УДК 582.632.1:57.017.2
DOI: 10.17816/ecogen1423-18

© Л.В. Ветчинникова,
А.Ф. Титов

ФГБУН «Институт леса» Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ: ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА

На основании анализа литературы и собственных данных развивается и детализируется ранее высказанная эколого-генетическая гипотеза о происхождении карельской березы, в основу которой положены представления о взаимодействии специфических природно-климатических факторов и условий, сложившихся на территории северо-запада континентальной Европы в течение так называемого малого ледникового периода, высокой генетической полиморфности популяций и адаптивном характере многих анатомо-морфологических признаков и физиолого-биохимических особенностей произрастающих здесь представителей рода *Betula* L. Приведены различные факты и наблюдения в поддержку эколого-генетической гипотезы происхождения карельской березы.

❀ **Ключевые слова:** карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet-Ahti; происхождение; северо-запад континентальной Европы; природно-климатические факторы; полиморфизм; адаптация.

ВВЕДЕНИЕ

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet-Ahti является аборигенным представителем древесных пород, встречающимся исключительно на северо-западе континентальной Европы [7, 9, 57, 90, 97]. Мировую известность она получила благодаря необычному строению древесины, волокна которой направлены не строго вертикально, а под разными углами, что приводит к образованию в ней извилистости годичных слоев, наличию «узорчатости» и появлению оригинальной цветовой гаммы. Не случайно уже более 500 лет древесина карельской березы используется для изготовления сувениров, мебели и древесных орнаментов и, по оценке специалистов, относится к самым дорогим облицовочным шпонам [91]. Вместе с тем к началу XXI века, вероятно, главным образом, из-за бесконтрольных рубок, ее ареал значительно сократился, уменьшилась эффективная численность популяций, а в целом ряде мест карельская береза даже оказалась на грани исчезновения.

Почти с самого начала изучения карельской березы (около 100 лет) исследователи пытались найти объяснение ее происхождению, а также возможным причинам и механизмам появления узорчатой текстуры в древесине. Но и сегодня, несмотря на постепенное накопление все новых данных, единая точка зрения по этим вопросам отсутствует. В целом за годы изучения карельской березы во взглядах на ее происхождение сформировались два разных подхода (рис. 1) [9], и у каждого из них есть свои сторонники. Однако в последнее время все большее число авторов связывает ее происхождение с генетическими факторами. Об этом, в частности, свидетельствуют результаты многочисленных опытов по внутри- и межвидовой гибридизации и интродукции, а также трансплантации тканей карельской березы, отражающие наследственный характер ее отличительных признаков. Тем не менее по-прежнему остаются открытыми главные вопросы: каким образом среди видов рода *Betula*, являющихся важнейшими лесообразующими породами в Евразии и Северной Америке, в пределах довольно ограниченного и дизъюнктивного (прерывистого) ареала (территория стран Балтийского региона) могли появиться особи, генетически контролирую-

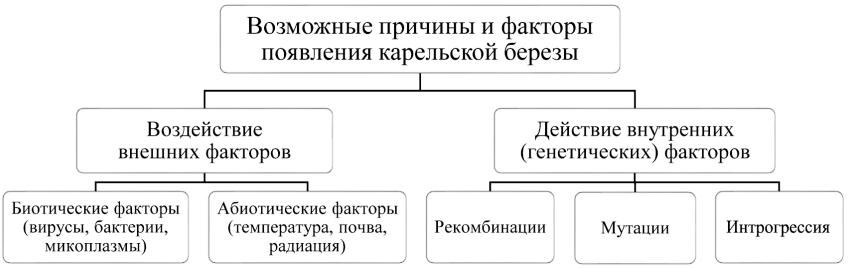


Рис. 1. Основные причины и факторы, с действием которых может быть связано появление карельской березы
Fig. 1. The main potential causes and factors for the genesis of Karelian birch

Поступила в редакцию 03.03.2016
Принята к публикации 01.06.2016

щие текстурные особенности древесины и полиморфизм жизненных форм, каковы предпосылки и условия появления карельской березы.

Как известно, основные источники генетической изменчивости в популяции (внутривидовой изменчивости) — мутации, рекомбинации и поток генов из других популяций — реализуют себя через половой процесс при скрещивании генетически различающихся родительских форм с образованием гибридных популяций, т. е. гетерогенного материала для эффективной работы естественного отбора. В таких популяциях наблюдается дивергенция по отдельным признакам, комплексам признаков и т. д., что в конечном счете может приводить к образованию новых видов [15, 25, 38]. В отношении карельской березы речь, скорее всего, должна идти об интрогрессии (т. е. об успешной гибридизации между близкородственными видами или разновидностями), хотя 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 трудно представить, чтобы однотипные мутации или рекомбинации возникли одновременно и закрепились в потомстве у растений, произрастающих на значительном удалении друг от друга и в разных природно-климатических условиях, например, в границах ныне существующего ареала карельской березы: между 63° с. ш. — на севере (Финляндия) и 48° с. ш. — на юге (Словакия), а также 10° в. д. — с запада (Дания) и 40° в. д. — с востока (Россия) [9].

По-видимому, появление карельской березы исключительно на территории северо-запада континентальной Европы является результатом особого направления в эволюции берез, сложившегося в специфических условиях данного макрорегиона и обусловленного гибридизацией ее близкородственных видов в зонах вторичной интрогрессии (в гибридной зоне) [60, 84]. При этом основными факторами и условиями, предопределившими когда-то появление здесь карельской березы, следует считать, с одной стороны, совместное произрастание разных видов березы (широко распространенных в настоящее время — березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., березы повислой *B. pendula* Roth, 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 [62], а с другой — нестабильность природно-климатических условий, которая, очевидно, способна повлечь в отдельные годы устранение фенологической изоляции, обычно существующей между этими видами, и способствовать тем самым их гибридизации [6–9]. Скорее всего, именно благодаря высокой генетической полиморфности представителей рода *Betula* в зонах вторичной интрогрессии и адаптивному характеру многих их анатомо-морфологических и физиолого-биохимических особенностей, сложившихся в этих специфических условиях, и стало возможным появление карельской березы.

Рассмотрим подробнее факторы и условия, способствовавшие появлению карельской березы.

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, поступающих с Атлантического океана [58], а с другой — полярных арктических масс холодного воздуха со стороны Северного Ледовитого океана [49, 50, 92, 101]. 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 обусловливающие часто наблюдаемые резкие колебания температуры и влажности.

Климатические и дендрохронологические реконструкции [52, 54, 55, 89] подтверждают существование резкого похолодания на территории Западной Европы в зимний период в XV–XVII веках (рис. 2, *a*), когда в Северной Скандинавии начали наступать ледники, в Италии выпадал снег, а в Шотландии и Англии замерзали реки, что не наблюдалось ранее. Так, зимой 1620/21 года в итальянской Падуе (40 км западнее Венеции) снег покрыл землю, а в 1621 и 1669 годах замерзал пролив Босфор [49, 51, 81]. Новая волна похолодания отмечалась в XVIII веке: зимой 1708/09 года сковывалась льдом вода у берегов Адриатического моря, в 1784 году аномальные морозы наблюдались в Париже [48, 56, 63]. Позднее этот период, который считается наиболее 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 активности солнца (рис. 2, *b*), известные как Spörer Minimum (1460–1550), Maunder Minimum (1645–1715), а также менее выраженный Dalton (Modern) Minimum (1790–1830) [53, 56, 75, 93]. Кроме того, несмотря на существенное похолодание, рассматриваемый период на территории северо-запада континентальной Европы характеризуется значительным увеличением количества лесных пожаров (рис. 2, *c*) [54, 55], после которых появились новые территории для заселения тех или иных видов древесных растений. Завершился малый ледниковый период во второй половине

XIX века, затем начался сравнительно теплый период, который продолжается и сейчас.

Крупномасштабные климатические флуктуации, как правило, влекут за собой изменения в структуре биоценозов [95]. В этой связи интересна точка зрения ряда авторов [32, 67, 96], согласно которой растения, которые были в состоянии изменить свое строение и жизненные функции, сохранились в рефугиях и некоторые из них дали начало новым видам. Среди наиболее древних реликтов ледникового времени, например, в Скандинавии Н.И. Орлова (1952) указывает березу извилистую (*Betula tortuosa* Ledeb. = *B. czherepanovii*). Береза повислая, по ее мнению, является послеледниковым мигрантом. Отсюда, как полагает автор, следует, что состав древесной флоры Фенноскандии сложился в послеледниковое время после окончательного освобождения поверхности ото льда последнего оледенения и связан с колебаниями климата в этот период, обусловившими исчезновение одних видов и сохранение других.

