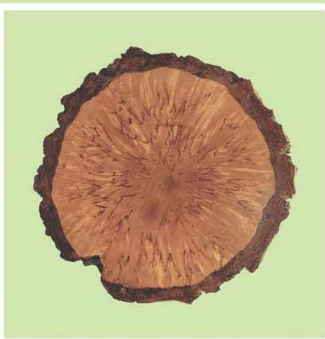
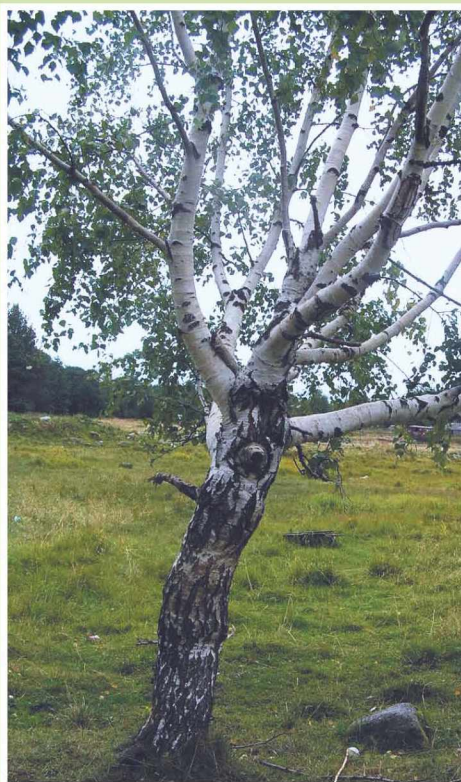


Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, А. В. Жигунов

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:

происхождение и механизмы образования
узорчатой текстуры в древесине



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Институт леса КарНЦ РАН
Институт биологии КарНЦ РАН
Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет им. С. М. Кирова

Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, А. В. Жигунов

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
происхождение и механизмы образования
узорчатой текстуры в древесине**

Учебное пособие

Петрозаводск
2023

УДК 582.631.1: 630*811.6(075)

ББК 28.592.72я7

В39

Рецензенты:

доктор биологических наук Г. С. Антипина
кандидат биологических наук Н. Н. Николаева

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда
(проект № 22-16-00096) и из средств федерального бюджета
в рамках государственного задания КарНЦ РАН
(Институт леса КарНЦ РАН, тема № 121061500082-2;
Институт биологии КарНЦ РАН, тема № FMEN-2022-0004).*

Ветчинникова, Л. В.

В39 Карельская береза: происхождение и механизмы образования узорчатой текстуры в древесине : учебное пособие / Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов, А. В. Жигунов. — Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2023. — 64 с. : ил., табл. Библиогр.

ISBN 978-5-9274-0963-1

В учебном пособии приводится краткая характеристика карельской березы как высокоценного растения и уникального биологического объекта. Основное внимание авторов сфокусировано на двух крайне важных и наиболее дискуссионных вопросах: а) происхождение карельской березы и б) механизмы формирования узорчатой текстуры в древесине. При рассмотрении возможных причин появления карельской березы уделяется внимание роли факторов внешней среды (биотической и абиотической природы) и действию внутренних (генетических) факторов. В сжатом виде изложена эколого-генетическая гипотеза происхождения карельской березы, предложенная ранее авторами. Дан анализ основных гипотез (патогенной, анатомо-морфологических, физиолого-биохимических и генетических), отражающих существующие в научной литературе представления о механизмах образования узорчатой текстуры в древесине. Подчеркивается, что дальнейший прогресс в изучении карельской березы как особого уникального биологического объекта во многом будет определяться использованием новейших методов исследований и прежде всего методов молекулярной биологии.

Для студентов, аспирантов и преподавателей высших учебных заведений биологического, экологического и лесохозяйственного направлений, а также для всех любителей природы.

УДК 582.631.1: 630*811.6(075)

ББК 28.592.72я7

ISBN 978-5-9274-0963-1

- © Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Жигунов А. В., 2023
- © ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2023
- © Институт леса КарНЦ РАН, 2023
- © Институт биологии КарНЦ РАН, 2023
- © Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова, 2023

ВВЕДЕНИЕ

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, получившая широкую известность благодаря высокоценной узорчатой текстуре в древесине, привлекает внимание любителей природы и исследователей уже многие десятилетия. Однако ее систематическое изучение началось лишь в 20-м веке, а значительное число публикаций, появившихся в начале 21-го века, свидетельствует о большом и по-прежнему не ослабевающем интересе к этому уникальному объекту европейской лесной дендрофлоры.

Подобное внимание, проявляемое к ней, неслучайно и связано не только с ее декоративной (узорчатой) древесиной, но и с рядом других обстоятельств. Например, в отличие от ее ближайшего сородича — березы повислой *Betula pendula* Roth — карельская береза не является лесобразующей породой, произрастает одиночно или небольшими группами, а ее ареал сформировался исключительно на территории северо-западной части континентальной Европы и имеет прерывистый характер. Появление карельской березы в данном макрорегионе, по всей вероятности, произошло благодаря исторически сложившемуся сочетанию климатических, геоморфологических, фитоценологических и эдафических условий и является отражением особого направления в эволюции рода *Betula* L., в результате которого сформировался и закрепился качественно новый морфотип. При этом благодаря высокому полиморфизму и индивидуальной изменчивости не только по текстуре древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной), но и, например, по формам роста (от кустообразной до высокоствольной и иногда — многоствольной или гнездовидной) у карельской березы заметно расширилась норма реакции, что позволяет ей нормально расти и развиваться в разных экологических условиях, а формирование «узорчатости» в древесине способствовало усилению механической функции ствола деревьев и появлению возможности накопления большего количества запасных

веществ и их более рациональному использованию при ухудшении внешних условий. Важно, что узорчатая текстура в древесине — один из отличительных признаков карельской березы — устойчиво наследуется в семенном потомстве (когда материнские и отцовские деревья представлены карельской березой) и сохраняется при вегетативном размножении как в естественных популяциях, так и в искусственно созданных насаждениях и при интродукции.

Не исключено, что изначально ареал карельской березы занимал единое пространство, но затем в процессе эволюции приобрел выраженную фрагментированность, что повлекло за собой изменение границ ареала в целом. Кроме того, низкая конкурентоспособность карельской березы, слабое естественное возобновление (о чем свидетельствует почти полное отсутствие виргинильных и молодых генеративных растений на всем протяжении ее ареала), а также многочисленные неконтролируемые рубки привели к резкому снижению в начале 21-го века численности и жизнеспособности популяций карельской березы, а также занимаемой ею площади вплоть до полного исчезновения на территории ряда стран и регионов.

Таким образом, в силу присущих ей особых свойств, вследствие резкого сокращения численности карельская береза, как и прежде, остается в центре внимания многих исследователей и многочисленных любителей природы. Благодаря работе ученых постоянно появляются и накапливаются все новые данные, однако до сих пор не решены два главных вопроса — о ее происхождении и о причинах образования узорчатой текстуры в древесине. Именно им посвящено данное учебное пособие, которое предназначено не только студентам и аспирантам соответствующих специальностей, но и широкому кругу читателей, интересующихся природой и ее загадками.

ГЛАВА 1

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА — ВЫСОКОЦЕННОЕ РАСТЕНИЕ И УНИКАЛЬНЫЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЪЕКТ

Мировую известность карельская береза получила благодаря необычному строению древесины, проводящие элементы которой направлены не строго вертикально, а под разными углами, что приводит к образованию в ней извилистой линии годичных колец, появлению «узорчатости» и оригинальной цветовой гаммы (рис. 1, А), очень напоминающей мрамор, и которая к тому же является очень твердой и тяжелой (твёрдость по Бринеллю — от 3,5 до 5,0; плотность — от 670 до 840 кг/м³). Благодаря уникальной текстуре древесина карельской березы более пяти столетий активно используется человеком, высоко

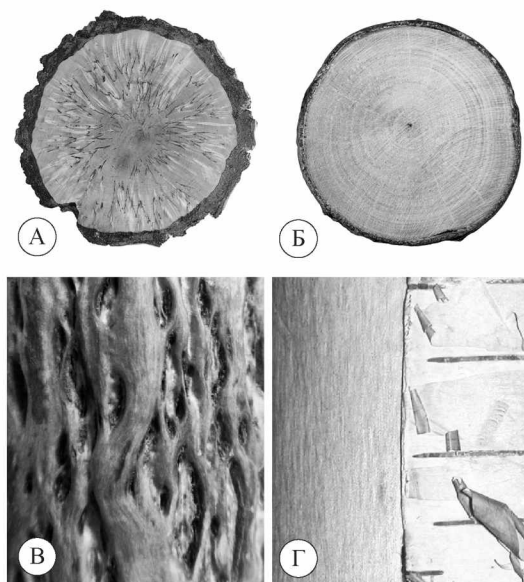


Рис. 1. Поперечные спилы и поверхность древесины ствола после снятия коры: рельефная у карельской березы (А, В) и ровная у березы пушистой (Б, Г)

ценится на мировом рынке и в отличие от других древесных пород продается в килограммах (а не в кубических метрах!), а декоративно-художественные изделия из нее (от бытовых предметов до интерьеров) получили широкую известность. По оценке немецких специалистов карельская береза принадлежит к самым дорогим облицовочным шпонам вообще и является наиболее ценным по качеству шпоном березовых. Сейчас, когда первоначальный интерес к искусственно созданным материалам, используемым в быту, заметно снизился, это делает продукцию из карельской березы еще более востребованной.

Однако наличие узорчатой текстуры в древесине карельской березы является важной, но далеко не единственной характеристикой, отличающей ее от ближайших сородичей — березы повислой и березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Рассмотрение основных биологических особенностей карельской березы — популяционно-видовых, анатомо-морфологических, цитологических, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических, которые для удобства сведены нами в таблицу (табл. 1), и сопоставление их с аналогичными характеристиками, например, березы повислой, разновидностью которой все еще официально считается карельская береза, дает возможность говорить о ней как об уникальном биологическом объекте. По совокупности они позволяют утверждать, что карельская береза произрастает исключительно на территории стран, расположенных на побережье Балтийского моря и прилегающих к нему территориях, встречаясь во вполне определенных местообитаниях (в том числе на землях с низким плодородием), во многих случаях непригодных для других видов древесных растений. При этом она характеризуется существенным разнообразием по целому ряду признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины, а также толщину коры, которое проявляется при произрастании деревьев как в одинаковых условиях, так и в разных частях ареала карельской березы, а также при ее интродукции.

Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым, в частности, относятся утолщения или выпуклости, визуально различимые на поверхности ствола, изредка они бывают и на скелетных ветвях кроны. При этом далеко не всегда величина и количество выпуклостей соответствуют степени

Таблица 1. Биологические особенности карельской березы и березы повислой (по: Ветчинникова, Титов, 2023)

Особенности и признаки	Карельская береза	Береза повислая
Популяционно-видовые		
Ареал	Дизъюнктивный, локальный	Сплошной, широкий
Пространственное распределение	Одиночное или групповое	Лесообразующая порода
Конкурентоспособность	Крайне низкая	Высокая
Жизнеспособный подрост	Редко, практически отсутствует	Обильно, повсеместно
Динамика численности популяций	Отрицательная	Положительная
Продолжительность жизни, лет	100 и более (35–50 при высокой плотности)	120–150
Возрастные группы	От ювенильных (j) до сенильных (s)	Преобладают средневозрастные (g ₂) и старые генеративные деревья (g ₃)
Экологическая ниша	Открытые места, часто малоблагоприятные для других древесных видов	Леса, сухие и относительно бедные местообитания
Уровень инбридинга	Повышенный	Низкий
Наследование отличительных признаков (текстура древесины, форма роста и тип поверхности ствола)	Устойчивое (в случаях эффективной численности популяции или при контролируемом опылении)	Устойчивое
Фертильность пыльцы	Средняя	Средняя
Жизнеспособность пыльцы	Низкая	Высокая
Категория редкости таксона	EN — находящийся в опасном состоянии (исчезающий)	Отсутствует
Анатомо-морфологические		
Жизненная форма	От дерева до кустарника	Дерево
Тип поверхности ствола	Шаровидноуплощенный, мелкобугорчатый, ребристый	Ровный, гладкий
Текстура древесины, направленность волокон	Узорчатая: волокна направлены под разными углами	Прямоволокнистая, слабовыраженная

Окончание табл. 1

Особенности и признаки	Карельская береза	Береза повислая
Активность камбия по окружности ствола	Неравномерная	Равномерная
Объем древесной паренхимы	Высокий	Низкий
Объем сердцевинных лучей	Высокий	Средний
Длина волокнистых элементов	Укороченная	Нормальная
Цитологические		
Число хромосом	28 (диплоид) с варьированием от 23 до 42	28 (диплоид)
Уровень миксоплоидии	Высокий	Низкий
Активность цитомиксиса	Повышенная	Слабая
Физиолого-биохимические		
Высокое содержание суммарных липидов	В лубе	В бересте
Активность сахарозсинтазы	Низкая	Высокая
Активность апопластной инвертазы	Высокая	Низкая
Молекулярно-генетические		
Размер генома (млн пар оснований ДНК)	Не установлен	Около 440
Маркерные специфичные фрагменты ДНК	Три — семь	Не обнаружены

выраженности рисунка в текстуре древесины. Существует и другая крайность, когда внешние признаки практически отсутствуют, а на поперечном спиле можно увидеть насыщенную текстуру. При снятии коры, что легко сделать в период активного камбиального роста (в Карелии это июнь-июль), становятся видимыми признаки, прямо свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине карельской березы. Они обнаруживаются в виде рельефной или ямчатой поверхности с многочисленными эллипсовидными углублениями, несколько вытянутыми вдоль ствола (рис. 1, В).

У березы повислой и березы пушистой при снятии коры открывается ровная прямоволокнистая поверхность (рис. 1, Б, Г). На внутренней стороне коры карельской березы в местах образования узорчатой древесины наблюдаются соответствующие форме и размерам ямок килевидные выступы, отсутствующие у других видов березы. Отдельные участки ровной поверхности на стволе имеются и у типичных узорчатых форм карельской березы (например, у деревьев с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола), а чаще они обнаруживаются в верхней части ствола и/или на боковых побегах (ветвях).

Заметим, что разнообразие карельской березы определило и различные подходы к ее классификации. Наиболее широко признанными среди специалистов считаются классификации формового разнообразия карельской березы по форме роста (высокоствольная, короткоствольная и кустообразная) (рис. 2) и типу поверхности ствола (шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый) (рис. 3). Следует добавить, что при формировании узорчатой текстуры в древесине у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы преобладают шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных — в основном шаровидноутолщенный. У деревьев бывает и смешанный тип поверхности ствола: ребристо-бугорчатый, бугорчато-шаровидноутолщенный и т.д. Кроме древовидных форм у карельской березы иногда встречаются растения кустарниковой и кустовидной форм роста. В отличие от кустарниковой формы, кустовидные являются многоствольными, но у них отсутствует общий ствол в прикорневой части. В природных условиях иногда обнаруживаются гнездовидные древовидные растения, которые также являются многоствольными. Их происхождение обусловлено развитием порослевых побегов, как правило, на месте ранее вырубленного или погибшего исходного дерева. Число стволов в «гнезде» варьирует от 2 до 8, редко более. В случаях, если сформировавшаяся группа деревьев представлена не только карельскими, но и обычными березами, то последние скорее всего происходят из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня.

