

Л.В. Ветчинникова

# БЕРЕЗА

ВОПРОСЫ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ



НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ИНСТИТУТ ЛЕСА

**Л.В. Ветчинникова**

# **БЕРЕЗА**

**ВОПРОСЫ  
ИЗМЕНЧИВОСТИ**

**морфо-  
физиологические  
и биохимические  
аспекты**



МОСКВА НАУКА 2004

УДК 58  
ББК 28.5  
В39

Ответственный редактор  
член-корреспондент РАН А.Ф. Титов

Рецензенты:

доктор биологических наук Е.Ф. Марковская,  
доктор биологических наук Г.С. Олимпиевко

**Ветчинникова Л.В.**

Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Л.В. Ветчинникова; Отв. ред. А.Ф. Титов. – М.: Наука, 2004. – 183 с. – ISBN 5-02-032621-6

В книге обобщены результаты многолетних исследований по изменчивости основных представителей рода *Betula*, произрастающих в Восточной Финноскандии, по ряду морфологических, морфо-физиологических и физиолого-биохимических показателей. Показано существование естественной гибридизации между *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. Выявлены особенности морфо-физиологических признаков у побегов в зависимости от конкретных комбинаций скрещивания. Установлены характер и закономерности изменчивости березы в пределах кроны дерева, в популяциях отдельных видов и между ними. Впервые представлены результаты физиолого-биохимического изучения редких и исчезающих представителей рода *Betula* – карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы. На основании выявленных физиолого-биохимических и эколого-генетических особенностей предлагается новый взгляд на проблему происхождения карельской березы – уникального представителя древесных растений.

Для научных сотрудников, ботаников, физиологов растений, специалистов лесного хозяйства.

По сети АК

**Vetchinnikova L.V.**

Birch: variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects) / L.V. Vetchinnikova; Ed. by A.F. Titov. – M.: Nauka, 2004. 183 p.  
ISBN 5-02-032621-6

The monograph summarises the results of multi-annual research into the variability of the main representatives of the genus *Betula* growing in East Fennoscandia by a number of morphological, morphophysiological traits and physiological-biochemical parameters. Natural hybridisation was shown to exist between *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. Various manifestations of morphophysiological traits of shoots depending on specific crossing combinations were revealed. The nature and patterns in birch variability within the tree crown, within populations of individual species and between them were determined. Results of physiological-biochemical studies of rare and endangered representatives of the genus *Betula* – Karelian birch, ice birch and Swedish birch – are reported for the first time. Identification of distinguishing physiological-biochemical and ecological-genetic features has led to a new understanding of the origin of the Karelian birch – one of the most outstanding woody plants.

For researchers, botanists, plant physiologists, experts in forestry.

ISBN 5-02-032621-6

© Российская академия наук, 2004

© Издательство “Наука”

(художественное оформление), 2004

## ВВЕДЕНИЕ

Последнее десятилетие XX века ознаменовалось резко возросшим вниманием к проблеме сохранения биологического разнообразия на Земле. Важной составляющей этой проблемы является изучение и сохранение внутривидового разнообразия, поскольку вид, согласно Н.И. Вавилову (1931) – сложная обособленная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с окружающей средой и ареалом.

Структурную основу вида, как известно, составляют популяции, каждая из которых содержит в себе часть генофонда вида и характеризуется большей или меньшей внутривидовой генетической изменчивостью (Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Мамаев, 1973, и др.). Изучение внутривидовой изменчивости организмов приобретает особое значение при исследовании лесных и лесотундровых ценозов, сформировавшихся в экстремальных условиях Европейского Севера. Важнейшим компонентом этого типа ценозов являются различные виды березы. Род Береза (*Betula* L.) имеет обширный ареал и отличается значительным полиморфизмом. В европейской части России наиболее часто встречаются береза повислая *Betula pendula* Roth и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. Будучи лесообразующими видами, они имеют огромное экологическое и экономическое, а также эстетическое значение. Их ареалы в значительной степени перекрываются, однако береза пушистая несколько менее требовательна к экологическим условиям произрастания, характеризуется более высокой пластичностью и способна дальше продвигаться в северные широты. Неодинаковые условия произрастания обоих видов во многом обусловили и большую изменчивость морфологических признаков.

Следует отметить, что видовое разнообразие березы давно привлекало к себе внимание и систематиков, и селекционеров. В частности, большой вклад в разработку эволюции этого рода внесли исследования В.Н. Сукачева (1921), Н.И. Орловой (1952, 1956), А.К. Махнева (1987), А.М. Данченко (1990), Н.Н. Цвелева (2002). Изучение изменчивости березы проводилось в отдельных частях ее ареала как в нашей стране (Васильев, 1942, 1964, 1969; Стрекаловский, 1949; Мушегян, 1956; Гроздова, 1961; Махнев, 1969, 1970, 1975; Данченко, 1970, 1975; Говоруха, 1971, 1975; Мамаев, Говоруха, 1972; Исмаилов, 1972; Раменская, 1983; Ермаков,

1986; Шемберг, 1986, и др.), так и за рубежом (Lindquist, 1951; Natho, 1964; Mejnartowicz, 1979; Kallio et al., 1986; Iliev, 1988, 1990 и др.). Следует, однако, подчеркнуть, что внимание исследователей в большинстве случаев фокусировалось на изучении фенотипической изменчивости популяций по морфологическим признакам. Гораздо меньше исследований посвящено изучению внутривидовой изменчивости берез по физиологическим и биохимическим показателям.

Литературные данные свидетельствуют, что филогения и взаимоотношения видов в роде *Betula* довольно сложны, поэтому его систематика чрезвычайно затруднена и нуждается в новых методологических подходах. Своеобразие березы как объекта исследований (многолетний цикл развития, внутривидовое разнообразие, наличие редких и исчезающих разновидностей) предопределило одновременное изучение нами морфо-физиологических, биохимических, экологических и генетических особенностей основных видов березы и ее редких представителей, произрастающих в Восточной Фенноскандии.

Изучение изменчивости различных видов и разновидностей березы по морфо-физиологическим и физиолого-биохимическим показателям в условиях Восточной Фенноскандии актуально во многих отношениях. Во-первых, здесь проходит северная граница ареала березы, и изучение закономерностей ее внутривидовой изменчивости по ряду изученных признаков позволяет глубже понять характер и сущность адаптации березы к условиям, являющимся предельными для ее произрастания. Во-вторых, для территории Фенноскандии характерна повышенная влажность, неустойчивость суточных и сезонных температур, длительная продолжительность смены сезонов, что в значительной мере влияет на глубину покоя и выживание древесных растений. Климатические условия этого региона часто влекут за собой синхронизацию сроков прохождения фенологических фаз у ряда растений, способствуя тем самым естественной гибридизации близкородственных видов, что приводит к изменению морфологических признаков. Наличие здесь особей со "смешанным" проявлением таксономических признаков видов подтверждает распространение естественной гибридизации между ними. Попутно отметим, что существование большого числа межвидовых гибридов здесь стало одной из причин возникновения многих спорных вопросов, связанных с таксономией, например, у березы. В-третьих, в условиях Фенноскандии у березы выделились уникальные особи с наследственными изменениями в текстуре древесины (карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin), ледяная береза, ice birch) и форме листовой пластинки

(далекарлийская береза *Betula pendula* Roth var. *dalecarlica* (L.f.) Schneid.). Их происхождение и физиолого-биохимические особенности пока не изучены, ареалы ограничены и прерывисты. В России в естественных условиях наибольшее число деревьев карельской березы, отличающейся узорчатой текстурой древесины, произрастает на территории Карелии, поэтому ее изучение имеет здесь особое значение.

Целью наших многолетних исследований явилось изучение закономерностей изменчивости различных видов и разновидностей березы по морфо-физиологическим признакам и физиолого-биохимическим показателям в условиях Восточной Фенноскандии. При этом в самом начале исследований были поставлены следующие задачи:

- изучить закономерности внутривидовой изменчивости основных представителей рода *Betula* (сибсов и полусибсов) по морфо-физиологическим признакам побегов;

- определить наличие и степень изменчивости карельской березы по морфо-физиологическим признакам в клоновом потомстве;

- установить характер внутри- и межпопуляционной изменчивости основных видов березы по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках;

- дать сравнительную характеристику различных видов и разновидностей березы по ряду физиолого-биохимических показателей.

Исследования выполнены в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений (до декабря 1997 г. – лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений) Института леса Карельского научного центра (КарНЦ) РАН. Основу монографии составляют оригинальные материалы автора, полученные в период с 1974 по 2001 г., а также результаты совместной работы с В.И. Ермаковым, Т.А. Шуляковской, В.Н. Хариним. В обработке материала в разные годы принимали участие З.Д. Бумагина, И.Л. Фуксман, С.Н. Зими́на, Г.К. Канючкова, М.К. Ильинова, Л.А. Чиненова, Е.Н. Спектор. Техническую и методическую помощь на начальном этапе изучения липидов оказали сотрудники группы газовой хроматографии Института биологии КарНЦ РАН (В.С. Родионов, А.Л. Рабинович, Ю.В. Таланов, П.О. Рипатти, Л.С. Захарова, Л.В. Маркова, К.А. Нюппиева). Всем им автор приносит искреннюю благодарность.

Работа выполнена в рамках программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

## Глава 1

# РОД *BETULA* L. В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

### 1.1. РОД *BETULA* L. И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ

Представители рода Береза (*Betula* L.), относящегося к семейству Березовые (*Betulaceae*), порядку Буковые (*Fagales*), произрастают в Северном полушарии, обладая обширным ареалом в умеренных и арктических зонах в Европе, восточных районах Азии и Северной Америке, и имеют важное хозяйственное значение. Многие виды березы являются важными лесообразующими породами: образуют чистые высокоствольные березовые насаждения или входят в состав смешанных с другими лиственными и хвойными, в тундре формируют кустарниковые и кустарничковые заросли – ёрники (Пономарев, 1933). Березы заходят далеко на север и юг, местами до северной и южной границы произрастания древесной растительности, поднимаясь высоко в горы.

Разные условия произрастания березы обуславливают большую изменчивость морфологических признаков у отдельных видов. Видимо, поэтому еще Регель (Regel, 1865) подчеркивал сложность таксономической обработки рода *Betula*. С тех пор по выражению Нато (Natho, 1964) березы остались “кошмаром ботанических исследований”. Определенные разногласия во взглядах разных авторов на объем видов в этом роде сохранились и до сих пор (Пономарев, 1933; Кузенева, 1936; Данченко, 1990; Цвелев, 2002). В ботанической литературе в настоящее время описано около 120 видов березы. В России по разным источникам произрастает не более 40 видов (Замятнин, 1951), интродуцировано около 25 видов березы.

В Восточном полушарии наиболее широко распространены березы секции *Albae*: береза повислая *Betula pendula* Roth (рис. 1, А) и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. (рис. 1, Б).



Рис. 1. Береза повислая (А) и береза пушистая (Б)

Они встречаются в европейских лесах и в Западной Сибири и в значительной степени определяют красоту и своеобразие ландшафта средней полосы России.

Непростая история произошла с названиями основных древовидных видов березы. Так, анализируя гербарный материал в 1791 г., Эрхарт (Ehrhart) обратил внимание на то, что Линней в 1753 г. под видом *Betula alba* объединил два различных вида: березу бородавчатую: *Betula verrucosa* Ehrh. (с бородавчатыми побегами и голыми дельтовидными листьями) и березу пушистую *Betula pubescens* Ehrh. (с опушенными молодыми побегами и овальными слегка опушенными листьями). Эти названия получили широкое распространение. Однако позднее выяснилось (Natho, 1959; Васильев, 1964), что в 1738 г. Рот (Roth) выделил и описал в качестве вида березу повислую *Betula pendula* Roth, которая по характеристике соответствует эрхартовской березе бородавчатой. Согласно правилам приоритета в настоящее время вместо названия береза бородавчатая используют название береза повислая. В литературе оба наименования следует рассматривать как синонимы. Для березы пушистой *B. pubescens* Ehrh. законным названием вида должно быть *B. alba* L. (Natho, 1964; Евдокимов, 1989; Данченко, 1990), но поскольку вопрос о типе и приоритетном названии *B. alba* не решен и не закреплен в “Меж-

дународном кодексе ботанической литературы”, в настоящее время используется название *B. pubescens* Ehrh.

Береза повислая и береза пушистая не предъявляют особых требований к условиям произрастания. Они считаются неприхотливыми, встречаются почти во всех лесорастительных зонах, за исключением крайних северных (тундровых) и крайних южных (пустынных и субтропических) районов, однако между этими двумя видами существуют довольно значительные различия в предпочтении рельефа местности и влажности почвы. Так, береза повислая более засухоустойчива и произрастает чаще на возвышенных и сухих местах, с низким уровнем грунтовых вод, и в связи с этим ее ареал располагается несколько южнее. Береза пушистая, наоборот, более устойчива к северным суровым условиям, чаще встречается на пониженных и заболоченных участках с близким стоянием грунтовых вод (Лихачев, 1959), и ее ареал простирается севернее березы повислой, доходя до северной границы таежной зоны. Продолжительность жизни у разных видов от 40 до 120 (150) лет.

**Видовые различия березы по кроне и коре.** Береза повислая (устаревшее название – бородавчатая) – дерево со стройным стволом до 30 м высотой и до 40–50 см в диаметре с ажурной кроной и свисающими вниз ветвями. Береза пушистая – дерево до 20 м высотой (табл. 1), с плотной кроной и распростертыми вверх ветвями.

Береза – единственная древесная порода, наделенная природой белой корой. Белая окраска стволов определяется наличием в бересте бетулина. Образование белой бересты начинается примерно с 8–10 лет; до этого времени кора красновато-коричневого или буро-желтого цвета, блестящая. Береста – наружный слой березовой коры. Она состоит из множества легко отделяемых друг от друга тонких, эластичных, гладких, прочных слоев, не пропускающих влагу, воздух и практически не поддающихся гниению. Ежегодно эти слои прирастают, и кора становится толще. Лежащие под пробкой живые ткани испытывают потребность в газообмене. Для этого в коре служат чечевички. По мере утолщения ствола форма чечевичек меняется. У березы пушистой они растягиваются по окружности ствола и образуют характерный рисунок из ярко выраженных черных черточек на белом стволе. У березы повислой чечевички менее заметны.

В центральной полосе европейской части России по цвету и строению коры у березы повислой Н.Б. Гроздова (1965) выделила шесть форм: *ромбовиднотрещиноватую, неяснотрещиноватую, продольнотрещиноватую, груботрещиноватую, слоистокорую, шероховатокорую*. По этим же признакам ею описа-

Таблица 1

**Морфологические различия основных видов древовидных берез,  
произрастающих в Карелии**

Признак	Береза повислая	Береза пушистая
Высота	До 25–30 м	До 20 м
Крона	Ветви I порядка направлены вверх под углом 45° и менее, остальные – вертикально вниз	Ветви не свешиваются, направлены обычно вверх под углом более 45°
Ствол (с возрастом)	У основания грубый, чаще с ромбовидными трещинами	Остается белым
Чечевички	Почти незаметны	Ярко выражены на стволе в виде черных черточек
Молодые побеги	С многочисленными "бородавками"	Опушенные, без "бородавок"
Лист		
Длина	4–6 см	2–4 см
Ширина	3–5 см	1,5–3,5 см
Форма	Ромбовидная до треугольно-яйцевидной	От яйцевидной до широко-яйцевидной
Вершина	Вытянутая, часто загнута вбок	Коротко-заостренная
Основание	Ширококлиновидное, реже плоско срезанное	Закругленное
Край	Удвоенно-пильчатый	Удвоенно-пильчато-зубчатый
Углы жилок	Всегда голые	Имеется опушение
Поверхность	Без опушения	Опушенная, с возрастом в основном только нижняя
Черешок	2–3 см длиной, без опушения	1–2,5 см длиной, опушенный
Плодовые чешуи		
Боковые лопасти	Яйцевидные, округлые, тупые, немного книзу отклоненные	Отогнуты в сторону, угловатые
Крылья орешка	Шире орешка примерно в 2 раза	Равны или немного шире орешка
Почки		
Липиды	Не выделяются при сжатии почек	Выделяются при сжатии почек
Восковой налет	Имеется снаружи	Отсутствует
Число хромосом	2n = 28	2n = 56

ны две формы у березы пушистой: *белокожая*, *бронзовокожая*. В лесах Зауралья, исследуя строение коры и качество древесины, А.К. Махнев (1987) сделал вывод, что в практическом отношении следует различать три категории берез: *грубокорые*, *гладкокорые*, *переходные* между первой и второй категорией.

Первые работы по изучению формового разнообразия берез в Карелии выполнены П.Н. Мегалинским (1950). В одних и тех же древостоях он установил четыре формы березы по характеру коры, энергии роста и деловым качествам стволов: грубокорая (чаще береза повислая); белокорая (обычно береза пушистая); серокорая (береза повислая) и желтокорая (береза пушистая).

Изучение формового разнообразия берез, произрастающих в окрестностях г. Петрозаводска, показало, что у березы повислой по трещиноватости ствола выделяются: ромбовиднотрещиноватая (в основном) и продольнотрещиноватая (реже), а у березы пушистой – гладкая белокорая, серокорая, темнокорая и бронзовокорая без трещин и корки (Ветчинникова, 2000). *Ромбовиднотрещиноватая* форма березы повислой характеризуется наличием трещин в виде ромбов, которые высоко поднимаются по стволу (см. рис. 1, А). Береста белая, с мелкими заметными чечевичками. Нижняя часть ствола с грубой коркой. Края трещин не расслаиваются, темноокрашенные. У *продольнотрещиноватой* формы березы повислой имеющиеся трещины располагаются вдоль ствола в виде продольных полосок, в остальном она схожа с предыдущей. Толстой, грубой корой отличается карельская береза *Betula pendula* Roth, var. *carelica* (Mercklin). Ценится она за высокодекоративную узорчатую древесину. Береста практического значения не имеет. У *белокорой* березы пушистой ствол от основания до кроны покрыт белой берестой с хорошо заметными темными чечевичками (см. рис. 1, Б). Следы ветвей в виде темных уголков видны по всему стволу. У *серокорой* формы березы пушистой береста на протяжении всей жизни дерева пепельно-серого цвета, чаще с плохо заметными чечевичками. Стволы обычно ровные. У *темнокорой* цвет бересты меняется от темно-серого до темно-вишневого, у *бронзовокорой* – береста переливается от розового до желто-коричневого цвета. Береста березы пушистой используется в декоративно-прикладном искусстве.

**Морфологические признаки побегов.** У взрослых деревьев березы повислой однолетние побеги красновато-бурые, голые, с едва заметными смолистыми железками – “бородавками”. Наличие “бородавок” на молодых побегах является отличительным признаком березы повислой. На удлинённых побегах более четырех лет кора покрыта лишь светлыми чечевичками.

У березы пушистой молодые побеги красно-бурого цвета вначале покрыты густым опушением, впоследствии голые, без смолистых железистых “бородавок”. Стволики, листья сеянцев и пневой поросли обычно обильно покрыты опушением, бархатистым на ощупь.

У березы имеется два типа почек – вегетативные (листовые) и генеративные. Вегетативные почки могут быть терминальными (верхушечными) и аксиллярными (пазушными), несущими до восьми зачаточных листочков. Генеративные бывают мужскими и смешанными. Почки, несущие мужские сережки (генеративные), находятся обычно по два-три (реже 1) на вершине ростовых побегов. В условиях средней подзоны тайги (Карелия) они закладываются в конце июня и постепенно удлиняются до 2–3 см. Растущие сережки зеленые, к августу постепенно буреют, оставаясь плотными и стоячими в течение осенне-зимнего периода. Весной, перед цветением (в условиях Карелии обычно в середине мая, в отдельные годы в апреле) стержень мужской сережки удлиняется до 6–8 см, сережки повисают (рис. 2, А) и свободно колеблются ветром, высыпая пыльцу. Спустя две-три недели (в зависимости от погодных условий) отцветшие мужские сережки засыхают и осыпаются. Смешанные почки всегда аксиллярные и содержат обычно одну женскую сережку и два-три зачаточных листа с прилистниками. В осенне-зимне-весенний период эти почки внешне мало отличаются от вегетативных: они несколько крупнее, что визуально трудно определить. Женские сережки одиночные, цилиндрические, становятся заметными только при распускании почек (см. рис. 2, Б). Почки березы повислой используются в лечебных целях.

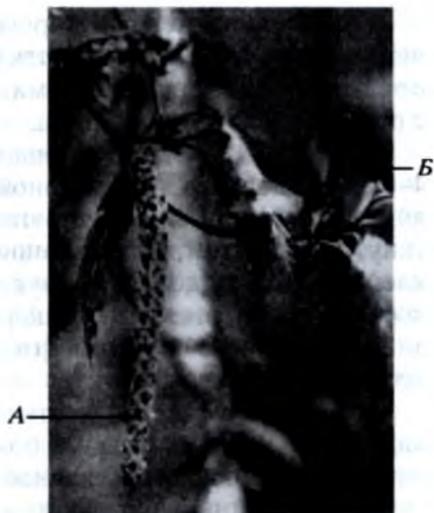


Рис. 2. Мужские (А) и женские (Б) сережки

В.И. Ермаковым (1971, 1986) с сотрудниками (Зими́на, Бумагина, 1983) разработан метод прогнозирования обилия плодоношения популяций березы по числу заложившихся в ней мужских сережек, т.е. за десять месяцев до цветения и за 13 месяцев до сбора семян можно определить, какие типы почек (вегетативные или смешанные) будут преобладать на дереве: при обилии мужских сережек осенью (количество легче определить после листопада) весной следующего года следует ожидать преобладание почек с зачатками женских сережек в кроне и на оборот.

Существует мнение (Забросаев, 1969), что по мере продвижения на север чаще встречаются березы с округлыми и более широкими у основания листьями, а южнее произрастают березы с ромбической формой листа.

У типичной березы повислой листья довольно крупные, 4–6 см длиной и 3–5 см шириной, от ромбовидной до треугольно-яйцевидной формы с незакругленными боковыми углами, с вытянутой, загнутой вбок вершиной, в начальной стадии развития клейкие, по жилкам и в пазухах жилок без опушения. Поверхность листа матовая и часто шероховатая. Черешки голые, 2–3 см длиной (см. табл. 1). Почки с округлой вершиной, не клейкие, покрыты воском.

У березы пушистой листья от яйцевидной до широко-яйцевидной формы, с округлыми боковыми углами и короткой заостренной вершиной 2–4 см длиной, 1,5–3,5 см шириной, при основании округлые, реже усеченные, с 5–8 парами жилок. Молодые побеги и листья характеризуются ярко выраженным опушением (особенно в углах жилок нижней стороны). Черешки опушенные, иногда голые, 1–2,5 см длиной (см. табл. 1). Почки клейкие, заостренные к вершине. Видовыми особенностями березы пушистой являются опушенность листьев и повышенное содержание липидов в почках.

**Морфология генеративных органов.** Изменчивость генеративных органов березы изучена пока довольно слабо, однозначной точки зрения об их таксономической значимости у исследователей до сих пор не имеется (Данченко, 1990). Так, к видовым признакам генеративных органов березы ряд авторов (Natho, 1964; Ермаков, 1987; Русанович, 1981 а, б; Данченко, 1990, и др.) относят форму и размер плодущих сережек, а также размер крыльев орешка.

У березы повислой плодущая сережка цилиндрическая, 2–3,5 см, редко до 5 см длиной и 7–10 мм толщиной на ножке 10 мм в длину. До созревания кроющие чешуйки плотно прижатые. Плод – светло-коричневый орешек 1,5–2,0 мм длиной, 1,0 мм шириной, продолговато-эллиптический, книзу заостренный. Крылышки примерно в два раза шире орешка, выдаются сверху над рыльцами.

У березы пушистой плодущая сережка рыхлая, вершины кроющих чешуй слегка оттопыренные. Орешек более темный, чем у березы повислой, округлый или эллиптический, до 2 мм длины, 1,5–2,0 мм ширины. Крылышки уже, равны или в 1,5 раза шире орешка.

**Особенности древесины.** Береза (*Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh.) – заболонная порода, имеющая одинаковую ок-

раску древесины по всему сечению ствола. Древесина рассеянно-сосудистая, белого цвета, с легким желтоватым или красноватым оттенком. Годичные слои плохо заметны на всех разрезах. По внешней границе годичных слоев проходит узенькая темная полоска плотной ткани, представляющая собой позднюю часть годичного слоя. Ранняя древесина окрашена светлее (Вихров, 1959). Сосуды мелкие, на поперечном разрезе невидимы и равномерно рассеяны. На продольных разрезах пересеченные вдоль сосуды создают тонкую, характерную для березы штриховатость, различимую лишь в лупу. Сердцевинные лучи узкие, по цвету они не отличаются от общего фона древесины. На древесине часто встречаются сердцевинные повторения в виде точек или черточек.

Во второй половине XX века появилось большое число работ, посвященных изучению физико-механических свойств древесины. В результате установлены различия по этим показателям между березой повислой и березой пушистой (Махнев, 1964). Признано, что некоторые особенности древесины находятся в тесной связи с характером коры (Гроздова, 1965; Данченко, 1982). Древесина деревьев с разным строением коры различается по окраске, текстуре, раскалываемости, твердости (Гроздова, 1965).

Узорчатой древесиной отличается ценная разновидность березы повислой – карельская береза *Betula pendula* Roth, var. *carelica* (Merclin). По морфологическому строению молодых побегов, форме листовой пластинки, форме кроны, а также по экологическим свойствам карельская береза сходна с березой повислой, но в то же время отличается от нее строением древесины, которая характеризуется свилеватостью, наличием в ней темных пятен, радиальных полосок и извилистостью годичных слоев. Результаты светооптического и электронно-микроскопического анализа узорчатой древесины карельской березы свидетельствуют о том, что специфический рисунок этой древесины создается в основном большими скоплениями паренхимной ткани, неоднородной по структуре клеток. Основными компонентами, образующими подобные скопления, являются клетки лучевой паренхимы, склериды, клетки без вторичного утолщения оболочки и клетки аксиальной паренхимы. Кроме них, в образовании своеобразной текстуры древесины принимают участие и волокнистые трахеиды, форма и размеры которых сильно изменены по сравнению с нормой. Сосуды встречаются крайне редко. В вакуолярной системе клеток аномальных скоплений древесинной паренхимы отмечена высокая концентрация фенольных соединений. Большая часть паренхимных клеток аномалий в наружных годичных слоях узорчатой древесины карельской березы имеет жизнеспособ-

ный протопласт. Клетки аномальных скоплений в древесине карельской березы представляют собой ксилемные производные камбия, главным образом его лучевых инициалей. Зарастание участков луба в древесину наблюдается редко (Барильская, 1978).

На стволах и корнях березы пушистой часто встречаются утолщения или наплывы – капы. Они образуются в местах разрастания спящих и придаточных почек. Древесина капов твердая и тяжелая, на разрезе имеет красивый рисунок, отличный от узорчатой древесины карельской березы.

В настоящее время пересматривается отношение к березе как малоценной и второстепенной лесной породе вследствие высокого качества древесины у ряда видов и форм. И это вполне оправдано, так как береза является источником многочисленных видов сырья для производства различных товаров, у нее все части дерева находят применение. Особенно большой спрос существует на древесину березы со стороны фанерного, лыжного производства, а в последнее время и целлюлозно-бумажной промышленности. Многочисленные формы березы становятся весьма перспективными, они заслуживают широкого промышленного разведения и дальнейшего их исследования.

## **1.2. ВИДОВОЕ И ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БЕРЕЗЫ В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

Род *Betula* принадлежит к числу очень сложных в систематическом отношении, поэтому не случайно имеются определенные разногласия во взглядах разных авторов на количество принадлежащих к нему видов (Цвелев, 2002). При изучении берез в природе и по гербарному материалу обнаруживается значительный полиморфизм, и трудно установить, является ли он только результатом обычной изменчивости отдельных видов, или же результатом межвидовой гибридизации близкородственных видов.

Многими исследователями показано, что на протяжении своего ареала вид не остается неизменным. Адаптируясь к среде в различных физико-географических условиях, вид в той или иной степени изменяет свою структуру. Амплитуда изменчивости зависит от пластичности вида, которая обусловлена его генетическими особенностями. Чем больше пластичность вида, тем обширнее его ареал, а следовательно, больше и формовое разнообразие.

В связи с тем, что площадь, которую занимают такие виды, как *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh., значительна, можно предполагать, что диапазон их географической изменчивости должен быть довольно широким. Однако закономерности внутривидовой изменчивости березы и ее особенности в различных географических районах все еще не изучены в такой степени, чтобы можно было в полной мере судить о структуре этих видов.

Неоднократная смена растительности, резкие изменения климатических условий в течение последних геологических периодов повлияли на наследственность древесных пород и создали предпосылки для расщепления видов на более мелкие таксономические единицы. Добавим, что береза является перекрестно-опыляемым растением. Видимо, в силу указанных обстоятельств из всех видов древесных растений береза выделяется наибольшим полиморфизмом.

Видовое разнообразие березы привлекало к себе внимание и систематиков, и селекционеров (Сукачев, 1921; Васильев, 1942, 1964, 1969; Орлова, 1952, 1956; Гроздова, 1961; Махнев, 1969, 1970, 1975, 1987; Чубанов, 1969; Данченко, 1970, 1975, 1990; Говоруха, 1971, 1975; Мамаев, Говоруха, 1972; Исмаилов, 1972; Ермаков, 1986, 1990; Шемберг, 1986, 1992, и др.). В результате установлено, что внутривидовая изменчивость двух наиболее распространенных видов березы – березы пушистой и березы повислой – хорошо выражена по многим морфологическим признакам, фенологическим особенностям, физико-механическим свойствам древесины. В определенной степени она проявляется в связи с возрастом и экологическими (климатическими и эдафическими) условиями среды.

Применение цитогенетического анализа у березы затруднено из-за мелких размеров хромосом при довольно большом их числе (Соловьева, 1977). В известных публикациях явных различий между морфологией хромосом *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. не было выявлено. У первой из них диплоидные ткани имеют по 28 хромосом, а у второй – 56. Цитологический анализ гибридов показал несбалансированный набор хромосом (Mejnar-towicz, 1979).

Изучая растительный покров Кольского полуострова, В.Н. Сукачев (1921) заметил, что самым распространенным древесным видом здесь является береза, и что в этом географическом районе она отличается исключительным полиморфизмом. Это же отмечает и Н.И. Орлова (1952), подчеркивая, что береза на Кольском полуострове приспосабливается к самым разнообразным условиям внешней среды, принимая то кустарниковую, то древовидную формы роста. Благодаря этому она проникает

далее других пород на север полуострова и образует верхний лесной пояс в горах (зона березового криволесья).

Формовое разнообразие березы на Кольском полуострове явилось причиной дискуссии в отношении распространения здесь разных видов этого рода. Так, О.И. Кузенева (1936) во “Флоре СССР” (т. V) указывает для Кольского полуострова пять видов березы: березу извилистую – *Betula tortuosa* Ledeb.; березу пушистую – *Betula pubescens* Ehrh.; березу Кузмищева – *Betula kusmisscheffii* (Rgl) Sukacz., березу бородавчатую (синоним – повислая) – *Betula verrucosa* Ehrh. pro syn. *Betula pendula* Roth и березу карликовую (*Betula nana* L.).

По мнению В.Н. Сукачева (1921) низкорослая кольская береза – чисто климатическая форма *Betula pubescens*. Такая же, но еще более низкорослая береза, произрастающая в субальпийском поясе Хибинских гор, вероятно, является результатом гибридизации с *Betula nana* L. Все формы корявых и низкорослых берез вплоть до стланика, независимо от происхождения (гибридного или климатического), он объединил условно под именем березы Кузмищева *Betula kusmisscheffii* (Rgl) Sukacz., что позволило Н.Б. Гроздовой (1979), говорить о видовой самостоятельности этой березы. С.К. Черепанов в “Своде дополнений и изменений к “Флоре СССР” (1973) березу Кузмищева выделил в качестве самостоятельного вида.

Н.И. Орлова (1952, 1956) считает, что вид березы пушистой, как его принято обычно понимать, на Кольском полуострове не встречается. Он замещен здесь видом *Betula tortuosa* Ledeb. и гибридами между березой пушистой и березой извилистой. Береза бородавчатая произрастает, но редко и достигает всего 3–5 м в высоту. Автор также высказывает сомнение о существовании вида *Betula kusmisscheffii*. По мнению Н.И. Орловой, основу древостоев кольских березняков составляют береза извилистая *Betula tortuosa* Ledeb. и береза субарктическая *Betula pubescens*, subsp. *subarctica* (Orl.); как примесь встречается береза мозолистая – *Betula callosa* Notö, и в меньшей степени береза стройная – *Betula concinna* Gunarss.

Северная граница распространения древесной растительности на Кольском полуострове, как и во всей Фенноскандии, образована березой, сообщества которой, являясь “океаническим кольцом” хвойной тайги на севере (Елина и др., 2000), составляют подзону березовой лесотундры и “субальпийский” пояс в горах (между хвойными лесами и горной тундрой). Горные и лесотундровые березовые редколесья и криволесья, по данным М.А. Раменской (1983), состоят из березы извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.) с большей или меньшей примесью березы субаркти-

ческой (*Betula subarctica* Orl.) и мозолистой (*Betula callosa* Notö). Береза образует здесь невысокие древостои (4–8 м), у южного предела до 10–12 м, у северного – на самых сухих и бедных почвах – до 1,5–2,0 м, обычно сильно разреженные, со стволами более или менее искривленными и многоствольными. По защищенным от ветров понижениям, главным образом по долинам рек, такие березняки заходят и в тундровую зону.

На равнинных территориях северотаежной зоны господствуют хвойные леса, а березовые и елово-березовые, составленные уже березой субарктической (в южной полосе березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh.), широко распространены только по долинам рек и ручьев. Это настоящие леса с хорошо развитым высоким древостоем.

В среднетаежной зоне естественные первичные березняки уже не встречаются (кроме облесенных березой болот), но много вторичных березняков, развивающихся на месте вырубки хвойных (в основном еловых) древостоев (Раменская, 1983). К березе пушистой на более сухих местообитаниях присоединяется береза повислая.

Кроме перечисленных выше видов к аборигенной флоре Карело-Мурманского региона (Раменская, 1983) относится береза карликовая (*Betula nana* L.), широкораспространенная в тундре, а на юге региона занимающая болота. Береза приземистая (*Betula humilis* Schrank.) найдена только по берегам рек Колода и Выг, а также в городах Сегежа и Лоухи. Береза стройная (*Betula concinna* Gunnarss) обнаружена на севере района как единичная примесь к древостоям в полосе редкостойных лесов (Раменская, 1983).

Противоречивый характер в определении видового состава березы, произрастающего на территории Восточной Фенноскандии, связан, по нашему мнению, в значительной степени с тем, что выделение видов проводится только на основе морфологических признаков, различия между которыми очень часто перекрываются или являются несущественными.

Чтобы выяснить объективность существования отдельных видов, необходимо оценить достоверность признаков, на основании которых эти виды выделены.

На практике далеко не всегда ясны морфологические различия между систематически весьма близкими видами. Например, березу извилистую, по данным Н.И. Орловой (1956), можно отличить от березы мозолистой по форме боковой лопасти кроющей чешуи: у первой она эллиптическая, у второй широкая, обратнойцевидная. От березы Кузмищева береза извилистая отличается тем, что у первой листья крупнозубчатые со слабо выраженной сетью жилок, а у другой, наоборот, мелкозубчатые с не-

**Сравнительная характеристика морфологических признаков (в см) березы извилистой и березы субарктической (Орлова, 1956)**

Показатель	Береза субарктическая	Береза извилистая
Длина листьев	3–5 (5,5)	(2–3) 2,5–4,5
Ширина листьев	2–4 (4–5)	1,6–3,5 (4)
Длина черешка	0,5–2,0	0,7–1,5
Форма листа	Широкая, яйцевидная или ромбическая	Ромбическая, округло-ромбическая, яйцевидная
Основание листа	Усеченное или ширококлиновидное	Округлое или ширококлиновидное
Край листа	Неравнозубчатый	Неравно-, иногда двояко-крупнозубчатый

заметной сетью жилок (Замятнин, 1951). Выделенные признаки очень часто перекрываются (табл. 2). Это же относится и к признакам березы стройной и березы мозолистой. Не совсем ясны различия в экологических условиях произрастания систематически весьма близких видов – березы извилистой и березы мозолистой, а также березы субарктической и березы стройной. Их определение затрудняется часто и из-за большого числа промежуточных форм. К сожалению, при выделении видов березы систематики использовали в основном внешние морфологические признаки (Гроздова, 1979). Кроме того, среди причин, повышающих степень изменчивости березы, может быть интрогрессивная гибридизация, которую подтвердили опыты по искусственной гибридизации (Ермаков, 1986).

В связи с вышесказанным в 70–80-е годы XX в. многие авторы (Шлякова, 1961; Махнев, Мамаев, 1972; Раменская, 1974; Ермаков, 1986) при геоботаническом описании пренебрегали переходными формами и указывали единый вид – березу пушистую (рис. 3), или в подзоне лесотундры и горных криволесий выделяли березу извилистую – *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym., а в равнинной части лесной зоны – березу субарктическую – *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *subarctica* (Orl.).

Согласно данным таксономии (Черепанов, 1973) к началу наших исследований на Кольском полуострове произрастали: береза пушистая, представленная двумя подвидами – *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *subarctica* (Orl.) и *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym., самостоятельный вид – *Betula kusmisscheffii* (Rgl) Sukacz., а также *Betula callosa* Notö, *Betula concinna* Gunnars и *Betula pendula* Roth. Двадцать лет спустя извилистые формы бере-

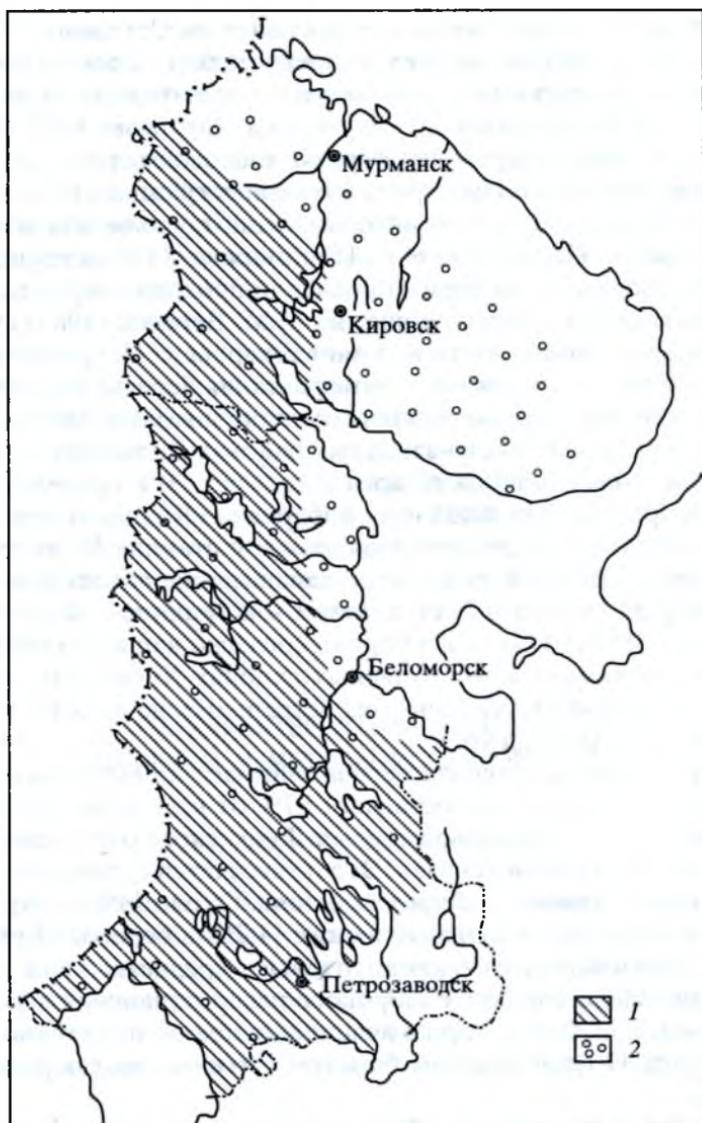


Рис. 3. Распространение березы повислой (1) и березы пушистой (2) на территории Восточной Фенноскандии

зы, произрастающие здесь, систематики обозначили как *Betula czherepanovii* (Черепанов, 1995), исключая присутствие *Betula tortuosa* Ledeb., описанную на Алтае.

Береза повислая на Кольском полуострове по данным В.Н. Сукачева (1921) встречается редко и не отличается существ-

венно от экземпляров более южных районов. Согласно Н.И. Орловой (1952), береза повислая представляет флористическую редкость на Кольском полуострове и распространена лишь узкой полосой от Кандалакши до Мурманска. Согласно М.Л. Раменской (1974) распространение березы повислой ограничено юго-западным районом полуострова и северная граница ареала не достигает Мурманска. Другие авторы считают, что береза повислая растет южнее. По мнению Н.А. Пономарева (1933) северная граница распространения березы повислой проходит через р. Кемь, Онежское озеро и далее на восток. М.М. Вересин (1981) считал, что береза повислая почти исчезает севернее г. Петрозаводска.

Наши исследования мест произрастания березы повислой показали, что ее северные микропопуляции довольно часто встречаются в западных и юго-западных районах Кольского полуострова. Восточная граница ее ареала (см. рис. 3) в пределах полуострова проходит по западному побережью Кандалакшского залива к оз. Имандра до железнодорожной станции Имандра. Далее граница ареала идет в северо-западном направлении к месту слияния рек Тулома и Улита, затем – к границе с Финляндией (Ермаков, 1986). В горы эта береза, согласно нашим данным, высоко не поднимается. На западных склонах Хибинских гор, например в районе ст. Хибины, она встречается на высоте, не превышающей 170 м над ур. м.

Значительные площади береза занимает в Республике Карелия. Лесной фонд здесь составляет 97% от всей площади без акваторий Белого моря, Онежского и Ладожского озер, однако видовой состав довольно скуден. Это объясняется суровыми климатическими условиями и бедностью почв. Около 14% площади занято лиственными породами, из них 11,2% – березой (Ермаков, 1986). Березовые леса сосредоточены в среднетаежной полосе Карелии вследствие более широкого распространения в ней ельников, после рубки которых возникают преимущественно березовые леса. Именно поэтому березу часто называют породой-пионером.

Изучая флористический состав Карелии, М.Л. Раменская (1960, 1983) установила, что в данном районе основными видами березы являются береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. и береза бородавчатая *Betula verrucosa* Ehrh. (pro syn. береза повислая *Betula pendula* Roth). На болотах по всей территории встречается береза карликовая – *Betula nana* L., а в отдельных местах – береза приземистая – *Betula humilis* Schrk и береза извилистая *Betula tortuosa* Ledeb.

Согласно данным последних лет (Кравченко и др., 2000) в Карелии повсеместно произрастают *Betula pubescens* и *Betula pendu-*

la, местами встречаются в Кемском, Выгозерском, Имандровском и Топозерском флористических районах (выделенных Раменской, 1983) – *Betula czerepanovii* Orl., и в северной части – *Betula subarctica* Orlova.

В южной части Карелии установлено наличие карельской березы *Betula pendula* Roth., var. *carelica* (Mercklin), которая не образует здесь чистых по составу древостоев, а встречается в смешанных насаждениях с другими лиственными, а иногда и с хвойными породами (Соколов, 1950). Она обладает высокодекоративной текстурой древесины и особыми физико-механическими свойствами, делающими ее ценной для мебельной и фанерной промышленности, а также для изготовления сувениров.

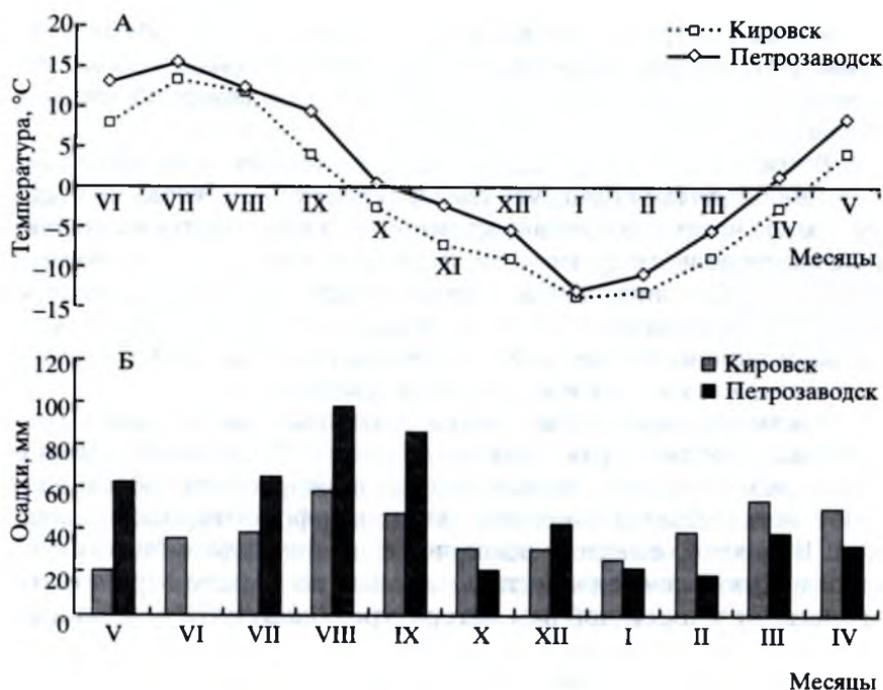
Таким образом, значительную лесообразующую роль в Республике Карелия играют два вида березы: *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. Разные условия произрастания обуславливают значительную изменчивость их морфологических признаков. Вероятно, имеются различия и по физиолого-биохимическим показателям, однако такие данные по Карело-Мурманскому региону в доступной нам литературе обнаружить не удалось.

### 1.3. ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 1.3.1. Характеристика региона

Районы наших исследований – средняя подзона тайги (южная часть Республики Карелия) и северная подзона тайги (центральная часть Мурманской области) и горные районы (березовое криволесье, Хибины), расположенные на одном и том же меридиане, на относительно небольшом географическом удалении друг от друга, значительно различаются по климатическим условиям.

По географическому положению и геоморфологическим особенностям Кольский полуостров и Карелия близки между собой. Они расположены на крайнем северо-западе европейской части России, в восточной части Балтийского щита докембрийских кристаллических пород, и, соответственно, в Восточной Фенноскандии. На севере территория региона омывается Баренцевым морем, на востоке – Белым, далее граничит с Архангельской областью, на юге – Вологодской и Ленинградской. На западе проходит государственная граница с Финляндией и Норвегией.



