермакова. Результаты поисковых работ показали, что в открытом грунте средняя приживаемость прививок составила не более 20%. Эти значения удалось значительно увеличить за счет использования теплиц каркасного типа с полиэтиленовым покрытием. Подвоями обычно служили трех–пятилетние растения березы повислой и/или березы пушистой. Ветви на черенки заготавливали с предварительно отобранных маточных деревьев. Для размножения выбирали растения, отличающиеся хорошо выраженными признаками генотипа, который необходимо воспроизвести.

Все способы прививок как у нас в стране, так и за рубежом основываются на использовании в качестве привоя зимних (в стадии относительного покоя) или летних (одревесневших) черенков. Мы использовали способ прививки березы вегетирующим привоем [Ермаков, 1983], разработанный в 1980-е гг. в Институте леса Карельского филиала АН СССР. Он является разновидностью аблактировки. Его отличительный признак заключается в том, что в качестве привоя используются активно *вегетирующие ветви* (в облиственном состоянии) примерно до 0,5–0,7 м длиной и 0,3–0,8 см толщиной с дополнительным водным питанием, которое обеспечивает клеткам привоя необходимую оводненность, поддерживая тем самым процессы обмена веществ в период срастания прививаемых компонентов (см. вклейку, рис. 52, А).

В процессе прививки прививочным ножом первоначально на подвое производится боковой срез длиной 5–7 см (по возможности без древесины по камбию). Затем точно такой же срез выполняется на привое. Полученные плоскости срезов на привое и подвое совмещаются таким образом, чтобы ткани флоэмы (живые клетки коры) совпали хотя бы с одной стороны. Не допускается размещение плоскости среза привоя (в случае его меньшего диа-

**Влияние подвоя на приживаемость и сохранность прививок
карельской березы и далекарлийской березы, %**

Происхождение		Количество прививок	Приживаемость (1982 г.)	Сохранность (1983 г.)
привоя	подвоя			
Карельская береза	Береза повислая	75	98	90
	Береза пушистая	18	100	97
Далекарлийская береза	Береза повислая	45	100	94
	Береза пушистая	12	85	80

метра) “посередине”, т.е. на ксилеме (древесине) среза подвоя. Место прививки плотно закрепляется снизу вверх медицинским лейкопластырем (шириной 0,7 мм), имеющим хлопчатобумажную основу. Через одну-две недели на подвое обрезаются верхушечные побеги, а через месяц убирается емкость с водой и секатором срезается базальная часть привоя. Верхняя относительно места прививки часть подвоя срезается весной следующего года. Прививки в условиях Карелии проводятся обычно в период со второй–третьей декады июня по первую-вторую декады июля включительно. При размножении карельской березы или других редких разновидностей в зависимости от диаметра привоя прививки можно выполнять с использованием других способов, например, “за кору” (с дополнительным питанием и без него) и в боковой разрез клинозаостренным основанием черенка. В условиях Карелии в течение одного года (или двух) прививки желательно выращивать в условиях закрытого грунта с использованием теплиц.

Способ прививки вегетирующим привоем успешно используется нами в течение многих лет для размножения карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы. Например, в 1982 г. прививки этим способом проводили в период с 12 июня по 9 июля. Подвоями служили различные виды березы: береза повислая (120 шт.) и береза пушистая (30 шт.) в возрасте 3–4 лет, выращенные в условиях закрытого грунта (табл. 33). Для привоя использовали ветви карельской березы (40 маточников) и далекарлийской березы (4 маточника). Процесс срастания прививаемых компонентов, независимо от видовой принадлежности подвоя, происходил достаточно интенсивно, и приживаемость в год

прививки составила 85–100% (табл. 33). Однако об успехе выполненных прививок судят не столько по их приживаемости, сколько по их сохранности после перезимовки весной следующего года. Данные свидетельствуют, что гибель прививок была незначительной, так как сохранность составила 80–97%. Происхождение подвоя, также как и привоя, не оказывало какого-либо влияния на качество прививок: оба компонента, органично срастаясь, сохраняют свои генетические различия (см. вклейку, рис. 53). Подвой у привитых компонентов выполняет в основном механические, проводящие функции. Важно отметить, что растения карельской березы, полученные путем прививки, сохраняют признаки узорчатой текстуры древесины, характерные исходному растению-маточнику.

Испытание различных способов прививки (вегетирующим привоем, в боковой разрез, за кору и за кору с питанием), проведенное в течение трех лет, показало достаточно высокий уровень их эффективности при размножении редких и исчезающих генотипов березы. Обязательным условием для обеспечения высокой приживаемости прививок являются постоянный полив растений и добавление воды в емкости, в которых размещается базальная часть привоев. Приживаемость прививок в значительной степени определяется погодными условиями вегетационного периода: в жаркую солнечную погоду возможно усиление транспирации и подсыхание листьев на прививке, что требует дополнительного полива, в дождливое лето – при избыточной влажности – необходимо проводить проветривание теплицы.

В 1991 г. для размножения были выбраны 20–25-летние гибриды первого поколения (F_1), отличающиеся хорошо выраженными признаками карельской березы, а также плюсовые деревья карельской березы, выделенные в природных популяциях Карелии. Всего было привито 110 черенков, из них к осени прижилось 66%.

В 1994 г. основным материалом для привоя служили черенки разных форм карельской березы и ледяной березы финского и шведского происхождения, полученные в результате научного обмена. Приживаемость прививок составила 70%.

В июле 1996 г. основным материалом для выполнения прививок явились зимние черенки карельской березы, привезенные из Белоруссии, и вегетирующие побеги далекарлийской березы. Общее число прививок составило 193 шт. (табл. 34). В зависимости от диаметра привоя использовали разные способы прививки. Большинство прививок далекарлийской березы выполнены вегетирующим привоем с дополнительным питанием, тогда как для

Таблица 34

**Приживаемость прививок карельской березы и далекарлийской березы,
выполненных в 1996 г.**

Привой	Всего прививок	Приживаемость					
		15.07.96		5.08.96		24.09.96	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%
Карельская береза	175	93	53	58	33	33	19
Далекарлийская береза	18	17	94	13	72	5	28

Таблица 35

**Приживаемость и сохранность прививок в зависимости от происхождения
и длительности хранения черенков (1989 г.)**

Привой	Дата прививки	Число прививок (шт.)	Приживаемость (шт.)	Сохранность, %
Ледяная береза *	30.05	38	29	0
	6.06	44	75	76
Ледяная береза **	5.07	27	100	81
Карельская береза **	6.07	8	88	43

* Черенки заготовлены в апреле.
** Черенки срезаны в день прививок.

карельской березы использовали все вышеописанные способы: за кору, в боковой разрез клинообразным черенком, а также аблактировку с дополнительным питанием, так как почки на черенках к моменту проведения прививок находились в состоянии набухания и распускания. Из-за продолжительной высокой влажности и отсутствия теплой, солнечной погоды сроки проведения прививочных работ были сдвинуты и сокращены (с 27 июня по 2 июля). В целом, вегетационный сезон был неблагоприятным для выполнения подобного рода работ. Осенний учет показал низкий уровень приживаемости прививок. Анализ причины этого факта свидетельствовал о низкой активности процесса каллусообразования на месте совмещения срезов подвоя и привоя, что, по всей вероятности, связано с повышенной влажностью воздуха, которая наблюдалась во время проведения работ по прививке и в последующий период.

При организации работ по выполнению прививок особое внимание следует уделять вопросам заготовки и хранения черенков. Зимние черенки, заготовленные в зимний период или ранней

Влияние срока хранения привоя на приживаемость прививок карельской березы (1991 г.)

№ дерева	Способ прививки	Число прививок, шт.	Приживаемость, %
41*	Вегетирующим привоем	10	0
	За кору	6	0
49*	Вегетирующим привоем	10	0
	За кору	6	0
108*	Вегетирующим привоем	5	42
	В боковой зарез	2	
110*	Вегетирующим привоем	7	8
	За кору	6	
112*	Вегетирующим привоем	3	14
	За кору	4	
122*	Вегетирующим привоем	3	19
	За кору	8	
54**	Вегетирующим привоем	6	50
125**	"	8	50
190**	"	8	80
306**	"	7	86
327**	"	9	12

* Черенки заготовлены в апреле и хранились на леднике.

** Черенки срезаны в день прививки.

весной, необходимо хранить на леднике, в морозильной камере и т.п. В условиях Карелии во избежание дополнительных затрат на хранение согласно проведенным испытаниям (табл. 35, 36) в качестве привоя лучше использовать свежезаготовленные, вегетирующие облиственные побеги.

Заметное влияние на приживаемость прививок оказывают сроки их выполнения. При проведении прививочных работ в ранние сроки (в условиях Карелии – май–начало июня) наблюдается резкое падение приживаемости вследствие повреждения прививок заморозками. Наиболее оптимальными сроками является вторая половина июня – первая половина июля. При выполнении прививок в более поздние сроки растения не успевают одревеснеть, и к весне следующего года их сохранность снижается. Например, в один и тот же год из 40 прививок, выполненных в оптимальные сроки (с 8 по 30 июня), к 16 сентября приживаемость составила 93%, тогда как прививки, сделанные тем же способом после 25 июля, характеризовались очень низким процентом приживаемости. По-видимому, во второй половине июля процессы каллусообразования уже затормаживаются, прививаемость

**Приживаемость и сохранность прививок карельской березы
по срокам их выполнения в производственных условиях**

Срок проведения прививок	Число прививок	Приживаемость, % на август 1985 г.		Сохранность, % на май 1986 г.	
		Средняя	Размах изменчивости	Средняя	Размах изменчивости
Июнь, II декада	203	83,8	61,3–94,7	61,1	40,0–75,0
III декада	186	83,9	58,3–91,7	63,5	43,3–86,0
Июль, I декада	194	93,9	91,7–94,9	64,7	43,2–75,0
II декада	67	95,7	–	67,5	–

мые компоненты срastaются неплотно, что в дальнейшем приводит к их гибели.

К настоящему времени накоплен опыт выполнения прививок не только в научных целях [Ермаков, 1983, 1989; Ветчинникова и др., 1987], но и для создания лесных плантаций [Лаур, Щурова, 1987].

В соответствии с планом внедрения научных разработок в 1985 г. сотрудниками Института леса были проведены работы по прививкам карельской березы в производственных условиях и получены хорошие результаты [Ветчинникова и др., 1987; Лаур, Щурова, 1987]. Прививки выполняли в оптимальные сроки в период с 14 июня по 15 июля. В качестве подвоя использовали трех–четырёх-летние растения карельской березы семенного происхождения (от свободного опыления), которые специально выращивали в питомнике с закрытой корневой системой. Привой заготавливали накануне и использовали в течение недели, сохраняя его в подсобном помещении ледника в жизнеспособном состоянии, опуская базальные концы ветвей в ведро с водой. Маточниками служили растения карельской березы с хорошо выраженными признаками. Работу проводили в условиях теплицы с полиэтиленовым покрытием. Всего было сделано 650 прививок (табл. 37). Более удачным сроком прививки в 1985 г. оказались первая и вторая декады июля. Прививки, выполненные в эти сроки, показали довольно высокую приживаемость (до 95%) и сохранность (до 86%).

Весной следующего года сохранившиеся прививки дали хорошие приросты побегов – от 25 до 40 см, отдельные из них на второй год выглядели уже небольшими деревцами. Однако у части прививок развитие привоя происходило по типу боковой ветви.

Со временем, возможно, из спящих или пазушных почек может сформироваться новый побег, который возьмет на себя функцию главной оси.

Сравнительный анализ приживаемости прививок в зависимости от происхождения черенков, показал, что среди испытанных наилучшие показатели (до 96%) получены при использовании привоя карельской березы. Далекарлийская береза по приживаемости почти не уступала (93%) карельской березе, но она хуже перенесла зимний период, поэтому сохранность ее прививок значительно ниже. Следует заметить, что гибель прививок далекарлийской березы происходит не только в первую после прививки зиму, но и в последующие.

Довольно трудно прививается ледяная береза. Попытки выполнения прививок в течение ряда лет увенчались успехом только в 1989 г., когда приживаемость достигла 100%, а сохранность 81% (см. табл. 35).

Таким образом, для вегетативного размножения редких и исчезающих генотипов березы целесообразно использовать такие способы прививки как “за кору”, “за кору с питанием”, в “боковой разрез”, а также “вегетирующим привоем с дополнительным питанием”. Выбор способа прививки определяется диаметром и длиной черенка привоя. В условиях Карелии эти работы желательно выполнять в теплицах с полиэтиленовым покрытием. Сроки проведения работ определяются погодными условиями, но наиболее благоприятным является период со второй–третьей декады июня по первую декаду июля включительно. В качестве привоя можно использовать как зимние черенки, так и вегетирующие облиственные побеги. При этом генетические особенности прививаемых компонентов не изменяются, и привой сохраняет все признаки маточника: узорчатую текстуру древесины – в случае прививки карельской березы, перламутровую, волнистую – в случае прививки ледяной березы, перисторассеченную форму листовой пластинки – при прививке далекарлийской березы.

7.2.3. Особенности роста и развития вегетативного потомства карельской березы

Учитывая, что семенное потомство карельской березы обладает значительной изменчивостью не только по морфо-физиологическим показателям [Ермаков, 1975б, 1986; Ветчинникова, 2004а], но и по признакам проявления узорчатой текстуры в древесине, в Институте леса Карельского филиала АН СССР, начи-

ная с 1970-х гг., ведутся работы по прививке карельской березы и других редких представителей рода *Betula*. В результате созданы участки испытания клонов.

Изучение роста вегетативного потомства карельской березы мы проводили на клонах, полученных от маточников, произраставших в Кондопожском районе (Спасогубская популяция, 62°15' с.ш., 33°45' в.д.) и Шелтозерском (Каккоровская популяция, 61°20' с.ш., 35°15' в.д.). При этом мы предполагали провести сравнение разных по происхождению “северной” популяции карельской березы с “южной” в пределах ее ареала на территории Республики Карелия. На наших опытных участках “северная” популяция представлена вегетативным потомством в количестве 24 клонов (Спасогубская популяция), “южная” – в количестве 36 клонов (Каккоровская популяция) (табл. 38).

Анализ динамики роста вегетативного потомства карельской березы (рис. 54) показал, что до восьмилетнего возраста (к 1986 г.) растения росли сходным образом, и, в среднем, у 63% клонов Спасогубской популяции (рис. 54, А) высота деревьев составила от 3 до 3,5 м, у 70% клонов потомства Каккоровской популяции – от 3,6 до 3,9 м (рис. 54, Б). К 20-ти годам клоны, полученные от маточников Каккоровской (“южной”) популяции, опережают в росте потомство Спасогубской (“северной”) популяции. При этом средние значения по высоте у растений более “южной” Каккоровской популяций имели больший размах изменчивости по сравнению с клонами более “северной” Спасогубской популяции. Например, все сестринские растения клона Каккорово № 927, отличаются изогнутостью ствола, верхушечный рост у них отсутствует, поэтому высота не превышает 2,5 м, что ниже средних значений по вариантам, в ближайшие годы тенденция их роста, по всей вероятности, не изменится. В то же время часть клонов, такие как Каккорово № 115, 131, 858 и др. (рис. 55, А) имеют высоту около 7 м и более, т.е. выше средней.

Изучение индивидуальной изменчивости рамет (внутри клона), например, Каккорово 130 (маточное дерево карельской березы характеризовалось короткоствольной формой роста), показало, что у большинства растений (22 особи из 29) высота достигла 6,5–7 м (рис. 55, Б), что больше соответствует высокоствольной форме роста. У деревьев (№ 56, 58, 217 и 218) она даже превышает 7 м. У части растений (№ 212, 219, 220 и 221) высота несколько ниже 6 м. Возможно, наблюдаемое отставание в росте связано с затянувшимся процессом регенерации ран, возникших у растений после их объединения в раннем возрасте зайцами и полевками. Вместе с тем, вегетативное потомство карельской березы

Характеристика вегетативного потомства карельской березы

№ клона	Форма роста и тип поверхности ствола	Число деревьев		№ клона	Форма роста и/или тип поверхности ствола	Число деревьев	
		1986 г.	1998 г.			1986 г.	1998 г.
"Северная" Спасогубская популяция							
1	в/ств, ш/ут + + реб	5	5	23	м/буг	8	8
2	к/ств, ш/ут	2	2	24	м/буг	11	11
2 а	к/ств, м/буг	11	9	25	к/ств, буг	4	4
6	к/ств, ш/ут	4	4	27	ш/ут	23	22
8	в/ств, ш/ут	2	2	29	к/ств, ш/ут	15	13
10	к/ств, ш/ут	2	2	31	м/буг	3	2
12	ш/ут	15	11	32	ребр	2	2
14	в/ств, буг	7	7	61	к/ств, м/буг	5	5
15	ш/ут	11	11	63	к/ств, м/буг	5	5
18	буг	3	3	81	к/ств, ш/ут	4	4
20	буг	14	10	110	к/ств, м/буг	14	14
22	к/ств, ш/ут	4	4	201	к/ств, буг	4	4
"Южная" Каккоровская популяция							
24	буг	2	2	273	куст, м/буг	4	4
38	к/ств, ш/ут	2	2	286	м/буг	3	3
44	к/ств, м/буг	14	9	303	куст, ш/ут	11	9
45	буг	7	7	307	к/ств, м/буг	6	4
50	к/ств, буг	4	3	329	буг	3	3
51	ш/ут	32	21	334	в/ств, ш/ут + + буг	11	11
60	куст, ш/ут	3	3	345	в/ств, ш/ут	2	2
63	м/буг	3	3	346	в/ств, ш/ут + + буг	16	15
89	буг	6	6	749	в/ств, ш/ут	4	4
97	ш/ут	15	14	815	куст, ш/ут	4	4
115	в/ств, ребр + м/буг	7	7	816	куст, ш/ут	20	18
130	к/ств, буг	29	29	851	к/ств, ш/ут	6	6
131	ш/ут	17	17	858	к/ств, буг	13	12
136	в/ств, буг	3	3	900	к/ств, буг	6	6
211	м/буг	14	14	920	м/буг	9	8
212	м/буг	2	2	921	буг	15	15
245	к/ств, ш/ут	3	3	925	в/ств, ш/ут	3	3
247	к/ств, ш/ут	4	4	927	буг	11	10
248	ш/ут	3	3	950	м/буг	5	5

Примечание. Форма роста: в/ств – высокоствольная, к/ств – короткоствольная, куст – кустообразная; тип поверхности ствола: ш/ут – шаровидноуглощенный, буг – бугорчатый, м/буг – мелкобугорчатый, ребр – ребристый

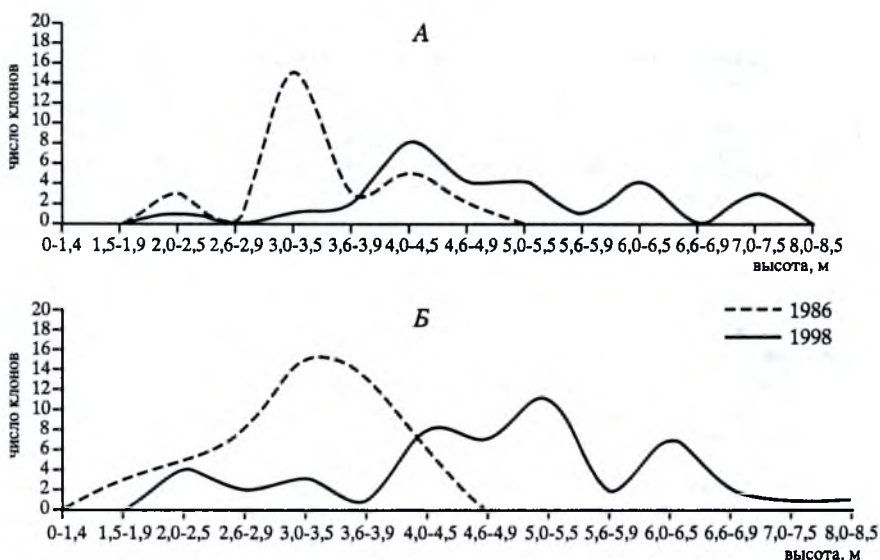


Рис. 54. Распределение деревьев Спасогубской (А) и Каккоровской (Б) популяций по высоте

клона № 346 Каккоровской популяции (рис. 55, В) характеризуется короткоствольной формой роста, и не соответствует маточному дереву (табл. 38), имевшему высокоствольную форму роста. В этом клоне у девяти растений из 15 к 1998 г. высота составила около 5 м, по три растения имели высоту выше (5,8 м) или ниже (4,5 м) относительно средних значений. Высота рамет карельской березы, полученных от маточного дерева № 816 (Каккорово), кустообразной формы роста колеблется от 3 до 4 м (рис. 55, Г). Рост растений Каккоровской популяции по диаметру ствола (на высоте 0,5 м) выявил некоторые различия между клонами, вместе с тем, к 1998 г. около 50% из них по средним показателям имеют диаметр от 10 до 14 см.

Анализ клонов, представляющих Спасогубскую популяцию, показал меньшую вариабельность составляющих ее растений по высоте: они различаются, но незначительно. Так, у клона Сп. № 20 (рис. 56, Б) к 1999 г. из 10 деревьев два имели высоту менее 5 м, остальные 8 – от 5 до 5,5 м. В то же время у деревьев этого клона отмечены достаточно сильные различия по диаметру. Так, у растения № 9 диаметр составляет 4,3 см, а у № 15 – 14 см. Такая вариабельность растений по величине диаметра ствола может быть обусловлена особенностями формирования косвенных признаков проявления узорчатой древесины (наличием утолщений

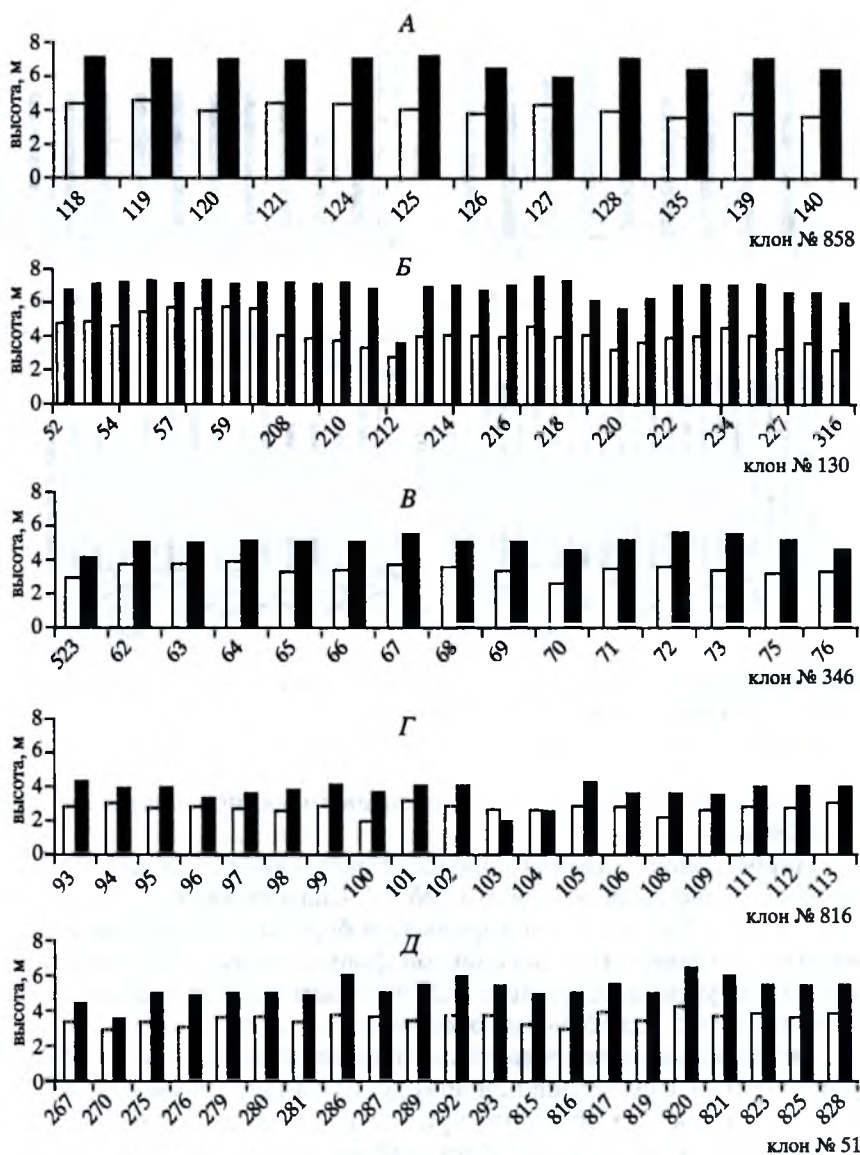


Рис. 55. Индивидуальная изменчивость растений в отдельных клонах по высоте

Каккоровская популяция □ – 1986 г., ■ – 1998 г. По горизонтали – номера деревьев

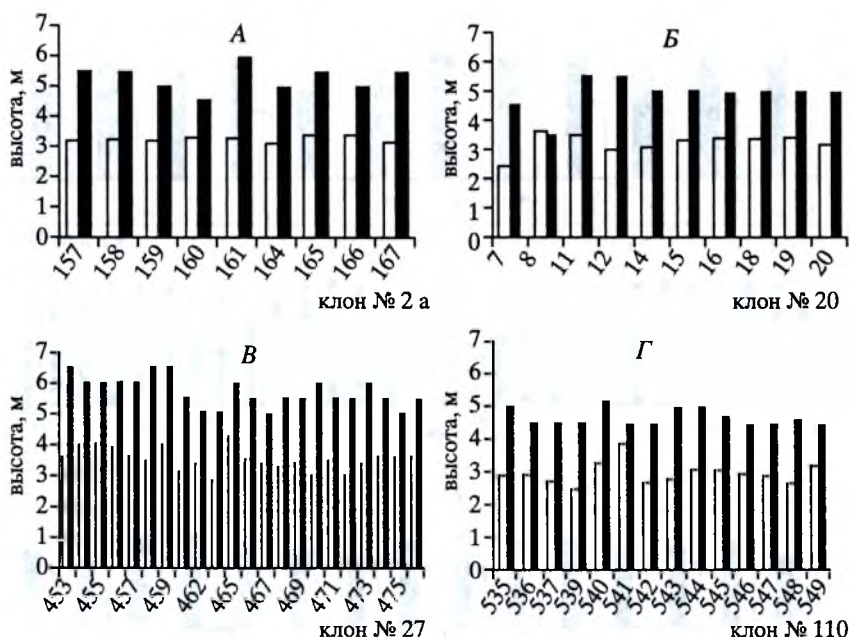


Рис. 56. Индивидуальная изменчивость растений в отдельных клонах по высоте. По горизонтали – номера деревьев

Спасогубская популяция □ – 1986 г., ■ – 1998 г.