В силу приуроченности ареала карельской березы к макрорегиону, где наблюдался активный сход ледников и многократное чередование периодов сильного похолодания с потеплениями, в 60-е годы прошлого века возникло предположение о том, что она также может быть реликтом. Исходя из этого, ряд специалистов [1, 18, 24] рассматривают карельскую березу как наследственную разновидность (форму) березы повислой, эволюционно возникшую и сложившуюся в условиях ограниченного ареала. Поэтому Н.О. Соколов (1950), а затем А.Я. Любавская (1978) предлагали пересмотреть систематическое положение карельской березы и выделить ее в самостоятельный вид, допуская, что карельская береза выступает замещающим видом березы повислой. По мнению В.И. Ермакова (1986), береза повислая и береза пушистая, наоборот, являются видами, замещающими в эволюционном развитии карельскую березу. Однако пока веские доказательства, подтверждающие или опровергающие эти точки зрения, отсутствуют. Не исключено, что карельская береза действительно могла стать замещающим видом березы повислой, но длительная неконтролируемая эксплуатация человеком привела ее на грань исчезновения.

ГИБРИДНАЯ ЗОНА (ЗОНЫ ВЫСОКОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ) КАК ПРЕДПОСЫЛКА И УСЛОВИЕ ИНТРОГРЕССИИ

Становление и развитие современной растительности на значительной части Европы началось примерно 12000–10000 лет назад, когда отступающий ледник освободил обширные территории для ее расселения [10, 16, 23, 40]. Палеоботанические и палеогеографические исследования показали, что палеорастительность позднеледниковья — голоцена была представлена «белой

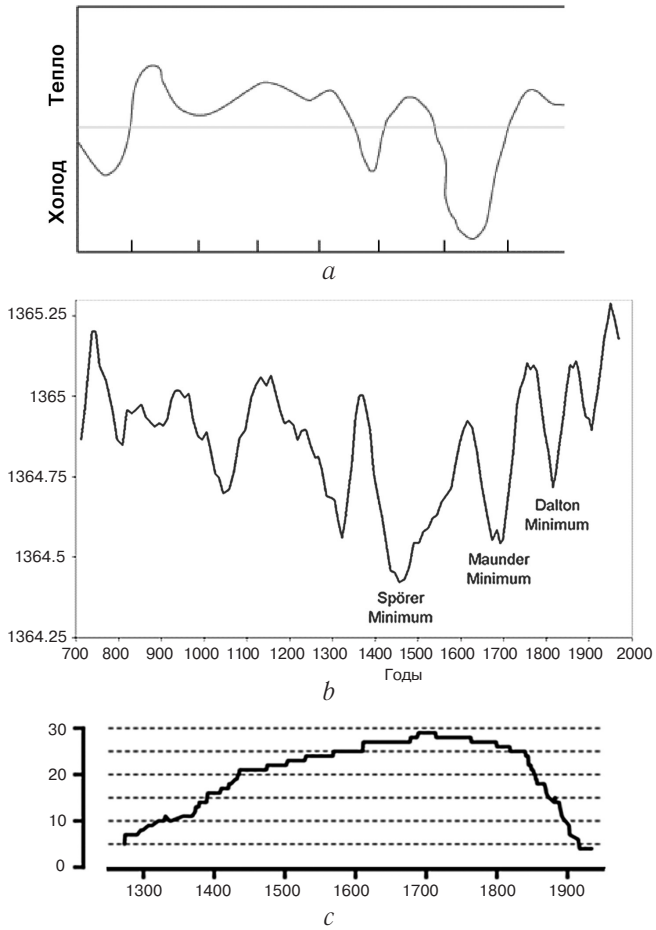


Рис. 2. Климатические и дендрохронологические реконструкции отклонений от долгосрочного среднего летних температур [73, 95] (*a*), солнечной активности [53, 56] (*b*) и динамики пожаров [54] (*c*) за период 1000–1900 годов

Fig. 2. Climatic and dendrochronological reconstructions of deviations from long-term means of summer temperature [73, 95] (*a*), solar activity [53, 56] (*b*) and fire dynamics [54] (*c*) in the period 1000–1900

тайгой» — березовыми и сосново-березовыми лесами [16, 17, 64, 73] (табл. 1). Территория повторно заселялась за счет растений, преадаптированных к сходным суровым условиям (альпийские виды из прилегающих горных областей) [67, 87] или же сохранившихся видов из аналогичных экологических ниш прошлых эпох [39]. В дальнейшем периодически происходили изменения ареалов произрастающих здесь видов растений. Так, к началу суббореального периода (около 4700 лет назад) береза почти полностью была вытеснена послеледниковыми лесами (см. табл. 1).

В настоящее время береза является здесь одной из главных лесообразующих пород и занимает от 10 до 30% от всей покрытой лесом площади. Более того, северная граница распространения древесной растительности на северо-западе Европы образована березой, тогда как на восточно-европейском Севере — елью и березой, а от Урала до Чукотки — лиственницей [22, 101].

Таблица 1

Климатохронологическая схема динамики растительности голоцена Южной Карелии
Climate-chronological sequence of Holocene vegetation dynamics in southern Karelia

Рубежи, лет назад	Климат от современного уровня		Периоды	Виды-доминанты и содоминанты	Подзона
	Δ *t*° года	Δ осадки, мм/год			
9300	−6	−175	РВ	***Betula pubescens***, *B. nana* + *Salix* sp.	ЛТ
8900	−4	−150	BO_1	***Betula pubescens*** + *Pinus* + *B. nana* + *Salix* sp.	ЛТ
8300	−1 (−3)	−75	BO_2	***Betula pubescens*** + ***Pinus*** + *B. nana* + *Salix* sp.	СТ
8000	−2	−50	BO_3	***Betula pubescens*** + ***Pinus***	СрТ
7000	+1	−25	AT_1	***Pinus*** + ***Betula pubescens,*** эмпирическая граница *Picea*	СрТ
6000	0	175	AT_2	***Pinus*** + ***Betula pubescens***	СР-ЮТ
4700	+2,5	0	AT_3	**Pinus** + **Picea** + Betula + широколиственные породы	ЮТ (ПодТ)
4300	0	+50	SB_1	**Picea** + **Pinus** + широколиственные породы	ЮТ
3200	+2	+25 (+50)	SB_2	**Picea** + **Pinus** + широколиственные породы	ЮТ
2500	+1	+50	SB_3	**Picea** + Pinus (широколиственные породы)	Ю (Ср) Т
1800	+0,5	−50	SA_1	**Picea** + (Pinus)	СрТ
800	+1	+25 (−25)	SA_2	**Picea** + **Pinus**	СрТ
0	−1,5	−25	SA_3	**Pinus** + Picea	СрТ

Периоды: РВ — Пребореальный, ВО — Бореальный, АТ — Атлантический, SB — Суббореальный, SA — Субатлантический. Виды-доминанты выделены полужирным шрифтом. *Подзона*: ЛТ — лесотундра, СТ — северная тайга, СрТ — средняя тайга, ЮТ — южная тайга, ПодТ — подтайга

Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов березы на территории Европы, по-видимому, стала важной предпосылкой для возникновения зон вторичной интрогрессии [47, 60, 71, 94], которые обусловливают существенное повышение их генотипического и фенотипического разнообразия. Экспериментально проведенные нами внутри- и межвидовые скрещивания показали, что гибридизация основных видов рода *Betula*, произрастающих в европейской части их ареала, вполне возможна, а среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствуют видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой [6, 18]. Наблюдаемая при этом амплитуда изменчивости свидетельствует о наличии большого числа гибридных растений (около 30 %), у которых фенотипически проявляются признаки обоих видов.

Подобное явление — межвидовое скрещивание берез — неоднократно отмечалось ранее и другими авторами [33, 41, 72, 77, 88]. Заметим, что интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрывания 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, при продвижении на восток вероятность гибридизации березы повислой и березы пушистой резко снижается [27, 29, 77], поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются различия не только в сроках цветения, но и по условиям местообитания.

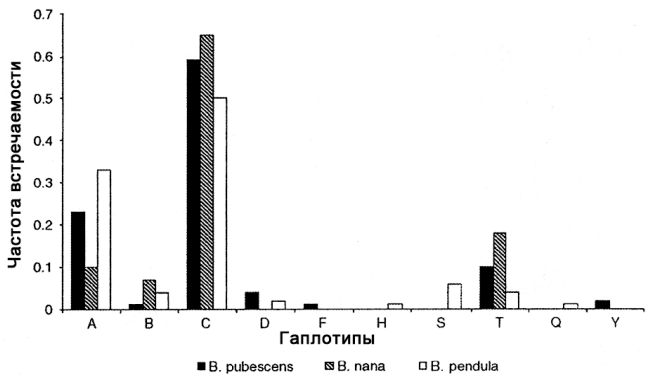
Существует множество доказательств возможности гибридизации между разными видами березы на территории европейской части ее ареала. Прогресс, наблюдаемый за последние два десятилетия в области молекулярной филогеографии, открывает новые возможности для реконструкции миграционных путей отдельных видов растений в позднеледниковье [67, 76, 78, 79]. Для этого, как правило, используется микросателлитный метод анализа хлоропластной ДНК, которая у березы, как и у других лиственных видов, передается только по материнской линии и позволяет выделить в общей популяционной выборке группы генетически родственных деревьев. Так, у всех видов березы, произрастающих в Европе, выявле-

ны две основные группы гаплотипов A и C (рис. 3, *a, b*). При этом установлено, что гаплотип A преобладает в популяциях березы пушистой, березы повислой и березы карликовой в западной и северо-западной части Европы [78, 79], а гаплотип C — в основном в восточной и юго-восточной [67, 76]. Было показано, что одним из главных факторов, определяющих их распространение, является климатический. Редкий гаплотип T обнаружен у березы, произрастающей исключительно в Северной Швеции и Норвегии (см. рис. 3, *b*). Такое генетическое распределение указывает на существование двух основных центров происхождения березы, один из которых был расположен к северу от Альп, а другой — у подножья Уральских гор.