**Рис. 4.** Изменение хода температур (А) и количества осадков (Б) в районе г. Петрозаводска (Карелия) и г. Кировска (Кольский п-ов)

Карелия расположена на Северо-Западе европейской части России между  $60^{\circ}41'$  и  $66^{\circ}39'$  с.ш. и  $29^{\circ}18'$  и  $37^{\circ}57'$  в.д. и занимает площадь 172 тыс. км<sup>2</sup>. Протяженность республики с севера на юг более 670 км, а с запада на восток – около 350 км (Атлас КАССР, 1989).

Значительная вытянутость территории в широтном направлении обуславливает существенные различия в климате и растительности отдельных районов республики. В формировании рельефа существенную роль сыграл ледник, который образовал моренные гряды, холмы и множество озер (КАССР: Природа. Хозяйство, 1986).

Климат Карелии обуславливается прежде всего ее северным географическим положением, а также близостью морей и океанов. Зима здесь сравнительно мягкая, лето короткое и прохладное, осень длинная, но теплая, весна холодная и затяжная. Самый теплый месяц в году июль (рис. 4, А). Среднемесячная температура воздуха в июле на севере  $+14^{\circ}$ , а на юге  $+17^{\circ}$ . Самый холодный месяц – февраль с температурой соответственно  $-11,9^{\circ}$  и

-10,1°. Годовое количество осадков – 380 мм на севере и более 600 мм на юге (рис. 4, Б).

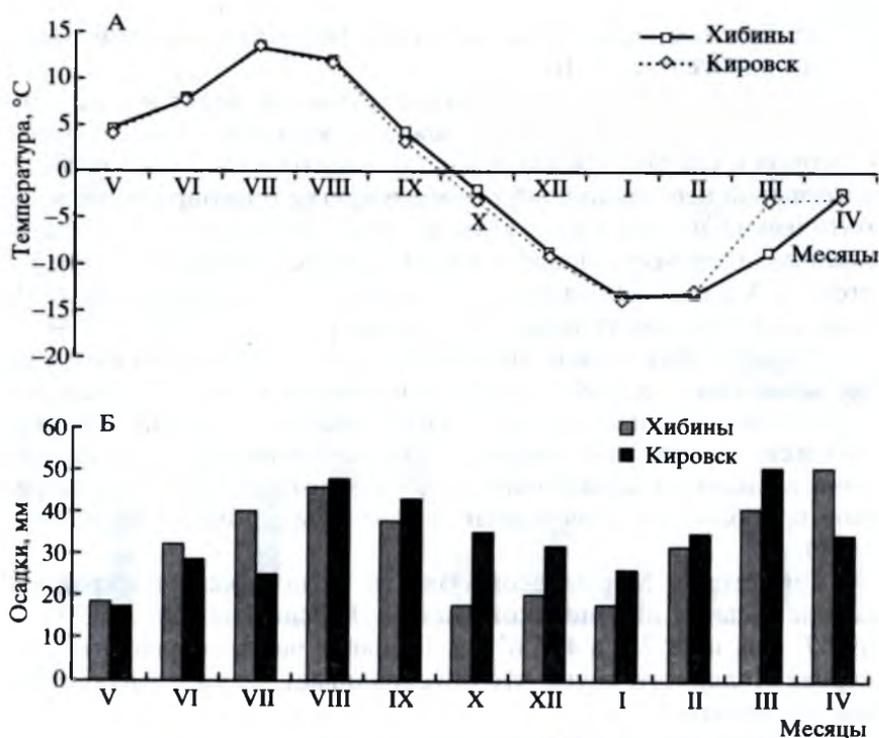
Территорию Республики Карелия обычно делят на две климатические зоны: северную и южную, которые соответствуют северной и среднетаежной подзонам республики. Более продолжительный вегетационный период и другие благоприятные климатические показатели в южной зоне обуславливают лучшую производительность древостоев. На севере преобладают древостои V, Va классов бонитета, а на юге – преимущественно IV класса (Агроклиматические ресурсы Карельской АССР, 1974).

По характеру почвообразования Карелия разделена также на две почвенные подзоны: северную и южную, которые совпадают с климатическими зонами и растительными подзонами. Для республики характерно широкое распространение подзолистых почв, а также подзолисто-болотных и болотных. В целом в Карелии преобладают супесчаные и песчаные почвы (Морозова, 1991).

Территория Мурманской области расположена на крайнем северо-западе европейской части России между 66°03' и 69°57' с.ш. и 28°25' и 41°26' в.д. Большая часть ее находится севернее Полярного круга, что обуславливает значительную суровость климата.

Средняя годовая температура по области колеблется от -2,0° до 1,4°. Температура июля (самый теплый период года) изменяется от 8,4° до 14,9°, а летнего периода в целом (июль-август) – от 7,0° до 11,3° (рис. 5, А). В горах летом температура воздуха понижается в среднем на 0,5° на каждые 100 м высоты. Лето в области короткое, около 2,5 месяцев (с половины июня до конца августа), прохладное и влажное. Осень обычно ранняя, часто затяжная и дождливая. Заморозки в сентябре считаются нормальным явлением. В третьей декаде сентября прекращается вегетация растений.

На гидротермический режим полуострова сильное влияние оказывают смещающиеся сюда воздушные потоки из Атлантики и теплое течение Гольфстрим, омывающее побережье Кольского полуострова в Баренцевом море. Они смягчают арктическую суровость климата и позволяют древесной растительности продвинуться на северо-запад Мурманской обл. за 69° с.ш., однако зимой эти воздушные потоки часто приносят глубокие оттепели, что неблагоприятно отражается на зимовке растений. Влияние Атлантики сказывается на понижении температуры лета и повышении температуры зимы, хотя в отдельные годы морозы могут доходить до -38°. Зима начинается со второй декады октября. Период со средней суточной температурой ниже 0° длится от 154



**Рис. 5.** Изменение хода температур (А) и количества осадков (Б) на Кольском полуострове в зависимости от высоты произрастания над уровнем моря: 320 м над ур. м. – Хибины, 410 м над ур.м. – Кировск

до 207 дней. Средняя температура самых холодных месяцев (январь и февраль) составляет  $-10^{\circ}$  –  $-14^{\circ}$ .

Среднее число дней с осадками в разных частях области колеблется от 150 до 245, а годовая сумма осадков от 340 до 640 мм (рис. 5, Б). Преобладающая масса осадков выпадает в виде дождей и приходится на лето. В среднем в летний период выпадает от 200 до 320 мм. Наибольшая высота снежного покрова на равнинах достигает 70 см, а в горах 150 см. Зимой очень часты метели. Они имеют место начиная с октября и продолжаются до мая.

Летом преобладают северные и северо-западные ветры, зимой южные. Особенно губительно действует ветер в начале вегетации растений, при низких температурах почвы, а также в засушливые периоды.

Основные типы почв Мурманской области относятся к подтипу иллювиально-гумусовых подзолов (Атлас Мурманской области, 1971). Мурманская область расположена в пределах двух

географических зон – тундры и тайги. Таежная зона, включая лесотундру, занимает около 80% общей площади, но собственно под лесами находится не более 23% территории (Агроклиматические ресурсы Мурманской области, 1971). Следует отметить, что в Хибинских горах весьма резко выражены явления вертикальной поясности (например, на территории Полярно-Альпийского ботанического сада), причем лишь сравнительно небольшие изменения климата влекут за собой смещение границ этих поясов (Козубов, Шайдулов, 1965). Климат Полярно-Альпийского ботанического сада в целом можно определить как субарктический. Естественными границами сада служат с запада – горы Вудъявчорр, с юга – побережье оз. Большой Вудъявр, с севера и востока – р. Вудъяврйок. Развитая циклоническая деятельность в Хибинских горах обуславливает резкую неустойчивость погоды. Самыми холодными месяцами здесь являются январь и февраль, а самым теплым – июль (см. рис. 5). На территории сада в зимний период преобладают средние суточные температуры воздуха от  $-5^{\circ}$  до  $-15^{\circ}$ , а летом от  $5^{\circ}$  до  $15^{\circ}$ . Первые морозы отмечаются в августе или сентябре, а последние – в конце мая, в июне и в начале июля (Семко, 1972).

Особенности годичного и суточного ритмов солнечной радиации во многом определяют своеобразие природы Севера. Условия этого географического района, особенно Кольского Заполярья, являются экстремальными для произрастания многих видов растений. Здесь проходит северная граница лесов, являющаяся пределом выживания древесной растительности (Kallio, 1983; Kallio et al., 1986). Суровый характер климата этого района обуславливается его резкими изменениями, низкими температурами короткого вегетационного периода, часто повторяющейся пургой (Жибоедов, 1976), однако наиболее неблагоприятные условия для жизни растений в Субарктике складываются зимой. В это время у деревьев наблюдается высокая интенсивность зимнего испарения. На ветру и в периоды оттепелей, которые обычны в этом районе, испарение резко возрастает. Кроме того, растения, их кора, почки, хвоя часто механически повреждаются кристалликами льда, переносимыми ветром.

Республика Карелия на севере непосредственно прилегает к Мурманской области. Вытянутость территории в меридиональном направлении (округленно от  $61^{\circ}$  до  $70^{\circ}$  с.ш.) более чем на 1000 км и связанное с этим широтное изменение суммарной солнечной радиации обуславливает наличие двух климатических растительных зон: тундровой и таежной (Раменская, 1983). Таежная представлена северотаежной и среднетаежной подзонами. Вся территория входит в атлантико-арктическую климатиче-

скую зону, для которой характерно частое поступление теплых масс воздуха с Атлантического океана. Климат морской и переходный к континентальному, с прохладным летом, длинной, сравнительно теплой осенью, довольно мягкой зимой и поздней холодной весной. Для региона в целом характерна крайняя неустойчивость погодных явлений, их частые и быстрые изменения. Ветры западных направлений, преобладающие в зимнее время, часто вызывают оттепели, летние ветра с севера приносят холодный воздух с Северного Ледовитого океана.

Следовательно, оба района наших исследований (южная часть Карелии и Мурманская область), несмотря на относительно небольшое географическое удаление друг от друга, значительно различаются по климатическим условиям. Продолжительность вегетационного периода в южной части Карелии в среднем составляет 155 дней, тогда как в районе ст. Хибины – 114, а на склонах Хибинских гор в поясе произрастания березового криволесья – 95 дней. Средняя температура вегетационного периода в южной части Карелии равна 12,2°, а на ст. Хибины – 9,3°. Оба региона различаются и по продолжительности светового периода (в районе ст. Хибины около двух месяцев длится полярный день). В связи с этим есть основания предполагать существование различной степени физиолого-биохимической адаптации растений к условиям существования в каждом из этих двух районов.

По мере продвижения от центральных районов европейской части России на север постепенно ухудшаются как климатические, так и другие экологические условия. Основным лимитирующим рост растений фактором среды на севере, выступает недостаток тепла. Если в Московской области средняя температура июля соответствует 18°, в южной части Республики Карелия 16°, то в Хибинах – всего 13°. Число дней с температурой 10° и выше равно соответственно 131, 106 и 65. Сумма летних температур воздуха выше 10° на Кольском п-ове составляет около 1300°, в Карелии – 1500°, в Московской области – свыше 2800°, что почти в два раза больше, чем в Хибинах. Температура почвы в корнеобитаемой зоне обычно на 2–5° ниже температуры воздуха.

Своеобразие природы Севера определяется также особенностями годовичного и суточного ритмов светового периода. С продвижением к полюсу средняя продолжительность дня (в часах) резко возрастает с апреля по сентябрь, а зимой, наоборот, значительно удлиняется темное время суток. Так, в Хибинах в июне продолжительность дня, а в декабре – ночи, достигает 24 часов. На Севере отмечается низкий уровень солнечной радиации, возрастает количество рассеянного света.

Для северных районов характерны также резкие смены погодных условий как летом, так и зимой. На Кольском п-ове заморозки могут быть не только весной и осенью, но и летом, тогда как в центральных областях европейской части России безморозный период длится три месяца и более. Неустойчивость погоды на Севере связана с частым прохождением циклонов, сопровождаемых сменой теплых (со стороны Балтийского и Баренцева морей) и холодных (со стороны Северного Ледовитого океана) масс воздуха (Романов, 1961). Для Мурманской области и Карелии характерен сильно расчлененный рельеф и наличие большого количества рек, озер и болот.

Особенностью природы Севера, кроме того, является почти повсеместная бедность почв. По сравнению с центральными областями минеральные почвы здесь отличаются низким уровнем естественного плодородия, бедностью элементами минерального питания, главным образом азотом. Широкое распространение имеют сильно переувлажненные почвы болотного типа. В горных районах (Хибины) лесорастительные условия во многом определяются местоположением над уровнем моря: обычно с увеличением высоты местности ухудшаются экологические условия для произрастания всех древесных пород, в том числе и березы. Однако несмотря на отмеченные неблагоприятные условия среды, березовые формации получили достаточно широкое распространение в лесах Карело-Мурманского региона, что стало возможным благодаря их адаптации к этим условиям в процессе длительной эволюции.

Таким образом, отмеченные особенности климата, рельефа, почв определили видовой состав и распространение в регионе растительных сообществ, их эколого-биологические признаки и свойства. В ботаническом отношении значительная часть территории Карело-Мурманского региона относится к лесной зоне, меньшая – к тундровой и небольшая доля ее занята высокогорными арктическими пустынями (горы Кольского п-ова).

### 1.3.2. Объекты исследований

Объектами исследований явились наиболее распространенные виды и разновидности березы, произрастающие в Карело-Мурманском регионе: береза повислая *Betula pendula* Roth, береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., береза субарктическая *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *subarctica* (Orl), береза извилистая *Betula pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym., береза карликовая *Betula nana* L. Особое внимание уделяли редким и исчезающим

разновидностям: карельской березе *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin), ледяной березе *ice birch* и далекарлийской березе *Betula pendula* Roth var. *dalecarlica* (L.f.) Schneid.

Изучение видов и разновидностей березы накладывает особые требования к выбору объектов, так как, отличаясь полиморфизмом, береза всегда была одним из трудных растений для таксономической обработки. Учитывая это, а также результаты предшествующих исследований по карельской березе, мы исследовали природные популяции и искусственно созданные в результате внутри-, межвидовой гибридизации и вегетативного размножения березы (в основном путем прививки).

Гибридное потомство (сибсы) получено при контролируемом опылении, осуществленном в 1964 и 1969 гг. (Ермаков, 1986) в природных популяциях (район д. Каккорово) березы повислой и березы пушистой с участием карельской березы сотрудниками лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений Института леса Карельского филиала АН СССР под руководством В.И. Ермакова. В 1965 г. после проращивания семян, собранных в год проведения скрещивания (1964 г.), получены тысячи гибридов первого поколения ( $F_1$ ). В 1971 г. часть их была высажена на территории агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН (вблизи г. Петрозаводска) на постоянное место, в результате чего были созданы участки испытания гибридных семей березы.

В 1964 г. для получения сибсового потомства опыты по контролируемому опылению осуществлялись по следующим вариантам: перекрестное *внутривидовое* опыление карельской березы с карельской березой (24 семьи); березы повислой с березой повислой или карельской (6 семей); березы пушистой с березой пушистой (3 семьи); *межвидовое* скрещивание березы повислой или карельской с березой пушистой (7 семей) и, наоборот, березы пушистой с карельской березой или повислой (7 семей); самоопыление в пределах дерева (5 деревьев) и без опыления (3 дерева). Полусибсовое потомство выращено из семян, собранных от свободного опыления (7 деревьев). Всего было получено 61 комбинация, из которых 46 на карельской березе, 3 на березе повислой и 12 на березе пушистой. К началу XXI в. на опытном участке произрастало более 700 деревьев в возрасте 35 лет, полученных в результате гибридизации.

Гибридные семена, полученные в результате повторного скрещивания (1969 г.), весной 1970 г. были высеяны в селекционном питомнике. На третьем году жизни сеянцы пересажены по семьям в "школьное отделение", а в 1978 г. (с нашим участием) — на постоянное место (участки испытания гибридных семей) на

упомянутой выше Агробиологической станции. К началу XXI в. возраст этих гибридных растений – 30 лет.

В 1969 г. скрещивание провели по следующим вариантам: карельская береза с карельской березой (22 гибридные семьи); карельская береза с березой повислой (8 семей); карельская береза с березой пушистой (4 семьи), карельская береза от самоопыления внутри дерева. При проведении гибридизации были использованы диалельное и реципрокное типы скрещиваний. Один вариант получен в результате сложного множественного скрещивания (дерево карельской березы № 273, опыленное смесью пыльцы, собранной с деревьев карельской березы № 58а и без номера). В меньших объемах проводились опыты на материнских деревьях березы пушистой и березы повислой: береза пушистая × береза пушистая (3 семьи); береза пушистая × карельская береза (8 семей); береза пушистая × береза повислая (1 семья); береза пушистая, вариант самоопыление внутри дерева (3 семьи); береза повислая × береза повислая (1 семья); береза повислая × карельская береза (2 семьи); береза повислая × береза пушистая (1 семья); береза повислая – самоопыление. Часть женских сережек на каждом материнском дереве карельской березы (8 деревьев), березы пушистой (6 деревьев) и березы повислой (одно дерево) была оставлена без опыления и для свободного опыления. В целом сибсовые растения получены от 58 комбинаций скрещивания: 36 – на карельской березе, 18 – на березе пушистой и 4 – на березе повислой.

Гибридное потомство явилось результатом создания практически всех возможных в природных условиях Карелии вариантов естественной гибридизации произрастающих здесь основных видов березы.

Объектами исследования изменчивости таксономических признаков побегов у берез явились наиболее распространенные природные популяции березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающие на островах Белого моря, а также материковой части Карело-Мурманского региона (вблизи п. Надвоицы, Пегремы и г. Петрозаводск).

При изучении морфологических признаков побегов в вегетативном потомстве объектом исследования были 22-летние клоны карельской березы, растущие на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (там же вблизи г. Петрозаводска). Маточниками служили растения, произрастающие в насаждениях близ д. Каккорово (61°20' с.ш., 35°15' в.д.), расположенной в Шелтозерском лесничестве Прионежского района Республики Карелия, и семенном участке в Спасской Губе (62°15' с.ш., 33°45' в.д.) Кондопожского района.

Участки испытания клонов создавались путем прививки черенков начиная с 1967 г. и по настоящее время. Каждый клон, представлен 5–12 растениями с характерными признаками карельской березы разного происхождения. В течение многих лет за ростом и развитием привитых растений велись наблюдения: периодически измеряли их высоту, диаметр ствола, отмечали фенотипическое проявление узорчатой текстуры древесины и др. Для проведения гибридологического анализа в 1996 г. был собран гербарий объемом 120 листов.

Сбор данных для выявления индивидуальной изменчивости березы по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках проводили с 25 особей березы пушистой и 20 особей березы повислой, произрастающих в популяции, расположенной в средней подзоне тайги (южная часть Республики Карелия, 60 км к северо-востоку от Петрозаводска, дер. Утуки). Для изучения сезонной динамики липидов отбирали средние пробы с трех деревьев, растущих в естественной (природной) популяции березы повислой и березы пушистой, а также в искусственной популяции карельской березы (заложенной Н.О. Соколовым в 1934 г.), расположенных в 30 км к северо-востоку от Петрозаводска. В 1994–2001 гг. исследования повторили и расширили, дополнив индивидуальным анализом образцов, взятых с гибридов и клонов, растущих на экспериментальных участках вблизи Петрозаводска.

В Мурманской области сбор материала осуществляли в северной подзоне тайги (центральная часть Кольского п-ова, вблизи ж.д. станции Хибинь) в популяции совместно произрастающих березы субарктической и березы повислой, а также в горных районах в популяциях березы извилистой, с разных террас западного склона горы Вудъявчорр, расположенных на территории Полярно-Альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН. Образцы исследовали в течение двух лет в период весеннего пробуждения почек (весна), активной вегетации (лето), подготовки к зиме (осень) и покоя (зима). Для изучения содержания липидов и их жирнокислотного состава использовали покоящиеся и распускающиеся почки, листья, семена. Образцы ствольной части березы разделяли на бересту, луб, древесину и фиксировали при температуре 105 °С в течение 0,5 часа.

### 1.3.3. Методы исследований

Гибридологический анализ выполняли с использованием метода гибридных индексов (Natho, 1959; Ермаков, 1975а, 1986; Данченко, 1990). Для изучения хронографических (временных)

изменений в развитии морфологических признаков побегов в гибридном потомстве березы первого поколения ( $F_1$ ), на экспериментальном участке гибридных семей 1969 г. скрещивания в разные годы с одних и тех же растений проведены индивидуальные гербарные сборы: в 1987 г. числом 363 и 1996 г. – 332 листов).

При изучении уровня возрастной изменчивости морфологических признаков у березы, индивидуально (подеревно) мы сравнивали величину гибридного индекса (НВ), определенного в 1987 г. и 1996 г., т.е. с разницей в девять лет. Хронографические изменения гибридного индекса в онтогенезе растений определяли отклонением его от среднего значения внутри- и межгибридными семьями и выражали плюсовой (+) или минусовой (–) величиной. При этом минус обозначал усиление проявления морфологических признаков побегов, характерных для березы пушистой (с понижением гибридного индекса), а плюс – соответственно березе повислой (с повышением НВ). При анализе средних показателей гибридного индекса по каждому варианту скрещивания и по семьям различия между 1987 и 1996 гг. признавались существенными, если они составляли 4 единицы и более. Если разница показателей НВ по годам соответствовала 1–3 единицам, такие изменения считались незначительными и в обсуждении не учитывались.

**Морфологические и гистохимические исследования** проводили на поперечных и продольных срезах, сделанных на замораживающем микротоме “Frigomobil” (Австрия). Просмотр и микрофото съемку препаратов выполняли на микроскопе “Ergaval” (Германия). Для выявления локализации липидов применяли Судан 3.

**Физиолого-биохимические исследования.** *Фракционный состав липидов.* Фракционный состав экстракта липидов изучали с использованием колоночной (Pascual, Wiley, 1974; Кейтс, 1975) и тонкослойной (Сухарева-Немакова и др., 1973; Родионов, Хлопцева, 1974) хроматографии.

*Анализ содержания липидов и их жирнокислотного состава.* Экстракцию липидов проводили смесью хлороформа и метанола (в соотношении 2:1 по объему) по методу (Folch et al., 1957). Жирные кислоты исследовали в виде их метиловых эфиров, которые получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и разделяли на газо-жидкостном хроматографе “Chrom-5” (Чехословакия) с ионизационно-пламенным детектором. Стекланную колонку длиной 2,5 м и диаметром 3 мм заполняли хроматоном N-Super (размер частиц 0,125–0,160 мм), с 15%-ным реоплекс-400. Температура колонки 196 °С. Скорость потока газа носителя (азота) – 60 мл/мин, водорода и воздуха – соответственно, 30 и 450 мл/мин. Идентификацию жирных кислот

осуществляли путем сравнения с заведомыми образцами метиловых эфиров, а также сопоставлением эквивалентной длины цепи (ECL) с табличными данными (Jamieson, 1975). Концентрацию индивидуальных жирных кислот рассчитывали по произведениям высот пиков на хроматограммах на время удерживания (Столяров и др., 1978). Анализы проводили не менее чем в трех повторностях. Все кислоты распределяли по группам в зависимости от степени ненасыщенности: моноеновые (М) – в углеродной цепочке имеется одна двойная связь; диеновые (Д) – две двойные связи; триеновые (Тр.) – три двойные связи; тетраеновые (Тетр.) – четыре двойные связи и насыщенные (Н) – в углеродной цепочке двойные связи отсутствуют. Индекс двойной связи (ИДС) рассчитывали по методу (Lyons et al, 1964):

$$\text{ИДС} = \frac{M + 2 \times Д + 3 \times \text{Тр.} + 4 \times \text{Тетр.}}{100},$$

где М – моноеновые, Д – диеновые, Тр. – триеновые, Тетр. – тетраеновые жирные кислоты.

Коэффициент ненасыщенности жирных кислот определяли по формуле:

$$K = \frac{\sum \text{ненасыщенных кислот}}{\sum \text{насыщенных кислот}},$$

где  $\sum$  – сумма.

В состав суммы короткоцепочковых кислот включали кислоты с числом углеродных атомов менее 16.

Для оценки амплитуды изменчивости содержания липидов использовали коэффициент вариации и шкалу уровней изменчивости, предложенную С.А. Мамаевым (1973): очень низкий – 7%; низкий – 8–12%; средний – 13–20%; повышенный – 21–30%; высокий – 31–40%; очень высокий – более 40%.

*Изучение эфирных масел.* Для извлечения эфирных масел использовали покоящиеся почки, листья, бересту, луб и древесину ствола. Сбор образцов осуществляли в период с ноября 1997 г. по февраль 2000 г. Свежесобранные почки измельчали до размера частиц около 1 мм. Извлечение эфирных масел проводили методом гидродистилляции в аппарате Клевенджера. Для этого измельченный растительный материал (60–70 г) помещали в литровую круглодонную колбу и добавляли 0,5 л дистиллированной воды. К колбе присоединяли пароуловитель с водяным холодильником. Эфирное масло отгоняли с водяным паром в течение 3–4 час. Объем масла определяли волюмометрически. Качественный состав изучали без предварительного фракционирования

методом газожидкостной хроматографии на хроматографе "Chrom-5".

**Изоферментный анализ.** Отбор почек для изучения изоферментов пероксидазы проводили в течение 1993–1997 гг. в периоды глубокого и вынужденного покоя (декабрь, февраль, март), когда спектр изоэнзимов наиболее богатый. Почки собирали с каждого дерева отдельно. Ферменты экстрагировали из свежего растительного материала трис-глицериновым буфером (рН 8,3), содержащим 0,1% ЭДТА, 1% тритона X-100 (Ларионова, 1979, 1982) в течение 1 часа в холодильнике. Затем смесь центрифугировали при 15 тыс. G в течение 1 часа ( $t = +2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Разделение ферментов осуществляли методом вертикального диск-электрофореза в полиакриламидном геле (Сафонов, Сафонова, 1969; Маурер, 1971) при концентрации разделяющего геля 7%, силе тока – 5 мА на 1 трубку. Окраску гелей с ферментативной активностью проводили по В.И. Сафонову и М.П. Сафоновой (1971). В качестве субстрата для пероксидазы использовали бензидин. Состав изоферментов характеризовали по относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), по величине которой выделены три зоны подвижности изоферментов: медленная (ОЭП до 0,33), средняя (ОЭП от 0,34 до 0,66) и быстрая (ОЭП от 0,67 до 1,0).

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

**Многомерный анализ.** Для изучения проявления у растений видовых таксономических признаков в зависимости от условий произрастания (на островах Белого моря и материковой части) были привлечены методы многомерного статанализа в определенных сочетаниях и последовательности: кластерный, факторный и канонический анализы (Афифи, Эйзен, 1982; Ким и др., 1989; Харин, 1992).

**Статистическую обработку** данных осуществляли с помощью общепринятых методов вариационной статистики (Рокицкий, 1973; Ивантер, Коросов, 1992) и статистических пакетов Statgraphics 6,0. Используются электронные таблицы Excel.

## Глава 2

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГОВ В ГЕНЕРАТИВНОМ И ВЕГЕТАТИВНОМ ПОТОМСТВЕ БЕРЕЗЫ

Береза повислая и береза пушистая имеют обширный евросибирский ареал. В различных природно-климатических регионах России виды прошли неодинаковый путь эволюционного развития и адаптации. В связи с этим трудно ожидать у них морфологическое и тем более физиолого-биохимическое постоянство признаков. Адаптируясь к условиям среды, вид изменяется, что особенно усиливается при отдалении от оптимальных для его произрастания эколого-географических условий.

Для изучения изменчивости берез по морфо-физиологическим признакам побегов в данной работе использовано гибридное потомство, экспериментально полученное в результате возможных в природе вариантов внутри- и межвидового скрещивания. При этом из множества признаков нами исследованы наиболее характерные для березы повислой *Betula pendula* Roth и березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., которые принято считать видовыми или таксономическими. Особое место в наших исследованиях было отведено карельской березе *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin), произрастающей в природных условиях на территории Карелии.

Изучение вариабельности морфо-физиологических признаков побегов осуществляли по гербарным образцам методом гибридных индексов (Natho, 1959; Ермаков, 1975а, 1986; Данченко, 1990), который позволяет определить состав популяции и степень проявления в потомстве таксономических характеристик видов – березы повислой или березы пушистой. Степень выраженности каждого из 16 признаков (табл. 3) определялась оценочными показателями от 0 до 4. Признаки, оцененные показателем 0, соответствовали “чистым”, или типичным растениям березы пушистой, признаки, оцененные показателем 4, – березе по-

вислой. Показатели от 1 до 3 характеризовали проявление смешанных или промежуточных признаков обоих видов. При суммировании оценочных показателей (по всем 16 пунктам = признакам) индивидуально по каждому растению получали значение гибридного индекса (НВ). Исходя из принятой нами оценочной системы, величина гибридного индекса березы повислой должна составлять 64 единицы, а березы пушистой – 0. Взаимосвязи между качественными и количественными признаками здесь не обнаруживаются, но результаты доступны для изучения изменчивости растений по установленным признакам и могут быть сопоставлены при построении морфограмм. Для этого признаки (от 1 до 16) располагали на оси абсцисс, а их оценочные показатели (от 0 до 4) – на оси ординат.

На основании анализа индивидуальных и комбинированных по семьям морфограмм, мы с помощью гибридного индекса проследили фенотипическое изменение морфо-физиологических признаков побегов в гибридном потомстве первого поколения ( $F_1$ ) в разные годы их развития (табл. 4–5). Для того чтобы выявить наличие возрастной изменчивости морфо-физиологических признаков (см. табл. 3) у березы, о возможности которой указывали ранее и Нато (Natho, 1959) и В.И. Ермаков (1986), данные по гибриднему индексу, полученные в 1996 г., сравнивали с результатами значений гибридных индексов, установленных в 1987 г. Следует отметить, что климатические условия вегетационного периода (рис. 6, А–В) в годы сбора гербария (1987 и 1996 гг.) очень близки по своим значениям.

Диаграммы распределения изученных растений березы по величине гибридного индекса показали, что гибридное потомство, полученное в результате внутри- и межвидового скрещивания, независимо от года исследования (рис. 7), сосредоточенным в интервале значений от 13 до 59. Изученные растения отличаются полиморфизмом, тем не менее, выделяются две вершины (см. рис. 7): одна группа растений располагается влево от среднего гибридного индекса (32) в направлении типичной березы пушистой и имеет наибольшее число особей с величиной гибридного индекса от 23 до 31 единиц, другая концентрируется справа и соответствует березе повислой, с величиной гибридного индекса в 51–54 единицы. Существенно, что ни в одной гибридной семье, полученных в условиях Карелии, нет растений, которые по всем 16 признакам имели бы показатель 0 (типичный для березы пушистой) или 64 (типичный для березы повислой). Таким образом, определение гибридного индекса и построение морфограмм наглядно демонстрирует изменение изученных морфо-физиологических признаков. Отклонения отдельных признаков

Таблица 3

Оценочные показатели, определяющие степень проявления морфо-физиологических признаков побегов березы повислой и березы пушистой

№	Признак	Оценочные показатели				
		0	1	2	3	4
1	Бородавчатость стебля молодого побега	Отсутствует или единичная	Очень мало	Мало	Много	Очень много до слияния с соседними
2	Опушенность стебля молодого побега	Обильная до образования войлока	Сильное опушение	Опушение имеется	Очень слабое опушение	Опушение отсутствует
3	Опушенность черешка листовой пластинки	Обильная до образования войлока	Сильное опушение	Опушение имеется	Очень слабое опушение	Опушение отсутствует
4	Бородавчатость листовой пластинки	Отсутствует или единичная	Очень слабая	Средняя	Достаточно выраженная	Ярко выраженная
5	Опушенность в углах жилок листовой пластинки	Очень много до образования густых пучков	Много	Мало	Очень мало	Отсутствует
6	Опушенность листовой пластинки	Обильная до образования войлока	Сильное опушение	Опушение имеется	Очень слабое опушение	Опушение отсутствует
7	Контрастность жилок на нижней стороне листовой пластинки	Очень резкая	Резкая	Переходная от резкой к неясно выраженной	Неотчетливая	Отсутствует
8	Текстура листовой пластинки	Очень грубая и почти кожистая	Грубая и плотная	Переходная к блестящей и тонкой	Блестящая и тонкая	Очень блестящая и тонкая, как бумага
9	Форма верхушки листовой пластинки	Заостренная, очень короткая	Заостренная, короткая	Переходная к острой и вытянутой	Острая и вытянутая	Очень острая и сильно вытянутая (с загнутой вбок верхушкой)

10	Характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки	Выпуклый	Слегка выпуклый	Прямой	Слегка вогнутый	Вогнутый
11	Длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки	До половины листовой пластинки	До 2/5 длины листовой пластинки	До 1/3 длины листовой пластинки	До 1/4 длины листовой пластинки	До 1/5 длины листовой пластинки (почти у ее основания)
12	Форма листовой пластинки	Яйцевидная	Переходная к округло-ромбовидной	Округло-ромбовидная с узкоклиновидным основанием	Переходная к округло-треугольной (с ширококлиновидным основанием)	Округло-треугольная (с усеченным основанием)
13	Характер зубчатости по краю листовой пластинки	Пильчатый	Неровно-пильчатый	Переходный к двоякоострозубчатому	Двоякоострозубчатый	Двоякоострозубчатый до неглубокого рассечения на лопасти
14	Длина черешка (относительно к длине центральной жилки)	Очень короткий (0,25 длины центральной жилки и менее)	Короткий (0,26–0,33 длины центральной жилки)	Переходный к длинному (0,34–0,40 длины центральной жилки)	Длинный (0,41–0,50 длины центральной жилки)	Очень длинный (0,51 длины центральной жилки и более)
15	Реснички по краю почечных чешуй	Очень длинные и густые	Длинные и менее густые	Переходные к коротким	Короткие	Короткие и малочисленные
16	Наличие липидов в почках	Очень много (снаружи очень липкие)	Много (липкие снаружи)	Мало (слегка липкие)	Очень мало (снаружи почки покрыты воском)	Очень мало (толстый слой воскового налета снаружи почки)

Таблица 4

**Сравнительная характеристика значений гибридного индекса (НВ)  
по вариантам внутривидового скрещивания березы**

Вариант скрещивания	Число дере- вьев	Средний НВ		Разни- ца по НВ	Амплитуда НВ	
		1987 г.	1996 г.			
<b>Внутри березы повислой (в т.ч. карельская береза х береза повислая и наоборот)</b>						
Б. пов. × б. пов., ф. плаку- чая	2	51	50	-1	-1	
Кар. б. № 51 × б. пов., ф. плакучая	8	46	46	0	-3	+3
Кар. б. № 273 × б. пов., ф. плакучая	4	55	50	-5	-4	+2
Кар. б. № 927 × б. пов., ф. плакучая	4	51	51	0	-3	+4
Кар. б. № 51 × б. пов.	5	47	50	+3	0	+7
Кар. б. № 58 а × б. пов.	6	52	52	0	-4	+4
Кар. б. № 921 × б. пов.	4	53	51	-2	-7	+1
Кар. б. № 927 × б. пов.	8	51	50	-1	-7	+5
Кар. б. № 920а × б. пов.	3	52	49	-3	-2	-4
Б. пов. × кар. б. № 51	1	52	50	-2	-2	
Б. пов. × кар. б. № 920а	1	53	51	-2	-2	
<b>Внутри карельской березы (карельская береза × карельская береза)</b>						
Кар. б. № 51 × кар. б. № 212	3	46	45	-1	-4	0
Кар. б. № 51 × кар. б. № 273	8	48	45	-3	-7	-1
Кар. б. № 51 × кар. б. № 920а	7	50	50	0	-4	+4
Кар. б. № 51 × кар. б. № 950	7	49	51	+2	-4	+10
Кар. б. № 58а × кар. б. № 273	7	53	51	-2	-4	+4
Кар. б. № 211 × кар. б. № 60	6	52	53	+1	-3	+6
Кар. б. № 211 × кар. б. без №	2	53	50	-3	-8	+1
Кар. б. № 212 × кар. б. № 58а	1	55	50	-5	-5	
Кар. б. № 212 × кар. б. № 60	4	53	48	-5	-8	-3
Кар. б. № 212 × кар. б. № 211	2	55	44	-11	-15	-7
Кар. б. № 212 × кар. б. без №	4	51	50	-1	-6	+3
Кар. б. № 273 × кар. б. № 58а	1	48	51	+3	+3	
Кар. б. № 273 × (кар. б. без № + № 58а)	1	51	52	+1	+1	
Кар. б. № 273 × кар. б. № 212	2	52	54	+2	+2	
Кар. б. № 273 × кар. б. без №	3	52	50	-2	-6	0

Таблица 4 (окончание)

Вариант скрещивания	Число деревьев	Средний НВ		Разница по НВ	Амплитуда НВ	
		1987 г.	1996 г.			
Кар. б. № 920 а × кар. б. № 51	1	52	50	-2	-2	
Кар. б. № 920 а × кар. б. № 58а	2	54	53	-1	-2	+1
Кар. б. № 927 × кар. б. № 60	4	52	50	-2	-5	+3
Кар. б. № 927 × кар. б. № 75	3	53	49	-4	-5	-4
Кар. б. № 927 × кар. б. № 112	3	50	50	0	0	+6
Кар. б. № 927 × кар. б. № 212	4	51	46	-5	-2	-9
Кар. б. № 927 × кар. б. без №	3	50	49	-1	-1	0
<b>Внутри березы пушистой (береза пушистая × береза пушистая)</b>						
Б. пуш. × б. пуш.	8	27	24	-3	-11	+2
Б. пуш. × б. пуш., ф. плакучая	8	32	25	-7	-12	-4
Б. пуш. темнокорая × б. пуш., ф. плакучая	2	26	20	-6	-7	-4
<b>Вариант самоопыления (в пределах материнского дерева)</b>						
Кар. б. № 51, самоопыление	3	49	52	+3	0	+7
Б. пуш., самоопыление	5	22	20	-2	-5	+1
Б. пуш. темнокорая, самоопыление	3	21	19	-2	-6	+6
Б. пуш., ф. плакучая, самоопыление	3	18	23	+5	+3	+8
<b>Вариант без опыления</b>						
Кар. б. № 927, без опыления	1	47	52	+5	+5	
Б. пуш., темнокорая, без опыления	5	24	25	+1	-6	+9
Примечание. Кар. б. – карельская береза, б. пов. – береза повислая, б. пуш. – береза пушистая, своб. оп. – свободное опыление, ф. – форма						

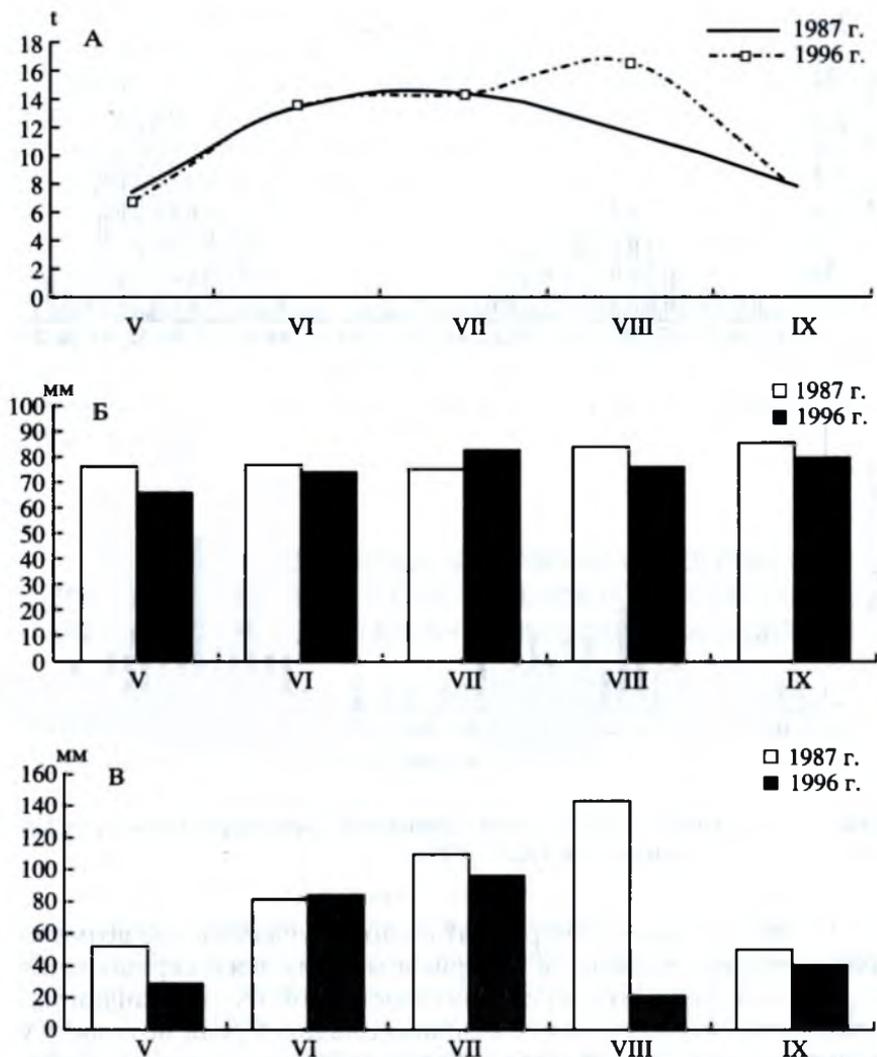
от среднего значения гибридных индексов различны и отражают степень постоянства признака, имеющего таксономическое значение. Диаграммы подтверждают, что в Карелии произрастают как береза повислая, так и береза пушистая со свойственными им морфо-физиологическими признаками. Амплитуда изменчивости, наблюдаемая вблизи “типичных” видов березы повислой и березы пушистой, показывает наличие значительного числа гибридных растений. По мере приближения к среднему значению гибридного индекса число особей становится меньше. Размах из-

Таблица 5

**Сравнительная характеристика гибридных семей, полученных  
в результате межвидового скрещивания березы, по величине  
гибридного индекса**

Вариант скрещивания	Число де- ревьев	Средний НВ		Разница по НВ	Амплитуда НВ	
		1987 г.	1996 г.			
<b>Береза повислая × береза пушистая</b>						
Б. пов. × б. пуш.	1	27	28	+1	+1	
<b>Береза повислая (в т. ч. карельская) × береза пушистая</b>						
Кар. б. № 51 × б. пуш., ф. плакучая	3	41	40	-1	-5	+2
Кар. б. № 273 × б. пуш.	2	27	35	+8	+7	+9
Кар. б. № 927 × б. пуш.	2	53	48	-5	-2	-9
Кар. б. № 927 × б. пуш.	3	43	42	-1	-15	+12
<b>Береза пушистая × береза повислая (в т.ч. карельская)</b>						
Б. пуш. × б. пов.	5	37	28	-9	-14	-4
Б. пуш. × кар. б. № 51	7	25	29	+4	-4	+17
Б. пуш. × кар. б. № 60	1	25	31	+6	+6	
Б. пуш. × кар. б. без №	5	30	30	0	+2	+9
Б. пуш. × кар. б. № 920а	3	31	23	-8	-13	-3
Б. пуш. × кар. б. № 921	3	29	28	-1	-3	+2
Б. пуш. × кар. б. № 950	6	26	33	+7	+1	+17
Б. пуш. темнокорая × кар. б. № 950	5	23	26	+3	-5	+7
Б. пуш., ф. плакучая × кар. б. № 75	2	22	24	+2	-3	+7
<b>Береза повислая (в т. ч. карельская), свободное опыление</b>						
Б. пов.	2	50	46	-4	-7	-2
Кар. б. № 51	7	48	48	0	-2	+3
Кар. б. № 211	6	50	50	0	-7	+5
Кар. б. № 212	5	49	46	-3	-8	+9
Кар. б. № 273	3	52	50	-2	-6	0
Кар. б. № 920	3	50	45	-5	-14	+5
Кар. б. № 921	6	50	44	-6	-9	+1
Кар. б. № 927	11	50	50	0	-4	+2
Кар. б. № 950	7	50	51	+1	-5	+5
<b>Береза пушистая, свободное опыление</b>						
Б. пуш.	1	26	23	-3	-3	
Б. пуш. темнокорая,	7	27	25	-2	-12	+5
Б. пуш. каповая	5	24	18	-6	-12	-2
Б. пуш. каповая	6	25	32	+7	+2	+12
Б. пуш., ф. плакучая	2	22	24	+3	-1	+5
Б. пуш.	4	25	27	+2	-2	+5

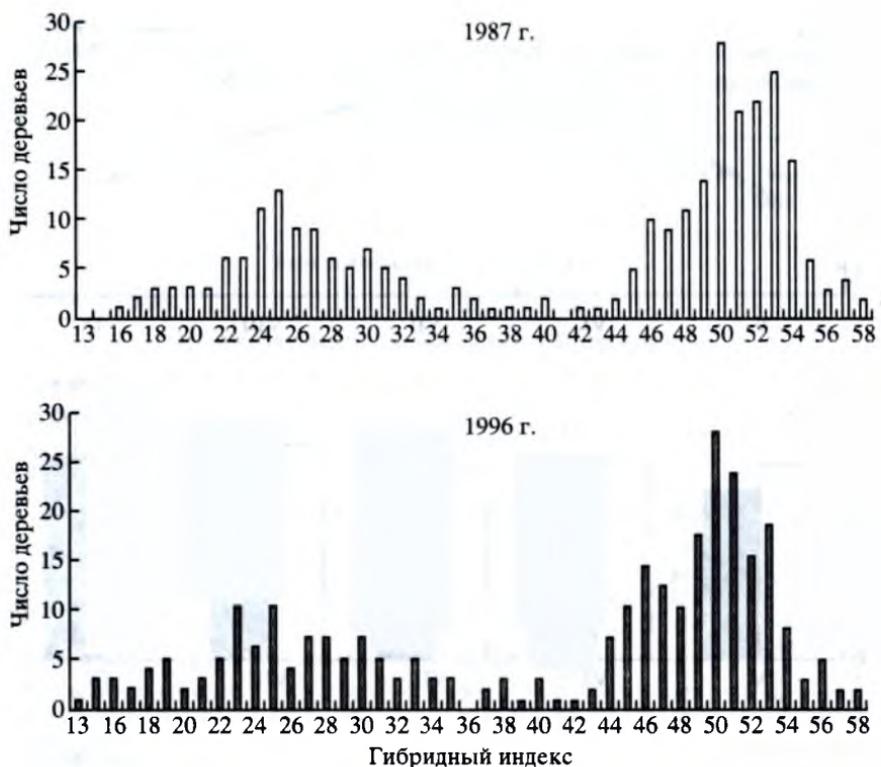
Примечание: Б. пов. – береза повислая, кар. б. – карельская береза, б. пуш. – береза пушистая, своб. оп. – свободное опыление, ф. – форма



**Рис. 6.** Характеристика метеорологических данных вегетационного периода 1987 и 1996 годов в г. Петрозаводске

А – температура, Б – относительная влажность воздуха, В – осадки

менчивости у березы пушистой несколько шире и укладывается в интервале значений от 13 до 38, т. е. 25 единиц (у березы повислой соответственно от 44 до 59, т.е. 15 единиц). В связи с этим в условиях Карелии среднее значение гибридного индекса, вероятно, сдвигается с 32 до 35. Некоторая разница между данными по годам имеется, и она будет рассмотрена нами ниже (по вариантам контролируемого скрещивания).