и т.п.). В целом по клону все 11 деревьев имеют признаки карельской березы.

Наибольшие различия по высоте растений (от 1,5 до 6 м) отмечены у растений клона Сп. № 27 Спасогубской популяции (рис. 56, В). Данный клон карельской березы представлен в основном особями короткоствольной формы роста. У других клонов Спасогубской популяции к 20-ти годам высота деревьев составляет от 4,5 м до 5,5–6 м (рис. 56).

Значения диаметра у растений в пределах клона Сп. № 27 варьируют от 7,1 см (дерево № 464) до 17 см (дерево № 455, 459). Все растения клона обладают признаками карельской березы.

Сравнительный анализ растений по величине радиального прироста показал, что индивидуальные различия в клонах выше в потомстве Каккоровской популяции по сравнению со Спасогубской (рис. 57). Возможно, это связано с тем, что в Каккоровской популяции преобладают клоны, имеющие шаровидноутолщенный или бугорчатый тип поверхности ствола, при котором на стволах имеются выраженные утолщения, обуславливающие более высокие значения диаметра ствола. В потомстве Спасогуб-

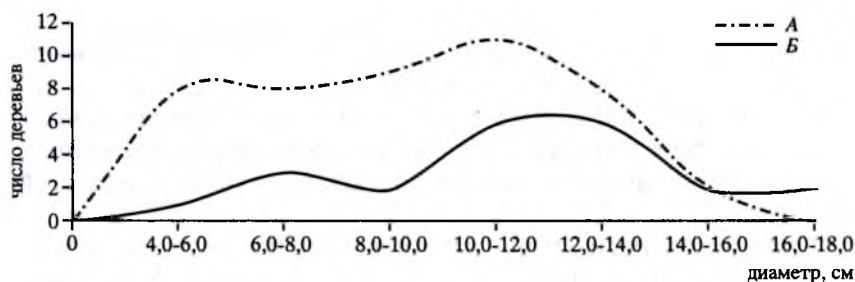


Рис. 57. Распределение деревьев Каккоровской (А) и Спасогубской (Б) популяций по диаметру ствола

ской популяции такой тип поверхности ствола наблюдается в клонах № 20 и 27.

Наблюдения за клонами в течение 20 лет позволили выявить ряд закономерностей [Ермаков, 1989], касающихся проявления визуально заметных (косвенных) признаков узорчатой текстуры древесины маточных растений карельской березы в их вегетативном потомстве. Они заключаются в следующем:

- клон, полученный от маточника с непроявившейся текстурой древесины, имеет соответствующие признаки древесины обычного типа;
- клон, полученный от маточника с узорчатой текстурой древесины, обладает аналогичной узорчатой текстурой;
- у растений клона с узорчатой текстурой древесины проявляются связанные с ней габитуальные признаки, которые отличают их не только от растений с обычной текстурой древесины, но и от других клонов;
- в вегетативном клоновом потомстве признаки узорчатой текстуры древесины проявляются в более раннем возрасте по сравнению с генеративным потомством;
- у растений клона, в отличие от растений семенного происхождения, узорчатая древесина формируется по всей длине ствола.

К этому следует добавить, что цветение и плодоношение у клонов карельской березы наблюдаются в более раннем возрасте и являются более регулярными и обильными по сравнению с семенным потомством.

Длительный опыт применения различных способов прививки карельской березы или других редких форм березы показал, что какого-либо заметного влияния привоя на подвой и наоборот не наблюдается. Более того, замечено, что в случаях, когда

прививаемые компоненты различаются, например, по цвету коры, со временем степень этих различий становится более заметной (см. вклейку, рис. 53). Нежелательным для клонового потомства является наблюдаемый иногда неравномерный радиальный рост подвоя и привоя: более медленный прирост по диаметру у подвоя со временем может явиться причиной гибели всей прививки.

Следовательно, изучение вегетативного потомства, полученного в результате прививки, показало, что в клонах все растения сохраняют ярко выраженные признаки карельской березы, свойственные маточникам. Однако по целому ряду причин при вегетативном размножении лучших гибридов и клонов карельской березы до сих пор специалисты сталкиваются с многочисленными трудностями. Выполнение прививок не позволяет получить большое количество клонового материала. При длительном размножении черенками взрослых деревьев формируются растения, малоустойчивые к новым почвенным и другим экологическим условиям, к насекомым, вирусам и т.д. [Rao, Lees, 1982]. Недостатком способов прививки является часто наблюдаемый боковой рост привитых побегов [Ветчинникова, 1993]. Остаются также нерешенными проблемы технического порядка, связанные с заготовкой и хранением привоя, подготовкой подвоя и т.д. Определенный ущерб вегетативному потомству в зимне-весенний период, наконец, могут приносить лоси, зайцы и полевки.

В силу указанных выше причин наряду с классическими методами возобновления березы (гибридизация, прививки) мы используем также и современные технологии. Клональное микро-размножение позволяет размножать карельскую березу в больших количествах и по цене, согласно Ходнеброгу [Hordnebrog, 1996c], ниже, чем при выполнении прививки. При микро-размножении *in vitro* выращенные растения наследуют все генетические свойства исходного образца [Hordnebrog, 1996a, b, 1998; Rynänen, 1993, устное сообщение].

Именно поэтому в начале 1990-х гг. в Институте леса КарНЦ РАН нами создана лабораторная база для выполнения работ по клональному микро-размножению и выявлению возможности массового размножения лучших гибридов и клонов карельской березы, далекарлийской березы и ледяной березы через культуру *in vitro* (см. гл. 8).

7.2.4. Трансплантация тканей коры карельской березы

При изучении вопроса о генетической природе и биологической совместимости тканей различных видов и разновидностей березы, наряду с многолетними опытами по гибридизации и прививкам, нами проведены широкомасштабные эксперименты по трансплантации тканей коры карельской березы на стволы обычной березы [Ермаков и др., 1990, 1991, 2000]. Выполнение данных исследований основывалось на возможности практического обогащения слаботекстурной древесины обычной березы за счет пересадки на нее тканей коры карельской березы, обладающей узорчатой текстурой древесины.

Примеры образования комбинированной по текстуре древесины, когда участки узорчатой древесины чередуются по окружности и длине ствола с участками обычной текстуры, обнаруживаются у деревьев карельской березы и в природных популяциях. Особенно ярко такое сочетание выражено у карельской березы с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола, у которого в местах утолщений формируется узорчатая текстура древесины, а между утолщениями – обычная текстура (см. вклейку, рис. 58, А). Кора над узорчатой древесиной всегда в два–три раза толще, чем над древесиной, обычной по текстуре. Кроме того, в естественных и искусственных насаждениях встречаются деревья, у которых в нижней части ствола имеются признаки “узорчатости” (чаще с мелкобугорчатым типом поверхности ствола), а в верхней они отсутствуют, и древесина развивается по типу, характерному для обычной березы (рис. 58, Б). Образование узорчатой текстуры в древесине только на протяжении 70 см от комлевой части наблюдали и финские исследователи [Saarnio, 1976].

На основании многочисленных экспериментов по внутри- и межвидовой трансплантации коры карельской березы нами был разработан способ выращивания древесных растений с комбинированной текстурой древесины [Ермаков, 1986, 1990; Ермаков и др., 1990, 1991, 2000]. Он заключается в пересадке (трансплантации) тканей коры древесных растений, отличающихся высокодекоративной древесиной, на стволы древесных пород с обычной или слаботекстурной древесиной (см. вклейку, рис. 59) и включает в себя следующие последовательно выполняемые этапы:

- подбор растений-доноров и реципиентов;
- отбор и хранение донорской коры;
- пересадка коры участками на стволы деревьев-реципиентов;
- фиксация, уход и наблюдение за пересадками.

Подбор растений-доноров и реципиентов. В многочисленных экспериментах по трансплантации коры в качестве донора мы использовали ткани карельской березы, узорчатая текстура древесины которой хорошо контрастирует с обычной древесиной в случае их срастания. Ткани для трансплантации берутся преимущественно с молодых или более зрелых деревьев. В последнем случае используется донорская кора с вершинной части ствола или со скелетных ветвей, что облегчает выполнение операций по пересадке тканей и, кроме того, повышает их приживаемость. При этом способность донорской ткани к формированию узорчатой текстуры древесины не снижается, а, наоборот, усиливается. Исследования показали что пересадка, сопровождаемая ранением, стимулирует формирование ярко выраженной узорчатой текстуры древесины под донорской корой, заготовленной с генетически предрасположенных к образованию такой древесины растений, но у которых этот процесс еще слабо заметен. Явление раннего и более отчетливого проявления узорчатой текстуры древесины у растений карельской березы, вызванное пересадкой их коры, названо нами [Ермаков и др., 1991] “эффектом ранения”. Использование коры ствольной части с толстой, грубой коркой малопригодно для трансплантации, так как она имеет килевидные выросты на внутренней поверхности.

В качестве реципиентов используются растения как березы повислой, так и березы пушистой в возрасте 7–15 лет. Обычно с этого возраста отмечается интенсивный прирост ствола по объему, что позволяет в течение последующих за пересадкой 15–20 и более лет получить необходимые объемы древесины, обогащенной и комбинированной по текстуре. Диаметр стволов растений-реципиентов в зависимости от конфигурации пересаживаемого участка тканей может быть от 3 см и более. На одном стволе возможно пересадить сколько угодно участков донорской коры, причем самой различной конфигурации и даже с учетом замысла дизайнера.

Отбор и хранение донорской коры. Широкое испытание способа трансплантации коры карельской березы показало, что существенным препятствием для его практического осуществления является отсутствие надежных способов поддержания жизнеспособного состояния пересаживаемых тканей коры донора. Кора, отделенная от древесины, быстро теряет свою жизнеспособность, которая выражается в уменьшении ее размеров, особенно в тангентальном направлении (по окружности), и в побурении раневых поверхностей. Наилучшие результаты по приживаемости наблюдались лишь в случае, когда дерево-донор и дерево-реципиент росли рядом. Поиск оптимального варианта длительного сохранения

жизнедеятельности коры донора занял ряд лет. Были проведены эксперименты по поддержанию жизнеспособности тканей коры в различных условиях ее консервации. Положительные результаты были получены в вариантах заготовки и хранения коры в отрубках без отделения ее от древесины [Ермаков и др., 1993].

Разработанный нами способ консервации тканей коры карельской березы позволил выращивать древесину с комбинированной текстурой при значительном удалении растений-реципиентов от растений-доноров. Необходимо отметить также, что кору донора в отрубках желательно заготавливать на участках карельской березы во время проведения рубок ухода или санитарных рубок, отбирая при этом верхинную часть ствола, где узорчатая текстура отсутствует и обычно уходит в отходы.

Пересадка коры на стволы деревьев-реципиентов. При проведении работ по трансплантации тканей на стволах отобранных деревьев-доноров вырезают участки коры избранной конфигурации (см. вклейку рис. 59, А) и пересаживают на соответственно подготовленное место, расположенное на стволе растения-реципиента (рис. 59, Б), текстуру древесины которого нужно обогатить.

Фиксация и уход за пересадками. Ткани донорской коры, перенесенные в соответствующий вырез коры на стволе растения-реципиента, плотно фиксируют обвязочным материалом (например, шпагатом) и полиэтиленовой лентой с липким слоем, которую накладывают обязательно снизу вверх винтообразно с небольшим перекрытием краев с тем, чтобы влага, стекающая по стволу, не попадала к вертикальным стыкам донорской коры. Неплотное прилегание обвязки к стволу, особенно в верхней ее части, отрицательно сказывается на процессе каллусообразования в случае поступления дождевой воды или проникновения насекомых. С появлением на внутренней поверхности полиэтиленовой ленты мельчайших капель воды обмотку следует удалить.

На первоначальном этапе работ по трансплантации тканей коры карельской березы (первая половина 1980-х гг.) мы использовали участки донорской коры квадратной формы размером не более трети длины окружности растения-реципиента. При небольших размерах участков пересаживаемой коры (2 × 3, 3 × 4 см) достигались хорошие результаты по приживаемости. В результате под пересаженной корой наблюдается срастание генетически разнородных тканей и образование комбинированной по текстуре древесины, в которой пересаженные компоненты сохраняют свои структурные особенности (см. рис. 59, В). Участки древесины, сформированные в местах контакта тканей трансплантата карельской березы и реципиента, например, березы пу-

шистой характеризуются особым строением. Древесина в этих зонах сочетает в себе структурные признаки, свойственные донору (узорчатая текстура) и реципиенту (обычная безузорчатая текстура). Сильно паренхиматизированная с резко выраженными отклонениями в ориентации вертикальных элементов и минимальным числом сосудов древесины, характерная для карельской березы с узорчатой текстурой, образует здесь единую ткань с обычной безузорчатой древесиной березы пушистой (или повислой). С возрастом, по мере латерального роста и увеличения окружности ствола, характер комбинированной текстуры древесины на стволе сохраняется, соответственно увеличивается и площадь участка донора, при этом под пересаженной корой карельской березы продолжает формироваться узорчатая древесина, а под корой дерева-реципиента – обычная текстура.

В результате анатомо-морфологического изучения зон срастания компонентов, участвующих в трансплантации, установлено, что в местах поранения срастание происходит за счет образования каллуса на внутренней стороне коры донора, а также на обнаженной поверхности древесины растения-реципиента. Сформированные в самом начале слои клеток раневого каллуса на обнаженной поверхности древесины реципиента и на внутренней поверхности коры донора (т.е. карельской березы) приобретают светло-бурую окраску и определяются согласно Н.П. Кренке [1950] как “промежуточная ткань”, образующаяся при срастании прививочных компонентов. В отдельных местах при отсутствии каллуса на внутренней части пересаженной коры образуются некротические полости темно-бурого цвета, которые обычно обрастают в последующие годы древесиной со стороны граничащих с ними участков.

Наблюдения показали, что узорчатая текстура под пересаженной корой формируется, как правило, со второго – третьего года после пересадки. Обычно к этому времени заканчиваются структурные преобразования камбия, зарастают и образовавшиеся некрозы. Процессы дифференциации каллусной ткани, формирования раневого камбия и его производных в зоне срастания напоминают подобные процессы, происходящие у растений березы повислой при регенерации коры после ее повреждения [Новицкая, 1987]. Полное восстановление покровных, проводящих, механических и запасующих тканей ствола в экспериментах по заживлению ран на стволах березы повислой [Новицкая, 1987; Ермаков и др., 1991] происходило приблизительно через 45–50 суток после нанесения повреждения.

Для более наглядного подтверждения происходящих при трансплантации процессов, рассмотрим несколько примеров.

Пересадка тканей коры карельской березы (донор) на ствол обычной березы (реципиент):

- Диаметр ствола растения-реципиента обычной березы (см. вклейку, рис. 60, А) на высоте 1,3 м в момент пересадки составлял 7,3 см. Пересадка осуществлена в начале июля. Промежуточная ткань хорошо заметна невооруженным глазом в виде дуги. Узорчатый рисунок под корой донора довольно богатый, он образуется с третьего года после пересадки. В этом случае отмечен эффект ранения: на срезе, выполненном через верхнюю границу пересадки рисунок плотнее, чем в средней ее части. Отставание в приросте древесины под донорской корой не отмечалось. На срезах разного уровня (по верхней, нижней границах пересадки или по ее середине) текстура древесины у реципиента была обычная.

- Диаметр ствола реципиента (рис. 60, Б) на уровне пересадки 8,0 см. Прирост древесины под донорской корой несколько опережал прирост (за те же годы) у реципиента. Промежуточная ткань прерывалась некротическими участками, поэтому различалась по окраске. Узорчатый рисунок на спиле через верхнюю границу пересадки был значительно богаче (эффект ранения), чем через его середину (спил, представленный на рисунке). На всех срезах реципиента текстура древесины была обычная.

- Диаметр ствола растения-реципиента (рис. 60, В) на уровне пересадки 6,0 см. Промежуточная ткань хорошо заметна (пересадка осуществлялась в период роста годовичного кольца в начале июля). Отмечается небольшое отставание в приросте древесины в месте пересадки по сравнению с древесиной реципиента. Однако кора здесь была толще в два раза, по сравнению с реципиентом, особенно на нижней границе среза, где признаки узорчатости выглядели рельефнее (спил, представленный на рисунке) по сравнению со спилом через середину. На всех срезах реципиента узорчатого рисунка не было. Узорчатость в древесине донора выражена пока слабо.

- Диаметр растения-реципиента 4,7 см (рис. 60, Г). Пересадка (более трети окружности) выполнена в самом начале вегетации, когда прирост по диаметру еще не был отмечен. Предварительно удалена перидерма. Полное срастание тканей наблюдалось после частичного заращения некроза, образовавшегося в нижней левой части пересадки. Промежуточная ткань большей частью представлена широкой полосой с “зубчиками” темно-бурой окраски до 2 мм шириной. На срезах реципиента узорчатой текстуры нет. Под пересаженной корой донора текстура выражена довольно слабо. На срезах через середину наблюдается некоторая извилистость годовичных слоев. На границах заметны очень мелкие, часто повторя-

ющиеся килевидные углубления (извилистость), изредка встречаются темно-окрашенные включения. Возможно, текстура могла быть и более богатой, если бы предварительно не удалили перидерму. В результате дополнительного ранения донорская кора израсходовала энергетические и пластические ресурсы не только на образование каллуса для срастания с древесиной реципиента, но и для образования раневой перидермы. Не случайно толщина ее оказалась примерно равной толщине коры реципиента. На месте удаленной перидермы образовалась раневая перидерма. На внешней поверхности пересаженного участка коры хорошо виден темноокрашенный (0,1–0,2 мм) слой отмерших паренхимных клеток, а в местах трещин – сформировавшийся слой феллемы.

Таким образом, в результате анатомо-морфологических исследований мест срастания тканей при трансплантации коры было обнаружено явление более раннего проявления признаков узорчатой текстуры в древесине карельской березы при повреждении ее тканей (эффект ранения). На основании этого высказано предположение о том, что формирование узорчатой текстуры древесины растений карельской березы детерминировано более отдаленными от камбия тканями коры [Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1990, 1995].

Пересадка тканей коры обычной березы (донор) на ствол карельской березы (реципиент):

Пересадка выполнена в начале годичного прироста (рис. 60, Д). Срастание почти полное. Промежуточная ткань на срезе через середину пересадки очень узкая. Имеется небольшой участок некротической ткани. Под пересаженной корой признаки узорчатой древесины отсутствуют, тогда как у реципиента, наоборот, они довольно ярко выражены. Следует обратить внимание на прекращение развития килевидного углубления у реципиента, прерванного “операцией” по трансплантации. Кроме того, у тканей коры обычной березы, взятой для пересадки, не наблюдалось проявление эффекта ранения, т.е. процесс повреждения тканей не индуцировал формирование под ней узорчатой текстуры древесины. Иногда при более глубоком повреждении (как в правом нижнем углу данной пересадки) тканей обычной березы может образовываться раневая ксилема, характеризующаяся светлыми радиальными полосками с перламутровым отливом и почти полным отсутствием в них сосудов, но не было пока случаев развития в ней темно-коричневых вкраплений, характерных карельской березе. Позднее такая древесина чаще сменяется нормальной.

Следовательно, при трансплантации тканей карельской березы на реципиенте на месте пересадки продолжает формироваться узорчатая древесина, при обратной пересадке на стволе с узорчатой текстурой под корой донора образуется древесина, характерная обычной березе. Обобщая результаты анатомо-морфологического анализа выполненных пересадок, можно заключить, что под пересаженной и прижившейся корой всегда формируется текстура древесины растения-донора.

При любом варианте пересадки участков коры (узорчатой или обычной) на внешней поверхности обнаженной древесины реципиента и на внутренней поверхности коры донора в результате дедифференциации клеток в зонах ранения и их пролиферации начинает образовываться каллусная ткань, в процессе дифференциации которой формируется “ранево́й” камбий. Вслед за этим идут процессы его структурных преобразований до восстановления исходного камбия, но, что особенно важно, не реципиента, а донора, на это требуется один–два года.

В тех случаях, когда для пересадки используется кора молодых растений карельской березы, у которых генетическая предрасположенность к формированию узорчатой текстуры еще не проявилась, образование декоративной древесины под ней на растении-реципиенте намного ускоряется по сравнению с тем, как этот же процесс происходит в природе на самом растении-доноре. Ранения выступают при этом в качестве стимулирующего фактора. Более раннее проявление признаков “карелистости” у молодых растений карельской березы можно наблюдать при использовании их в качестве реципиентов. Первые признаки узорчатой текстуры проявляются по границам пересадок коры, взятой от любого растения-донора березы.

Анатомо-морфологические описания поперечных спилов, выполненных через середину, а также верхнюю и нижнюю границу пересадок по вариантам проведенных экспериментов более подробно опубликованы нами ранее [Ермаков и др., 1990, 1991].

Важным моментом, определяющим успех пересадки, является также выбор оптимального срока ее выполнения, тесно связанного с фазой развития растений, участвующих в трансплантации тканей [Ермаков и др., 1990, 1993, 1994], что позволило значительно повысить средние показатели по приживаемости коры донора. Опыт показал также, что недоучет влияния фазы развития растений березы часто негативным образом отражается на качестве пересадок и в тех случаях, когда компоненты срослись. Несвоевременное выполнение работ вызывает потерю прироста древесины в год пересадки. Кроме этого, может происходить об-

**Сохранность пересаженных тканей коры карельской березы
в зависимости от фазы развития реципиента**

№ п/п	Фенофаза березы	Срок фенофаз березы в Карелии	Сохранность (%)
1.	Сокодвижение у березы	I – II декада мая	не проводятся
2.	Распускание листьев и рост побегов в длину	III декада мая (или раньше на 1-2 недели); I – II декада июня	85–95
3.	Окончание роста побегов и заложение почек	III декада июня – I декада июля	63
4.	Одревеснение побегов до половины длины	I–II декада июля	43
5.	Полное одревеснение побегов по всей длине	III декада июля – I декада августа	15

разование “провала” тканей донора по отношению их с окружающими одноименными тканями растения-реципиента. При этом у последнего начинает проявляться тенденция к образованию боковых “валиков” с обеих сторон пересадки, в результате чего в дальнейшем может произойти обрастание коры донора тканями растения-реципиента.

Пересадки, проведенные в период распускания листьев и роста побегов в длину (в условиях Карелии – это III декада мая – I–II декада июля) обеспечивают высокую приживаемость коры донора (табл. 39) и синхронность в формировании текущего прироста древесины обоих компонентов. При этом следует заметить, что во многом успех пересадок зависит и от состояния погоды. Наиболее нежелательными погодными условиями (применительно к Карелии) в этот период являются затяжные “косые” (из-за сильного ветра) дожди, длительное похолодание, большая относительная влажность воздуха (80% и более), поздние заморозки, которые периодически бывают в Карелии в конце мая – начале июня.

Диагностика качества срастания участка коры донора с реципиентом достаточно проста: небольшой поверхностный надрез прививочным ножом до феллодермы может иллюстрировать жизнеспособность выполненной пересадки. Зеленый цвет свидетельствует об ее успешности. При надежном срастании кору донора отделить от растения-реципиента без нарушения целостности тканей невозможно (или возможно только в период активной работы камбия). Отторжение пересаженного участка от донора

сопровождается быстрым его увяданием и подсыханием, при касании он легко отделяется от реципиента. Наблюдения показывают, что узорчатая текстура под пересаженной корой формируется обычно со второго–третьего года после пересадки. Обычно к этому времени заканчиваются структурные преобразования камбия, зарастают и образовавшиеся некрозы.

Трансплантация тканей, выполненная в оптимальную фазу развития растений не вызывает у растений-регенерантов негативного влияния на их развитие даже тогда, когда ствол его окольцовывается полностью (см. вклейку, рис. 61). При трансплантации коры карельской березы происходит органичное срастание генетически разнородных тканей (см. вклейку, рис. 62, А), при этом формируется оригинальная комбинированная текстура древесины, состоящая из узорчатой и обычной слаботекстурной (рис. 62, Б). С возрастом по мере латерального роста и увеличения окружности ствола соответственно увеличивается и площадь участка пересаженной коры, а следовательно, и объем ежегодно нарастающей узорчатой древесины. Кольцо, заметное в центральной части спила, соответствует границе соединения древесины растения-реципиента (с обычной текстурой древесины) с расходящейся от него узорчатой древесиной донора – карельской березы. На месте стыка краев тканей коры карельской березы, замыкающих кольцевую пересадку, сформировался сектор, характерный по текстуре растению – реципиенту.