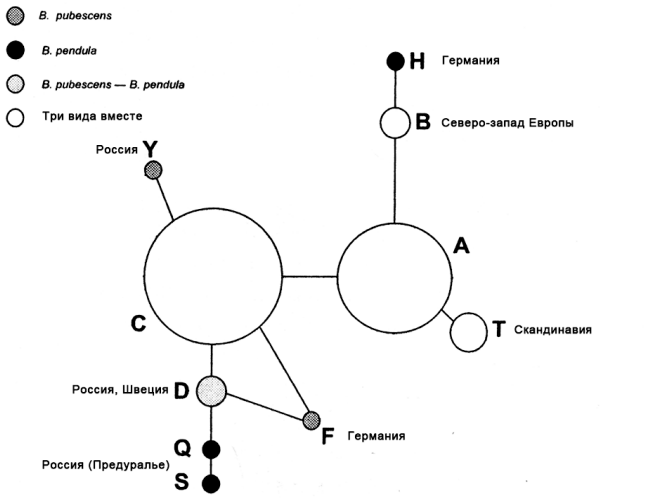
По мнению ряда исследователей, гаплотипы A и C в силу широкого распространения являются наиболее древними [100] и, скорее всего, присутствовали у общих предков изученных видов березы [68]. Гаплотип T, более часто выявляемый у березы пушистой и березы карликовой (см. рис. 3, *a*), вероятнее всего, появился относительно недавно в результате гибридизации и распространился на локальном уровне, поскольку до сих пор не обнаружен нигде, кроме Скандинавии (см. рис. 3, *b*). На основании географического распределения гаплотипов установлено, что разные виды, произрастающие в симпатрической популяции, более схожи между собой, чем особи одного вида в аллопатрических популяциях, что, по всей видимости, обусловлено их гибридизацией [79]. Отсюда можно сделать предположение, что карельская береза не получила своего развития на тех территориях, где отсутствовали соответствующие гаплотипы березы (южная и восточная части ареала) или усилилась континентальность климата (восточная часть ареала). В силу этих причин ареал карельской березы является локальным (ограниченным) и прерывистым (дизъюнктивным) исключительно на территории стран Балтийского региона.

По мнению ряда авторов [41, 78, 79], современные виды березы характеризуются высоким уровнем полиморфизма в связи с тем, что их изменчивость, если не полностью, то в своей значительной части, является комплексом двойных и тройных гибридов и бэккроссов разных поколений. Результатом более древней гибридизации Н.Н. Цвелев (2002) считает и сам вид березы пушистой, что отчасти и является причиной его более высокого полиморфизма по сравнению с березой повислой.

Долгое время существовала точка зрения, что береза пушистая — автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у березы повислой. Сомнения по этому поводу впервые были высказаны Йонссоном [70]. По нашему мнению, также береза пушистая является не автотетраплоидом, а аллотетраплоидом, включающим два разных диплоидных генома, только один из которых может соответствовать березе повислой. В пользу этого, например, свидетельствует тот



a



b

Рис. 3. Частота встречаемости отдельных гаплотипов хлоропластной ДНК в абсолютных (*a*) и относительных (*b*) единицах у разных видов березы на территории различных стран в европейской части ее ареала. Диаметры кругов (*b*) примерно пропорциональны частоте гаплотипа

Fig. 3. Frequency of occurrence of individual chloroplast DNA haplotypes in absolute (*a*) and relative (*b*) units in different species of birch from different countries in the European part of the distribution range. Circle diameters (*b*) are roughly proportionate to haplotype frequency

факт, что все изоформы пероксидазы и жирные кислоты липидов, характерные диплоидам — березе повислой и карельской березе, обнаруживаются также в почках тетраплоида березы пушистой. Вместе с тем у березы пушистой имеются изоформы пероксидазы, жирные кислоты и эфирные масла, отсутствующие у диплоида [6, 7, 65, 66].

Наши предположения о присутствии в геноме березы пушистой аллельных вариантов (генома) березы повислой [9] в дальнейшем были подтверждены результатами молекулярно-генетических исследований [3, 46, 62, 99].

Аллотетраплоидность березы пушистой, или присутствие в ее генотипе ($2n = 56$) генома березы повислой

($2n = 28$), «облегчает» гибридизацию между видами берез, имеющих разную плоидность. При этом более часто встречается интрогрессия березы повислой с березой пушистой, а не наоборот. Тогда в случае скрещивания березы пушистой (AABB) с березой повислой (AA) не следует ожидать каких-либо морфологических или физиолого-биохимических изменений у потомков, поскольку будут доминировать признаки материнского растения березы пушистой (AABB × AA = AABBAA). Механизм такого явления, описанный для дуба, получил название the pollen swamping [82]. При опылении березы повислой пыльцой березы пушистой (AA × AABB = AABB), наоборот, возможно появление новых признаков. Например, при аналогичном скрещивании (березы повислой с березой пушистой) у гибридов были обнаружены короткоцепочковые жирные кислоты липидов, специфичные для отцовского растения — березы пушистой [7, 9].

Что касается источника второго генома, составляющего тетраплоид березы пушистой, то здесь мнения расходятся. Одни авторы называют березу карликовую [2, 46, 99], другие — березу приземистую [98], а третьи — такой диплоид, который, возможно, уже не существует в природе [62], поскольку специфичные для березы пушистой изоферменты, жирные кислоты и эфирные масла не обнаружены пока ни у одного из исследованных диплоидов.

Таким образом, из сказанного выше следует, что в условиях северо-западной части континентальной Европы особенности роста и развития представителей рода *Betula* определяются как природно-климатическими факторами, так и наличием возможности для межвидовой гибридизации, в результате которой могут возникать количественные и качественные изменения ряда морфо-физиологических признаков. Некоторые изменения, возникшие в процессе эволюции видов, закрепились генетически и наследуются. Так, вероятно, в условиях данного ограниченного макрорегиона выделилась карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti.

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 [18, 36, 85] считают карельскую березу разновидностью березы повислой.

С другой стороны, целый ряд авторов [24, 61, 86] указывают на сходство карельской березы с березой пушистой. Об этом, в частности, свидетельствует наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольной до короткоствольной и кустообразной. Преимущественно у березы пушистой отмечено наличие капов, сувелей, «ведьминых мётел», 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.

Карельская береза обычно произрастает совместно с березой повислой и березой пушистой в Карелии, Ленинградской, Костромской, Смоленской областях, а также в Латвии [1, 9, 18, 34, 37]. Финские исследователи неоднократно отмечали, что при посеве семян карельской березы обнаруживается и береза пушистая [86]. С.Н. Багаев (1965) описывал такие растения карельской березы, 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 [30].

В литературе имеются сведения о том, что в потомстве березы повислой при ее совместном произрастании с березой пушистой сравнительно часто наблюдается появление измененных кариотипов [14]. По данным Т.П. Голиковой (1986), 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 %. В потомстве карельской березы доминировали особи с диплоидным набором хромосом, который равняется 28 и соответствует березе повислой. В то же время у значительной его части выявлен высокий уровень миксоплоидии — от 23 до 42 хромосом [4, 20, 28]. Биологическая роль и причины данного явления пока не установлены. Возможно, это связано с панмиксией, когда в результате свободного опыления особей внутри или между видами происходит случайное слияние разных типов гамет.

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 их древесины. По данным разных авторов, при свободном опылении вероятность получения в потомстве растений карельской березы с узорчатой древесиной невелика и составляет всего 2–3 % [69], в лучшем случае 25 % [7, 83] или несколько больше [59, 74]. При контролируемом опылении, когда оба родителя обладают узорчатой древесиной, потомство также представлено двумя группами — узорчатыми и безузорчатыми, но в этом случае соотношение их между собой может достигать 9 : 1 соответственно [18, 24, 85, 86]. Заметим, что согласно данным В.И. Ермакова (1986), всхожесть гибридных семян карельской березы выше, чем полученных при самоопылении (всхожесть 78 и 4 % соответственно).