**Рис. 7.** Диаграмма распределения гибридных растений березы по величине гибридного индекса в 1987 и 1996 г.

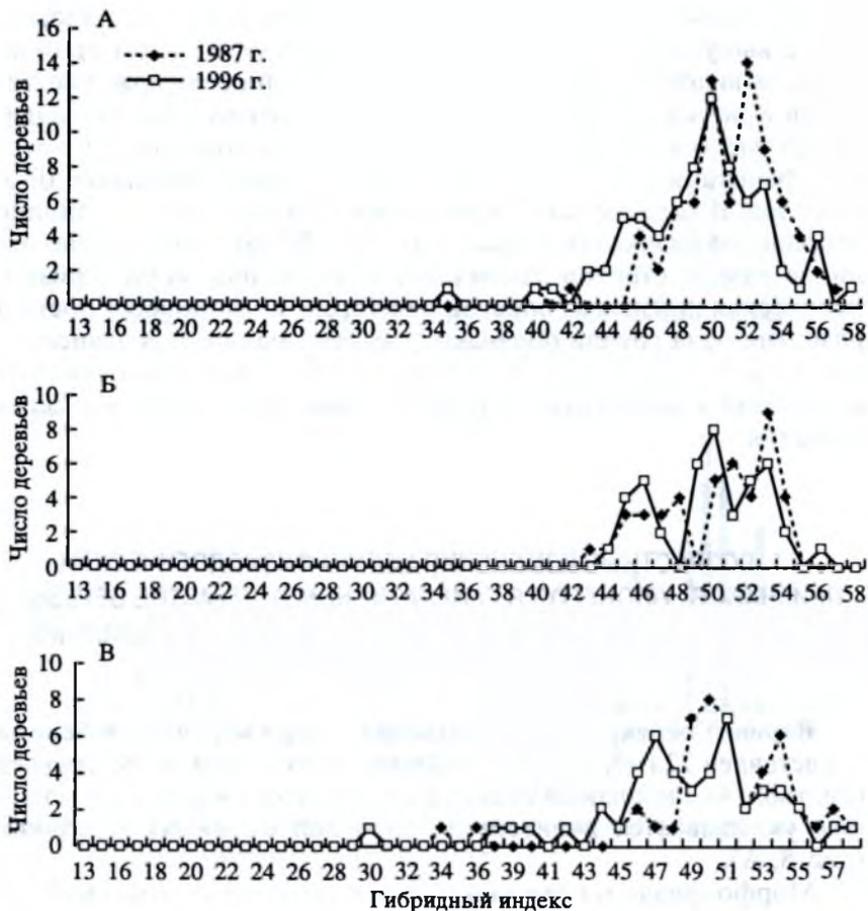
Следовательно, экспериментальное осуществление возможных в природе внутри- и межвидового скрещивания березы показало, что в условиях Восточной Финноскандии наблюдается гибридизация ее основных видов. Среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствуют видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой. Вместе с тем у березы повислой в условиях Карелии ослаблено проявление “бородавчатости” на стеблях молодых побегов по сравнению с тем, насколько ярко оно выражено в условиях оптимального произрастания. На листовых пластинках отмечено едва заметное появление опушенности и контрастности жилок, не свойственных типичным особям. У березы пушистой с продвижением на север снижается степень опушения молодых побегов и черешков листовых пластинок, в то же время с возрастом усиливается опушенность листовых пластинок, особенно в углах их жилок. Харак-

тер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки, не выпуклый, как у типичных форм, а в основном прямой. У обоих видов визуально заметно повышенное содержание липидов в почках. Наблюдаемая амплитуда изменчивости свидетельствует о наличии гибридных растений (около 30%), у которых фенотипически проявляется “смешивание” признаков обоих видов. В ходе изучения изменчивости потомков по величине гибридного индекса (в возрасте от 17 до 26 лет) установлено наличие разной степени изменчивости отдельных морфо-физиологических признаков побегов в онтогенезе: в процессе роста и развития одна группа признаков заметно менялась в зависимости от условий и возраста. Отметим, что направленность этих изменений в значительной степени зависела от варианта скрещивания.

## **2.1. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОБЕГОВ В ГЕНЕРАТИВНОМ ПОТОМСТВЕ БЕРЕЗЫ, ПОЛУЧЕННОМ В РЕЗУЛЬТАТЕ ВНУТРИВИДОВОГО СКРЕЩИВАНИЯ**

**Вариант перекрестного опыления внутри карельской березы** представлен 22 гибридными семьями, включающими 78 деревьев (см. табл. 4). Гибридный индекс растений этого варианта в основном укладывается в интервале значений от 44 до 55 единиц (рис. 8, А).

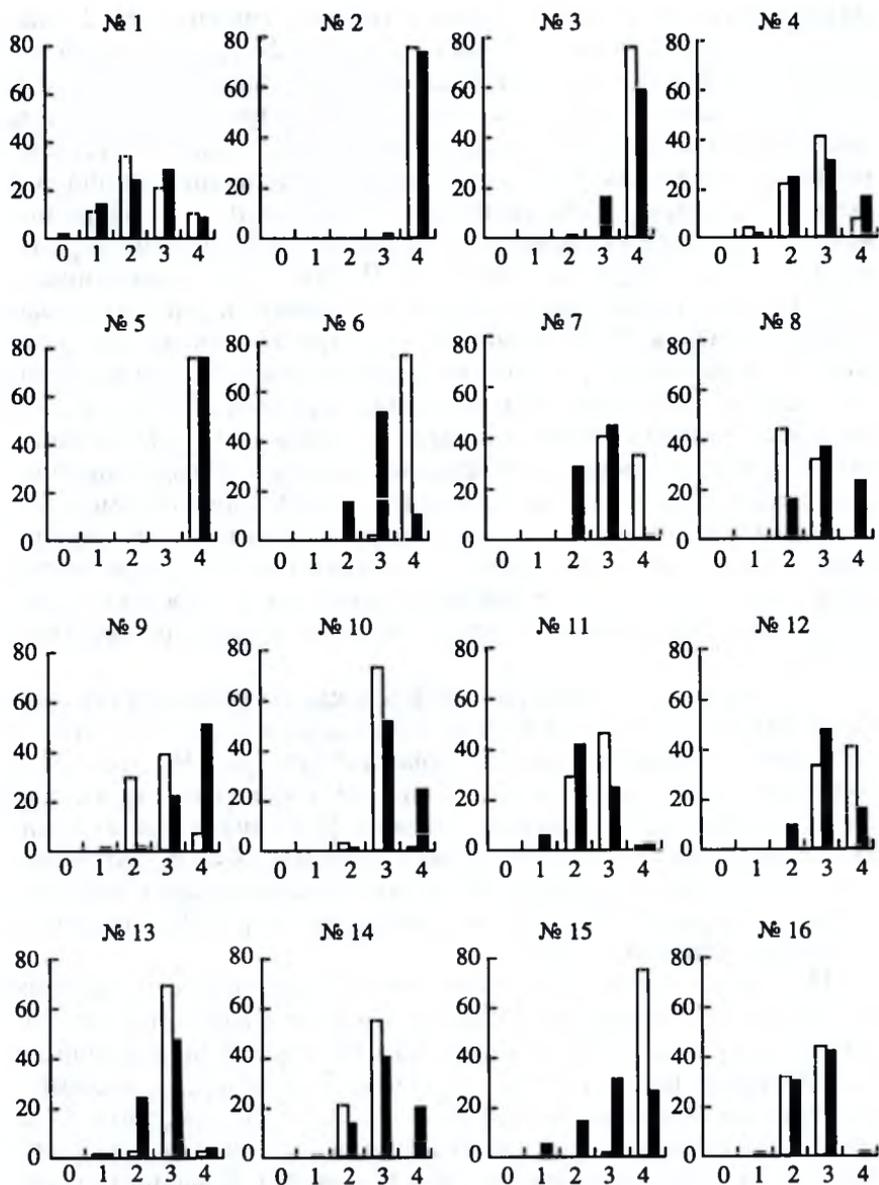
Морфо-физиологический анализ гибридных растений от скрещивания внутри карельской березы показал, что большинство растений характеризуется наличием “бородавчатости” и отсутствием опушенности на ауксибластах (признаки № 1 и 2, см. табл. 3), листовых пластинках и в углах их жилок (признаки № 3–6). Контрастность жилок на нижней стороне листа (признак № 7) в основном неотчетливая. Текстура листовых пластинок (признак № 8) блестящая и тонкая. Вершина листовой пластинки (признак № 9) острая и вытянутая, часто загнута вбок. Характер очертания линий, образующих вершину листовых пластинок (признак № 10), вогнутый или слегка вогнутый. Длина центральной жилки от основания листовой пластинки до наиболее широкой ее части по отношению к общей длине (признак № 11) колеблется от 1/3 до 1/4. Листовая пластинка (признак № 12) округло-треугольная или переходная к ней. Характер зубчатости листовой пластинки по краю (признак № 13) двоякоострозубчатый или переходный к нему. Черешки листовых пластинок длин-



**Рис. 8.** Хронографическая изменчивость потомства от скрещивания карельской березы с карельской березой (А), карельской березы с березой повислой (Б) и карельской березы от свободного опыления (В) по значениям их гибридных индексов (НВ)

ные (признак № 14). Реснички на почечных чешуях (признак № 15) короткие, почки слегка липкие и снаружи покрыты восковым налетом (признак № 16).

Сравнительный анализ морфограмм в период с 1987 по 1996 г. в варианте скрещивания карельской березы с карельской березой выявил наличие хронографической изменчивости морфо-физиологических признаков побегов (по фенотипу) как в сторону уменьшения гибридного индекса, так и его возрастания (рис. 9). По некоторым признакам изменчивость не выявлена. В частности, наиболее стабильными оказались: отсутствие



**Рис. 9.** Изменчивость гибридных растений по отдельным морфо-физиологическим признакам побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в варианте скрещивания карельской березы с карельской березой в 1987 г. (□) и 1996 г. (■)

По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

опушенности на стеблях молодых побегов (признак № 2, оценочный показатель 4), черешках (признак № 3, оценочный показатель 4) и в углах жилок листовых пластинок (признак № 5, оценочный показатель 4); а также округло-треугольная форма листовой пластинки или переходная к ней (признак № 12, оценочный показатель 3–4) и небольшое содержание липидов в почках (признак № 16, оценочный показатель 2–3). Перечисленные признаки указывают на значительное сходство карельской березы с березой повислой. В 1996 г. по сравнению с 1987 г. существенно увеличилась опушенность листовых пластинок (признак № 6), появилась контрастность жилок (признак № 7), характер зубчатости листовой пластинки по краю начал заметно меняться на переходный (признак № 13), удлинились реснички на почечных чешуях (признак № 15). Это означает, что у части деревьев в гибридных семьях к 30 годам проявились некоторые признаки березы пушистой, ранее незаметные. По-видимому, это связано с особенностями онтогенеза карельской березы при ее адаптации к условиям Севера, или является следствием естественной гибридизации между карельской березой и березой пушистой, произошедшей в предыдущих поколениях.

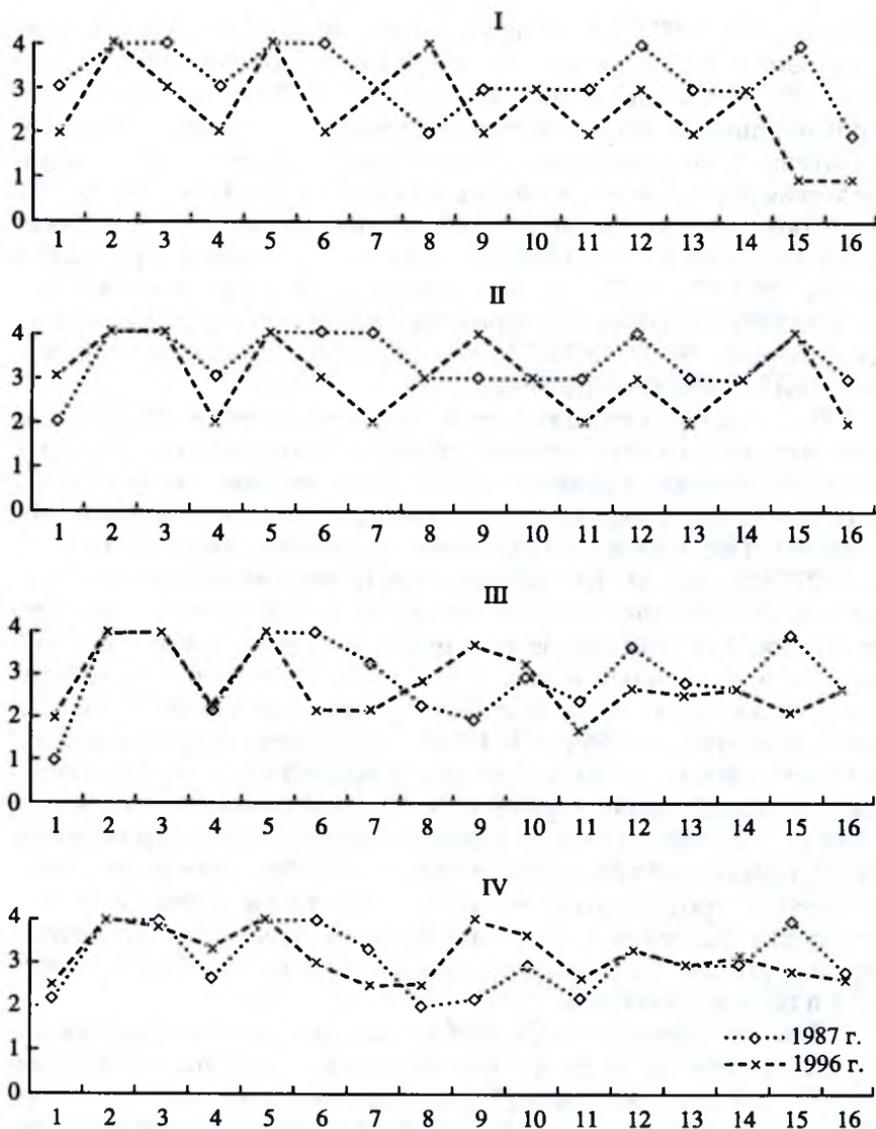
В то же время у части растений в пределах варианта скрещивания внутри карельской березы наблюдается более отчетливое проявление признаков березы повислой (см. рис. 9): усилилась “бородавчатость” (признак № 4) листовых пластинок; они стали более блестящими и тонкими (признак № 8); значительно вытянулась вершина листовой пластинки (признак № 9) и, соответственно, вогнутой стала линия, образующая вершину листовой пластинки (признак № 10), увеличилась длина черешков листовых пластинок (признак № 14).

Интересно проанализировать хронографические изменения морфо-физиологических признаков побегов в варианте скрещивания карельской березы с карельской березой по различным комбинациям родительских деревьев. Например, в варианте скрещивания карельской березы № 212 с № 211 (см. табл. 3) за девять лет изучения произошло наибольшее снижение среднего показателя гибридного индекса (на 11 единиц). В варианте скрещивания внутри карельской березы деревьев № 927 и 212 у гибридов в процессе онтогенеза также отмечено изменение морфо-физиологических признаков в сторону березы пушистой (гибридный индекс в 1987 г. был 51, в 1996 – 46). Морфограммы значений их гибридных индексов по морфо-физиологическим признакам довольно однородны с вариантом скрещивания карельской березы № 927 с № 75. Разница лишь в том, что в варианте карель-

ская береза № 927 × карельская береза № 212 (рис. 10, I) почечные чешуи более липкие из-за большого содержания липидов (признак № 16, оценочный показатель 1). Реснички на них довольно длинные, но менее густые (признак № 15, оценочный показатель 1) по сравнению с таковыми у деревьев варианта карельская береза № 927 × карельская береза № 75 (см. рис. 10, II), у которых они короткие и малочисленные (признак № 15, оценочный показатель 4). Отсюда следует, что гибриды карельской березы № 927 с № 212 по некоторым морфологическим признакам более соответствуют березе пушистой, чем гибриды карельской березы № 927 с № 75, что, вероятно, связано с влиянием генотипа отцовского растения.

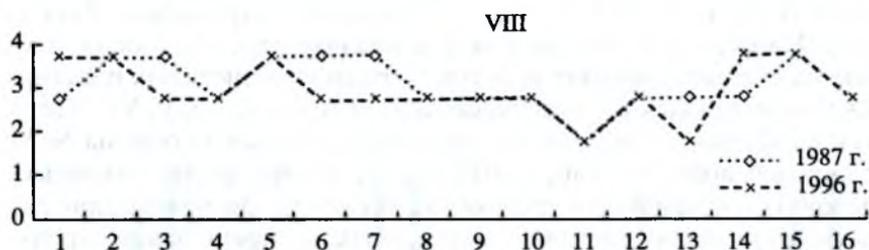
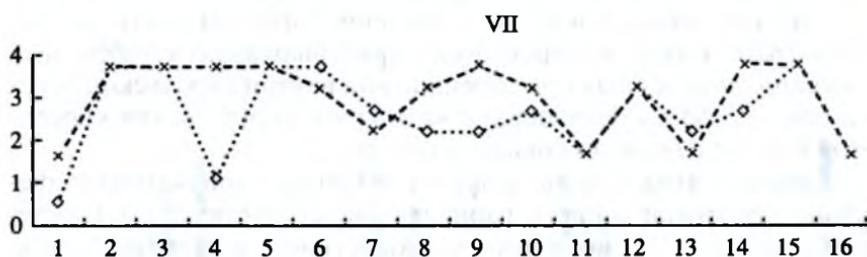
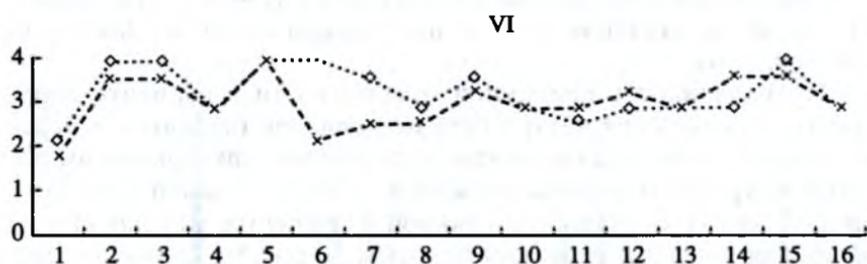
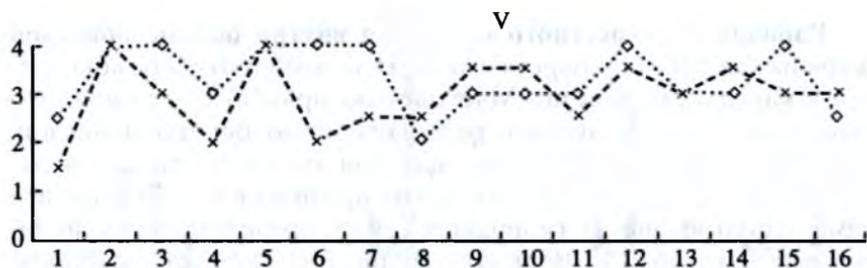
Результаты свидетельствуют, что подбор родительских пар при постановке опытов по контролируемому опылению в значительной степени определяет проявление видовых особенностей в развитии морфо-физиологических признаков в гибридном потомстве. Так, в варианте скрещивания карельской березы № 51 с № 273 (см. рис. 10, III) наблюдается тенденция проявления признаков, свойственных березе пушистой. Такие морфологические признаки, как небольшое опушение листовых пластинок (признак № 6, оценочный показатель в 1986 г. – 4; 1996 – 2), контрастность жилок на нижней стороне листа (признак № 7, оценочный показатель в 1986 г. – 3–4; 1996 – 2), длина центральной жилки листовой пластинки до наиболее широкой ее части по отношению к общей длине (признак № 11, оценочный показатель в 1986 г. – 3; 1996 – 1 или 2), форма листовой пластинки (признак № 12, оценочный показатель в 1986 г. – 4; 1996 – 3) и переходный к двоякоострозубчатому характер зубчатости (признак № 13), присущие растениям этого варианта, в целом характеризуют промежуточный характер проявления признаков березы повислой и березы пушистой.

В то же время в гибридной семье материнского дерева карельской березы № 51 от скрещивания с карельской березой № 950, сибсовые растения (7 деревьев) довольно близки по морфологическим признакам между собой и березой повислой. Судя по комбинированной морфограмме (см. рис. 10, IV), сильного изменения признаков у растений за десять лет развития здесь не наблюдается: средний гибридный индекс в 1987 г. составил 49 единиц, а в 1996 – 51. По отсутствию опушенности на черешках, стеблях молодых побегов и в углах жилок листовых пластинок (признаки № 2, 3, 5) гибриды соответствуют типичной березе повислой (оценочный показатель 4) во все годы исследований. Форма вершины листовой пластинки у них острая и вытянутая, или переходная к ней, у части растений – загнута вбок (признак № 9,



**Рис. 10.** Комбинированные морфограммы возрастных изменений морфо-физиологических признаков побегов гибридных растений карельской березы от скрещивания:

I – № 927 с № 212; II – № 927 с № 75; III – № 51 с № 273; IV – № 51 с № 950; V – № 927 с березой повислой; VI – № 921 с березой повислой; VII – № 51 с березой повислой; VIII – березы повислой с № 920а. По оси ординат – оценочные показатели, по оси абсцисс – морфологические признаки побегов (см. табл. 3).

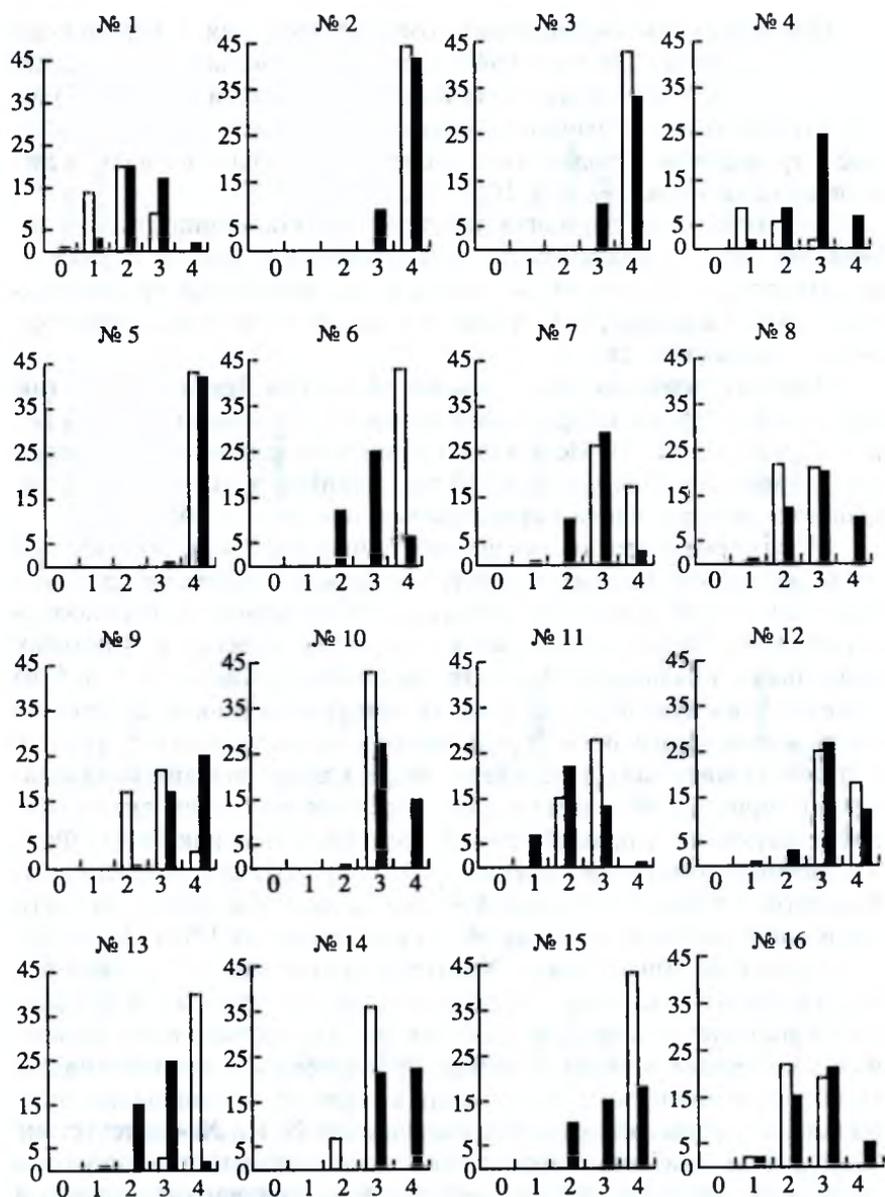


оценочный показатель в 1986 г. – 2, в 1996 – 4). Характер внешней линии, образующей вершину листа, у большинства гибридов карельской березы с карельской березой имеет вогнутое очертание (признак № 10, оценочный показатель в 1986 г. – 3; 1996 г. – 4), как у березы повислой. По наличию бородавок на стеблях молодых побегов и листовых пластинках (признаки № 1, 4; оценочный показатель от 2 до 4) наблюдается повышенная индивидуальная изменчивость растений.

**Вариант перекрестного опыления внутри березы повислой** (карельская береза × береза повислая и, наоборот, береза повислая × карельская береза). Многолетняя практика показала, что карельская береза, являясь разновидностью березы повислой, довольно легко скрещивается с ней. Для изучения возрастной изменчивости морфо-физиологических признаков в этом варианте нами использовано 11 гибридных семей, представленных 46 деревьями (см. табл. 4). Величина гибридного индекса у растений этих вариантов скрещивания находится между 46 и 55, т.е. правее от среднего значения (35) в направлении березы повислой (см. рис. 8, Б).

Направленность временной изменчивости в варианте перекрестного опыления внутри березы повислой (карельская береза × береза повислая) по морфо-физиологическим признакам побегов на уровне отдельных особей и гибридных семей (рис. 11) в общих чертах совпадает с таковой в варианте перекрестного опыления внутри карельской березы (см. рис. 9). Основное различие в наследовании морфо-физиологических признаков побегов обнаружено по показателю наличия бородавчатости на листовых пластинках, которое более ярко выражено у гибридных растений, полученных при скрещивании внутри карельской березы (см. рис. 9) по сравнению с вариантом скрещивания карельской березы с березой повислой (см. рис. 11).

Сравнительный хронографический анализ признаков (по фенотипу) растений данного варианта свидетельствует об изменении некоторых из них в процессе онтогенеза в сторону березы пушистой. У части деревьев в пределах этого варианта (карельская береза № 927 × береза повислая; карельская береза № 921 × береза повислая) с возрастом появилось слабое опушение на стеблях молодых побегов, черешках и листовых пластинках, уменьшилась контрастность жилок (см. рис. 10, V, VI). Тогда как в гибридной семье от скрещивания карельской березы № 51 с березой повислой гибридный индекс морфо-физиологических признаков возрастал в среднем на 6 единиц. За прошедшие девять лет развития растений, полученных от скрещивания карельской березы с березой повислой, обнаружены следующие изменения (см. рис. 10, VII): появилась бородавчатость на молодых побегах (признак № 1, см. табл. 4), которая значительно усилилась на листовых пластинках (признак № 4); листья стали тонкими и блестящими (признак № 8), увеличилась длина их черешков (признак № 14), а вершина листовых пластинок сильно вытянулась (признак № 9). Это свидетельствует о том, что по перечисленным признакам гибридные растения соответствуют типичным растениям березы повислой.



**Рис. 11.** Изменчивость гибридных растений по отдельным морфо-физиологическим признакам побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в варианте скрещивания карельской березы с березой повислой в 1987 г. (□) и в 1996 г. (■)

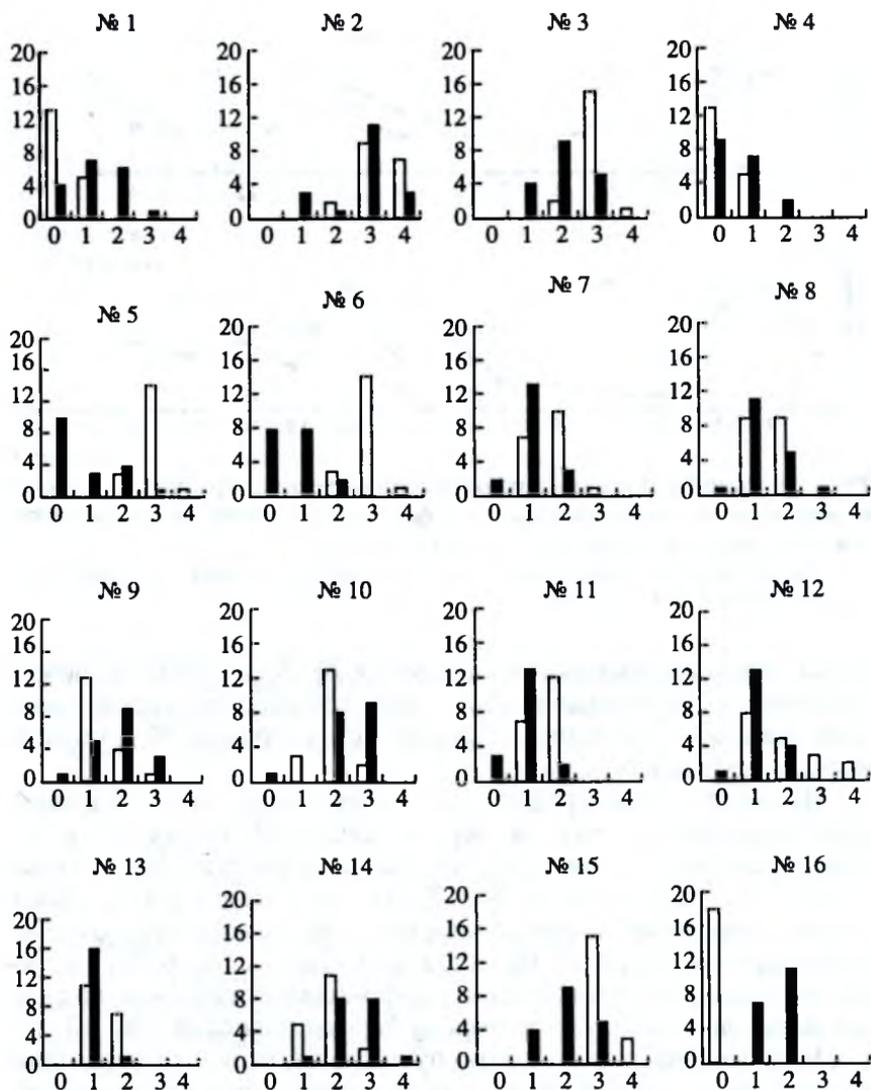
По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

При обратном скрещивании (береза повислая × карельская береза) в период с 1987 по 1996 г. отмечено небольшое (в среднем на 2 единицы) уменьшение величины гибридного индекса (с 53 до 51). Отличительной особенностью этого варианта является наличие выраженной бородавчатости стеблей молодых побегов и листовых пластинок (см. рис. 10, VIII).

В контрольном варианте перекрестного опыления между деревьями березы повислой (береза повислая × береза повислая, форма плакучая) отмечено уменьшение величины гибридного индекса на 1 единицу, хотя в семьях колебания по отдельным признакам выражены сильнее.

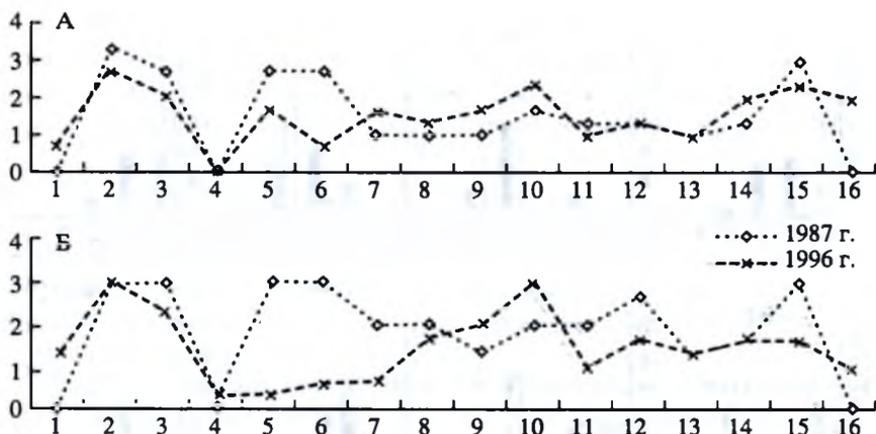
**Вариант перекрестного опыления внутри березы пушистой** представлен тремя гибридными семьями, состоящими из 18 деревьев (см. табл. 4). Величина гибридного индекса у растений этого варианта колеблется от 16 до 38 единиц и в основном укладывается в левой части морфограммы (см. рис. 15, А).

Морфогенетический анализ гибридных растений, полученных от скрещивания березы пушистой с березой пушистой показал (рис. 12), что большинство растений этого варианта отличаются отсутствием “бородавчатости” на молодых побегах и листовых пластинках (признаки № 1, 4). Опушенность (признаки № 2, 3, 5, 6) имеется и на ауксибластах и на листовых пластинках. Контрастность жилок (признак № 7) резко выражена на достаточно грубых и плотных листовых пластинках. Форма вершины листовой пластинки (признак № 9) заостренная, короткая или переходная к острой и вытянутой с прямой линией очертания (признак № 10). Форма листовой пластинки (признак № 12) переходная к округло-ромбовидной, а длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки (признак № 11) составляет от 1/3 до 2/5 по отношению к ее общей длине. Характер зубчатости по краю листовой пластинки в основном неровно-пильчатый (признак № 13), реснички на почечных чешуях (признак № 15) короткие или переходные к коротким, а почки (признак № 16) содержат много липидов. Наиболее стабильными признаками в варианте скрещивания внутри березы пушистой оказались следующие: № 1 и № 4 (отсутствие “бородавчатости” на молодых побегах и листовых пластинках) и № 16 (наличие липидов в почках). По этим признакам оценочный показатель у большинства изученных растений колеблется от 0 до 1 и является типичным для березы пушистой. Признаки № 7–9, 11–13 изменяются незначительно (оценочные показатели от 1 до 2). Промежуточными показателями по значениям (оценочные показатели от 2 до 3) характеризуются признаки № 3 (опушенность черешков листовых пластинок), № 10 (характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки), № 14 (относительная



**Рис. 12.** Изменчивость гибридных растений по отдельным морфо-физиологическим признакам побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в варианте скрещивания березы пушистой с березой пушистой в 1987 г. (□) и в 1996 г. (■)

По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели



**Рис. 13.** Морфограммы морфо-физиологических признаков побегов в потомстве от скрещивания: А – березы пушистой; Б – березы пушистой с березой пушистой, формы плакучая

По оси ординат – оценочные показатели, по оси абсцисс – морфологические признаки побегов (см. табл. 3)

длина черешков листовых пластинок) и № 15 (реснички на почечных чешуях). Несколько необычной в этом варианте скрещивания является слабая опушенность ауксисластов (признак № 2, оценочный показатель в основном 3–4).

Временная хронографическая изменчивость побегов в варианте скрещивания внутри березы пушистой выражена в целом в усилении видовых морфо-физиологических показателей (см. рис. 12) по признакам № 3–7, 11–13 и 15 (см. табл. 3). Некоторое “равновесие” в проявлении признаков с возрастом отмечено по пунктам № 2, 8, 12. По остальным (№ 1, 9, 14, 16, 19) наблюдается смещение показателей морфо-физиологических признаков побегов вправо, т. е. в сторону березы повислой (рис. 13, А).

В гибридной семье березы пушистой в варианте скрещивания березы пушистой, формы темнокорая с березой пушистой, формы плакучая (величина гибридного индекса в среднем снизилась на 7 единиц) отмечено также усиление (см. рис. 13, Б) проявления признаков, свойственных березе пушистой: появилась обильная опушенность на листовых пластинках и в углах жилок: контрастность жилок стала резкой, длина центральной жилки от основания листовой пластинки до наиболее широкой ее части по отношению к общей длине приблизилась к центру (признаки № 5–7, 11). Признак темной коры, присущий материнскому дереву (березе пушистой), также доминирует над плакучей формой кроны, не характерной этому виду.

**Вариант без опыления.** В опытах в пределах варианта карельская береза без опыления в процессе роста и развития растений наблюдается усиление признаков, свойственных березе повислой. Так, в гибридной семье карельской березы № 927 без опыления величина гибридного индекса повысилась с 47 в 1987 г. до 52 – в 1996 г. Изменения затронули в основном форму листовой пластинки (признаки № 4, 9–12, 14) (см. табл. 3).

В потомстве березы пушистой, формы темнокорой (без опыления) получены противоречивые данные. У одних растений (деревья № 403, 409) наблюдается хронографическое снижение величины гибридного индекса и усиление признаков березы пушистой: появляется сильное опушение на ауксибластах (признаки № 2, 3, 5, 6), листовая пластинка становится грубее (признак № 8), усиливается контрастность жилок (признак № 7). У других (деревья № 402, 408) величина гибридного индекса возрастает с 22 (1987 г.) до 31 (1996 г.). На ауксибластах и листовых пластинках появилась бородавчатость (признак № 1, 4), изменилась текстура (признак № 8) и характер зубчатости листовой пластинки по краю (признак № 13). В результате больше стали проявляться признаки, свойственные березе повислой.

**Вариант самоопыление.** Этот тип скрещивания имеет особое значение при анализе наследования признаков карельской березы в потомстве. Изучение растений, полученных в результате самоопыления, важно и для познания особенностей эволюционных процессов рода *Betula* на Севере (Ермаков, 1986). По нашим данным морфо-физиологические признаки у потомства в варианте самоопыление (табл. 6) в основном схожи с рассмотренным выше вариантом без опыления.

С возрастом в варианте самоопыления карельской березы наблюдается усиление видовых признаков березы повислой: появляется ярко выраженная бородавчатость на ауксибластах и листовых пластинках, форма вершины последних становится острой, сильно вытянутой и загнутой вбок. Величина гибридного индекса изменилась в среднем с 49 в 1987 г. до 52 – в 1996 г.

В потомстве березы пушистой варианта самоопыление получены довольно противоречивые данные. У большинства деревьев этого варианта с участием березы пушистой, сеятели и березы пушистой, формы темнокорая в период их развития от 17 до 26 лет (см. табл. 6) усиливаются видовые признаки березы пушистой (величина гибридного индекса снизилась примерно на 5 единиц). И только у деревьев № 306 и № 398 проявились признаки, с одной стороны, соответствующие березе пушистой: опушенность листовых пластинок и черешков, укороченная длина черешков (признаки № 3, 14), а с другой, характерные березе повис-

Таблица 6

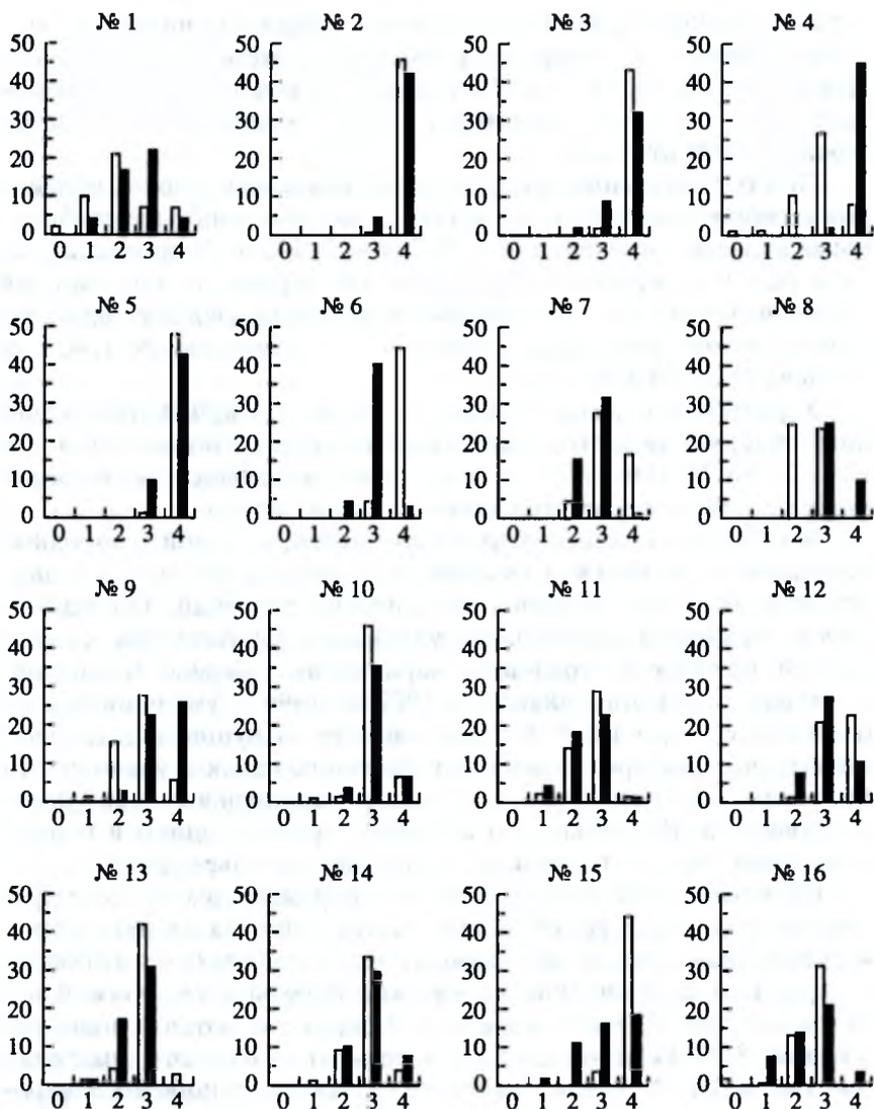
**Показатели величины гибридного индекса в потомстве от самоопыления**

Номер и происхождение гибридных растений	Гибридный индекс (НВ)		Разница в показателях НВ
	1987 г.	1996 г.	
От материнского дерева карельской березы № 51			
78	47	54	+7
81	50	50	0
82	49	52	+3
От материнского дерева березы пушистой, сеятели			
302	28	23	-5
303	22	19	-3
304	19	19	0
305	19	14	-5
306	22	28	+6
От материнского дерева березы пушистой, форма плакучая			
347	18	27	+9
348	19	23	+4
349	16	19	+3
От материнского дерева березы пушистой, форма темнокорая			
396	22	16	-6
398	18	24	+6
399	22	17	-5

лой: слабая бородавчатость на молодых побегах и листовых пластинках, округло-треугольная форма вершины листовой пластинки и вогнутый характер очертания линий ее образующих. Подобная тенденция обнаружена нами в 1996 г. Здесь, вероятно, оказали влияние гены, сцепленные с признаком “плакучая крона”, характерным для березы повислой.

**Вариант свободного (естественного) опыления.** Вариант, полученный в результате свободного (естественного) опыления карельской березы, на экспериментальном участке представлен восемью семьями. 45 полусибсов этого варианта (см. рис. 8, В) имеют величину гибридного индекса в пределах от 46 до 57 и три растения – от 30 до 39. С возрастом у большинства из них – 63% – наблюдается усиление проявления признаков, свойственных березе пушистой, у 29% – березе повислой, у 8% всех растений изменения “гасятся” в пределах гибридной семьи и соответствуют 0.

Сравнительный анализ распределения растений по проявлению морфо-физиологических признаков побегов в потомстве карельской березы от свободного опыления (рис. 14) показал, что наиболее таксономически “чистыми” среди изученных явля-



**Рис. 14.** Хронографическая изменчивость полусибсов карельской березы, полученных от свободного опыления по отдельным морфо-физиологическим признакам побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в 1987 г. (□) и 1996 г. (■)

По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

ются признаки № 2, 3 и 5 (отсутствие опушенности на стеблях молодых побегов, черешках и в углах жилок листовых пластинок). Признаки № 6, 10, 13, 14 и 16 у большинства деревьев этого варианта являются также достаточно выраженными и оцениваются показателями от 3 до 4.

При рассмотрении хронографической изменчивости признаков в гибридном потомстве установлено, что наиболее стабильными являются признаки № 2, 5, 7, 10–12, 14, 16. В процессе роста и развития в потомстве карельской березы, полученной от свободного опыления, оценочные показатели, свойственные березе повислой, несколько возрастают по признакам № 1, 4, 8, 9 и убывают по № 3, 6, 13 и 15.

У растений березы пушистой, формы плакучая (свободное опыление) наблюдается возрастание величины гибридного индекса с 22 до 24. Изменение его величины небольшое, но возможное у растений, имеющих плакучую форму кроны.

В гибридных семьях березы пушистой, каповой (свободное опыление) отмечено выраженное расщепление признаков в зависимости от происхождения материнских растений. Полусибсы березы пушистой, каповой, растущей вблизи д. Каккорово, с возрастом приобрели признаки, характерные березе пушистой: величина гибридного индекса с 1987 по 1996 г. уменьшилась на 6 единиц с 24 до 18. У полусибсов березы пушистой, каповой (контроль), наоборот, значение гибридного индекса увеличилось на 7 единиц с 25 до 32, т.е. признаки изменились в сторону березы повислой. Вероятно, это связано с преобладанием в первой популяции березы пушистой, а в другой – березы повислой.

Сравнительный анализ диаграмм, отражающих хронографическую изменчивость гибридных растений по значениям гибридных индексов и отдельным морфологическим признакам побегов в вариантах скрещивания карельской березы с карельской березой (см. рис. 8, А; 9), карельской березы с березой повислой (см. рис. 8, Б; 11) и карельской березы от свободного опыления (см. рис. 8, В; 14), свидетельствует о развитии у побегов морфофизиологических признаков, характерных для березы повислой, и незначительных их изменениях в онтогенезе.