Отработанные нами технические решения по выполнению трансплантации тканей [Ермаков и др., 1990, 1993, 1994] способствуют достаточно быстрому формированию каллуса и его дифференциации в латеральные меристемы, восстанавливающие в стволе восходящие и нисходящие токи, обеспечивающие в достаточной степени жизнеспособность всего растения как целостной системы.

В конце 1980-х гг. нами были проведены опытно-производственные испытания способа трансплантации непосредственно на лесных делянках в 20-ти км от г. Петрозаводска, где произрастала береза пушистая, имеющая обычную текстуру древесины. Высота деревьев-реципиентов составляла около 5 м, диаметр на высоте 1,3 м – до 6 см. В 1988 г. трансплантация коры карельской березы осуществлена на 77 деревьях-реципиентах, в 1989 г. – на 75. Участки коры донора имели прямоугольную форму (4 × 5 см). Часть пересадок выполнена в виде довольно сложных фигур: “песочных часов”, ромбов и т.п. В этих случаях на одном дереве делали по две–три пересадки, размещая их или вдоль ствола, или по его окружности на одном уровне. Кроме пересадок в

виде упомянутых фигур были сделаны пересадки “цилиндром” и кольцом. Анатомо-морфологический анализ мест трансплантации тканей показал, что форма вырезанного участка коры донора не оказывала какого-либо влияния на срастание тканей на реципиенте. Существенное значение в момент пересадки и в последующий за ним период имели погодные условия. Осеннее обследование в год проведения работ показало, что приживаемость тканей коры донора составила, в среднем, 54%, однако в случаях пересадки, выполненных в оптимальные сроки при благоприятных погодных условиях, была около 96%.

Таким образом, в результате трансплантации тканей под пересаженной корой карельской березы (донор) на стволе дерева обычной березы (реципиент) формируется свойственная первой узорчатая текстура древесины, а за пределами пересаженного участка – древесина растения-реципиента. Сама же пересаженная кора при этом сохраняет исходные структурные признаки характерные карельской березе. При пересадке тканей коры карельской березы на обычную березу (березу повислую или березу пушистую) образуется древесина с ярко выраженной узорчатой текстурой. И, наоборот, на карельской березе под участками коры, пересаженными с обычных берез, формируется типичная для последних безузорчатая древесина. В результате при трансплантации происходит органичное срастание генетически различных тканей. В результате в местах пересадки коры донора образуется комбинированная древесина, не встречающаяся в природе и сочетающая в себе различную текстуру (ярковыраженную узорчатую и обычную слаботекстурную) и цвет, напоминающую инкрустированную. Этим путем можно получать древесину с заранее заданным рисунком. На одном стволе можно пересадить сколько угодно участков донорской коры, причем самой различной конфигурации (по замыслу дизайнера). Желательно, чтобы диаметр ствола растений-реципиентов был не более 6–8 см; т.е. соответствующий диаметру “карандаша”, который идет в отходы при производстве лущеного шпона. При использовании более крупных участков коры донора увеличивается и доля его древесины в стволе растения-реципиента, что, в свою очередь, позволяет ставить вопрос о прижизненном обогащении древесины березы с обычной слабовыраженной текстурой в промышленных масштабах. До сих пор, как известно, обогащение текстуры и цвета древесины проводилось только искусственным путем [Ермаков и др., 1991]. Существующие способы художественного обогащения изделий из древесины представляют собой различные виды ее отделки (декоративное фанерование, имитацион-

ная отделка, наборный декор). Наборный декор, в частности, интарсия предполагает создание на поверхности изделия орнаментальных или сюжетных рисунков из разных по текстуре и цвету кусочков древесины с плотной подгонкой их друг к другу. Все виды инкрустационных работ по дереву очень трудоемки и, видимо, поэтому используются только в декоративно-прикладном искусстве, а также в художественном оформлении интерьера. Разработанный в Институте леса КарНЦ РАН способ пересадки тканей в определенной степени заменяет искусственную отделку изделий из древесины на основе мозаики и интарсии прижизненным формированием комбинированной по текстуре и цвету древесины в стволах деревьев.

Помимо практического выхода эти эксперименты имеют большое научное значение, так как они окончательно доказали несостоятельность существовавшей ранее вирусной или инфекционной гипотезы происхождения карельской березы. Кроме того, представленные результаты свидетельствуют о том, что формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы не может являться только следствием наличия избытка гормональных веществ или транспортной сахарозы в коровых тканях ствола, так как при трансплантации тканей исключается влияние на нее апикальных меристем или продуктов жизнедеятельности ассимилирующих органов.

Глава 8

Изучение потенциальных способностей органов и тканей березы к морфогенезу в культуре *in vitro*

8.1. Клональное микроразмножение березы

Исследования по культуре тканей древесных растений *in vitro* объединяют фундаментальное и прикладное направления. Важное теоретическое значение имеет изучение биологии развития культивируемой ткани *in vitro*, ее морфогенеза и метаболизма. Широкие перспективы практического использования открывает применение биотехнологии в целях массового размножения трудноукореняемых древесных пород. Эффективным здесь является метод клонального микроразмножения растений в культуре *in vitro*. Вегетативное размножение методом тканевой культуры успешно применяется для многих растений в практических целях. Однако способность к регенерации органов и целых растений из соматических тканей *in vitro* у большинства лесных древесных растений значительно ниже, чем у травянистых.

Первые работы по культуре тканей появились еще в конце XVIII в., но исследования в данном направлении начали активно развиваться лишь во второй половине XX в. Эксперименты проводили в основном на однолетних цветочных и овощных культурах. Клональное микроразмножение древесных пород получило развитие с середины 1970-х гг. Преимущества этого метода очевидны. С его помощью за короткий срок можно вырастить достаточно большое количество однородного посадочного материала, при этом коэффициент размножения достигает 10^5 – 10^7 растений в год, что в несколько тысяч раз больше, чем при использовании традиционных способов вегетативного размножения [Бутенко, 1971, 1975; Катаева, Бутенко, 1983]. Стерилизация тканей, вводимых в культуру, обеспечивает оздоровление растительного материала. Метод *in vitro* дает возможность размножать растения, которые с трудом или совсем не размножаются вегетативно. В культуре тканей можно поддерживать

морфогенез круглый год, что особенно важно для древесных листопадных растений, имеющих в цикле своего развития период покоя. Этот метод позволяет сохранять растительный материал, создавая банк генов долгосрочного хранения растительного материала [Родин, Калашникова, 1995].

В основе метода клонального микроразмножения в культуре *in vitro* лежит реализация потенциальной способности соматических клеток высших растений дифференцироваться в целый организм (явление тотипотентности). Тотипотентная клетка содержит всю генетическую информацию, необходимую для роста и развития целого организма. Это означает, что изолированная меристематическая ткань (эксплант) под воздействием определенных гормонов в соответствующих условиях культивирования *in vitro* может давать начало бесчисленному множеству новых растений, идентичных донору. С помощью данного метода за довольно короткий срок можно вырастить достаточно большое количество однородного посадочного материала.

Важно, однако, иметь в виду, что далеко не каждый орган дерева или участок ткани может проявлять тотипотентность в культуре *in vitro*. В значительной степени это зависит от видовых и генотипических особенностей организма, а также от возраста и состояния отдельных его органов и тканей. Считается, что физиологический цикл развития растений не оказывает существенного влияния на индукцию каллусной культуры, тем не менее, у древесных растений инициация роста при активной деятельности камбия более эффективна [Huhtinen, Yahyaoglu, 1974 и др.].

В последние десятилетия XX в. появилось довольно много работ по разработке новых эффективных способов, с помощью которых можно ускоренно размножать хозяйственно ценные формы древесных растений, сохраняя их генетическую основу. Некоторые из них (табл. 40) посвящены размножению различных видов березы в культуре *in vitro* [Chalupa, 1981a, b; Srivastava, Steinhauer, 1985; Saito, Ide, 1985a, b; Simola, 1985a, b; Minocha et al., 1986; McCown, 1989; Meier-Dinkel, 1992; Welander, 1993 и др.]. Первые попытки в этом направлении были предприняты в 1955 г. во Франции (табл. 40): при введении в культуру камбиальных клеток березы повислой удалось получить каллус и корешки [Jacquiot, 1955]. Спустя почти двадцать лет, в 1974 г., в Германии первые растения березы повислой (раннецветущая форма), полученные *in vitro*, были высажены в почву [Huhtinen, Yahyaoglu, 1974; Huhtinen, 1976]. Начиная с конца 1970-х – начала 1990-х гг. (табл. 40), появились сообщения о положительных ре-

Обобщенные данные по изучению потенциальных способностей различных видов березы к морфогенезу в культуре тканей

<i>Betula</i> sp.	Возраст растения или стадия развития	Тип экспланта	Среда культивирования
1	2	3	4
<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.	7–10 дней	Листья и сегменты побегов	1) MS
<i>Betula platyphylla</i> Skatsch. var. <i>szechuanica</i> , (Schneid.) Rehd.	Молодой сеянец	Верхушки побегов, фрагменты узлов	3) GD 4) торф/перегной
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>szechuanica</i>		Культура побегов <i>in vitro</i>	Shepard (мод.)
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>szechuanica</i>	Сеянцы	Распускающиеся почки	3) WPM
<i>Betula platyphylla</i> Skatsch. var. <i>japonica</i> (Mig.) Hara	Взрослое дерево	Окоренный побег прошлого года	1) + 2) MS (мод.) 4) 1/2 MS (мод.)
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	Взрослое дерево	Черешки	1) + 3) IS (мод.) 4) MS (мод.)
	Взрослое дерево	Черешки и междоузлия побегов, полученных <i>in vitro</i>	2) IS мод. 3) IS мод. 4) не обозначена
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	7–10 дней	Верхушки побегов	2) MS
<i>Betula papyrifera</i>	Сеянцы	Узлы	3) MS 4) WPM или В ₅ , мод.
	Взрослое дерево	Верхушки побегов	2) + 3) WPM 4) торф/вермикулит

Регуляторы роста (в мг/л)	Тип развития	Результаты	Авторы
5	6	7	8
1) 0,1–2 мг/л НУК	Развитие каллуса	Каллус	Minocha [1981]
3) 0,9 мг/л БАП 4) без гормонов	Мультипликация побегов, образование корней <i>ex vitro</i>	Растения продолжили рост и развитие в почве	McCown, Amos [1979]
0,75 мг/л НУК 0,9 мг/л БАП	Выживание (более 2 недель) протопластов, деление клеток	Протопласты, несколько делений клеток	Smith, McCown [1982/83]
3) 0,45–1,8 мг/л БАП	Мультипликация побегов	Растения продолжили рост и развитие в почве	McCown [1989]
1) + 2) 0,8 или 1,2 мг/л БАП 4) 0,5 мг/л ИМК 0,2 или 0,02 мг/л НУК	Формирование каллуса, адвентивных побегов, образование корней	Растения <i>in vitro</i>	Saito, Ide [1985a]
2) + 3) 0,8 мг/л БАП 4) 0,02 мг/л НУК	Формирование адвентивных почек и мультипликация, удлинение побегов, образование корней	Растения <i>in vitro</i>	Saito, Ide [1985b]
2) 0,7 мг/л БАП 3) 0,18 мг/л ИУК 0,7 мг/л БАП 4) не обозначена	Формирование адвентивных почек, элонгация побегов, образование корней	Растения получены в культуре тканей	Sato et al. [1986]
2) –	Развитие побегов, спонтанное образование корней	Растения <i>in vitro</i>	Minocha [1981]
3) 1–5 мг/л БАП или Z 4) 0,2 мг/л ИМК	Формирование многочисленных побегов, образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Minocha et al. [1986]
2) 2,5 мг/л БАП 3) 1 мг/л БАП 4) без гормонов	Побегопролиферирующий каллус, дифференциация побегов, образование корней <i>ex vitro</i>	Растения продолжили рост и развитие в почве	Struve, Lineberger [1988]

Таблица 40 (продолжение)

1	2	3	4
<i>Betula davurica</i> Pall.		Верхушки побегов, аксиллярные почки	3) WPM 4) GD
<i>Betula schmidtii</i> Regel		Верхушки побегов, аксиллярные почки	3) WPM 4) GD
<i>Betula costata</i> Trautv.		Верхушки побегов, пазушные почки	3) BTM 4) GD
	3 года	Окоренные ветви	1) + 2) WPM 3) MS 4) MS или WPM
<i>Betula grossa</i> S. et Z.	12 лет	Зимние почки	2) IS 3) + 4) IS мод.
<i>Betula pendula</i> (= <i>B. verrucosa</i>)		Камбий	1) 1/2 Кноп
	Первый год цветения	Поперечный срез междоузлий	1) + 2) MS 4) 1/2 MS
	2–20-летние	Верхушки побегов, фрагменты растущих междоузлий	2) + 3) MS (мод.) 4) 1/2 MS
		Почки побегов	1) + 2) White (мод.) 2) MS (мод.)

5	6	7	8
3) 0,01 мг/л НУК 2 мг/л БАП 4) 0,5 мг/л ИМК	Многочисленное формирование побегов, образование корней	Растения получены в культуре тканей	Lee et al. [1986]
3) 2 мг/л БАП 4) 0,5 мг/л ИМК	Многочисленное формирование побегов, образование корней		Lee et al. [1986]
3) 2 мг/л БАП 4) 0,5 мг/л ИМК	Многочисленное формирование побегов, образование корней		Lee et al. [1986]
1) + 2) 1,2 мг/л БАП 3) 0,02 мг/л ИМК 1,2 мг/л БАП 4) 0,5 мг/л ИМК 0,02 мг/л НУК	Формирование каллуса, дифференциация и мультипликация побегов, образование корней	Растения получены в культуре тканей	Hong et al. [1986]
2) 0,4–1,2 мг/л БАП 0,5 мг/л ГА ₃ 3) + 4) пониженная концентрация ИМК, НУК или без гормонов	Развитие побегов из зимних почек, формирование аксиллярных побегов из узловых сегментов, образование корней	Растения получены в культуре тканей	Ide [1987]
1) 1 мг/л НУК	Формирование каллуса, дифференциация корней	Каллус, корни	Jacquot [1955]
1) + 2) 25 мг/л ИУК 0,5 мг/л К 4) 0,1 мг/л 2,4 D	Формирование каллуса, дифференциация побегов, образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Huhtinen, Yahyaoglu [1974], Huhtinen [1976]
2) + 3) 0,05 мг/л ИМК 0,2–1,0 мг/л БАП 4) 0,1 мг/л ИМК или НУК	Формирование адвентивных почек, побегов, образование корней	Растения высажены в почву	Chalupa [1981a; 1983, 1987]
1) + 2) 2 мг/л ИУК 2 мг/л БАП, 2 мг/л ГК ₃	Формирование каллуса, дифференциация почек на побегах	Растения высажены в почву	Srivastava, Steinhauer [1981a]
2) 2 мг/л ИУК 2 мг/л Z	Формирование побегов, спонтанное образование корней		Srivastava, Steinhauer [1981a]

Таблица 40 (продолжение)

1	2	3	4
<i>Betula pendula</i>		Сережки	1) + 2) White (мод.), DBM
	5 лет	Вегетативные почки	2) + 3) MS или WPM
<i>Betula pendula</i>		Листья и корни от растений, полученных <i>in vitro</i>	1) + 2) MS мод.
		Листья	1) MS 2) + 3) MS
	20-летние прививки, 2-летние сеянцы	Спящие почки и верхушки побегов после распускания	2) + 3) Chu 4) Chu (1/5 концентрации)
		Стебель, сегменты веток, почки	2) N ₆ 3) WPM
		Листья	
<i>Betula pendula</i>	23 года	Почки с обработанных колхицином ветвей	2) + 3) + 4) MS, мод.
<i>Betula pendula</i> cv. <i>Purpurea</i>	Цветущее дерево	Пыльники	1) MS 2) MS
	Небольшое дерево	Растущие листовые пластинки	1) Chu, мод. 2) Chu, мод. 4) Chu, мод.

5	6	7	8
1) + 2) 2 мг/л ИУК 5 мг/л К	Формирование каллуса, дифференциация побегов, спонтанное образование корней, ранние стадии эмбриогенеза	Растения высажены в почву	Srivastava, Steinhauer [1981b]
3) 0,05 ppm БАП и 0,2% сахаразы, или 2 ppm БАП и 2% сахаразы	Мультипликация и элонгация побегов	Растения высажены в грунт	Ryynänen, L. 1988
2) листья: 2 мг/л ИУК 5 мг/л Z	Дифференциация побегов из листовых сегментов, из каллуса корней, спонтанное образование корней	Растения высажены в почву	Srivastava et al. [1985]
1) + 2) корни: 0,5 мг/л НУК 5 мг/л 2-ip	Формирование каллуса, дифференциация побегов, пролиферация побегов	Побеги	Pirrie et al. [1986]
1) 2 мг/л НУК 0,5 мг/л БАП 2) + 3) 2мг/л БАП	Формирование аксиллярных и адвентивных побегов, мультипликация и образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Welander [1988]
2) 1 мг/л БАП 0,001 мг/л НУК	Формирование побегов, мультипликация, образование корней	Высажены в грунт	Welander [1993]
3) 0,5 мг/л БАП 0,001 мг/л НУК	Соматический эмбриогенез	Появление эмбриондов в каллусных культурах	Маковейчук [1996]
4) 0,1 мг/л НУК	Формирование адвентивных почек, развитие побегов, мультипликация и образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Särkilahti [1988]
2) 0,005 мг/л НУК 4,4 мг/л БАП	Формирование каллуса, дифференциация побегов	Каллус, побеги	Huhtinen [1978] Pelham, Mason [1978]
3) 0,005 мг/л НУК, 2,2 мг/л БАП	Субкультивированный каллус, дифференциация побегов, образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Simola [1985b]
2) + 3) 0,01 мг/л НУК 2 мг/л БАП			
4) 0,1 мг/л НУК			
1) 1–10 мг/л 2,4 D 0,1–1 мг/л К			
2) 1–5 мг/л НУК 0,1–1 мг/л БАП			
1) 2 или 5 мг/л 2,4 D 0,5 или 1 мг/л К			
2) 10 мг/л Z			
4) без гормонов			

Таблица 40 (продолжение)

1	2	3	4
<i>Betula pendula</i> f. <i>purpurea</i>	15 лет	Побеги с почками	1) Linsmaier, Skoog, 1965, мод. Chalupa, 1973
<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> Mercklin	26 лет и 54 года	Апикальные и аксиллярные почки	2) MS 3) MS ($1/2$ макро) 4) MS ($1/2$ макро)
<i>Betula pendula</i> f. <i>carelica</i> Sok.	15 лет	Побеги с почками	1) Linsmaier, Skoog, 1965, мод. Chalupa, 1973
<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> Mercklin	Взрослое дерево 30 лет	Межузловые стеблевые сегменты	1) MS 2) MS 3) + 4) Буле
	Взрослое дерево 20 лет	Верхушечные и пазушные почки	1) MS 2) + 3) MS ($1/2$ макро)
	Проростки гибридных семян		MS
	Прививки, 20 лет	Почки, листья, сегменты ауксибластов	MS
	Прививки взрослых деревьев	Почки	WPM
<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> Mercklin	25 лет	Вегетативные почки	3) WPM

5	6	7	8
2) 0,1 ppm кинетина, 0,9 ppm БАП, 0,005 ppm НУК 4) 0,5 ИМК	Формирование каллуса, дифференциация и мультипликация побегов (1 : 10 – через агаровую культуру; 1 : 20 – через культуру со встряхивающейся жидкостью), образование корней	Растения высажены в почву	Matschke et al. [1987a]
2) 0,2 мг/л НУК 10 мг/л БАП 3) 0,5 мг/л ИУК 0,5 мг/л БАП 4) без гормонов	Индукция почек, элонгация и мультипликация побегов, образование корней	Растения продолжили рост и развитие в почве	Ryynänen L., Ryynänen M. [1986]
2) 0,1 ppm кинетина, 0,9 ppm БАП, 0,005 ppm НУК 4) 0,5 ИМК	Формирование каллуса, дифференциация и мультипликация побегов (1 : 10 – через агаровую культуру; 1 : 20 – через культуру со встряхивающейся жидкостью), образование корней	Растения высажены в почву	Matschke et al. [1987a]
1) 0,5–3,0 мг/г 2,4 Д, 0,5 мг/л БАП 2) 1,0 мг/л БАП 0,1 мг/л НУК 3) без гормонов	Формирование каллуса и побегов, образование корней	Растения высажены в почву	Бутова и др. [1990]
1) 0,05 мг/л К 0,6–1,0 мг/л БАП 0,05–0,08 мг/л НУК 2) 0,3–0,5 мг/л БАП 0,3–0,5 мг/л ИУК	Развитие адвентивных побегов из каллуса, мультипликация, образование корней	Растения высажены в почву	Байбурина и др. [1992; 1998]
2) 0,6–1,0 мг/л БАП 3) 0,3–0,5 мг/л БАП 4) без гормонов	Формирование побегов, мультипликация, образование корней	Выращено более 4 тыс. растений	Ветчинникова и др. [1996]
2) 0,6–1,0 мг/л БАП 4) 0,5 ИМК	Формирование побегов		Ветчинникова, 1998
2) 0,5 мг/л БАП		Высажены в грунт	Hodnebrog [1998]
0,05 ppm БАП + 0,2% сахара или 2ppm БАП + 2% сахара	Мультипликация и элонгация побегов	Растения высажены в почву	Ryynänen L. [1988]

Таблица 40 (окончание)

1	2	3	4
<i>Betula pendula</i> var. <i>carelica</i> Mercklin			
Olli (триплоид)	55 лет	Веgetативные почки	3)WPM
<i>Betula pendula</i> f. <i>dalecarlica</i>	15 лет	Побеги с почками	1) Linsmaier, Skoog, 1965, мод. Chalupa, 1973
<i>Betula pendula</i> f. <i>dalecarlica</i>	18 лет		4) MS
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	2–24 месяцев	Узловые сегменты, верхушки побегов	3) MS (мод.) 4) MS (мод. с уменьшением азота)
<i>Betula pubescens</i>	10 лет	Веgetативные почки	3)WPM-2
Условия для: 1) – формирования каллуса; 2) – дифференциации почек и побегов; 3) – мультипликации побегов; 4) – образования корней <i>in vitro</i>			
Основная среда: MS – Murashige, Skoog, 1962; BTM – Broad-leaved Tree Medium – Chalupa, 1983; GD – Gresshoff, Doy, 1972; B ₅ – Gamborg et al., 1968; DBM – Defined Basal Medium – Srivastava, Steinhauer, 1981b; Chu – Chu et al., 1975; IS – Saito, Ide, 1985b; N ₆ – Chu et al., 1975; White – White, 1963; Shepard – Shepard, 1980; WPM – Woody Plant Medium, Lloyd, McCown, 1981; мод – модифицированная.			

зультатах, полученных при выращивании березы в культуре *in vitro* в США [McCown, Amos, 1979], Чехословакии [Chalupa, 1981a, b], Японии [Saito, Ide, 1985a, b], Финляндии [Simola 1985a, b; Ruynänen L., Ruynänen M., 1986], Болгарии [Илиев, 1988], Швеции [Welander, 1988, 1993]. Среди основных объектов исследований европейских ученых по клональному микроразмножению были береза повислая и береза пушистая [Chalupa, 1983, 1987; Илиев, 1988; Welander, 1993]. Американские исследователи [McCown, Amos, 1979] изучали плосколиственную березу – *Betula platyphylla* var. *szechuanica* [Schneid.] Rehd., японские [Saito, Ide, 1985a, b] – японскую *Betula platyphylla* Skatschev., var. *japonica* Hara. Проводились работы по клональному микроразмножению березы даур-

5	6	7	8
0,05 ppm БАПТ + 0,2% сахара 0,2% сахара	Мультипликация и элонгация побегов	Растения высажены в почву	Ruunänen [1988]
2) 0,1 ppm кинетина, 0,9 ppm БАП, 0,005 ppm НУК 4) 0,5 ИМК	Формирование каллуса, дифференциация и мультипликация побегов (1:10 – через агаровую культуру; 1 : 20 – через культуру со встряхивающейся жидкостью), образование корней	Растения высажены в почву	Matschke et al. [1987a]
4) 0,4–0,6 мг/л ИМК 0,1–0,3 мг/л НУК		Растения высажены в грунт	Байбурина [1998]
3) 0,2–1,0 мг/л БАП 4) 0,1 мг/л ИМК	Мультипликация побегов и образование корней	Растения высажены в почву	Chalupa [1981b; 1983; 1987]
2 ppm БАП и 2% сахара	Мультипликация и элонгация побегов	Растения высажены в почву	Ruunänen L. [1988]

Регуляторы роста: НУК – α -нафтил-уксусная кислота; ИУК – индолил-3-уксусная кислота; ИМК – индолил-3-масляная кислота; 2,4-Д-ди-хлорфенокси-уксусная кислота; БАП – 6-бензил-аминопурин; К – кинетин; Z – зеатин; 2-ip – 6-(диметиламинопурин); GA₃ – гибберелловая кислота A₃

ской (*Betula davurica* Pall), березы Шмидта (*Betula schmidtii* Regel) [Lee et al., 1986; Ide, Nishikawa, 1993] и ребристой березы (*Betula costata* Trautv.) [Minocha et al., 1986; Hong et al., 1986].