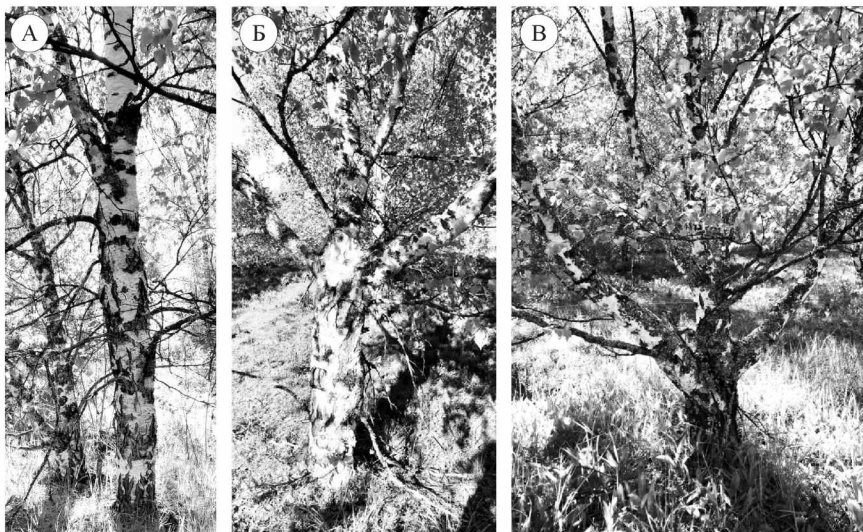


Рис. 2. Формы роста карельской березы: высокоствольная (А), короткоствольная (Б), кустообразная (В)

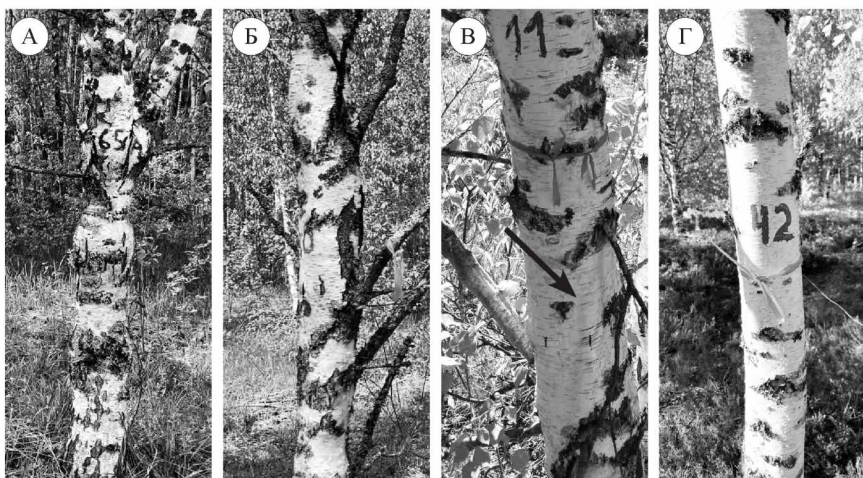


Рис. 3. Типы поверхности ствола у карельской березы: шаровидноутолщенный (А), мелкобугорчатый (Б), ребристый (ребра отмечены стрелкой) (В) и без признаков «узорчатости» (Г)

Образование узорчатой текстуры в древесине карельской березы проявляется внешне не сразу, ее косвенные признаки становятся различимыми чаще всего только на 8–10-й год развития растений (рис. 4). Однако у одних они становятся заметными уже в возрасте 3–5 лет, а у других — только в 20–25, но могут и вовсе не проявиться (рис. 3, Г). Именно вследствие этого сердцевина древесины карельской березы на поперечном спиле имеет форму многолучевой звездочки (вероятно, поэтому рисунок карельской березы финны часто называют «цветком»).

Особо следует сказать о предельном возрасте карельской березы. Изучение природных популяций в последние десятилетия показало, что на всей территории ареала карельской березы встречаются деревья, возраст которых составляет 100 и более лет. Однако в силу низкой конкурентоспособности при высокой плотности древостоя (число деревьев на единицу площади) она выпадает из насаждений уже в возрасте 30–40 лет.

Карельская береза, подобно всем представителям рода Береза, относится к ветроопыляемым растениям и размножается преимущественно семенами. По всей вероятности, она имеет гибридное происхождение, поскольку так же легко скрещивается с березой повислой и березой пушистой, как и последние между собой, несмотря на то, что береза пушистая в отличие от них имеет тетраплоидный, а не диплоидный набор хромосом. При высокой концентрации деревьев (например, в специальных теплицах или при контролируемом

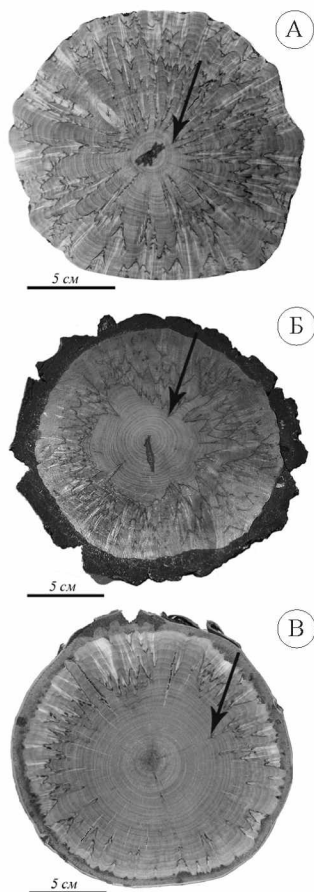


Рис. 4. Начало формирования узорчатого рисунка в древесине карельской березы на 8-й (А), 15-й (Б) и 25-й (В) год развития

опылении) доля растений с ярко выраженными признаками, свойственными карельской березе, составляет в потомстве 90 % и более. Это говорит об устойчивом характере наследования узорчатой текстуры в древесине при семенном размножении карельской березы и, более того, дает веские основания для предположения о ее генетической обособленности от березы повислой.

Несмотря на трудности изучения кариотипов у представителей рода *Betula* (из-за очень малого размера хромосом — не более 2 μ), установлено, что карельская береза представляет собой диплоид с количеством хромосом, равным 28, которое, однако, может варьировать в диапазоне от 23–25 до 40–42. Это говорит о наличии в соматических тканях узорчатых особей миксоплоидии и свидетельствует в пользу ее гибридного происхождения.

Резюмируя сказанное, следует еще раз подчеркнуть, что несмотря на широкое распространение представителей рода Береза в Северном полушарии, карельская береза произрастает только на территории стран Балтийского региона. Очевидно, что биологические особенности карельской березы и ее внутривидовое разнообразие позволили ей закрепиться на определенной территории, природно-климатические условия которой способствовали не только ее появлению, но и сохранению. При этом она обладает отчетливо выраженной генетической обособленностью, отражающей особое направление в эволюции представителей рода *Betula*, а наличие узорчатой текстуры в древесине является одним из главных отличительных признаков (свойств) карельской березы, который, как нам представляется, детерминирован генетически.

ГЛАВА 2

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

За многие годы исследований во взглядах на происхождение карельской березы сформировались и утвердились два принципиально разных подхода (рис. 5). С позиции одного из них появление карельской березы является следствием развития патологических процессов, обусловленных действием тех или иных факторов внешней среды биотической или абиотической природы. Согласно другой точке зрения, более широко распространенной в настоящее время, появление карельской березы связано с определенными генетическими процессами и действием внутренних генетических факторов. Рассмотрим более подробно существующие точки зрения на происхождение карельской березы, при этом будем придерживаться главным образом хронологической последовательности их появления, с тем чтобы в какой-то мере отразить эволюцию взглядов и представлений по данному вопросу.

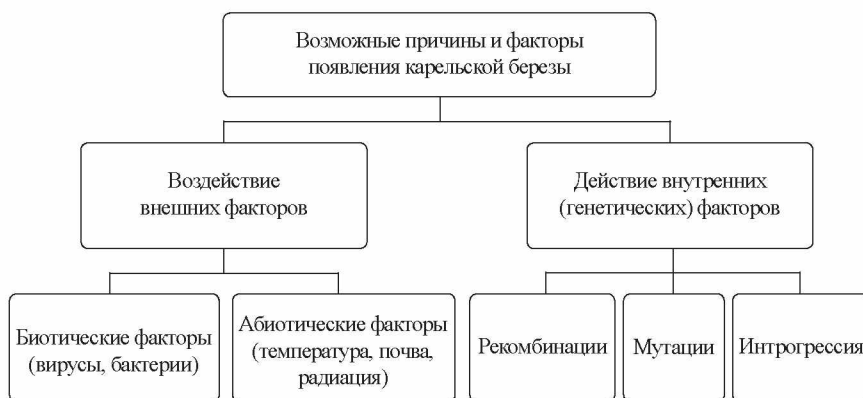


Рис. 5. Наиболее вероятные причины и факторы, с действием которых может быть связано появление карельской березы

2.1. Роль факторов внешней среды

Первоначально по вопросу происхождения карельской березы доминировала точка зрения, согласно которой она появилась в результате процессов, обусловленных действием тех или иных факторов внешней среды биотической или абиотической природы (см. рис. 5).

Гипотеза об «инфекционном» происхождении. Сторонники роли инфекционного фактора в происхождении карельской березы считали, что она появилась в результате аномального развития обычной березы, обусловленного ее инфицированием какими-то бактериями или вирусами. Однако данная точка зрения, которая была особенно популярна в прибалтийских странах, не получила по-настоящему широкого распространения, поскольку так и не были обнаружены ни бактерии, ни вирусы, с которыми можно было связать факт появления карельской березы. Справедливости ради следует сказать, что иногда и теперь гипотезу инфекционного происхождения карельской березы упоминают некоторые авторы, и мы еще раз вернемся к ней при рассмотрении причин и механизмов возникновения узорчатой текстуры в древесине.

«Патологическая» гипотеза. Сторонники патологического происхождения карельской березы причиной ее появления считают воздействие абиотических факторов внешней среды, таких как пониженная температура воздуха и/или почвы, радиация, особый состав почвы и т.д., которые способны в определенных случаях изменять или нарушать естественное развитие растений.

Не так давно Л. Л. Новицкой высказано предположение о появлении карельской березы благодаря специфическому сочетанию температуры воздуха, освещенности, влажности и плодородия почвы, комплексное воздействие которых способствует повышению уровня сахарозы во флоэмном экссудате, что, в свою очередь, ведет к изменению в работе камбия. По мнению автора, именно эти факторы определяют границы распространения карельской березы. Например, продвижение карельской березы в северном направлении ограничивается температурой воздуха (15 °С и ниже), а в южном и восточном — уровнем плодородия почвы (низким или, наоборот, высоким). Тогда с усилением тенденции глобального потепления климата,

наблюдаемого в последние десятилетия, логично было бы ожидать повсеместное увеличение количества деревьев карельской березы. Однако фактически в пределах всего ее ареала пока происходит обратное явление: численность карельской березы в природных популяциях заметно сокращается, а жизнеспособный подрост практически отсутствует.

Добавим к этому, что опыт интродукционной работы с карельской березой, который насчитывает уже десятки лет, опровергает предположение о зависимости индукции процесса образования узорчатой древесины от температуры, состава почвы или других внешних факторов. К настоящему времени зона интродукции карельской березы занимает обширную территорию (от Финляндии на севере до Узбекистана и Киргизии на юге) и, расширяясь преимущественно в юго-восточном направлении, далеко выходит за границы естественного ареала. Анализ результатов интродукции показывает также, что практически во всех природно-климатических условиях — от северной тайги с умеренно холодным климатом до лесостепи с резко континентальным — карельская береза сохраняет не только свои биологические особенности, но и близкие по ритмам ростовые процессы и особенности фенологического развития, присущие ей в естественных местообитаниях. Хотя прохождение отдельных фенофаз может сдвигаться на более ранние (в южных широтах) или более поздние (в северных широтах) сроки. Карельская береза способна расти в широком диапазоне почвенных условий — от песчаных и суглинистых до подзолистых и черноземных — и даже при явно нарушенном почвенном покрове (например, в ходе рекультивации земель).

Способность же карельской березы произрастать на каменистых почвах и в других местах, менее благоприятных для других древесных пород, скорее объясняется ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш с освещенностью, достаточной для ее роста и развития. Подтверждением этого является, в частности, тот факт, что в отличие от березы повислой в насаждениях карельской березы у краевых деревьев происходит изменение направления роста ствола и даже формы кроны: дерево становится наклонным в сторону открытых пространств и/или наибольшей освещенности, что не свойственно березе повислой (рис. 6, А).

Более того, при высокой плотности насаждения у карельской березы усиливается скорость вертикального роста на фоне торможения радиального и формирования узорчатой текстуры в древесине (рис. 6, Б). Неслучайно существует явно выраженная взаимосвязь между уровнем освещенности и процессом формирования узорчатой древесины: при недостатке света рисунок в древесине карельской березы может сформироваться односторонним (рис. 7, А), а при высокой плотности посадки деревьев замедляться в развитии (рис. 7, Б) или отсутствовать вообще.

Наряду с результатами работ по интродукции, важным аргументом против «инфекционного» и/или «патологического» происхождения карельской березы является и то обстоятельство, что до сих пор отсутствуют убедительные доказательства, подтверждающие способность тех или иных факторов биотической (бактерии, вирусы) или абиотической (температура, состав почвы, радиация и т.п.) природы вызывать формирование узорчатой текстуры в древесине у березы повислой, не имеющей к этому генетической предрасположенности.