Почти все гибридные растения этих вариантов имеют оценочный показатель 4 по признакам № 2, 3, 5 (см. рис. 9, 11, 14): у них отсутствуют волоски на молодых побегах, черешках и в углах жилок листовых пластинок. Достаточно стабильными (оценочный показатель от 3 до 4) у этих гибридов является форма листовой пластинки и вогнутый характер очертания линий, образующих ее вершину (признаки № 10, 12). По данным признакам гибриды соответствуют типичным растениям березы повис-

лой. В онтогенезе у растений рассматриваемых вариантов скрещивания проявляется тенденция возрастания значений оценочных показателей по признакам № 8–10 и 14 (текстура и форма листовых пластинок, характер очертания линий, образующих их вершину, длина черешков) и убывания по пунктам № 6 и 7 (появление слабой опушенности листовых пластинок и некоторой контрастности жилок). Исключением является признак наличия бородавчатости на листовых пластинках (№ 4). Согласно нашим данным у всех гибридов этот признак усиливается к 26 годам развития растений. Оценочные показатели возрастают (т.е. усиливается проявление таксономических признаков, характерных березе повислой) в зависимости от варианта скрещивания в следующей последовательности: карельская береза × карельская береза → карельская береза × береза повислая → карельская береза, вариант свободное опыление.

Следовательно, изучение изменчивости морфо-физиологических признаков побегов в гибридном потомстве березы первого поколения с учетом природно-климатических условий их произрастания показало наличие у них фенотипической изменчивости. Тем не менее, гибридные растения, полученные в результате внутривидового скрещивания березы повислой (включая карельскую березу), характеризуются низким уровнем изменчивости по признакам отсутствия опушенности на стебле молодого побега, на черешке, в углах жилок и поверхности листовой пластинки. Достаточно стабильными являются и признаки формы листовой пластинки: она остается острой и вытянутой, хотя в условиях Севера не всегда ее вершина загнута в бок. Характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки, вогнутый или слегка вогнутый с двоякоострозубчатым краем. Эти признаки соответствуют “типичной” березе повислой и могут считаться видовыми, таксономическими. Наиболее “чистыми” признаками березы пушистой в варианте скрещивания внутри березы пушистой является длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки, отсутствие “бородавчатости” на молодых побегах и листовых пластинках, присутствие опушенности на листовых пластинках и, особенно в углах их жилок, а также наличие липидов в почках. Форма листовой пластинки в основном переходная от яйцевидной к округло-ромбовидной с неровно-пильчатым характером зубчатости по краю.

Таким образом, анализ генеративного потомства березы, полученного в результате внутривидового скрещивания, свидетельствует о развитии у побегов морфо-физиологических признаков, в большей степени характерных для березы повислой или березы пушистой и незначительных их изменениях в онтогенезе.

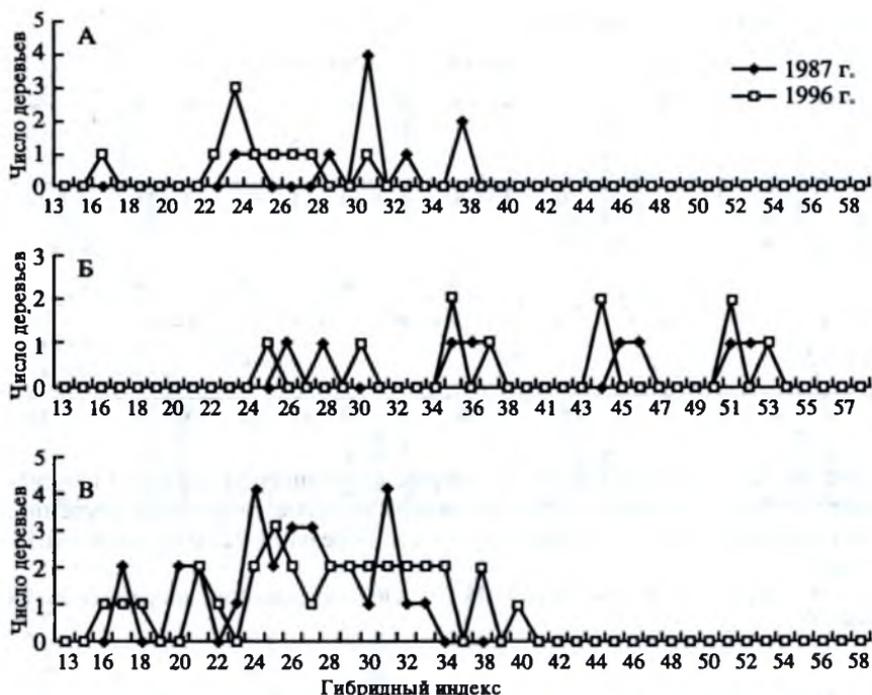
## **2.2. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОБЕГОВ В ГЕНЕРАТИВНОМ ПОТОМСТВЕ БЕРЕЗЫ, ПОЛУЧЕННОМ В РЕЗУЛЬТАТЕ МЕЖВИДОВОГО СКРЕЩИВАНИЯ**

На основании многолетних экспериментальных исследований, выполненных в условиях Карелии, установлена возможность межвидового скрещивания березы повислой с березой пушистой и наоборот березы пушистой с березой повислой, а также карельской березы с березой пушистой и березы пушистой с карельской березой. Рассмотрим полученные результаты более подробно.

**Вариант скрещивания березы повислой (в том числе карельской березы) с березой пушистой.** Изучение возрастных изменений морфо-физиологических признаков побегов в варианте скрещивания карельской березы с березой пушистой проводилось на одних и тех же 10 деревьях из 4 гибридных семей в возрасте 17 и 26 лет (см. табл. 5). Потомство, полученное при скрещивании карельской березы с березой пушистой, отличается значительным разбросом по шкале гибридных индексов: от 26 до 54 (рис. 15, Б). Более половины изученных гибридов находится вправо от среднего значения (35) в направлении проявления признаков, характерных для березы повислой.

Исследование возрастной изменчивости у растений этого варианта показало уже в 1987 г. наличие опушенности на черешках, стеблях и листовых пластинках. В онтогенезе в сравнении с другими вариантами скрещивания, на побегах не только резко уменьшилось число бородавок на стеблях и листьях, но и появилась опушенность на них, а также в углах жилок. У значительной части растений листья имеют короткую заостренную вершину с прямыми или слабо выпуклыми линиями, подобными таковым у березы пушистой. По краю почечных чешуй гибридные растения развивают более густые и длинные реснички, на поверхности чешуй восковой налет выражен не так сильно, как у типичных растений березы повислой.

К 1996 г. у 33 % деревьев этого варианта величина гибридного индекса увеличилась, но незначительно, на 1–2 единицы. У отдельных растений (деревья № 383 и 384) она выросла с 27 до 35, т.е. на 8 единиц (карельская береза № 273 × береза пушистая). У 50% растений в варианте скрещивания карельской березы с березой пушистой значения гибридных индексов под влиянием отцовских деревьев снизились на 5–12 единиц в сторону березы пушистой. У 17% гибридов величина индекса осталась прежней. Противоположные изменения произошли в варианте скрещива-

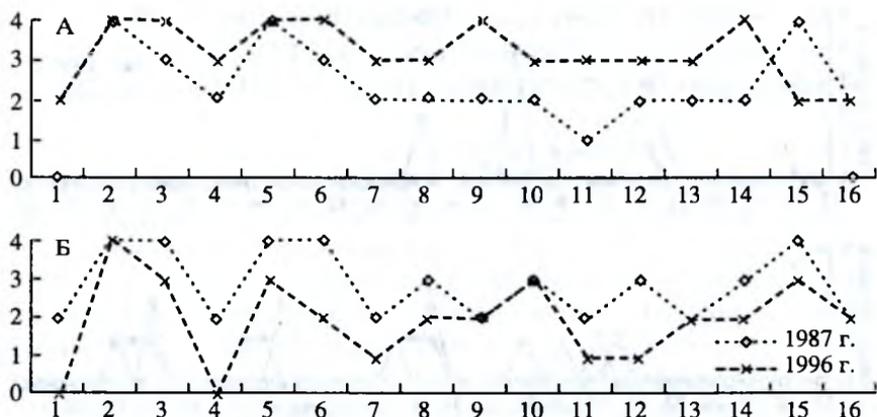


**Рис. 15.** Распределение гибридов от скрещивания березы пушистой с березой пушистой (А); карельской березы с березой пушистой (Б) и березы пушистой с карельской березой (В) по значениям их гибридных индексов (НВ)

ния карельской березы № 927 с березой пушистой. Здесь, у дерева № 203 (рис. 16, А) величина гибридного индекса увеличилась с 39 до 51 (на 12 единиц), а у дерева № 201 (рис. 16, Б) и № 153, наоборот, уменьшилась с 46 до 31 (на 15 единиц) и с 53 до 44 (на 9 единиц), соответственно. Изменение значений произошло по 11 показателям в сторону увеличения у дерева № 203 и уменьшения у деревьев № 153 и 201 соответственно на 7 и 11 пунктов из 16. В обоих случаях инвариантными являются: отсутствие опущения на ауксибластах (признак № 2, оценочный показатель 4) и высокое содержание липидов в почках (признак № 16, оценочный показатель 2).

В варианте скрещивания карельской березы № 927 с березой пушистой наблюдается изменение (уменьшение величины гибридного индекса на 5 единиц) морфо-физиологических признаков под влиянием отцовских деревьев в сторону березы пушистой.

В целом растения этого варианта (рис. 17) характеризуются наличием “бородавчатости” на стеблях ауксибластов (признак

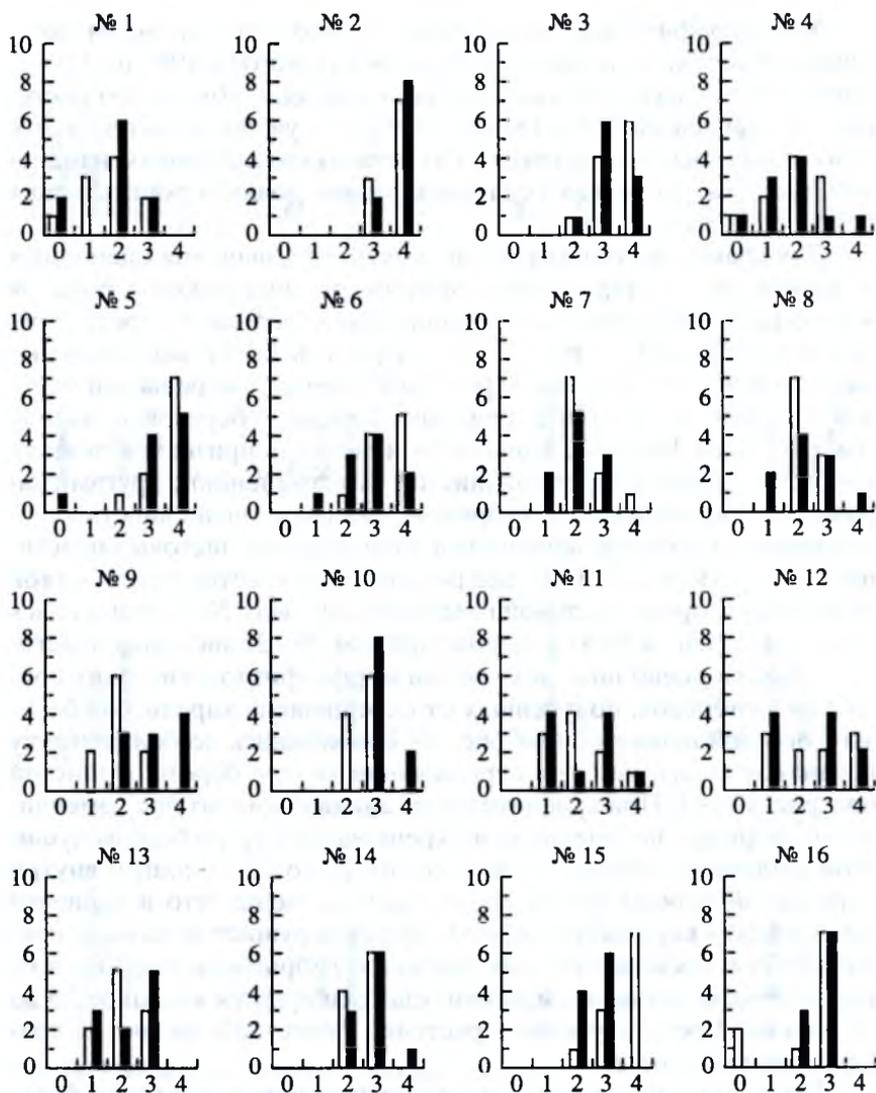


**Рис. 16.** Комбинированные морфограммы хронографического изменения морфо-физиологических признаков побегов гибридных растений, полученных от скрещивания карельской березы № 927 с березой пушистой

А – дерево № 203; Б – дерево № 201. Обозначение осей координат см. на рис. 10

№ 1) и листовых пластинках (признак № 4). Опушенность отсутствует или имеется очень слабая на стеблях молодых побегов (признак № 2), черешках и в углах жилок листовых пластинок (признаки № 3, 5), тогда как на поверхности листовых пластинок она выражена несколько сильнее (признак № 6). Контрастность жилок (признак № 7) в основном переходная от резкой к неясно выраженной. Текстура листовой пластинки (признак № 8) у большинства деревьев переходная к блестящей и тонкой. Форма вершины листовой пластинки (признак № 9) переходная, но имеет тенденцию к острой и вытянутой со слегка вогнутой линией ее очертания (признак № 10). Относительная длина черешков листовой пластинки (признак № 14) переходная к длинной или длинная. Реснички на почечных чешуях (признак № 15) в основном короткие, почки содержат липиды (признак № 16). Значительные колебания наблюдаются по признакам: № 11–13.

Следовательно, изменчивость морфо-физиологических показателей у побегов гибридных растений в варианте скрещивания карельской березы с березой пушистой по ряду признаков (№ 2, 3, 5) небольшая и соответствует материнскому растению. По содержанию липидов (признак № 16) очевидно влияние отцовских растений. По характеру проявления ряда признаков (№ 4, 7, 8, 11–13) гибридные растения отражают промежуточное положение значений оценочных показателей (от 1 до 3).



**Рис. 17.** Изменчивость гибридных растений по отдельным морфо-физиологическим признакам у побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в варианте скрещивания карельской березы с березой пушистой в 1987 г. (□) и 1996 г. (■)

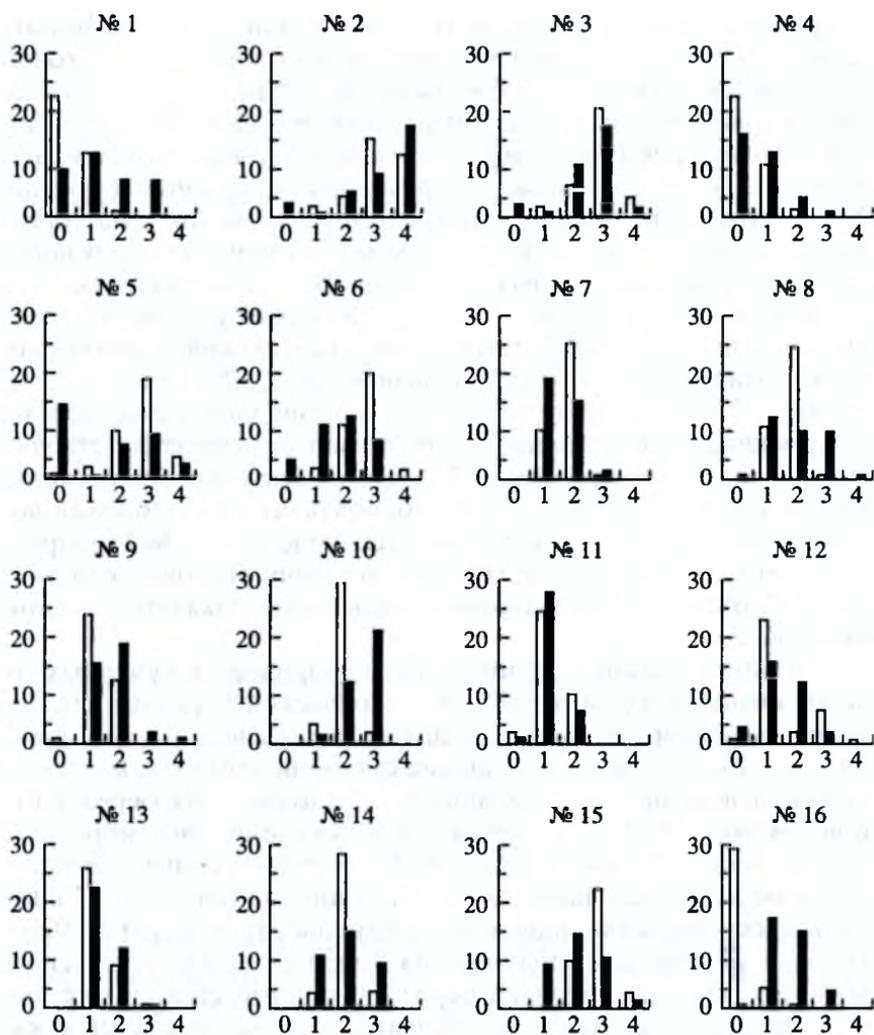
Обозначение признаков см. в табл. 3. По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

Хронографический анализ показал, что в потомстве от скрещивания карельской березы с березой пушистой с 1987 по 1996 г. оценочные показатели снижаются (в сторону отцовского растения) по признакам № 6 и 15, а по № 9 и 10 – увеличиваются (в сторону материнского растения). По остальным признакам изменения имеются, но четких тенденций доминирования родительских деревьев не выявлено.

Для сравнения следует подчеркнуть, что значения оценочных показателей морфо-физиологических признаков побегов у потомков, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой (см. рис. 15, Б) оказались более вариабельными, чем при скрещивании карельской березы с карельской березой (см. рис. 8, А) или карельской березы с березой повислой (см. рис. 8, Б). Большое влияние на изменение признаков оказали отцовские деревья березы пушистой. По сравнению с другими вариантами скрещивания у гибридов усилилась опушенность стеблей молодых побегов, черешков и в углах жилок листовых пластинок (признаки № 2, 3, 5). Более резкой стала контрастность жилок на нижней стороне листовой пластинки (признак № 7), изменилась текстура (признак № 8) и форма (признак № 12) листовых пластинок. Однако оценочные показатели морфо-физиологических признаков у гибридов, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой (см. рис. 15, Б) оказались по большинству признаков выше, чем при скрещивании внутри березы пушистой (см. рис. 15, А). При сравнительном анализе амплитуды изменчивости гибридов, полученных от скрещивания внутри березы пушистой (величина гибридного индекса от 20 до 32 единиц) и внутри карельской березы (от 44 до 55 единиц), видно, что в варианте скрещивания карельской березы с березой пушистой по мере приближения к промежуточному значению гибридного индекса, возрастает число растений, и амплитуда расширяется влево: от 26 до 54 единиц. Среди изученных растений более 30% являются подлинными гибридами.

Таким образом, в результате скрещивания карельской березы (или березы повислой) с березой пушистой образуются гибриды, которые проявляют достаточно высокую изменчивость по морфо-физиологическим признакам, характерным для родительских видов.

**Вариант скрещивания березы пушистой с карельской березой (в том числе березой повислой).** Иные закономерности обнаружены при обратных скрещиваниях, когда в качестве материнских использовались деревья березы пушистой (рис. 18, 15, В). У гибридных растений этого варианта “бородавчатость” стеблей и листовых пластинок (признаки № 1, 2) или отсутствует или вы-



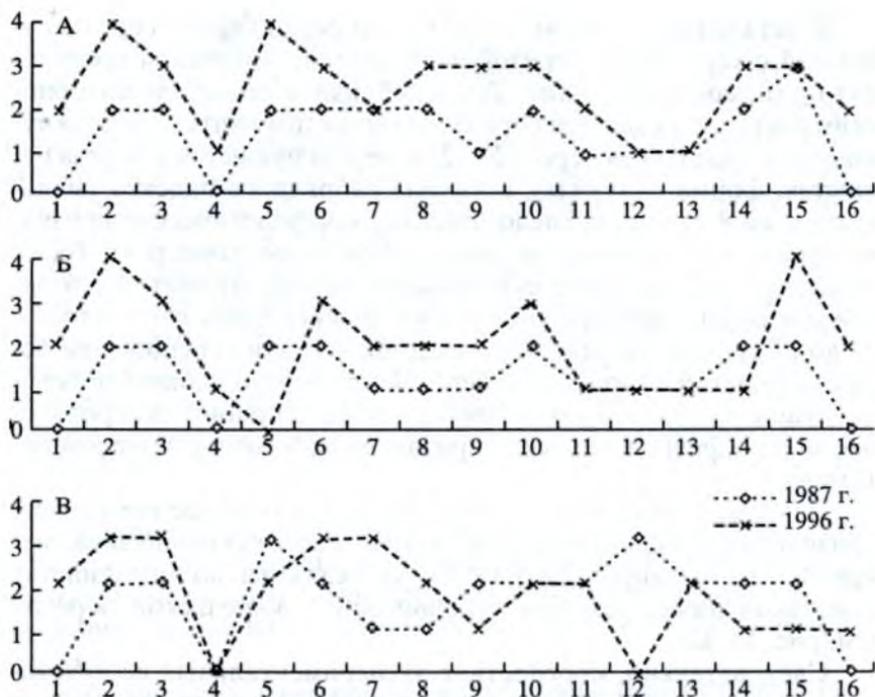
**Рис. 18.** Изменчивость гибридных растений по отдельным морфо-физиологическим признакам побегов (обозначение признаков см. в табл. 3) в варианте скрещивания березы пушистой с карельской березой в 1987 г. (□) и 1996 г. (■)

Обозначение признаков см. в табл. 3. По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

ражена очень слабо. Контрастность жилок (признак № 7) на нижней стороне довольно грубых и плотных (признак № 8) листовых пластинок резкая или переходная к неясновыраженной. Форма верхушки листовой пластинки (признак № 9) заостренная, короткая или переходная к острой и вытянутой. Характер

очертания линий (признак № 10) прямой или слегка вогнутый. Длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки (признак № 11) составляет до  $\frac{2}{5}$  по отношению к ее общей длине. Форма листовой пластинки (признак № 12) округло-ромбовидная или переходная к ней с неровно-пильчатым краем (признак № 13), черешок – переходный к длинным (признак № 14). Опушение больше выражено в углах жилок и на листовых пластинках (признаки № 5, 6), чем на стеблях молодых побегов или черешках листовых пластинок. Большинство изученных признаков (№ 1, 4, 7–9, 11–13, 16) у гибридных растений в варианте скрещивания березы пушистой с карельской березой оценены показателями от 0 до 2. Признаки № 3, 10 и 15 имеют значения от 2 до 3. Влияние отцовских растений карельской березы обнаруживало себя только в отсутствии опушения на стеблях молодых побегов (признак № 2). Спустя девять лет оно несколько усилилось по признакам: № 1 (бородавчатость стеблей молодых побегов), № 8 (текстура листовых пластинок), № 10 (характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки), по которым у ряда деревьев оценочный показатель увеличился до 3.

Величина гибридных индексов у гибридов, полученных от скрещивания березы пушистой с карельской березой (или березой повислой), находится в интервале значений от 16 до 41 (см. рис. 15, В). В этом отношении они немногим отличаются от гибридов варианта скрещивания березы пушистой с березой пушистой (рис. 15, А), у которых амплитуда величины гибридных индексов колеблется от 16 до 38. В гибридной семье, где материнским растением является береза пушистая (см. табл. 5), в варианте скрещивания, например, с карельской березой № 920а, гибридный индекс уменьшился на 8 единиц и, соответственно, морфологические признаки березы пушистой стали более выраженными. В варианте скрещивания березы пушистой с карельской березой № 950 гибридный индекс изменился на 7 единиц в сторону березы повислой (в среднем с 26 до 33). В этом случае проявились промежуточные морфологические признаки. На комбинированной морфограмме (рис. 19) отчетливо видно расщепление этих признаков. Только по трем морфологическим признакам (бородавчатость на стеблях молодых побегов, на листовых пластинках и их черешках) показатели у деревьев № 290, № 293 и № 294 этого варианта сходятся: опушенность на стеблях молодых побегов у деревьев № 290 и № 293 отсутствует (см. рис. 19, А, Б), а у дерева № 294 (см. рис. 19, В) их очень мало; бородавок на листовых пластинках у деревьев № 290 и № 293 очень мало, а у дерева № 294 они вообще отсутствуют.



**Рис. 19.** Морфограммы изменения морфо-физиологических признаков побегов у гибридных растений, полученных от скрещивания березы пушистой с карельской березой № 950

А – дерево № 293; Б – дерево № 290; В – дерево № 294. Обозначение признаков см. в табл. 3. По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

По наличию опушенности в углах жилок листовых пластинок морфологические показатели расходятся следующим образом: у дерева № 290 они отсутствуют (это соответствует березе повислой), у № 293 – их мало, а у дерева № 294 – очень много, до образования густых пучков (соответствует березе пушистой). Заметны также различия по форме вершины листовой пластинки: у дерева № 290 – она острая и вытянутая, характерная березе повислой, у № 294 – переходная к острой и вытянутой, у № 293 – заостренная короткая. Значительные изменения наблюдаются и по наличию ресничек на почечных чешуях: у дерева № 290 они короткие, малочисленные; у № 293 – короткие, а у № 294 – длинные и менее густые. Следовательно, дерево № 294 по своим морфо-физиологическим признакам более соответствует березе пушистой, а № 290 и № 293 проявляют промежуточные признаки между березой пушистой и березой повислой.

В остальных гибридных семьях при скрещивании березы пушистой с карельской березой наследование признаков происходит по материнской линии. Так, в гибридной семье, где материнским растением является береза пушистая (варианты – береза пушистая × карельская береза № 920а, береза пушистая × береза пушистая, форма плакучая), величина гибридного индекса уменьшилась на 8 единиц и, следовательно, морфологические признаки березы пушистой стали проявляться более отчетливо. То же наблюдается в варианте скрещивания березы пушистой с березой повислой: значение гибридного индекса здесь изменилось с 37 до 28 единиц. Вполне закономерно, что при скрещивании березы пушистой с карельской березой или березой повислой береза пушистая оказывает доминирующее влияние на проявление морфо-физиологических признаков побегов в гибридном потомстве.

Для сравнения следует отметить, что оценочные показатели признаков гибридных деревьев, полученных от скрещивания внутри березы пушистой (см. рис. 15, А), оказались по большинству признаков ниже, чем при скрещивании с карельской березой (см. рис. 15, Б).

Следовательно, многолетние экспериментальные исследования показали возможность скрещивания березы повислой (или карельской березы) с березой пушистой и наоборот. Потомство, полученное в результате скрещивания березы повислой (или карельской березы) с березой пушистой, отличается значительным разбросом по шкале гибридных индексов: от 26 до 54. Однако более чем у половины из них хорошо выражены признаки, характерные березе повислой. Следует заметить, что оценочные показатели морфо-физиологических признаков побегов у потомков, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой, оказались более переменными, чем при скрещивании карельской березы с карельской березой или карельской березы с березой повислой. Большое влияние на изменение признаков оказали отцовские деревья березы пушистой: у гибридов усилилась опушенность стеблей молодых побегов, черешков и в углах жилок листовых пластинок. Более резкой стала контрастность жилок на нижней стороне листовой пластинки, изменилась текстура и форма листовых пластинок. Однако оценочные показатели морфо-физиологических признаков у гибридов, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой, по большинству признаков выше, чем при скрещивании внутри березы пушистой.

Иные закономерности обнаружены нами, когда в качестве материнских использовались деревья березы пушистой. Величи-

на гибридных индексов у гибридов, полученных от их скрещивания с карельской березой (или березой повислой), находится в интервале от 16 до 41 и в основном наследуют признаки материнских растений – березы пушистой. В этом отношении они немногим отличаются от гибридов, полученных от скрещивания березы пушистой с березой пушистой, у которых доминируют признаки березы пушистой, а амплитуда значений их гибридных индексов колеблется от 16 до 38.

Таким образом, экспериментальное осуществление возможных в природе вариантов внутри- и межвидового скрещивания березы показало, что на территории Карелии наблюдается гибридизация ее основных видов. На основании изучения морфофизиологических признаков побегов у гибридного потомства первого поколения установлено, что здесь произрастают *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh., а также их гибриды (около 30%). Отклонения отдельных признаков от среднего значения (35) гибридного индекса неодинаковы. При скрещивании березы повислой и березы пушистой ряд признаков из исследованных не меняются, остаются достаточно константными и по значениям в основном соответствуют видовым (таксономическим).

Сравнительное изучение 17- и 26-летнего генеративного потомства выявило заметное варьирование морфофизиологических признаков побегов березы по отдельным вариантам скрещивания. Определение величины гибридного индекса и построение морфограмм наглядно отражает изменение морфофизиологических признаков побегов в онтогенезе. В ходе изучения изменчивости sibсовых потомков по величине гибридного индекса установлено, что в процессе роста и развития гибридов первого поколения могут проявляться ранее незаметные морфофизиологические признаки, что свидетельствует об их возрастной изменчивости. В результате исследований установлен факт повышенного содержания липидов в почках берез Севера. Этот признак оказался достаточно стабильным и в этом направлении были проведены специальные исследования, которые рассматриваются ниже. Изучение физиолого-биохимических особенностей видов может способствовать более глубокому пониманию механизмов адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды, поскольку изменчивость организмов, как в эволюционном становлении вида, так и в онтогенезе, осуществляется на структурно-функциональной основе.

### 2.3. ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГОВ В ВЕГЕТАТИВНОМ ПОТОМСТВЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

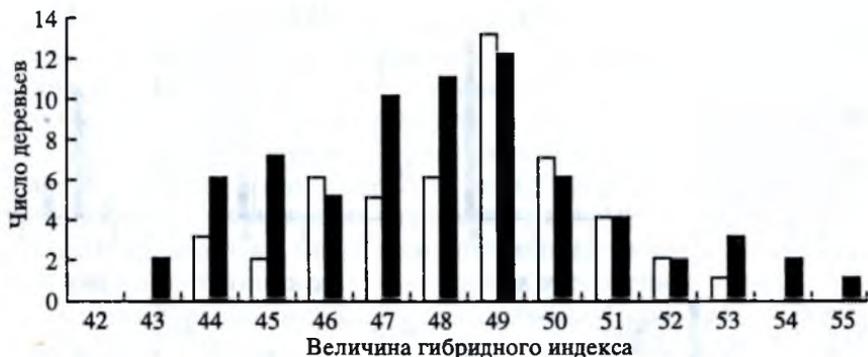
Многие специалисты считают карельскую березу *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkcln) разновидностью березы повислой *Betula pendula* Roth (Соколов, 1950; Ruden, 1954; Ермаков и др., 1990; Евдокимов, 1989; Ветчинникова, 1999). В то же время имеются указания (Hintikka, 1922; Пономарев, 1933; Sarvas, 1966; Любавская, 1966), о сходстве ее с березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. В естественных условиях карельская береза произрастает обычно совместно с березой повислой и березой пушистой, составляя одну микропопуляцию (Ермаков, 1986).

Целью данных исследований явилось изучение наследования морфо-физиологических признаков побегов в вегетативном потомстве карельской березы разного происхождения.

Исследование изменчивости морфо-физиологических признаков побегов проводилось методом гибридных индексов (Natho, 1959; Ермаков, 1975а, 1986) на привитых растениях (120 шт.), которые относятся к 18 клонам, из которых 11 получены от маточников, растущих близ д. Каккорово (61°20' с.ш., 35°15' в.д.), в Шелтозерском лесничестве Прионежского района, и 7 – из Спасской Губы (62°15' с.ш., 33°45' в.д.) Кондопожского района.

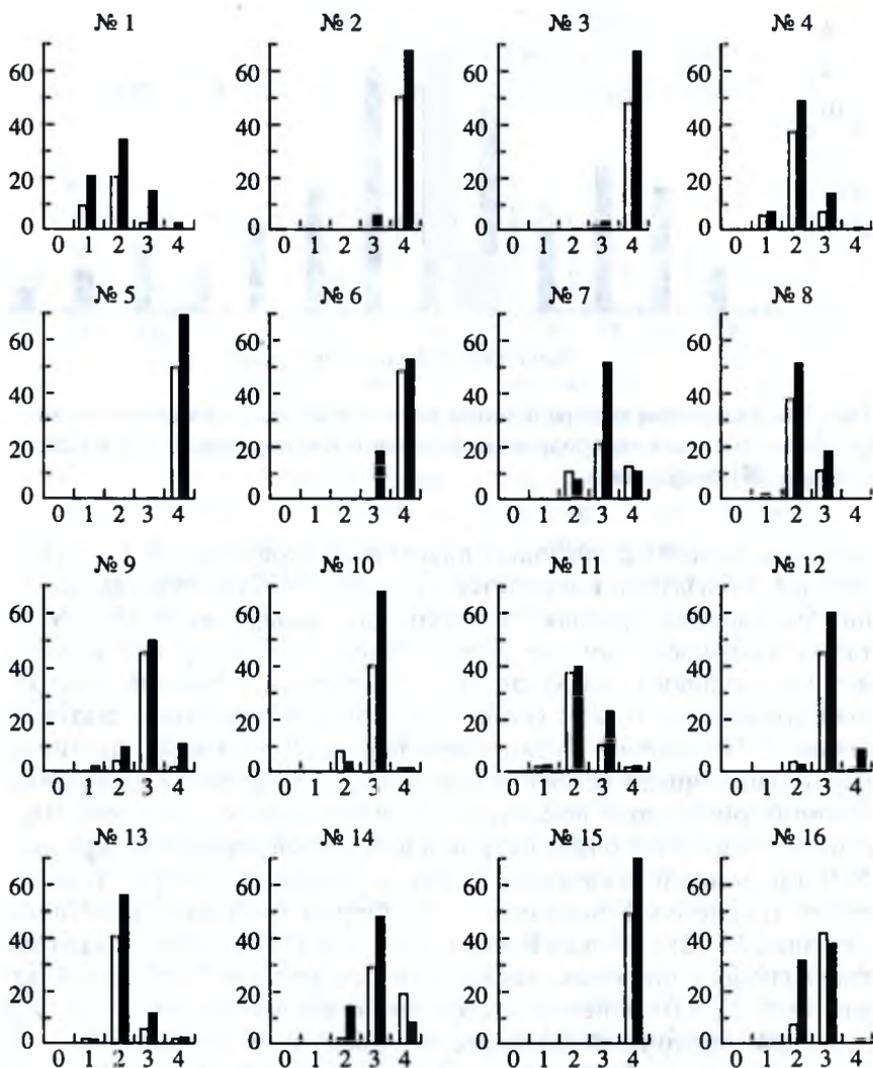
Гибридологический анализ 22-летнего вегетативного потомства карельской березы показал, что величина гибридных индексов (рис. 20) изученных клонов варьирует в пределах от 43 до 56. Карельская береза по большинству морфо-физиологических признаков у побегов соответствует березе повислой. Об этом, в частности, свидетельствует отсутствие опушенности в углах жилок листовых пластинок, на стеблях и черешках (признаки № 5, 2, 3), а также наличие только коротких и малочисленных ресничек по краю почечных чешуй (признак № 15) (рис. 21). По этим признакам у всех растений оказался высший оценочный показатель (4), соответствующий типичной форме березы повислой.

По остальным признакам отмечена лишь небольшая индивидуальная изменчивость растений. Так, опушенность на листовых пластинках (признак № 6) отсутствует у 95 растений из 120, а если имеется, то очень слабая (оценочный показатель 3). Характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки (признак № 10), у большинства деревьев (110 шт.) слегка вогнутый (оценочный показатель 3), у остальных – прямой и лишь у одного дерева – вогнутый. Несколько большая изменчивость наблюдается по признакам наличия бородавчатости на стеблях



**Рис. 20.** Диаграмма распределения клонов карельской березы по морфо-физиологическим признакам побегов в Каккоровской (□) и Спасогубской (■) популяциях

молодых побегов и листовых пластинках (признаки № 1, 4): оценочный показатель колеблется от 1 до 3. У большинства растений показатели признака текстуры листовых пластинок (№ 8) также занимают промежуточное положение: от грубой и плотной (оценочный показатель 1) до блестящей и тонкой (оценочный показатель 3), у 91 особи – оценочный показатель соответствует 2. По степени вытянутости вершины листовой пластинки наибольшее число особей характеризуется острой и вытянутой формой (оценочный показатель 3); у остальных – листовая пластинка отличается очень острой и вытянутой вершиной (признак № 9, оценочный показатель 4) или переходной к острой и вытянутой (оценочный показатель 2). Форма листовых пластинок (признак № 12) у большей части растений (103 особи) – округло-треугольная с ширококлиновидным основанием (оценочный показатель 3). Отклонения в сторону незначительные: лишь у 5 растений оценочный показатель равен 4, у оставшихся – 2. По характеру зубчатости края листовых пластинок (признак № 13) преобладают особи, имеющие форму, переходную к двоякоострозубчатой: у 98 растений оценочный показатель – 2; у 19 – оценочный показатель 3 и лишь у трех особей характер листовой пластинки ярко выраженный двоякоострозубчатый (оценочный показатель 4). Длина черешков относительно к длине центральной жилки листовых пластинок (признак № 14) варьирует в следующих пределах: наибольшее число растений (73) имеет длинные черешки (оценочный показатель 3), у 28 – очень длинные (оценочный показатель соответствует 4), у остальных переходные (оценочный показатель 2). Восковой налет на почках у большинства деревьев (80 особей) довольно плотный (оценочный по-



**Рис. 21.** Сравнительная характеристика Каккоровской (□) и Спасогубской (■) популяций карельской березы по морфо-физиологическим признакам побегов

Обозначение признаков см. в табл. 3. По оси ординат – число деревьев, по оси абсцисс – оценочные показатели

казатель 3), у 60 – тонкий восковой слой и много липидов в почках (оценочный показатель 2).

Гибридологический анализ вегетативного потомства карельской березы показал, что клоны сохраняют признаки маточных растений. Между клонами резкого различия в показателях по

морфо-физиологическим признакам не установлено. На комбинированной диаграмме (см. рис. 20), отражающей распределение растений карельской березы разного происхождения по значению их гибридных индексов, видно, что основное число деревьев Каккоровской био группы – более южной – имеют значения гибридного индекса в пределах от 47 до 52, тогда как основная масса деревьев Спасогубской популяции – более северной – характеризуется несколько меньшими значениями гибридного индекса (от 43 до 50). Установленные различия достоверны.

Следовательно, морфо-физиологические признаки побегов, характерные для березы повислой, у карельской березы более отчетливо проявляются у клонов, произрастающих в более южных районах, в то время как с продвижением на север наблюдается тенденция усиления проявления признаков побегов, свойственных березе пушистой, которая в процессе эволюции выработала достаточно надежные способы защиты генеративных и вегетативных органов от заморозков, иссушения и т.д. в виде опушенности на побегах, листовых пластинках, почечных чешуях, накопления липидов в почках и т.п. В среднем величина гибридного индекса у изученных клонов соответствует 49, что также свидетельствует о близости карельской березы с березой повислой, у которой в оптимальных условиях произрастания величина гибридного индекса должна соответствовать 64. При этом различия морфо-физиологических признаков у побегов, свойственные “маточникам” карельской березы разного происхождения, сохранились в клоновом потомстве.

Таким образом, гибридологический анализ 22-летнего вегетативного потомства карельской березы показал, что величина гибридного индекса изученных клонов варьирует в пределах от 43 до 56 и по большинству морфо-физиологических признаков у побегов соответствует березе повислой. В то же время установлено, что с продвижением на север у карельской березы некоторые морфо-физиологические признаки побегов проявляют сходство с березой пушистой.

## **2.4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У БЕРЕЗ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ**

Изучение закономерностей изменчивости березы по морфо-физиологическим признакам побегов мы проводили в основном на сибсовом потомстве березы повислой и березы пушистой. В экспериментах кроме них участвовала также и карельская бе-

реза, которая отличается наличием хорошо заметных утолщений на поверхности ствола и узорчатой текстурой древесины. Использование гибридного потомства, полученного в результате контролируемого скрещивания, способствовало изучению характера и амплитуды изменчивости признаков в зависимости от варианта скрещивания, возможных в природе.

Обычно для выявления наличия и степени проявления интрогрессивной гибридизации общепринято применять следующий методы: для популяций – картинные диаграммы рассеяния и гистограммы распределения, для особей – гибридные индексы (Данченко, 1990). Мы использовали метод гибридных индексов, поскольку изучали сибсовое потомство. Этот метод достаточно подробно описан в работах (Natho, 1959, 1964), в дальнейшем он неоднократно применялся при изучении березы, например, в Карелии, В.И. Ермаковым (1986), в Казахстане – А.М. Данченко (1990).

К настоящему времени опубликовано довольно много работ, обсуждающих возможность естественной гибридизации различных видов березы в различных частях ее ареалов как у нас в стране, так и за рубежом. На территории центральной Европы описаны гибриды *Betula pendula* и *Betula pubescens* (Winkler, 1904; Natho, 1959). П.А. Петров (1964) обнаружил такие гибриды на южной границе распространения березы в Казахстане, а А.К. Махнев (1965) на территории Припышминских боров Зауралья. На основании статистического анализа признаков берез в Шотландии исследователи также пришли к выводу, что в популяциях, где рядом произрастают деревья березы повислой и березы пушистой, эти виды могут скрещиваться между собой (Brown, Tuley, 1971). Однако данные о численности получаемых гибридов весьма противоречивы.

Нами показано, что естественная гибридизация различных видов березы возможна только при совместном их произрастании и одновременном цветении. Численность полученных гибридов в значительной мере зависит от погодных условий во время опыления и позднее, в период прорастания пыльцевой трубки, от степени развития женских цветков, времени сбора пыльцы, а также от других факторов, по всей вероятности, еще неизученных, но определяющих эффективность скрещивания в одном году и отсутствие таковой в другом.

В связи с вышесказанным в Институте леса КарНЦ РАН были выполнены исследования по изучению изменчивости таксономических признаков у берез не только в искусственно созданных, но и в природных популяциях (Ермаков, 1986; Ветчинникова, Бумагина, 2002). Уникальными объектами в этом отношении яви-

лись островные популяции березы Белого моря. Здесь растения березы по своим морфологическим признакам сходны с популяциями Крайнего Севера и горных районов, но в отличие от них сосредоточены на небольших по площади территориях. Кроме того, они произрастают в одном лесорастительном районе, но проявляют ярко выраженную зональность. В процессе эволюции у них произошла также и дифференциация по форме роста.

Наглядным примером модификационной изменчивости служит микропопуляция березы, произрастающая на острове Большой Жужмуй (Ермаков, 1986). В северной части острова, несмотря на то, что он расположен на широте г. Беломорска (т.е. южнее Полярного круга) получила распространение тундровая растительность. При удалении на 20–30 м от прибойной полосы тундра сменяется березой стелющейся формы роста, поднимающейся на 0,5–0,6 м над поверхностью почвы, которая без конкуренции с другой растительностью распространяется в глубь острова примерно на 150–200 м. Эти растения можно отнести к стланикам, так как их стволы стелются по земле, образуя придаточные корни и порослевые побеги. Стланики постепенно сменяются типичными стланцами – деревьями, стелящимися нижней частью по земле, но уже имеющими крону, которая приподнимается над поверхностью на 2–3 м. Поэтому стланцы обычно сильно извилистые. Почти от каждого из них в одном или нескольких местах отходят, как у стлаников, придаточные корни и порослевые побеги.

По мере продвижения в глубь острова Большой Жужмуй типичные стланцы уступают место деревьям, которые имеют вид наклонившихся к земле растений. За ними ближе к центру острова идут деревья березы прямостоячей формы роста. Они достигают крупных размеров, но их стволы сильно извилисты. Таких деревьев березы на острове много. Они входят в состав сосновых древостоев в качестве примеси или образуют чистые березняки.

У типичных форм основных видов березы на материковой части Восточной Фенноскандии стволы обычно прямые. Однако в худших экологических условиях даже в центральных районах страны у березы пушистой могут формироваться в большей или меньшей степени искривленные стволы.

Следовательно, на небольшой площади острова (около 3 км<sup>2</sup>) произрастает микропопуляция березы пушистой, представленная рядом экотипов (Ермаков, 1986). Она изолирована от ближайших материковых и островных популяций на десятки километров морским пространством, поэтому обмен генами происходит только внутри этой островной популяции березы. Несмотря на имеющиеся большие различия между экотипами, они являются гене-

тически родственными и сходными по многим морфо-физиологическим признакам побегов.

В связи с этим нами было проведено сравнительное изучение проявления таксономических признаков побегов у берез, произрастающих на островах Белого моря (Асафий, Большой Заяцкий, Немецкие Кузова, Большой Соловецкий, Большой Жужмуй и Кондостров), а также материковой части Карело-Мурманского региона (вблизи п. Надвоицы, Пегремы и г. Петрозаводск).

Для изучения проявления таксономических признаков видов в неоднородных популяциях мы использовали метод гибридных индексов и методы многомерной статистики, которые могли обладать достаточной эффективностью и не зависели от субъективных причин.