Таблица 2

Соотношение анатомических элементов в древесине березы повислой и карельской березы
Ratios of anatomical elements in the wood of silver birch and Karelian birch

Анатомические элементы	Береза повислая	Карельская береза	
		обычная по текстуре	узорчатая
Волокнистые трахеиды, %	63,6	55,4	25,5
Сосуды, %	23,7	16,1	14,9
Сердцевинные лучи, %	10,3	21,0	45,4
Древесная паренхима, %	2,4	7,5	14,2
Длина волокнистых элементов, мк	75,0	47,6	46,6
Длина члеников сосудов, мк	53,2	36,1	28,7
Диаметр члеников сосудов, мк	5,9	4,4	3,6

В этих же исследованиях подтверждена возможность межвидового скрещивания карельской березы и березы пушистой между собой. Например, по результатам гибридизации березы пушистой (♀) с карельской березой (♂) получены фертильные семена [18]. Однако в этом варианте скрещивания проявляется доминирующее наследование по материнской линии: среди потомства отсутствовали особи с узорчатой текстурой древесины, и только через 30 лет развития у отдельных гибридов появились признаки ребристости ствола. При обратном скрещивании (♀ карельская береза × ♂ береза пушистая) в потомстве получены растения с узорчатой текстурой древесины, причем их число достигало 37 % и выше, что, очевидно, также обусловлено наследованием по материнской линии. Заметное влияние генетических особенностей пыльцы на развитие узорчатой текстуры древесины выявили финские исследователи (Alonso-Serra et al., 2015, устное сообщение) в результате опытов по гибридизации березы повислой (♀) с карельской березой (♂), когда у 17 гибридных растений из 26 проявились ярко выраженные признаки узорчатой текстуры древесины, свойственные отцовскому растению — карельской березе.

ПОЛИМОРФИЗМ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Следствием интрогрессивной гибридизации, по всей вероятности, является высокий полиморфизм и внутривидовое (внутрипопуляционное) разнообразие карельской березы по целому ряду морфо-физиологических признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины и т. д. В частности, основными формами роста карельской березы являются высокоствольная, короткоствольная, кустообразная, но встречаются также растения кустарниковой и кустовидной форм роста [9]. Ярко выраженный полиморфизм жизненных форм (от деревьев до кустарников) обеспечивает ей пластичность и возможность существования в различных экологических условиях и нишах.

Изучение генетических особенностей карельской березы на основании анализа нуклеотидной структуры фрагмента гена алкогольдегидрогеназы подтвердило, что ее формовое разнообразие имеет генетическую детерминацию [3]. По мнению авторов, у карельской березы более вероятной является полигенная, а не полиаллельная система наследования, когда у высокоствольных и короткоствольных форм большинство из локусов, определяющих структуру оси, находится в гетерозиготном («гибридном») состоянии, которое обусловлено одновременным сочетанием групп аллелей обоих типов по форме роста. Тогда увеличение доли генов, представленных аллелями высокоствольного типа роста в гомозиготном состоянии, будет обусловливать у потомков формирование внешних признаков, подобных березе повислой, вплоть до отсутствия узорчатой текстуры в древесине. Преобладание гомозиготных генов с аллелями короткоствольного типа способствует образованию кустарниковых форм [3].

По составу анатомических элементов древесина карельской березы сходна с березой повислой, но резко отличается по их соотношению: длина волокнистых элементов, количество сосудов и размеры их члеников у карельской березы меньше, а объем сердцевинных лучей и древесной паренхимы значительно больше (табл. 2) [24]. В местах ослабления активности камбия по направлению к центру ствола взамен трахеальным элементам откладываются паренхимные [43]. В результате образуются выпуклости или неровности на поверхности ствола. Скопления паренхимной ткани в древесине обусловливают ее темно-коричневый цвет, а изменение ориентации в расположении анатомических элементов (например, на поперечном срезе радиальная проекция) — светлые полосы.

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. Однако у одних они становятся заметными уже в возрасте 2–5 лет, а у других — только в 20–25 и даже в 40 лет [7, 18, 35, 37, 57, 91].

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 отобранных заранее 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 слабовыраженной или формироваться локально по стволу.

Существование безузорчатого типа карельской березы отрицать нельзя, но визуально отличить его от березы повислой очень трудно. Безошибочно к этому типу можно отнести только растения, целенаправленно полученные в результате контролируемого скрещивания (путем опыления) узорчатых особей карельской березы между собой, хотя внешне и не проявляющие признаки узорчатой текстуры древесины. В дальнейшем при скрещивании таких безузорчатых особей в следующих поколениях, по всей вероятности, можно ожидать с какой-то частотой появление «узорчатых» форм. Не исключено также, что и в природных условиях в пределах ареала некоторые особи, внешне похожие на березу повислую, могут иметь в «скрытом» виде признаки «карелистости» [9].

ХАРАКТЕР АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ У РАСТЕНИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ, СВЯЗАННЫХ С АДАПТАЦИЕЙ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Как известно, любые наследственные изменения будут иметь адаптивное значение лишь в том случае, если они обеспечивают существование и возможность репродукции в ряду поколений, т. е. оказываются полезными для популяции, к которой принадлежит индивид [42].

В чем заключается адаптивная роль лучей и паренхимы, благодаря которым во многом и появился феномен «карельская береза»? Структурные изменения анатомических элементов, наблюдаемые в древесине карельской березы, по всей вероятности, способствуют повышению жизнеспособности растений в экстремальных условиях их произрастания. Например, структурно-функциональная роль лучей и паренхимы активно проявляется при регенерации тканей ствола при повреждениях (тотипотентность и слабая дифференцировка тканей обеспечивают каллусообразование), а также в случаях формирования меристематических очагов, необходимых для образования придаточных (адвентивных) органов. Укороченные размеры члеников сосудов обеспечивают ускоренную мобилизацию пластических веществ между лучами, сосудами и волокнистыми трахеидами. Более того, в результате образования склереид в тканях флоэмы и ксилемы происходит усиление механической функции ствола. Активное развитие паренхимной ткани, наконец, способствует депонированию вторичных метаболитов и их рациональному использованию при ухудшении внешних условий.

Формирование узорчатой текстуры древесины визуально может проявляться уже на второй год развития растений в виде наплывов у основания боковых побегов (рис. 4) [9]. Это обусловлено изменениями, которые происходят в деятельности камбия в определенных участках камбиального кольца, приуроченных именно к местам причленения элементов проводящей системы листа (листовых следов) к осевому цилиндру. Следует заметить, что листовые следы являются местами активного транспорта фитогормонов [21, 43].

По нашему мнению, изменения в деятельности камбия приводят к увеличению объема паренхимы, которая, в свою очередь, выступает главной причиной видоизменения вновь формирующихся тканей и нарушения транспортного потока веществ в растении. Следствием развития паренхимной ткани, обладающей преимущественно запасающей функцией, в дальнейшем, возможно, является усиленное накопление метаболитов.

Убедительным доказательством того, что анатомо-морфологические изменения в древесине являются

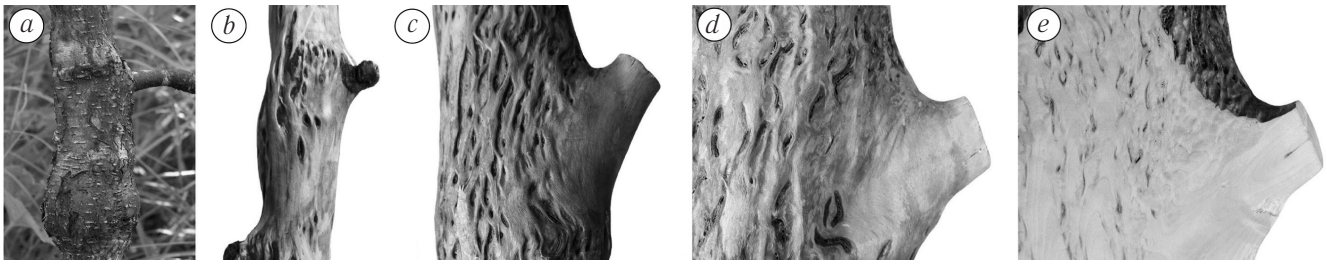


Рис. 4. Внешний вид утолщений в основании бокового побега карельской березы (*a*) и поверхность их древесины под снятой корой в возрасте растения: 2 года (*b*), 5 лет (*c*), 10 лет (*d*), а также на продольном срезе (*e*), свидетельствующие о динамике формирования узорчатой текстуры в стволе и, как правило, отсутствии ее в ветвях

Fig. 4. Outward appearance of swellings at lateral shoot base in Karelian birch (*a*), their debarked wood surface in plants aged: 2 years (*b*), 5 years (*c*), 10 years (*d*), and wood in the longitudinal section (*e*) demonstrating the dynamics of figured wood formation in the trunk and, usually, its absence in branches

первичными, а возможное накопление в ней вторичных метаболитов выступает как следствие, являются опыты по прививке в целом или локальной трансплантации тканей (рис. 5) [9], в частности, карельской березы (привой или донор) на березу повислую или березу пушистую (подвой или реципиент). Если бы причиной изменения текстуры древесины выступали вторичные метаболиты, то при формировании общей проводящей системы у разных генотипов следовало ожидать и однообразного развития проводящих элементов в пределах дерева. Однако результаты показывают отсутствие какого-либо влияния привоя на подвой или донора на реципиента (или наоборот), поскольку каждый из компонентов после срастания продолжает развиваться свойственным ему образом [9, 19]. В то же время органично сросшиеся разнородные по текстуре узорчатая и обычная прямоволокнистая ткани древесины образуют общую проводящую систему, обеспечивающую как восходящий, так и нисходящий транспортные потоки веществ в растении. Это согласуется и с мнением Ю.В. Гамалея (2004), который считает, что успешность срастания прививаемых компонентов зависит более от сходства флоэмных экссудатов, содержащих продукты фотосинтеза, чем от родственных связей растений.