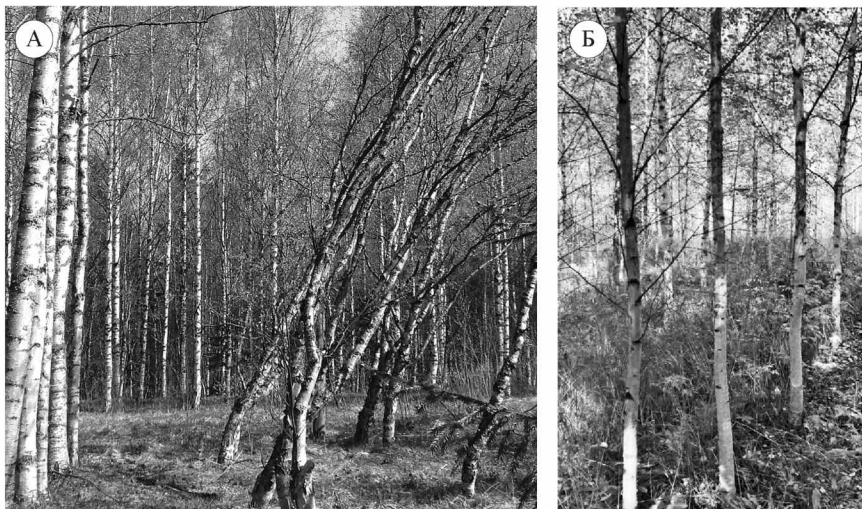


Рис. 6. Изменение роста и развития карельской березы в ответ на ухудшение световых условий при высокой плотности насаждения: наклоненная форма кроны у деревьев (А); замедление, а затем и прекращение развития узорчатой текстуры в древесине (Б)

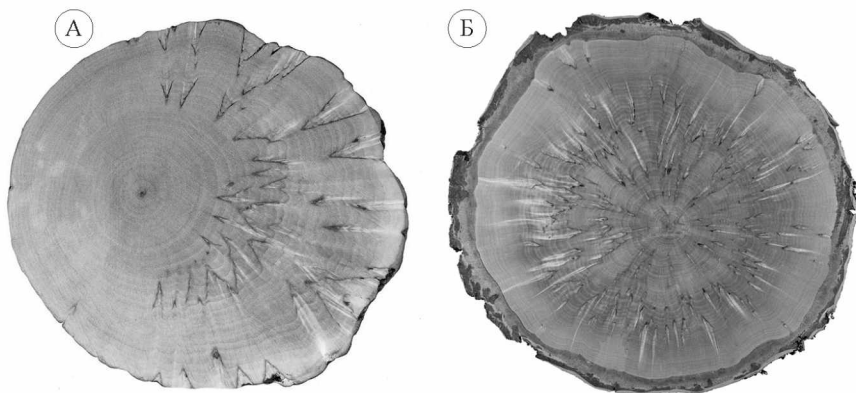


Рис. 7. Примеры одностороннего формирования (А) или ослабления интенсивности развития (Б) узорчатой текстуры в древесине ствола карельской березы, обусловленные разными световыми условиями и/или плотностью насаждения. Поперечные спилы

Таким образом, появившиеся на ранних этапах изучения карельской березы предположения о ее «инфекционном» или «патологическом» происхождении спустя многие годы так и не получили достаточно убедительных научных подтверждений и сегодня интересны скорее уже с исторической точки зрения.

2.2. Генетическая природа феномена «карельская береза»

Как известно, основные источники генетической изменчивости в популяциях одного и того же вида (внутривидовой) — мутации, рекомбинации и поток генов (дрейф генов) из других популяций — реализуют себя через половой процесс при скрещивании генетически различающихся родительских форм с образованием генетически гетерогенных популяций, т.е. гетерогенного материала, который в процессе эволюции подвергается действию естественного отбора. В таких популяциях наблюдается дивергенция (расхождение) по отдельным признакам, комплексам признаков и т.д., что в конечном счете может приводить к образованию новых видов. Такого рода представления использовались и для объяснения происхождения карельской березы.

Мутационная гипотеза. Некоторые авторы допускали возможность мутационного происхождения карельской березы (см. рис. 5), не указывая, однако, при этом, о каких мутациях идет речь: геномных, хромосомных, генных и т.д. Например, при обработке растений колхицином, в результате которой обычно происходит изменение числа хромосом, в отдельных случаях отмечали развитие «узорчатости» в древесине обычной березы. В более ранних экспериментах, направленных на искусственное получение мутантов у березы 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, невелико, и рассчитывать в настоящее время на достижение значительного прогресса в разведении лесных древесных растений с помощью способов и методов, вызывающих изменения в их геномах, очевидно, трудно.

В литературе имеются также сведения о том, что в потомстве березы повислой при ее совместном произрастании с березой пушистой сравнительно часто наблюдается появление измененных кариотипов. Например, 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 приходилось немногим более 10%. Карельская береза представляет собой скорее диплоид с количеством хромосом, равным 28 (как у березы повислой), которое, однако, может варьировать в диапазоне от 23–25 до 40–42. Биологическая роль и причины данного явления пока не установлены. Возможно, это связано с панмиксией, когда в результате свободного опыления особей внутри близкородственных видов или между ними происходит случайное слияние разных типов гамет.

Не доказана и связь между происхождением карельской березы и мутагенным воздействием газа радона, наличие которой предположили некоторые авторы, хотя нередко формирование аномальных образований в виде наплывов на стволе или «ведьминых мётел», например, у сосны совпадает с разломами земной коры, вдоль которых зафиксированы выходы радона. Не исключено, что «ведьмины мётлы» (рис. 8) могут быть результатом соматической мутации, хотя большинство исследователей придерживаются точки зрения



Рис. 8. «Ведьмины мётлы» в кроне и на стволе березы пушистой
(дендрарий г. Хорсхольма, Дания)

их патологического происхождения, считая необычное ветвление следствием поражения растений определенными видами грибов или микроорганизмов.

Кроме того, как известно, у растений чаще встречаются генные мутации, приводящие к изменению одного или нескольких признаков. В частности, более вероятно мутационное происхождение в случае появления в условиях Северной Европы других редких представителей рода *Betula*, например, далекарлийской березы (*B. pendula* Roth f. *dalecarlica* (L. f.) Schneid) (рис. 9, А) и краснолистной березы (*B. pendula* Roth f. *purpurea* (André) Schneid) (рис. 9, Б), обладающих декоративной формой или особой окраской листовой пластинки. Краснолистные разновидности древесных растений возникают, по-видимому, в результате мутации генов, контролирующих синтез ферментов, с работой которых связано повышенное образование одного из антоциановых компонентов — пеолидина. Как установлено, у ряда видов древесных растений



Рис. 9. Примеры изменения листовой пластинки в результате мутаций: рассеченная форма у далекарлийской березы (А), особая раскраска у краснолистной березы (Б), возникших в условиях Северной Европы

антоцианы образуются лишь осенью, когда в листьях накапливаются значительные количества растворимых сахаров, а синтез хлорофилла прекращается. У деревьев, не образующих антоцианов (к ним относятся и береза), разрушение хлорофилла приводит к «проявлению» других пигментов — каротиноидов, в результате листья приобретают желтую окраску. Антоцианы в силу присущих им физико-химических свойств поглощают избыточные кванты света, усиливая, наряду с ксантофиллами, защитные функции растений. Однако эффективность фотосинтеза у красных листьев ниже, чем у зеленых, что ведет к снижению скорости роста растений. Поэтому носители пурпурнолистной мутации в природных условиях постепенно элиминируются, но хорошо сохраняются в культуре за счет вегетативного размножения. В случае развития лопастей в листовой пластинке ключевую роль, по-видимому, играют гены подсемейства *KNOX*, которые

кодируют транскрипционные факторы, контролирующие программы развития надземной части сосудистых растений (в том числе формирование апикальной меристемы побегов и морфогенез листовой пластинки). «Плакучий» фенотип кроны, характерный для березы Юнга (*B. pendula* Roth f. *Youngii* C. K. Schneid), основные (скелетные) ветви которой не могут расти вертикально, по всей вероятности, связан с генами семейства *LAZY1*, контролирующими угол роста боковых побегов. Добавим, что соответствующие белки *LAZY1* влияют на геотропизм посредством регулирования транспорта ауксина и его распределения в стволе растений. Однако у карельской березы генные мутации пока не обнаружены.

Рекомбинационная гипотеза. Как известно, значительная часть наследственной изменчивости у многих видов связана с рекомбинацией генетического материала (см. рис. 5). Рекомбинации могут происходить путем перераспределения генетического материала на уровне хромосом в мейозе, слияния случайных гамет при оплодотворении, в результате обмена частями между гомологичными хромосомами и т.д. В частности, существует предположение, что предковые формы карельской березы благодаря рекомбинации приобрели в процессе развития широкую генетически обусловленную норму реакции, в пределах которой и проявляется ее разнообразие по форме роста и внешним признакам поверхности ствола.

Полностью исключать важную роль мутаций и рекомбинаций в проявлении внутри- и межвидового разнообразия, например, у представителей рода *Betula*, имеющего обширный ареал в Северном полушарии, по-видимому, нельзя. Однако при наличии у карельской березы фрагментированного ареала трудно представить, чтобы одни и те же мутации (которые носят случайный характер и не являются направленными) или рекомбинации неоднократно возникали примерно в одно время, а затем закрепились в потомстве растений, произрастающих на значительном удалении друг от друга и в разных природно-климатических условиях (с севера на юг — от Финляндии до Словакии — и с запада на восток — от Дании до России). На наш взгляд, в отношении карельской березы речь, скорее всего, может идти об интрогрессии, т.е. гибридизации между близкородственными видами или разновидностями.

2.3. Эколого-генетическая гипотеза

Согласно эколого-генетической гипотезе появление карельской березы как самостоятельной формы исключительно на территории северо-западной части континентальной Европы может быть результатом особого направления в эволюции берез, сложившегося в специфических условиях данного макрорегиона и вызванного гибридизацией ее близкородственных видов в зонах вторичной интрогрессии (в гибридной зоне или территории с высокой концентрацией близкородственных видов). При этом основными факторами и условиями, предопределившими когда-то появление здесь карельской березы, служат, с одной стороны, совместное произрастание разных видов березы (широко распространенных в настоящее время — березы пушистой *B. pubescens*, березы повислой *B. pendula*, а также их форм и гибридов; ранее — березы карликовой *B. nana* L., березы приземистой, или низкой *B. humilis* Schrank, возможно, и других видов, которых уже нет в природе), а с другой — нестабильность природно-климатических условий, следствием которой в отдельные годы могло стать устранение фенологической изоляции, обычно существующей между этими видами, что в свою очередь могло способствовать синхронизации их



Рис. 10. Изменения в абиотической и биотической среде, предположительно обусловившие появление и распространение карельской березы

цветения и повторному скрещиванию с одним или обоими родительскими видами. Скорее всего, именно высокая генетическая полиморфность представителей рода *Betula* в зонах вторичной интрогрессии и адаптивный характер многих их анатомо-морфологических признаков и физиолого-биохимических особенностей, сложившихся в этих специфических условиях, позволили ей закрепиться на данной территории, природно-климатические особенности которой способствовали не только появлению карельской березы, но и ее сохранению (рис. 10).

Рассмотрим подробнее факторы и условия появления карельской березы в северо-западной части континентальной Европы.

2.3.1. Природно-климатические особенности макрорегиона

Специфичность климата Западной Европы (одного из самых нестабильных макрорегионов мира) определяется значительным влиянием, с одной стороны, мощного теплого океанического Северо-Атлантического течения, являющегося северо-восточным продолжением Гольфстрима, а также теплых западных ветров со стороны Атлантического океана, а с другой — полярных арктических масс холодного воздуха со стороны Северного Ледовитого океана. В результате здесь существуют постоянные области высокого и низкого давления: высокого — в районе Азорских островов (Азорский максимум) и низкого — вблизи Исландии (Исландский минимум), на границе между которыми возникают климатологические фронты — мощные циклоны, приносящие в Европу зимой оттепели, летом — дождливую погоду и обуславливающие часто наблюдаемые резкие колебания температуры и влажности.

Современные климатические и дендрохронологические реконструкции подтверждают существование резкого похолодания на территории Западной Европы в зимний период в 13–19-м веках (рис. 11, А), причем точно датированный материал показывает, что в 1258 и 1259 гг. в Северном полушарии было самое холодное лето в прошлом тысячелетии. Похолодание произошло внезапно, когда в северной Скандинавии начали наступать ледники, в Италии выпал снег, а в Шотландии и Англии замерзли реки, что не наблюдалось ранее. Позднее, зимой 1620/21 г., в итальянском г. Падуе (40 км

западнее г. Венеции) снег покрыл землю, а в 1621 и 1669 гг. замерзал пролив Босфор. Новая волна похолодания наблюдалась в 18-м веке: зимой 1708/09 г. сковывалась льдом вода у берегов Адриатического моря, в 1784 г. аномальные морозы наблюдались в Париже. В дальнейшем этот период (примерно между 1300 и 1850 гг.), который считается самым холодным по среднегодовым температурам за последние две тысячи лет, получил название Малого ледникового периода. В этом временном промежутке, кроме того, были отмечены длительные периоды существенно пониженной инсоляции (облучения земной поверхности солнечной радиацией) (рис. 11, Б), известные как Spörer Minimum (1460–1550 гг.), Maunder Minimum (1645–1715 гг.), а также менее выраженный Dalton (Modern) Minimum (1790–1830 гг.).

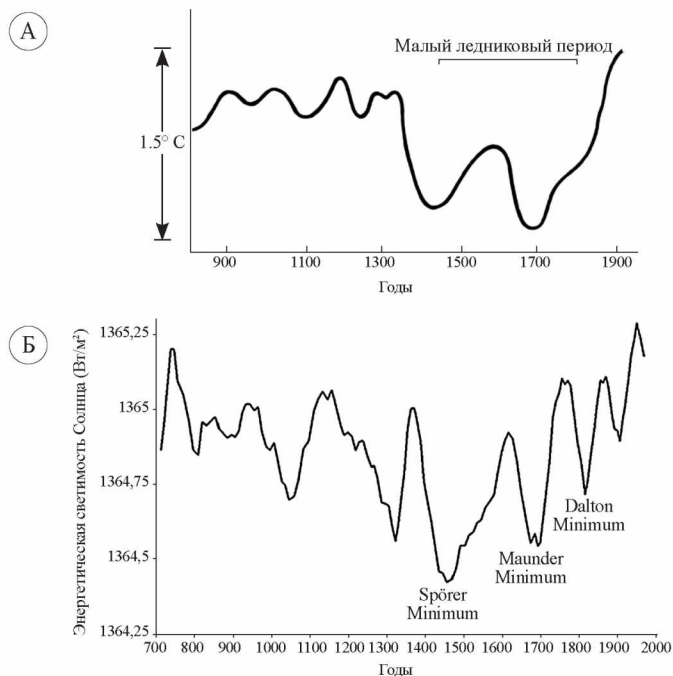


Рис. 11. Климатические реконструкции отклонений от долгосрочного среднего летних температур (по: Imbrie, Imbrie, 1979) (А) и солнечной активности (по: Eddy, 1976; Delaygue, Bard, 2011) (Б) за период 700–2000 гг.

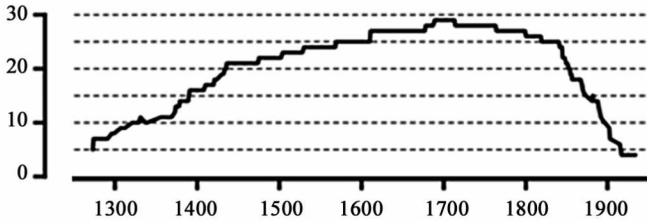


Рис. 12. Дендрохронологические реконструкции динамики лесных пожаров в Северной Европе за период 1300–1900 гг. (по: Drobyshev et al., 2015)

Такого рода изменения природно-климатических условий могли стать причиной освоения растениями новых незанятых ниш с уровнем освещенности, достаточным для их нормального роста и развития.