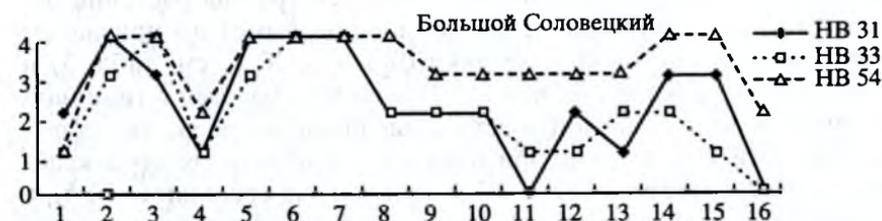
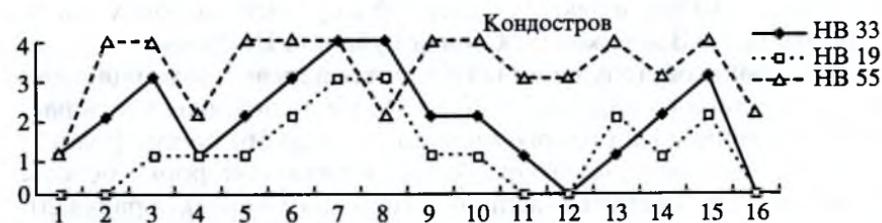
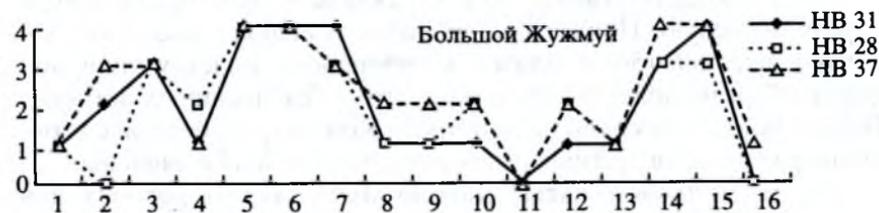
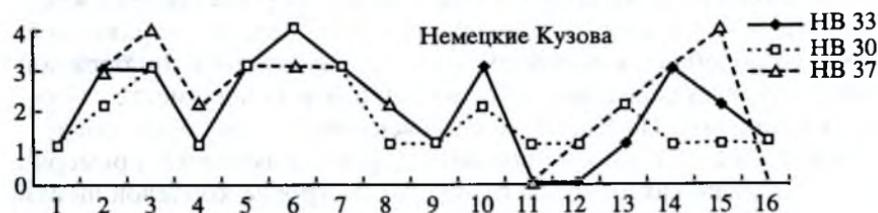
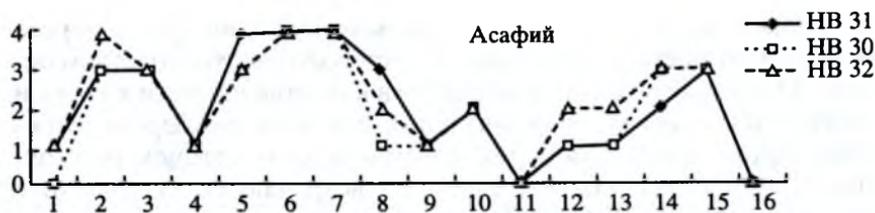
Изучение изменчивости берез, произрастающих на островах Асафий, Большой Заяцкий, Немецкие Кузова, Большой Жужмуй по морфо-физиологическим признакам побегов, обнаружило лишь небольшую разницу в показателях гибридных индексов растений в пределах каждой микропопуляции и между микропопуляциями. Величины гибридных индексов колеблются в незначительных пределах: максимальные их значения достигают соответственно 32, 33, 37 (рис. 22) и 37 и минимальные – 30, 26, 30, 28 при условии, что теоретически величина гибридного индекса с характерными виду морфологическими признаками у березы повислой должен составлять 64 единицы, а березы пушистой – 0 (см. гл. 2). Морфограммы показывают, что по ряду признаков островные березы соответствуют более березе повислой, хотя ни одного дерева этого вида на данных островах не обнаружено.

Следовательно, на изученных островах Белого моря произрастает гибридная форма березы с особым сочетанием и проявлением признаков двух основных ее видов – березы повислой и березы пушистой – без присутствия типичных представителей этих видов.

Крупным островом в южной части Белого моря является Кондостров. Здесь, как и на материковой территории, произрастает береза пушистая. По характеру проявления морфологических признаков она соответствует типичной форме березы пушистой. Минимальная величина гибридного индекса (см. рис. 22) – 19. На острове встречается также и береза повислая, являющаяся для него обычным растением: максимальная величина гибридно-

→

**Рис. 22.** Морфограммы морфо-физиологических признаков побегов березы, произрастающей на различных островах Белого моря. Здесь и далее: НВ – гибридный индекс; черные квадратики – среднее, треугольники – максимальное, светлые квадратики – минимальное. По оси ординат – оценочные показатели, по оси абсцисс – морфологические признаки побегов (см. табл. 3)

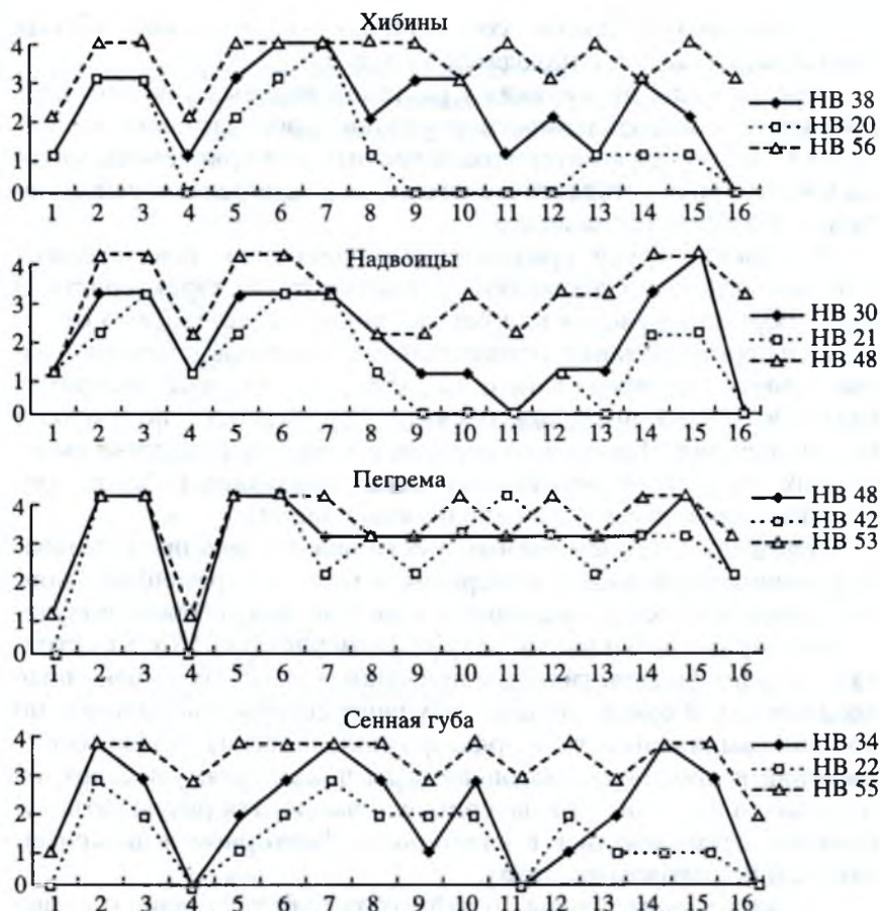


го индекса равна 55 (см. рис. 22). Однако ни та, ни другая береза не образуют чистых березняков или древостоев с господством березы. Основные виды березы растут в качестве примеси к сосне и лиственнице (береза повислая) или к ели (обычно береза пушистая). Кроме того, на побережье острова, на некотором расстоянии от прибойной полосы единично встречаются кустовидные растения березы пушистой. На одном из заросших болот этого же острова встречается береза низкорослая (*B. humilis*). На всех обследованных островах, в том числе Кондострове, произрастает береза карликовая.

Особо следует остановиться на березовых микропопуляциях Большого Соловецкого острова (см. рис. 22). Они также отличаются широким формовым разнообразием. Привлекают внимание деревья березы, отличающиеся извилистой формой ствола и некоторыми признаками, характерными для березы карликовой. Обычно подобные микропопуляции произрастают в прибрежной зоне и в местах заросших болот на торфяной почве вместе с березой карликовой. На Большом Соловецком острове, были обнаружены также два многоствольных дерева в возрасте примерно 60 лет с признаками березы пушистой, на уровне корневой шейки которых отходили стволы, напоминающие в значительной мере березу повислую. Показатель гибридного индекса последних довольно высокий (54) и близок к гибриднему индексу типичной формы березы повислой (64). На других обследованных островах Белого моря, за исключением острова Кондостров, березы с хорошо выраженными признаками березы повислой не выявлены.

На материковой части Карело-Мурманского региона для сравнения обследованы популяции (рис. 23), расположенные в предгорьях Хибин, а также в северной и средней подзонах тайги: г. Надвоицы и Заонежье (п. Сенная Губа и п. Пегрема).

В Хибинской популяции встречаются деревья, имеющие значения гибридного индекса от 20 до 56, т.е. небольшая часть растений (величина гибридного индекса от 50 до 56) по морфологическим признакам достаточно близка к типичной форме березы повислой. Другая группа (величина гибридного индекса равна 20) соответствует березе пушистой. У третьей группы растений березы той же популяции (судя по морфограмме) по признакам опушенности листовой пластинки (признак № 6, см. табл. 3) и контрастности жилок на ней (№ 7) имеется сходство с типичной формой березы повислой, а остальные признаки не являются выраженными. При этом по признакам опушенности стебля ауксипласта (№ 2), черешка листа (№ 3) или в углах его жилок (№ 5), а также по форме вершины (№ 9) и характеру очертания ее линий (№ 10), отношению длины черешка к длине центральной жилки



**Рис. 23.** Морфограммы морфо-физиологических признаков побегов березы, произрастающей на материковой части Карело-Мурманского региона

Обозначения см. на рис. 22

(№ 14) они стоят несколько ближе к березе повислой, а по другим (отсутствие бородавчатости на стебле ауксисласта (№ 1) и листовой пластинке (№ 4), длина центральной жилки до наиболее широкой части листа (№ 11) и характер зубчатости (№ 13), а также наличие липидов в почках (№ 16)) – к березе пушистой.

В районе г. Надвоицы и в Заонежье встречаются экотипы берез с выраженными признаками того или иного вида или с примерно одинаково похожими на оба вида, что указывает на гибридизацию между видами. Доля участия таких экотипов в разных популяциях неодинакова. Имеются микропопуляции, представленные только растениями березы повислой (Пегрема). Значе-

ния гибридных индексов, составляющих их растений, весьма близки между собой и находятся в пределах 42–53.

Для изучения проявления у растений видовых таксономических признаков в зависимости от условий произрастания (на островах Белого моря и материковой части) были привлечены методы многомерного статистического анализа в определенных сочетаниях и последовательности.

Выявление групп признаков (по оценочным показателям), которые стабильно сохраняют таксономические характеристики видов березы пушистой или березы повислой независимо от условий их произрастания, осуществляли с помощью кластерного и факторного анализов (Ким и др., 1989). Пошаговый дискриминантный анализ позволил оценить корректность полученной классификации. Для оценки степени и характера сходства выделенных групп морфо-физиологических признаков побегов применялся канонический корреляционный анализ.

Перед проведением многомерного анализа для преобразования номинальной шкалы измерения исходных переменных (морфо-физиологических признаков) в интервальную были получены две парные таблицы табуляции размерностью  $16 \times 5$  (в строках – морфо-физиологические признаки, в столбцах – оценочные показатели). В одной таблице табуляции содержались данные по степени выраженности морфо-физиологических признаков у растений в процентах (по оценочным показателям) в целом на островах, а в другой – на материковой части. Эти результаты табуляции использовались в кластерном, факторном и дискриминантном пошаговом анализе.

Также были получены 16 парных таблиц табуляции (по числу признаков) размерностью  $5 \times 6$  (в строках – оценочные показатели, в столбцах – число популяций соответственно на островах или материковой части, из которых были сформированы две матрицы размерностью  $30 \times 16$ . Одна характеризовала степень выраженности (по оценочным показателям) признаков побегов у растений на каждом из островов, другая – на материковой части. Эти матрицы использовались в каноническом корреляционном анализе.

По результатам табуляции данных, полученных для растений, произрастающих на островах (табл. 7), исходя из величины процента выраженности каждого из признаков по оценочным показателям, можно выделить признак № 16 (наличие липидов в почках) и признак № 11 (длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки), характеризующие растения как березу пушистую, а признак № 6 (опушенность листовой пластинки), № 7 (контрастность жилок на нижней стороне листовой

Таблица 7

**Результаты табуляции морфо-физиологических признаков побегов  
и их оценочных показателей у растений,  
произрастающих на островах Белого моря**

Признак, №	Морфо-физиологические признаки	Оценочные показатели (баллы)				
		0	1	2	3	4
1	Бородавчатость стебля аук- сибласта	0,00	16,67	5,56	0,00	0,00
2	Опушенность стебля аук- сибласта	0,00	0,00	16,67	15,79	0,00
3	Опушенность черешка листа	0,00	0,00	0,00	21,05	11,76
4	Бородавчатость листовой пластинки	0,00	16,67	5,56	0,00	0,00
5	Опушенность в углах жилок листа	0,00	0,00	5,56	10,53	17,65
6	Опушенность листовой плас- тинки	0,00	0,00	0,00	5,26	29,41
7	Контрастность жилок на ниж- ней стороне листовой пластинки	0,00	0,00	0,00	10,53	23,53
8	Текстура листовой пластинки	0,00	6,67	11,11	5,26	5,88
9	Форма вершины листовой пластинки	8,33	10,00	11,11	0,00	0,00
10	Характер очертания линий, образующих вершину листо- вой пластинки	0,00	6,67	16,67	5,26	0,00
11	Длина центральной жилки до наиболее широкой части листа	33,33	6,67	0,00	0,00	0,00
12	Форма листовой пластинки	16,67	13,33	0,00	0,00	0,00
13	Характер зубчатости по краю листа	0,00	16,67	5,56	0,00	0,00
14	Отношение длины черешка к длине центральной жилки	0,00	0,00	16,67	15,79	0,00
15	Реснички на почечных чешуях	0,00	3,33	5,56	10,53	11,76
16	Наличие липидов в почках	41,67	3,33	0,00	0,00	0,00
Все признаки		12	30	18	19	17

пластинки), № 3 (опушенность черешка листовой пластинки), признак № 15 (реснички на почечных чешуях) определяют растения как березу повислую. Следовательно, по всем морфо-физиологическим признакам побегов растения на островах более соответствуют березе пушистой. Следует также отметить высокий процент неопределенного или промежуточного проявления при-

знаков у растений, что свидетельствует о наличии гибридных форм.

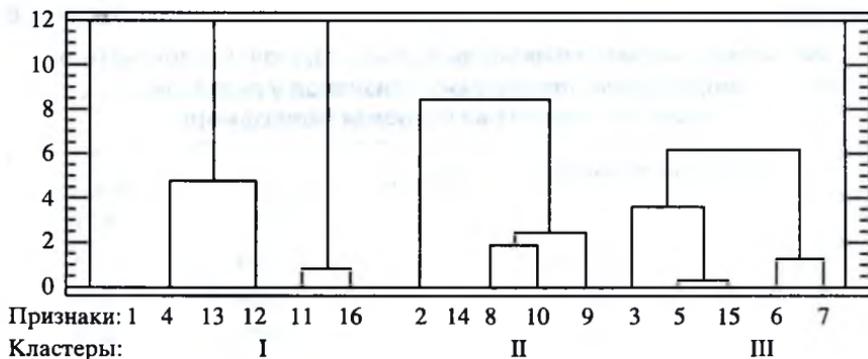
Кластерный (рис. 24), а затем факторный анализы (рис. 25) показали наличие трех групп признаков, соответствующих или березе повислой, или березе пушистой, или неопределенно выраженным их проявлением, отражающих степень варибельности их проявления в зависимости от места произрастания растений.

По величинам средних значений оценочных показателей в кластерах и факторным нагрузкам (табл. 8) первая группа признаков (№ 1, 4, 11–13, 16, см. табл. 7) характеризует растения, произрастающие на островах, как березу пушистую. Признаки, сконцентрированные во второй группе (№ 2, 8–10, 14, см. табл. 7) выражают неопределенное проявление их морфо-физиологических признаков. В третьей группе признаки № 3, 5–7, 15 (см. табл. 7) определяют растения как березу повислую.

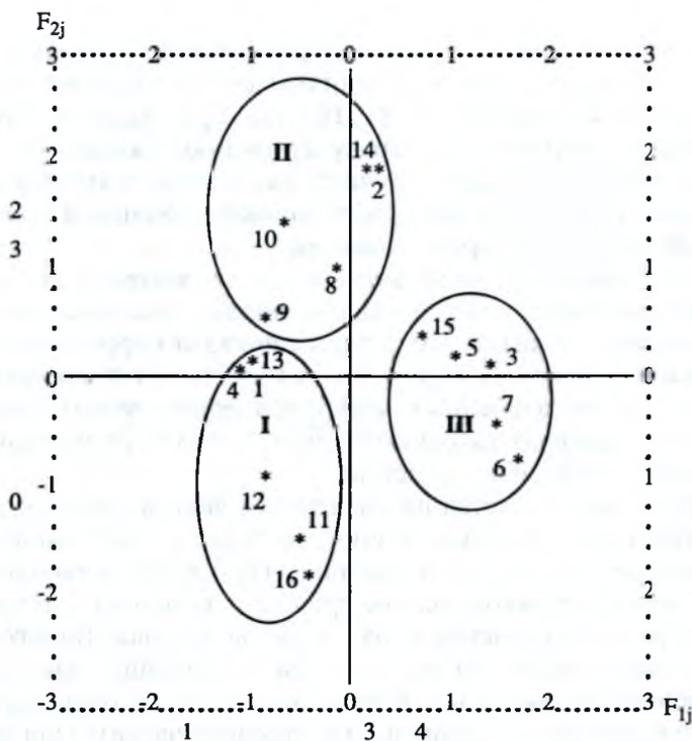
Пошаговый дискриминантный анализ выделил три наиболее существенных дискриминатора (разделителя групп) – 4-й балл из оценочных показателей (наиболее существенный), 2-й и 3-й, и показал корректность группировки признаков. Это означает, что характер выраженности таксономических признаков, свойственных березе повислой (соответствующий 4-му баллу), является более стабильным, чем у полиморфной березы пушистой (1-й балл или 0-й).

По результатам табулирования морфо-физиологических признаков (по оценочным показателям) у растений на материковой части Карело-Мурманского региона (табл. 9) признаки № 16 (наличие липидов в почках), № 4 (бородавчатость листовой пластинки), № 11 (длина центральной жилки до наиболее широкой части листа) определяют их как березу пушистую (в наибольшей степени по признаку № 16 – наличие липидов в почках). В то же время признаки № 6 (опушенность листовой пластинки), № 7 (контрастность жилок на нижней стороне листовой пластинки) и № 15 (реснички на почечных чешуях) характеризуют растения как березу повислую. Все признаки в целом определяют растения, произрастающие на материковой части, как березу повислую.

На основании проведения кластерного, а затем факторного анализов (рис. 26, 27) выделено три группы признаков. По средним значениям оценочных показателей в кластерах и по величинам факторных нагрузок (табл. 10) признаки первой группы (№ 1, 8–10, 12, 13, см. табл. 9) характеризуют исследуемые растения, произрастающие на материковой части Карело-Мурманского региона, как березу пушистую и в то же время не являются достаточно выраженными.



**Рис. 24.** Результаты кластеризации морфо-физиологических признаков побегов у растений, произрастающих на островах Белого моря



**Рис. 25.** Расположение морфо-физиологических признаков у растений, произрастающих на островах Белого моря, в факторном пространстве около координатных осей

$F_{1j}$ ,  $F_{2j}$  – значения факторов ( $j = 1-16$ ). У осей координат обозначены оценочные показатели с высокими факторными нагрузками (табл. 8)

**Факторные нагрузки факторов  $F_1$ ,  $F_2$  на оценочные показатели морфо-физиологических признаков у растений, произрастающих на островах Белого моря**

Оценочные показатели (в баллах)	$F_1$	$F_2$
0	-0,3	<b>-0,71</b>
1	<b>-0,86</b>	-0,13
2	-0,24	<b>0,91</b>
3	<b>0,75</b>	<b>0,52</b>
4	<b>0,86</b>	-0,22

Примечание: здесь и в табл. 10 наибольшие нагрузки выделены полужирным шрифтом.

Во второй группе, самой многочисленной, признаки № 2, 3, 5–7, 14, 15 (см. табл. 9) более типичны для березы повислой. Признаки третьей группы (№ 4, 11, 16), как и результаты табуляции, описывают растения как березу пушистую. Таким образом, по результатам табуляции и группировки морфо-физиологических признаков растения на материковой части в большей степени характеризуются как береза повислая.

Пошаговый дискриминантный анализ выделил два наилучших дискриминатора – 0-й балл (наиболее существенный) и 4-й из оценочных показателей, а также показал корректность группировки признаков на 98,4%. Это свидетельствует о правомерности выделения изученных морфо-физиологических признаков в качестве видовых таксономических, четко различающих березу повислую и березу пушистую.

При оценке сходства по оценочным показателям морфо-физиологических признаков у побегов березы Восточной Фенноскандии с использованием канонического корреляционного анализа были сформированы две группы переменных (признаков), характеризующих растения, растущие на островах Белого моря и материковой части, по результатам табуляции, кластерного и факторного анализов как березу пушистую. В одну группу (от растений, произрастающих на материковой части) были включены признаки – № 1, 4, 8–13, 16 (см. табл. 7 или 9), а во вторую (островных популяций) – признаки № 1, 4, 11–13, 16 (см. табл. 7 или 9). Значения этих переменных были взяты из определенных выше матриц 30 × 16.

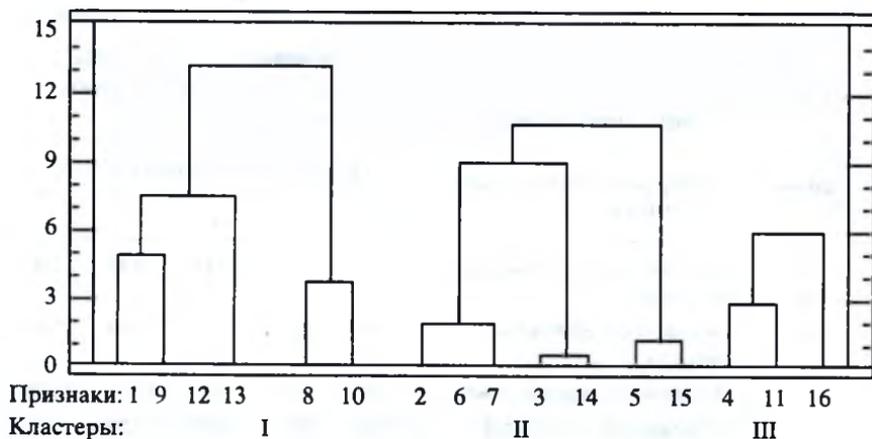
При сопоставлении по оценочным показателям морфо-физиологических признаков у побегов березы повислой, произра-

Таблица 9

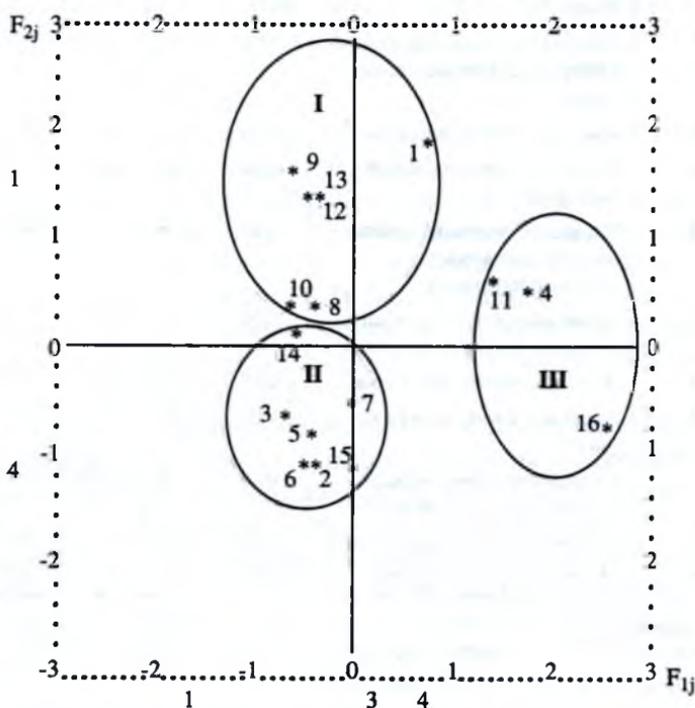
**Результаты табуляции морфо-физиологических признаков  
и оценочных показателей по исходным данным для растений,  
произрастающих на материковой части**

Признак, №	Морфо-физиологические признаки	Оценочные показатели (баллы)				
		0	1	2	3	4
1	Бородавчатость стебля аук- сибласта	10,00	19,05	0,00	2,56	0,00
2	Опушенность стебля аук- сибласта	0,00	0,00	0,00	7,69	17,65
3	Опушенность черешка листа	0,00	0,00	0,00	10,26	11,76
4	Бородавчатость листовой пластинки	30,00	9,52	0,00	2,56	0,00
5	Опушенность в углах жилок листа	0,00	0,00	11,11	7,69	11,76
6	Опушенность листовой плас- тинки	0,00	0,00	0,00	7,69	17,65
7	Контрастность жилок на ниж- ней стороне листовой плас- тинки	0,00	4,76	0,00	5,13	17,65
8	Текстура листовой пластинки	0,00	4,76	22,22	7,69	0,00
9	Форма вершины листовой пластинки	0,00	14,29	0,00	7,69	0,00
10	Характер очертания линий, образующих вершину листовой пластинки	0,00	4,76	11,11	10,26	0,00
11	Длина центральной жилки до наиболее широкой части листа	20,00	9,52	11,11	2,56	0,00
12	Форма листовой пластинки	0,00	14,29	11,11	5,13	0,00
13	Характер зубчатости по краю листа	0,00	14,29	11,11	5,13	0,00
14	Отношение длины черешка к длине центральной жилки	0,00	4,76	0,00	10,26	5,88
15	Реснички на почечных чешуях	0,00	0,00	11,11	5,13	17,56
16	Наличие липидов в почках	40,00	0,00	11,11	2,56	0,00
Все признаки		10	21	9	36	17

стающей на материковой части и островах Белого моря с использованием канонического корреляционного анализа в первую группу (от растений на материковой части) были включены признаки № 2, 3, 5–7, 14, 15 (см. табл. 7 или 9), во вторую (от островов) – № 3, 5–7, 15 (см. табл. 7 или 9).



**Рис. 26.** Результаты кластеризации морфо-физиологических признаков у растений, произрастающих на материковой части карело-мурманского региона



**Рис. 27.** Расположение признаков у растений, произрастающих на материковой части, в факторном пространстве

$F_{1j}$ ,  $F_{2j}$  – значения факторов ( $j = 1-16$ ). У осей координат обозначены оценочные показатели степени выраженности признаков с наибольшими факторными нагрузками (табл. 3)

**Факторные нагрузки на три фактора  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  оценочных показателей, полученных по морфо-физиологическим признакам у растений, произрастающих на материковой части**

Оценочные показатели, баллы	$F_1$	$F_2$	$F_3$
0	0,95	0,02	0,08
1	0,08	0,97	-0,13
2	0,02	0,03	0,98
3	-0,86	-0,28	0,02
4	-0,28	-0,8	-0,4

Результаты канонического корреляционного анализа свидетельствуют, что между выделенными морфо-физиологическими признаками на побегах растений, определенных как береза пушистая на материковой части (первая группа) и на островах (вторая группа), имеется сильная корреляционная связь ( $\text{Can } R = 0,95$ ). Эта связь значима (вычисленный уровень значимости  $P = 0,00$ ).

Судя по коэффициентам канонической переменной наибольшее влияние на первую группу растений, произрастающих на материковой части (табл. 11), имеют текстура листовой пластинки (№ 8) и характер зубчатости по краю листа (№ 13), причем это признаки-антагонисты (знаки их коэффициентов различны). Во второй группе признаков (на островах) (см. табл. 11) наибольшее влияние на каноническую переменную имеет бородавчатость листовой пластинки, затем – бородавчатость стебля ауксипласта. Это также признаки-антагонисты.

Следовательно, растения, произрастающие на материковой части и островах Белого моря, определенные по морфо-физиологическим признакам как береза пушистая, имеют наибольшее сходство прежде всего по 4-му признаку (отсутствие бородавчатости на листовой пластинке).

На основании канонического анализа показано, что между двумя группами морфо-физиологических признаков побегов у растений, определенных как береза повислая, существует сильная корреляционная связь ( $\text{Can } R = 0,94$ ). Эта связь значима (вычисленный уровень значимости  $P = 0,00$ ). В группе признаков у растений на материковой части на каноническую переменную наибольшее влияние оказывает опушенность листовой пластинки (признак № 6) и отношение длины черешка к длине центральной жилки (№ 14) – признаки-антагонисты, а в группе островных берез (табл. 12) – только опушенность листовой пластинки). По

**Коэффициенты канонической переменной для групп  
морфо-физиологических признаков, определяющих растения  
как березу пушистую**

Признак, №	Признаки, более выраженные у березы пушистой	Коэффициент канонической переменной	
		на материко- вой части	на островах Белого моря
1	Бородавчатость стебля ауксипласта	-0,31	1,01
4	Бородавчатость листовой пластинки	0,28	-1,31
8	Текстура листовой пластинки	0,82	
9	Форма вершины листовой пластинки	0,29	
10	Характер очертания линий, образую- щих вершину листовой пластинки	-0,16	
11	Длина центральной жилки до наиболее широкой части листа	0,14	0,54
12	Форма листовой пластинки	-0,33	-0,40
13	Характер зубчатости по краю листа	-0,73	-0,10
16	Наличие липидов в почках	0,11	-0,06

Таблица 12

**Коэффициенты канонической переменной для групп  
морфо-физиологических признаков, определяющих растения  
как березу повислую**

Признак, №	Признаки, более выраженные у березы повислой	Коэффициент канонической переменной	
		на материко- вой части	на островах Белого моря
2	Опушенность стебля ауксипласта	-0,95	
3	Опушенность черешка листа	0,33	0,85
5	Опушенность в углах жилок листа	-0,02	0,03
6	Опушенность листовой пластинки	1,35	0,43
7	Контрастность жилок на нижней сто- роне листовой пластинки	-1,09	0,20
14	Отношение длины черешка к длине центральной жилки	1,13	-0,13
15	Реснички на почечных чешуях	0,10	0,11

этому признаку растения, определенные на материковой части и островах как береза повислая, имеют наибольшее сходство.

Таким образом, у берез, произрастающих в Восточной Финляндии, установлена изменчивость в проявлении морфо-физиологических признаков побегов, которые в оптимальных условиях характеризуются стабильностью и считаются таксономическими. Показано, что на материковой части Карело-Мурманского региона несмотря на неопределенность проявления морфо-физиологических признаков произрастают как береза пушистая, так и береза повислая, тогда как на островах Белого моря – в основном береза пушистая.

Многомерный анализ показал, что наиболее значимыми в таксономическом отношении признаками для березы повислой являются отсутствие опушенности на листовой пластинке и черешке, отсутствие контрастности жилок на нижней стороне листа, а также небольшие размеры и число ресничек на почечных чешуях.

Для березы пушистой определяющие признаки – наличие липидов в почках, отсутствие бородавчатости листовой пластинки и длина центральной жилки до наиболее широкой части листа.

Выявленные закономерности изменчивости морфо-физиологических признаков носят преимущественно приспособительный характер и обеспечивают устойчивое развитие березы в условиях Севера.

# МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧЕК БЕРЕЗЫ И ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ В НИХ ЛИПИДОВ

Жизнеспособность древесных растений в суровых условиях Севера в значительной степени определяется их способностью переносить холодное время года. У деревьев и кустарников повышенной чувствительностью к воздействию неблагоприятных факторов среды, как известно, отличаются меристематические ткани почек.

Анализ морфо-физиологических особенностей побегов у березы в условиях Карело-Мурманского региона обратил наше внимание на факт очень высокого содержания липидов в почках, которые заполняют свободные пространства между ее зачаточными органами. В научной литературе не удалось обнаружить каких-либо данных о локализации и роли липидов в почках. В связи с этим нами были проведены специальные морфо-физиологические, гистохимические и биохимические исследования.

В литературе имеется значительное количество работ, отражающих те или иные аспекты развития почек древесных растений, но только очень немногие из них посвящены почкам березы (Навашин, 1951; Артюшенко, Соколов, 1952; Ефимова, 1955; Падеревская, 1958; Шлякова, 1961; Чехонина, 1967; Голышева, 1974; Новикова, 1976 и др.). По мнению М.А. Ефимовой (1955) почки березы трудно анализировать из-за небольших размеров, а главное вследствие обилия содержащихся в них "смолистых веществ".

Изучая морфологическое строение почек березы (Vetchinnikova, 1998b), особое внимание мы уделяли защитным приспособлениям их к условиям Севера, предполагая, что на пределе северной границы выживания древесных растений данные особенности будут проявляться наиболее ярко.

Морфологические исследования показали, что у березы повислой сформировавшиеся почки, собранные в зимний период на экспериментальных участках в окрестностях Петрозаводска, яйцевидно-конусовидной формы, прямые, 3–4 мм длиной, 2–3 мм

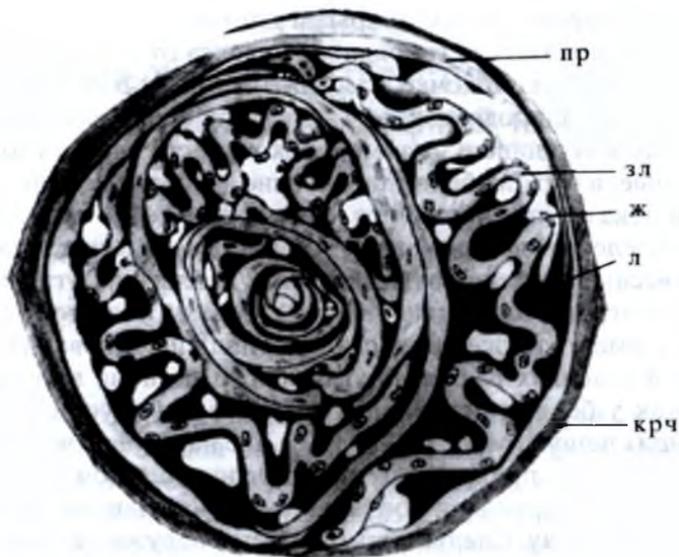
шириной. Снаружи почки покрыты плотным восковым налетом (оценочный показатель гибридного индекса от 3 до 4 см. табл. 3). У березы пушистой почки заметно крупнее, 5–6 мм длины и 2–3 мм ширины, продолговато-яйцевидной формы, несколько заостренные к вершине и сжатые с боков, часто слегка изогнутые, опушенные, и что, особенно характерно, – “сильно клейкие” (оценочный показатель гибридного индекса от 0 до 2 – см. табл. 3).

Определенную роль в защите меристематических тканей почек древесных растений от воздействия неблагоприятных факторов зимы играют почечные чешуи. У березы большое защитное значение имеют также прилистники. Наши исследования показали, что в условиях Карело-Мурманского региона вегетативные почки как у березы повислой, так и у березы пушистой имеют 4 кроющих чешуи (реже 3, иногда 2). Две наружные чешуи широкие, округлые и прикрывают часть основания почки, две внутренние – более крупные, почти равные и закрывают почку примерно наполовину. Следует отметить, что наружные чешуи одревесневают целиком, а у внутренних лишь та часть, которая не прикрыта наружными чешуями.

Верхняя часть почек прикрыта прилистниками. Они бурого цвета, но при распускании почек зеленеют. В условиях Мурманской области (Ермаков, 1986) защитная роль чешуй и прилистников проявляется также и при распускании почек: здесь они не опадают, как обычно, а еще долго прикрывают растущие листовые пластинки и женские сережки, тем самым защищая их от влияния неблагоприятных факторов среды. Молодые, сильно гофрированные (складчатые) листовые пластинки на коротких черешках, расположены между двумя прилистниками, что хорошо видно на поперечном срезе почки (рис. 28). Считается, что защитную функцию выполняют и простые волоски, которые мы наблюдали по краю чешуй и прилистников. Достаточно длинные волоски образуются по всей поверхности развивающихся листьев. В зимний период вегетативные и смешанные почки сильно уплотнены, в марте, когда начинается рост листовых зачатков, они становятся более рыхлыми.

Важную роль в сохранении почек от воздействия неблагоприятных факторов среды у березы повислой играет также восковой налет, покрывающий почечные чешуи снаружи. Следует подчеркнуть, что эти морфологические структуры (чешуи, прилистники, простые волоски, восковой налет) обеспечивают надежную защиту почек у растений, произрастающих в средней полосе и южнее, но зачастую не справляются с этой задачей в условиях Севера.

Сравнительное анатомическое изучение почек березы показало, что чешуи, прилистники и особенно зачаточные листья густо покрыты железками, которые располагаются на отдельных

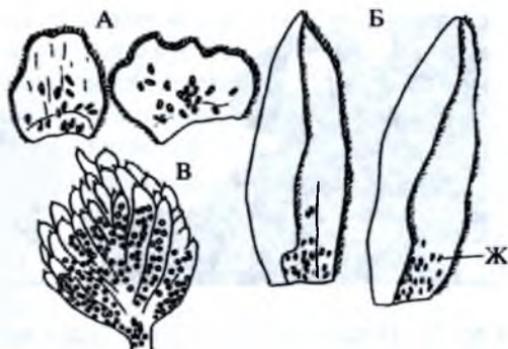


**Рис. 28.** Поперечный срез покоящейся почки березы пушистой

крч – кроющая чешуя, пр – прилистники, зл – гофрированный зачаточный лист, л – липиды, ж – железки. Ув. 5 × 3

элементах почки неодинаково (рис. 29) и имеют различную форму (рис. 30). Многоклеточные вытянутые железки образуются у основания чешуй и прилистников. Максимальное количество таких железок, по нашим данным, сосредоточено на крайних прилистниках, расположенных за чешуями, на внутренней стороне центральной жилки листовых пластинок, а также на внутренней стороне чешуй. Железками округлой формы (см. рис. 30, а, б) очень густо покрыты зачаточные листья и их черешки (см. рис. 29, В). В литературе имеются указания, что подобные железки могут встречаться как на поверхности зачаточных листочков, так и вне почки на междоузлиях стебля (Комар, 1971; Васильев, Плиско, 1974; Lariņjoki et al., 1991). Такие железки имеют, по всей видимости, эпидермальное происхождение: в процессе формирования железок, вероятно, одна из клеток эпидермиса сильно увеличивается в размере, затем в результате продольного, радиального или тангентального деления образуются 12, 16-клеточные округлые железки (см. рис. 30, а, б). Ножка этих образований короткая (1–3 клетки), поэтому железки почти сидячие (рис. 31, А). Постепенно наружные клетки приобретают колонновидную форму. При полном созревании железок, по всей вероятности, верхние колонновидные клетки разрываются, остальные ряды клеток

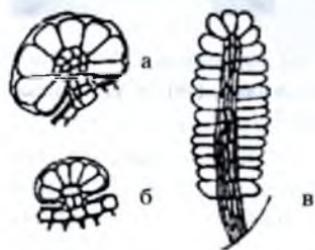
**Рис. 29.** Характер расположения железок (ж) на кроющих чешуях (А), прилистниках (Б), зачаточных листьях почек (В). Береза пушистая. Ув.  $8 \times 1$



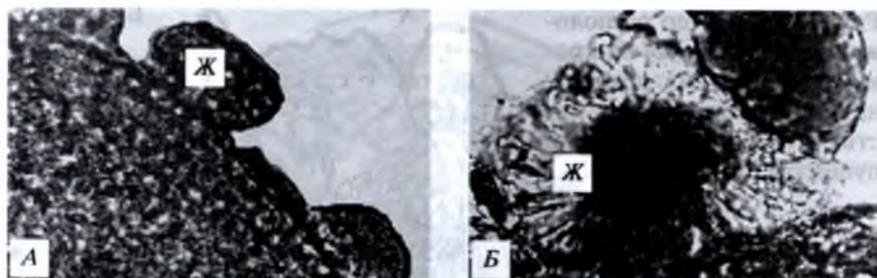
под давлением содержимого сжимаются и деформируются (см. рис. 31, Б). При внепочечном развитии побега железки редуцируются, поэтому их можно рассматривать как временные секреторные хранилища. Следует подчеркнуть, что у березы пушистой даже визуальное количество железок на внутренних элементах почки больше по сравнению с березой повислой.

Считается, что через железки выделяются эфирные масла, однако имеются данные (Корешева, 1974), что железки могут выделять и “смолистые вещества”. Согласно Е.В. Шляковой (1961), смолистые вещества, содержащиеся в почках березы, вырабатываются железками, которые развиваются у основания прилистников и по всей поверхности у основания листа. М.А. Ефимова (1955) считает, что эти вещества выделяются железками, расположенными на кроющих чешуях.

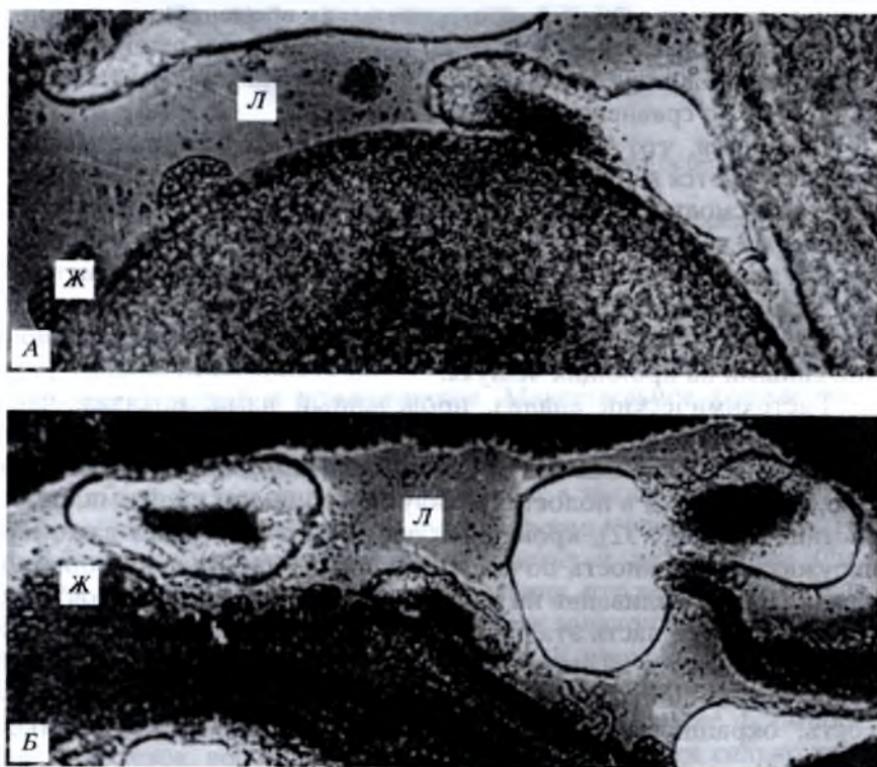
Гистохимический анализ, проведенный нами, показал, что почки березы пушистой внутри заполнены густой маслообразной жидкостью, окрашиваемой Суданом 3 в янтарно-оранжевый цвет. Она скапливается в полостях между зачаточными листьями, прилистниками (рис. 32), кроющими чешуями и выступает даже на наружную поверхность почки. Воздушные “камеры” не обнаружены. При надавливании на почку (особенно в зимний период) через верхнюю ее часть эта жидкость выделяется в виде капли, что свидетельствует о значительном ее содержании в почках березы пушистой. В почках березы повислой имеется подобная жидкость, окрашиваемая Суданом 3, но в меньшем количестве



**Рис. 30.** Форма железок, расположенных на зачаточных листьях (а, б), у основания прилистников и чешуй (в). Береза пушистая. Ув.  $10 \times 40$



**Рис. 31.** Внешний вид железок (ж) в период их формирования (А) и разрушения (Б). Ув. 10 × 40



**Рис. 32.** Локализация липидов (л) в почке березы пушистой. Фрагменты поперечных срезов центральной жилки (А) и пластинки зачаточного листа (Б) (л – липиды, ж – железки). Ув. 7 × 20

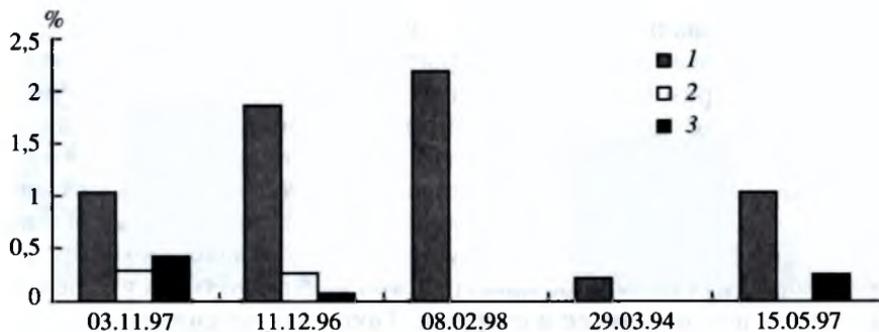
и при надавливании на почку не выделяется. У березы повислой снаружи почки не клейкие, а покрыты густым восковым налетом.

Таким образом, морфологические исследования почек березы пушистой и березы повислой показали, что чешуи, прилистники и особенно зачаточные листья почек березы пушистой и березы повислой густо покрыты железками. Обилие их наводит на мысль, что вещества, синтезируемые в клетках, через железки поступают в полости и локализуются между зачаточными органами, заполняя свободное пространство внутри почки, а у березы пушистой покрывают ее и снаружи. Такое накопление веществ в зимующем органе (почках) мы рассматриваем как один из способов адаптации растений к суровым условиям существования.

**Исследование химического состава веществ, экстрагируемых из почек березы.** Высокую устойчивость почек березы в условиях Севера некоторые авторы (Ефимова, 1955; Шлякова, 1961) связывают с наличием в них смолистых веществ. В.И. Ермаков (1971, 19756) защитные вещества, содержащиеся в почках, называет “растительными маслами”. По данным Рейхарта (Reichardt, 1981; Reichardt et al., 1984) в почках березы содержится смесь фенолов и стероидальных тритерпеноидов. Большинство авторов отмечают наличие в них от 3 до 7% эфирных масел (Вершняк, Степень, 1992), 0,3% 5-окси-7,4-диметоксифлавона (Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР, 1976; Ведерников и др., 2000), а также присутствие смол, сапонинов, дубильных веществ и некоторых витаминов (Йорданов и др., 1972). По данным Я.П. Балвочюте с соавт. (1980) береза пушистая и бородавчатая значительно различаются по содержанию эфирных масел. Так, береза пушистая накапливает в почках до 6–8% эфирного масла, а береза бородавчатая – около 0,2%, т.е. в 30–40 раз меньше. Таким образом, химический состав компонентов почек березы довольно сложен и к началу наших исследований был изучен явно недостаточно. В частности, в публикациях отсутствует единое мнение о химической природе веществ, содержащихся в почках березы, хотя с давних времен они используются в медицинской практике.