Добавим к этому, что возможный избыток гормональных веществ (ауксинов) или сахарозы (транспортной формы углеводов) в тканях карельской березы (привой или донор), отмечаемый в ряде работ [21, 31], вряд ли может быть причиной изменения прямоволокнистой текстуры древесины, свойственной березе повислой или березе пушистой (подвой или реципиент), на узорчатую, поскольку ни ауксины, ни сахароза, как естественные природные соединения, не обладают мутагенными свойствами. Следовательно, увеличение их концентрации в тканях если и может вызывать какие-то изменения в структуре древесины, то не настолько продолжительные, чтобы в дальнейшем устойчиво воспроизводиться в последующих поколениях, т. е. закрепляться на генетическом уровне.

В свое время, основываясь на результатах опытов по трансплантации тканей коры, В.И. Ермаков сформулировал принцип «эффекта ранения», суть которого заключается в том, что путем внешнего воздействия можно инициировать ускорение развития в древесине узорчатой текстуры [18, 19]. Однако это относится только к генетически предрасположенным, но до определенного возраста (или физиологического состояния) не проявившим себя растениям карельской березы. В случае других видов березы подобная реакция не наблюдается, хотя в результате ранения могут возникнуть извилистости в древесине, но они будут кратковременными, локальными и отличными по структуре от узорчатой древесины карельской березы.

Результаты исследований также показывают, что у карельской березы, в отличие от других видов березы, уже на ранних этапах развития наблюдается пониженная скорость апикального роста осевого побега [13] и довольно активное формирование боковых побегов, что, вероятно, также направлено на адаптацию к условиям

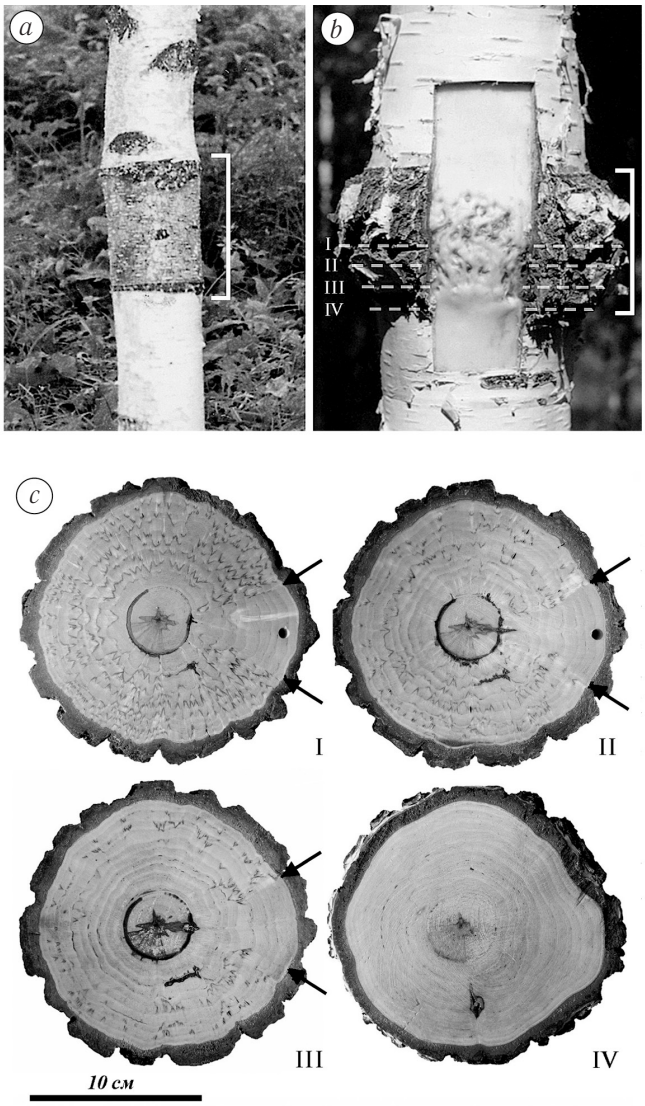


Рис. 5. Внешний вид ствола березы пушистой (реципиент) в год выполнения кольцевой (в виде пояса) пересадки тканей коры карельской березы (донор) (*a*) и спустя 9 лет (*b*), а также текстура древесины донора на поперечных спилах в средней части (I) места пересадки (указано скобкой) и ее изменения по мере удаления (II, III) в сторону древесины реципиента (береза пушистая) (IV) (*c*). Стрелками указана область места соединения краевых частей пересаженной ткани донора (карельская береза)

Fig. 5. Outward appearance of downy birch (recipient) trunk in the year of collar-type transplantation of Karelian birch (donor) bark tissues (*a*) and 9 years later (*b*), as well as donor wood texture in sections across the centre (I) of the transplant zone (pointed out by a bracket) and its alteration (II, III) towards the wood of the recipient (IV) (*c*). Arrows point to the area where the transplant ends meet

существования. В отдельные годы площадь листовой пластинки карельской березы может вдвое превышать аналогичный показатель у березы повислой. Изучение связанных и свободных аминокислот, углеводов и липидов в тканях разных видов березы показало, что основные изменения в их содержании и составе связаны, как правило, со сменой фаз развития растений. Ряд авторов отмечают в пасоке карельской березы в отдельные годы повышенное содержание цитокинина [45], глутаминовой кислоты [44] или отсутствие сорбитола [80]. По сравнению с березой повислой и березой пушистой у карельской березы выше доля суммарных липидов в лубе ствола (в 2 раза) и ниже в бересте (на 15–20 %) [6, 7]. При этом содержание диеновых жирных кислот в липидах в бересте достоверно выше (в основном за счет линолевой). Уровень содержания гетероауксина [21] и растворимых сахаров у карельской березы в тканях луба ветвей и ствола также выше, чем у березы повислой [31]. На отдельных этапах сезонного развития отмечена повышенная активность пероксидаз у растений с узорчатой текстурой по сравнению с безузорчатыми [11].

Однако, несмотря на указанные различия, анализ имеющихся физиолого-биохимических данных позволяет утверждать, что карельская береза и «обычные» виды — береза повислая и береза пушистая — весьма близки друг к другу, а выявляемые между ними различия не столь существенны и носят преимущественно количественный характер, что свидетельствует об их филогенетической близости. Более того, карельская береза не только характеризуется значительным сходством с березой повислой и березой пушистой, но по многим морфо-физиологическим показателям занимает промежуточное положение между ними.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование современной растительности на территории северо-запада континентальной Европы в значительной степени зависело от особенностей ландшафтно-природных комплексов, сложившихся здесь в позднеледниковье и голоцене. Исследователи неоднократно указывали на малую видовую насыщенность и разнородность происхождения флоры данной территории [87]. Однако, по всей вероятности, в березовых и сосново-березовых лесах, которые преобладали в период послеледниковья — голоцена на территории Фенноскандии [16], уже могли сформироваться зоны вторичной интрогрессии (гибридные зоны) представителей рода *Betula* L., генофонд которых характеризовался повышенным разнообразием, фенотипическое проявление полигенно обусловленных признаков которого оставалось в «скрытом состоянии».

Обобщение и анализ результатов многолетних исследований морфо-физиологических, биохимических и селекционно-генетических признаков и особенностей основных видов и разновидностей березы, определяющих возможности их произрастания в условиях северо-западной части континентальной Европы, позволили сформулировать эколого-генетического гипотезу происхождения карельской березы [5, 7–9]. Согласно данной гипотезе появление карельской березы носило вероятностный характер и было связано как с природно-климатическими особенностями данного макрорегиона, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и с генетическими особенностями пыльцы отцовских растений, участвующих в опылении. В силу этих причин ареал карельской березы оказался ограниченным и прерывистым. Основной предпосылкой, которая создавала возможность для ее появления, следует считать наличие здесь зон вторичной интрогрессии и, соответственно, возможность гибридизации между близкородственными видами березы или их разновидностями (в настоящее время это береза пушистая, береза повислая, береза карликовая, редко — береза приземистая; ранее, возможно, и другие виды), а условием — отсутствие фенологической изоляции между ними в отдельные годы. Благодаря расширению генетической изменчивости вследствие обмена генами между видами, увеличивающейся в результате скрещиваний, и могла появиться карельская береза. При этом большое влияние на количественное соотношение узорчатых и безузорчатых особей у карельской березы оказывает не только панмиксия и направление (варианты) скрещиваний (в случае искусственной гибридизации), но и генетические особенности пыльцы отцовских растений, участвующих в опылении.