Добавим, что несмотря на существенное похолодание, рассматриваемый период на территории северо-западной части континентальной Европы характеризуется значительным увеличением количества лесных пожаров (рис. 12), связанных, в частности, с развитием подсечного земледелия (одна из примитивных ранних систем земледелия лесной зоны, основанная на выжигании леса и посадке на этом месте сельскохозяйственных растений). Пожары, с одной стороны, оказывали на карельскую березу, так же как и на другие виды деревьев, губительное влияние, а с другой — отчасти способствовали ее расселению.

Косвенно о возможности появления карельской березы именно во время Малого ледникового периода свидетельствуют также и некоторые исторические факты. Например, по данным финских исследователей, торговля древесиной карельской березы в Финляндии известна лишь с 16 века, а в коллекции Скандинавского музея (г. Стокгольм, Швеция) первые официально датированные изделия из карельской березы относятся к 1726 г. При этом наиболее ранние предполагаемые даты изготовления ряда предметов — 1564 и 1617 гг.

Хорошо известно, что крупномасштабные климатические отклонения, как правило, влекут за собой те или иные изменения в структуре биоценозов, в том числе такие, как появление одних видов и исчезновение других. Например, недавно осуществлена реконструкция динамики численности популяций березы повислой. Установлено, что,

несмотря на длительную историю вида (около 65 млн лет), увеличение эффективной численности и генетического разнообразия популяций березы повислой произошло лишь в течение последних 1–2 млн лет. Более того, в хорошо известные периоды геологических событий, которые сопровождались глобальными изменениями окружающей среды, — мел-палеоген (K-Pg), эоцен-олигоцен (E-Og), средний миоцен (M), плейстоцен (Ple) — были зарегистрированы резкие спады численности популяций многих видов, включая и березу повислую.

В этой связи интересна точка зрения ряда авторов, согласно которой на формирование северных видов растений оказали влияние своеобразные условия, существовавшие на территории Фенноскандии в ледниковый и послеледниковый периоды (опускание и поднятие суши, трансгрессии и регрессии моря, резкие изменения климатических условий). Растения, в процессе эволюции оказавшиеся в состоянии изменить свое строение и жизненные функции, сохранились в рефугиумах, и некоторые из них дали начало новым видам. Среди наиболее древних реликтов ледникового времени здесь считается, например, береза извилистая (*B. tortuosa* Ledeb. = *B. czherepanovii* N. I. Orlova), а береза повислая — лишь послеледниковым мигрантом. Отсюда следует, что окончательно состав древесной флоры Фенноскандии скорее всего сложился в послеледниковое время после освобождения поверхности суши ото льда последнего оледенения и связан со значительными колебаниями климата в этот период.

2.3.2. Гибридная зона как предпосылка и условие интрогрессии

Становление и развитие современной растительности на значительной части Европы началось примерно 12000–10000 лет до н.э., когда отступающий ледник освободил обширные территории для ее расселения. Палеоботанические и палеогеографические исследования показали, что палеорастительность позднеледниковья-голоцена Фенноскандии была представлена «белой тайгой» или березовыми и сосново-березовыми лесами (табл. 2). Территория повторно заселялась за счет растений, преадаптированных к сходным суровым условиям (альпийские виды из прилегающих горных областей), или же сохранившихся видов из аналогичных экологических ниш прошлых эпох. В дальнейшем

периодически происходили изменения ареалов произрастающих здесь видов растений. Так, к началу суббореального периода (около 4700 лет до н.э.) береза почти полностью была вытеснена хвойными породами, сформировавшими послеледниковые леса (см. табл. 2).

Таблица 2. Динамика растительности южной Карелии в голоцене в соответствии с климатохронологической шкалой (по: Елина, Филимонова, 2007)

Рубеж, лет назад	Климат от современного уровня		Период	Виды-доминанты и содоминанты	Подзона
	Δt° года	Δ осадки, мм/год			
9300	-6	-175	PB	<i>Betula pubescens</i> , <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8900	-4	-150	BO ₁	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	ЛТ
8300	-1 (-3)	-75	BO ₂	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i> + <i>B. nana</i> + <i>Salix</i> sp.	СТ
8000	-2	-50	BO ₃	<i>Betula pubescens</i> + <i>Pinus</i>	СрТ
7000	+1	-25	AT ₁	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i> , эмпирическая граница <i>Picea</i>	СрТ
6000	0	175	AT ₂	<i>Pinus</i> + <i>Betula pubescens</i>	СР-ЮТ
4700	+2,5	0	AT ₃	<i>Pinus</i> + <i>Picea</i> + <i>Betula</i> + широколиственные породы	ЮТ (ПодТ)
4300	0	+50	SB ₁	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
3200	+2	+25 (+50)	SB ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> + широколиственные породы	ЮТ
2500	+1	+50	SB ₃	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i> (широколиственные породы)	Ю (Ср) Т
1800	+0,5	-50	SA ₁	<i>Picea</i> + (<i>Pinus</i>)	СрТ
800	+1	+25 (-25)	SA ₂	<i>Picea</i> + <i>Pinus</i>	СрТ
0	-1,5	-25	SA ₃	<i>Pinus</i> + <i>Picea</i>	СрТ

Примечание. Виды-доминанты выделены полужирным шрифтом. Периоды: PB — пребореальный, BO — бореальный, AT — атлантический, SB — суббореальный, SA — субатлантический. Подзоны: ЛТ — лесотундра, СТ — северная тайга, СрТ — средняя, ЮТ — южная, ПодТ — подтайга.

В настоящее время береза является здесь одной из главных лесообразующих пород и занимает от 10 до 30% всей покрытой лесом площади. Более того, северная граница распространения древесной растительности на северо-западе европейской части России образована березой, тогда как на восточно-европейском Севере — елью и березой, а от Урала до Чукотки — лиственницей.

Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов березы на территории северо-западной части Европы, по-видимому, стала важной предпосылкой для возникновения зон вторичной интрогрессии, которые обуславливают существенное повышение их генотипического и фенотипического разнообразия. Экспериментально проведенные внутри- и межвидовые скрещивания показали, что гибридизация основных видов рода *Betula*, произрастающих в европейской части их ареалов, вполне возможна, а среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствуют видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой. Наблюдаемая при этом амплитуда изменчивости свидетельствует о наличии большого числа гибридных растений (около 30%), у которых фенотипически проявляются признаки обоих видов.

Заметим, что интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрыwania ареалов родственных видов и при наличии экологических ниш, пригодных для распространения интрогрессантов, а также при нарушении репродуктивной изоляции и одновременности цветения этих видов. При отсутствии хотя бы одного из этих факторов естественная гибридизация между видами не происходит. Так, например, при продвижении на восток вероятность скрещивания березы повислой и березы пушистой резко снижается, поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются различия не только в сроках цветения, но и по условиям их местообитаний.

Прогресс, наблюдаемый за последние два десятилетия в области молекулярной филогеографии, не только открывает, но и уже в определенной степени демонстрирует новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье. В частности, анализ ядерной ДНК подтвердил существование двух предковых популяций березы повислой, условно разделенных

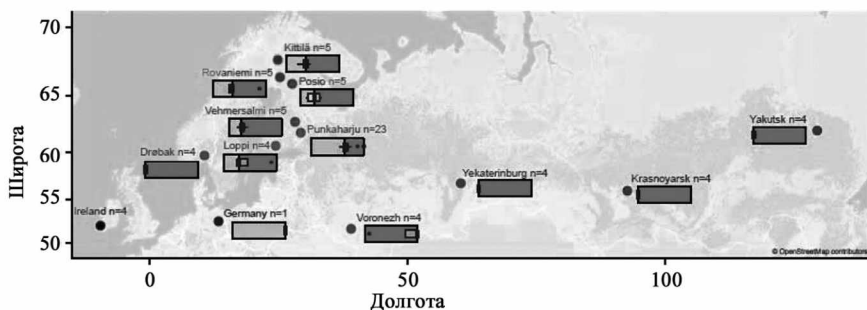


Рис. 13. Пространственное распределение изученных особей березы повислой и выявленные у них (на основании анализа ядерной ДНК) фрагменты генома западной (европейской) и восточной (азиатской) предковых популяций (по: Salojärvi et al., 2017)

на западные (европейские) и восточные (азиатские), с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии (рис. 13). По всей вероятности, это отражает географическое разделение видов во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее в результате изучения хлоропластной ДНК. На основании географического распределения генотипов и гаплотипов также установлено, что деревья березы повислой и березы пушистой в симпатрических популяциях (популяции разных видов, обитающих на одной и той же территории) более схожи между собой, чем деревья березы повислой, произрастающие в аллопатрических популяциях (популяции одного вида, обитающие в разных географических районах и/или изолированные друг от друга географическими барьерами, например, горами или реками), что скорее всего обусловлено их гибридизацией. Заметим, что пыльца у березы в отдельные годы может распространяться ветром в радиусе до тысячи километров, а одним из главных факторов, определяющих ее распространение, является климатический.

На основании секвенирования ядерного генома березы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях в бореальных лесах Евразии, получены первые результаты по изучению ее адаптаций, связанных с геномом. В частности, установлено, что в процессе эволюции у березы повислой происходили

полногеномные дубликации и тандемные дубликации. Изменение пloidности способствовало увеличению количества транскрипционных факторов, связанных с регуляцией роста и развития растений, а тандемные дубликации способствовали увеличению количества генов, участвующих в адаптации растений к факторам внешней среды. В ходе этих исследований у березы повислой впервые были обнаружены, к примеру, светочувствительные гены *PHYC* и *FRS10*, активность которых взаимосвязана с природно-климатическими условиями мест ее произрастания. Не исключено, что первичным импульсом для появления карельской березы могло стать изменение именно световых условий вследствие снижения солнечной активности (Spörer Minimum, а затем Mounder Minimum и Dalton Minimum) (см. рис. 11, Б), отмеченное во время Малого ледникового периода, которое потребовало поиска незанятых ниш с хорошей освещенностью, необходимой для нормального роста и развития растений. Одним из косвенных подтверждений этого выступают многочисленные наблюдения, которые показывают, что отстающие в росте растения карельской березы и затеняемые при смыкании крон рядом растущих безузорчатых форм или сопутствующих пород постепенно усыхают и гибнут, выпадая из насаждения. Другим косвенным доказательством служит способность карельской березы произрастать на каменистых почвах и в иных малоприемлемых для других древесных пород местах, но более открытых и хорошо освещенных.

Исследования последних десятилетий показывают, что современные виды березы характеризуются высоким уровнем разнообразия, в связи с тем что их изменчивость если не полностью, то в своей значительной части можно объяснить комплексом двойных и тройных гибридов и бэккроссов разных поколений. Результатом более ранней гибридизации считается и сам вид березы пушистой, что отчасти и является причиной его более высокого полиморфизма по сравнению с березой повислой.

Долгое время существовала точка зрения, согласно которой береза пушистая — автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Однако к настоящему времени убедительно доказано, что береза пушистая является

не автотетраплоидом, а аллотетраплоидом, т. е. в ее генотипе присутствуют два разных диплоидных генома, только один из которых может соответствовать геному березы повислой. Аллотетраплоидность березы пушистой, или присутствие в ее генотипе ($2n = 56$) генома березы повислой ($2n = 28$), очевидно, «облегчает» гибридизацию между этими видами, имеющими разную ploidy. При этом более часто встречается интрогрессия березы повислой с березой пушистой, а не наоборот.

2.3.3. Факты и наблюдения, указывающие на гибридное происхождение карельской березы

По внешним признакам (морфологическое строение побегов, форма кроны и т. д.), а также по эдафическим условиям в местах произрастания карельская береза проявляет большое сходство с березой повислой. Вероятно, поэтому многие специалисты считают карельскую березу разновидностью березы повислой.

С другой стороны, целый ряд авторов указывают на сходство карельской березы с березой пушистой. Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста — от высокоствольной до кустарниковой. Преимущественно у березы пушистой отмечено наличие капов, сувелей, «ведьминых метел» (см. рис. 8), а также быстрое сужение ствола, сильное разветвление и ослабленный прирост, извилистость ствола и ветвей, опушенность побегов и листьев в первые годы развития растений. Эти признаки отмечаются и у карельской березы.

В северо-западной части Европы береза повислая и береза пушистая обычно произрастают совместно. Финские исследователи неоднократно отмечали, что при посеве семян карельской березы обнаруживается и береза пушистая. Часто такие растения карельской березы описывали как «карельская береза пушистая». Кроме того, у карельской березы, как и у березы пушистой, все фазы цветения могут проходить при более высоких (почти в 2 раза) суммах положительных температур, чем у березы повислой.

По данным разных авторов, при свободном опылении карельской березы вероятность получения в потомстве растений с узорчатой древесиной невелика и составляет всего 2–3 %, в лучшем случае 25 %

или чуть выше. При контролируемом опылении деревьев карельской березы между собой доля растений с ярко выраженными признаками «узорчатости» составляет в потомстве 90 % и более. Это говорит об устойчивом характере наследования узорчатой текстуры в древесине при семенном размножении карельской березы и, более того, дает веские основания для выделения ее в качестве самостоятельного биологического вида.

Интересно, что в семенном потомстве карельской березы как от свободного, так и от контролируемого опыления отмечается значительная индивидуальная изменчивость растений по текстуре узорчатой древесины и не в меньшей степени внутри ствола конкретного дерева по ее плотности и местоположению. Даже в одной гибридной семье, полученной в результате скрещивания заранее отобранных растений, в потомстве у одних растений наблюдается высокая плотность рисунка и более или менее равномерное его расположение в древесине, а у других текстура может быть редкой и слабо выраженной или формироваться локально по стволу.

ГЛАВА 3

МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ УЗОРЧАТОЙ ТЕКСТУРЫ В ДРЕВЕСИНЕ

Несмотря на огромную важность, вопрос о возможных причинах и механизмах, обуславливающих формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы, до сих пор окончательно не решен, хотя ему посвящено большое число публикаций. Остановимся на основных гипотезах и предположениях, авторы которых дают то или иное объяснение рассматриваемому феномену. Для удобства изложения наиболее известные гипотезы мы условно разделили на четыре группы: «патогенная (инфекционная)», анатомо-морфологические, физиолого-биохимические и генетические.

3.1. «Патогенная (инфекционная)» гипотеза

Сторонники данной гипотезы, появившейся, по-видимому, первой, рассматривали наблюдаемое у карельской березы искривление волокон как аномальное явление и результат ответной реакции обычной березы на действие тех или иных патогенных факторов биотической природы. По мнению одних исследователей, возбудителем изменений в древесине карельской березы могут быть бактерии, поступающие через почки и чечевички в кору побегов. Другие же высказывали предположение о существовании вируса, который способен изменять направленность процесса ксилогенеза (формирования древесины). К примеру, в одной из относительно недавних работ карельская береза рассматривалась как частный случай «аномального морфогенеза» типа «stem pitting», описанный для плодовых растений и вызываемый вирусной инфекцией, приводящей к неспецифическим изменениям в строении древесины.