В результате количественного изучения эфирных масел (Ветчинникова и др., 1999) установлено, что наибольшее их содержание находится в почках (от 0,5 до 2,2%). Сравнительный анализ отдельных видов березы свидетельствует о преобладании эфирных масел в почках березы пушистой – до 2,5%, у березы повислой их обнаружено не более 0,4% (рис. 33).

Детальная идентификация компонентов эфирных масел, выделенных нами из почек березы, потребовала специальных методических исследований, результаты которых опубликованы (Isidorov et al., 2000). Данные, полученные при использовании

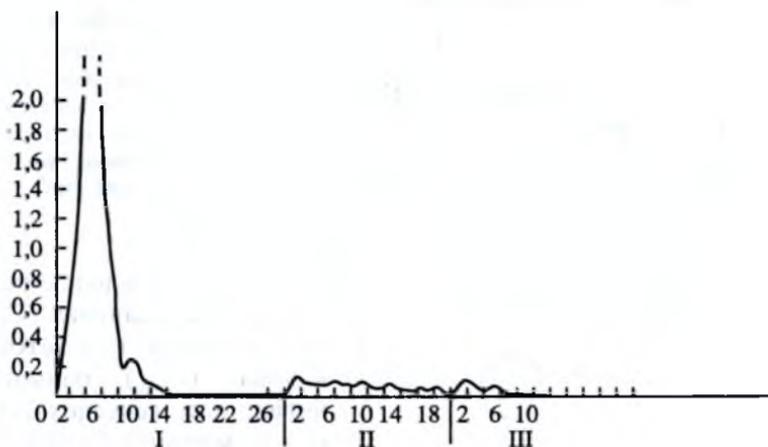


**Рис. 33.** Сравнительная характеристика березы пушистой (1), повислой (2) и карельской (3) по содержанию эфирных масел в почках в осенне-зимне-весенний период (средние данные)

газовой хроматографии и масс-спектрологии, показали наличие в летучей фракции терпеновых гидрокарбонатов и их кислородсодержащих производных. Исследования по эфирным маслам продолжаются, но основное внимание мы уделили липидам, так как нами установлено, что в покоящихся почках (в декабре) березы пушистой до 58% от абсолютно сухого вещества составляют не эфирные масла, а липиды; у березы повислой последних – до 47% (Кониная, 1978 а, б).

Изучение химического состава эфирного экстракта, полученного из почек березы пушистой, показало, что в нем содержится около 45% свободных и 15–20% связанных жирных кислот; 40% приходится на неомыляемые соединения. Анализы подтвердили отсутствие в почках березы смоляных кислот.

По структуре и химическим свойствам к липидам близки воска – эфиры высших жирных кислот с длиной цепи 26–34 атомов углерода и одноатомных спиртов. Отделить воск, покрывающий почку снаружи (характерный признак березы повислой; оценочный показатель гибридного индекса – 4, см. табл. 3), можно с помощью гексана (Быков и др., 1972; Shizuma, 1974). Согласно нашим данным сухой остаток гексанового экстракта, полученный при анализе почек березы повислой, оказался в 3,4 раза больше (это свидетельствует о значительном количестве воска на поверхности почек) по сравнению с таковым у березы пушистой. В то же время хлороформ-метанольная фракция (более 50% от абсолютно сухого вещества в навеске), содержащая липиды, в почках березы пушистой в 4,3 раза превышала количество гексанового экстракта, т.е. воска. У березы пушистой даже снаружи почки очень липкие (клейкие) (характерный признак березы пушистой: оценочный показатель гибридного индекса 1–2, см. табл. 3), восковой налет у них отсутствует.

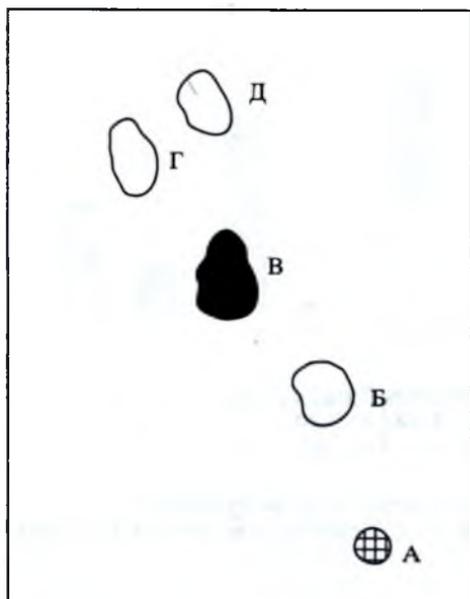


**Рис. 34.** Колоночная хроматография почек березы пушистой  
 I – фракция нейтральных липидов; II – фракция галактолипидов; III – фракция фосфолипидов

Результаты фракционного исследования (рис. 34) хлороформ-метального экстракта почек березы, полученные с помощью колоночной хроматографии (Kates, 1972), свидетельствуют о преобладающем содержании в нем нейтральных липидов (I фракция, элюируемая хлороформом). Методом тонкослойной хроматографии установлено, что нейтральные липиды представлены главным образом триглицеридами. Галактолипиды, выделенные с помощью колоночной (II фракция, элюируемая ацетоном) и тонкослойной хроматографии, присутствуют в следовых количествах. В незначительном объеме выявлены и фосфолипиды (III фракция, элюируемая метанолом), среди которых идентифицированы фосфатидилинозит, фосфатидилхолин (количественно доминирующий), фосфатидилглицерин, фосфатидилэтаноламин (рис. 35). Низкое содержание галактолипидов и фосфолипидов не вызывает удивления, так как после удаления из почек свободно локализованных липидов (т.е. нейтральных) в клетках, по нашим данным, остается менее 2% мембранных липидов.

Учитывая результаты качественного анализа, выполненного с помощью колоночной и тонкослойной хроматографии, основное внимание в дальнейшем мы уделили исследованию жирнокислотного состава суммарных липидов и его изменению в почках изученных видов и разновидностей березы.

В результате газохроматографического анализа в почках березы повислой и березы пушистой нами идентифицированы: ла-



**Рис. 35.** Тонкослойная хроматография фосфолипидов почек березы пушистой

А – старт; Б – фосфатидилнозит; В – фосфатидилхолин; Г – фосфатидилэтаноламин; Д – фосфатидилглицерин

уриновая или н-додекановая ( $C_{12:0}$ )<sup>1</sup>, тридекановая ( $C_{13:0}$ ), миристиновая, или тетрадекановая ( $C_{14:0}$ ), пальмитиновая, или гексадекановая ( $C_{16:0}$ ), маргариновая ( $C_{17:0}$ ), стеариновая, или октадекановая ( $C_{18:0}$ ), олеиновая, или октадеценная ( $C_{18:1}$ ), линолевая, или октадекадиеновая ( $C_{18:2}$ ), линоленовая, или октадекатриеновая ( $C_{18:3}$ ).

Кроме того, в состав липидов почек березы повислой входят неидентифицированные жирные кислоты с 16 углеродными атомами ( $C_{16}$ ) и две кислоты с длиной цепи углеродных атомов больше 18 ( $C_{>18}$ ). Жирнокислотный состав липидов представлен различными насыщенными и ненасыщенными кислотами, имеющими одну или несколько двойных связей в различных положениях. Соотношение между этими компонентами неодинаково.

Анализ метиловых эфиров жирных кислот почек березы пушистой и березы повислой показал существенные различия между видами по характеру жирнокислотных кривых. В почках березы пушистой содержание кислот ряда  $C_{18}$  составляет около 40% от общего количества. Особый интерес представляет появление в липидах березы пушистой значительных количеств короткоцепочковых ( $C_{11}$ – $C_{15}$ ) жирных кислот.

Таким образом, комплексные хроматографические исследования свидетельствуют, что вещества, обнаруживаемые в почках березы, более чем на 50% состоят из липидов, представленных жирными кислотами. Эфирных масел в них содержится только от 0,6 до 2,5%. В почках березы пушистой содержание липидов и эфирных масел выше, чем у березы повислой. В почках березы повислой выделены также воска.

<sup>1</sup> Первая цифра перед двоеточием соответствует общему числу атомов углерода в алифатической цепи, вторая – после двоеточия – числу диеновых связей в молекуле жирной кислоты.

## Глава 4

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗ ПО СОДЕРЖАНИЮ ЛИПИДОВ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СОСТАВУ В ПОЧКАХ

Чтобы убедиться в видовых различиях березы пушистой и березы повислой по содержанию липидов в почках и их жирнокислотному составу, представлялось целесообразным исследовать проявление внутри- и межвидовой изменчивости березы по данным признакам в метамерах кроны одного дерева, а также отдельных деревьев основных видов березы в годичном цикле их развития (в пределах организма); изменчивость особей внутри популяции (в пределах насаждения); сравнение одновозрастных популяций березы в пределах района исследований, а также расположенных в разных географических регионах: в южной части Карелии и на Кольском полуострове (между насаждениями).

### 4.1. СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ В ПОЧКАХ БЕРЕЗЫ В ПРЕДЕЛАХ ДЕРЕВА

Изменчивость признака в пределах кроны одного дерева С.А. Мамаев (1973) определяет как метамерную или эндогенную. Подобная изменчивость проявляется, когда один и тот же признак формируется в разных частях кроны и поэтому развивается соответственно в различных условиях водоснабжения, питания, освещения и т.д.

Согласно нашим данным, процентное содержание липидов в почках березы повислой в пределах кроны одного дерева имеет довольно близкие значения. Некоторые различия проявляются у березы пушистой: в почках, расположенных в верхней части кроны, содержание липидов на 1–3% выше, чем в нижней (табл. 13).

**Изменение содержания липидов в пределах кроны одного дерева  
(в % от абс. сухого вещества)**

Дерево, №	Береза повислая, часть кроны		Дерево, №	Береза пушистая, часть кроны	
	нижняя	верхняя		нижняя	верхняя
1	43,3 ± 0,8	43,7 ± 0,5	4	47,8 ± 0,4	48,6 ± 0,8
2	44,1 ± 1,0	44,5 ± 0,7	5	45,5 ± 0,5	47,0 ± 0,5
3	44,6 ± 0,6	45,9 ± 1,0	6	42,9 ± 0,7	46,0 ± 0,8

Исследования показали, что ориентация побегов в отношении сторон света также не оказывает сколько-нибудь заметного влияния на содержание липидов (41,9% от абс. сухого вещества – в почках, расположенных с южной стороны кроны, и 42,1% – с северной).

Хроматографический анализ жирнокислотного состава выделенных липидов свидетельствует о видовой стабильности его качественного состава независимо от высоты расположения почек в кроне. Некоторые колебания наблюдаются по относительному содержанию отдельных жирных кислот. Например, у березы повислой главными компонентами липидов почек березы повислой являются линолевая и линоленовая кислоты. Содержание линолевой выше в почках, собранных из нижней части кроны, а линоленовой – в почках из верхней. Пальмитиновой кислоты содержится несколько больше (на 2,4%) в липидах почек, расположенных в нижней части кроны. Сходные данные получены Е.А. Демченко (1974) при изучении состава липидов коры осины. У березы пушистой в пределах дерева миристиновой кислоты меньше в нижней части кроны.

Что касается соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в почках, то каких-либо определенных тенденций в изменении их содержания на разных уровнях кроны обнаружить не удалось. Так, у деревьев березы пушистой сумма ненасыщенных кислот выше в почках, собранных в нижней части кроны (на 2–4%). У березы повислой в одном случае (дерево № 3) разницы по этому показателю почти не наблюдалось, а в другом (№ 1) – отмечено несколько повышенное содержание ненасыщенных кислот в почках верхней части кроны (на 3%).

Таким образом, содержание липидов и их жирнокислотный состав в почках обоих видов березы в пределах дерева изменяется незначительно.

## 4.2. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕРЕЗЫ ПО СОДЕРЖАНИЮ ЛИПИДОВ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СОСТАВУ В ПОЧКАХ

Индивидуальная изменчивость древесных растений по биохимическим признакам вообще и качественному составу липидов в частности изучена очень слабо. В первую очередь это объясняется длительностью и сложностью биохимических анализов.

Нами исследовано содержание липидов в почках 25 деревьев березы пушистой (популяция 1) и 20 деревьев березы повислой (популяция 2), произрастающих в средней подзоне тайги (близ д. Утуки, Карелия). Колебания по содержанию липидов в почках березы пушистой в зависимости от фазы их развития составили от 20,1 до 49,5%, у березы повислой – от 35,9 до 39,7% (табл. 14).

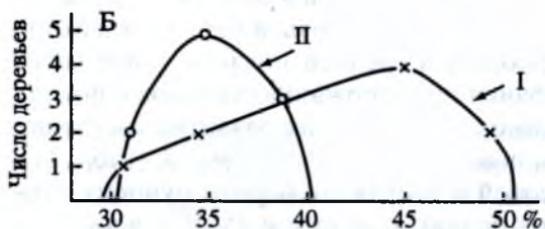
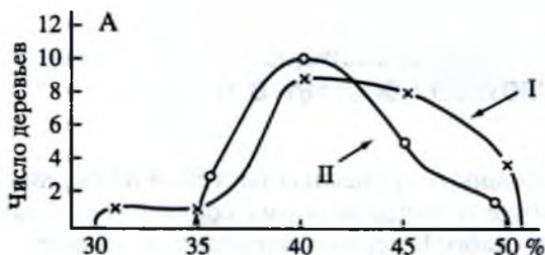
Наибольшее число особей в популяции березы пушистой содержало 40–45% липидов в почках в августе и 45–50% в декабре (рис. 36). В популяции березы повислой – соответственно около 40% в августе и 35–40% в декабре. У деревьев с максимальными значениями признака в среднем содержание липидов в 1,44 раза у березы пушистой и в 1,37 у березы повислой превышало минимальную величину.

Индивидуальная изменчивость отдельных особей в популяциях по содержанию липидов в почках и их жирнокислотному составу характеризуется довольно низким уровнем (см. табл. 14): в среднем коэффициент вариации по содержанию липидов в почках березы пушистой составляет 8,8%, березы повислой – 7,5%. Вместе с тем следует заметить, что коэффициент вариации в популяциях обоих видов изменяется в зависимости от фа-

Таблица 14

**Внутрипопуляционная изменчивость березы пушистой  
и березы повислой по содержанию липидов в почках  
(в % от абс. сух. в-ва)**

Месяц	Число модельных деревьев	Размах изменчивости	С, %	M ± m
Береза пушистая (популяция 1)				
Июль	24	20,1–43,0	15,2	30,2 ± 0,9
Август	25	35,2–48,2	12,6	42,2 ± 1,1
Декабрь	10	43,8–49,5	4,9	46,1 ± 0,8
Береза повислая (популяция 2)				
Август	20	35,9–48,7	8,2	42,0 ± 0,8
Декабрь	10	32,3–39,7	6,2	36,0 ± 0,7



**Рис. 36.** Кривые распределения деревьев внутри популяций березы пушистой (I) и березы повислой (II) по содержанию липидов в почках (А – в августе, Б – в декабре)

зы развития почек. Так, в период роста почек (июль) березы пушистой (популяция 1) коэффициент вариации по количеству липидов составил 15,2% (средний уровень изменчивости), тогда как в покоящихся почках (декабрь) – всего 4,9% (очень низкий уровень). В среднем амплитуда изменчивости содержания липидов в почках березы пушистой характеризуется сравнительно низким уровнем (10,9%). В популяции 2 березы повислой уровень изменчивости (см. табл. 14) также изменяется по мере формирования почек: коэффициент вариации составил 8,2% в августе и 6,8% в декабре.

Сравнительный анализ популяций березы повислой и березы пушистой (см. табл. 14) по коэффициенту вариации (в одни и те же сроки определения), свидетельствует об одинаковом уровне индивидуальной изменчивости в популяциях, хотя количество липидов у них заметно отличается, особенно в декабре. Подобные закономерности индивидуальной изменчивости в популяции этих видов березы отмечались ранее при изучении морозоустойчивости побегов (Говоруха, 1975).

Заслуживают внимания различия по количеству липидов в почках березы пушистой в пределах одной популяции, где они достигают более чем двукратной величины (20,1 и 43,0%), тогда как у березы повислой эта разница значительно меньше. По-видимому, береза пушистая обладает более широкой амплитудой изменчивости по данному признаку. Это обстоятельство очень важно для селекционной работы и свидетельствует о полиморфизме растений в рамках вида.

Анализ индивидуальной изменчивости деревьев внутри популяции по содержанию липидов позволил выявить в них особи, отличающиеся особенно высоким или пониженным содержанием

**Содержание липидов в почках отдельных деревьев березы пушистой (в % от абс. сух. в-ва) из популяции 1**

Дерево, №	Июль	Август	Декабрь	Дерево, №	Июль	Август	Декабрь
1	29,1	37,7	43,8	11	26,3	41,9	44,4
2	39,2	44,6	49,6	13	20,1	26,0	32,3
3	34,1	45,6	49,5	15	30,8	39,7	41,1
5	27,8	33,2	43,8	16	23,4	25,0	31,0
8	28,4	39,0	46,0	18	29,9	41,1	43,9
10	33,0	39,6	43,5	19	31,3	40,9	47,6

липидов в почках. Например, в популяции березы пушистой исследованные нами деревья № 2, 3 и 19 содержат в почках на 4–8% липидов больше, а в почках деревьев № 13 и 16 – в 1,3–1,4 раза ниже, чем средние значения по популяции (табл. 15).

Изучение жирнокислотного состава липидов в почках отдельных деревьев показало, что на уровне популяции у обоих видов встречаются особи как с более высоким, так и более низким относительным содержанием отдельных жирных кислот. Особенно часто такие отклонения от средних величин встречаются у березы пушистой.

Таким образом, сравнительный анализ изученных популяций по накоплению суммарных липидов в почках обоих видов, произрастающих в одном географическом районе, свидетельствует о более высоком содержании липидов в почках березы пушистой по сравнению с березой повислой. Так, средний выход липидов в полностью сформировавшихся почках (декабрь) березы пушистой составляет 46,1%. В почках березы повислой в это же время в среднем по популяции содержится 35,9%. Различия между видами статистически достоверны. Индивидуальная изменчивость в популяциях березы пушистой и березы повислой по изученным признакам обнаруживает лишь слабую зависимость от специфики видов и характеризуется низким уровнем, однако для целей селекции нетрудно выделить особи с повышенным или пониженным содержанием липидов и отдельных жирных кислот.

### 4.3. СЕЗОННЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИПИДОВ В ПОЧКАХ

В течение года растения проходят определенные фазы развития, которые характеризуются соответствующими физиолого-биохимическими изменениями. Л.И. Сергеев и К.А. Сергеева (1959) годичный цикл древесных растений разделили на четыре периода – рост побегов, скрытый (эмбриональный) рост, органический (глубокий) и вынужденный покой. Сергеева (1971) считает, что годичная ритмика древесных растений определяет степень их приспособленности к условиям среды. Изучение особенностей годичного ритма развития важно для более глубокого понимания многих вопросов, связанных с адаптацией древесных растений. В северных широтах холодный период растения переносят в состоянии покоя, когда у них отсутствует видимый рост, а обмен веществ сильно подавлен (Сергеев и др., 1961; Генкель, Окнина, 1964). Понятие покоя прежде всего связано с физиологическим состоянием зимующих почек. Известно значительное число работ, посвященных анализу глубины и сроков покоя почек различных видов древесных растений. Обращает на себя внимание тот факт, что между покоем почек и их морозоустойчивостью не существует ярко выраженной связи (Сергеев, 1953; Тюрина, 1957; Коновалов, 1973): глубокий покой почек в большинстве случаев прекращается еще до наступления сильных холодов, однако морозоустойчивость их при этом не снижается.

Уровень устойчивости, присущий растениям, является генетически наследуемым признаком, который проявляется в экстремальных для организма условиях существования, однако абсолютное значение уровня устойчивости растений изменяется как в ходе онтогенеза, так и под влиянием условий внешней среды.

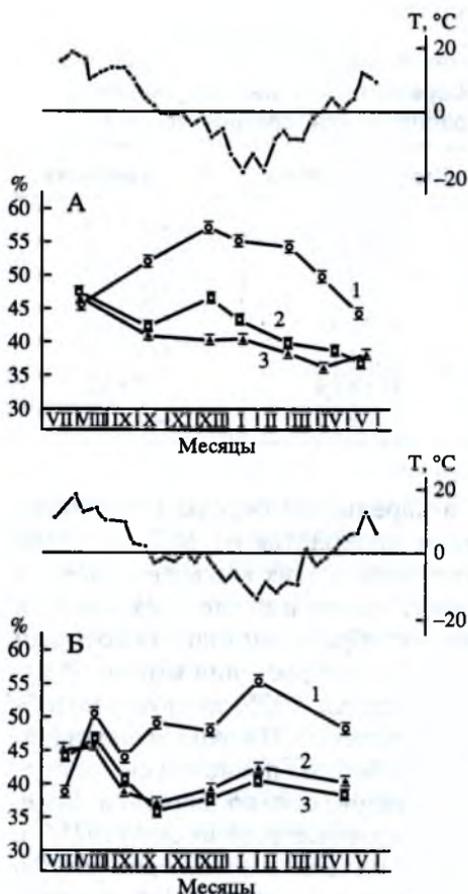
**Сезонная изменчивость.** В связи с сезонным циклом развития древесных растений, как указывалось выше, процессы обмена веществ у них претерпевают существенные изменения, особенно в период подготовки к зиме. Нами изучена динамика содержания липидов в почках березы повислой и березы пушистой (популяция 3, близ д. Царевичи) в зависимости от годичного цикла их развития в условиях Карелии. Сезонную динамику накопления липидов в почках мы проследили в период от их заложения (июль) до распускания (апрель-май). Анализировали отдельно по три дерева каждого вида. Такой подход давал основание полагать, что в течение изученного периода исследовались липиды, синтезируемые одним и тем же деревом на одном и том же уровне кроны. За счет этого фактически исключалась метамерная и индивидуальная изменчивость признака.

**Изменение суммарного количества липидов (в % от абс. сух. в-ва) в почках березы повислой и березы пушистой (популяция 3) от начала их заложения до распускания (средние данные)**

Месяц	Береза повислая	Карельская береза	Береза пушистая
Июль	42,4 ± 0,8	45,1 ± 0,7	40,0 ± 1,5
Август	47,0 ± 1,1	46,8 ± 1,0	48,0 ± 0,6
Сентябрь	39,5 ± 0,8	41,5 ± 1,1	43,9 ± 0,1
Октябрь	40,1 ± 1,0	38,9 ± 0,6	51,1 ± 1,1
Декабрь	43,1 ± 0,6	39,3 ± 1,1	53,2 ± 0,4
Январь	42,0 ± 0,4	41,1 ± 0,8	55,7 ± 0,2
Апрель	39,5 ± 1,2	38,7 ± 1,1	44,4 ± 1,3

В почках березы повислой и карельской березы количество липидов в течение года в среднем колеблется от 38,7 до 47,0% (табл. 16). Довольно высокое содержание этих веществ отмечено в июле, в период заложения и роста почек и после прекращения роста побегов в длину. В сентябре-октябре происходит некоторый спад, что, вероятно, связано с подготовкой растений к зиме. В литературе (Оканенко, 1974; Царегородцева, 1975) имеются подобные данные и для других древесных растений. В конце осени—начале зимы в сформировавшихся почках березы повислой снова происходит повышение содержания липидов, однако значения ниже, чем в августе. Следует отметить, что данные разных лет (1975/76, 1976/77 и 1999/2000 гг.) достаточно близки и дают однотипную картину динамики содержания липидов в почках этого вида (рис. 37). На этом основании можно сделать вывод, что значительное накопление липидов в почках березы повислой наблюдается в июле—августе. Затем, после некоторого снижения, происходит новый подъем (в зимний период). Минимальные значения количества липидов в почках этого вида зарегистрированы в мае. Аналогичные данные получены и для карельской березы (см. рис. 37).

В почках березы пушистой содержание липидов в процессе развития растений изменяется в пределах от 40,0 до 55,7% (см. табл. 16). В период роста и дифференциации почек (июль) количество липидов у березы пушистой несколько ниже, чем у березы повислой или карельской. В августе наблюдается их увеличение, а в сентябре — некоторое снижение. Максимальное содержание липидов в сформировавшихся почках березы пушистой отмечено зимой (декабрь—февраль). В период набухания и распускания почек происходит постепенное снижение количества липидов (см. рис. 37).



**Рис. 37.** Сезонная динамика липидов (в % от абсолютно сухого вещества) в почках березы пушистой (1), повислой (2) и карельской (3) и метеорологические условия в период 1975/76 (А) и 1976/77 гг. (Б)

Изучение сезонной динамики показало, что в целом в сформировавшихся почках березы пушистой количество липидов выше по сравнению с таковыми у березы повислой. Разница по данному признаку между видами может достигать 10–15% от абсол. сухого вещества. Ввиду того, что береза пушистая произрастает севернее, чем береза повислая, и занимает более суровые для роста и развития экологические ниши, можно предположить, что накопление липидов является одним из показателей адаптации этого вида к условиям существования. По

всей вероятности, липиды активно участвуют в изменениях обмена веществ в осенне-зимний период и повышают устойчивость растений к низким температурам и другим неблагоприятным факторам зимы.

Метеорологические условия в годы исследования сезонной и географической изменчивости содержания и жирнокислотного состава в почках березы для обоих регионов различались по температуре воздуха и количеству осадков, хотя были довольно типичными. Так, в Карелии, июль и август 1975 г. (см. рис. 37, А) – фаза формирования почек – характеризовались более высокими и среднемесячными и абсолютными (максимальными и минимальными) температурами воздуха по сравнению с этими месяцами 1976 г. (см. рис. 37, Б). Кроме того, в этот период выпало в 2,5 раза меньше осадков, чем в 1976 г. Наиболее дождливым был август 1976 г. (149,3 мм). Сентябрь (период активной подготовки

**Сезонная динамика содержания суммарных липидов  
(в % от абс. сухого в-ва) в почках березы (популяция 4)  
в условиях Кольского п-ова (предгорье Хибин)**

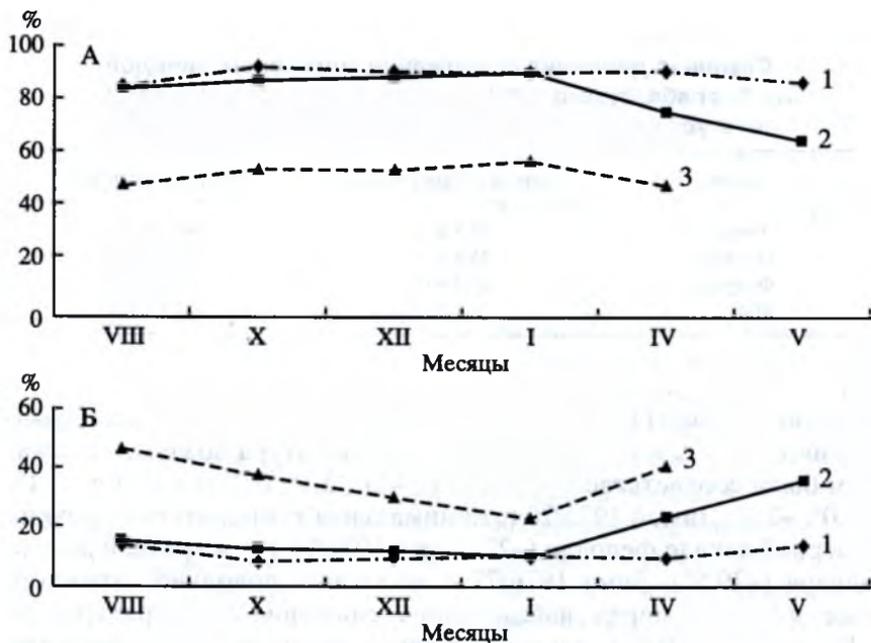
Месяц	Береза субарктическая	Береза повислая
Август	45,9 ± 1,0	40,6 ± 0,3
Октябрь	45,8 ± 0,5	37,9 ± 1,1
Февраль	45,2 ± 0,9	37,0 ± 0,8
Май	26,1 ± 0,3	25,1 ± 0,4

растений к зиме) в 1975 г. также оказался более теплым в сравнении с 1976 г. и менее влажным. Температура воздуха по декадам была соответственно в 1975 г.: 4,6°, 2,1°, 0,2° и в 1976 г.: 2,1°, -3,0°, -2,3°. Зимой 1975/76 г. минимальная температура отмечена в первой декаде февраля (-27,2°) а в 1976/77 г. – в третьей декаде января (-29,5°). Зима 1976/77 г. оказалась довольно затяжной: еще в конце марта наблюдалось снижение температуры до -10,2°. Весна 1977 г. согласно данным среднемесячной температуры воздуха, мало отличалась от весны 1976 г., но характеризовалась большим количеством осадков (в мае 93,4 мм).

Различия между видами по содержанию липидов, выявленные в южной части Республики Карелия, подтвердились при изучении берез, произрастающих на Кольском полуострове (популяция 4). Результаты показали, что почки березы субарктической (подвид березы пушистой) (*B. pubescens* Ehrh., subsp. *subarctica* (Orl.)) также отличаются высоким содержанием липидов по сравнению с березой повислой, произрастающей в том же районе, независимо от срока взятия пробы (табл. 17).

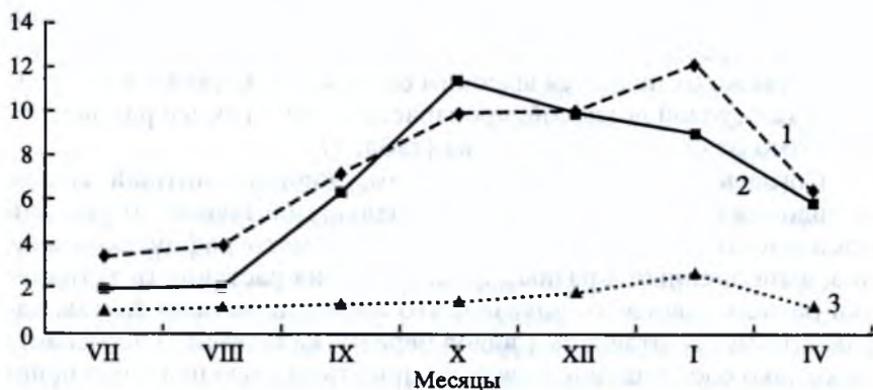
Согласно литературным данным, жирнокислотный состав липидов является достаточно вариабельным и зависит от условий произрастания растений. Двухлетний хроматографический анализ, выполненный в разные фазы развития растений (в технически равных условиях), показал, что жирнокислотный состав, характерный для отдельных видов березы, качественно не меняется, однако соотношение между количеством насыщенных и ненасыщенных, а также между отдельными жирными кислотами изменяется в зависимости от сезонного развития растений и особенностей вида.

В период формирования почек (июль-август) содержание ненасыщенных жирных кислот в почках березы повислой составляет около 80% (рис. 38, А). В дальнейшем их количество повышается, достигая максимальных значений в зимний период (93,2%



**Рис. 38.** Динамика содержания ненасыщенных (А) и насыщенных (Б) жирных кислот в почках берез, произрастающих в южной части Карелии

Береза: 1 – повислая, 2 – карельская, 3 – пушистая



**Рис. 39.** Сезонная динамика величины коэффициента ненасыщенности липидов, содержащихся в почках березы (Карелия)

Береза: 1 – повислая, 2 – карельская, 3 – пушистая

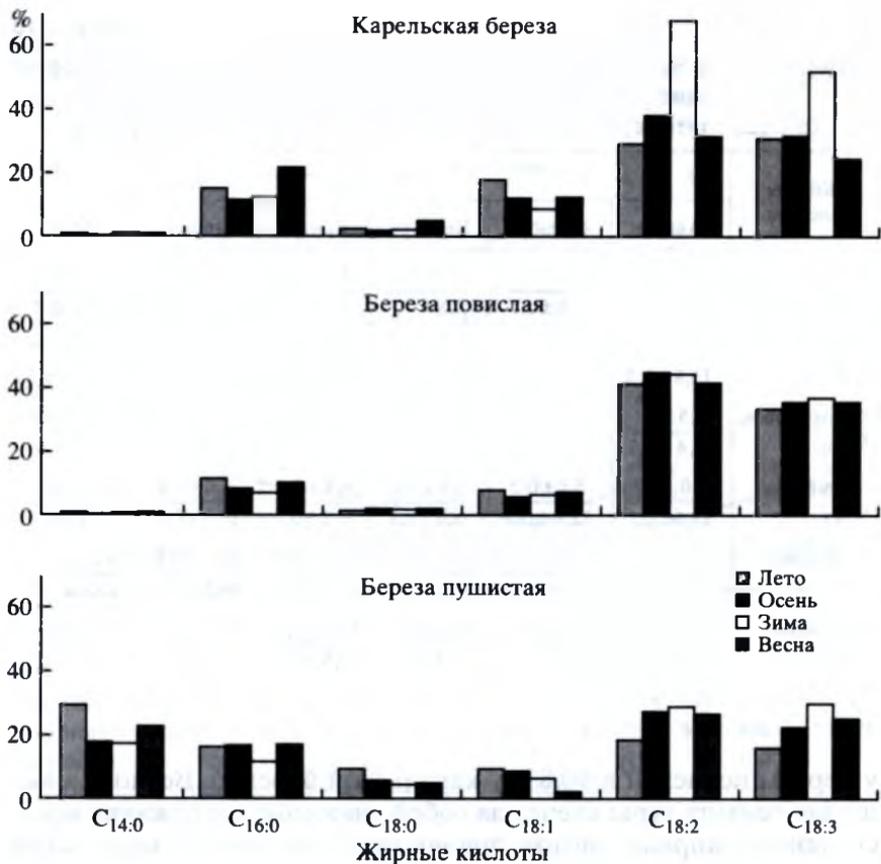
**Содержание (в %) основных жирных кислот в липидах почек березы повислой (в числителе) и карельской березы (в знаменателе) (Карелия) в осенне-зимне-весенний период**

Жирная кислота	Месяцы					
	Август	Октябрь	Декабрь	Январь	Апрель	Май
Миристиновая, C <sub>14:0</sub>	0,8±0,1	0,5±0,1	0,4±0,1	1,0±0,2	0,7±0,2	0,6±0,2
	0,7±0,2	0,6±0,1	0,8±0,1	0,7±0,1	1,3±0,1	1,5±0,2
Пальмитиновая, C <sub>16:0</sub>	11,9±0,3	8,7±0,3	8,4±0,3	6,0±0,3	9,3±0,3	11,4±0,8
	15,8±0,3	12,2±0,2	10,1±0,2	7,9±0,3	18,9±0,2	26,7±0,7
Стеариновая, C <sub>18:0</sub>	1,5±0,1	1,9±0,2	1,4±0,2	1,6±0,1	1,5±0,1	1,7±0,0
	2,4±0,1	1,7±0,1	1,6±0,1	1,3±0,2	3,3±0,1	7,1±0,6
Олеиновая, C <sub>18:1</sub>	8,0±0,2	5,8±0,2	5,9±0,0	6,8±0,3	6,0±0,1	8,1±0,3
	18,6±0,1	12,4±0,2	6,0±0,1	6,2±0,1	10,3±0,2	15,9±0,5
Линолевая, C <sub>18:2</sub>	42,9±0,1	46,3±0,4	46,0±0,2	46,1±0,2	45,1±0,2	41,3±0,5
	30,5±0,3	39,9±0,4	47,2±0,9	46,4±0,6	39,5±0,4	25,6±0,4
Линоленовая, C <sub>18:3</sub>	35,0±0,1	36,9±0,2	38,0±0,3	38,6±0,2	37,2±0,2	36,9±0,4
	32,2±0,2	32,8±0,5	34,3±0,6	37,5±0,6	26,8±0,1	23,5±0,3

у березы повислой и 90,8% у карельской березы). Весной повышение температуры влечет за собой снижение содержания ненасыщенных жирных кислот, причем особенно резко у карельской березы, у которой количество этих веществ уменьшается в 1,4 раза (89,1% в январе и 63,9% в мае); у нее в период набухания почек, перед распусканием (май) отмечается (см. рис. 38, Б) максимальное содержание насыщенных кислот (36,2%).

Динамика суммы насыщенных жирных кислот липидов, содержащихся в почках березы пушистой, носит сходный характер: минимальное содержание насыщенных кислот зафиксировано в январе (см. рис. 38, Б), когда сумма ненасыщенных достигает максимальных значений (57,6%). Коэффициент ненасыщенности липидов почек березы (т.е. отношение суммы ненасыщенных жирных кислот к сумме насыщенных) в пределах каждого вида также увеличивается с наступлением холодного времени года (рис. 39).

Анализ полученных данных показал, что среди ненасыщенных основную фракцию в почках как березы повислой, так и карельской березы составляют линолевая (C<sub>18:2</sub>) и линоленовая (C<sub>18:3</sub>) жирные кислоты. Сумма их составляет около 80% от общего количества, причем такое преобладание этих кислот наблюдается постоянно (табл. 18, рис. 40). В меньшем количестве



**Рис. 40.** Сезонная динамика содержания основных жирных кислот в почках различных берез в условиях Карелии

содержатся насыщенные – пальмитиновая (C<sub>16:0</sub>) и олеиновая (C<sub>18:1</sub>), и лишь 2–3% приходится на стеариновую (C<sub>18:0</sub>) и миристиновую кислоты (C<sub>14:0</sub>).

Содержание отдельных жирных кислот на различных фазах развития почек также не одинаково. При снижении температуры воздуха с июля по декабрь содержание линолевой и линоленовой кислот в липидах почек обоих видов увеличивается, в то время как олеиновой – уменьшается (рис. 40, табл. 18, 19). В динамике содержания пальмитиновой кислоты прослеживается обратная картина: с понижением температуры внешней среды происходит снижение ее количества (с 11,9% в августе против 8,0% в январе у березы повислой и с 12,8% против 8,9% соответственно у карельской березы).

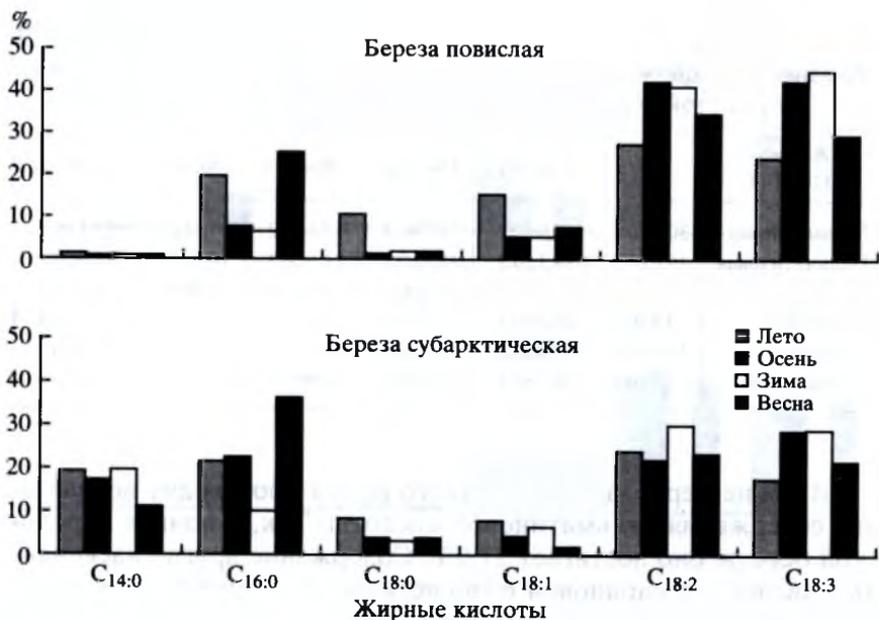
**Изменение содержания основных жирных кислот в почках березы пушистой (Карелия) в осенне-зимне-весенний период**

Жирные кислоты	Июль	Сентябрь	Октябрь	Декабрь	Январь	Апрель
Миристиновая	30,0±0,3	16,9±0,7	19,1±0,4	17,8±0,2	17,5±0,1	23,1±0,1
Пальмитиновая	16,6±0,3	19,1±0,2	15,0±0,2	12,6±0,3	10,9±0,1	17,6±0,3
Стеариновая	9,3±0,1	6,8±0,2	4,3±0,1	4,6±0,3	3,9±0,1	5,0±0,1
Олеиновая	9,4±0,3	10,3±0,1	7,9±0,2	6,0±0,1	7,6±0,1	2,2±0,1
Линолевая	18,7±0,3	27,4±0,2	28,1±0,3	28,0±0,1	30,6±0,2	26,8±0,4
Линоленовая	15,9±0,3	19,5±0,1	25,8±0,5	30,9±0,3	29,8±0,2	25,2±0,3

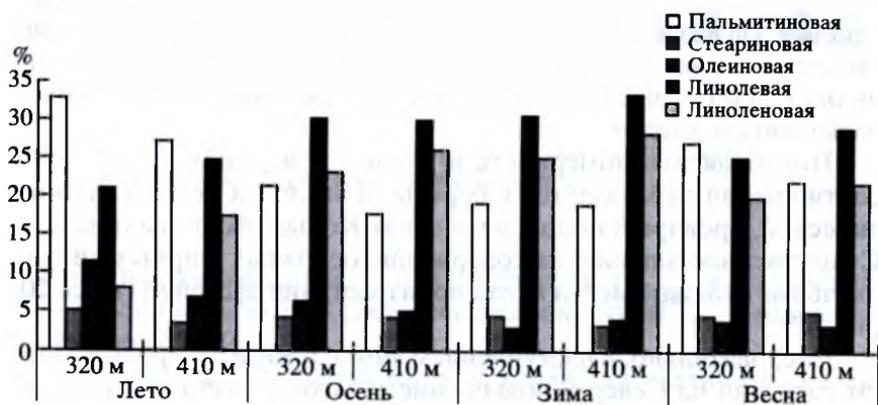
В конце периода вынужденного покоя происходит возрастание содержания пальмитиновой кислоты. Так, в почках карельской березы оно достигает 27,6%. Содержание других насыщенных кислот – стеариновой и миристиновой – колеблется в узких границах и остается практически постоянным в течение годичного цикла развития почек. Отсюда следует, что изменчивость суммы насыщенных кислот определяется в основном изменчивостью содержания пальмитиновой кислоты у березы повислой, а у карельской березы – также в значительной степени пальмитиновой кислоты и, кроме того, весной – небольшим повышением стеариновой кислоты. Содержание миристиновой кислоты не оказывает существенного влияния на динамику общей суммы насыщенных кислот.

Подобная закономерность в динамике жирных кислот и их соотношении наблюдается у березы повислой и березы субарктической, произрастающих в условиях Кольского п-ова (рис. 41). Существенное влияние на содержание основных жирных кислот оказывает также высота места произрастания растений (табл. 20, рис. 42).

Следовательно, с наступлением зимы, а также с продвижением растений на Север и повышением высоты места их произрастания над уровнем моря количество ненасыщенных жирных кислот у березы повислой и карельской березы увеличивается, и это происходит в основном за счет линолевой и линоленовой кислот. В течение года заметно меняется содержание пальмитиновой кислоты: в начале зимы доля ее уменьшается, а к весне возрастает, что приводит к повышению общего содержания насыщенных жирных кислот в весенний период. Отличительной особенностью березы пушистой является высокое содержание миристиновой кислоты (до 25%), концентрация которой изменя-



**Рис. 41.** Сезонная динамика содержания основных жирных кислот в почках берез в условиях Кольского п-ова



**Рис. 42.** Сезонная динамика содержания основных жирных кислот в почках березы извилистой в условиях Кольского п-ова

**Влияние высоты места произрастания березы извилистой  
на сезонную динамику основных жирных кислот в почках (в %)**

Месяц определения	Высота над ур. моря, м	Пальмитиновая	Стеариновая	Олеиновая	Линолевая	Линоленовая
Август	410	27,1 ± 0,3	3,4 ± 0,1	6,7 ± 0,2	24,6 ± 0,4	17,2 ± 0,2
	320	32,8 ± 0,3	4,9 ± 0,1	11,4 ± 0,2	20,9 ± 0,1	8,0 ± 0,2
Декабрь	410	17,7 ± 0,3	4,2 ± 0,1	5,0 ± 0,1	29,8 ± 0,4	26,0 ± 0,3
	320	21,2 ± 0,1	4,1 ± 0,1	6,3 ± 0,1	30,0 ± 0,3	23,1 ± 0,3
Февраль	410	18,8 ± 0,3	3,2 ± 0,7	3,9 ± 0,6	33,3 ± 0,3	28,2 ± 0,4
	320	19,0 ± 0,2	4,4 ± 0,1	3,0 ± 0,2	30,5 ± 0,1	25,0 ± 0,1
Май	410	22,1 ± 0,1	4,9 ± 0,1	3,3 ± 0,1	29,0 ± 0,2	21,9 ± 0,1
	320	27,1 ± 0,8	4,6 ± 0,2	3,9 ± 0,1	25,1 ± 0,3	19,9 ± 0,2

ется в обратной зависимости по сравнению с содержанием линолевой и линоленовой кислот. Количество миристиновой кислоты в почках березы повислой и карельской березы колеблется в узких границах: соответственно от 0,4 до 1,0% и от 0,5 до 1,5%.

Изучение сезонной динамики количества липидов и их жирнокислотного состава в почках березы повислой и березы пушистой, произрастающих в одном и том же географическом районе, дают основание считать, что различия между ними обусловлены в значительной мере генотипическими особенностями этих видов и неодинаковой их реакцией на одни и те же условия произрастания.

**Возрастная изменчивость.** Многолетние исследования содержания липидов в почках березы повислой и березы пушистой выявили тенденцию увеличения их количества у растений с возрастом. Так, изучение 20–30-летних гибридных растений березы свидетельствует о содержании в почках от 32 до 45% липидов в зависимости от варианта скрещивания. На основании биохимических исследований хлороформ-метанольных экстрактов почек 40–45-летних деревьев, произрастающих в Карелии (близ д. Утуки) и на Кольском полуострове (близ ж. д. ст. Хибины), количество липидов в почках березы повислой в среднем составляет около 37,2%, березы пушистой 47,4%. Изучение сезонной динамики содержания липидов в почках 50–60-летних деревьев выявило значительное увеличение суммарных липидов у березы пушистой до 55,7%, у березы повислой до 42,5%. Вероятно, это связано с тем, что естественный отбор благоприятствует растениям, в почках которых с возрастом содержание липидов повышается.

#### 4.4. ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЛИПИДОВ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА В ПОЧКАХ БЕРЕЗЫ ПРИ ПРОДВИЖЕНИИ НА СЕВЕР

Изменчивость в зависимости от широтного или меридионального произрастания С.А. Мамаев (1973) определяет как географическую, или эколого-географическую.