Таким образом, следуя данной гипотезе, логично думать, что появление карельской березы исключительно на территории северо-запада континентальной Европы является результатом достаточно длительной эволюции берез, сопровождавшейся сложными генетическими процессами (на уровне видов и популяций), которые осуществлялись в специфических условиях данного макрорегиона. При этом как самостоятельная форма она предположительно выделилась в течение так называемого малого ледникового периода. Весьма вероятно, что ее появлению предшествовали существенные климатические изменения, характеризующиеся сначала снижением солнечной активности (Spörer Minimum), а затем и температуры, зарегистрированные в течение нескольких столетий начиная примерно с 1450 г. Распространению карельской березы способствовали большие площади, поврежденные огнем в результате многочисленных лесных пожаров и освобожденные благодаря этому для расселения новых видов. Можно допустить, что первичным импульсом для эволюционных изменений у березы явилось изменение световых условий, которое потребовало поиска незанятых ниш с хорошей освещенностью, необходимой для нормального роста и развития растений. Одним из косвенных подтверждений в пользу

этого выступают наблюдения, которые показывают, что отстающие в росте растения карельской березы и затеняемые со временем при смыкании крон рядом растущих безузорчатых форм или сопутствующих пород постепенно усыхают и гибнут, выпадая из насаждения. Другим косвенным доказательством является способность карельской березы произрастать на каменистых почвах и в иных местах, неблагоприятных для других древесных пород, и поэтому слабозаселенных, т. е. осваивать более открытые биотопы.

В результате приспособления к новым условиям существования у предшественников карельской березы на каком-то этапе возник и закрепился полиморфизм жизненных форм — от деревьев до кустарников, который усиливает ее пластичность и возможность существования в необычных (новых) экологических условиях. В дальнейшем в структурной организации карельской березы произошли определенные анатомо-морфологические изменения: увеличился объем сердцевинных лучей и древесной паренхимы в ксилеме, появились каменистые клетки и склереиды. Следствием этого стало укрепление механической функции ствола и возможность депонирования вторичных метаболитов и их более рационального использования при ухудшении условий произрастания.

В подтверждение выдвинутой нами гипотезы о роли межвидовой гибридизации (интрогрессии) в происхождении карельской березы свидетельствуют также результаты изучения степени генетической дифференциации разных видов березы, полученные О.Ю. Барановым [2, 3], а также молекулярной паспортизации клонов карельской березы, проведенной Т.В. Матвеевой и др. (2008).

Следовательно, именно благодаря высокой генетической полиморфности представителей рода *Betula* в зонах вторичной интрогрессии и адаптивному характеру многих их анатомо-морфологических признаков и физиолого-биохимических особенностей, сформировавшихся в данных специфических условиях, и стало возможным появление карельской березы. В то же время она не могла появиться и «закрепиться» на тех территориях, где отсутствовали соответствующие гаплотипы березы или усилилась континентальность климата. В силу этих причин ареал карельской березы является локальным (ограниченным) и прерывистым (дизъюнктивным), находящимся исключительно на территории стран Балтийского региона.

Наконец, стоит сказать, что появление карельской березы в результате интрогрессии на современном этапе вряд ли возможно, поскольку за период не менее чем 500 лет ее существования произошли не только серьезные климатические изменения, но и значительно трансформировалась генетическая структура ее популяций, в которых, вероятно, уже отсутствуют те генотипы, которые могли быть ее прародителями. Тем не менее у всех изученных видов, несмотря на их принадлежность к разным секциям рода *Betula*, имеется значительное родство, что говорит об их вероятном происхождении от общего предка. Как бы то ни было, вопрос о происхождении карельской березы, так же как и многие другие вопросы филогении рода *Betula*, остается пока открытым и требует продолжения исследований. Не исключено, что ответы на эти вопросы удастся получить с помощью новых методов исследований, в том числе молекулярно-генетических, которые активно развиваются в последние годы и все шире применяются при решении различных биологических проблем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ 0020–2014–0002) при поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» (проект № 01201257414), а также Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0220-2015-0014).

Выражаем признательность д-ру биол. наук А.М. Крышеню, д-ру биол. наук О.Л. Кузнецову и канд. биол. наук О.Н. Лебедевой за критические замечания и полезное участие в обсуждении представленных в статье результатов исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Багаев С.Н. Селекция узорчатой и капокорешковой березы в условиях Костромской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Свердловск, 1965. [Bagaev SN. Selection of curly and burr-root birch in the Kostroma Region. [dissertation] Sverdlovsk; 1965. (In Russ).]
2. Баранов О.Ю. Популяционно-генетическая структура представителей рода *Betula* L. на территории Беларуси и ее использование в лесной селекции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Гомель, 2003. [Baranov OYu. The population-genetic structure of representatives of the genus *Betula* L. in Byelorussia, and its application in forest selection activities. [dissertation] Gomel'; 2003. (In Russ).]
3. Баранов О.Ю., Николаева Н.Н., Машкина О.С., Балюцкас В.М. Филогенетический анализ березы карельской на основании данных секвенирования гена алкогольдегидрогеназы / Международная конференция «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздей-

ствием факторов среды»; Июнь 20–24, 2011; Петрозаводск. [Baranov OYu, Nikolaeva NN, Mashkina OS, Balyutskas VM. Phylogenetic analysis of curly birch based on alcoholdehydrogenase gene sequencing data. (Conference proceedings) Mezhdunarodnaja konferentsij "Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy" 2011 June 20-24; Petrozavodsk. (In Russ).]

4. Буторина А.К. О природе узорчатости древесины у карельской березы // Сборник научных трудов «Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов». – Воронеж, 1993. – С. 40–47. [Butorina AK. On the nature of wood figure in Karelian birch. In: Geneticheskie i ekologicheskie osnovy povysheniya produktivnosti lesov. Sbornik. nauchnih trudov. Voronezh; 1993. P. 40-47. (In Russ).]
5. Ветчинникова Л.В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Фенноскандии: дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2003 [Vetchinnikova LV. Morfo-fiziologicheskie i biokhimicheskie osobennosti razlichnykh vidov i raznovidnostei berezy semennogo i vegetativnogo proiskhozhdeniya v usloviyakh Vostochnoi Fennoskandii. [dissertation] Saint Petersburg; 2003. (In Russ).]
6. Ветчинникова Л.В. Береза: вопросы изменчивости. – М.: Наука, 2004. [Vetchinnikova LV. Birch: variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects). Moscow: Nauka; 2004. (In Russ).]
7. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. – М.: Наука, 2005. [Vetchinnikova LV. Karelian birch and other rare representatives of the genus *Betula* L. Moscow: Nauka; 2005. (In Russ).]
8. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: происхождение и морфо-физиологические особенности // Сборник тезисов Всероссийской научной конференции с международным участием «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий»; Петрозаводск, 21–26 сентября 2015 г. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. – С. 11. [Vetchinnikova LV, Titov AF. Curly birch: origin and morpho-physiologic features. In: Proceedings of the Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem "Rastenija v uslovijah global'nyh i lokal'nyh prirodno-klimaticheskih i antropogennyh vozdejstvij"; Petrozavodsk. 21-26 September 2015. Petrozavodsk; 2015. P. 11. (In Russ).]
9. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013 [Vetchinnikova LV, Titov AF, Kuznetsova TYu. Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 2013. (In Russ).]
10. Волкова П.А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2015. [Volkova PA. Application of molecular-genetic data for the analysis of Late Glacial migration pathways of vascular plants in Eastern Europe. [dissertation] Moscow; 2015. (In Russ).]
11. Галибина Н.А., Целищева Ю.Л., Андреев В.П., и др. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев рода *Betula* / Международная конференция «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды»; Июнь 20–24, 2011; Петрозаводск. [Galibina NA, Tselishcheva YuL, Andreev VP. et al. Peroxidase activity in organs and tissues of trees of genus *Betula*. (Conference proceedings) Mezhdunarodnaja konferentsij "Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy", 2011 June 20-24; Petrozavodsk. (In Russ).]
12. Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. – СПб.: Из-во СПб. ун-та, 2004. [Gamaley YuV. Transport system of vascular plants. Saint Petersburg: Iz-vo SPb. un-ta; 2004. (In Russ).]
13. Ганюшкина Л.Г. Характеристика некоторых физиологических показателей березы карельской // Пути адаптации организмов в условиях Севера / Под ред. А.В. Штанько. – Петрозаводск: Петрозаводский гос. ун-т, 1978. – С. 28–29. [Ganyushkina LG. Description of some physiological parameters of Karelian birch. In: Puti adaptatsii organizmov v usloviyakh Severa. Ed by A.V. Shtan'ko. Petrozavodsk: Petrozavodskiy gos. un-t; 1978. P. 28-29. (In Russ).]
14. Голикова Т.П. Сравнительный кариологический анализ березы бородавчатой в естественных насаждениях // Науч. тр. Моск. лесотехн. ин-та. – 1986. – Т. 185. – С. 8–11. [Golikova TP. A comparative karyological analysis of *Betula verrucosa* in natural stands. *Nauch. tr. Mosk. lesotekhn. in-ta*. 1986;185:8-11 (In Russ).]
15. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. [Altukhov YuP, editor. Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures. Moscow: Nauka; 2004. (In Russ).]
16. Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. [Elina GA, Lukashov AD, Yurkovskaya TK. Late Glacial and Holocene in Eastern Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 2000. (In Russ).]