В 1990-е гг. интерес к размножению представителей рода Береза в культуре тканей не снижался [Meier-Dinkel, 1991, 1992; Jokinen, Tormala, 1991; Илиев, Цветкова, 1995], что свидетельствовало о перспективности их использования. Выбор объектов определялся не только наличием устойчивости к болезням и вредителям или высокой продуктивностью, но и декоративными особенностями (табл. 40). Так, в Финляндии [Huhtinen, 1978; Simola, 1985b] и Болгарии [Iliev et al., 1998] уделяли внимание размножению декоративнолистных берез, имеющих красную окрас-

ку (*Betula pendula* var. *Purpurea*), а также перисторассеченную форму листовой пластинки (далекарлийская береза *Betula palmata* Borkh.). Карельскую березу в исследования по культуре тканей впервые включили финские [Ruupänen L., Ruupänen M., 1986] и немецкие [Matschke et al., 1987a, b] ученые. Определенный интерес к ней проявили в Швеции [Wallin, Montalba, 1986] и Норвегии [Hodnebrog, 1996a]. Положительные результаты получены при размножении триплоидной формы карельской березы [Ruupänen L., Ruupänen M., 1986; Ruupänen L., 1988], получившей название "Olli" в честь своего первооткрывателя профессора Olli Henkinheimo [Mikkilä, 1992]. В 1997 г. более 100 таких клонированных растений было высажено в почву.

В России обычная береза повислая растет повсеместно, поэтому до сих пор не ставился вопрос о разработке технологии ее ускоренного возобновления. Более того, несмотря на быстрый рост и высокую устойчивость, ее, к сожалению, считают малоценным и сорным деревом. Карельская береза привлекала внимание ученых в Уфе [Байбурина и др., 1988; 1992; Байбурина, 1998], Воронеже [Бутова и др., 1990], Петрозаводске [Ветчинникова, 1993, 1998, 2004б] и Санкт-Петербурге [Савельев, 1992].

Установлено, что быстрое бесполое размножение жизнеспособных особей различных видов березы в культуре тканей [Meier-Dinkel, 1992; Jokinen, Törmälä, 1991] может происходить тремя путями:

- за счет образования побегов из ранее ингибированных пазушных почек (уже сформированных меристем);
- за счет формирования адвентивных побегов вследствие органогенеза непосредственно из ткани экспланта или из каллуса;
- благодаря образованию каллуса с дальнейшей регенерацией из него растений путем соматического эмбриогенеза.

В основе первых двух путей лежат процессы органогенеза. Так, активация пазушных меристем предполагает устранение апикального доминирования, в результате под влиянием цитокининов образуется пучок побегов 1-го порядка. Затем эти побеги легко отделяются друг от друга и могут дать начало побегам 2-го порядка и т.д. В аксиллярной культуре ткани постоянно находятся на стадии образования.

Адвентивные побеги могут возникать из культуры каллуса или непосредственно на экспланте, что основано на способности растений к регенерации утраченных частей и органов. Это возможно либо из меристематических клеток (в генетическом отношении побеги более стабильны), либо после редифференцировки обычных клеток. В адвентивной системе имеется обычно

продолжительная стадия каллусогенеза с несколькими субкультурами.

При соматическом эмбриогенезе индуцируются органы, каллус, либо суспензионная культура. Образование эмбрионов происходит не из зиготы, как при половом размножении, а из соматических клеток. Процесс соматического эмбриогенеза может происходить как с образованием каллуса, так и без него. Если эксплантом является зиготный эмбрион, преобладает без конца повторяющееся образование эмбрионов, в других случаях каллусообразование скорее всего будет необходимо. Главное преимущество соматического эмбриогенеза в том, что формируются побеги и корни одновременно. При органогенезе образование побегов и корней происходит изолированно и для их развития необходимы две различные питательные среды. Низкая частота получения соматических эмбрионов из тканей березы не позволяет пока использовать этот путь в производственных масштабах [Маковейчук, 1996].

Растения березы в настоящее время получены с использованием всех трех путей регенерации, однако, для массового размножения наиболее перспективными кажутся первые два пути индукции пазушных и адвентивных побегов. Преимущество технологии адвентивного размножения по сравнению с пазушным в значительном превышении уровня мультипликации. Вместе с тем при адвентивном побегообразовании наблюдается самоклональная изменчивость, так как удлинена стадия каллусообразования в течение фазы мультипликации [Chalupa, 1981a].

Анализ методов и результатов исследований по клонированию березы в культуре *in vitro* (см. табл. 40) показал, что у березы тотипотентными могут быть не только ювенильные ткани, но и взятые с взрослых растений. Однако взрослые березы, по мнению Веландер [Welander, 1993], не могут быть размножены *in vitro* без реювенилизации или обработки материнского растения или индукции придаточных побегов. В связи с этим при размножении определяющее значение имеет физиологическое состояние вводимых в культуру эксплантов.

Клональное микроразмножение березы посредством пазушного побегообразования (см. табл. 40) получено из семян и молодых деревьев при использовании верхушки побегов, верхушечных и боковых почек, а также узловых сегментов [McCown, Amos, 1979; Lee et al., 1986; Welander, 1988]. Регенерация из каллусных тканей растений-регенерантов березы получена при введении в культуру *in vitro* корней и листьев [Srivastava et al., 1985], камбиальной ткани ауксибластов [Huhtinen, Yahuoglu, 1974]; узлов [Perez, Postigo, 1989]; укороченного побега прошлого года

[Hong et al., 1986] и др. [Huhtinen, 1978]. Формирование придаточных (адвентивных) почек непосредственно на экспланте удалось получить японским ученым [Saito, Ide, 1985a].

Инициация морфогенеза тканей взрослого древесного растения в культуре *in vitro* обычно включает формирование адвентивных почек с образованием каллуса. При введении в культуру вегетативных почек *in vitro* побеги развиваются из сформированных заранее органов. По данным Веландер с соавт. [Welande, 1988; Jansson, Welande, 1990] из основания побега или фрагмента листа при контакте со средой, пазушные побеги появляются в течение 5–10 недель, затем экспланты постепенно некротизируются. Имеется только одна публикация о действительном формировании пазушных побегов из начального экспланта взрослой японской вишневой березы [Ide, 1987], в которой для развития побегов добавляли гибберелловую кислоту.

Исследованиями многих авторов (см. табл. 40) показано, что индукция пазушных побегов может происходить при довольно низких концентрациях цитокининов и ауксинов, тогда как для развития адвентивных почек из каллуса требуются их более высокие концентрации. Вместе с тем, использование низких концентраций ростовых веществ препятствует каллусообразованию или значительно снижает скорость его формирования, что является положительным моментом, так как при этом почти исключается появление хромосомных нарушений и аберраций в каллусной ткани исходного генотипа.

В небольшом объеме каллусной ткани содержится до миллиона клеток, каждая из которых потенциально может развиваться в растение, поэтому этот путь считается перспективным с точки зрения коэффициента размножения. Однако при прохождении клетками стадии дедифференциации в условиях *in vitro* существует вероятность полиплоидизации и анеуплоидизации числа хромосом, что увеличивает риск получения потомства с уклоняющимися формами (самоклональная изменчивость). Так, Боллестер и Витез [Ballester, Vietez, 1987] обнаружили при размножении березы повислой около 6% регенерированных растений с аномалиями. Методом индуцированного морфогенеза из каллусных культур генеративного и соматического происхождения Г.М. Табачкая и Г.Л. Бутова [1988] получили регенеранты тополя, при этом в морфоструктурах соматического происхождения отмечено наличие триплоидных и полиплоидных клеток (более 70%), а в каллусах генеративного происхождения наблюдалась значительная анеуплоидия. Среди 3000 растений-регенерантов, полученных от 200 генотипов, американские исследователи, наоборот, не обна-

ружили растений с какими-либо заметными отклонениями [McCown D., McCown B., 1987]. В Финляндии при коммерческом выращивании березы с использованием культуры *in vitro* обнаружен только один аберрантный фенотип [Jokinen et al., 1989].

Согласно литературным данным (см. табл. 40) клональное микроразмножение березы, в том числе карельской березы, на первом этапе проходит большей частью через формирование каллусной культуры. Учитывая генетическую нестабильность “зрелого” каллуса карельской березы, Матчке с соавт. [Matschke et al., 1987b] индуцировали побеги только из свежепоявившегося каллуса, и в результате через агар-агаровую культуру получили коэффициент размножения растений равный 10, а через культуру со встряхивающейся жидкостью – 1 : 20. Полученные растения-регенеранты росли быстрее и сразу ортотропно в противоположность черенкам и прививкам, у которых вертикальный рост начинается не раньше следующего года. Авторы показали также, что при размножении в культуре *in vitro* потомство карельской березы сохраняет узорчатую текстуру древесины.

Время, необходимое для морфогенеза и восстановления целого организма растений березы в культуре *in vitro*, зависит от типа экспланта [Srivastava et al., 1985], возраста материнского дерева [McCown, Amos, 1979; Saito, Ide, 1985a), видовых [Jansson, Welander, 1990] и даже индивидуальных особенностей [Welander, 1993]. В среднем, индукция почек наблюдается в течение 4–10 недель. Обычно пазушные почки формируются на первичных эксплантах, однако мультипликация побегов может быть получена также из пазушных почек при использовании верхушки побегов или их узловых сегментов. По данным Сривастава с соавт. [Srivastava et al., 1985] и Веландер [Welander, 1988], из верхушки однолетнего удлиненного побега (ауксисбласта) в культуре *in vitro* можно получить от 3 до 8 пазушных побегов.

Процент корнеобразования *in vitro* размноженных побегов достаточно высокий и составляет 80–100%. По данным ряда авторов [Chalupa, 1981a; Ryynänen L., Ryynänen M., 1986; Welander, 1988; Perez, Postigo, 1989; Jansson, Welander, 1990], ризогенез усиливается при понижении концентрации солей в среде и добавлении ауксина (0,02–0,5 мг/л). Образование корней на среде наблюдается обычно на 7–10-й день. Имеются сведения, что образовавшиеся побеги могут укореняться непосредственно *in vivo* [McCown D., McCown B., 1987] без размещения их на культуральной среде *in vitro*. Перенос растений-регенерантов (или растений, полученных из изолированной культуры тканей) в грунт также является достаточно ответственным, особенно при клональном

микроразмножении тканей многолетних древесных растений. Взрослые березы, по мнению Веландер [Welandер, 1993], не могут быть размножены *in vitro* без реювенилизации материнского растения или индукции придаточных побегов.

Целью нашей работы явилось исследование реализации тотипотентности отдельных органов и тканей гибридов и клонов березы в культуре *in vitro*. Изучая потенциальные способности отдельных органов и тканей к морфогенезу и регенерации их в культуре *in vitro*, мы предполагали отработку всех этапов клонального микроразмножения от введения исходных тканей (эксплантов) в культуру до массового получения посадочного материала карельской березы.

Процесс клонального микроразмножения в культуре *in vitro* состоит из ряда последовательных этапов [Катаева, Бутенко, 1983; Байбурина, 1998; Ветчинникова, 1998], каждый из которых имеет свои особенности. Первый этап включает отбор эксплантов и введение их в культуру. Определяющее значение здесь имеет получение культуры, свободной от инфекций и выживание экспланта на питательной среде. Следующим этапом является собственно размножение (мультипликация) или увеличение числа побегов *de novo*. Здесь важную роль играют сортовые и видовые особенности размножаемого растения, физиологическое состояние экспланта, его происхождение, состав питательной среды, физические условия культивирования. Способность растений к размножению, как известно, генетически обусловлена, отсюда и неоднородность их поведения в культуре изолированных тканей и органов: они проявляют различную степень тотипотентности. Важный этап процесса микроразмножения – это индукция корней. Последний этап – укоренение *ex vitro* или адаптация полученных растений к нестерильным условиям. На этом этапе важно определить условия выращивания, а также оптимальную фазу развития растений, при которой их потери будут минимальными. Полученные *in vitro* растения-регенеранты высаживаются сначала в почву в теплицу, а затем – в открытый грунт.

8.2. Изучение влияния стерилизации на инфицированность эксплантов и способность их к морфогенезу

Известно, что среди всех растений древесные породы – самые трудные и сложные объекты для культуры *in vitro*, так как все типы тканей и органов у них сильно заражены микроорганизмами, что значительно затрудняет обеспечение асептики эксплантов [Бутова, 1987]. Поэтому при введении *in vitro* культуральные экспланты должны быть поверхностно стерилизованы различными дезинфицирующими растворами. Однако следует иметь в виду, что живые и особенно нежные растущие ткани очень чувствительны к воздействию стерилизующих веществ, поэтому качество антисептика, его концентрация и время воздействия подбираются индивидуально для каждого конкретного типа ткани с учетом, чтобы дезинфицирующий раствор смог уничтожить инфицирующиеся агенты, не повреждая при этом морфогенетическую потенцию растительной ткани.

Согласно литературным данным, для стерилизации побегов (длиной 2–3 см) березы повислой можно использовать 0,1% раствор хлорида ртути (10–15 мин) с трехкратным ополаскиванием стерильной дистиллированной водой [Chalupa, 1981a]; побеги можно также протереть спиртом (96%), а затем выдержать 45 мин в 3% растворе хлорамина и трижды промыть стерильной водой [Бутова и др., 1990]. Используя черешки листовых пластинок плосколистной японской березы в качестве экспланта, Сайто и Иде [Saito, Ide, 1985a] рекомендовали погрузить их на 3 мин в 70% спирт (с магнитной мешалкой), после чего на 15 мин перенести в 3% раствор перекиси водорода. Верхушки побегов и фрагменты стеблевых узлов американской плосколистной березы можно стерилизовать в 10% гипохлорите натрия с добавлением 0,05% Твин [McCown, Amos, 1979]. По данным Р.К. Байбуриной с соавт. [1992], молодые, неодревесневшие побеги карельской березы хорошо освобождаются от инфекции, если их сначала поместить на 1 мин в 70% этанол, а затем на 3 мин – в диацид. О.А. Савельев [1992] для вегетативных зимующих почек рекомендует обработку диацидом (6 мин), или раствором сулемы (0,1%, 12–13 мин), или 70% этанолом (3 сек) с последующим помещением в 15% гипохлорит кальция (15 мин). Зеленые побеги он обрабатывал рубероном (0,035%, 0,05%) в течение 1 мин. Для листьев березы повислой Симола [Simola, 1985b] использовала стерилизацию 70% этанолом (в течение 1 мин) и 3% гипохлори-

том натрия (2 мин). Имеются сведения о достаточном антисептическом эффекте 70% этанола при погружении в него почек и кусочков стебля карельской березы на 1 мин [Ruunänen M., Ruunänen L., 1986] или междоузлий однолетних растений березы повислой на 3–5 мин [Huhtinen, 1976].

Разнообразие используемых антисептиков определило необходимость осуществления дополнительной методической обработки способа стерилизации конкретного растительного материала, вводимого в культуру тканей. В связи с этим мы провели многократное введение эксплантов березы, используя различные дезинфицирующие растворы, выбирая наиболее эффективные и наименее токсичные из них. Всего было апробировано 25 вариантов стерилизации. Основные из них: 0,1% раствор диацида (стерилизация в течение 3–5 мин); 3% перекись водорода (15 мин); 10% перекись водорода (от 15 до 45 мин); 33% перекись водорода (35 мин); 3% и 10% хлорамин (45 мин); 5% раствор хлорной извести (гипохлорит натрия) (от 6 до 10 мин); 70% этанол (от 1 до 5 мин); дезинфицирующие средства “Белизна” (10 мин) и “Перокс” (8–10 мин). После обработки дезинфицирующими растворами эксплант промывали три–четыре раза автоклавированной дистиллированной водой. Эффективность дезинфицирующих средств проверяли путем визуального наблюдения до субкультивирования.

Наиболее эффективными стерилизаторами из опробованных оказались 0,1% раствор диацида (при экспозиции – 5 мин) и хлорная известь (6 мин). Но, в дальнейшем, время стерилизации растительного материала (в варианте – вегетативные почки со снятием почечных чешуй) в 5% растворе хлорной извести мы снизили ввиду сильной ее токсичности, которая проявлялась в резком снижении каллусогенеза меристематических тканей. Хорошие результаты получены при выдерживании побегов в “Пероксе”. Исключительно низкой оказалась эффективность хлорамина (10% раствор, 10 мин). Зараженность в этом случае составила 80%. Увеличение времени стерилизации до 45 мин повысило эффективность его использования.

Следовательно, несмотря на указанные недостатки, из испытанных стерилизующих веществ наиболее эффективны водные растворы диацида, хлорной извести и этанола при следующих режимах обработки эксплантов березы: 0,1% раствор диацида в течение 3 мин (кроме открытых меристематических тканей), 5% раствор хлорной извести – 3 мин, 70% раствор этанола – от 1 до 3 мин в зависимости от типа экспланта.

8.3. Исследование морфогенетических потенциалов различных органов и тканей березы в культуре *in vitro*

Анализируя и обобщая отечественный и зарубежный опыт клонального микроразмножения березы, с самого начала мы вели исследования в двух направлениях: индукция морфогенеза из вегетативных тканей и по типу “клонирование семян”. По мнению многих ученых, метод, получивший название “клонирование семян”, является очень эффективным для быстрого увеличения числа ценных гибридов, полученных при контролируемом опылении селекционных форм. Особое значение он приобретает при размножении декоративных форм древесных растений.

Исследование индукционных процессов вегетативных почек, занимающих различное положение на оси побега, показало, что апикальные и латеральные покоящиеся почки обладали примерно равной способностью к морфогенезу.

Лист сохранял морфогенетическую способность в течение очень короткого периода, совпадающего с фазой его роста. На рост каллуса не влияло, из какой части листа (верхней, средней или основания) взята ткань для экспланта. Но расположение фрагмента на среде (какой стороной – верхней или нижней – он соприкасался с поверхностью среды) имело существенное значение для каллусообразования. В том случае, когда фрагмент листа лежал нижней стороной на среде, наблюдался интенсивный рост каллуса, при обратном положении отмечен полный или частичный (реже) некроз листа и отсутствие каллуса.

Наиболее активно процессы морфогенеза проходили в варианте, где эксплантом служила вегетативная почка, взятая с фрагментом стебля. В этом случае практически не наблюдалось выделения фенольных соединений, среда не изменяла цвета и соответственно состава. Достаточно активно функционировала проводящая система, о чем свидетельствовал рост зародышевых листочков и удлинение апикальной меристемы (см. вклейку, рис. 63, А). Выращивание культур на свету и в темноте показало несколько большую активность каллусообразования на свету. В случае использования почек далекарлийской березы жизнеспособные экспланты довольно быстро развивали короткие побеги с несколькими листьями (рис. 63, Б), которые позднее удалось укоренить. Коэффициент размножения оказался невысоким, но сам факт

возможности воспроизводства целого растения из изолированной ткани очевиден.

При введении в культуру изолированных тканей коры, листовой пластинки, стебля, апикальной меристемы почек карельской березы по истечении трех–четырёх недель первоначально происходило образование каллуса. Рост каллуса наблюдался, в первую очередь, в том месте, где было нанесено повреждение (место среза). По внешним признакам выделяли три типа каллусных формирований: хорошо растущие желтого и равномерно зеленого цвета и растущие несколько хуже с плотными темно-зелеными участками. Визуальные наблюдения показали, что морфогенным является не быстрорастущий каллус, а, наоборот, с замедленным ростом, но отличающийся темно-зелеными плотными участками, которые позже дают начало побегам. В условиях дифференциации и мультипликации побегов иногда происходило спонтанное корнеобразование, но чаще эти корни бывают недостаточно развитыми или “ложными”.

Морфогенетическая активность вегетативных почек определялась преимущественно физиологическим состоянием маточного растения и самой почки. Введение растительного материала в культуру в различные сроки в течение года показало заметное возрастание ростовой активности меристемы эксплантов в весенний период, что свидетельствует о влиянии физиологического состояния деревьев на тотипотентность их в культуре *in vitro*. В летние месяцы, в период активного формирования и роста, почки обладали высокой потенцией к каллусообразованию и наименьшей инфицированностью экспланта. Другой тип реакции наблюдался при переходе от периода вегетации к глубокому покою. Почки, собранные в конце октября, внешне (по величине, окраске и развитию) не отличались от зимних, тем не менее, под воздействием ростовых веществ у них происходило незначительное разворачивание листовой пластинки и опадение прилистников. Признаков морфогенеза не наблюдалось, каллусообразование было слабым. Через четыре недели почка прекращала развитие и некротизировалась. При введении вегетативных почек в культуру в зимний период, например, в январе, у части из них в течение первых двух недель индуцировался рост, они фотосинтезировали и увеличивались в размерах, другие оставались в исходном состоянии и постепенно погибали.

Результаты исследований показали, что, как правило, в течение первых двух недель после введения в культуру все экспланты вегетативного происхождения находятся в хорошем состоянии. Угнетение в этот период наблюдалось крайне редко и не превы-

шало 12% от общего числа эксплантов. Напротив, заражение растительного материала было достаточно типичным и доходило до 60%. Образование и рост микропобегов отмечали со второй недели. У различных клонов высота побегов существенно отличалась.

Изучение потенциальной способности различных тканей и органов карельской березы к морфогенезу и регенерации в культуре *in vitro* показало, что наибольшая меристематическая активность и высокая степень побегообразования присущи меристематическим тканям проростков. Причем в этом случае формирование побегов происходило с пониженной активностью образования каллуса, что весьма существенно, так как в литературе неоднократно указывалось о возможных отрицательных последствиях точковых мутаций, довольно часто сопровождающих процесс каллусообразования [Ballester, Vieitez, 1987; Matschke et al., 1987; Табацкая, Бутова, 1988]. Поэтому для выяснения возможности клонального микроразмножения березы и получения жизнеспособных растений-регенерантов дальнейшие этапы клонального микроразмножения мы отрабатывали, используя в качестве экспланта, в первую очередь, гибридные семена карельской березы, полученные в результате контролируемого опыления особей, отличающихся ярко выраженными косвенными признаками наличия узорчатой текстуры в древесине. При этом учитывали результаты длительного испытания гибридов первого поколения (F_1), которые показали, что наибольшее число потомков с узорчатой древесиной (80–90%) появляется при скрещивании селекционных форм карельской березы [Sarvas, 1966; Ермаков, 1979].

Схематично процесс размножения березы в культуре тканей [Ветчинникова, 1998] можно изложить следующим образом (рис. 64): вначале из одного гибридного семени (стерильно) мы получаем проросток. Затем разрезаем (черенкуем) его на несколько частей (фрагментов) и размещаем их на поверхности твердой питательной среды для побегообразования (рис. 64, I). Через две–три недели при соответствующей температуре, освещении и других условиях на каждом отдельном фрагменте *in vitro* образуются побеги в виде пучков, состоящих из 10–20 стебельков с листьями (см. вклейку, рис. 65). Происходит процесс мультипликации или многократного увеличения числа побегов (рис. 64, II). Проводимые нами эксперименты показали, что меристема проростков в культуре тканей проявляет активный морфогенез, при этом образуется достаточно большое число вновь сформированных побегов. Максимально на отдельном фрагменте исходного материала удалось получить пучок из 26 новых побегов за

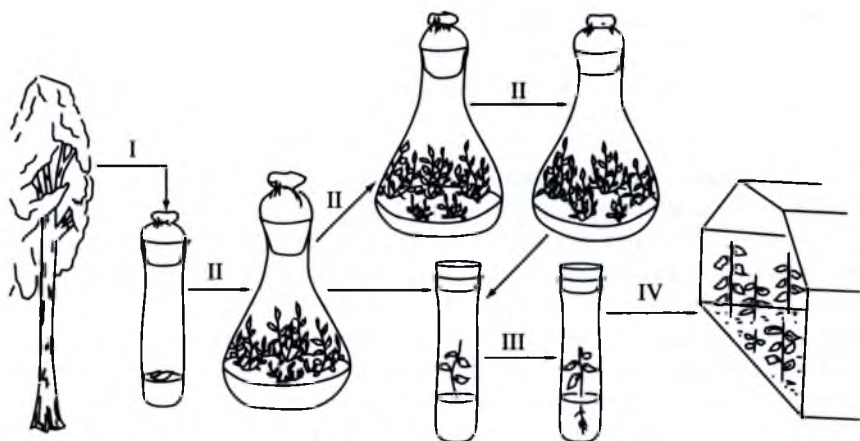


Рис. 64. Схема клонального микроразмножения березы

I – отбор эксплантов и введение в культуру, II – собственно размножение (мультипликация побегов), III – корнеобразование (ризогенез), IV – адаптация к нестерильным условиям среды

один пассаж (т.е. за 28–30 суток), которые хорошо развивались, и в дальнейшем каждый из них дал полноценное растение. На используемой питательной среде одновременно с мультипликацией побегов происходит их элонгация, т.е. удлинение.

Спустя 4–4,5 недели после введения экспланта в культуру, черенкование повторяли (рис. 64, II) и вновь на каждом фрагменте мерисистемы образуется пучок, состоящий из десятка и более новых побегов. Этот процесс продолжается многократно и может поддерживаться не один год и зависит от потребности в объеме посадочного материала. На этом основании теоретически возможно подсчитать средний коэффициент размножения каждого клона, т.е. его потенциальную продуктивность за определенный период. Так, если средний коэффициент мультипликации клона составляет 7–8 побегов, а с каждого побега в среднем получают три–четыре сегмента, то за один год (11 субкультур) из одного гибридного семени, начиная с проростка, *in vitro* можно получить более 5 млн растений-регенерантов.