В связи с тем, что березовые формации в Карело-Мурманском регионе простираются на Север на расстояние свыше 1 тыс. км и имеют различную ландшафтную структуру, эти факторы должны отражать определенные изменения морфо-физиологических признаков у березы.

Наши исследования показали, что относительное содержание отдельных жирных кислот, а также степень их ненасыщенности существенным образом зависят от условий окружающей среды. Представляло интерес определить, в каких пределах могут варьировать по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках основные виды березы в зависимости от географического места их произрастания. Эти изменения мы проследили на одновозрастных популяциях березы повислой, расположенных в условиях Карелии (61°45' с.ш.) и центральной части Кольского полуострова (67°31' с.ш.). По мере продвижения на Север, как известно, ухудшаются природно-климатические условия произрастания растений. Температура воздуха на Кольском полуострове в течение всего года ниже, чем в Карелии, на 2–6°.

При сравнении изменений метеорологических условий в южной части Карелии и центральной части Кольского п-ова заметна значительная разница среднедекадных (до 10,6°) и среднемесячных (до 4,2°) значений температуры воздуха (табл. 21). В 1976/77 г. на Кольском п-ове лето было довольно сухим, тогда как зимние месяцы и ранняя весна характеризовались большим количеством осадков по сравнению с Карелией. При поднятии в высоту над уровнем моря (на 110 м) температура воздуха имела тенденцию снижения на 0,5–1,5°, а количество осадков возрастало.

Следовательно, и зимой, и во время вегетационного периода древесные растения на Кольском п-ове произрастают в более суровых природно-климатических условиях, чем, например, в южной части Карелии.

Сравнительный анализ показал, что при продвижении с юга на север количество липидов в почках березы повислой возрастает (табл. 22). Так, почки березы повислой, собранные в августе, содержали липидов на 0,6%, а в декабре – на 2,6% больше

Таблица 21

**Изменение метеорологических условий в Карелии и на Кольском п-ове в период от закладки почек березы до их распускания**

Месяц	Средняя температура воздуха, °С						Осадки, мм (сумма)	
	Среднемесячная		Максимальная		Минимальная			
	Карелия	Хибины	Карелия	Хибины	Карелия	Хибины	Карелия	Хибины
Июнь	–	7,9	–	12,6	–	3,5	–	35,8
Июль	15,5	13,5	21,5	18,4	8,1	8,8	64,4	38,4
Август	12,4	11,9	19,1	16,9	7,1	7,3	97,6	57,9
Сентябрь	9,5	3,9	16,5	7,6	3,1	0,0	85,5	47,5
Октябрь	0,6	–2,5	7,3	0,5	–6,5	–6,0	21,2	31,3
Ноябрь	–2,2	–	3,8	–	–9,9	–	45,7	–
Декабрь	–5,3	–8,9	–0,5	–5,1	–15,9	–13,3	42,4	31,0
Январь	–12,8	–13,5	–2,6	–9,6	–26	–18,6	22,5	26,3
Февраль	–10,7	–12,9	–1,3	–9,5	–24,6	–16,9	19,0	39,4
Март	–5,3	–8,7	2,5	–14,3	–15,8	0,2	39,0	53,85
Апрель	1,6	–2,4	7,4	–6,6	–4,3	1,8	33,2	50,35
Май	8,8	4,5	17,7	9,1	1,3	0,1	62,1	20,9

**Изменение содержания липидов в почках основных видов березы,  
произрастающих в разных географических районах  
(в % от абс. сух. в-ва)**

Географический район	Широта	Долгота	Месяц	Береза повислая	Береза пушистая
Кольский п-ов (близ ж.д. ст. Хибинны)	67°31'	33°45'	Август	42,6±0,6	46,9±0,8
			Декабрь	38,5±0,2	48,2±0,3
Южная часть Республики Карелия (близ д. Утуки)	61°45'	34°19'	Август	42,0±0,7	42,2±0,5
			Декабрь	36,0±0,3	46,1±0,3

в Мурманской обл., чем в Карелии. Более отчетливые различия проявляются при сравнении растений березы пушистой, произрастающих в южной части Республики Карелия (популяция 1), и ее разновидности – березы субарктической, произрастающей на Кольском полуострове (популяция 4), независимо от срока взятия пробы. Разница между ними по содержанию липидов в почках составила в августе 5–6% (см. табл. 22), в декабре – 2–3%. Суровый климат Кольского п-ова способствовал более интенсивному накоплению липидов. Видовая специфика повышенного содержания липидов в почках березы пушистой по сравнению с березой повислой, выявленная в Карелии, подтвердилась при изучении популяций берез, произрастающих на Кольском полуострове.

В публикациях имеются сведения о существенном влиянии на содержание липидов высоты места произрастания растений над уровнем моря. Исследования, проведенные нами, показали, что в почках березы извилистой (*B. pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb.) Nym.), произрастающей на западном склоне горы Вудъявчорр (Кольский п-ов) на высоте 410 м над ур. м. (популяция 5), содержание липидов выше, чем у таковой на высоте 320 м над ур. м. (популяция 6) (табл. 23). Подобная зависимость сохраняется в течение всего годового цикла развития растений. Это еще раз подтверждает адаптивный характер изменения липидов в почках березы в связи с действием экстремальных факторов внешней среды.

Исследование изменения ненасыщенности жирнокислотного состава липидов в почках березы повислой в зависимости от географического места произрастания растений показало, что уровень накопления ненасыщенных жирных кислот выше на Кольском п-ове по сравнению с южной частью Карелии. Такая зако-

Таблица 23

**Сезонная динамика содержания липидов (в % от абс. сух. в-ва) в почках березы извилистой, произрастающей на западном склоне г. Вудъявчорр в зависимости от высоты над уровнем моря**

Месяц	Высота над уровнем моря, м	
	320	410
Август	36,2±0,5	41,5±0,5
Октябрь	32,8±0,4	35,4±0,3
Февраль	31,8±0,2	32,7±0,3
Май	30,6±0,7	31,5±0,5

Таблица 24

**Эколого-географическая изменчивость березы по содержанию ненасыщенных жирных кислот в почках (в % от абс. сух. в-ва)**

Месяц	Карелия	Кольский п-ов
	Береза повислая	
Октябрь	82,8±0,1	86,5±0,7
Январь	82,7±0,8	90,5±0,4
Май	77,8±0,3	76,1±1,0
	Береза пушистая	
Декабрь	52,9±0,3	54,2±0,1
Февраль	57,7±0,2	60,3±0,4
Апрель	48,4±0,2	52,3±0,3

номерность сохраняется в течение осенне-зимне-весеннего периода (табл. 24).

Сопоставление результатов по данному признаку, полученных при анализе липидов березы пушистой из южной части Республики Карелия и березы субарктической с Кольского полуострова, обнаруживают подобную тенденцию увеличения количества ненасыщенных жирных кислот у деревьев, произрастающих в условиях более сурового климата. В почках березы извилистой по мере повышения места произрастания над уровнем моря содержание таких кислот также увеличивается (табл. 25).

Содержание групп жирных кислот с разной степенью ненасыщенности различно. В покоящихся почках березы повислой как в Карелии, так и в Мурманской области (рис. 43) преобладают диеновые и триеновые жирные кислоты. В распускающихся почках их содержание несколько снижается. Подобные результаты получены и для карельской березы, произрастающей в Каре-

**Содержание ненасыщенных жирных кислот (в % от абс. сух. в-ва)  
в зависимости от высоты места произрастания березы**

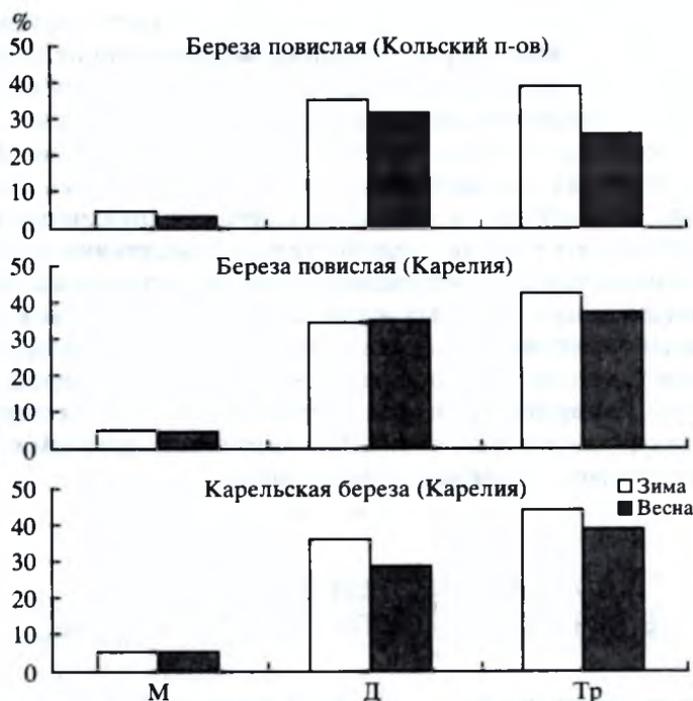
Месяц	Высота над ур. м., м	
	320	410
Август	44,5±0,2	54,5±0,1
Декабрь	55,1±0,8	64,7±0,1
Февраль	52,1±0,3	60,3±0,3
Май	43,9±0,2	46,3±0,4

лии, и для березы пушистой и ее разновидностей независимо от условий их произрастания.

Таким образом, в зимний период и в условиях более сурового существования у изученных видов березы наблюдается увеличение содержания ненасыщенных жирных кислот в почках. Очевидно, что это не случайно, так как степенью ненасыщенности жирных кислот определяется их физическое состояние: чем больше степень ненасыщенности, тем выше молекулярная подвижность кислоты и ниже точка плавления, которая в свою очередь способствует сохранению жидкой консистенции в условиях холода, и тем самым защищает живые клетки. Кроме того, с увеличением степени ненасыщенности возрастает скорость окисления жирных кислот.

Анализ хроматограмм метиловых эфиров жирных кислот почек березы повислой и березы субарктической (северная разновидность березы пушистой), произрастающих в условиях Кольского полуострова, показал, что с изменением географической широты качественный состав липидов в пределах вида остается постоянным. Различия между видами, выявленные в Карелии, с продвижением на север сохраняются. Повышение высоты места произрастания растений над уровнем моря также не оказывает влияния на изменение жирнокислотного состава липидов у растений одного и того же вида.

В целом исследования показали, что изменение содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках березы повислой и березы пушистой в пределах дерева незначительно. Индивидуальная изменчивость в популяциях по изученным признакам обнаруживает слабую зависимость от специфики видов и характеризуется низким уровнем, однако для селекционных целей можно выделить исходные особи с повышенным или пониженным содержанием липидов или отдельных жирных кислот. Результаты изучения сезонной динамики липидов и относитель-



**Рис. 43.** Соотношение моно- (М), ди- (Д), триеновых (Тр.) жирных кислот в покоящихся и распускающихся почках березы повислой и карельской березы в условиях Карело-Мурманского региона

ного содержания жирных кислот подтвердили их адаптивную роль в почках. Проведенные исследования показали, что содержание липидов и их жирнокислотный состав в почках основных видов березы, произрастающих в Карело-Мурманском регионе, являются видоспецифичными признаками. Метеорологические условия года и место произрастания растений влияют на уровень накопления липидов и соотношение жирных кислот, однако эти изменения носят модификационный ненаследственный характер. Наследственные же различия между видами сохраняются независимо от времени года, географического распространения растений и высоты места их произрастания. Указанные различия подтверждены изучением метамерной, внутривидовой (индивидуальной, сезонной) и межвидовой (географической) изменчивости берез по данному признаку.

Таким образом, сравнительный анализ популяций основных видов березы, произрастающих в Карело-Мурманском регионе, выявил повышенное содержание липидов в сформировавшихся

почках березы пушистой и ее разновидностей по сравнению с березой повислой. Впервые установлена видовая специфика их по жирнокислотному составу: в почках березы повислой и ее разновидностей доминирует линолевая и линоленовая жирные кислоты, в почках березы пушистой и ее разновидностей в значительных количествах накапливаются короткоцепочковые жирные кислоты. Это дает основание считать, что обнаруженные различия обусловлены в значительной степени генотипическими особенностями видов. В то же время степень ненасыщенности липидов и содержание отдельных жирных кислот может в значительной степени изменяться под влиянием условий окружающей среды. Ненасыщенность жирнокислотного состава липидов почек изучаемых берез возрастает с наступлением холодного времени года, с продвижением растений на Север и повышением высоты места их произрастания над уровнем моря.

#### **4.5. ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ В ПОЧКАХ ГИБРИДНОГО ПОТОМСТВА БЕРЕЗЫ**

Исследования, проведенные на различных органах и тканях основных видов березы, произрастающих на территории Фенно-скандии, показали, что виды четко отличаются по содержанию липидов, по качественному составу, а также по соотношению отдельных жирных кислот. Установлено, что липиды почек березы повислой на 80–85% состоят из жирных кислот с углеродной цепочкой из 18 атомов, тогда как у березы пушистой содержание этих кислот составляет только 40–50% от общего количества. Кислоты типа  $C_{18}$  включают насыщенную стеариновую кислоту и ненасыщенные жирные кислоты с различным числом двойных связей в алифатической цепи – это олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты. Липиды почек березы пушистой характеризуются значительным содержанием короткоцепочковых жирных кислот. Выявление видовых признаков у берез проводили с учетом внутривидовой изменчивости особей, влияния природно-климатических условий произрастания, сезонной динамики. Сравнительный анализ показал наличие определенных закономерностей в качественном и количественном распределении липидов по органам и тканям растений, что в значительной степени определяется генотипом растения и может служить таксономическим признаком.

Выше было показано (гл. 2), что в условиях Карело-Мурманского региона наблюдается естественная гибридизация березы

повислой и березы пушистой. В результате достаточно часто “стираются” характерные для видов морфологические признаки побегов. Возникает естественный вопрос: если жирнокислотный состав липидов в почках является видоспецифичным, каким он будет у гибридных растений?

Согласно литературным данным (McNair, 1945; Purdy, Truter, 1961; Hansen, Boderik, 1968; Hopkins et al., 1968; Anderson et al., 1969 a, b; Jamieson, Reid, 1969, 1971 a, b; 1972; Vickery, 1971; Laseter et al., 1973) в случае морфологической неопределенности видов, в том числе древесных растений, для их идентификации в качестве таксономического показателя, а также для установления филогенетических связей между отдельными систематическими группами растений можно использовать жирнокислотный состав липидов. Вместе с тем практически отсутствуют данные об изменении этого показателя в гибридных поколениях.

Для исследования содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках были отобраны типичные деревья березы повислой, березы пушистой, карельской березы, а также 29 гибридов первого поколения, полученных от различных вариантов контролируемого внутри- и межвидового скрещивания, проведенного в 1964 г. (табл. 26).

У карельской березы по форме роста выделяют высокоствольные растения, короткоствольные и кустообразные (Vetchinnikova, 1998a). По типу поверхности ствола ее характеризуют как шаровидноутолщенную, мелкобугорчатую и ребристую. В связи с этим в исследованиях участвовали гибриды карельской березы, различающихся формой роста и характером поверхности ствола.

Результаты изучения гибридного потомства, полученного от внутри- и межвидового скрещивания березы, свидетельствуют о том, что в составе липидов почек гибридных растений имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий четко определить видовую принадлежность отдельных особей. Способность видов к большему или меньшему накоплению отдельных жирных кислот в липидах устойчиво сохраняется в потомстве. На рис. 44 представлены хроматограммы, отражающие жирнокислотный состав липидов почек гибридных растений от скрещивания карельской березы с карельской березой, карельской березы с березой пушистой, березы пушистой с карельской березой. Обнаружено полное соответствие гибридов по жирнокислотному составу липидов почек родительским растениям: при сравнении жирнокислотного состава липидов почек материнского, отцовского и гибридного растений без дополнительных расчетов просматривается высокая степень сходства гибридов с одним из ро-

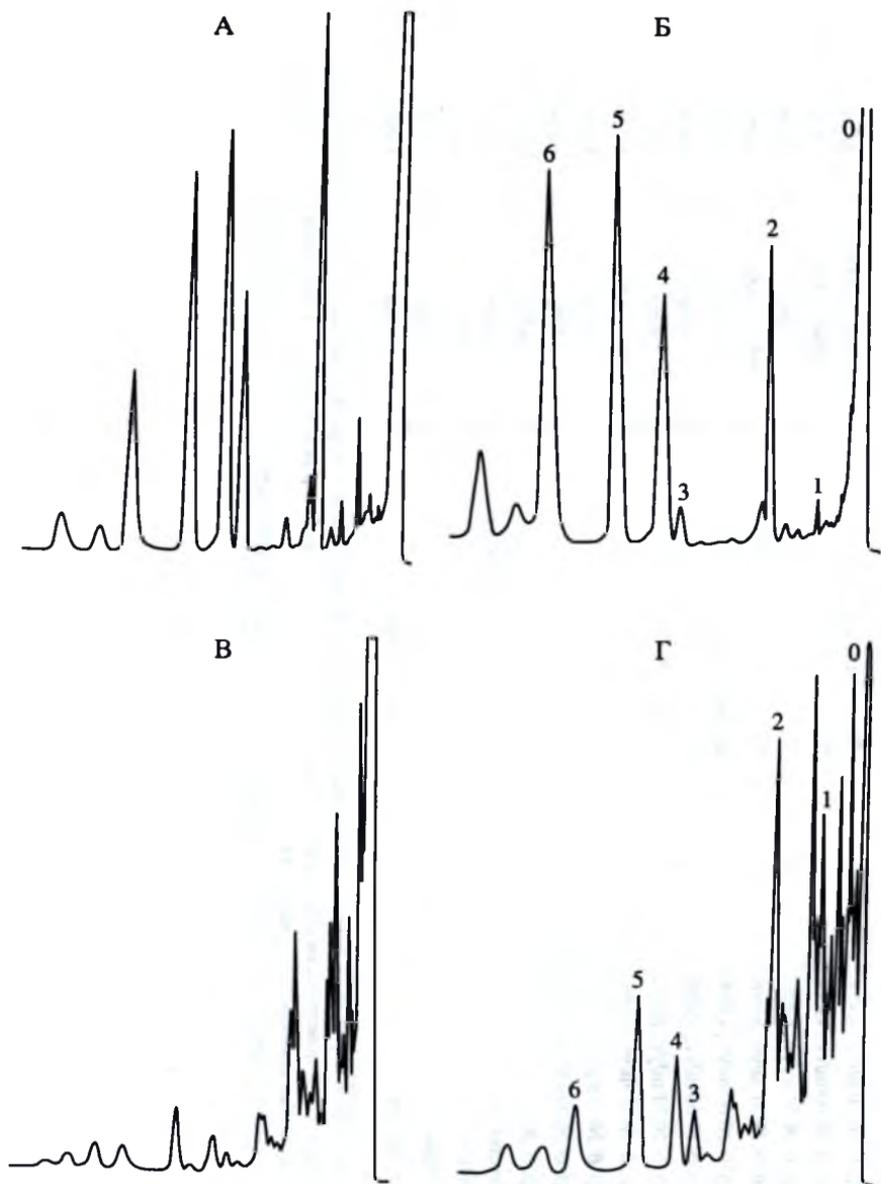
Таблица 26

## Происхождение гибридных растений березы, их характер поверхности ствола и форма роста

Дерево, №	Материнское растение	Отцовское растение	Гибридные растения	
			Характер поверхности ствола	Форма роста
139	Б. повислая	Б. повислая	б/пр.	в/ств.
304	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	"	б/пр.	в/ств.
307	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	"	м/буг. +ш/ут.	к/ств.
463	Кар.б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	б/пр.	в/ств.
468	Кар. б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	буг.	к/ств.
735	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	"	б/пр.	в/ств.
736	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	"	м/буг.	к/ств.
350	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	Кар. б. № 332 + 102 м/буг	б/пр.	в/ств.
353	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	Кар. б. № 332 + 102 м/буг	буг.	к/ств.
511	Кар. б. № 115 ребр., в/ств.	Кар. б. № 328 ребр., в/ств.	м/буг.	к/ств.
563	Кар. б. № 115 ребр., в/ств.	Кар. б. № 332 + 102 м/буг	б/пр.	в/ств.
567	Кар. б. № 115 ребр., в/ств.	Кар. б. № 332 + 102 м/буг	м/буг. + ребр.	к/ств.
712	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	Кар.б № 89, буг.	б/пр.	в/ств.
723	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	Кар. б. № 89, буг.	буг. + м/буг.	к/ств.

336	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	Самоопыление	м/буг. + ребр.	в/ств.
342	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	"	м/буг. + буг.	к/ств.
456	Кар. б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	б/пр.	в/ств.
457	Кар. б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	ребр. + м/буг.	в/ств.
276	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	Б. пушистая	ш/ут.	к/ств.
282	Кар. б. № 60 ш/ут., к/ств.	"	б/пр.	в/ств.
393	Кар. б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	б/пр.	в/ств.
398	Кар. б. № 51 ш/ут., в/ств.	"	буг. + м/буг.	к/ств.
533	Кар. б. № 115 ребр., в/ств.	"	б/пр.	в/ств.
728	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	"	б/пр.	в/ств.
729	Кар. б. № 273 м/буг., куст.	"	м/буг.	к/ств.
878	Б. пушистая	Кар. б. № 332 + 102 м/буг	б/пр.	в/ств.
891	Б. пушистая	Б. повислая	б/пр.	в/ств.
899	Б. пушистая	"	б/пр.	в/ств.
907	Б. пушистая	Самоопыление	б/пр.	в/ств.

Примечание. Б. кар. – карельская береза, в/ств. – высокоствольная форма, к/ств. – короткоствольная, куст. – кустообразная, ш/ут. – шаровидноутолщенный тип поверхности ствола, буг. – бугорчатый, м/буг – мелкобугорчатый, ребр. – ребристый, б/пр. – береза с обычной текстурой древесины (без признаков узорчатости).



**Рис. 44.** Хроматограммы метиловых эфиров жирных кислот липидов почек гибридных растений

А – карельской березы с карельской березой (дерево № 350); Б – карельской березы с березой пушистой (№ 276); В – березы пушистой с карельской березой (№ 878); Г – карельской березы с березой пушистой (№ 729), где 0 – растворитель (гексан), 1 – миристиновая, 2 – пальмитиновая, 3 – стеариновая, 4 – олеиновая, 5 – линолевая, 6 – линоленовая жирные кислоты

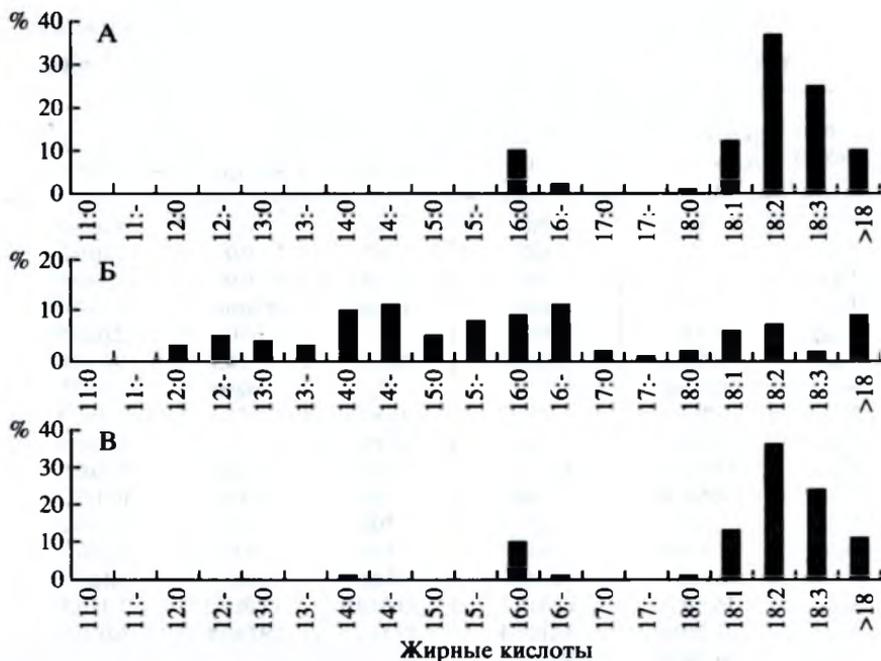


Рис. 45. Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов почек материнского растения – карельской березы (А); отцовского – березы пушистой (Б); гибридного – от скрещивания карельской березы с березой пушистой (дерево № 276) (В)

дителей по этому показателю (рис. 45). Для ответа на вопрос, признаки кого из родителей наследует потомство, мы изучили индивидуальную изменчивость гибридов по жирнокислотному составу липидов в почках.

Исследования показали, что в вариантах скрещивания карельской березы с березой повислой, в варианте самоопыления карельской березы, а также в контрольных – березы повислой с березой повислой и карельской березы с карельской березой, заметных различий в жирнокислотном составе не имеется (табл. 27). Для гибридных особей этих вариантов характерно высокое содержание ненасыщенных жирных кислот – олеиновой  $C_{18:1}$  (12–17%), линолевой  $C_{18:2}$  (37–40%) и линоленовой  $C_{18:3}$  (32–34%). Среди насыщенных большую долю составляет пальмитиновая кислота  $C_{16:0}$  (7–13%). Следовательно, гибриды от скрещивания карельской березы с карельской березой (см. рис. 44, А), карельской березы с березой повислой, карельской березы вариант самоопыления наследуют признаки основного вида – березы повислой, раз-

Относительное содержание жирных кислот в почках гибридов F<sub>1</sub>

Жирная кислота	Б.пов.×б.пов. Д. № 139	Кар.б.× кар. б. Д. № 350	Кар.б., самооп. Д. № 342	Кар.б.× б. пуш. Д. № 304	Б.пуш.× кар. б. Д. № 878
C <sub>11:-</sub>	Следы	0,0	0,0	0,0	Следы
C <sub>12:0</sub>	"	0,0	0,0	0,0	2,0±0,2
C <sub>12:-</sub>	"	0,0	0,0	0,0	4,5±0,8
C <sub>13:0</sub>	"	0,0	Следы	Следы	3,3±0,7
C <sub>13:2</sub>	0,0	0,0	"	0,0	2,0±0,5
C <sub>14:0</sub>	1,7±0,2	0,3±0,0	2,0±0,4	0,5±0,1	8,6±0,4
C <sub>14:-</sub>	Следы	0,0	0,0	Следы	9,2±0,1
C <sub>15:0</sub>	1,7±0,2	0,0	0,6±0,2	"	3,8±0,0
C <sub>15:-</sub>	1,9±0,2	0,0	0,7±0,1	"	6,7±0,0
C <sub>16:0</sub>	13,7±1,6	8,1±0,2	8,9±0,3	7,5±0,1	7,1±0,1
C <sub>16:-</sub>	2,9±0,4	2,5±0,6	2,1±0,2	1,2±0,2	10,1±0,1
C <sub>17:0</sub>	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3±0,2
C <sub>17:-</sub>	Следы	0,0	0,0	0,0	1,0±0,1
C <sub>18:0</sub>	1,9±0,1	0,8±0,0	1,5±0,1	1,4±0,1	1,6±0,2
C <sub>18:1</sub>	15,1±0,6	11,9±0,1	13,0±0,6	17,0±0,2	5,1±0,5
C <sub>18:2</sub>	31,3±0,8	37,1±0,4	35,1±0,3	29,0±0,6	6,0±0,6
C <sub>18:3</sub>	24,3±0,6	30,8±0,4	24,8±0,3	32,0±0,1	2,4±0,5
C <sub>&gt;18</sub>	5,2±0,2	9,2±0,1	10,5±0,2	10,3±0,1	8,5±0,3

новидностью которой является карельская береза. Общее содержание липидов в почках этих гибридов составляет 34–36% от абс. сухого вещества.

Дальнейшее изучение гибридного потомства показало, что при внутривидовом скрещивании карельской березы с карельской березой или березой повислой, а также в варианте карельская береза, самоопыление, в составе липидов накапливается до 75% суммы линолевой и линоленовой жирных кислот, 18% – олеиновой и 14% – пальмитиновой (табл. 28). Качественный состав соответствует контрольному варианту – береза повислая × береза повислая. При участии в скрещивании карельской березы у потомства с признаками узорчатой древесины отмечено более высокое содержание линолевой и линоленовой кислот (в среднем на 7–12%). У особей без признаков узорчатости наблюдается незначительное снижение пальмитиновой кислоты и увеличение линолевой (рис. 46).

При межвидовом скрещивании березы пушистой с карельской березой или березой повислой получены деревья высокоствольной формы роста без признаков узорчатой текстуры древесины. В вариантах скрещивания, где в качестве материнского взяты растения березы пушистой, независимо от того, какое рас-

**Жирнокислотный состав липидов почек гибридных растений,  
полученных от скрещивания внутри березы повислой**

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

\*М – миристиновая, П – пальмитиновая, С – стеариновая, О – олеиновая, Л – линолевая и Ле – линоленовая.

тение было отцовским (береза повислая, карельская береза или береза пушистая), у гибридов первого поколения ( $F_1$ ) наблюдалось доминирующее влияние материнских растений березы пушистой (см. табл. 27, рис. 44, Б) и по жирнокислотному составу. Так, в липидах почек дерева № 878 (береза пушистая × карельская береза) доля короткоцепочковых жирных кислот почти в 2,5 раза превышало сумму кислот типа  $C_{18}$  (см. рис. 44, В), что характерно для березы пушистой (см. рис. 46). У растений рас-

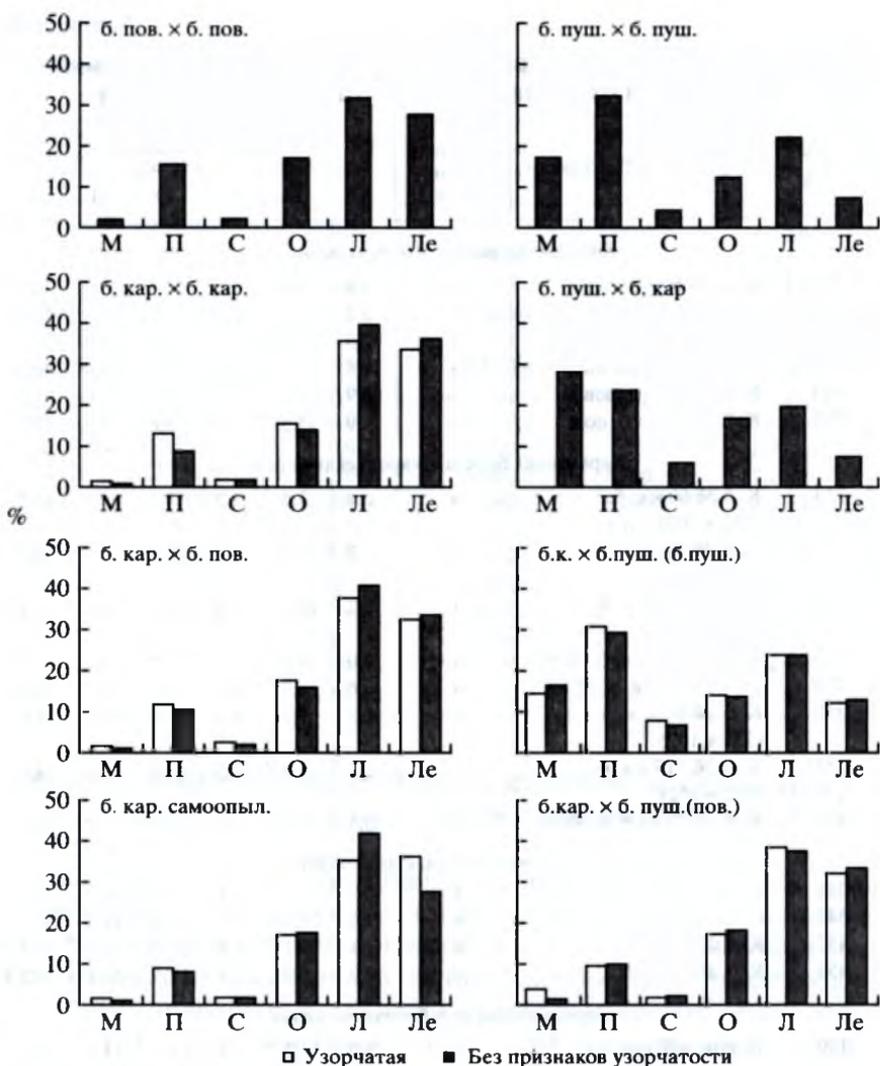


Рис. 46. Жирнокислотный состав липидов гибридного потомства березы

смаатриваемых вариантов отмечено также повышенное содержание суммарных липидов, которое достигало 40–45% (от абс. сух. в-ва).

Значительный интерес представляли скрещивания карельской березы с березой пушистой и березы повислой с березой пушистой. Здесь в потомстве появились гибриды с признаками не только материнского растения (березы повислой или карельской березы) (см. рис. 44, Б; рис. 45, В), но и отцовского (березы пуши-

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

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

стой) (см. рис. 44, Г). Из семи исследованных особей данного варианта у четырех (дерева № 393, 533, 728, 729) жирнокислотный состав липидов почек был подобен таковому березы пушистой (табл. 29).

Они отличались также повышенным содержанием суммарных липидов (40–45% от абс. сух. в-ва). Следует подчеркнуть, что эта группа гибридов унаследовала и морфологические признаки березы пушистой: величина гибридного индекса (см. гл. 2) у них меньше (от 31 до 41) по сравнению с особями, жирнокислотный состав которых соответствовал таковому березы повислой (величина гибридного индекса от 49 до 56). Особый интерес представляет гибрид № 729 (см. рис. 44, Г), у которого проявились некоторые морфологические признаки карельской березы, но при этом жирнокислотный состав липидов оказался сходным с березой пушистой. Дальнейшие исследования показали, что при скрещивании карельской березы с березой пушистой в потомстве имеются особи с узорчатой древесиной и без признаков узорчатости (табл. 30). Причем существенно, что жирнокислотный состав коррелирует не с признаком древесины, а с генотипом растений (см. рис. 46).

Таким образом, результаты изучения гибридного потомства, полученного от внутри- и (или) межвидового скрещивания березы повислой и березы пушистой свидетельствуют о том, что наследование жирнокислотного состава липидов в почках у гибридов первого поколения ( $F_1$ ) происходит в основном по материн-

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

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

ской линии с частичным доминированием березы пушистой. В составе липидов почек гибридных растений березы имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий достаточно четко определить видовую принадлежность отдельных особей, что можно использовать в качестве дополнительного критерия при “морфологической неопределенности” вида. Способность видов к накоплению отдельных жирных кислот в липидах устойчиво сохраняется в потомстве. Свойственный отдельным видам специфический жирнокислотный состав липидов, содержащихся в почках, связан с адаптацией этих растений к воздействию экстремальных факторов среды.

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

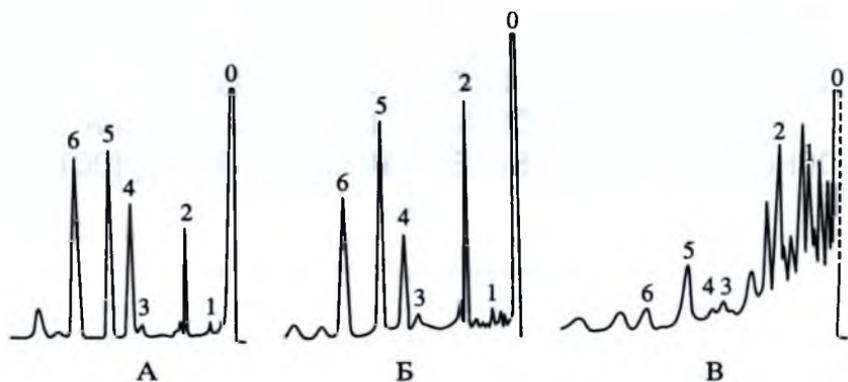
## Глава 5

# ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СУММАРНЫХ ЛИПИДОВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ И ТКАНЯХ СТВОЛА ОСНОВНЫХ ВИДОВ БЕРЕЗЫ И ИХ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

Согласно литературным данным исследования по жирнокислотному составу липидов древесных растений выполнялись в основном на семенах, древесине и коре. Мы исследовали жирнокислотный состав суммарных липидов, содержащихся в покоящихся и распускающихся почках, листьях, семенах, бересте, лубе и древесине основных видов и разновидностей березы, произрастающих в условиях Восточной Финноскандии, с целью выявления генетической обусловленности признака в связи с адаптацией растений к условиям Севера. Особое внимание уделяли степени насыщенности жирнокислотного состава липидов.

### 5.1. ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ, СОДЕРЖАЩИХСЯ В ПОЧКАХ, ЛИСТЬЯХ И СЕМЕНАХ БЕРЕЗЫ

**Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в почках.** Согласно полученным данным в покоящихся почках березы повислой в условиях Карелии (рис. 47, А) и Кольского полуострова установлен высокий уровень жирных кислот с 18 атомами углерода, такими, как стеариновая ( $C_{18:0}$ ), олеиновая ( $C_{18:1}$ ), линолевая ( $C_{18:2}$ ), линоленовая ( $C_{18:3}$ ), из которых около 80% (от общего содержания) составляют линолевая и линоленовая кислоты (рис. 48, А). В меньших количествах, но постоянно присутствуют жирные кислоты с 14 атомами углерода (в основном миристиновая  $C_{14:0}$ ) и 16 (в основном пальмитиновая  $C_{16:0}$ ). Содержание пальмитиновой кислоты здесь в 5–7 раз выше, чем стеариновой, и составляет около 10%, миристиновой – около 1%. Кроме того, найдены следовые количества  $C_{11:}$ ,  $C_{12:0}$ ,  $C_{13:}$ ,  $C_{15:}$ ,  $C_{16:}$ ,  $C_{17:}$ . Содержание неидентифицирован-



**Рис. 47.** Хроматограммы метиловых эфиров жирных кислот суммарных липидов почек березы повислой (А), карельской березы (Б) и березы пушистой (В), произрастающих в Карелии

0 – растворитель (гексан); 1 – миристиновая; 2 – пальмитиновая; 3 – стеариновая; 4 – олеиновая; 5 – линолевая; 6 – линоленовая жирные кислоты

ных кислот с длиной углеродных атомов больше 18 ( $C_{>18}$ ) у этого вида составляет около 6%.

Липиды почек карельской березы (см. рис. 47, Б, 48, Б), разновидности березы повислой, по составу и соотношению жирных кислот сходны с таковыми типичной березы повислой: около 90% приходится на пальмитиновую, стеариновую, олеиновую, линолевую и линоленовую кислоты. Преобладающими в этом случае также являются ненасыщенные линолевая и линоленовая кислоты, сумма которых в среднем составляет около 80%.

Газохроматографический анализ метиловых эфиров жирных кислот почек березы пушистой и березы повислой в равноценных условиях показал существенные различия между ними по распределению компонентов (Конина, 19786). В почках березы пушистой (см. рис. 47, В, 48, В), а также березы субарктической и березы извилистой выявлено 22 компонента с числом углеродных атомов от 11 до 18 и три типа  $C_{>18}$ , разнообразных по числу двойных связей. Из представленных в них кислот в липидах почек березы пушистой идентифицированы: пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая и линоленовая жирные кислоты. Но если у березы повислой их содержится до 96%, то у березы пушистой только 40% от общего содержания жирных кислот. Особый интерес представляет появление в липидах березы пушистой и ее подвидов значительных количеств короткоцепочковых ( $C_{11}-C_{15}$ ) жирных кислот. Иногда их сумма в 30 раз выше по сравнению с почками других исследованных нами видов и разновид-

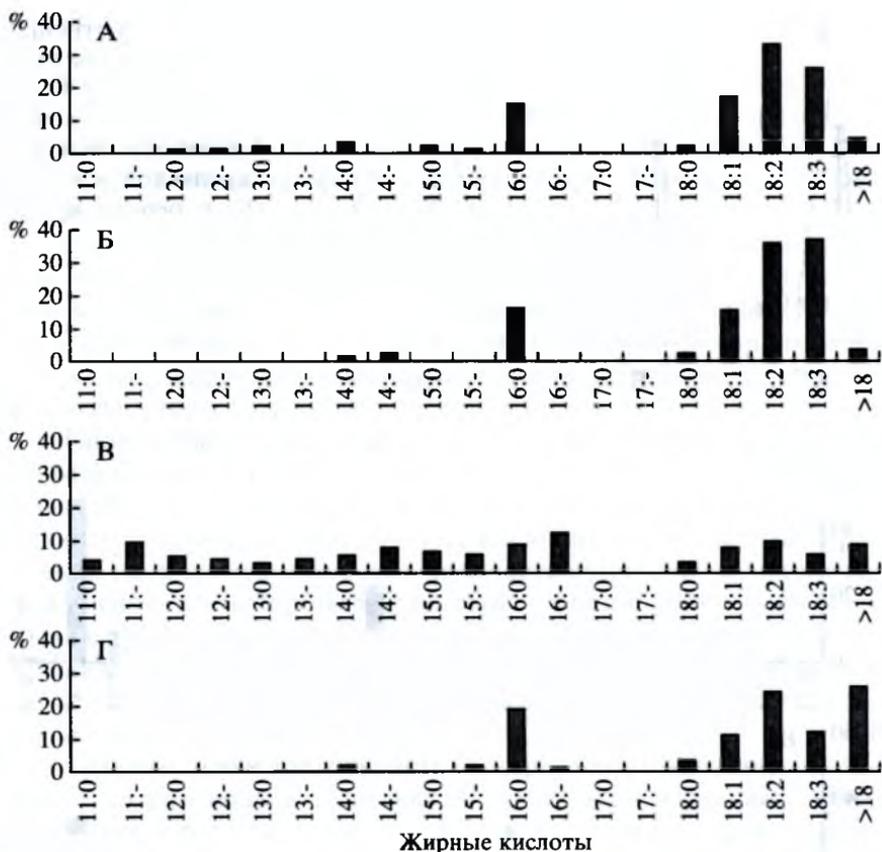
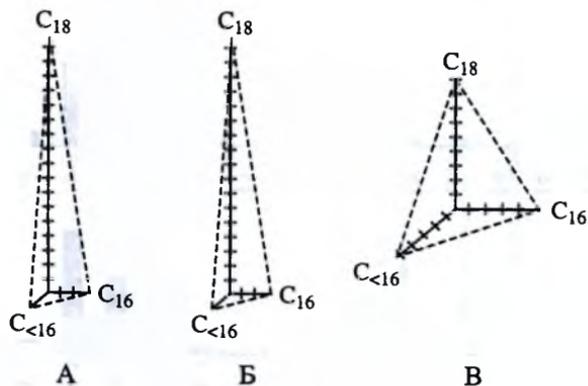


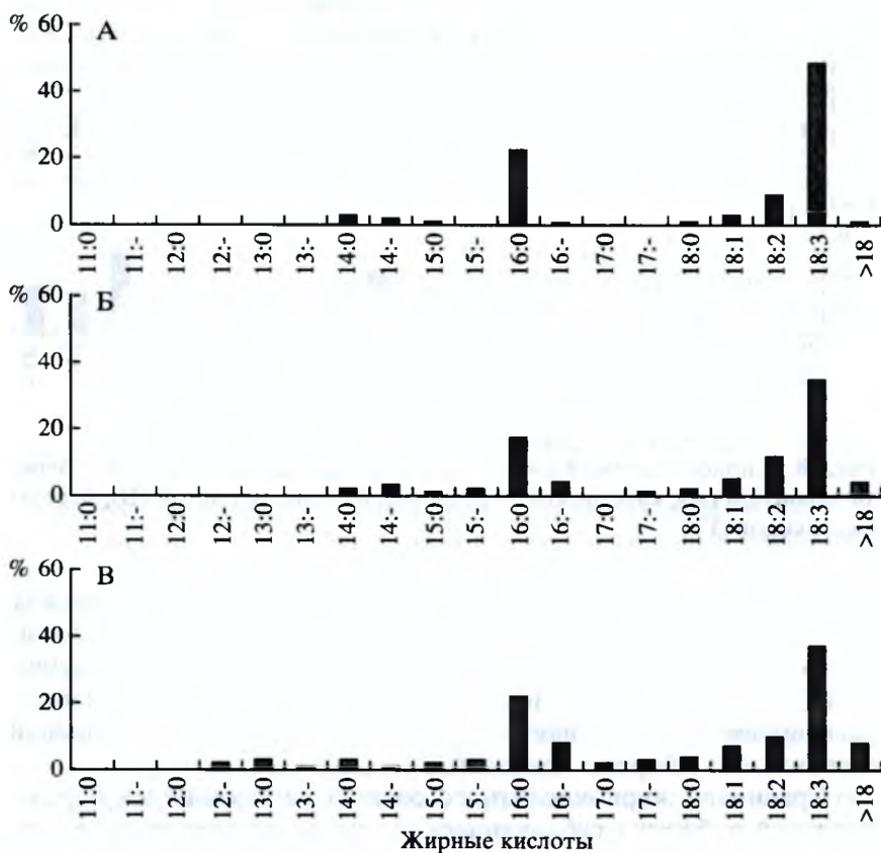
Рис. 48. Жирнокислотный состав липидов, содержащихся в почках березы повислой (А), карельской березы (Б), березы пушистой (В), березы карликовой (Г)

ностей березы. На рис. 49 представлено соотношение между жирными кислотами типа  $C_{<16}$ ,  $C_{16}$  и  $C_{18}$ , выделенными из липидов почек березы повислой карельской березы и березы пушистой (рис. 49). Сумма ненасыщенных жирных кислот в почках березы пушистой превышает сумму насыщенных, хотя и в меньшей степени, чем у березы повислой.