17. Елина Г.А., Филимонова Л.В. Палеорастительность позднеледниковья — голоцена Восточной Фенноскандии и проблемы картографирования // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – С. 117–143. [Elina GA, Filimonova LV. Late Glacial and Holocene palaeovegetation of Eastern Fennoscandia, and mapping challenges In: Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossiyskaya shkola-konferentsiya. Lektsii. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 2007. P. 117-143. (In Russ).]
18. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. – Л.: Наука, 1986. [Ermakov VI. The mechanisms of birch adaptation in the North. Leningrad: Nauka; 1986. (In Russ).]
19. Ермаков В.И., Новицкая Л.Л., Ветчинникова Л.В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. – Петрозаводск: КарНЦ АН СССР, 1991. [Ermakov VI, Novitskaya LL, Vetchinnikova LV. Intra- and interspecific transplantation of birch bark and it's regeneration when damaged. Petrozavodsk: KarNTs AN SSSR; 1991. (In Russ).]
20. Козьмин А.В., Буторина А.К. Спонтанный триплоид березы карельской // Лесоведение. – 1985. – № 6. – С. 71–75. [Koz'min AV, Butorina AK. Spontaneous triploidy in Karelian birch. *Russian Forest Sciences*. 1985;6:71-75. (In Russ).]
21. Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Структурные аспекты дифференциации и диагностики узорчатости древесины березы карельской // Современные аспекты древесиноведения. – Красноярск, 1987. – С. 27–29. [Kosichenko NE, Shchetinkin SV. The structural aspects of differentiation and diagnosis of wood figure in Karelian birch. In: Sovremennye aspekty drevesinovedeniya. Krasnoyarsk; 1987. P. 27-29 (In Russ).]
22. Крючков В.В. Чуткая Субарктика. – М.: Наука, 1976. [Kryuchkov VV. The sensitive Subarctic. Moscow: Nauka; 1976. (In Russ).]
23. Лаврова Н.Б. Флора и растительность позднеледниковья Карелии (по данным споро-пыльцевого анализа): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2005. [Lavrova NB. Late Glacial flora and vegetation of Karelia (based on pollen analysis data). [dissertation] Petrozavodsk; 2005. (In Russ).]
24. Любавская А.Я. Карельская береза. – М.: Лесная промышленность, 1978. [Lyubavskaya AYa. Curly birch. Moscow: Lesnaya promyshlennost'; 1978. (In Russ).]
25. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. [Mayr E. Populations, species, and evolution. Moscow: Mir; 1974. (In Russ).]
26. Матвеева Т.В., Машкина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экологическая генетика. – 2008. – Т. VI. – № 3. – С. 18–23. [Matveeva TV, Mashkina OS, Isakov YuN, Lutova LA Molecular passportization of clones of Karelian birch using PCR with semi-specific primers. *Jekologicheskaja genetika*. 2008;6(3):18-23 (In Russ).]
27. Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. – М.: Наука, 1987. [Makhnev AK. Intraspecies variation and population structure of birches of sections *Albae* and *Nanae*. Moscow: Nauka; 1987. (In Russ).]
28. Машкина О.С., Буторина А.К., Табацкая Т.М., Щетинкин С.В. Цитогенетические механизмы проявления узорчатости древесины у карельской березы в процессе длительного культивирования *in vitro* / Международная конференция «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды»; Июнь 20–24, 2011; Петрозаводск. [Mashkina OS, Butorina AK, Tabatskaya TM, Shchetinkin SV. Cytogenetic mechanisms of manifestation the patterned wood of karelian birch during long-term *in vitro* cultivation. (Conference proceedings) Mezhdunarodnaja konferentsij "Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy", 2011 June 20-24; Petrozavodsk. (In Russ).]
29. Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений. – 2009. – № 6. – С. 948–953. [Migalina SV, Ivanova LA, Makhnev AK. *Russ J Plant Physiol*. 2009; 6:948-953. (In Russ).]
30. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2004. [Nikolaeva NN. Formation of the leaf apparatus in silver birch (*Betula pendula* Roth) forms with different wood texture. [dissertation] Saint Petersburg; 2004. (In Russ).]
31. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. – Петрозаводск: Verso, 2008. [Novitskaya LL. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities. Petrozavodsk: Verso; 2008. (In Russ).]
32. Орлова Н.И. Систематическое исследование древесных пород Кольского полуострова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1952. [Orlova NI. A systematic study of woody species of the Kola Peninsula. [dissertation] Leningrad; 1952. (In Russ).]
33. Пичугина Н.П. Влияние экологических факторов на формирование семян некоторых межвидовых гибридов берез // Экология. – 1971. – № 6. – С. 89–91. [Pichugina NP. The effect of ecological factors on seed formation in some interspecies birch hybrids. *Russ J Ecol*. 1971;6:89-91. (In Russ).]

34. Природные комплексы Вепсской волости: особенности, современное состояние, охрана и использование / Под ред. А.Н. Громцева. – Петрозаводск: КарНЦ РАН; 2005. [Gromtsev AN, editor. Natural complexes of the Vepsian Volost: features, present-day status, conservation and management. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 2005. (In Russ).]
35. Сакс К.А., Бандер В.Л. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск: Карелия, 1970. – С. 294–300. [Saks KA, Bander VL. Some experience on curly birch growing in the Latvian SSR. In: Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo. Petrozavodsk: Kareliya, 1970. P. 294-300 (In Russ).]
36. Соколов Н.О. Карельская береза. – Петрозаводск: гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. [Sokolov NO. Curly birch. Petrozavodsk: gosudarstvennoe izd-vo Karelo-Finskoy SSR; 1950. (In Russ).]
37. Соколов Н.О. Отбор и выращивание березы карельской в Ленинградской области с использованием самосева // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск: Карелия, 1970. – С. 277–281. [Sokolov NO. Selection and growing of curly birch with the application of self-sown crop in Leningrad district. In: Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo. Petrozavodsk: Kareliya. 1970. C. 277-281 (In Russ).]
38. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. [Timofeev-Resovskiy NV, Yablokov AV, Glotov NV. An overview of the population science. Moscow: Nauka; 1973. (In Russ).]
39. Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. [Tolmachev AI. The foundations of the areal theory. Leningrad: Izdatel'stvo LGU; 1962. (In Russ).]
40. Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2005. [Filimonova LV. Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the mid-taiga subzone of Karelia. [dissertation] Petrozavodsk; 2005. (In Russ).]
41. Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. – 2002. – Т. 34. – С. 47–73. [Tsvelev NN. On the genera *Betula* L. and *Alnus* Mill (*Betulaceae*) in Eastern Europe. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*. 2002;34:47-73 (In Russ).]
42. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.; Л, 1968. [Shmal'gauzen II. The factors of evolution. Moscow; Leningrad; 1968. (In Russ).]
43. Щетинкин С.В. Гистогенез узорчатой древесины березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. и *Betula pendula* Roth: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Воронеж, 1988. [Shchetinkin SV. Histogenesis of figured wood in *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercl. and *Betula pendula* Roth. [dissertation] Voronezh; 1988. (In Russ).]
44. Эглите Г.К., Ошкая В.П. Свободные аминокислоты карельской березы // Изв. АН Латв. ССР. – 1973. – № 1. – С. 15–20. [Eglite GK, Oshkaya VP. Free amino acids in Karelian birch. *Izvestija. AN Latviiskoi SSR*. 1973;1:15-20. (In Russ).]
45. Ahokas H. Cytokinins in the spring sap of curly birch (*Betula pendula* f. *carelica*) and the non-curly form. *Plant Phys*. 1985;118:33-39.
46. Anamthawat-Jónsson K, Thorsson ETh, Temsch EM, Greilhuber J. Icelandic Birch Polyploids – The Case of a Perfect Fit in Genome Size. *Journal of Botany*. 2010;2010(2):1-9. doi: 10.1155/2010/347254.
47. Anamthawat-Jónsson K, Tómasson T. Cytogenetics of hybrid introgression in Icelandic birch. *Hereditas*. 1990;112(1):65-70.
48. Beckman JE, Mahoney TJ. The Maunder Minimum and Climate Change: Have Historical Records Aided Current Research? In: Grothkopf et al., editors. Library and Information Services in Astronomy III ASP Conference Series. 1998;153:212-217.
49. Bodri L, Cermak V. Climate Change and Subsurface temperature. In: Borehole Climatology: A New Method on How to Construct Climate. Amsterdam: Elsevier; 2007. doi: 10.1016/b978-008045320-0/50002-8.
50. Boville BA, Randel WJ. Observations and simulation of the variability of the troposphere and stratosphere in January. *J Atmos Sci*. 1986;43:3015-3034.
51. Camuffo D, Enzi S. Reconstructing the climate of northern Italy from archive sources. In: Bradbey RS, Jones PD, editors. Climate Since A.D. 1500. 1995;143-154.
52. Climate System Modeling. Trenberth K., editor. Cambridge university press; 2009.
53. Delaygue G, Bard E. An Antarctic view of Beryllium-10 and solar activity for the past millennium. *Clim Dyn*. 2011;36(11):2201-2218. doi: 10.1007/s00382-010-0795-1.
54. Drobyshev I, Bergeron Y, Linderholm HW, et al. A 700-year record of large fire years in northern Scandinavia shows large variability and increased frequency during the 1800 S. *J Quat Sci*. 2015;30(3):211-221. doi: 10.1002/jqs.2765.
55. Drobyshev I, Granström A, Linderholm HW, et al. Multi-century reconstruction of fire activity in Northern European boreal forest suggests differences in regional fire regimes and their sensitivity to climate. *J Ecol*. 2014;102(3):738-748. doi: 10.1111/1365-2745.12235.
56. Eddy JA. The Maunder Minimum. *Science*. 1976;192(4245):1189-1202.
57. Hagqvist R, Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy; 2008.