8.4. Влияние состава культуральной среды на процессы элонгации и мультипликации побегов

Эффективность клонального микроразмножения в значительной степени определяется правильным подбором питательной среды. Химический состав и физические свойства ее должны соответствовать требованиям, которые выполняет среда на каждом этапе микроразмножения [Катаева, Бутенко, 1983]. Питательная среда, необходимая для оптимального роста ткани *in vitro*, значительно меняется в зависимости от их биологических особенностей. Например, из пяти плюсовых деревьев карельской березы, по данным Л. Рююнянен и М. Рююнянен [Ruunänen L., Ruunänen M., 1986], в одном клоне [Е-8999] из введенных эксплантов получено 44% растений (9% инфицировано, 47% не проявили способности к морфогенезу и регенерации). В клоне Е-9141 из 57 фрагментов ткани выращено одно растение. У трех клонов [Е-8469, Е-9000 и Е-1092] морфогенез отсутствовал. В различных экспериментах с девятью гибридами, полученными от скрещивания плосколистной березы с березой повислой, Мейер-Динкел [Meier-Dinkel, 1991] получил только 8% эксплантов от шести генотипов, которые дали увеличение пролиферации культуры побегов. Это свидетельствует об отсутствии универсальной технологии размножения древесных растений в культуре тканей. К настоящему времени далеко не для всех генотипов разработаны условия, индуцирующие процессы морфо- и органогенеза. На практике требуется индивидуальный подбор среды, оптимизация которого возможна только при постановке экспериментов.

Наибольшие успехи в разработке технологии клонального микроразмножения карельской березы, на наш взгляд, достигнуты учеными Финляндии, поскольку им удалось получить пазушные побеги из вегетативных тканей, исключая активные процессы каллусообразования. Для введения в культуру Л. Рююнянен и М. Рююнянен [Ruunänen L., Ruunänen M., 1986] использовали апикальные и пазушные почки. После стерилизации сегменты стебля (2–5 мм) с обнаженной точкой роста переносили на питательную среду. Для инициации роста авторы исследовали различные варианты двух культуральных сред: I – древесная среда, содержащая макросоли по “N₇” [Chu et al., 1975], микросоли и витамины по [Murashige, Skoog, 1962]; II – среда – по [Murashige, Skoog, 1962]. Полученные результаты свидетельствуют, что из числа ис-

питанных культуральных сред наилучший рост побегов инициировался на среде № 1В (Мурасиге-Скуга), при этом каллусообразование не наблюдалось. Позднее в такой же питательной среде Г.П. Бутова с соавт. [1990] наблюдали индукцию каллуса. Вероятно, это связано с генетическими особенностями растений, участвующими в размножении. Использование подобной питательной среды в наших экспериментах не вызывало активного каллусообразования вегетативных тканей карельской березы, однако была отмечена довольно низкая индукция новых побегов. При введении в культуру меристематических тканей почек карельской березы происходило достаточно активное функционирование проводящей системы, о чем свидетельствовал рост зародышевых листочков и удлинение апикальной меристемы. Спустя 10–12 недель (после введения в культуру), к сожалению, побеги прекращали рост и желтели. Возможно, это связано с недостатком в питательной среде ионов кальция или железа [Salonen, 1994, неопубликованные данные]. Некроз побегов из-за дефицита кальция наблюдали также Ша с соавт. [Sha et al., 1985] при культивировании картофеля. Отсутствие элонгации и пожелтение листьев у липы в культуре *in vitro*, по мнению Симола [Simola, 1996, устное сообщение], можно предупредить также изменением концентрации железа. Исследования в этом направлении нами продолжаются.

При обработке процесса клонального микроразмножения березы из всех испытанных вариантов питательной среды мы остановились на том, который обладал следующими качествами: побеги образовались при слабом каллусообразовании или без него; процесс имел достаточно высокий коэффициент размножения.

В составе питательной среды обязательно присутствие минеральных веществ, которые необходимы для роста и развития растений. Обязательными компонентами для роста растений являются: азот, фосфор, сера, кальций, калий, магний, железо, марганец, медь, цинк, бор и молибден. Из них первые шесть требуются в сравнительно большом количестве и поэтому называются макроэлементами, остальные – в меньшем – микроэлементы. Большинство растительных клеток способны синтезировать важнейшие витамины, но, очевидно, в недостаточных количествах, поэтому их необходимо добавлять в среду. Важную роль для роста и развития культуры тканей играют витамины группы В и инозит.

Установлено, что изолированные фрагменты тканей, даже содержащие хлорофилл, не являются автотрофами. Им необходимо углеродное питание. Экспериментально доказано, что для

большинства растений лучшим источником углерода является сахароза в концентрации от 2 до 5%. При длительном выращивании, если используется водная среда, ткань, погруженная в жидкость, может погибнуть от недостатка кислорода. Во избежание этого в питательную среду добавляли агар, который желируется в воде и поддерживает ткань на поверхности. Кислотность среды устанавливали равной 5,8 для того, чтобы агар внести в среду в форме геля.

В качестве индукторов морфо- и ризогенеза испытывали цитокинины (в форме синтетического аналога 6-бензил-аминопурин (БАП) в концентрации 0,5–0,9 мг/л, кинетин (К) – 0,1 мг/л) и ауксины (β -индолил-3-уксусную кислоту (ИУК) – 0,05 мг/л; α -нафтилуксусную кислоту (НУК) – 0,07 мг/л; индолилмасляную кислоту (ИМК) – 0,07 мг/л) в разных комбинациях и количественных соотношениях [Ветчинникова и др., 1996].

При изучении влияния состава питательной среды на процессы мультпликации и элонгации побегов березы использовали экспланты как семенного, так и вегетативного происхождения. Основой служила стандартная среда MS [Murashige, Skoog, 1962]. На стандартной среде MS наблюдалось образование до 10 побегов и более *de novo* с приростом от 4 до 5 см и числом листьев до 8–9 шт. на побег.

Исследованные питательные среды отличались концентрацией БАП, сахарозы или инозита. При постановке экспериментов мы учитывали, что уровень мультпликации может увеличиваться с возрастанием концентрации цитокининов. Однако превышение оптимальных значений концентрации влечет за собой обратное действие, затормаживая не только процесс мультпликации, но и роста побегов.

Увеличение содержания (среда № 17–1) БАП в три раза (1,6 мл/л против 0,5 мл/л) не только не оказало существенного влияния на образование побегов (в среднем, 1–2 шт.), но и уменьшило число формирующихся у них листьев (не более четырех на побег). При этом средняя высота растущих побегов была довольно высокой – более 2,2 см. В этом варианте отмечено слабо заметное каллусообразование, процент угнетенных растений составил 15%.

При увеличении содержания БАП (среда № 17–2) до 4 мл/л (против 0,5 мл/л в стандартной среде), средняя высота побегов и число настоящих листьев (1,9 см и 5–6 шт. на побег соответственно) оставались достаточно высокими, однако, в этом случае отмечено повышение процента угнетенных растений (45,8%) с последующей их гибелью.

Изучение морфогенеза у эксплантов, показало, что наименьшее их угнетение (2%) наблюдалось на среде (№ 123), имеющей повышенное содержание сахарозы (30 г/л против стандартной, содержащей 20 г/л). На этой среде отмечено и некоторое усиление роста побегов в высоту (в среднем, до 2,1 см) и числа формирующихся листьев (до 6–8 на побег). Вместе с тем увеличение концентрации сахарозы не повлияло на число образующихся побегов (в среднем, около 1–2 шт.).

На питательной среде (№ 18), которая отличалась от стандартной схемы (MS) отсутствием инозита, растения формировали также один–два побега с четырьмя настоящими листьями, средняя высота составила 1,8 см, максимальная высота – 4,2 см (табл. 41). У некоторых растений наблюдалось подсыхание листьев. Вместе с тем, у растений, полученных от скрещивания карельской березы, дерево 22 с карельской березой, дерево 27 (клоны 274, 276), на данной среде отмечены лучшие показатели по росту и развитию: прирост – до 2,5 см, настоящих листьев – от 4 до 5, побегов – до 4 (табл. 42). Вместе с тем, образовался незначительный каллус светло-зеленого цвета.

Следовательно, показатели роста и развития полученных побегов зависят не только от состава питательной среды, но в значительной степени и от происхождения клонов (табл. 42). Так, максимальное образование (до 22 штук) побегов из одного сегмента за один пассаж (41 день развития на среде) отмечено у клона 118 в четвертом пассаже, а у клона 276 – в седьмом. У клона 118 высота побегов достигла 5 см, образовалось восемь настоящих листьев на побег, у клона 276 – соответственно 2 см и пять листьев.

В культуре *in vitro* обычно проводится круглогодичное выращивание растительного материала. Согласно нашим данным, возможности по реализации тотипотентности тканей в течение календарного года варьируют. Так, в весенне-летние месяцы (март–август) наблюдается усиленный рост и мультипликация побегов, в то время как в осенне-зимний период (сентябрь–февраль) прирост замедляется, образующиеся листья и побеги становятся более мелкими.

Следовательно, годичный ритм развития растений в культуре тканей соответствует фазам их развития в природе: активный морфогенез в весенний период и в течение вегетации, в дальнейшем, к осени, замедление процессов роста и развития. Периода покоя, однако, замечено не было. Рост и побегообразование продолжались даже при пониженной температуре воздуха (+4 °C) и отсутствии света, когда растительный материал был

Таблица 41

Влияние состава питательной среды на состояние и морфогенез побегов

№ среды	№ пассажи	Прирост, см		Число, шт.		% угнетенных растений
		средний	максимальный	листьев	побегов	
17-1*	1	2,2±0,5	4	4	1-2	15
17-2	1-2	1,9±0,9	5	5-6	1-2	45,8
18	1-2	1,8±0,1	4,2	4	1-2	10
123	1-2	2,1±0,6	3	6-8	1-2	2

* Состав среды см. в тексте

Таблица 42

Рост и развитие растений карельской березы, полученной *in vitro* в зависимости от происхождения клона

Характеристика клона	№ клона	Прирост, см	Число, шт.	
			листьев	побегов
Весенне-летний период				
Кар. б. 51, свободное опыление	115	1,3±0,1	4-5	4-5
Кар. б. 22, свободное опыление	271	1,9±0,2	5-6	3-4
Дал. б., кар. свободное опыление	272	1,5±0,2	3-4	3-4
Кар. б. 22 × кар. б. 27	274	2,6±0,2	5-6	3-4
Кар. б. из Финляндии	275	1,7±0,2	3-4	2-3
Кар. б. 22 × кар. б. 27	276	2,3±0,2	5-6	5-6

Осенне-зимний период

Кар. б. 51, свободное опыление	115	1,2±0,2	4-5	3-4
Дал. б. свободное опыление	272	1,4±0,2	3-4	2-3

Примечание. Кар. б.- карельская береза, Дал. б. – далекарлийская береза

размещен в холодильной камере с целью их “консервации”. При этом наблюдалось удлинение побегов и образование листового аппарата, хотя и более мелких размеров; иногда отмечалось подсыхание верхушки побегов. При сроке консервации в 365–375 дней у 5–20% растений отмечено угнетение побегов. Вместе с тем, у части клонов, после консервации отмечено активное побегообразование (от 1 до 8 побегов *de novo*) с приростом от 1,8

до 3 см и формирование настоящих листьев от 4 до 6 на побег. У отдельных клонов отмечено развитие до 20 побегов *de novo* и более из одного сегмента с максимальной высотой до 3,7 см, образованием настоящих листьев до 7 штук на побег и корней длиной около 1,5 см, растущих на среде в течение 335 дней и более. Морфологические характеристики побегов на стадии мультипликации определяются главным образом генотипом растений. Это означает, что уровень мультипликации, размеры листовой пластинки, высота побегов являются достаточно стабильными и почти не изменяются от одной субкультуры к другой, даже спустя один–два года и более.

8.5. Индукция корней (ризогенез)

Получая при размножении в культуре тканей значительное число побегов, обычно мы выбираем среди них наибольшие по размеру, которые достигают в высоту 1,5–2,5 см и имеют хорошо развитые листовые пластинки. Затем их отделяем и помещаем на специальную питательную среду для корнеобразования (см. рис. 64, III), основанную на среде MS с отсутствием ростовых веществ. Остальные побеги субкультивируем для дальнейшего размножения. Следует отметить, что хотя корнеобразование у березы *in vitro* нам не показалось проблематичным, информация об уровне ризогенеза клонов невелика [Meier-Dinkel, 1991]. Результаты свидетельствуют о том, что число предыдущих пассажей не оказывает существенного влияния на развитие корней у побегов. Например, у клона 271 (карельская береза 22, свободное опыление), по нашим данным, после шестого пассажа корнеобразование отмечено у 92,1% побегов; у клона 276 (карельская береза 22 × карельская береза 27) образование корней у 100% побегов наблюдалось даже после пятого субкультивирования; 93,3% растений клона 275 (карельская береза финского происхождения, свободное опыление) отмечено образование корней после восьмого пассажа (рис. 66). Формирование корней происходит обычно в течение 10–14 дней (см. вклейку, рис. 67) и составляет от 83 до 98%. Эксперименты показали, что ризогенез побегов у березы *in vitro* не зависит от генотипа. По всей вероятности, высокий процент корнеобразования свидетельствует о процессе “омоложения” тканей, растущих в культуре *in vitro*.

Через три–четыре недели после корнеобразования агар смыывается водой, полученные растения-регенеранты, имеющие сте-

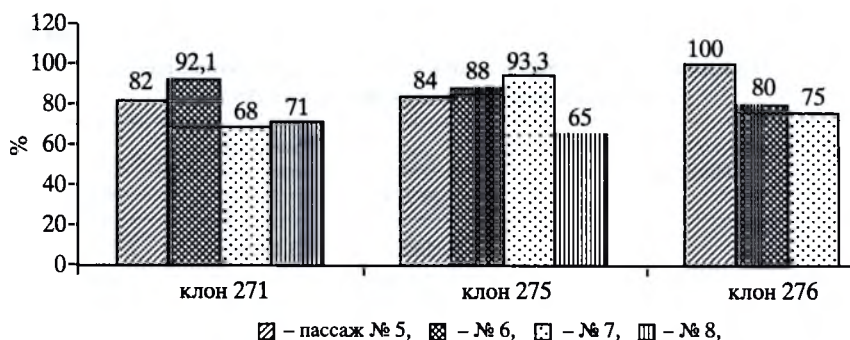


Рис. 66. Влияние длительности культивирования тканей на образование корней

бель с листьями и корневую систему, переносятся из стерильных (*in vitro*) в нестерильные (*ex vitro*) условия в теплицу с полиэтиленовым покрытием (см. рис. 64, IV). Этот этап очень ответственен, поскольку полученные в стерильных условиях растения-регенеранты испытывают значительный стресс, попадая в нестерильные условия среды. По мнению Екинэн с соавт. [Jokinen et al., 1991], пересадка растений из стерильных условий *in vitro* в почву является одним из наиболее ответственных этапов в микроразмножении.

В среднем, 92,4% растений-регенерантов карельской березы, полученных нами *in vitro*, выжили после пересадки из стерильной культуры в почву в условия теплицы. Внешне растения-регенеранты перед высадкой в грунт напоминают всходы, полученные из семян. Небольшие размеры: высота – от 2 до 4 см, диаметр – около 1 мм, зеленый окрас листьев свойственен как тем, так и другим растениям. Тем не менее, растения-регенеранты отличаются от всходов главным образом отсутствием округлых семядольных листьев, расположенных супротивно. Последующие (настоящие) листья имеют зубчатый край, по форме и положению они очередные, т.е. похожие на таковые взрослого растения. Средние показатели растений-регенерантов перед высадкой в грунт у разных клонов, достаточно различны (табл. 43), что, видимо, обусловлено генетически: одни клоны развиваются быстрее, другие – медленнее.

В ходе проведения исследований по отработке способа размножения редких разновидностей березы в культуре тканей, установлена достаточно высокая тотипотентность меристематической ткани проростков: опытным путем удалось получить до 22 побегов *de novo* из одного экспланта за один пассаж. Растения,

**Морфологические показатели растений-регенерантов березы
разных клонов перед посадкой в грунт (1993 г.)**

Показатели	Номер клона		
	№ 274	№ 275	№ 277
Высота, см	3,85±0,15	3,10±0,14	2,76±0,15
Длина корневой системы, см	0,75±0,06	1,04±0,09	1,24±0,12
Число листьев, шт.	5,62±0,17	6,55±0,34	4,55±0,29
Число корней, шт.	1,67±0,13	2,40±0,20	2,05±0,20

полученные из вегетативных тканей, имели значительно меньший процент мультпликации. В целом, процесс получения полноценных растений-регенерантов карельской березы из меристемы проростков гибридных семян составляет 7–9 недель [Ветчинникова, 1998, 2004б]. В результате выполнения многовариантных экспериментов нами отработан способ клонального микроразмножения карельской березы [Ветчинникова и др., 1996], при котором отсутствует этап каллусообразования (что снижает вероятность возникновения самоклональной изменчивости), а также условия, обеспечивающие консервацию клонированного материала в зимний период. Это способствовало организации и развитию работ по созданию коллекции клонов карельской березы в культуре *in vitro*.

8.6. Изучение роста и развития растений-регенерантов *ex vitro*

Первые опытно-производственные испытания растений березы, полученных нами в культуре *in vitro*, были проведены в 1992 г. в теплице с туманообразующей системой полива (вода распылялась в течение 15 с через каждые 15 мин) в лесопитомнике “Вилга” Петрозаводского мехлесхоза. Наблюдения, проведенные в конце августа (27.08.1992), показали, что растения хорошо адаптировались к нестерильным условиям среды, давали прирост, сформировали листья *de novo*. Несмотря на довольно позднюю посадку (21 июля), приживаемость составила 85%. Следующие опытные партии растений-регенерантов высаживали в грунт по мере их укоренения (28 июля, 4 августа). Три группы растений были помещены в условия теплицы в сентябре

**Влияние сроков посадки растений-регенерантов в грунт
на их приживаемость и сохранность**

Срок посадки	Число растений, шт.	Приживаемость, % 1993 г.	Сохранность, % 1994 г.
17 июня	227	90,4	89,4
2 июля	241	78,1	70,5
9 июля	161	82,0	81,2
6 августа	448	78,8	63,7
11 августа	235	83,4	61,9

(4.09, 10.09, 18.09), где продолжили свой рост в течение нескольких недель. Теплая осень, видимо, способствовала быстрой физиологической перестройке их обмена веществ в связи с подготовкой к зиме. Весной эти растения мало отличались от тех, которые были высажены в грунт в более ранние сроки. Всего в 1992 г. было получено и посажено в почву 453 растения-регенеранта. Спустя четыре года на растениях-регенерантах карельской березы, выращенных путем клонального микроразмножения, были ярко видны характерные ей утолщения на стволиках (см. вклейку, рис. 68).

Весной 1993 г. на территории лесопитомника "Вилга" в теплице с туманообразующей установкой было продолжено изучение роста и развития растений-регенерантов, выращенных в культуре *in vitro*. При этом особое внимание уделялось срокам высадки растений в почву и условиям их культивирования. В среднем, в течение двух недель после пересадки из пробирки в почву на окрепших растениях формировались новые листья. Приживаемость составила 90,4% (табл. 44). Во время опытно-производственных испытаний нами был отмечен интересный факт: при отсутствии внешне заметных корней растения-регенеранты после посадки в почву сохраняли свою жизнеспособность. Видимо, выдерживание их в среде для корнеобразования стимулирует образование корневых очагов, которые долгое время себя не обнаруживают, но, в дальнейшем, *ex vitro* дают начало развитию корневой системы. Вместе с тем, ее формирование, по данным Веландер [Welander, 1995], в значительной степени зависит от температуры почвы.

Через четыре недели после высадки в грунт растения продолжали активно расти и к середине сентября высота отдельных из них достигла 38–41 см (табл. 45). Растения имели хорошо развитые стволики с крупными листьями.

Влияние сроков посадки на рост растений-регенерантов

Срок посадки в грунт	Число растений, шт.	Исходная высота (в см)	Максимальная высота (см), дата наблюдения					
			1993 г.			Средний прирост за 1993 г.	1994 г.	
			30.07	11.08	15.09		24.05	7.07
17 июня	227	2,8±0,2	8,0	19,0	41,5	39,0	20,0	40,0
2 июля	241	3,4±0,4	3,5	8,0	22,0	18,6	8,5	30,0
9 июля	161	3,0±0,1	1,0	6,5	9,0	5,9	9,5	28,0
6 августа	448	3,8±0,3	–	–	3,2	0,2	4,0	9,5
11 августа	235	3,8±0,2	–	–	4,0	0,3	3,8	8,5

У растений-регенерантов, перенесенных из нестерильных условий в почву в июне, отмечена более высокая приживаемость по сравнению с таковыми более поздней посадки. Имея большой запас времени на адаптацию к нестерильным условиям и ростовые процессы, растения-регенеранты, высаженные в начале вегетационного периода (в условиях Карелии – первая половина июня) достигали большей высоты, лучше развивались, успевали подготовиться к зимнему периоду и на второй год имели более высокий процент сохранности, чем растения, высаженные в осенний период прошлого года.

Наши и литературные [Jokinen et al., 1991] данные показывают, что существенное значение в период адаптации растений после культуры *in vitro* (первые две недели) имеет влажность воздуха. Если она ниже 90%, то растения могут погибнуть. Такой факт мы наблюдали, когда в ноябре 1992 и 1993 гг. высадили соответственно 187 и 620 шт. растений-регенерантов в условиях зимних отапливаемых теплиц. Из-за недостаточной влажности воздуха растения-регенеранты в течение трех месяцев находились в статическом состоянии, к весне выжили только отдельные из них. В дальнейшем, нами были отработаны условия для консервации размножаемого материала в культуре изолированных тканей в осенне-зимний период и определена возможность предварительного регулирования сроков проведения работ по отдельным этапам клонального микроразмножения.

Всего в 1993 г. нами было высажено в теплицу более 3000 растений-регенерантов карельской березы. На основании статистической обработки показателей роста и развития растений-регенерантов, полученных в течение летних и осенних месяцев, установ-

**Морфологические показатели растений-регенерантов, полученных
в летне-осенний период перед высадкой в грунт
(на примере клона № 274, 1993 г.)**

Показатели (M±m)	Дата высадки в грунт			
	17 июня	9 июля	6 августа	8 сентября
Высота, см	3,27±0,14	3,74±0,27	3,85±0,15	3,48±0,44
Длина корней, см	1,08±0,09	0,80±0,07	0,75±0,06	0,98±0,16
Число листьев, шт.	4,25±0,19	4,50±0,29	5,62±0,17	4,08±0,37
Число кореш- ков, шт.	2,35±0,13	2,07±0,38	1,67±0,13	1,69±0,24

лено, что в пределах одного клона они имели сходные показатели (высоту растений, длину корней, число корешков и листовых пластинок) перед высадкой в грунт (табл. 46). Большинство из них достаточно хорошо выдержали условия зимы. Учет результатов в 1994 г. свидетельствовал о высокой сохранности посадочного материала (84%), высаженного в грунт с середины июня по первую декаду июля включительно (см. табл. 44). Растения, помещенные в почву в августе (6 и 11 августа), перенесли зиму 1993–1994 гг. хуже, их сохранность составила, в среднем, 62%. Особо следует отметить, что у части растений (на уровне снежного покрова) зайцами были объедены верхушки побегов. Такое мы наблюдали и ранее, высаживая прививки карельской березы без ограждения. Восстановление растений-регенерантов происходило довольно быстро: микроразмноженные растения сохранили “в памяти” тенденцию к образованию пазушных побегов, которые за счет интенсивного роста взяли на себя функции главных осей.

Параллельно с введением в культуру тканей проростков мы высевали в почву гибридные семена. Сравнительный анализ динамики роста сеянцев и растений-регенерантов, полученных в культуре *in vitro*, показал, что в условиях достаточной влажности в теплицах с туманообразующей установкой растения-регенеранты растут и развиваются несколько быстрее по сравнению с сеянцами. В условиях обычной теплицы с полиэтиленовым покрытием скорость роста сеянцев и растений-регенерантов была примерно одинаковой.

Согласно данным Вихеря-Арнио и Л. Рююнянен [Viherä-Aarnio, Ruunänen L., 1995], по интенсивности роста и количеству

продуцируемых семян растения-регенеранты имеют большее сходство с сеянцами, чем с привитыми растениями. Отмеченное сходство, вероятно, основывается на явлении реювенилизации или омоложения, которое представляет собой вызванное вегетативным размножением сокращение признаков старения дерева в отдельной его части, например, побега. Используемые для клонирования ткани эксплантов намного меньше по объему тканей привоя, по этой причине реювенилизация проявляется у растений-регенерантов сильнее, чем у прививок и по характеристикам они ближе к сеянцам, тогда как прививки в большей степени сохраняют признаки маточника.

В целом, в культуре *in vitro* нами выращено и высажено в грунт более 4000 растений-регенерантов. Опытно-производственная проверка показала, что высадка неокрепших растений в грунт в конце лета или осенью нежелательна. Это необходимо учитывать при планировании и проведении подобного вида работ: экспланты лучше вводить в культуру в феврале–марте, а полученные побеги готовить к корнеобразованию и переносу в почву к началу июня. Растения, получаемые позднее, рекомендуется высаживать в отопляемую теплицу с туманообразующей установкой (для создания необходимой влажности воздуха), либо “консервировать” до следующей весны.

Таким образом, при выполнении разноплановых экспериментов нами отработан способ клонального микроразмножения березы, который исключает вероятность самоклональной изменчивости исходного материала ввиду отсутствия этапа активного каллусообразования. Результаты показали достаточно высокую тотипотентность меристематической ткани проростков: опытным путем удалось получить более 20 побегов *de novo* из одного экспланта за один пассаж (т.е. за 28–30 дней). Растения, полученные из меристемы вегетативных тканей побегов, имели меньший процент мультипликации. Через 7–9 недель выращенные *in vitro* растения-регенеранты, имеющие стебель, листочки, корневую систему, переносили из стерильных условий в теплицу. Обязательным фактором успешной адаптации растений *ex vitro* является обеспечение 90%-й относительной влажности в теплице в течение первых двух–трех недель их развития.