Однако против «патогенной (инфекционной)» гипотезы свидетельствует, например, факт отсутствия «заражения» подвоев березы повислой (или березы пушистой) под влиянием многолетнего контакта с привоем карельской березы и сохранение прививочными

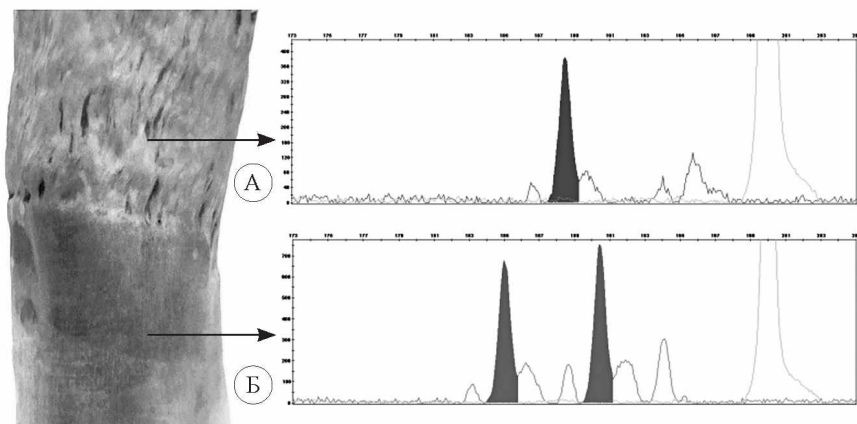


Рис. 14. Генотипирование тканей древесины прививки, составными компонентами которой являются: карельская береза — привой (А) и береза повислая — подвой (Б), по мультиплексовому набору, включающему SSR-маркеры по локусу L 1.10

компонентами (в пределах одного организма) морфологических особенностей двух генетически разных растений, участвующих в образовании осевых элементов единого ствола. Так, если в качестве привоя используются 2–3-летние побеги карельской березы, у которых отсутствуют визуально фиксируемые характерные для нее признаки, в дальнейшем, тем не менее, в древесине формируется узорчатый рисунок, соответствующий исходному дереву (рис. 14, А). При этом нижняя часть ствола (подвой) сохраняет признаки обычной прямоволокнистой текстуры в древесине, свойственной березе повислой или березе пушистой (рис. 14, Б). Использование микросателлитных SSR-маркеров (Simple Sequence Repeats) подтвердило, что прививочные компоненты сохраняют не только морфологические, но и генетические особенности двух разных растений, участвующих в образовании осевых элементов единого ствола (рис. 14). Более того, по мере развития растений сохраняется и та скорость радиального прироста, которая свойственна каждому из исходных деревьев (рис. 15). Если она интенсивнее у подвоя, то диаметр основания ствола (ниже границы срастания компонентов) в дальнейшем

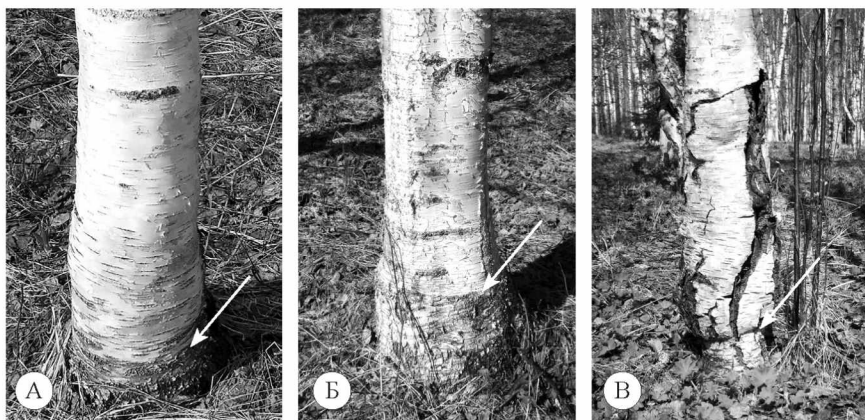


Рис. 15. Зона срастания привитых растений (указана стрелкой) в случаях равномерного развития радиального прироста (А) и при его ускоренном развитии у подвоя (береза повислая или береза пушистая) (Б) или привоя (карельская береза) (В)

будет больше по сравнению с привоем (выше границы срастания компонентов прививки) (рис. 15, Б). В противоположном случае активность роста по окружности ствола будет заметно выше у привоя по сравнению с подвоем (рис. 15, В).

Против «патогенной» гипотезы говорят и результаты опытов по трансплантации фрагментов тканей (как разновидности прививки) карельской березы (донор) на ствол обычной березы (реципиент), когда формирование узорчатой древесины и ее визуальное проявление на поверхности ствола также не выходит за размеры пересаженного участка (рис. 16, А), тогда как в присутствии бактерий или вирусов следовало бы ожидать «заражение» древесины и, соответственно, «аномальное» развитие всего ствола. Важно также отметить, что при трансплантации тканей полностью исключается влияние кроны дерева или корневой системы реципиента на процессы образования узорчатой текстуры в древесине донора. Так, в случае пересадки тканей «кольцом» (в виде пояса) на поперечных спилах, сделанных послойно (рис. 16, Б), видно, что в центральной области располагается древесина реципиента (березы пушистой), диаметр

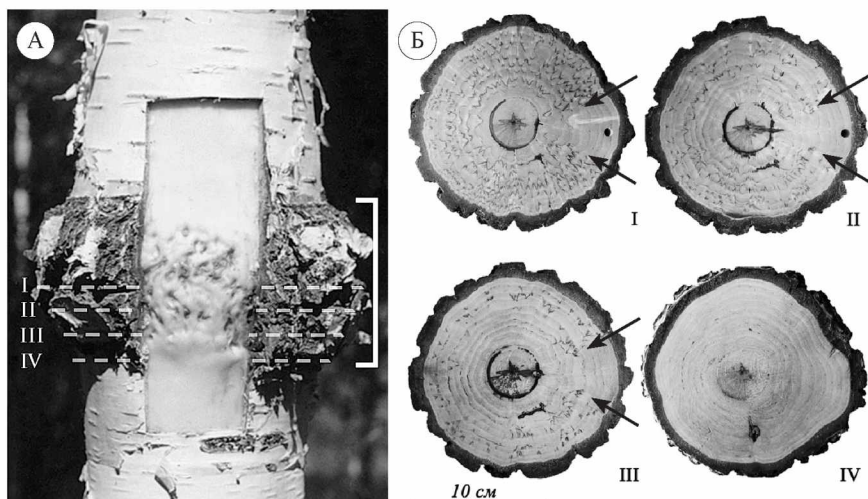


Рис. 16. Местоположение (А) и текстура древесины на поперечных спилах, сделанных послойно, в средней части (I) пересаженного участка донора (карельская береза) и ее изменения по мере удаления (II, III) в сторону древесины реципиента (IV) (береза пушистая) (Б). Стрелками указаны края соединения древесины донора с древесиной реципиента, образовавшейся (в виде сектора) по мере увеличения диаметра ствола

которой соответствует размеру, зафиксированному на момент выполнения работ по трансплантации. Вокруг нее в виде «кольца» просматривается раневая древесина, образованная в результате сращения тканей ствола двух разных организмов, которая в дальнейшем обрамляется древесиной донора. Светлая полоса, заметная на древесине сектора, образующегося в области соединения (стыка) краевых частей пересаженной ткани донора (карельская береза), является следствием заживления раны, нанесенной инструментами в процессе пересадки (рис. 16, Б, I). На нижерасположенных слоях поперечных срезов (рис. 16, Б, II–III), как и в древесине реципиента (березы пушистой) (рис. 16, Б, IV), такая полоса отсутствует. Эти опыты также показывают, что путем внешнего воздействия можно инициировать ускорение развития в древесине узорчатой текстуры, но это относится только к генетически предрасположенным в этом плане

растениям карельской березы. В случае березы повислой (или других видов березы) подобная реакция не наблюдается, хотя иногда в результате ранения может произойти образование извилистости в их древесине, но оно будет кратковременным, локальным и отличным по структуре от узорчатой древесины карельской березы.

Несостоятельность «патогенной (инфекционной)» гипотезы подтверждается и результатами работ по клональному микроразмножению, когда после предварительного обеззараживания клеток апикальной меристемы вегетативной ткани побегов, полученной в стерильных условиях *in vitro*, у растений-регенерантов сохраняются все свойства и признаки, визуально свидетельствующие о формировании узорчатой текстуры в древесине (рис. 17).

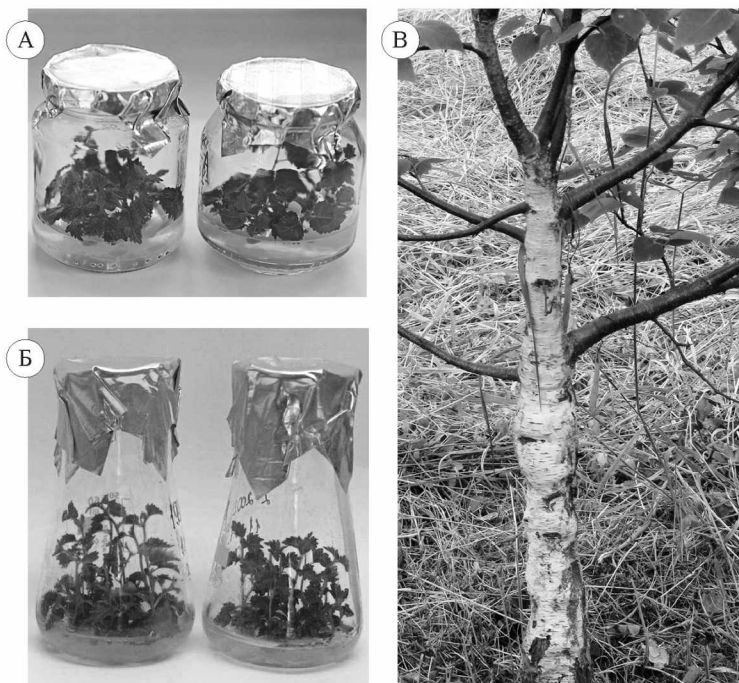


Рис. 17. Карельская береза *in vitro* (А, Б) и спустя четыре года после высадки в грунт с характерными для нее утолщениями на поверхности ствола (В)

Наконец, дополнительным аргументом против данной гипотезы выступает и то обстоятельство, что до сих пор отсутствуют научные публикации, в которых приводились бы убедительные данные, подтверждающие обнаружение бактерий или вирусов, которые способны вызывать изменения текстуры в древесине, ведущие к появлению «узорчатости».

Тем не менее следует сказать, что популярность «патогенной (инфекционной)» гипотезы в какой-то мере сохраняется до настоящего времени. Некоторые ее сторонники считают, что возбудителем могут быть если не бактерии или вирусы, то другие организмы, обладающие мутагенными свойствами. Кроме того, причиной образования узорчатой древесины могут, по мнению некоторых авторов, выступать ретротранспозоны или мобильные генетические элементы, которые располагаются в геноме многих организмов и, являясь важным компонентом ядерной ДНК, способны размножаться благодаря процессу обратной транскрипции, а их ДНК-копии встраиваться в разные участки генома, вызывая мутации. Однако доказательства проявления такого «вирусного мутагенеза» пока отсутствуют.

3.2. Анатомо-морфологические гипотезы

Рассматривая причины и механизмы образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы, многие исследователи связывают их со структурно-функциональными изменениями, происходящими в камбии. При этом некоторые из них обращали внимание на отмирание отдельных участков камбия, большинство же других указывали на ослабление функциональной активности камбия у карельской березы по сравнению с березой повислой и наличие в нем локальных нарушений. Среди причин таких нарушений одни авторы называли механическое воздействие на камбиальные клетки, например, каменистых клеток луба, а другие считали, что при интенсивном делении окружающих клеток у карельской березы раневой наплыв и коровая паренхима «инкрустируются» в древесину.

Высказывалась также точка зрения о сходстве древесины карельской березы с сердцевинными повторениями, наблюдаемыми

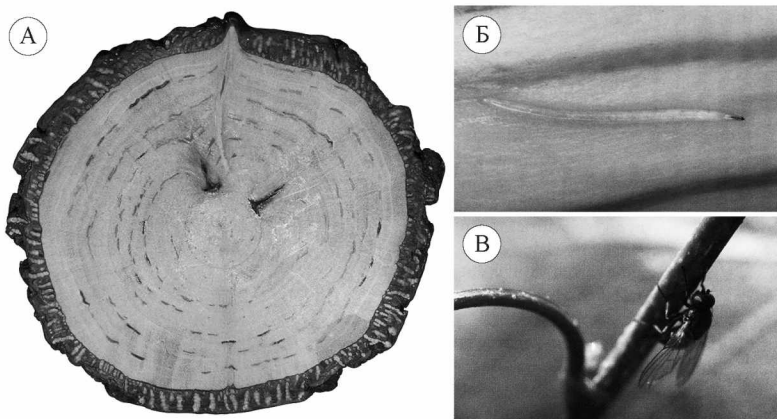


Рис. 18. Древесина березы пушистой (поперечный спил) (А), поврежденная личинками (Б) мухи *Dendromyza betulae* Kangas (В)

иногда у части деревьев на поперечных спилах древесины в виде темно-коричневых включений (рис. 18, А). Однако большинство исследователей, длительное время работавших с карельской березой, рассматривают сердцевинные повторения как результат жизнедеятельности личинок (рис. 18, Б) насекомых — *Dendromyza betulae* Kangas (рис. 18, В) или *Agromyza carbonaria* Zett., которые после инкубации, повреждая мягкие ткани камбия, перемещаются вниз по стволу к корню. Ходы, проложенные личинками, заполняются коричневым каллусообразным веществом. Сходство каллусной ткани, образуемой при повреждениях, и узорчатой древесины, свойственной карельской березе, по всей вероятности, обусловлено преобладанием в них клеток паренхимных тканей. Но в отличие от узорчатой древесины с извилистой линией годичных колец, характерной для карельской березы, сердцевинные повторения имеют равномерное распределение по годичным слоям, многократно проявляются в виде черточек или тире и служат отражением жизнедеятельности личинок указанных выше насекомых. Образующийся в дальнейшем новый камбий формирует обычную текстуру в древесине, которая и в этом случае не является аномальной.