58. Hanninen J, Vuorinen I, Hjelt P. Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnol Oceanogr*. 2000;45(3):703-710.
59. Heikinheimo O. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta. *Commun Inst Forest Fenn*. 1951;39(5):1-26.
60. Hewitt GM. Speciation, hybrid zones and phylogeography — on seeing genes in space and time. *Mol Ecol*. 2001;10:537-549.
61. Hintikka TJ. Die «Wisa» — Krankheit der Birken in Finnland. *Z. Pflanzenkrankh. Gallenk*. 1922;32:193-210.
62. Howland BDE, Oliver RP, Davy AJ. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula*. *New Phytol*. 1995;130:117-124.
63. Hoyt DV, Schatten KH. The role of the sun in climate change. New York: Oxford University Press; 1997.
64. Huntley B, Birks HJB. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press; 1983.
65. Isidorov V, Jaroszýnska J, Krajewska U, et al. GC and GC-MS Investigation of Extractive Components of Birch Buds. 32nd Intern. Symp. on Essential Oils. Wroclaw; 2001. P. 54.
66. Івченко І.С., Панасенко Т.И. Сезонна мінливість ізоформ пероксидази у деяких видів *Euonymus* L. і *Betula* L. *Укр. Ботан. ж*. 1979;36(6):542-546.
67. Jadwiszczak KA. What can molecular markers tell us about the glacial and postglacial histories of European birches? *Silva Fenn*. 2012;46(5):733-745. doi: 10.14214/sf.923.
68. Järvinen P, Palmé A, Morales LO, et al. Phylogenetic relationships of *Betula* species (*Betulaceae*) based on nuclear ADH and chloroplast matK sequences. *Am J Bot*. 2004;91(11):1834-1845. doi: 10.3732/ajb.91.11.1834.
69. Johnsson H. Avkommor av masurbjork. *Sven. Skogsvf Tidskr*. 1951;49(1):34-45.
70. Johnsson H. Studies of birch spicies hybrids. I. *Betula verrucosa* × *B. japonica*, *B. verrucosa* × *B. papirifera* and *B. pubescens* × *B. papirifera*. *Hereditas*. 1949;35:115-135.
71. Kallio P, Niemi S, Sulkinoja M. The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. *Nordicana*. 1983; 47:101-110.
72. Kennedy D, Brown IR. The morphology of the hybrid *Betula pendula* Roth × B. *pubescens* Ehrh. Watsania. 1983;14:329-336.
73. Lamb HH. Climate: Present Past and Future. Vol. 2: Climatic History and the Future: Methuen. London; 1977.
74. Larsen CM. Masurbirk. Rejseberetning — Masurbirk i Finland — Materialet i arboretet. *Dansk Skovforen. Tidsskr*. 1940;25:33-72.
75. Lockwood M, Harrison RG, Woollings T, Solanki SK. Are cold winters in Europe associated with low solar activity? *Environ Res Lett*. 2010;5(2):021001. doi: 10.1088/1748-9326/5/2/024001.
76. Maliouchenko O, Palmé AE, Buonamici A, et al. Comperative phylogeography and population structure of European *Betula* species, with particular focus on *B. pendula* and *B. pubescens*. *J of Biogeogr*. 2007;34:1601-1610. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01729.x.
77. Natho G. Variationsbreite und Bestradbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. Feddes Repert. *Spec Nov Regni Veget*. 1959;61(3):211-273.
78. Palmé AE, Su Q, Palsson S, Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana*. *Mol Ecol*. 2004;13:167-178. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.02034.x.
79. Palmé AE, Su Q, Rautenberg A, et al. Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Mol Ecol*. 2003;12:201-212. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01724.x.
80. Pätiälä RV. Pirun puristama visakoivu. *Suomen Luonto*. 1980;39(1):3-5.
81. Pavese MP, Banzon V, Colacino M, et al. Three historical data series on floods and anomalous climatic events in Italy. In: R.S. Bradbey, P.D. Jones, editors. Climate Since A.D. 1500. London: Routledge; 1992. P. 155-170.
82. Petit RJ, Bodénès C, Ducousso A, et al. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytol*. 2003;161(1):151-164.
83. Raulo J. Netijän visakoivikon päätehakkun tuoyos ja toutto. *Silva Fenn*. 1980;12:245-252.
84. Remington C. Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. *Evol Biol*. 1968;2:321-428.
85. Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk. *Medd Foren Det Norske Skogforsøksv*. 1954;43:451-505.
86. Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito. *Metsätal Aikakauslehti*. 1966;83(8):331-333.
87. Savile DBO. Arctic adaptations in plants. Ottawa: Canada Dept Agri; 1972.
88. Schenk MF, Thienpont C-N, Koopman WJM, et al. Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers. *Tree Genet. Genomes*. 2008;4:911-924. doi: 10.1007/s11295-008-0162-0.
89. Schneider SH, Mass C. Volcanic Dust, Sunspots and Temperature trends. *Science*. 1975;190(4216):741-746.
90. Scholz E. Das Verbreitungsgebiet der Braunmaserbirke. *Arch Forstwesen*. 1963;12(12):1243-1253.
91. Scholz E. Die vegetative Vermehrung der Braunmaserbirke. Forst und Jagdz. Sondern. Forstl. Samenplantagen. 1960;2:52-55.
92. Second assessment of climate change for the Baltic Sea Basin, ser. regional climate studies. In: BACC II Author Team, editors. Cham [Switzerland]; Heidelberg [Germany]: Springer. 2015. doi: 10.1007/978-3-319-16006-1.
93. Shindell DT, Schmidt GA, Mann ME, et al. Solar forcing of regional climate change during the

Maunder minimum. *Science*. 2001;294:2149-2152. doi: 10.1126/science.1064363.
94. Thorsson E, Salmela E, Anamthawat-Jónsson K. Morphological, cytogenetic, and molecular evidence for introgressive hybridisation in birch. *J Hered*. 2001;92:404-408. doi: 10.1093/jhered/92.5.404.
95. Tkachuck RD. The Little Ice Age. *Origins*. 1983;10(2):51-65.
96. Vaarama A, Valanne T. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Lebed. *Re. Kevo Subarct Res Stn*. 1973;10:70-94.
97. Václav E. Utilization of technical forms of trees as exemplified by Birch. *Lesn Pr* 1963;42(9):402-405.
98. Walters SM. *Betula* L. in Britain. *Proc Bot Soc Br Isl*. 1968;7(2):179-180.
99. Wang N, Borrell JS, Bodles WJA, et al. Molecular footprints of the Holocene retreat of dwarf birch in Britain. *Mol Ecol*. 2014;23(11):2771-2782. doi: 10.1111/mec.12768.
100. Watterson GA, Guess HA. Is the most frequent allele the oldest? *Theor Popul Biol*. 1977;11:141-160.
101. Wielgolaski FE. History and environment of the Nordic mountain birch. In: Wiegolaski F.E. et al., editors. Plant Ecology, Herbivory and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests. Ecological Studies. 2005;180.

GENESIS OF THE KARELIAN BIRCH. AN ECOGENETIC HYPOTHESIS

L.V. Vetchinnikova, A.F. Titov

For citation: Ecological genetics. 2016;14(2):3-18

❀ **SUMMARY:** Relying on the analysis of data from the literature and own findings the authors develop and specify the previously postulated ecological-genetic hypothesis of the curly birch origins, which is based on the concept of interactions between specific natural-climatic factors and conditions in the north-western continental Europe during so-called Little Ice Age (LIA), the high genetic polymorphism, and the adaptive nature of many anatomical-morphological traits and physiological-biochemical characteristics of the representatives of the genus *Betula* L. growing in the area. The various facts and observations in favour of the ecological-genetic hypothesis of the origins of curly birch are reported.

❀ **KEYWORDS:** curly (Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *Carelica* (Merclin) Hämet-Ahti; origins; north-western continental Europe; natural-climatic factors; polymorphism; adaptation.

❀ Информация об авторах

Лидия Васильевна Ветчинникова —заведующая лабораторией лесных биотехнологий. ФГБУН «Институт леса» Карельского научного центра Российской академии наук. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru.

Александр Федорович Титов —руководитель лаборатории экологической физиологии растений. ФГБУН «Институт леса» Карельского научного центра Российской академии наук. E-mail: titov@krc.karelia.ru.

❀ Information about the authors

Lidya V. Vetchinnikova — Head in the Laboratory. Laboratory for Forest Biotechnology. Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru.

Alexander F. Titov — Head in the Laboratory. Laboratory of Plant Ecophysiology. Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences. E-mail: titov@krc.karelia.ru.