На наш взгляд, анализ представленных результатов свидетельствует о целесообразности использования метода культуры тканей при размножении карельской березы и других представителей рода *Betula* в производственных масштабах. При использовании современной технологии клонального микроразмножения можно не только возобновлять и тиражировать генотипы от-

дельных перспективных селекционных форм, но и сохранить генофонд, в данном случае, исчезающих разновидностей – карельской березы, далекарлийской березы и ледяной березы, что имеет большое значение для селекции и практики лесного хозяйства. Изучение вопросов морфогенеза растений с использованием культуры *in vitro* предоставляет широкие возможности для постановки экспериментов, направленных на выяснение причин формирования узорчатой текстуры древесины и позволяет предполагать возможность управления этими процессами в будущем.

Заключение

В послеледниковый период в процессе исторического развития растительного покрова на территории Фенноскандии широкое распространение получили березовые формации, которые представлены преимущественно березой повислой (*Betula pendula* Roth), березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березой карликовой (*Betula nana* L.). Одновременно здесь выделились немногочисленные таксоны, отличающиеся наследственными изменениями в текстуре древесины (карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, ледяная береза – ice birch) или декоративной формой листовой пластинки (далекарлийская береза *Betula palmata* Borkh). Ареалы этих растений прерывисты и ограничены; их происхождение и физиолого-биохимические особенности пока изучены недостаточно полно.

В России в естественных условиях наибольшее число деревьев карельской березы, отличающейся узорчатой текстурой древесины, произрастает на территории Республики Карелия, где она является одним из региональных символов и национальным достоянием. Поэтому изучение карельской березы и решение вопросов ее воспроизводства имеет особое значение.

Многие отечественные и зарубежные ученые, начиная с 1920–1930-х гг., стремились познать уникальность биологических особенностей карельской березы. Повышенный интерес к данному растению не случаен. Это связано, во-первых, с тем, что карельская береза – достаточно редкое явление природы – в отдельных частях своего ограниченного ареала находится на грани исчезновения. Во-вторых, карельская береза является интересным объектом для изучения вопросов эволюции древесной растительности и происхождения отдельных ее видов, а также познания закономерностей наследования и изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины и механизмов формирования структурных аномалий.

Ведущая роль в формовом составе карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60%) во всех частях ее ареала. На долю высокоствольных приходится до 10–15%, кустообразные и кустарниковые составляют около

25–30%, причем численность последних возрастает по направлению к южной части ее ареала. При естественном возобновлении появление поросли преобладает над семенным размножением, в результате этого отмечена тенденция увеличения числа особей, имеющих кустовидную или гнездовидную форму роста. Повсеместно в природных популяциях и искусственно созданных насаждениях присутствуют растения с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола, мелкобугорчатым и ребристым. Анализ динамики проявления “узорчатости” в гибридном потомстве карельской березы показал наличие доминирующего развития определенных типов поверхности ствола у различных форм роста. При формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста преобладает шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных – шаровидноутолщенный. В гибридном потомстве карельской березы отмечено присутствие деревьев с обычным (без признаков узорчатости) типом поверхности ствола у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных. Ребристый тип поверхности наблюдается только у высокоствольных форм роста, тогда как у короткоствольных после 10 лет развития он сменяется узорчатыми типами.

При интродукции характерные отличия, свойственные карельской березе, сохраняются. Это свидетельствует не только о генетической обусловленности карельской березы, но и таксономической дискретности ее формового разнообразия.

Показано наличие антропогенной трансформации насаждений карельской березы, которая произошла за последние 50–70 лет, выражающаяся в уменьшении численности деревьев, сокращении объема природных популяций до полного их исчезновения на некоторых территориях, изменении габитуса растений с древовидного на кустовидный и т.д. Ускорению этих процессов способствуют некоторые биологические особенности карельской березы (короткий жизненный цикл до 50–60 лет, слабая конкуренция с другими древесными породами и т.п.), а также антропогенное воздействие (браконьерские рубки, лесохозяйственные мероприятия и т.д.). Существует опасность, что следствием наблюдаемых процессов может произойти полное исчезновение карельской березы, обладающей оригинальной узорчатой текстурой древесины.

Все более актуальной становится необходимость принятия срочных мер по сохранению и восстановлению ее генофонда. Для этого следует использовать как традиционные методы размножения (гибридизация, прививки), так и современные – с использованием новейших технологий (клональное микроразмно-

жение в культуре *in vitro*). При использовании клонального микроразмножения можно не только сохранять и размножать селекционные формы, но и поддерживать генетическое разнообразие путем создания коллекции клонов, что имеет огромное значение для сохранения и восстановления генофонда карельской березы, находящейся, к сожалению, под угрозой исчезновения.

При изучении карельской березы центральным является вопрос ее происхождения. Обобщение результатов многолетних экспериментальных исследований позволили нам сформулировать и обосновать гипотезу эколого-генетического происхождения карельской березы, согласно которой ее появление носит вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями произрастания берез, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и с генотипическими особенностями пыльцы. В силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основными предпосылками, которые способствовали ее появлению, следует считать совместное произрастание березы повислой с березой пушистой и особенности погодных условий в период их цветения, обуславливающие в отдельные годы устранение фенологической изоляции, обычно существующей между этими видами. Именно в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой благодаря неоднородной генетической структуре наследственности появилась, по нашему убеждению, карельская береза.

Литература

- Агроклиматические ресурсы Карельской АССР. Л., 1974. 115 с.
- Азарова М.В., Олифсон Л.Е. Жирнокислотный состав липидов гороха // *Вопр. питания*. 1971. Т. 30, № 1. С. 67–69.
- Аксенова В.А., Кожанова О.Н., Рубин Б.А. О некоторых свойствах пероксидазы инфицированных тканей растений // *Физиология растений*. 1971. Т. 18, вып. 2. С. 387–392.
- Аксенова Н.А., Фролова Л.А. Деревья и кустарники для любительского садоводства и озеленения. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 19–22.
- Александрова Н.М., Кузнецова Г.Е. Опыт выращивания березы карельской в Полярно-альпийском ботаническом саду // *Раст. ресурсы* 1975. Т. 11, вып. 3. С. 421–425.
- Алексеева А.И. Диагностические признаки древесины карельской березы // *Изв. вузов. Лесн. журн.* 1962. № 3. С. 33–37.
- Алексеева А.И. Отличие анатомического строения древесины карельской березы от строения древесины березы бородавчатой // *Тр. Всесоюз. заоч. лесотехн. ин-та*. 1964. № 8. С. 159–163.
- Алексеева Е.А., Агранат А.Л., Солодкий Ф.Т. Состав липидов коры осины // *Гидрол. и лесохим. пром-сть*. 1970а. № 5. С. 13–15.
- Алексеева Е.А., Пиялкин В.Н., Агранат А.Л., Солодкий Ф.Т. Состав жирных кислот липидов коры осины // *Изв. вузов. Лесн. журн.* 1970б. № 6. С. 96–99.
- Алексеева Е.А., Школьник М.Я. О содержании фосфолипидов и галктолипидов в листьях льна и кукурузы при дефиците бора // *Физиология и биохимия культ. растений*. 1971. Т. 3, вып. 4. С. 350–354.
- Алтухов Ю.П., Крутовский К.В., Духарев В.А. и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // *Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений*. М., 1989. С. 16–24.
- Андреев К.А. Редкие деревья Карелии. Петрозаводск, 1981. С. 22–23.
- Андреева В.А. Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений. М., 1988. 128 с.
- Асланов С.М., Новрузов Э.Н. Масло из жома *Hippophae rhamnoides* // *Химия природ. соединений* 1976. № 5. С. 652–653.
- Атлас Карельской АССР / Гл. Упр. геодезии и картографии при СМ СССР. М., 1989. 40 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ (Подход с использованием ЭВМ). М., 1982. 488 с.
- Багаев С.Н. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // *Лесн. хоз-во*. 1963. № 6. С. 20–22.

Багаев С.Н. Селекция узорчатой и капокорешковой березы в условиях Костромской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1965. 21 с.

Багаев С.Н. Влияние лесоводственных уходов на рост карельской березы в культурах. Кострома, 1984. 4 с. (Информ. листок Костромской ЦНТИ).

Багаев С.Н. Воспроизводство березы карельской // Лесн. хоз-во. 1987. № 9. С. 40–41.

Багаев С.Н., Ермаков В.И., Любавская А.Я. и др. Технические указания по селекции и разведению березы карельской в лесах Нечерноземной зоны РСФСР. М., 1985. 46 с.

Багаев С.С. Испытание сибсового, полусибсового и клонового потомства // Сб. Всесоюз. совещ. по лесн. генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983. С. 40–41.

Багаев С.С. Наследуемость признаков карельской березы в семенном потомстве // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве. Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 10–11.

Байбурина Р.К. Микрклональное размножение взрослых гибридных деревьев *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 2. С. 9–22.

Байбурина Р.К., Путенихин В.П., Васютин О.В. и др. Биотехнология в селекции лесных древесных растений // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 116–117.

Байбурина Р.К., Старова Н.В., Ермаков В.И. Способ клонального микроразмножения гибридов карельской березы. А.с. 1752284 А G 01 Н 4/00. Оpubл. 1992, № 29.

Балвочюте Я.П., Акимов Ю.А., Моркунас А.В. Эфирные масла почек берез в условиях Литовской ССР // Актуальные вопросы изучения и использования эфиромасличных растений и эфирных масел. Симферополь, 1980. С. 222.

Бандер В.Л. Интродукция карельской березы в лесах Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Елгава, 1964. 27 с.

Баранов О.Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Гомель, 2003. 24 с.

Барильская Л.А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–811.

Барильская Л.А. Сравнительный структурный анализ древесины березы повислой и карельской березы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 24 с.

Барильская Л.А., Ахтио И.Т. Особенности строения коры березы карельской // Проблемы комплексного использования древесины и охраны природы: Тез докл. Респ. науч.-практ. конф. мол. ученых и специалистов. Петрозаводск, 1981. С. 4–5.

Барсукова Т.Л. Изменчивость, отбор и разведение березы карельской в Беларуси: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Гомель, 1995. 21 с.

Барсукова Т.Л. Наследование основных признаков и свойств березы карельской семенным потомством от контролируемого опыления // Проблемы лесоведения и лесоводства. Гомель, 1996. С. 12–18. (Науч. тр. Ин-та леса АН Беларуси; Вып. 44).

Белоусова Н.А. Развитие охраняемого природного фонда Карелии и его современное состояние: Препр. докл. / Ин-т леса КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1987. 52 с.

Белоусова Н.А. Лесные и ботанические заказники Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1992. С. 71–81.

Бородин И.П. Курс дендрологии. СПб., 1890.

Бурнашева С.Н., Маркман А.Л. Масло семян *Neidzwedzkaia semiretchenskaia* // Химия природ. соединений. 1968. № 5. С. 317.

Бутенко Р.Г. От свободноживущей клетки – к растению. М.: Колос, 1971. 95 с.

Бутенко Р.Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М., 1975. 51 с.

Бутова Г.П. Клональное микроразмножение лесных древесных растений // Лесоводство, лесоведение, лесные пользования: Экспресс-информ. Гос. ком. СССР по лесн. хоз-ву / ЦБНТИ. М., 1987. С. 2–18.

Бутова Г.П., Табацкая Т.М., Скробова Л.Л. Способ микрклонального размножения карельской березы. А. с. 1597386 СССР, А I С12 № 5/00. Оpubл. 7.10.90, Бюл. № 37.

Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов. Сб. науч. тр. Воронеж, 1993. С. 40–47.

Буторина А.К., Пожидаева И.М., Свинцова В.С. и др. Цитологические и цитозембриологические исследования древесных в связи с вопросами их селекции // Генетика и селекция в лесоводстве. Воронеж; М.: ЦНИИЛГиС, 1991. С. 20–28.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов, 1920. 16 с. (Докл. III Всесоюз. съезда селекционеров).

Вакарь Б.Г. Накопление липидов в тканях различных по морозостойкости сортов винограда // Зимостойкость виноградной лозы в зависимости от условий выращивания. Кишинев, 1976. С. 30–37.

Васюренко Э.П., Синяк К.М., Лукач И.Г. Дифференциация бактерий группы *Proteus providencia* по жирнокислотному составу, определяемому газохроматографическим методом // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975. № 6. С. 827–836.

Ведерников Д.Н., Мигунова Ю.В., Роцин В.И. Сексвитерпеновый альдегид и тритерпеновые кислоты из березовых почек *Betula pendula* Roth // Химия и технология растительных веществ: Тез. Всерос. конф. Сыктывкар, 2000. С. 36.

Ведерников Д.Н., Роцин В.И. Сексвитерпены в почках *Betula pendula* Roth // Природные ресурсы и физиология активных веществ: Тез. Междунар. конф. Новосибирск, 1998.

Ведерников Д.Н., Рощин В.И., Кошкин А.В. Экстрактивные вещества березы и направления их использования // Химия и технология растительных веществ: Тез. Всерос. конф. Сыктывкар, 2000. С. 35.

Ведерников Д.Н., Рощин В.И., Шабанова Н.Ю. Выделение бетулина из бересты и синтез бетулиновой и бетулоновой кислот // Там же. 2000. С. 37.

Верецагин А.Г. Обмен запасных жиров в растениях // Успехи соврем. биологии. 1958. Т. 45, вып. 1. С. 114–129.

Верецагин А.Г. Биохимия триглицеридов. М., 1972. 308 с.

Вершняк В.М., Степень Р.А. Содержание и состав эфирного масла в различных органах *Betula pendula* Roth. из Центральной Якутии // Раст. ресурсы. 1992. Вып. 3. С. 86–93.

Ветчинникова Л.В. О жирнокислотном составе суммарных липидов в органах различных видов берез Севера // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 106–111.

Ветчинникова Л.В. Возможности ускоренного размножения березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 47–55.

Ветчинникова Л.В. Клональное микроразмножение селекционного материала березы карельской // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 73–87.

Ветчинникова Л.В. Карельская береза в Карелии. Йозенсу, 1999а. 8 с.

Ветчинникова Л.В. Береза карельская: сохраним или потеряем? // Проблемы дендрологии на рубеже XXI в.: Тез докл. Междунар. конф., посвящ. 90-летию со дня рождения чл.-кор. РАН П.И. Лапина. М., 1999б. С. 58.

Ветчинникова Л.В. Береза далекарлийская в Карелии // Там же. 1999в. С. 59–60.

Ветчинникова Л.В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Финноскандии: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. СПб., 2003. 46 с.

Ветчинникова Л.В. Береза: Вопросы изменчивости: (Морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука. 2004а. 183 с.

Ветчинникова Л.В. Карельская береза: Ареал, разнообразие, охрана и перспективы воспроизводства // Тр. КарНЦ РАН. 2004б. Вып. 6. С. 1–16.

Ветчинникова Л.В., Зимина С.Н., Бумагина З.Д. Опыт проведения прививок березы карельской вегетирующим привоем // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 44–49.

Ветчинникова Л.В., Мартинссон У., Побидушко В.Ф. Результаты рекогносцировки популяций березы карельской в Центральной Швеции // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 137–142.

Ветчинникова Л.В., Николаева Н.Н., Бумагина З.Д. Способ кло-нального микроразмножения селекционного посадочного материала березы карельской. Пат. 2066953 РФ, 6 А 01 Н 4/00. Оpubл. 1996.

Ветчинникова Л.В., Харин В.Н., Спектор Е.Н., Бумагина З.Д. Многомерный анализ изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы // Лесоведение. 2003. № 4. С. 70–78.

Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 2. С. 85–92.

Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К., Ильинова М.К. Особенности жирнокислотного состава липидов осевых органов березы // Строение, свойства и качество древесины – 2004: Материалы IV Междунар. симпоз. СПб., 2004. С. 49–52.

Ветчинникова Т.Ю., Титов А.Ф. Влияние ионов кадмия на всхожесть семян березы // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Петрозаводск, 2004. С. 249–250.

Ган А.П., Лукашевич И.В. Влияние экологических факторов на изоферментный состав пероксидазы древесных растений // Тез. докл. II съезда Всерос. о-ва физиологов растений. М., 1992. Ч. 2. С. 49.

Генкель П.А. Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды // Физиология растений. 1978. Т. 25, вып. 5. С. 889–902.

Генкель П.А., Окнина Е.З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М., 1964. 242 с.

Голикова Т.П. Сравнительный кариологический анализ березы бородавчатой в естественных насаждениях // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. 1986. Вып. 185. С. 8–11.

Голодрига П.Я., Рудышин С.Д., Дубовенко Н.П. Электрофоретическое разделение пероксидазы листьев виноградной лозы // Физиология и биохимия культ. растений. 1981. Т. 13, № 4. С. 427–429.

Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. 197 с.

Демченко Е.А. Изучение липидов луба и корки коры осины // Изв. вузов. Лесн. журн. 1974. № 6. С. 118–122.

Денисов А.К., Денисов С.А., Кудрявцев Е.К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Там же. 1973. № 3. С. 6–9.

Дрейман З.Л. Анатомические исследования древесины карельской березы, выращенной инфекционным методом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1974. 37 с.

Дрейман З.Л. Анатомические изменения древесины *Betula verrucosa* Ehrh., выращенной из семян, обработанных соком карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 190–191.

Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966. 327 с.

Духарев В.А. Биохимический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 25 с.

Евдокимов А.П. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1978. 20 с.

Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228 с.

Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы: Автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук. СПб., 1994. 38 с.

Евдокимов А.П., Савельев О.А. Автовегетативное размножение карельской березы // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. Всесоюз. науч.-техн. конф. М., 1991а. Ч. 2. С. 153.

Евдокимов А.П., Савельев О.А. Вегетативное размножение карельской березы // Лесоводство. Лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. Л., 1991б. С. 77–81.

Ермаков А.И., Попова Э.В. Быстрый способ определения жирных кислот масла семян подсолнечника // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1975. Т. 55, вып. 2. С. 235–239.

Ермаков В.И. О плодоношении и вегетативном размножении березы на Севере // Тез. Всесоюзн. совещ. по вопр. адаптации растений к экстремал. условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск, 1971. С. 80–82.

Ермаков В.И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975а. С. 178–194.

Ермаков В.И. Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975б. С. 64–88.

Ермаков В.И. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 4–20.

Ермаков В.И. Способ вегетативного размножения древесных растений. А.с. 1033069 СССР, А 01 G 23/00. 1983, Бюл. № 29. С. 13.

Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ермаков В.И. Закономерности проявления текстуры древесины маточных растений березы карельской при их вегетативном размножении // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Материалы Междунар. симпоз. Воронеж, 1989. С. 222.

Ермаков В.И. Механизм формирования узорчатой текстуры древесины и происхождение березы карельской: Препр. докл. / Ин-т леса КарНЦ РАН. Петрозаводск, 1990. 35 с.

Ермаков В.И. Генотипические особенности березы карельской и ее происхождение // 50-летие КарНЦ РАН: Сборник. Петрозаводск, 1996. С. 149–152.

Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Результаты исследований природы березы карельской. М. 1990. 43 с. Деп. в ВИНТИ 21.02.90, № 1068-В90.

Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Способ выращивания растений березы с декоративной текстурой древесины А.с. 1704311 СССР, А 01 G 23/00. Оpubл. 1993, Бюл. № 14.

Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Способ выращивания растений березы. А.с. 1827754 СССР, А 01 G 23/00. Оpubл. 1994, Бюл. № 19. С. 175.

Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Роль коры в формировании узорчатой текстуры древесины березы карельской // Лесоведение. 1995. № 3. С. 50–56.

Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Использование метода трансплантации коры при изучении природы карельской березы // Строение, свойства и качество древесины-2000: Материалы III Международ. симпоз. Петрозаводск, 2000 С. 46–49.

Ермаков В.И., Зими́на С.Н. Скрещивание березы далекарлийской с березой карельской // Всесоюз. совещ. по лесн. генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983. Ч. 2. С. 16–17.

Ермаков В.И., Новицкая Л.Л., Ветчинникова Л.В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 184 с.

Ермаков В.И., Щербакова М.А., Марьин Е.М. и др. Методические указания по лесному семеноводству на Европейском Севере. Петрозаводск, 1985. 62 с.

Жиров В.К., Мерзляк М.Н. Воздействие низких температур на изменение степени повреждения мембран и интенсивность пероксидации липидов у гороха, подвергавшегося холодовому закаливанию // Биол. науки. 1983. № 2. С. 77–82.

Завадский К.М. К пониманию прогресса в органической природе // Проблемы развития в природе и обществе. Л., 1958. С. 79–120.

Зими́на С.Н., Бумагина З.Д. Метод прогнозирования обилия цветения и плодоношения березы карельской // Всесоюз. совещ. по лесн. генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983. С. 116–117.

Зинкевич И.Г. Аналитические параметры компонентов эфирных масел для их хроматографической и хромато-масс-спектрометрической идентификации. Кислородсодержащие производные моно- и севкитерпеновых углеводов // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 1. С. 16–28.

Иванов Л.А. Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат, 1939. 264 с.

Иванов Н.Н. Изменчивость в химическом составе семян масличных растений в зависимости от географических факторов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1926. Т. 16, вып. 3.

Иванов Н.Н. О химическом составе семян масличных растений географического посева. Л., 1931. 102 с.

Иванов С.Л. Климатическая теория образования органических веществ. М., 1961. 87 с.

Ивантер Э., Коросов А.В. Основы практической биометрии. Петрозаводск, 1992. 92 с.

Ивантер Э., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 303 с.

Измайлов С.Ф. Азотный обмен в растениях. М., 1986. 320 с.

Илиев И.А. Проучване на естествените популации от обикновена бреза (*Betula pendula* Roth) в Западна България и отбор на ценни декоративни форми области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. София, 1988. 38 с.

Илиев И., Цветкова Н. Натрупване на общ белтък при *Betula pendula* Roth по време на ризогенеза *in vitro* // Лесотехническо образование в България: Юбилейна научна сесия. София, 1995. Т. 1. С. 12–18.

Исаков Ю.Н. О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма березы карельской // Фенетика популяций: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 65–66.

Карельская АССР. Природа. Хозяйство. Петрозаводск, 1986. 279 с.

Катаева Н.В., Бутенко Р.Г. Клональное микроразмножение растений. М., 1983. 96 с.

Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. 215 с.

Кичунов Н.И. Прививка и размножение грунтовых деревьев и кустарников. М.; Л., 1931. 312 с.

Кищенко И.Т., Андреев К.А. Редкие виды интродуцированной дендрофлоры в южной Карелии // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пенза, 1997а. С. 213–214.

Кищенко И.Т., Андреев К.А. Интродуцированная дендрофлора ботанического заказника "Сортавальский" // Там же. 1997б. С. 214–215.

Козьмин А.В. Селекция хозяйственно-ценных форм березы // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве: Тез. Всесоюз. науч.-техн. совещ. М., 1988. С. 85–86.

Козьмин А.В., Буторина А.К. Спонтанный триплоид березы карельской // Лесоведение. 1985. № 6. С. 71–75.

Колесников А.И. Декоративная дендрология. М., 1974.

Колесникова Р.Д., Дерюшкин Р.И., Попов В.К., Ломовских Ю.А. О составе жирного масла из почек различных форм березы бородавчатой // Генетические основы и методы селекции растений. Воронеж, 1979. С. 93–99.

Комшилов Н.Ф., Селиванова Т.А. Химический состав древесины карельской березы // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.; Л., 1962. С. 47–55.

Конина Л.В. Динамика липидов в почках некоторых видов березы, произрастающих в Карелии // Раст. ресурсы. 1978а. Т. 14. С. 222–224.

Конина Л.В. Динамика содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках основных видов березы Европейского Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978б. 24 с.

Коровин В.В. Общее в строении аномальных древесин // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 472–476.

Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.

Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты гормональной обусловленности нарушений активности камбия // Проблемы физи-

ологии и биохимии древесных растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Красноярск, 1982. С. 124.

Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Анатомическое строение искусственно индуцированной узорчатой древесины березы // Современные проблемы экологической анатомии растений: Материалы I Всесоюз. совещ. по экол. анатомии растений, 1986. Ташкент, 1987. С. 122–124.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 77.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Кренке Н.П. Регенерация растений. М.; Л., 1950. 675 с.

Кретович В.Л. Молекулярные механизмы усвоения азота растениями. М., 1980. 29 с.

Кундзиньш А.В., Игаунис Т.А., Гайлис Я.Я. и др. Лесная селекция. М., 1972. 200 с.

Лантратова А.С. Деревья и кустарники Карелии. Петрозаводск, 1991. 232 с.

Ларионова А.Я. Динамика электрофоретических спектров ферментов хвои лиственницы // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. № 10/2. С. 97–100.

Ларионова А.Я. Изменчивость электрофоретических спектров ферментов лиственницы сибирской и даурской: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1982. 33 с.

Лаур Н.В. Состояние и учет насаждений карельской березы в Карелии // Биоиндикация и оценка повреждения организмов и экосистем. Петрозаводск, 1997. С. 95–96.

Лаур Н.В., Тренин В.В. Создание постоянной лесосеменной базы в Карелии // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 199–203.

Лаур Н.В., Шурова М.Л. Лесосеменные плантации Карелии // Селекционно-генетические исследования древесных пород в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 130–134.

Литвак П.В. Карельська береза в Українському поліссі // Укр. ботан. журн. 1968. Т. 25, № 1. С. 103–106.

Лукашевич И.В. Изоферментный состав пероксидазы как таксономический признак древесных растений // Лесоводство и лесокультурные исследования в Кыргызстане. Бишкек, 1991. С. 26–33.