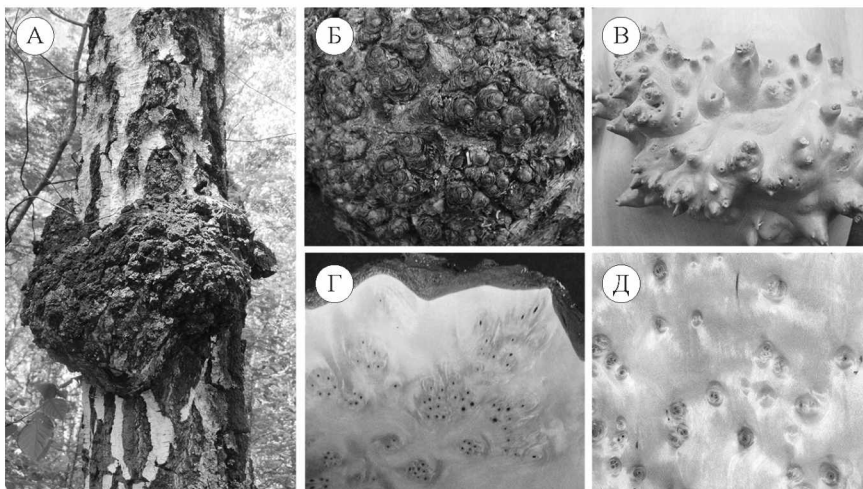


Рис. 19. Береза повислая с капом на стволе (А). Кап: внешний вид (Б), под снятой корой (В), на поперечном срезе (Г), на шпоне (Д)

На ранних этапах изучения карельской березы некоторые авторы отождествляли ее даже с древесными растениями, обладающими способностью формировать наплывы на стволах, сучьях, корнях (рис. 19, А) в виде капов. Однако в дальнейшем многочисленными исследованиями были установлены принципиальные различия между этими явлениями (капообразование и феномен «карельская береза»), которые базировались, с одной стороны, на причинах, обуславливающих появление узорчатой древесины, а с другой — на особенностях рисунка ее текстуры. Так, причиной появления узорчатой текстуры в древесине при капообразовании является скопление спящих почек (рис. 19, Б–В), формирование которых происходит в виде «глазков» (рис. 19, Г–Д). Подобное скопление почек носит, как установлено, адаптивный, а не аномальный характер, а их количество определяет размеры капа: от нескольких сантиметров до нескольких метров в разрезе. Практический опыт показал, что процесс образования спящих почек на стволах деревьев резко стимулируется в результате обрезки кроны независимо от видовой принадлежности

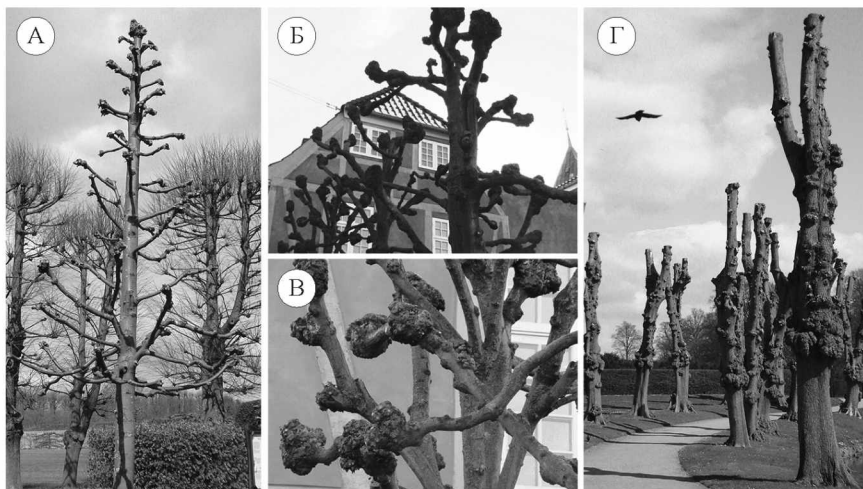


Рис. 20. Примеры стимулирующего влияния систематической обрезки кроны на формирование капов на осевых побегах представителей семейства Березовые — бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) (А–В) и граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.) (Г) в городских посадках (г. Эльсинор, г. Хилерёд, Дания)

растений и места их произрастания (рис. 20). При этом именно спящие почки обеспечивают дальнейшее формирование побегов и листовой поверхности. Более того, при обрезке кроны изменяется гормональный обмен растений, а факторы, приводящие к сдвигу гормонального баланса в сторону увеличения цитокининов (удаление листьев), усиливают женскую сексуализацию, обеспечивающую увеличение репродуктивной способности растений.

Необходимо заметить, что капообразование можно обнаружить у разных видов березы (в том числе и у карельской березы) на всем протяжении их ареалов, и оно характерно для большинства представителей рода *Betula*, а также для многих других пород семейства Березовые (бук, граб и др.) (рис. 20–21). В отличие от этого в природных условиях способность березы к образованию узорчатого рисунка по типу, соответствующему карельской березе, проявляется у деревьев, произрастающих исключительно на территории Европы.

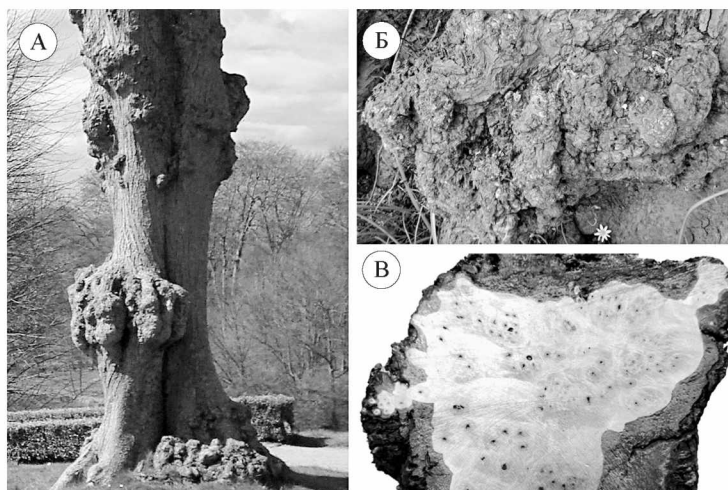


Рис. 21. Внешний вид граба обыкновенного (сем. Березовые) с многочисленными капами на стволе (А) и у корневой шейки (Б). На поперечном спиле (В) видны скопления спящих почек (г. Хилерёд, Дания)

У некоторых древесных пород на стволах или ветвях нередко встречается другой шарообразный наплыв — сувель, развитие которого не связано с развитием спящих почек, вследствие этого древесина под снятой корой гладкая без наличия темно-коричневых включений, свойственных капу (рис. 22). У карельской березы наличие сувеля пока не наблюдали, но и природа этого явления пока не раскрыта.

В одной из недавних работ подробно изложена последовательность событий, отражающих ксилогенез карельской березы с анатомической точки зрения. В ней утверждается, что механизм образования узорчатой текстуры в древесине связан с изменениями в работе лучевого камбия. Их суть заключается в том, что уже в первый год агрегатные (ложноширокие) лучи (рис. 23, А) формируются из межпучковой паренхимы за счет деятельности лучевых инициалей. Этот процесс сопровождается склерификацией их клеток и формированием «спиралевидной» структуры на месте листового следа (рис. 23, Б). На второй год развития побегов наряду с лучевыми инициалами

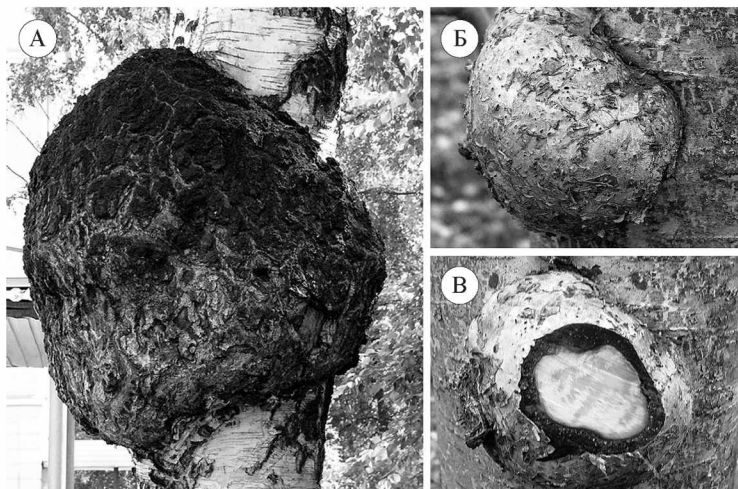


Рис. 22. Сувель на стволе березы повислой (А) и березы пушистой (Б). Волнистая древесина под снятой корой (В) без темно-коричневых включений

включаются и веретеновидные. В результате дилатации (расширения) и объединения клеток лучевой паренхимы ширина лучей значительно увеличивается, они становятся 3–6-рядными, повышается их слойность, увеличиваются размеры составляющих их клеток, а в камбиальном слое формируются локальные зоны с измененным характером деления инициалей (рис. 24, А). Так, если в трехлетнем побеге ширина лучей составляет около 50–70 мкм и визуально они еще не просматриваются, то к шести годам ширина лучей достигает 600 мкм (а у взрослых растений даже нескольких миллиметров) и они становятся внешне заметными в виде выпуклости на поверхности ствола. Наиболее активно эти процессы идут в прикамбиальной зоне со стороны древесины и коры, поэтому на поперечном срезе агрегатные лучи имеют воронковидную форму (рис. 24, Б). При формировании локальных зон на 4–5-й год развития в стебле происходит зарастание элементов коры в древесине (рис. 24, В). Основу узорчатого рисунка в древесине в виде темно-коричневых включений составляют скопления паренхимной ткани, заполненные фенольными соединениями.

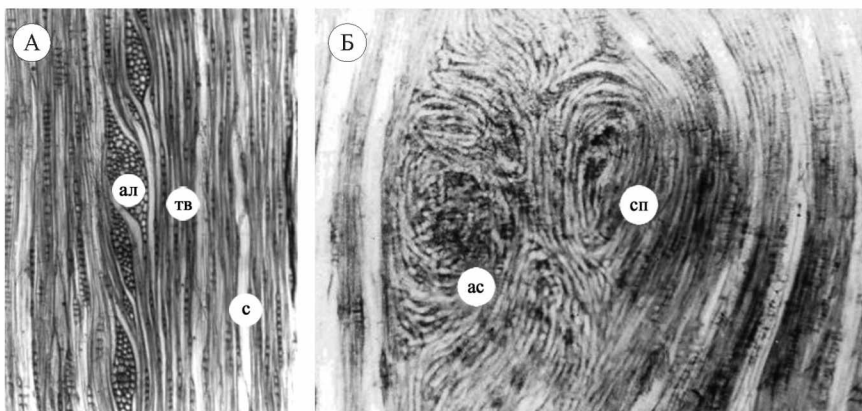


Рис. 23. Ксилогенез карельской березы в однолетнем побеге: формирование широких агрегатных лучей (А) и «спиралевидной» структуры на месте листового следа (Б) (по: Щетинкин, Щетинкина, 2018), где ал — агрегатный луч, тв — волокнистые трахеиды, с — сосуды, ас — листовый след, сп — «спиралевидное» образование. Фрагменты тангентальных срезов

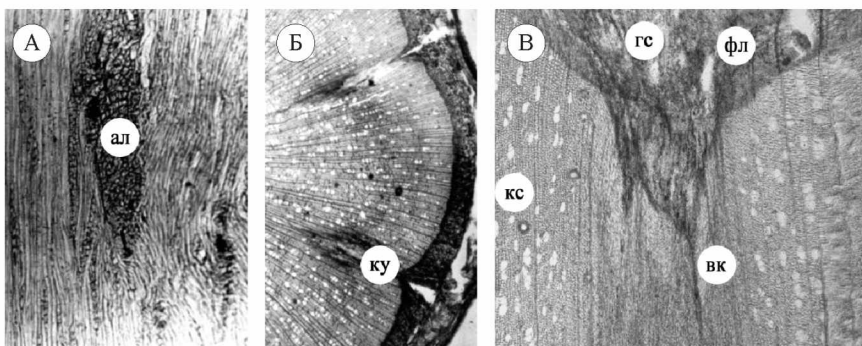


Рис. 24. Ксилогенез карельской березы на второй год развития побега: локальные зоны с измененным характером деления инициалей (А) (фрагмент тангентального среза), воронковидная форма агрегатных лучей (Б) и вращение элементов коры в древесину спустя четыре года (В) (фрагменты поперечных срезов) (по: Щетинкин, Щетинкина, 2018), где ал — агрегатный луч, ку — килевидное углубление, кс — ксилема, фл — флоэма, гс — группа склерейд, вк — вросшая кора

3.3. Физиолого-биохимические гипотезы

Среди основных причин, обуславливающих необычную структуру в древесине карельской березы, наблюдаемую при ее анатомо-морфологическом изучении, многие авторы указывают на те или иные отклонения и/или нарушения в метаболизме. Так, в результате электронно-микроскопических исследований Л. А. Барильской было установлено, что в отличие от березы повислой у карельской березы в клетках древесной паренхимы наблюдается высокая концентрация фенольных соединений, а паренхимные клетки наружных годичных слоев древесины содержат живой протопласт, о чем свидетельствует наличие в них жизнеспособных органелл, способных накапливать запасные питательные вещества. На основании этого было высказано предположение о существовании определенной связи между активностью апикальных меристем и формированием специфического рисунка в древесине.

В 80-е годы Н. Е. Косиченко с соавторами опубликовали данные опытов, направленных на получение растений березы повислой с искусственно индуцированной узорчатой древесиной путем инъекции в камбий ствола раствора гормона гетероауксина, а также экстракта листьев карельской березы. При этом авторы отмечали изменения в стебле двухлетних сеянцев березы повислой (у 12,3%), по структуре близкие к таковым узорчатой древесины карельской березы. Эти изменения, как правило, были приурочены к листовым следам и основанию боковых побегов (рис. 25), т.е. к местам транспорта фитогормонов, обеспечивающих эндогенный контроль роста клеток и дифференциацию тканей. При анализе ростовых веществ во флоэме стволовой части деревьев карельской березы было обнаружено более высокое (почти в 2 раза) содержание гетероауксина в местах утолщений и наплывов, чем между ними, что может выступать, по мнению авторов, причиной интенсивного развития узорчатой древесины. Показано также, что нарушение гормонального обмена затрагивает не только лучевые, но и веретеновидные инициалы камбия, в связи с чем места утолщений ствола отличаются более широкими годичными слоями древесины. В течение вегетации активность камбия у карельской березы может прерываться, что обуславливает

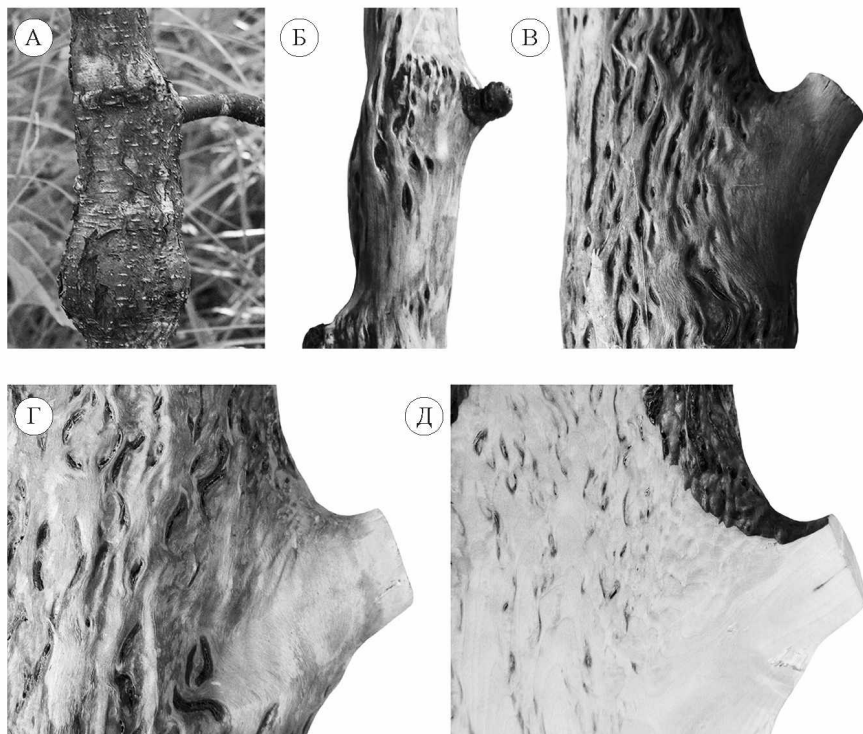


Рис. 25. Внешний вид утолщений в основании бокового побега карельской березы (А) и поверхность их древесины под снятой корой в возрасте растения: 2 года (Б), 5 лет (В), 10 лет (Г), а также на продольном срезе (Д), свидетельствующие о формировании узорчатой текстуры в стволе и, как правило, отсутствии ее в ветвях

наличие ложных годичных колец. На основании этих опытов было сделано заключение, что пульсирующий характер активности лучевых и веретеновидных инициалей камбия контролируется балансом в содержании фитогормонов и ингибиторов, синтезируемых в листьях и почках растений.

В начале 21-го века Л. Л. Новицкой была высказана гипотеза, согласно которой формирование узорчатой текстуры в древесине связано главным образом с уровнем транспортной формы сахаразы, которая содержится в проводящей флоэме ствола и обладает

морфогенетическим эффектом. Предполагалось, что в тех участках ствола, где содержание сахарозы достигало высокого уровня, ее дальнейшее использование идет по нескольким направлениям и приводит к различным последствиям. Во-первых, повышенная концентрация сахарозы может способствовать образованию как трахеид, так и ситовидных элементов, а через образующуюся при ее расщеплении глюкозу она способствует переходу части молекул ауксина в связанное состояние. Последнее ведет к снижению активности делений ксилемных производных камбия, а в годичном кольце образуется легкий прогиб. Во-вторых, сахароза стимулирует образование только ситовидных элементов, и в этом случае прогиб годичного кольца усиливается. В-третьих, если концентрация сахарозы превышает некий критический уровень, то формирование проводящих элементов подавляется, происходит заложение широких аномальных сердцевинных лучей, формируется килевидное углубление коры в древесину, наблюдается склерификация клеток паренхимы. Возникают разнонаправленные градиенты концентраций ауксина, что нарушает его строго полярный транспорт. Последнее, по всей вероятности, выступает причиной нарушения осевой ориентации проводящих элементов, в результате чего расположение волокон в древесине становится извилистым.

Формовое разнообразие карельской березы, согласно этой гипотезе, объясняется различным уровнем концентрации сахарозы в проводящей флоэме в разных участках ствола. Однако неясно, существует ли и что собой представляет избирательный механизм подобного распределения углеводов в едином транспортном потоке. Есть и другие пока непонятные моменты. Неясно, в частности, сколько составляет в абсолютном или процентном выражении «высокое содержание» сахарозы.

Отсутствие данных о количественном содержании сахарозы, с которой связывалось образование узорчатой древесины у карельской березы, автор объясняла пониженной активностью сахарозосинтазы в зоне роста и развития ксилемы и, как следствие, появлением избытка сахарозы во флоэме. Эти предположения подтверждались тем, что в период активной деятельности камбия изменение в соотношении активности сахарозосинтазы и апопластной инвертазы в сторону

последней наблюдается локально только в тех местах, где древесина уже является узорчатой. Но в более поздних публикациях автор уточняет свои взгляды по данному вопросу и относит карельскую березу к экологической форме березы повислой. Передача же указанных нарушений обмена веществ потомству, по ее мнению, происходит по типу эпигенетического наследования (см. раздел 3.4.1), а появление структурных аномалий, их развитие и «затухание» зависят от воздействия факторов внешней среды.

Совсем недавно появились данные о возможном участии в процессах ксилогенеза у карельской березы в разные периоды ее сезонного развития ферментов антиоксидантной системы. Согласно этим данным, ткани ствола «узорчатых» растений характеризуются высокой активностью пероксидазы, причем независимо от фазы сезонного развития деревьев. В случаях же отсутствия узорчатой текстуры во флоэме и ксилеме изученных деревьев преобладает активность каталазы (за исключением периода камбиального роста).

Необходимо также сказать, что с точки зрения физиолого-биохимических (гормональной, «сахарозной») и других гипотез, связывающих причину появления карельской березы с особенностями метаболизма, трудно объяснить отсутствие влияния привоя на подвой в случае прививки (см. рис. 15) или тканей реципиента на ткани донора — при трансплантации (см. рис. 16), поскольку каждый из этих компонентов после срастания продолжает развиваться свойственным ему образом. Результаты, полученные в опытах по трансплантации тканей, свидетельствуют также о том, что формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы не может быть следствием накопления избытка гормональных веществ или транспортной сахарозы в стволе, как полагают авторы, поскольку органично сросшиеся компоненты карельской березы и обычной березы образуют общую проводящую систему, обеспечивающую единый транспортный поток продуктов фотосинтеза.

Добавим к этому, что возможный избыток гормональных веществ (ауксинов) или сахарозы (транспортной формы углеводов) не вызывает изменения прямоволокнистой текстуры в древесине березы повислой или березы пушистой на узорчатую, поскольку ни ауксины, ни сахароза как естественные природные соединения не обладают

мутагенными свойствами. Следовательно, если с их помощью и можно добиться существенных изменений в структуре древесины, то они не могут воспроизводиться в последующих поколениях, т.е. закрепляться на генетическом уровне. Тем не менее результаты приведенных исследований интересны и важны в том плане, что в определенной степени характеризуют физиолого-биохимические особенности «безузорчатой» и «узорчатой» древесины в процессе ее формирования и по его завершению.

3.4. Генетические гипотезы

3.4.1. Наследование «узорчатости»

Большинство исследователей, работавших в разные годы с карельской березой, считают, что узорчатый тип текстуры ее древесины передается по наследству и столь ярко и своеобразно у других древесных растений не проявляется. По-видимому, впервые к такому выводу пришли еще в 30-е годы прошлого столетия финские ученые, когда организовали многолетние опыты по выращиванию карельской березы из семян и экспериментально доказали, что ее уникальные признаки генетически детерминированы и сохраняются в семенном потомстве, причем независимо от почвенных условий.

Однако 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 момента рубки деревьев с последующим анатомо-морфологическим описанием текстуры рисунка в их древесине. При этом следует учитывать, что менее приспособленные и отстающие в росте деревья чаще являются узорчатыми, а признаки «карелистости» в выраженной форме проявляются не сразу, а в среднем лишь на 8–10-й год жизни растений. Существенно влияет на проявление «узорчатости» также и густота посадки: при недостатке света 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.

Вместе с тем многочисленные наблюдения и полевые данные говорят о том, что при высокой концентрации доля деревьев с хорошо выраженными признаками, характерными для карельской березы, как уже указывалось, может составлять в семенном потомстве 90% и более. Но, имея предположительно гибридное происхождение, карельская береза также достаточно легко скрещивается с березой повислой и березой пушистой (как и последние между собой), причем несмотря на тетраплоидность березы пушистой. В последние десятилетия, когда эффективная численность природных популяций карельской березы существенно снизилась, при ее свободном опылении и скрещивании с березой повислой или березой пушистой количество особей с узорчатой древесиной в семенном потомстве реально уменьшается, достигая в лучшем случае 25%.

В целом отечественными и зарубежными исследователями выдвинуто несколько гипотез, касающихся наследования узорчатой текстуры древесины. Почти все они были сформулированы во второй половине 20-го века и основывались на законах классической генетики. Так, в 50-е годы некоторые авторы, учитывая высокий процент в потомстве карельской березы растений с узорчатой древесиной, допускали, что ее отличительные признаки кодируются отдельными генами. Хотя известно, что карельская береза диагностируется не по одному, а по целому ряду признаков, часть из которых являются количественными, что характерно для полигенного наследования.

Шведский исследователь Йонссон в 50-е годы на основании результатов опыта по контролируемому опылению деревьев карельской березы высказал предположение о том, что образование «узорчатости» в ее древесине контролируется одним или несколькими рецессивными генами. При этом появление в потомстве узорчатых особей он объяснял наличием также и «других» генов, не связанных непосредственно с формированием узорчатости. Опыты, проведенные автором, также показали, что узорчатая текстура у карельской березы может быть получена и при скрещивании ее с березой повислой.

Тем не менее более вероятно появление узорчатой древесины вследствие гетерозиготности. В этом случае расщепление в потомстве карельской березы на «узорчатые» и «безузорчатые» особи, наблюдаемое как в природных, так и в искусственно созданных

насаждениях, лучше согласуется с гипотезой норвежского исследователя Рудена. По его мнению, деревья с узорчатой текстурой являются гетерозиготами (Aa), а «безузорчатые» — гомозиготами (AA). При этом особи, гомозиготные по рецессивному признаку (aa), должны быть летальными. Важно, что потомки, имеющие узорчатую древесину, могут появиться только при скрещивании с обязательным участием карельской березы.

В 70-х годах А. Я. Любавская внесла уточнение в данную гипотезу и, по-видимому, впервые сделала попытку связать наличие «узорчатости» в древесине с формами роста карельской березы. По ее мнению, деревья с узорчатой древесиной являются гетерозиготными (Aa), кустовидные «узорчатые» — гомозиготными по рецессивному признаку (aa), а без признаков узорчатой текстуры — гомозиготными по доминантному признаку (AA).

В 80-е годы на основании изучения культур карельской березы, интродуцированной в Московской области, М. Г. Романовским была предложена идея сцепленного наследования скорости роста карельской березы и наличия узорчатой текстуры в древесине. При этом групповая принадлежность карельской березы по высоте (высокоствольная, короткоствольная и кустообразная) контролируется, по мнению автора, серией не менее трех аллелей, а «узорчатость» — моногенно. Позднее, однако, стало понятно, что данная гипотеза, согласно которой рост в высоту и наличие у растений узорчатой текстуры в древесине предположительно контролируются независимыми генетическими системами, по своей сути, мало отличается от ранее предложенной норвежским ученым Руденом гипотезы моногенного наследования.

На основании изучения генетических особенностей карельской березы и сравнительного анализа нуклеотидной структуры гена алкогольдегидрогеназы белорусские ученые подтвердили, что ее формовое разнообразие имеет генетическую детерминацию. При этом более вероятной системой наследования у карельской березы, по их мнению, является полигенная, а не полиаллельная, когда у высокоствольных и короткоствольных форм большинство из локусов находится в гетерозиготном («гибридном») состоянии, которое обусловлено одновременным сочетанием групп аллелей обоих типов

по форме роста. Тогда увеличение доли генов, представленных аллелями высокоствольной формы роста в гомозиготном состоянии, у потомков будет обуславливать формирование внешних признаков, свойственных березе повислой, вплоть до отсутствия узорчатой текстуры в древесине. Преобладание же гомозиготных генов с аллелями короткоствольного типа будет способствовать образованию кустообразных форм.

Совсем недавно опубликована работа группы финских ученых, в которой представлены экспериментальные данные в пользу моногенного характера наследования признака узорчатой текстуры в древесине. В частности, в популяциях сибирского потомства, полученного в результате контролируемого опыления карельской березы между собой, а также с березой повислой, было представлено классическое расщепление изучаемого признака по Менделю. По мнению авторов, аллель «узорчатости» пока еще не идентифицированного гена является доминантным, а «безузорчатости» — рецессивным. Если это действительно так, то отсюда вытекает принципиальная возможность выявления молекулярных маркеров, сцепленных с геном «узорчатости древесины» у карельской березы, что потенциально открывает возможность идентифицировать гены-кандидаты, контролирующие этот признак, а также перспективу установить изменения, которые ведут к проявлению данного признака.

Попутно отметим, что в последние годы высказывалась точка зрения, согласно которой «узорчатость» карельской березы в семенном потомстве сохраняется благодаря эпигенетическому наследованию. Причиной, очевидно, послужило успешное развитие эпигенетики, направленной на изучение наследуемых изменений генной экспрессии, которые происходят без изменения ДНК-последовательностей и без участия отцовского компонента, а являются следствием энзиматической модификации самой генетической матрицы, приводящей к изменению активности генов. Такой подход может дать дополнительный импульс в развитии взглядов на феномен «карельской березы», хотя объективности ради следует сказать, что механизмы эпигенетических явлений (метилование ДНК, РНК-интерференция, ремоделирование хроматина и др.) носят весьма разнородный харак-

тер. Но особенно важно другое. Судя по литературе, эпигенетическое наследование тех или иных фенотипических проявлений не является устойчивым и долговременным, так как в клетках существуют процессы, ведущие к «обнулению» результатов эпигенетической изменчивости.

3.4.2. Молекулярно-генетические аспекты

Значительный прогресс, наблюдаемый в области молекулярной генетики, открывает и уже сегодня в определенной степени демонстрирует новые возможности для изучения генетических факторов, обуславливающих узорчатую текстуру в древесине карельской березы. Хотя заметим, что несмотря на то что к настоящему времени в базе данных GenBank представлено более 25 тысяч нуклеотидных последовательностей, относящихся к экспрессируемым и неэкспрессируемым областям ДНК разных видов березы, информация по карельской березе крайне ограничена. Возможно, это связано с тем, что методологические принципы и подходы определения ДНК-маркеров представляют собой сборную группу методов, которые направлены на установление разных генетических параметров, например, локализацию генов в геноме (в ядерной, хлоропластной или митохондриальной ДНК), характер наследования (доминантный, кодоминантный), механизмы передачи (обоеполюе наследование или только по линии одного из родителей) и уровень изменчивости (мономорфность, гипервариабельность). При этом следует иметь в виду, что при проведении молекулярно-генетических исследований полученные результаты во многом зависят не только от поставленных задач, но и от используемого оборудования (его аналитических возможностей), разрешающих способностей применяемых методов, квалификации персонала, биологических особенностей объекта изучения и др. Возможно, в силу этих причин результаты секвенирования генома березы повислой (ближайшего сородича карельской березы), который включает от 30 до 40 тысяч генов, впервые были опубликованы в 2017 г., т.е. только через четыре года после осуществления секвенирования, когда была выявлена функциональная роль некоторых из генов.