Любавская А.Я. Селекция и разведение карельской березы. М., 1966. 124 с.

Любавская А.Я. Биосистематика карельской березы // Науч.-техн. конф. по итогам науч.-исслед. работ. М., 1968. С. 32–35.

Любавская А.Я. Селекция и интродукция карельской березы: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. М., 1969. 48 с.

Любавская А.Я. Руководство по разведению карельской березы в лесах РСФСР. М., 1971. 19 с.

Любавская А.Я. Основные направления сортоводства карельской березы // Вопросы селекции лесных и декоративных древесных растений. М., 1972. С. 19–34.

Любавская А.Я. Методы выращивания сортовых плантаций карельской березы // Вопросы физиологии, селекции и озеленения городов. С. 70–79. М., 1975. (Науч. тр. МЛТИ; Вып. 70).

Любавская А.Я. Карельская береза. М., 1978. 158 с.

Любавская А.Я. Плантационное выращивание промышленных сортов древесины березы карельской и других видов лесных пород, образующих декоративную текстуру древесины // Строение, свойства и качество древесины – 96: Тез. докл. II Междунар. симпоз. / МГУЛ. М., 1996. С. 22–23.

Любавская А.Я., Погиба С.П. Фенотипическая структура популяций и возрастная изменчивость березы карельской в культурах Московской области // Развитие генетики и селекции в лесохозяйственном производстве. М., 1988. С. 92–93.

Маевский П. Флора средней России. Л.; М., 1933. С. 259–261.

Маковейчук А.Ю. Биотехнология “искусственных семян” // Генетика и селекция – на службе лесу: Тез. Междунар. конф. Воронеж, 1996. С. 14–15.

Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М., 1971. 247 с.

Махнев А.К. Интродукция карельской березы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982. С. 30–35.

Миронова М.П., Лантратова А.С., Лебедева Н.В. Влияние экологических условий на динамику накопления запасных питательных веществ у сосны обыкновенной // Тез. Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации растений к экстремал. условиям среды в сев. районах СССР. Петрозаводск, 1971. С. 35–37.

Молотков П.И. Проявление признаков “кареловости” у березы при выращивании ее в районе г. Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1984. Вып. 69. С. 21–23.

Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.

Навашин С.Г. Избранные труды. М.; Л., 1951. Т. 1. 364 с.

Никитин А.Н. Влияние лучей Рентгена на семена и пыльцу древесных пород // Сб. тр. Центр. научн.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва. 1934а. № 1. С. 86–104.

Никитин А.Н. Влияние лучей Рентгена на пыльцу древесных и травянистых растений // Сов. ботаника. 1934б. № 1. С. 66–74.

Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 25 с.

Новицкая Г.В., Криштопа В.И. Изучение состава жирных кислот масел некоторых видов сем. Губоцветных в связи с их систематическим положением // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 1. С. 32–40.

Новицкая Л.Л. Анатомо-морфологические аспекты регенерации тканей коры на стволах березы повислой // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 19–31.

Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.

Новицкая Л.Л. О механизмах формирования аномальной древесины карельской березы // Лесоведение. 1999. № 4. С. 77–80.

Новицкая Л.Л. Аномальный морфогенез проводящих тканей ствола древесных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 42 с.

Новицкая Л.Л. Механизмы регуляции развития тканей ствола древесных растений на примере карельской березы // Труды КарНЦ РАН. 2003. Вып. 5. С. 74–84.

Орлова Н.И. Систематическое исследование древесных пород Кольского полуострова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1952. 13 с.

Орлова Н.И. Сем. Betulaceae С.А. Agardh // Флора Мурманской области. М.; Л., 1956. Вып. 3. С. 121–124.

Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. 144 с.

Пачулия К.Ф. Особенности обмена веществ и морозоустойчивость некоторых цитрусовых // Физиология и биохимия культ. растений. 1969. Т. 1, вып. 3. С. 304–310.

Перетолчин К. Изменение запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя // Изв. Лесн. ин-та. 1904. Вып. 2.

Пичугина Н.П. Наследование признаков в первом поколении при межвидовой гибридизации берез. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1972. 22 с.

Плешков Б.П., Кондратьев М.Н. Видоизмененная методика (определения) выделения белка и свободных аминокислот (для массовых анализов) // Изв. ТСХА. 1971. № 6. С. 86–94.

Побирушко В.Ф. Эколого-биологические особенности и внутривидовая изменчивость некоторых видов рода *Betula* L. на границах ареалов (в условиях Беларуси): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1992а. 25 с.

Побирушко В.Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника: Сб. науч. тр. Минск, 1992б. Вып. 31. С. 31–39.

Побирушко В.Ф., Мартинссон У., Эмануэльссон Е. Распространение и изменчивость карельской березы в юго-восточной Швеции // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. Междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 43–44.

Погиба С.П. Селекционно-генетические основы плантационного разведения карельской березы. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1988. 27 с.

Полозова Л.Я. Исследование изоэнзимных спектров как метод изучения структуры популяций древесных пород // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978. С. 99–114.

Пономарев Н.А. Березы СССР. М.; Л., 1933. 246 с.

Поплавский К.М. О динамике жира и растворимых в воде сухих веществ в ветках яблони в зимний период // Тр. Плодовоовощ. ин-та им. И.В. Мичурина. 1956. Т. 9. С. 129–139.

Попов В.К., Сиволапов А.И., Кузнецова Н.А. Формовое разнообразие карельской березы в старейших культурах под Воронежом // Генетика и селекция – на службе лесу: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 1996. С. 52–53.

Потенко В.В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Хабаровск, 2004. 48 с.

Пристуна А.А. Опыт использования физиолого-химических признаков растений как их систематического признака. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ростов-на-Дону, 1950. 22 с.

Пристуна А.А. Йодное число жирного масла как систематический признак // Тр. БИН АН СССР. Сер. V. 1952. № 3. С. 88–178.

Проценко Д.Ф., Полищук Л.К. О физиологических и биохимических особенностях морозостойких плодовых культур. Киев, 1948. 117 с.

Пука Г.Ф. Древесные декоративные формы для зеленых насаждений. Л., 1980. 130 с.

Разнообразие биоты Карелии: Условия формирования, сообщества, виды / Ред. А.Н. Громцев и др. Петрозаводск, 2003. 262 с.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 215 с.

Родин А.Р., Калашникова Е.А. Методы культуры тканей: Перспективы использования // Лесн. хоз-во. 1995. № 3. С. 9–11.

Родионов В.С. Влияние низких температур на липидный обмен и фазовые переходы в мембранах // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978. С. 37–57.

Родионов В.С., Ильинова М.К., Шуляковская Т.А. Годичные ритмы концентрации и жирно-кислотного состава липидов почек березы // Лесоведение. 1987. № 4. С. 57–64.

Рокицкий П.В. Биологическая статистика. Минск, 1973.

Романов А.А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 140 с.

Романовский М.Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. 22, № 1. С. 86–94.

Романовский М.Г., Погиба С.П., Зайцева Т.Л. Возрастные изменения морфологической структуры насаждений карельской березы // Там же. 1987. № 7. С. 1230–1239.

Рубан Е.А. Микробные липиды и липазы. М., 1977. 216 с.

Руш В.А. Содержание жира в кедровых орехах в зависимости от различных факторов // Лесоведение. 1971. № 3. С. 40–48.

Савельев О.А. Автовегетативное размножение ценных форм карельской березы. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1992. 19 с.

Савич И.М., Перуанский Ю.В. Биохимическое обеспечение диагностики криоустойчивости зерновых // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22, № 1. С. 13–19.

Садвакасова Г.Г., Кунаева Р.М. Некоторые физико-химические и физиологические свойства пероксидазы растений // Там же. 1987. Т. 19, № 2. С. 107–119.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 294–300.

Сакс К.А., Бандер В.А. Выращивание карельской березы в Латвийской ССР // Науч. тр. Укр. с.-х. акад. 1971 (1972). Вып. 65. С. 128–129.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Новое в разведении березы карельской // Лесн. хоз-во. 1973, № 1. С. 40–41.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Применение химических методов при выращивании карельской березы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д.М. Менделеева. 1974а. Т. 19, № 3. С. 332–334.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Исследования по выращиванию узорчатой карельской березы // Тр. Латв. с.-х. акад. 1974б. Вып. 75. С. 11–14.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Новые данные о происхождении карельской березы // Тр. Ин-та экологии растений и животных / Урал. науч. центр АН СССР. 1975. Вып. 91. С. 91–97.

Сафонов В.И., Сафонова М.П. Выделение препаратов растворимых белков из вегетативных органов растений для электрофоретического исследования // Физиология растений. 1969а. Т. 16, вып. 1. С. 161–170.

Сафонов В.И., Сафонова М.П. Анализ белков растений методом вертикального микроэлектрофореза в полиакриламидном геле // Там же. 1969б. Т. 16, вып. 2. С. 350–357.

Сафонов В.И., Сафонова М.П. Исследование белков и ферментов растений методом микроэлектрофореза в полиакриламидном геле // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 113–136.

Синадский Ю.В. Береза: Ее вредители и болезни. М., 1973. 216 с.

Смирнов А.Д. Результаты инвентаризации карельской березы // Тр. Петрозавод. лесн. опыт. станции. 1972. Вып. 2. С. 81–83.

Смирнов А.Д. Выращивание сеянцев березы карельской в теплицах // Лесн. хоз-во. 1973, № 1, С. 42–43.

Соколов Н.О. Карельская береза, ее отличительные особенности и возможности хозяйственного освоения. Автореф. дис.... канд. с.-х. наук. Л., 1936.

Соколов Н.О. Физико-механические свойства древесины карельской березы // Вопросы лесного хозяйства и лесной промышленности Карелии. Петрозаводск, 1937. С. 207–225.

Соколов Н.О. Краеведам о карельской березе. Петрозаводск, 1938. 16 с.

Соколов Н.О. Карельская береза. Петрозаводск, 1950. 116 с.

Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959а. 36 с.

Соколов Н.О. Итоги изучения и задачи по широкому разведению карельской березы в лесах Карельской АССР // Материалы науч.-техн. конф. по развитию лесн. пром-сти и лесн. хоз-ва. КАССР. Петрозаводск, 1959б.

Соколов Н.О. Отбор и выращивание березы карельской в Ленинградской области с использованием самосева // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия. 1970. С. 277–281.

Соловьева Н.М. К кариологическому изучению берез // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 106. С. 100–103.

Степень Р.А., Хан В.А., Вершняк В.М., Перышкин Г.И. Эфирное масло почек *Betula pendula* Якутии // Химия природ. соединений. 1987. № 6. С. 803–805.

Столяров Б.В., Савинов И.М., Витенберг А.Г. Руководство к практическим работам по газовой хроматографии. Л., 1978. 287 с.

Сухарева-Немакова Н.Н., Каленик Н.М. Пути синтеза и состав жирных кислот у эвгленид // Биол. науки. 1977. № 5. С. 5–18.

Суходольский Д.А. Опыт разведения и акклиматизации березы карельской в Сибири // Лесн. хоз-во. 1971. № 11.

Табакцкая Т.М., Бутова Г.П. Каллусные культуры как источник получения генетически измененных растений // Достижения лесной генетики и селекции – научно-техническому прогрессу. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1988. С. 17–20.

Титов А.Ф. Изопероксидазы растений // Успехи соврем. биологии. 1975. Т. 80, вып. 1 (4). С. 102–115.

Титов А.Ф. Полиморфизм ферментных систем и устойчивость растений к экстремальным (низким) температурам // Там же. 1978. Т. 85, вып. 1. С. 63–70.

Толстопятенко А.И. Образование свилеватой древесины у карельской березы // Материалы науч.-техн. конф. лесотехн. фак. Л., 1971. С. 14–15.

Тольский А.П. Основы лесокультурного дела в СССР. Сельхозгиз, 1932. С. 59–62.

Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., Л., 1940. 366 с.

Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979. 350 с.

Умаров А.У., Мурзабаева М. Масло косточек *Cerasus vulgaris*, *S. Eurycarpa* // Химия природ. соединений. 1970. № 6. С. 756–757.

Филиппов С.И. Технические свойства древесины. Л., 1926.

Хаберман Э. Изв. АН ЭССР. Биология. 1972. Т. 21, № 4. С. 348.

Хакимова З.Г. Карельская береза в Республике Марий Эл и Ульяновской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2002. № 4. С. 40–45.

Хакимова З.Г. Оценка и использование ресурсов декоративной древесины лиственных пород в условиях Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2004. 20 с.

Харин В.Н. Факторный анализ (подход с использованием ЭВМ). Петрозаводск, 1992. 191 с.

Хиллис В.Э. Экстрактивные вещества древесины и значение их в целлюлозно-бумажном производстве. М., 1965. С. 338–372.

Хохлова Т.Ю., Антипин В.К., Токарев П.Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2000. 312 с.

Царегородцева С.О., Новицкая Ю.Е., Трубино Г.И. Последствие азотных удобрений на липиды хвои и почек сосны // Лесоведение. 1976. № 5. С. 89–92.

Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (Betulaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высш. растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.

Цыдендамбаев В.Д., Бережная Г.А., Верещагин А.Г. О количественном содержании и жирнокислотном составе липидов в плодах облепихи различных климатипов // III съезд Всерос. о-ва физиологов растений. СПб., 1993. Т. 4. С. 445.

Чернобровкина Н.П. Физиолого-биохимические особенности покоя семян и почек березы карельской. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 23 с.

Чернобровкина Н.П. Аминокислоты и ростовые вещества семян и почек березы карельской в связи с приспособлением их к экстремальным факторам среды // Адаптация животных и растительных организмов к условиям внешней среды. Петрозаводск, 1979. С. 29–32.

Чернобровкина Н.П., Ильинова М.К. Состав жирных кислот гликолипидов почек и листьев березы повислой // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 112–118.

Шадманов Р.К. Электрофоретический анализ белков в связи с характеристикой вида у растений // Узб. биол. журн. 1976. № 1. С. 23–26.

Шапкин О.М., Казанцева Е.В. Вегетативное размножение форм карельской березы с декоративной текстурой древесины // Строение, свойства и качество древесины – 96: Тез. докл. II Междунар. симпоз. М.: МГУЛ, 1996. С. 36.

Шапкин О.М., Погиба С.П., Казанцева Е.В. Популяционно-генетический анализ карельской березы и вегетативное размножение ее ценных форм // Лесохозяйственная информация Фед. службы лесн. хоз-ва ВНИИЦ лесресурс. М., 1996. Вып. 9. С. 4–15.

Шарапов Н.И. Химизм растений и климат. М.; Л., 1954. 208 с.

Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. и *Betula pendula* Roth: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1988. 24 с.

Шиврина А.Н., Низковская О.П., Фалина Н.Н. и др. Биосинтетическая деятельность высших грибов. Л., 1969. С. 30–34.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М. – Л., 1968. 451 с.

Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В. Изоферменты пероксидазы в почках разных видов и форм березы // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 113–119.

Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части

березы // Строение, свойства и качество древесины – 2000: Тез. докл. III Междунар. симпоз. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.

Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Канючкова Г.К., Ильинова М.К. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фазы развития почек и листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 1. С. 69–76.

Шурова М.Л. Создание промышленных культур карельской березы в КАССР // Анатомия, физиология и экология лесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 206–209.

Эглите Г.К., Ошкая В.П. Свободные аминокислоты карельской березы // Изв. АН ЛатвССР. 1973. № 1. С. 15–20.

Юркевич Н.Д., Чубанов К.Д. Хромосомные числа некоторых форм берез // Докл. АН БССР. 1969. Т. 13, № 7. С. 635–638.

Юсуфов А.Г. Значение вегетативного размножения в прогрессивной эволюции растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 393–399.

Яблоков А.С. Лесное семеноводство и селекция. М.; Л.: Гослесбу-миздат. 1949. С. 39–41.

Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. № 1. С. 3–19.

Янбаев Ю.А. Эколого-популяционные аспекты адаптации лесообразующих видов к условиям природной и техногенной среды. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2002. 54 с.

Яскина Л.В. Результаты опытов посева карельской березы // Тр. Ташкент. с.-х. ин-та. 1968. Вып. 20. С. 218–222.

Яскина Л.В. Рост и развитие саженцев карельской березы в орошаемом питомнике Ташкентского оазиса // Там же. 1972. Вып. 25. С. 164–169.

Яскина Л.В. Влияние намачивания семян карельской березы в воде на их грунтовую всхожесть // Там же. 1973. Вып. 39. С. 95–98.

Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 338 с.

Adams R.P. Identification of essential oil components by GC/MS. Carol Stream: Allured publ. co, 1995. 362 p.

Allen C.F., Good P., Holton R.W. Lipid composition of *Cyanidium* // Plant Physiol. 1970. Vol. 46, N 5. P. 748–751.

Anderson A.B., Riffer R., Wong A. Monoterpenes, fatty and resin acid of *Pinus lambertiana* and *Pinus monticola* // Phytochemistry. 1969a. Vol. 8, N 5. P. 869–872.

Anderson A.B., Riffer R., Wong A. Monoterpenes, fatty and resin acid of *Pinus ponderosa* and *Pinus jeffreyi* // Phytochemistry. 1969b. Vol. 8, N 5. P. 873–875.

Atanasoff D. Virus stem pitting of birch: (Wisa and disease) // Ztschr. Pflanzenkrankh. Pflanzenpathol. Pflanzenschutz. 1967. B. 74, N 4. S. 205–208.

Ballester A., Vieitez A.M. Factores gul afectan la micropropagation del abed. // An. edafol. G agrobiol. 1987. 46. № 5/6. P. 741–747.

- Bishop D.G., Wade N.* Lipid composition of sweet cherries // *Phytochemistry*. 1977. Vol. 16, N 1. P. 67–68.
- Bonham V.A., Barnett J.R.* Abnormalities in the wood of silver birch. http://www.trv.slu.se/eng/research/Poster1_10.
- Bonga J.M.* Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity and rejuvenation // *Tissue culture in forestry*. The Hague etc., London. 1982. P. 387–412.
- Chalupa V.* *In vitro* propagation of birch (*Betula verrucosa* Ehrh.) // *Biol. Plant*. 1981a. Vol. 23, N 6. P. 472–474.
- Chalupa V.* Clonal propagation of broad-leaved forest trees *in vitro* // *Commun Inst. Forest. Cheh*. 1981b. N 12. P. 255–271.
- Chalupa V.* Micropropagation of conifer and broadleaved forest trees // *Ibid*. 1983. N 13. P. 7–39.
- Chalupa V.* European hardwoods // *Cell and tissue culture in forestry* / Ed. by G.M. Bonga., B.J. Durzan. 1987. Vol. 3. P. 224–226.
- Chu C.C., Wang C.C., Sun C.S.* et al. Establishment of an efficient medium for anther culture of rice through comparative experiments on the nitrogen sources // *Sci. Sin*. 1975. N 18. P. 659–668.
- David A.* *In vitro* propagation of *Gymnosperma* // *Tissue culture in forestry*. The Hague etc., 1982. P. 72–104.
- Durzan D.I.* Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoots and leaves and the metabolism of uniformly labelled C-I-arginine by buds during the onset of dormancy // *Canad. J. Bot*. 1968. Vol. 46, N 7. P. 909–919.
- Emanuelsson J.* The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.) in Sweden: Examensarbete i ämnet skogsskötsel 1999-6. Inst. för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet. Umeå, 1999. 54 p.
- Etholén K.* Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta lapissa // *Silva Fenn*. 1978. Vol. 12, N 4. P. 264–273.
- Fischer A.* Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse // *Jahrb. Wiss. Bot*. 1891. Bd. 22. S. 73–160.
- Flora Nordica*. Vol. 1 / Ed. B. Jonsell. Stockholm, 2000. P. 197–203.
- Folch J., Lees M., Stanley G.H.* A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *J. Biol. Chem.*, 1957. Vol. 226, N 1. P. 497–509.
- Gamborg O.L., Miller R.A., Ojima K.* Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells // *Exp. Cell Res*. 1968. Vol. 50. P. 151–158.
- Gardiner A.S.* Taxonomy of infraspecific variation in *Betula pubescens* Ehrh., with particular reference to the Scottish Highlands // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*. 1984. Vol. 85, N 1/2. P. 13–26.
- Gresshoff P.M., Doy C.H.* Development and differentiation of haploid *Lycopersicon esculentum* (tomato) // *Planta*. 1972. Vol. 107. P. 161–170.
- Hämät-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.M.A.* Suomen puu- ja pensaskasvio // *Woody Flora of Finland*. Helsinki, 1989. P. 83–87.
- Hämät-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.M.A.* Suomen puu- ja pensaskasvio // *Woody Flora of Finland*. Helsinki, 1992. P. 107–111.

- Hansen R.P., Boderick D.F. The fatty acid composition of the lipids from the seed of *Pinus radiata* // Tappi. 1968. Vol. 51, N 1. P. 48–51.
- Heikinheimo O. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta // Commun. Inst. Forest. Fenn. 1951. Vol. 39, N 5. P. 1–26.
- Helms A., Jorgensen C.A. Meglemose i grib skov undersogelser over vegetationen paa en nordsjaellandsk mose udgivet. VIII. Birkene paa Maglemose / Ved. H.E. Peyersen // Bot. Tidsskr. 1925. Bd. 39. S. 57–134.
- Hintikka T.J. Die “Wisa” – Krankheit der Birken in Finnland // Ztschr. Pflanzenkrankh. Gallenk. 1922. Bd. 32. S. 193–210.
- Hintikka T.J. Über den habitus und die wachstumsart der Wisabirken // Mitt. D. Dendrol. Ges. Bd. 36, N 1. P. 209–214.
- Hodnebrog T. Valbjørk-produksjon på utvalgte kloner // Fagnytt. Forskningsparkeni ås Sagabygget. 1996a. Bd. 1432, N 3.
- Hodnebrog T. Valbjørk-produksjon på utvalgte kloner // Fagnytt, Plantedyrking. 1996b. N 3. S. 1–6.
- Hodnebrog T. Utvalg av kloner valbjørk (*Betula pendula* f. *carelica*): Selection of clones of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) // Norsk Landbruks forskning. 1996c. Vol. 10, N 2. P. 101–106.
- Hodnebrog T. Selection and plant propagation of clones of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) // Kalelia and Norway: The main trends and prospects of scientific cooperation. Petrozavodsk, 1998. C. 19–23.
- Hong S.H., Shim S.Y., Park H.S. et al. *In vitro* plantlet regeneration from adventitious buds induced on cuttings of peeled twigs of *Betula costata* Traut // Res. Rep. Inst. Forest. Gen. Korea. 1986. Vol. 22. P. 35–39.
- Hopkins C.G., Jevans A.W., Chisholm M.J. Fatty acid of Aceraceae seed oils // Canad. J. Biochem. 1968. Vol. 46, N 9. P. 999–1002.
- Huhtinen O. Early flowering of birch and its maintenance in plants regenerated through tissue cultures // Acta Horticult. 1976. Vol. 56. P. 243–249.
- Huhtinen O. Callus and plantlet regeneration from anther culture of *Betula pendula* (Roth) // 4th Congr. plant tissue and cell culture: Abstracts: Calgary, 1978. N 1740. P. 169.
- Huhtinen O., Yahyaoglu Z. Das frühe Blühen von aus Kalluskulturen herangezogenen Pflänzchen bei der Birke (*Betula pendula* Roth) // Silvae Genet. 1974. Vol. 23, N 1/3. P. 32–34.
- Ide V. *In vitro* clonal propagation of mature Japanese cherry birch // J. Jap. Forest. Soc. 1987. Vol. 69, N 4. P. 161–163.
- Ide V., Nishikawa H. *In vitro* propagation of *Betula schmidtii* from germinated seedlings // Bull. Tokyo Univ. Forests. 1993. N 89. P. 163–169.
- Iliev I. *In vitro* propagation of *Betula pendula* Roth “Joungii” // Propagation of ornamental plants. Sofia, 1996. P. 44–54.
- Iliev I., Besendorfer V., Peskan T. *In vitro* propagation of *Betula pendula* “Dalecarlica” // Progress in botanical research. / Ed. by I. Tsekos, Mousfakas. Dordrecht: Kluwer, 1998. P. 513–566.
- Iliev I., Kitin P., Funada R. Morphological and anatomical study on *in vitro* root formation of silver birch (*Betula pendula* Roth) // Propagation of ornamental plants. Sofia, 2001. Vol. 1. P. 10–19.

Isidorov V., Jaroszynska J., Krajewska U., Vetchinnikova L. et al. GC and GC-MS investigation of extractive components of birch buds // 32nd Intern. Symp. on Essential Oils. Wroclaw, 2001. P. 54.

Isidorov V., Krajewska U., Bal K. et al. GC-MS identification of multi-component organic compounds mixtures using extra column phase equilibrium // Chem. Anal. 2000. Vol. 45. P. 513–520.

Isidorov V., Krajewska U., Vinogorova V., Vetchinnikova L. et al. Gas chromatographic analysis of essential oil from buds of different birch species with preliminary partition of components // Biochem. Syst. and Ecol. 2004. Vol. 32. P. 1–13.

Jacquot C. Formation d'organes par le tissu cambial d'*Ulmus campestris* L. et de *Betula verrucosa* yaern. cultiv'es in vitro // C.r. Acad. sci. D. 1955. Vol. 240. P. 557–558.

Jakuszewski T. Stanowisko brozy czeczotowatej w Gorcach // Las polski. 1966. Vol. 40. N 15/16. S. 26–27.

Jamieson G.R. GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // J. Chromatogr. Sci. 1975. Vol. 13. P. 491–497.

Jamieson G.R., Reid E.H. The leaf lipids of some members of the Boraginaceae family // Phytochemistry. 1969. Vol. 8, N 8. P. 1488–1494.

Jamieson G.R., Reid E.H. The occurrence of hexadeca-7,10,13-trienoic acid in the leaf lipids of *Angiosperms* // Ibid. 1971. Vol. 10. P. 1837–1843.

Jamieson G.R., Reid E.H. The leaf lipids of some conifer species // Ibid. 1972. Vol. 11. N. 1. P. 269–275.

Jansson H., Welander M. Micropropagation of some adult *Betula* species. 1990. (Rep. Swed. Univ. of Agr. Dep. of Hort. Sci.; N 55).

Johnsson H. Studies of birch species hybrids. I. *Betula verrucosa* × *B. japonica*, *B. verrucosa* × *B. papyrifera* and *B. pubescens* × *B. papyrifera* // Hereditas. 1949. Vol. 35. P. 115–135.

Johnsson H. Avkommr av masurbjrk // Sven. skogsvf. tidskr. 1951. Bd. 49, N 1. S. 34–45.

Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. // Anal. sumarstvo. 1974. N 4. P. 91–133.

Jokinen K.J., Honkanen J., Seppänen P., Törmälä T. Biotechnology of the silver birch (*Betula pendula* Roth: // Agro industry Hi-Tech. 1991. P. 23–26.

Jokinen K., Törmälä T. Micropropagation of silver birch (*Betula pendula* Roth) and clonal fidelity of mass propagated birch plants // Woody Plant Biotechnology. N.Y., 1991. P. 31–36.

Jokinen K., Törmälä T., Virta U. Clonal fidelity of mass propagated silver birch (*Betula pendula* Roth) // Woody plant biotechnology. Placerville (CA.), 1989. P. 1–6. (IUFRO somatic cell genetics working party S2-04-07 and NATO Adv. Res. Workshop).

Kates M. Techniques of lipidology: Isolation analysis and identification of lipids. Amsterdam, 1972. 365 p.

Laseter J.L., Lawler Y.C., Walkinshaw C.H., Weete J.D. Fatty acids of *Pinus elliottii* tissues // Phytochemistry. 1973. Vol. 12, N 4. P. 817–821.

Lee B.C., Kim J.H., Park J.I., Suck S.K.L. Rapid micropropagation of *Betula* spp. through *in vitro* tissue culture // Res. Rep. Inst. Forest. Gen. Korea. 1986. Vol. 22. P. 132–138.

Lindquist B. Genetics in Swedish forestry practice. Stockholm: Sven. skogsvardsforen. forl., 1948.

Lindquist B. Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. 1954. N 2. S. 89–108.

Lloyd G., McCown B. Commercially-feasible micropropagation of mountain laurel, *Kalmia latifolia*, by use of shoot-tip culture // Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc. 1981. Vol. 30. P. 421–427.

Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K. Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // Plant Physiol. 1964. Vol. 39, N 2. P. 262–268.

Lytile T.F., Sever J.R. Hydrocarbons and fatty acids of *Lycopodium* // Phytochemistry. 1973. Vol. 12, N 3. P. 623–631.

Martinsson O. Odling av masurbjörk-en utvecklade nisch för svenskt skogsbruk. Uppsala. 1995. 4s. (Fakta Skog; N 11).

Martinsson O. Masurbjörk: Odling, produktion och virkesanvändning. Umeå, 2000. / 21s. (Konferens och exkursion i Solviken, Tranås, 1998; Arbetsrapp. 150).

Martinsson O., Vetchinnikova L. Management, reproduction and protection of Karelian birch in Fennoscandia // Intern. conf. "Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the cover in Eastern Fennoscandia". Petrozavodsk, 1999. P. 64–65.

Matschke J., Ewald D., Bolland G., Schneck H. Möglichkeiten der beschleunigten Vermehrung von Braunmasebirken // Beitr. Forstwirtschaft. 1987a. Bd. 21, N 1. S. 21–25.

Matschke J., Ewald D., Kohlstock N. Einbeziehung der Biotechnologie in die strategie der Forstpflanzenzucht // Ibid. 1987b. Bd. 21, N 2. S. 55–58.

McCown B.H. Birch (*Betula* spp.) // Biotechnology in agriculture and forestry / Ed. by Y.P.S. Bajaj. B.; Heidelberg, 1989. Vol 5: Trees, II. P. 324–341.

McCown B., Amos R. Initial trials with commercial micropropagation of birch selections // Comb. Proc. Intern. Plant Propagators Soc. 1979. Vol. 29. P. 387–393.

McCown B.H., Hall N.C., Beck G.E. // Plant Physiol. 1969. Vol. 4. N 2. P. 210.

McCown D., McCown B. North American hardwoods // Cell and tissue culture in Forestry. Boston. 1887. Vol. 3. P. 247–260.

McNair J.B. Plant fats relation to environment and evolution // Bot. Rev. 1945. Vol. 11, N 1. P. 1–59.

Meier-Dinkel A. Recovery of juvenile characteristics through *in vitro* propagation of mature fast-growing birch hybrids // Woody Plant Biotechnology. N.Y., 1991. P. 345–346.

Meier-Dinkel A. Micropropagation of birches (*Betula* spp.) // Biotechnology in agriculture and forestry. B.; Heidelberg, 1992. Vol. 18: High-tech and micropropagation, II. P. 40–81.

Mejnartowicz L. Genetyka // Brzozy – *Betula L.* Warszawa; Poznań, 1979. S. 219–264.

Mikkilä H. Guide to the Montell Trail in the Punkaharju Experimental Area / The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. 27 p.

Minocha S.C. Role of the source of nitrogen in the growth of shoot tips and callus cultures of woody plants *in vitro* // Coll. Intern. Culture “*in vitro*” des essences forestieres / IUFRO. Fontainebleau, 1981. P. 227–235.

Minocha S.C., Noh E.W., Kausch A.P. Tissue culture and genetic transformation in *Betula papyrifera* and *Populus tremuloides* // Research and development conf. Atlanta, 1986. P. 89–92.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco cultures // *Physiol. Plant.* 1962. Vol. 15. P. 437–497.

Natho G. Variationsbreite und Bestradbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen // *Feddes Repert. Spec. nov. regni veget.* 1959. Bd. 61, H. 3. S. 211–273.

Natho G. Stand and Problematic der *Betula* – Taxonomie in Mitteleuropa // *Biol. Zbl.* 1964. Bd. 83, N 2. S. 189–195.

Pabirushka V. Curly birch in Belarus: spread, variability, use // Masurbjörk: Odling, produktion och virkesanvändning / Ed. by O. Martinsson. Umeå, 2000. Arbetsrapp. 150. S. 1–17.

Pagan J., Paganová V. Breza biela svalcovita (*Betula alba L. var. carelika* Merk.) na Slovensku = Curly birch in Slovakia / *Techn. univ. Zvolen*, 1994. N 10. 75 s.

Pätiälä R.V. Pirun puristama visakoivu // *Suomen Luonto.* 1980. Vol. 39, N 1. P. 3–5.

Pelham J., Mason P.A. Aseptic cultivation of sapling trees for studies of nutrient responses with particular reference to phosphate // *Ann. Appl. Biol.* 1978. N 88. P. 415–419.

Perez C.R., Postigo P. Procédé de rajeunissement complet *in vitro* préalable à la micropropagation d'arbres adultes ou âgés sélectionnés: Заявка 2626285 Франция, МКИ⁴ С 12 5/00. Заявл. 22.01.88; № 8800673; Оpubл. 28.07.89.

Pirrie A., Gordon A.M., Brown I.R. Micropropagation of birch and alder plants regenerated from cell and tissue cultures for the recovery and analysis of somaclonal variants // 6th Intern. Congr. plant tissue and cell culture. Minneapolis, 1986. Abstr. 459. P. 398.

Pomeroy M.K., Siminovitch D., Wightman F. Seasonal biochemical changes in the living bark and needles of red pine (*Pinus resinosa*) in relation to adaptation to freezing // *Canad. J. Bot.* 1970. Vol. 49, N 5. P. 787–791.

Pork K., Sander R. Maarajkase levikust Lääne-Eestis // *Eesti loodus.* 1973. N 6. P. 332–335.

Purdy S.J., Truter E.V. Taxonomic significance of surface lipids of plants // *Nature.* 1961. Vol. 190, N 4775. P. 554–555.

Rao A.N., Lees S.K. Importance of tissue culture in tree propagation // Proc. 5th Intern. Congr. plant tissue and cell. culture. Tokyo, 1982. P. 715–716.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakuun tuotos ja tuotto // *Silva Fenn.* 1978. Vol. 12, N 4. P. 245–252.

Regel E. Bemer Kungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer arten // Bull. Soc. Nature. Mosquae. 1865. Vol. 38. N 4. S. 388–434.

Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk // Medd. Foren. Det. Norske Skogforsøksv. 1954. Bd. 43. S. 451–505.

Ryynänen L. Cloning of *Betula pendula* and *Betula pubescens* by means of tissue culture // Bull. Finn Forest Res. Inst. 1988. N 304. P. 24–30.

Ryynänen L., Ryynänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture // Silva Fennica. 1986. Vol. 20, N 2. P. 139–147.

Ryynänen L., Viherä-Aarnio A. Mikrolisätyt koivut-siemenviljelysten tulevaisuus? // Metsäntutkimus laitoksen tiedonantoja. 1994. N 525. P. 75–83.

Saarnijoki S. Visan arvoitus valkenemassa. Metsalenti, 1944. N 5.

Saarnijoki S. Visakoivun karsimisella kahdenlainen tarkoitus // Maaseudun Tulevaisuus. 1961. Vol. 13, N 4. S. 13.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä – Suomessa // Folia Forest. 1976. N 263. P. 3–28.

Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu // Dendrol. seuran tiedotuksia. 1980. Bd. 11, N 1. S. 4–14.

Sairam R.K., Srivastava G.C. Changes in oil and fatty acid composition of liness (*Linum usitatissimum* L.) under varying photoperiods // Curr. Sci. 1977. Vol. 46, N 4. P. 115.

Saito A., Ide Y. *In vitro* plantlet regeneration from adventitious buds induced on cuttings of peeled twigs of Japanese white birch // J. Jap. Forest. Soc. 1985a. Vol. 67. N 7. P. 282–284.

Saito A., Ide Y. *In vitro* plantlet regeneration from adventitious buds induced by petiole culture in Japanese white birch // Ibid. 1985b. Vol. 67, N 9. P. 373–375.

Särkilähti E. Micropropagation of a mature colchicine-polyploid and irradiation-mutant of *Betula pendula* Roth // Tree Physiol. 1988. N 4. P. 173–179.

Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito // Metsätal. Aikakauslehti. 1966. T. 83, N 8. P. 331–333.

Sato T. Basic studies of organ and callus culture in woody plants // Bull. Forestry Forest Prod. Res. Inst. Ibaraki. 1991. N 360. P. 119.

Sato T., Ide Y., Saito A. Tissue culture technology in the rapid clonal propagation of Japanese white birch // J. Jap. Forest. Soc. 1986. Vol. 68, N 8. P. 343–346.

Scholz E. Die vegetative Vermehrung der Braunmaserbirke // Forst und Jagdz. Sonderm. "Forstl. Samenplantagen". 1960. Bd. 2. S. 52–55.

Scholz E. Das Verbreitungsgebiet der Braunmaserbirke // Arch. Forstwesen. 1963a. Bd. 12, N 12. S. 1243–1253.

Scholz E. Die rationelle Bewirtschaftung der Birke // Socialistische Forstwirtschaft. 1963b. Bd. 13, H. 12. S. 362–367.

Sha L., McCown B.H., Peterson L.A. Occurrence and cause of shoot-tip necrosis in shoot cultures // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1985. Vol. 110, N 5. P. 631–634.

Shepard J.F. Mutant selection and plant regeneration from potato mesophyll protoplasts // Genetic improvement of crops, emergent techniques. Minneapolis: Univ. of Minn. press, P. 185.

Shibacka H., Thimann D.V. Antagonism between kinetin and amino acids: Experiments on the mode of cytokinins // Plant Physiol. 1970. Vol. 46, N 1.

Simola L.K. Nitrogen metabolism of leaf and microspore callus of *Betula pendula* // Primary and secondary metabolism plant cell culture. Berlin. 1985a. S. 74–84.

Simola L.K. Propagation of plantlets from leaf callus of *Betula pendula* f. *purpurea* // Sci. Horticult. 1985b. Vol. 26, N 1. P. 77–85.

Simola L. Metsäpuuiden mikrolisäyksestä // Luonnon Tutkija. 1991. Bd. 95, N 1/2. S. 138–142.

Sinnot E.W. Factors determining character and distribution of food reserve in woody plants // Bot. Gas. 1918. Vol. 66. P. 162–175.

Smith M.A.L., McCown B.H. A comparison of source tissue for protoplast isolation from three woody plant species // Plant Sci. Lett. 1982/83. Vol. 28. P. 149–156.

Somerville C., Browse G. Plant lipids: Metabolism and membranes // Science. 1991. Vol. 252. P. 80–87.

Srivastava P.S., Steinhauer A. Isozymes in differentiating shoot bud cultures of *Betula pendula* Roth // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1981a. Bd. 103. P. 341–346.

Srivastava P.S., Steinhauer A. Regeneration of birch plants from catkin tissue cultures // Plant Sci. Lett. 1981b. Vol. 22. P. 379–386.

Srivastava P.S., Steinhauer A., Glock H. Plantlet differentiation in leaf and root cultures of birch (*Betula pendula* Roth) // Plant Sci. 1985. Vol. 42, N 3: P. 209–214.

Struve D.K., Lineberger R.D. Restoration of high adventitious root regeneration potential in mature *Betula papyrifera* Marsh. softwood stem cuttings // Canad. J. Forest. Res. 1988. Vol. 18. P. 265–269.

Taipale H.T., Lapinjoki S.P. Use of evaporative light-scattering mass detection in HPLC of Triterpenes in the bark resin of *Betula* species // Phytochem. Anal. 1993.

Tuttle G.M. Induced changes in reserve materials in evergreen herbaceous leaves // Ann. Bot. 1919. Vol. 33. P. 201–210.

Václav E. Utilization of technical forms of trees as exemplified by birch // Lesn. Pr. 1963. Roč. 42, N 9. S. 402–405.

Václav E., Kučera B., Rezábková J. Anatomické fyzikální a mechanické znaky a vlastnosti dřeva svalcovitě, ockové a plamenné brizy // Sb. Ved. lesn. ústavu VSZ. Praha. 1969. Sv. 12, N 11. S. 111–127.

Vailionis L. Lietuvos berzu reta. Referat: Die Wisakrankheit in den Wäldern Litauens // Kaunas Sr. Hort. bot. Univ. 1935. Vol. 3. P. 5–36.

Vallanne T. Colchicine effects and colchicine induced polyploidy in *Betula* // Ann. Acad. Sci. Fenn. A. 1972. Vol. 191. P. 23–24.

Vesterinen E. Hat die Maserbirke Zukunft in Europa? // Schweiz. Ztschr. Fortwesen. 1957. Bd. 108, N 2. C. 110–112.

Vetchinnikova L.V. To the problem of form diversity of curly birch // Biodiversity of Fennoscandia: (diversity, human impact, nature conservation). Petrozavodsk, 1997. P. 35.

Vetchinnikova L.V. Curly birch in Karelia: Resources, conservation and propagation // Karelia and Norway: The main trends and prospects of scientific cooperation. Petrozavodsk, 1998a. P. 23–25.

Vetchinnikova L.V. Lipid localization and composition in buds of the major birch species and varieties in the North-West of Russia // Ibid. 1998b. P. 26–30.

Vetchinnikova L.V. The history of research on curly birch in Karelia. 11.1. National resources, breeding and stand establishment of curly birch (*Betula pendula* var. *carelica* Mercklin) in Karelia // Masurbjörk: Odling, produktion och virkesanvändning / Ed. by O. Martinsson Umeå, 2000. Arbetsrapp. 150.

Vetchinnikova L.V., *Kharin V.*, *Spector E.*, *Bumagina Z.* Multivariate analysis of intra-species diversity of curly (Karelian) birch for its conservation and breeding // Biodiversity and conservation of boreal nature: Proc. of the 10 years anniversary symposium of the Nature Reserve Friendship / Ed. by R. Heikkilä, T. Lindholm. Vantaa, 2003. P. 225–229.

Vickery J.R. The fatty acid composition of the seed oils of Proteaceae: A chemotaxonomic study // Phytochemistry. 1971. Vol. 10, N 1. P. 123–130.

Viherä-Aarnio A., *Ryynänen L.* Growth, crown structure and seed production of birch seedlings, grafts and micropropagated plants // Silva Fenn. 1995. Vol. 29. N 1. P. 3–12.

Wallin A., *Montalba F.* *In vitro* propagation of curly birch (*Betula pendula* Roth f. *carelica*) // VI Intern. Congr. of plant tissue and cell culture. Minnesota, 1986. P. 402.

Welander M. Biochemical and anatomical studies of birch (*Betula pendula* Roth) buds exposed to different climatic conditions in relation to growth *in vitro* // Genetic manipulation of woody plants. N. Y.: Plenum, 1988. P. 79–99. (Basic life sci.; Vol. 44).

Welander M. Micropropagation of birch // Micropropagation of woody plants / Ed. by M.R. Ahuja 1993. P. 223–246.

Welander M. Influence of environment, fertilizer and genotype on shoot morphology and subsequent rooting of birch cuttings // Tree Physiol. 1995. Vol. 15. P. 11–18.

Оглавление

Предисловие	3
Глава 1. Происхождение карельской березы и механизмы образования узорчатой текстуры древесины	6
1.1. Происхождение карельской березы	7
1.2. Причины и механизмы образования узорчатой текстуры древесины	14
Глава 2. Современный ареал карельской березы, ее ресурсы и охрана	28
2.1. Современный ареал и ресурсы карельской березы	28
2.2. Антропогенная трансформация насаждений карельской березы, ее охрана и воспроизводство	33
Глава 3. Район, объекты и методы исследований	40
3.1. Район исследований	40
3.2. Объекты исследования	43
3.3. Основные методы исследований	45
Глава 4. Морфологические особенности и полиморфизм карельской березы	50
4.1. Морфологические особенности карельской березы	50
4.2. Формовое разнообразие карельской березы	56
4.3. Вариабельность типа поверхности ствола у карельской березы в зависимости от формы роста растений	61
4.4. Взаимовлияние роста растений и процесса образования узорчатой текстуры древесины у карельской березы	76
4.5. Основные закономерности изменения типа поверхности ствола у карельской березы в онтогенезе	79
Глава 5. Другие редкие разновидности <i>Betula pendula</i> Roth, произрастающие в Финноскандии	97
5.1. Ледяная береза	97
5.2. Далекарлийская береза	99
Глава 6. Физиолого-биохимическая характеристика различных видов и разновидностей березы	105
6.1. Жирнокислотный состав липидов в различных органах и тканях основных видов березы и их разновидностей	107
6.1.1. Характеристика жирнокислотного состава суммарных липидов в почках, листьях и семенах основных видов березы и их разновидностей	110

6.1.2. Содержание липидов и жирнокислотный состав их фракций в различные фенофазы развития почек и листьев	115
6.1.3. Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части	122
6.1.4. Особенности жирнокислотного состава отдельных фракций липидов осевых органов	126
6.1.5. Особенности жирнокислотного состава липидов в органах и тканях основных видов и разновидностей березы	129
6.1.6. Жирнокислотный состав липидов в почках гибридного потомства березы	133
6.2. Эфирные масла почек березы	142
6.3. Изоферменты пероксидазы в почках березы	146
6.4. Состав свободных аминокислот в почках березы	150
Глава 7. Исследование способности березы к размножению	154
7.1. Семенное размножение березы	146
7.1.1. Контролируемое опыление	158
7.1.2. Рост и развитие семенного потомства карельской березы	165
7.2. Вегетативное размножение редких и исчезающих представителей рода <i>Betula</i>	173
7.2.1. Вегетативное размножение березы в природных условиях	173
7.2.2. Искусственное размножение березы путем прививки	177
7.2.3. Особенности роста и развития вегетативного потомства карельской березы	183
7.2.4. Трансплантация тканей коры карельской березы	191
Глава 8. Изучение потенциальных способностей органов и тканей березы к морфогенезу в культуре <i>in vitro</i>	202
8.1. Клональное микроразмножение березы	202
8.2. Изучение влияния стерилизации на инфицированность эксплантов и способность их к морфогенезу ...	219
8.3. Исследование морфогенетических потенций различных органов и тканей березы в культуре <i>in vitro</i>	221
8.4. Влияние состава культуральной среды на процессы элонгации и мультипликации побегов	225
8.5. Индукция корней (ризогенез)	230
8.6. Изучение роста и развития растений-регенерантов <i>ex vitro</i>	232
Заключение	238
Литература	241

Contents

Foreword	3
Chapter 1. Curly birch genesis and mechanisms for the formation of the patterned wood figure	6
1.1. Curly birch genesis	7
1.2. Reasons and mechanisms for the formation of the patterned wood figure.....	14
Chapter 2. Present-day distribution range of the curly birch, its resources and conservation	28
2.1. Present-day distribution range of the curly birch	28
2.2. Anthropogenic transformation of curly birch stands, its conservation and reproduction	33
Chapter 3. Study area, objects and methods	40
3.1. Study area	40
3.2. Study objects	43
3.3. Basic study methods	45
Chapter 4. Morphological traits and polymorphism of the curly birch	50
4.1. Morphological traits of the curly birch	50
4.2. Diversity of curly birch forms	56
4.3. Variability of the stem surface type in the curly birch depending on the plant growth form	61
4.4. Relationship between plant growth and patterned wood formation in the curly birch	76
4.5. Basic patterns of change in the stem surface type in the curly birch over the ontogeny	79
Chapter 5. Other rare varieties of <i>Betula pendula</i> Roth growing in Fennoscandia	97
5.1. Ice birch	97
5.2. Swedish birch	99
Chapter 6. Physiological-biochemical characteristic of different birch species and varieties	105
6.1. Lipid fatty acid composition in various organs and tissues of major birch species and varieties	107
6.1.1. Fatty acid composition of total lipids in buds, leaves and seeds of major birch species and varieties	110

6.1.2. Lipid content and the fatty acid composition of lipid fractions at different phases of bud and leave development	115
6.1.3. Fatty acid composition of total lipids in birch trunk	122
6.1.4. Fatty acid composition in different lipid fractions from birch axial organs	126
6.1.5. Specific features of lipid fatty acid composition in the organs and tissues of major birch species and varieties	129
6.1.6. Lipid fatty acid composition in the buds of birch hybrid progeny	133
6.2. Essential oils in birch buds	142
6.3. Peroxidase isoenzymes in birch buds	146
6.4. Free amino acid composition in birch buds	150
Chapter 7. Investigation of the birch capacity for propagation	154
7.1. Birch propagation by seeds	156
7.1.1. Controlled pollination	158
7.1.2. Growth and development of the seed progeny of the curly birch	165
7.2. Vegetative propagation of rare and endangered <i>Betula</i> species	173
7.2.1. Vegetative propagation of birch under natural conditions	173
7.2.2. Artificial birch propagation by grafting	177
7.2.3. Distinctive features of the growth and development of the curly birch vegetative progeny	183
7.2.4. Transplantation of the curly birch bark tissues ...	191
Chapter 8. Investigation of the potential capacity of in vitro grown birch organs and tissues for morphogenesis	202
8.1. Clonal micropropagation of birch	202
8.2. Investigation of sterilisation effects on the infestation rate of explants and their capacity for morphogenesis ...	219
8.3. Investigation of the morphogenetic potentials of different organs and tissues of <i>in vitro</i> grown birch plants ...	221
8.4. Effects of the growing medium composition on shoot elongation and multiplication	225
8.5. Root induction (rhizogenesis)	230
8.6. Investigation of the growth and development of <i>ex vitro</i> regenerated plants	232
Conclusion	238
Reference	241

Vetchinnikova L.V.

Karelian Birch and Other Rare Representatives of the Genus *Betula* L. / L.V. Vetchinnikova; [ed. by A.F. Titov]. – Moscow: Nauka, 2005. – 269 p. – ISBN 5-02-033684-X (in cloth).

The monograph summarized the results of researches of the Karelian birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet Ahti, ice birch and Swedish birch *Betula palmata* Borkh., which have historically grown in Europe only. The focus is on the problems of Karelian birch genesis and the mechanisms responsible for the formation of its curly figure, which has made it world-known. The author has formulated and substantiated the eco-genetic hypothesis of the Karelian birch genesis. Data on the progressing decline in Karelian birch stocks over the past 50–70 years are represented, and the present-day distribution range of the species is delineated. Using rare and endangered birch species and forms as the example, the author introduces the reader to the main ways of woody plant propagation. Special attention is paid to *in vitro* clonal micropropagation of birch.

For the staff, professors, doctorate and graduate students of university-level institutions specializing in forestry and biological sciences, as well as for plant resource conservation and reproduction specialists.

Научное издание

Ветчинникова Лидия Васильевна

Карельская берёза

**и другие редкие
представители
рода *Betula* L.**

Утверждено к печати

Ученым советом

Института леса

Карельского научного центра

Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Н.М. Александрова*

Художник *И.В. Яковлева*

Художественный редактор *Ю.И. Духовская*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *А.Б. Васильев,*

Р.В. Молоканова, Е.Л. Сысоева

Подписано к печати 01.07.2005

Формат 60 × 90¹/₁₆. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ. л. 17,0 + 1,5 вкл. Усл.кр.-отт. 38,6. Уч.-изд. л. 18,1

Тираж 420 экз. Тип. зак. 4301

Издательство "Наука"

117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru

Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов

в ГУП "Типография "Наука"

199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12