В настоящее время геномные исследования карельской березы ведутся в Финляндии, Польше, Республике Беларусь и в России, но публикации пока единичны. В частности, секвенирование хлоропластного генома карельской березы белорусскими учеными позволило выявить 134 кодирующих локуса, а его общий размер составил 161,1 тысячи пар нуклеотидов. Исследования показали, что по структурно-функциональной организации хлоропластного (а также и митохондриального) генома карельская береза очень схожа с березой повислой. Небольшие различия между ними выявлены исключительно в некодирующих областях, включая те, которые содержат короткие тандемно повторяющиеся последовательности ДНК. Но учитывая особенности размножения карельской березы, для установления генетического контроля и характера наследования узорчатой текстуры в древесине, очевидно, важнее изучать ядерную ДНК.

Отметим, что недавно появились данные, представленные Н.К. Галибиной с соавторами, согласно которым формирование узорчатой текстуры в древесине связано с изменением уровня экспрессии генов, контролирующих образование структурных элементов в камбиальной зоне, направленное на снижение активности делений ксилемных производных в сторону формирования флоэмы. Дифференциация производных камбия в паренхимные клетки, в свою очередь, происходит на фоне снижения экспрессии генов, кодирующих сахарозосинтазу и целлюлозосинтазу. При этом показано, что в участках ствола с узорчатой древесиной преобладают процессы, связанные с синтезом/распадом сахарозы и крахмала, коррелирующие с образованием структурных компонентов клеточных стенок. Также установлено, что по активности сахарозосинтазы и содержанию целлюлозы «безузорчатые» особи карельской березы занимают промежуточное положение между карельской березой с узорчатой текстурой в древесине и березой повислой, имеющей прямоволокнистую древесину. Регуляция активности апопластной инвертазы в ксилеме также осуществляется на уровне экспрессии кодирующих ее генов, которая в период камбиального роста заметно выше у карельской березы с явно выраженными признаками «узорчатости». У березы повислой, не имеющей такой текстуры в древесине, регуляция активности апопластной инвертазы, по мнению авторов, зависит

от концентрации сахарозы в апопласте, а не от видовой принадлежности объектов.

В другой работе дифференциацию клеток ксилемы у карельской березы авторы связывают с накоплением ауксина и повышенным уровнем транскрипции гена, регулирующего его латеральный транспорт. Также показано, что у генотипов с узорчатой текстурой в древесине в отличие от таковых с обычной прямоволокнистой древесиной наблюдается высокий уровень экспрессии гена, контролирующего деление клеток сосудистого камбия. Это, в свою очередь, влечет за собой не только снижение скорости роста клеток ксилемы, но и уменьшение количества формирующих ее сосудов. При этом авторы подчеркивают, что дифференциация клеток ксилемы осуществляется под генетическим контролем.

Как бы то ни было, вопросы наследования признака «узорчатость», а также причины и механизмы образования узорчатой текстуры в древесине карельской березы остаются пока открытыми и требуют продолжения исследований. Необходимость постановки задачи такого рода обусловлена тем, что в семенном потомстве карельской березы наряду с деревьями, имеющими узорчатую текстуру в древесине, присутствуют особи с обычной прямоволокнистой древесиной. Полученные в перспективе знания позволят успешно решать вопрос ранней диагностики узорчатой текстуры в древесине карельской березы, что крайне необходимо для повышения эффективности работ по сохранению, воспроизводству и использованию генетических ресурсов карельской березы, находящейся под угрозой исчезновения. Можно надеяться, что выявление и маркирование гена(ов) «узорчатости древесины» позволят в будущем создавать «чистые» плантации карельской березы с заданными признаками без примеси деревьев с обычной прямоволокнистой текстурой в древесине, что значительно сократит издержки на уход за плантациями и существенно повысит экономическую эффективность их использования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почти с самого начала систематического изучения карельской березы (около 100 лет назад) многие исследователи пытались найти объяснение ее происхождению, а также определить возможные причины и механизмы появления узорчатой текстуры в ее древесине. Но и сегодня, несмотря на постоянное накопление все новых данных, единая точка зрения по этим вопросам отсутствует. Не исключено также, что некоторые исследователи даже не задумываются над этими вопросами и не пытаются, хотя бы для себя, выстроить цепочку событий, которые привели в свое время к появлению карельской березы, с одной стороны, и последовательность событий, приводящих к формированию узорчатой текстуры в древесине, — с другой, полагая, что это две стороны одной медали.

Возможно, сложившаяся ситуация прежде всего связана с тем, что карельская береза уже многие годы официально считается разновидностью березы повислой, а морфологические различия между ними часто сводятся только к наличию/отсутствию узорчатой текстуры в древесине. Ее таксономический статус, казалось бы, давно определен, и формально отсутствуют причины для его пересмотра. Кроме того, у многих исследователей до сих пор нет уверенности в генетической природе феномена «карельская береза» и устойчивом наследовании признака «узорчатость» древесины, поскольку в ее потомстве при свободном опылении встречаются в достаточно большом количестве деревья с обычной прямоволокнистой древесиной. Наконец, следует учитывать и то обстоятельство, что образование узорчатой текстуры в древесине карельской березы проявляется внешне не сразу, а ее косвенные, визуально фиксируемые признаки (в виде выпуклостей на поверхности ствола) становятся очевидными чаще всего только на 8–10-й год развития растений.

Признавая, что для карельской березы характерен «аномальный ксилогенез», ученые рассматривают появление и развитие узорчатой

текстуры как отклонение от нормы или даже особого рода патологии, а ее причиной называют или биотические факторы (бактерии, вирусы, в последнее время — ретротранспозоны или мобильные генетические элементы), или абиотические (температура, свойства почвы и др.). При таком подходе к механизмам образования узорчатой текстуры в одном случае ее появление следует отнести за счет индуцированного «патогенеза», а в другом — признать результатом нарушений метаболизма и/или структурно-функциональных изменений в деятельности сосудистого камбия.

Однако согласиться с признанием карельской березы как «аномального» явления, по нашему мнению, нельзя, хотя бы потому, что многие ее отличительные особенности имеют очевидную генетическую детерминацию, достаточно устойчиво воспроизводятся в потомстве и по сути отражают видоспецифичность данной породы деревьев (т.е. являются элементами нормы), а не служат проявлением каких-то нарушений или отклонений. Добавим, что некоторые из признаков, характерных для карельской березы, можно обнаружить и у других лиственных и хвойных пород. Для них это также элемент нормы, поскольку близкие виды характеризуются значительным генетическим родством и в силу этого могут обладать сходными внешними признаками, но проявление их внешнего сходства значимо уменьшается с увеличением генетических различий между видами. Отметим и то, что необходимо разделять феномен внутривидовой изменчивости (который отражает степень вариабельности тех или иных признаков у конкретного вида и является обычным проявлением генетической гетерогенности (полиморфности) вида, способствующей поддержанию его устойчивости и целостности в изменяющихся условиях внешней среды) и процесс видообразования, который чаще всего связан с относительно крупными изменениями в геноме и действием естественного отбора.

Что касается географической приуроченности карельской березы, то, как уже подчеркивалось, она является отражением особого направления в эволюции рода *Betula*, которое связано с наличием зон вторичной интрогрессии березы на территории Фенноскандии, где в результате межвидовой гибридизации могли появиться необычные генотипы и гаплотипы, обеспечившие ей собственные способы

и механизмы приспособления к вполне определенным местообитаниям. Например, хорошо выраженный полиморфизм жизненных форм (от деревьев до кустарников), наряду с другими особенностями, позволяет ей нормально расти и развиваться в разных экологических условиях и местообитаниях, включая те, которые являются малопригодными для других древесных видов. Более того, многочисленные наблюдения и экспериментальные данные, полученные в разные годы как в России, так и за рубежом, показывают, что при высокой концентрации деревьев (например, при выращивании в специальных теплицах или при контролируемом опылении в естественных условиях) доля растений с ярко выраженными признаками, характерными для карельской березы, может достигать в потомстве 90 % и выше. Это говорит об устойчивом характере наследования «узорчатости» в древесине при семенном размножении карельской березы и, более того, дает веские основания для пересмотра ее таксономического статуса и выделения в качестве самостоятельного биологического вида.

Таким образом, сегодня можно утверждать, что генетическая детерминация феномена узорчатой текстуры в древесине карельской березы является достаточно надежно установленным фактом. Однако точное число генов, особенности их экспрессии и конкретный тип наследования, лежащие в основе проявления признака «узорчатая текстура в древесине», пока не установлены. Серьезные перспективы в выявлении роли генетических факторов в процессе формирования узорчатой древесины открывает использование современных методов выделения и изучения ДНК и РНК. Однако и их применение таит в себе немало подводных камней, для преодоления которых потребуются усилия и время. Безусловно, следует также продолжить изучение анатомо-морфологических и физиолого-биохимических особенностей карельской березы, при этом понимая, что многие из тех изменений, которые происходят на анатомо-морфологическом и физиолого-биохимическом уровнях, все-таки вторичны по отношению к тем событиям, которые затрагивают геном и разворачиваются на уровне транскрипции и трансляции.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск, 2021. 243 с.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228 с.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 184 с.

Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносов Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2003. 280 с.

Любавская А. Я. Карельская береза. М., 1978. 158 с.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск, 2008. 144 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск, 1950. 116 с.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В. и др. Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // Докл. НАН Беларуси. 2019. Т. 63, № 3. С. 312–316.

Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21, № 7. С. 1192–1198.

Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula L.* / Под ред. А.Ф. Титова. М., 2005. 269 с.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экологическая генетика. 2016. Т. 14, № 2. С. 3–18.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза — уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433.

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

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 6. С. 9–21.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140, № 6. С. 601–615.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: загадки остаются // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 1. С. 91–104.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск, 2013. 312 с.

Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южной популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57, № 4. С. 412–419.

Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С., Мощенская Ю.Л. Активность сахарозсинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 3. С. 410–419.

Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Никерова К.М. и др. Регуляция активности апопластной инвертазы в камбиальной зоне карельской березы // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 1. С. 53–64.

Елина Г.А., Филимонова Л.В. Палеорастиельность позднеледниковья голоцена Восточной Фенноскандии и проблемы картографирования // Актуальные проблемы геоботаники. III Всерос. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 117–143.

Исаков Ю.Н., Соустова Н.М., Исаков И.Ю. Интеграционно-эпигенетическое происхождение карельской березы: гипотеза и факты // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Материалы Междунар. конф. Петрозаводск, 2011. С. 98–103.

Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Молекулярная и прикладная генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.

Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Анатомическое строение искусственно индуцированной узорчатой древесины березы // Современные проблемы экологической анатомии растений: Материалы 1-го Всесоюз. совещ. Ташкент, 1987. С. 122–124.

Мощенская Ю.Л., Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Никерова К.М. Роль сахарозсинтазы в акцепторных органах древесных растений // Физиология растений. 2019. № 1. С. 13–25.

Новицкая Л.Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.

Романовский М.Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. 22, № 1. С. 86–94.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Новые данные о происхождении карельской березы // Закономерности внутривидовой изменчивости листовых пород. Свердловск, 1975. С. 91–97.

Тарелкина Т.В., Новицкая Л.Л. Изменение частоты и локализации антиклинальных делений в камбиальной зоне березы повислой под влиянием сахарозы // Онтогенез. 2018. Т. 49, № 4. С. 242–250.

Щетинкин С.В., Щетинкина Н.А. К формированию узорчатой древесины карельской березы // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. / Под общ. ред. Е. А. Памфилова. Вып. 51. Брянск, 2018. С. 180–186.

Galibina N.A., Moshchenskaya Y.L., Tarelkina T.V. et al. Changes in the activity of the *CLE41/PXY/WOX* signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns // *Plants*. 2022. V. 11. Article # 1727.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

Johnsson H. Avkommor av masurbjörk // *Svenska 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.

Kärkkäinen K., Viherä-Aarnio A., Vakkari P. et al. Simple inheritance of a complex trait: figured wood in curly birch is caused by one semi-dominant and lethal Mendelian factor? // *Can. J. For. Res.* 2017. V. 47, N 7. P. 991–995.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R. et al. Visakoivu. Curly birch. Metsälehti Kustannus, 2004. 201 p.

Nikerova K.M., Galibina N.A., Moshchenskaya Y.L. et al. Upregulation of antioxidant enzymes is a biochemical indicator of abnormal xylogenesis in Karelian birch // *Trees*. 2022. V. 36. P. 517–529.

Novitskaya L.L., Tarelkina T.V., Galibina N.A. et al. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2020. V. 39. P. 378–394.

Pagan J., Paganová V. Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) // *Vedecké a pedagogické aktuality*. 1994. N 10. 75 s.

Ruden T. Om valbjörk og endel andre unormale veddannelser hos björk // *Medd. Foren. Det. Norske Skogforsöksv.* 1954. Bd. 43. S. 451–505.

Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of Silver birch // *Nature Genetics*. 2017. V. 49, N 6. P. 904–912.

Serkova A., Tarelkina T., Galibina N. et al. Changes in the differentiation program of birch cambial derivatives following trunk girdling // *Forests*. 2022. V. 13 (8). Article # 1171.

Shestibratov K.A., Baranov O.Y., Mescherova E.N. et al. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome // *Front. Genet.* 2021. V. 12, Article # 625764.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. Карельская береза — высокоценное растение и уникальный биологический объект	5
Глава 2. Происхождение карельской березы	13
2.1. Роль факторов внешней среды	14
2.2. Генетическая природа феномена «карельская береза»	17
2.3. Эколого-генетическая гипотеза	22
2.3.1. Природно-климатические особенности макрорегиона ...	23
2.3.2. Гибридная зона как предпосылка и условие интрогрессии	26
2.3.3. Факты и наблюдения, указывающие на гибридное происхождение карельской березы	31
Глава 3. Механизмы образования узорчатой текстуры в древесине	33
3.1. «Патогенная (инфекционная)» гипотеза	33
3.2. Анатомо-морфологические гипотезы	38
3.3. Физиолого-биохимические гипотезы	45
3.4. Генетические гипотезы	49
3.4.1. Наследование «узорчатости»	49
3.4.2. Молекулярно-генетические аспекты	53
Заключение	56
Основная литература	59
Дополнительная литература	60

Научное издание

Ветчинникова Лидия Васильевна
Титов Александр Федорович
Жигунов Анатолий Васильевич

**КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА:
происхождение и механизмы образования
узорчатой текстуры в древесине**

Учебное пособие

Печатается по решению Ученого совета
Института леса КарНЦ РАН

Редактор *Л. В. Кабанова*
Оригинал-макет *М. И. Федорова*

Подписано в печать 14.04.2023. Формат 60×84¹/₁₆.
Гарнитура Times. Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 3,2. Усл. печ. л. 3,72.
Тираж 300 экз. Заказ № 755.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Редакционно-издательский отдел
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50