Сравнение жирнокислотного состава липидов почек березы повислой и березы субарктической, произрастающих на Кольском полуострове, показало, что с изменением географической широты качественный состав липидов в пределах вида остается инвариантным. Различия между видами, выявленные в южной части Карелии, с продвижением на Север сохраняются. Повышение высоты места произрастания растений над уровнем моря так-



**Рис. 49.** Соотношение (в %) жирных кислот типа  $C_{<16}$ ;  $C_{16}$  и  $C_{18}$  в липидах почек березы повислой (А), карельской березы (Б) и березы пушистой (В)



**Рис. 50.** Жирнокислотный состав липидов, выделенных из листьев березы повислой (А), карельской березы (Б), березы пушистой (В)

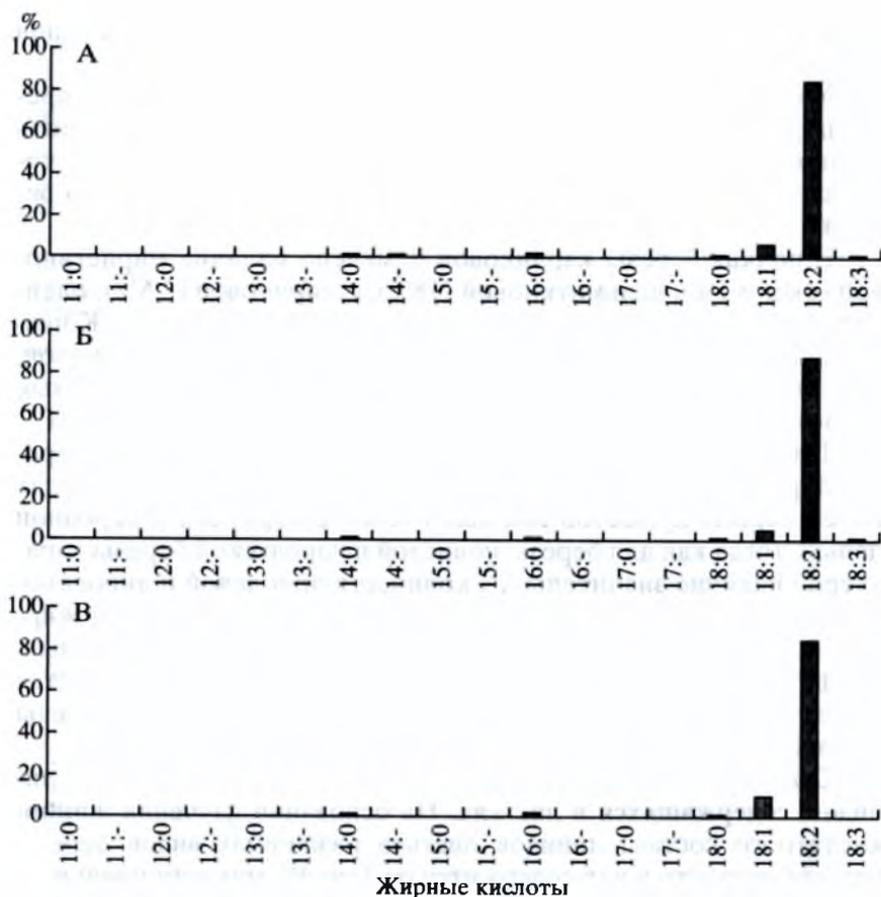
же не оказывает влияния на жирнокислотный состав липидов растений одного и того же вида.

Учитывая видовые различия жирнокислотного состава березы повислой и березы пушистой, интересно было определить жирнокислотный состав липидов почек березы карликовой, которая встречается на всей территории Карело-Мурманского региона.

В почках березы карликовой отмечено наличие миристиновой (около 1%), пальмитиновой (18%), стеариновой (2,5%), олеиновой (10%), линолевой (25%), линоленовой (13%) кислот. К числу специфических кислот, характерных для березы карликовой, относятся неидентифицированные длинноцепочковые жирные кислоты с числом углеродных атомов больше 18 (см. рис. 48, Г).

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

**Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в листьях.** На основании изучения жирнокислотного состава липидов листьев различных видов березы установлено, что в них содержится от 1 до 4% миристиновой кислоты. Доля пальмитиновой кислоты в суммарных липидах листьев березы выше, чем в семенах, и составляет около 20%. Количество стеариновой и олеиновой кислот в липидах листьев примерно такое же, как и в семенах (3–5%). Существенные различия установлены в относительном содержании линолевой и линоленовой кислот: в листьях, в отличие от семян и почек, линолевой кислоты содержится всего 8–13%, в то время как линоленовой – от 36 до 54%, в зависимости от вида растения (рис. 50). Это согласуется с экспериментальными данными ряда авторов (Родионов, 1978; Жиров, Мерзляк, 1983), свидетельствующими о высоком содержании в листьях линоленовой кислоты. Кроме того, в листьях отмечены следовые количества лауриновой кислоты ( $C_{12:0}$ ), тридекановой ( $C_{13:0}$ ), маргариновой ( $C_{17:0}$ ), а также неидентифицированных жирных кислот с четным и нечетным числом углеродных атомов:  $C_{12:-}$ ,  $C_{13:-}$ ,  $C_{14:-}$ ,  $C_{15:-}$ ,  $C_{16:-}$ ,  $C_{17:-}$ . Обнаружено присутствие (до 5%) неидентифицированных длинноцепочковых жирных кислот с числом углеродных атомов больше 18.



**Рис. 51.** Жирнокислотный состав липидов, экстрагированных из семян березы повислой (А), карельской березы (Б), березы пушистой (В)

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

**Сравнительная характеристика жирнокислотного состава липидов, содержащихся в семенах.** Анализ жирнокислотного состава липидов, выделенных из семян березы повислой, карельской березы и березы пушистой показал (рис. 51), что в них содержатся, как насыщенные жирные кислоты: миристиновая, пальмитиновая, стеариновая, так и ненасыщенные: олеиновая, линолевая и линоленовая. Относительное содержание каждой из них раз-

**Коэффициент ненасыщенности (К) липидов  
в разных органах березы**

Орган	Береза повислая		Карельская береза		Береза пушистая	
	Сумма ненасыщенных кислот	К	Сумма ненасыщенных кислот	К	Сумма ненасыщенных кислот	К
Семена	96,5±2,3	28,3	97,1±1,3	34,3	93,1±1,3	17,8
Почки	11,2±0,8	3,8	84,5±1,2	4,3	67,7±2,2	2,4
Листья	3,9±1,7	2,9	74,8±0,9	2,9	72,0±1,6	2,3

лично. При этом доля ненасыщенных жирных кислот в семенах березы повислой и карельской березы составляет около 97%; у березы пушистой – 93% (табл. 31).

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

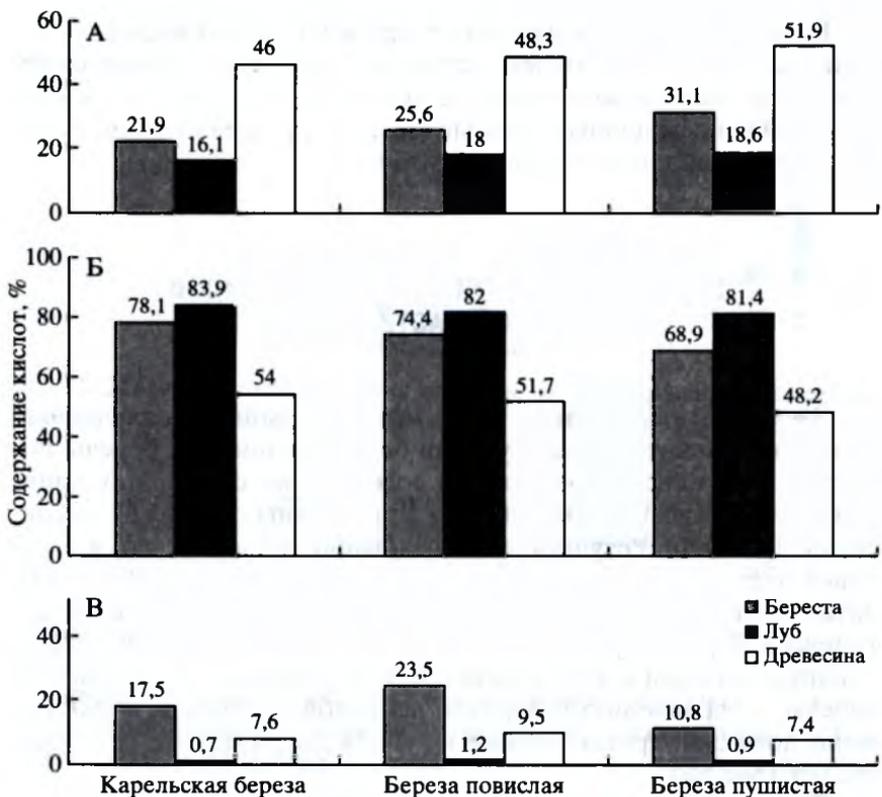
## 5.2. ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ СТВОЛОВОЙ ЧАСТИ БЕРЕЗЫ

Заслуживают отдельного рассмотрения данные, полученные нами при сравнительном изучении березы пушистой, березы повислой и карельской березы, по содержанию суммарных липидов, выделенных из бересты, луба и древесины ствола (Шуляковская и др., 2000). Результаты исследований показали, что в стволочной части березы обоих видов независимо от срока взятия образцов наибольшее количество липидов (от 64 до 81%) сосредоточено в бересте (рис. 52). Менее 30% от всех липидов ствола обнаружено нами в лубе и менее 10% в древесине. У карельской березы по сравнению с березой повислой и березой пушистой выше доля суммарных липидов в лубе (в два раза) и ниже в бересте (на 15–20%).

Сравнительный анализ жирнокислотного состава липидов, содержащихся в стволочной части березы, свидетельствует о преобладании насыщенных жирных кислот в древесине, ненасыщенных – в лубе и короткоцепочковых – в бересте независимо от ви-



**Рис. 52.** Содержание суммарных липидов в стволе березы повислой, березы пушистой и карельской березы



**Рис. 53.** Сумма насыщенных (А), ненасыщенных (Б) и короткоцепочковых (В) жирных кислот в различных частях ствола березы повислой, карельской и пушистой

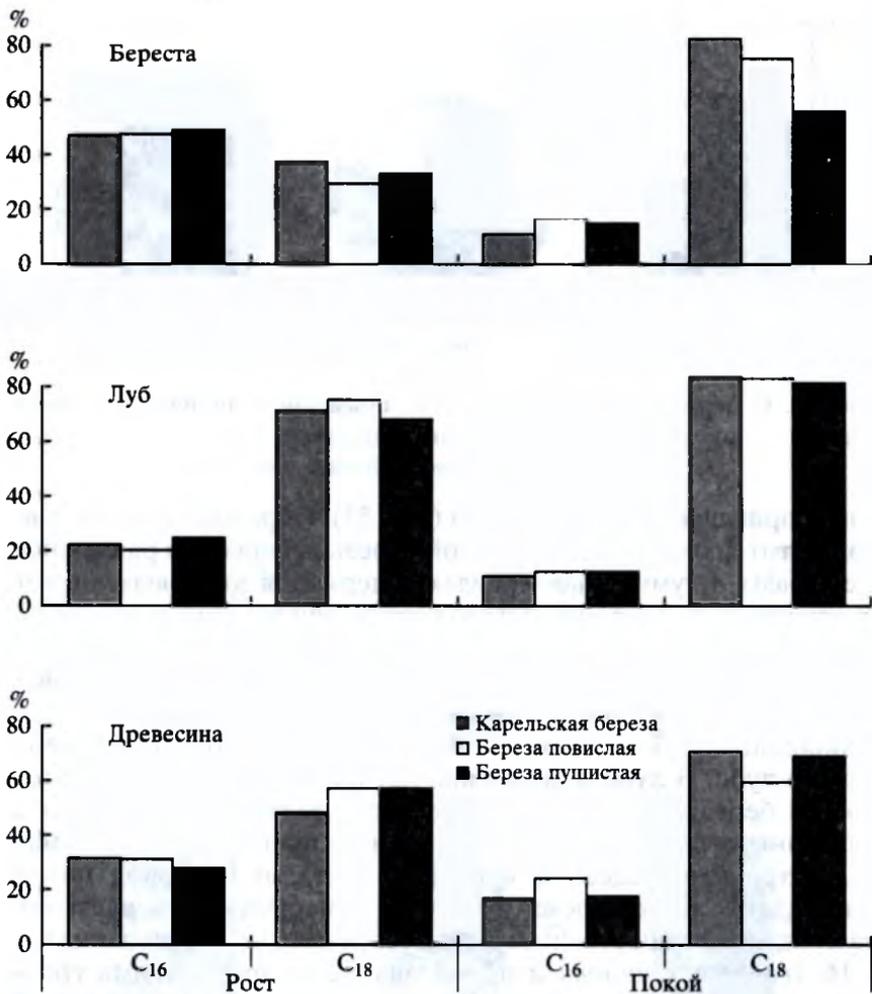


**Рис. 54.** Содержание диеновых кислот суммарных липидов в бересте березы

довой принадлежности растений (рис. 53). Обращает на себя внимание тот факт, что у карельской березы в бересте в различные фенофазы в суммарных липидах содержится диеновых кислот (в основном, за счет линолевой) достоверно больше, чем у березы повислой и березы пушистой (рис. 54).

По составу жирных кислот в липидах березы преобладают  $C_{18}$ -кислоты: в основном линолевая –  $C_{18:2}$  и линоленовая –  $C_{18:3}$ . Наибольшая сумма такого типа жирных кислот обнаружена нами в лубе. В лубе и древесине изученных видов и разновидностей березы проявляется сходство в соотношении кислот с различным числом углеродных атомов: преимущество  $C_{18}$  над  $C_{16}$  сохраняется здесь и в период роста, и в период покоя (рис. 55). В то же время в бересте в период роста растений наблюдается существенное увеличение суммы жирных кислот с 16 атомами углерода и преобладание их над другими группами кислот. Среди индивидуальных жирных кислот липидов в бересте и лубе березы наибольший процент приходится на линолевую, пальмитиновую, олеиновую и линоленовую кислоты, в древесине же кислоты по своей концентрации располагаются иначе: пальмитиновая, линолевая, олеиновая и стеариновая.

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



**Рис. 55.** Соотношение сумм C<sub>16</sub> и C<sub>18</sub> кислот в стволовой части различных берез в период роста и покоя

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

ней луба, особенно развитых у карельской березы и играющих доминирующую роль в формировании узорчатой текстуры древесины (Ермаков и др., 1995), характерно высокое содержание в липидах ненасыщенных жирных кислот.

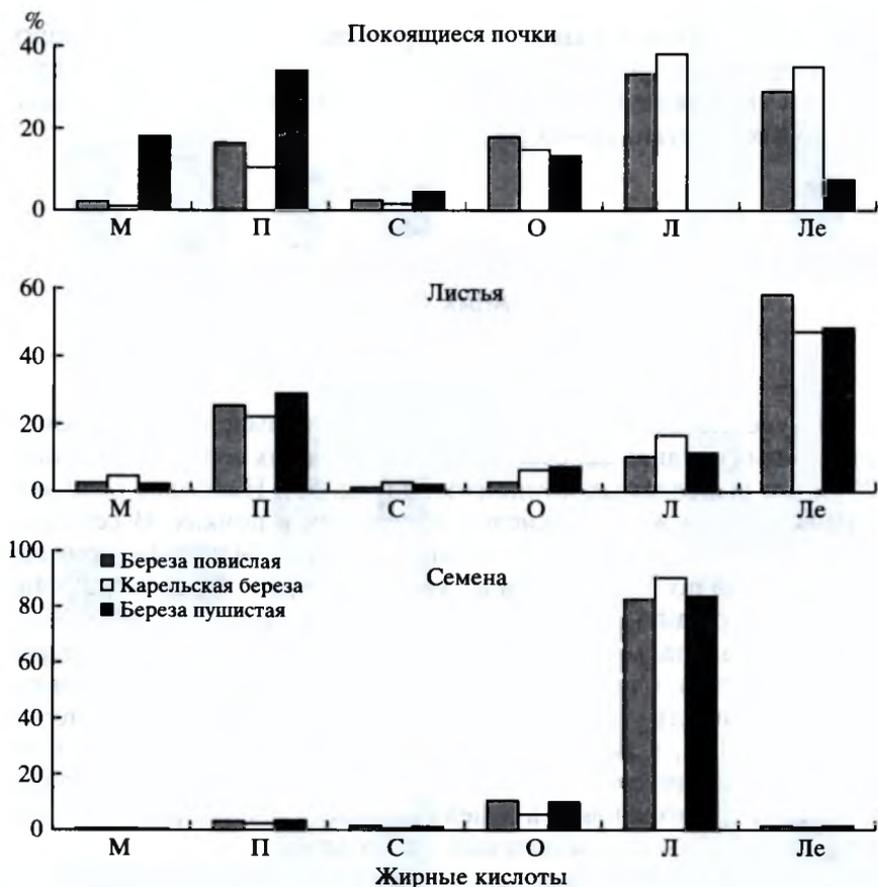
### 5.3. ОСОБЕННОСТИ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА В ОРГАНАХ И ТКАНЯХ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ БЕРЕЗЫ

Изучение жирнокислотного состава суммарных липидов в различных органах березы показало, что в них содержится более 20 четко выделяемых компонентов (рис. 56). Наиболее разнообразный состав жирных кислот обнаружен в почках. В семенах, листьях, коре и древесине ствола он заметно беднее, но примерно одинаков по числу пиков на хроматограмме. Преобладающими по содержанию во всех тканях березы являются линолевая, линоленовая, пальмитиновая, олеиновая, миристиновая и стеариновая кислоты, однако следует заметить, что в различных органах относительное содержание отдельных жирных кислот различно. Так, в покоящихся и распускающихся почках в наибольшем количестве содержится линолевая или линоленовая, в листьях – линоленовая, в семенах – линолевая (см. рис. 56), в коре и древесине – пальмитиновая кислоты.

Соотношение жирных кислот с разной степенью ненасыщенности также различно в исследованных органах (табл. 32). В почках всех изученных берез преобладают диеновые (Д) и триеновые (Тр.) кислоты, в листьях – триеновые (рис. 57). В процессе распускания почек в соотношении отдельных групп ненасыщенных жирных кислот происходит сдвиг в сторону триеновых кислот:

Покоящиеся почки	→	Распускающиеся почки	→	Листья
↓		↓		↓
Д ≅ Тр. ≅ 30–40%		Д ≅ Тр. ≅ 30–35%		Д ≅ 11–16%; Тр. ≅ 44–63%
				(от суммы кислот)

Вероятно, при формировании побегов в процессе распускания почек происходит десатурация жирных кислот, т.е. образование новых двойных связей. Этому способствует, по-видимому, ббльшая освещенность листьев и облегчение поступления кислорода в их ткани по сравнению с почками.



**Рис. 56.** Содержание основных жирных кислот в покоящихся почках, листьях и семенах березы повислой, карельской березы и березы пушистой

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

Анализ жирнокислотного состава липидов в отдельных частях ствола исследованных берез показал отсутствие в них тетраеновых кислот и значительное накопление насыщенных жирных кислот: в коре 33–62%, в древесине 47–71%. В то же время в покоящихся и распускающихся почках, а также в листьях они составили меньше 1/3 суммы всех кислот. Отсюда и ИДС жирнокислотного состава липидов коры и древесины ниже такового других исследованных органов: для коры ИДС 0,77–1,38, для древесины – 0,55–1,07 (для почек и листьев в пределах 1,55–2,19). Коэффициент ненасыщенности (К) жирнокислотного состава

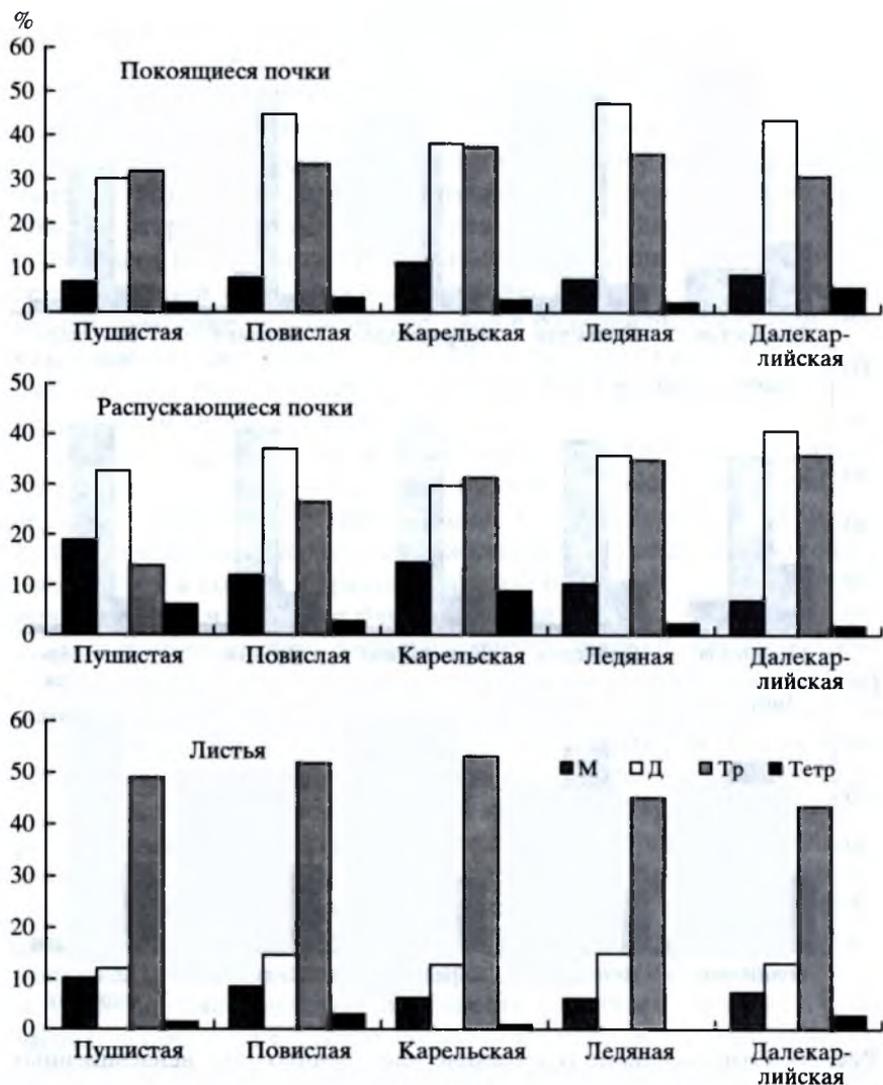
**Жирнокислотный состав суммарных липидов в различных органах и тканях изученных видов  
и разновидностей березы (% от общей суммы жирных кислот)**

Органы и ткани	Жирные кислоты	Виды и разновидности березы				
		Пушистая	Повислая	Карельская	Далекарлийская	Ледяная
Покоящиеся почки	Моноеновые	6,9	7,7	11,1	8,5	7,2
	Диеновые	30,3	44,8	38,1	43,7	47,5
	Триеновые	31,8	33,4	37,4	31,0	36,0
	Тетраеновые	1,7	2,9	2,5	5,6	2,2
	Сумма насыщ. ж.к.	29,3	11,3	10,8	11,1	7,2
	Короткоцепочковые	30,2	6,2	1,8	5,7	2,9
	ИДС	1,7	2,1	2,1	2,1	2,2
	К	2,4	7,9	8,2	8,0	12,9
Распускаю- щиеся почки	Моноеновые	19,0	12,2	14,7	7,2	10,6
	Диеновые	32,9	37,2	30,1	40,9	36,2
	Триеновые	14,0	27,0	31,6	36,2	35,3
	Тетраеновые	6,3	2,8	9,0	1,9	2,4
	Сумма насыщ. ж.к.	27,9	20,8	14,6	13,8	15,5
	Короткоцепочковые	13,3	2,4	0,8	2,2	2,6
	ИДС	1,5	1,8	2,1	2,1	2,0
	К	2,6	3,8	5,9	6,3	5,5
Листья	Моноеновые	9,9	8,3	6,2	6,0	7,4
	Диеновые	11,9	14,7	12,7	15,0	13,0
	Триеновые	48,8	51,6	53,0	46,8	43,5
	Тетраеновые	1,2	2,5	0,6	0	2,8
	Сумма насыщ. ж.к.	28,2	22,9	27,4	32,4	33,4

Таблица 32 (окончание)

Органы и ткани	Жирные кислоты	Виды и разновидности березы				
		Пушистая	Повислая	Карельская	Далекарлийская	Ледяная
	Короткоцепочковые	5,2	3,0	4,1	3,6	4,5
	ИДС	1,9	2,0	1,9	1,8	1,8
	К	2,5	3,4	2,7	2,1	2,0
Кора	Моноеновые	12,5	12,5	18,2	8,0	10,4
	Диеновые	14,3	23,8	26,7	25,8	23,3
	Триеновые	16,4	15,1	17,2	13,8	16,1
	Тетраеновые	0	0	0	0	0
	Сумма насыщ. ж.к.	56,9	48,6	37,9	52,4	50,2
	Короткоцепочковые	4,5	4,9	3,5	4,3	7,0
	ИДС	0,9	1,1	1,2	1,0	1,1
	К	0,8	1,1	1,6	0,9	1,0
Древесина	Моноеновые	10,4	10,5	15,5	14,4	16,6
	Диеновые	12,2	17,8	10,8	13,8	12,6
	Триеновые	6,8	11,5	19,6	15,8	17,2
	Тетраеновые	0	0	1,0	0	0
	Сумма насыщ. ж.к.	70,7	60,2	53,1	56,1	53,6
	Короткоцепочковые	6,0	6,9	6,8	7,5	7,0
	ИДС	0,6	0,8	1,0	0,9	0,9
	К	0,4	0,7	0,9	0,8	0,9

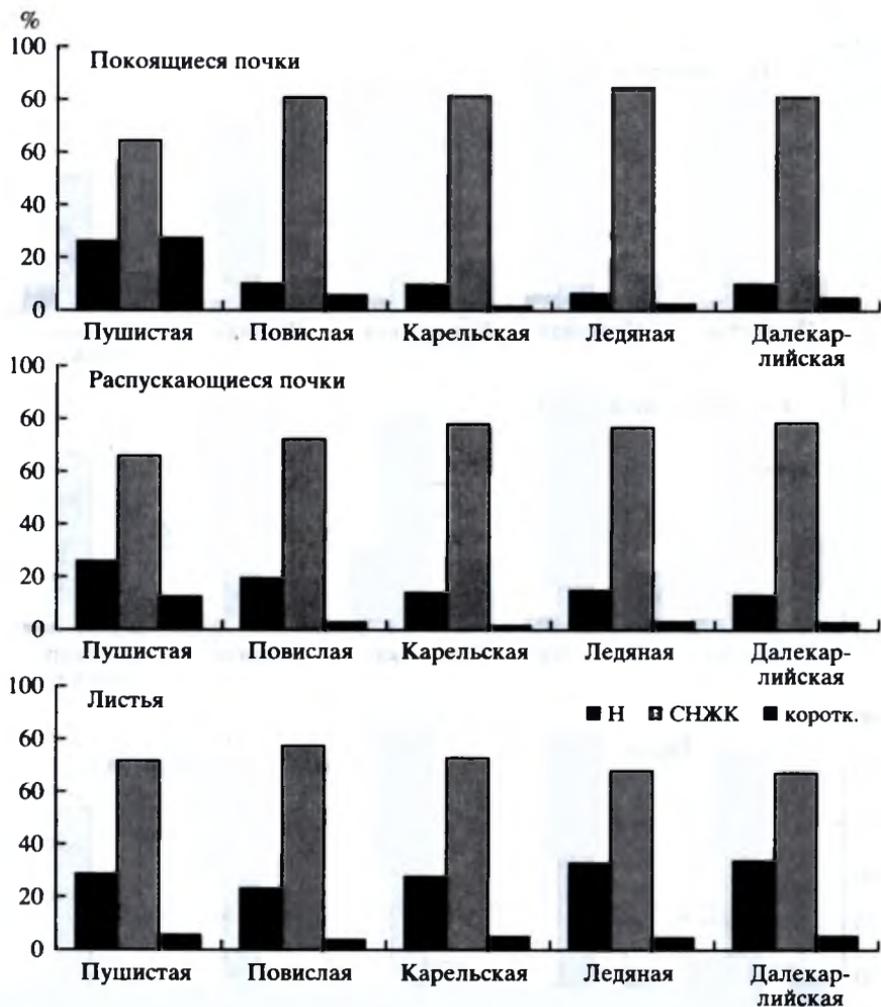
Примечание: ИДС – индекс двойной связи; К – коэффициент ненасыщенности; насыщ. ж. к. – насыщенные жирные кислоты.



**Рис. 57.** Соотношение моно- (М), ди- (Д), три- (Тр) и тетраеновых (Тетр) жирных кислот в покоящихся почках, распускающихся почках и листьях.

По оси ординат – процентное содержание жирных кислот от общей их суммы

липидов также свидетельствует о разном соотношении сумм ненасыщенных и насыщенных кислот в изученных органах. Так, у покоящихся почек он (коэффициент ненасыщенности) изменяется от 2,8 до 12,9; распускающихся почек от 2,8 до 3,8; листьев 2,0–4,2; древесины 0,4–1,1; коры 0,6–2,0.



**Рис. 58.** Относительное содержание насыщенных (Н), ненасыщенных (СНЖК) и короткоцепочковых (коротк.) жирных кислот в покоящихся почках, распускающихся почках и листьях изученных видов и разновидностей березы

По оси ординат – содержание жирных кислот (% от их суммы)

Ненасыщенность жирных кислот наибольшая – в почках и листьях, а наименьшая – в древесине. Отметим, что в табл. 32 представлены данные по относительному содержанию групп жирных кислот суммарных липидов с разной степенью ненасыщенности в различных частях изученных видов березы и их разновидностей в одну из дат определения. В тексте приводятся ус-

редненные числа процентного содержания групп кислот по результатам нескольких лет исследования.

Сравнительное изучение жирнокислотного состава суммарных липидов различных органов отдельных видов и разновидностей березы подтвердило ранее установленный нами факт (Копина, 1978б), что почки березы пушистой богаты короткоцепочковыми жирными кислотами, доля которых достигает 30% от суммы всех кислот, в то время как в почках отдельных форм березы повислой их содержится не более 6% (рис. 58). В листьях, коре и древесине независимо от вида и разновидности березы таких кислот также немного – до 7%. Довольно высокое содержание кислот с числом углеродных атомов от 8 до 14 отмечено также в зимней бересте березы (11–23,5%).

Таким образом, изучение жирнокислотного состава суммарных липидов выявило ряд особенностей, характерных для отдельных органов изученных видов и разновидностей березы. К ним относятся: высокое содержание короткоцепочковых жирных кислот в почках березы пушистой и возрастание доли триеновых кислот в процессе формирования побегов из почек. В листьях и почках степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав липидов, выше, чем в коре и древесине, что говорит о более высокой реакционной способности липидных веществ этих органов. Липиды коры и древесины, имеющие в своем составе кислоты с низкой степенью ненасыщенности (с преобладанием насыщенной пальмитиновой кислоты), играют в основном роль запасных веществ. Установлено распределение липидов ствола между берестой, лубом и древесиной. Выявлены определенные особенности жирнокислотного состава липидов отдельных частей ствола березы, не зависящие от видовой принадлежности: в древесине липиды содержат больше насыщенных кислот, в лубе ненасыщенных, а в бересте короткоцепочковых. Очевидно, особенности такого состава липидов напрямую связаны с их функциями.

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BETULA* ПО ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

### 6.1. ИЗОФЕРМЕНТЫ ПЕРОКСИДАЗЫ

В настоящее время в генетических исследованиях и при анализе внутривидового разнообразия древесных растений широко используются изоферментные спектры. Изоферменты являются не только маркерами генома; принимая участие в метаболизме, они маркируют определенные биохимические процессы и формируют “метаболический фенотип” особей (Алтухов и др., 1989). Кроме того, изоферменты могут выступать в качестве теста при выяснении филогенетических взаимосвязей между таксонами, а также при изучении процессов микроэволюции и видообразования.

В растительном организме одним из важнейших полифункциональных ферментов является пероксидаза. Разнообразие ее функций объясняет большое число молекулярных форм энзима, т.е. изоферментов (Садвакасова, Кунаева, 1987; Андреева, 1988; Савич, Перуанский, 1990). Для каждого белка, в том числе и фермента, существуют гены, определяющие его структуру и активность. Эти гены имеют определенную последовательность нуклеотидов в ДНК, что отражается в аминокислотном составе детерминируемого ими белка. При некоторых изменениях нуклеотидной последовательности ДНК возникают соответствующие различия в аминокислотном составе фермента, это ведет к образованию генетических вариантов фермента – изоферментов. Структура изоэнзимов обуславливает величину белковых молекул, а также их поверхностный заряд, от которого зависит подвижность изоферментов в поле постоянного тока. В результате при электрофорезе экстрактов растительных тканей изоферменты размещаются в определенной последовательности в полиакриламидном геле (Полозова, 1978; Духарев, 1979). Результаты исследования состава изоферментов пероксидазы в покоящихся

почках ряда древесных растений свидетельствуют о возможности использования изоферментного спектра в качестве таксономического показателя (Лукашевич, 1991; Ган, Лукашевич, 1992).

Цель нашей работы – изучение состава изоферментов почек березы и выявление сходства и различий в спектрах пероксидазы у березы пушистой, березы повислой, карельской березы, ледяной и далекарлийской. Анализ полученных данных показал, что в почках карельской березы, березы повислой, ледяной березы, далекарлийской березы в зимний период определяется от 4 до 10 изоферментов пероксидазы, в почках березы пушистой – от 9 до 17 (табл. 33).

Наиболее богатый состав изопероксидаз в почках березы пушистой отмечен в период глубокого покоя – от 13 до 17 изоформ. Состав изоферментов пероксидазы в почках березы пушистой богаче на 3–7 компонентов, чем у остальных видов и разновидностей, проанализированных в то же время. Порой эти различия значительны. Например, в период вынужденного покоя (март 1997 г.) у трех исследованных деревьев березы пушистой обнаружено по 12 изоформ фермента, в то время как у карельской березы, березы повислой, ледяной березы и далекарлийской березы их вдвое меньше: 5–6. В почках ледяной березы на определенном этапе годового цикла развития отмечен обедненный спектр изопероксидаз: всего 4–5 компонентов (табл. 34), хотя в другие сроки исследования ледяная береза не уступает карельской березе, березе повислой, далекарлийской березе по числу изоформ пероксидазы.

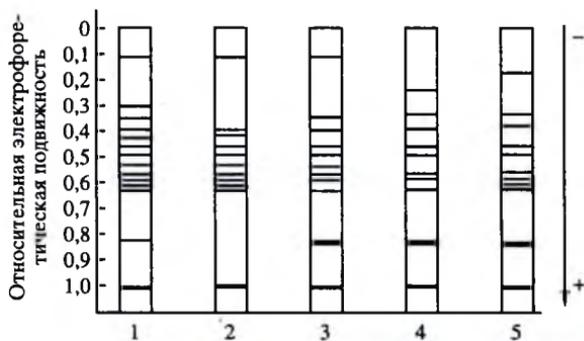
Изучение состава изоферментов пероксидазы по величинам ОЭП показало, что среди них есть от 3 до 5 изоформ, которые не могут считаться видоспецифичными, так как выявляются у всех исследуемых объектов. К ним относятся изоферменты с ОЭП 0,55–0,57; 0,58–0,59 и 0,62–0,64, а также 0,38–0,40 и 0,45–0,47. На гелях они расположены в зоне средней электрофоретической подвижности очень близко друг от друга в виде тонких, ярко-синих полос (рис. 59). Следует заметить, что спектры изопероксидаз в почках разных деревьев одного вида или разновидности очень схожи. Так, раздельный анализ двух растений в период глубокого покоя показал, что у ледяной березы из 10 изозимов – 9 одинаковых, у карельской березы из 10 форм – 7 идентичных, у березы повислой из 10 – 6 одинаковых, у березы пушистой из 14 и 17 – 13 идентичных. В период вынужденного покоя у трех растений березы пушистой из 12 полос на гелях – 11 идентичных, у двух деревьев карельской березы из 5–6 полос – 5 одинаковых и т.д. В спектре изоферментов пероксидазы почек березы пушистой имеются 7 изоформ, которые найдены у всех растений дан-

**Изоферменты пероксидазы почек разных видов и разновидностей березы в период глубокого покоя  
(первая половина декабря)**

ОЭП изоферментов	Береза								
	пушистая		повислая		карельская		ледяная		далекар- лийская
	1993 г.	1997 г.	1993 г.	1997 г.	1993 г.	1997 г.	1993 г.	1997 г.	1997 г.
0,05–0,07			+	+		+			
0,11–0,14	+	+			+			+	
0,18–0,20	+		+		+		+		+
0,23–0,25	+		+		+				
0,27–0,28	+	+							
0,30–0,32	+	+		+		+	+		
0,33–0,35	+								
0,38–0,40	+	+	+		+	+	+	+	
0,41–0,43	+	+		+	+	+	+	+	
0,45–0,47	+	+	+	+	+	+	+	+	+
0,48–0,50	+	+		+	+	+			+
0,52–0,54	+	+		+	+	+	+		
0,55–0,57	+	+	+	+	+	+	+	+	+
0,58–0,59	+	+	+	+	+	+	+	+	+
0,62–0,64	+	+	+	+	+	+	+	+	+
0,66–0,68	+		+	+		+			+
0,75–0,76	+		+						
0,77–0,79		+							
0,81–0,83	+	+			+		+		+
0,87–0,90								+	
Всего изоферментов	17	13	10	10	10	10	10	8	8

Изоферменты пероксидазы почек разных видов и разновидностей березы в период вынужденного покоя  
(первая декада февраля)

ОЭП изоферментов	Береза							
	пушистая		повислая	карельская		ледяная		далекар- лийская
	1993 г.	1997 г.	1997 г.	1993 г.	1997 г.	1993 г.	1997 г.	1997 г.
0,05–0,07	+							
0,11–0,14				+				
0,27–0,28				+				
0,30–0,32	+			+				
0,38–0,40	+	+						+
0,41–0,43	+	+	+	+	+		+	
0,45–0,47	+	+	+	+	+		+	+
0,48–0,50	+		+		+	+		
0,52–0,54	+		+				+	+
0,55–0,57	+		+	+		+		
0,58–0,59	+	+	+	+	+	+	+	+
0,60–0,61					+			
0,62–0,64	+	+	+	+	+	+	+	+
0,66–0,68	+		+					
0,81–0,83	+	+	+	+				+
Всего изоферментов	12	6	9	9	6	4	5	6



**Рис. 59.** Электрофореграммы изоферментов пероксидазы почек березы

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

ного вида: это компоненты с ОЭП 0,41–0,43; 0,48–0,50; 0,52–0,54; 0,55–0,57; 0,58–0,59; 0,62–0,64 и 0,81–0,83. Следовательно, большая часть спектра пероксидазы березы пушистой постоянно по своему составу и расположена в основном в зоне средней электрофоретической подвижности. Следует заметить, что в период глубокого покоя только в почках березы пушистой определяется изоформа с ОЭП 0,27–0,28 (см. табл. 33). В почках карельской березы во всех образцах выявляются изоформы с ОЭП 0,45–0,47 и 0,58–0,59, очень часто окрашиваются полосы с ОЭП 0,41–0,43; 0,62–0,64 и 0,55–0,57. Перечисленные изоферменты составляют стабильную часть спектра пероксидазы в почках карельской березы. У березы повислой в почках постоянным является изофермент с ОЭП 0,58–0,59, достаточно стабильно встречаются изоформы с ОЭП 0,45–0,47; 0,55–0,57 и 0,62–0,64. У ледяной березы в спектрах изопероксидаз чаще других обнаруживаются компоненты с ОЭП 0,55–0,57; 0,58–0,59 и 0,62–0,64, т.е. универсальные для всех видов и разновидностей; у далекарлийской березы – полосы с ОЭП 0,45–0,47; 0,48–0,50; 0,81–0,83, а также свойственные всем изучаемым объектам: 0,58–0,59 и 0,62–0,64.

Таким образом, сравнительный анализ видов и разновидностей березы по составу изоферментов пероксидазы почек в период зимнего покоя показало, что у березы пушистой спектр изопероксидаз отличается наибольшим числом изоформ, среди которых постоянными являются семь компонентов, расположенных в основном в зоне средней электрофоретической подвижности. Кроме того, у нее есть изоформа с ОЭП 0,27–0,28, которая обнаружена нами в период глубокого покоя только у данного вида. Карельская береза и береза повислая сходны между собой как по разнообразию, так и по составу изоферментов. У ледяной березы периодически обедняется спектр изоферментов пероксидазы почек, хотя по составу изоформ она сходна с другими объектами. Далеккарлийская береза пока изучена в меньшей степени, но со-

став наиболее часто встречающихся у нее изопероксидаз несколько отличается от остальных видов и разновидностей. Следовательно, изоферменты пероксидазы березы оказались эволюционно консервативными в пределах вида, но на межвидовом уровне проявили заметные различия. Возможно, это связано с явлением полиплоидии, характерным для березы пушистой. Исследования последних лет показывают, что полиплоидные древесные растения обладают широкой экологической и генетической амплитудой изменчивости и характеризуются значительно большим разнообразием, чем соответствующие диплоиды. Частота полиплоидии возрастает, как известно, по направлению к северу. Природная полиплоидия часто встречается в роде *Betula* L. Следует подчеркнуть, что различный уровень плоидности не является препятствием для естественной гибридизации видов между собой (см. гл. 2). Чтобы получить более точную оценку внутривидовых различий, вероятно, необходимо провести дополнительные исследования по выявлению генных локусов, кодирующих синтез изозимов других ферментных систем, и изучить эти локусы у разных видов и разновидностей.

## 6.2. СОСТАВ АМИНОКИСЛОТ

Аминокислоты составляют физиологически важную группу азотистых соединений, так как участвуют в синтезе ферментов, нуклеиновых кислот, органических кислот, сложных углеводов, жиров и др. (Кретович, 1980). Содержание аминокислот является динамичным показателем, изменяющимся под действием различных факторов, в том числе и экстремальных температур (Брянцева, 1973). Среди аминокислот, связанных с морозостойкостью и зимостойкостью растений, особое место отводится пролину. Криозащитную его роль связывают со специфическими физико-химическими свойствами (Стаценко, 1992).

Аминокислоты, образовавшиеся при распаде белка, “не смешиваются” с фондом аминокислот, вновь синтезированных из сахарозы. Последние потребляются в различных физиологических процессах, в том числе при биосинтезе белка. Метаболически активный фонд аминокислот, обеспечивающий биосинтез белка, компартиментирован от запасного фонда, образующегося при распаде белков в вакуолях. В клетке существует цитоплазматический, хлоропластный, митохондриальный и другие фонды аминокислот. Возможность существования функционально различных фондов аминокислот побудила исследователей рассматри-

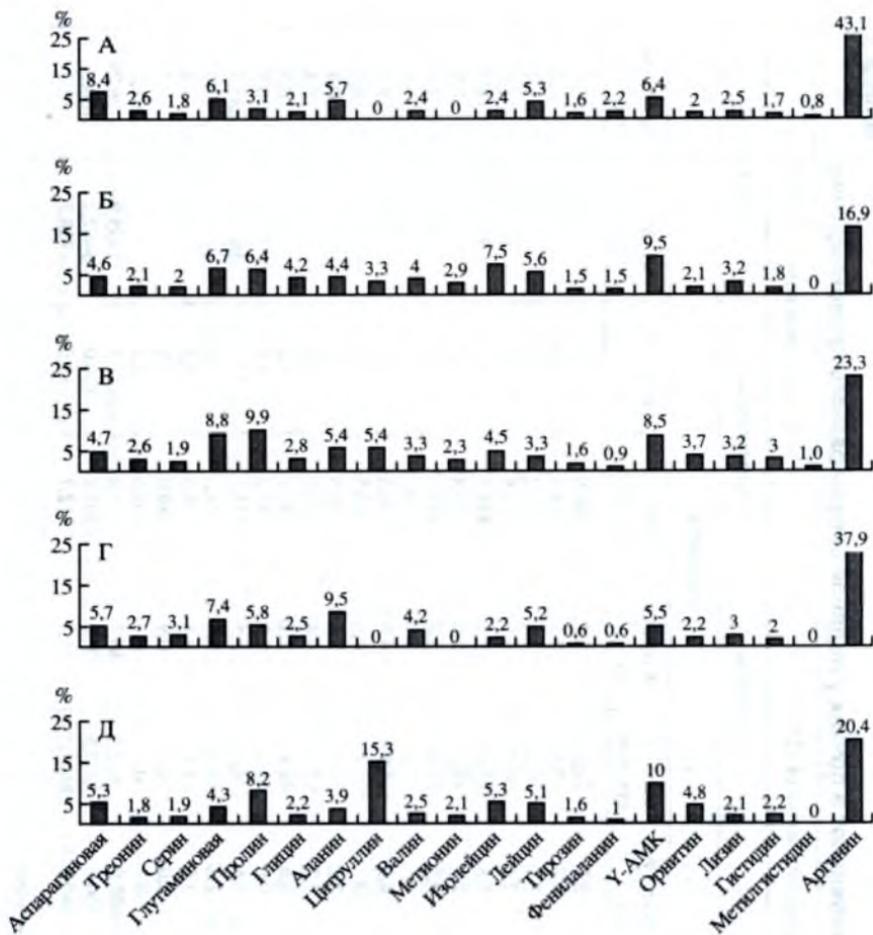
вать набор свободных аминокислот в клетке не как однородную, диффузно перемещающуюся массу соединений, а как пространственно организованную систему (Измайлов, 1986).

Глутаминовая и аспарагиновая кислоты (дикарбоновые) являются соединениями, одна из функций которых состоит в обеспечении взаимодействия белкового и углеводного обмена. Эти аминокислоты в клетке строго компартиментированы. Преимущественное образование аспарагиновой кислоты происходит в цитоплазме, а глутаминовой сосредоточено в основном в митохондриях. Синтез дикарбоновых аминокислот происходит и в хлоропластах. Глутаминовая и аспарагиновая кислоты являются главными транспортными соединениями, переносящими азот из корней в листья (Измайлов, Смирнов, 1977; Измайлов, 1986).

В настоящее время  $\gamma$ -аминомасляной кислоте отводится роль активного соединения, поставляющего азот для внутренних метаболических и синтетических процессов. Она является продуктом декарбоксилирования глутаминовой кислоты и может рассматриваться как запасной фонд глутаминовой кислоты ввиду легкости их взаимопревращений. В состав белков эта аминокислота не входит, но является донором аминных групп и углеродного скелета при синтезе белка (Савицкая, 1965; Кретович, 1972).

Место биосинтеза глицина и серина – пластиды. Фотосинтетическая фиксация  $\text{CO}_2$  в хлоропластах тесно сопряжена с синтезом этих аминокислот. Близок к ним по характеру обмена аланин, но его фонд пополняется и за счет углерода аминокислот. Обмен аланина можно рассматривать как своеобразный метаболический мост, связывающий углеродный обмен с азотным (Измайлов, 1986).

Аргинин – самая богатая по содержанию азота в молекуле аминокислота (32,2%). Он может служить соединением, связывающим избыток азота, поступающего в растение и не используемого для синтеза белка (Плешков, Вильямс, 1965). Высокое содержание аргинина характерно для тканей хвойных растений. Метаболизм аминокислот у них называют условно аргининовым типом обмена и рассматривают как таксономический признак класса голосеменных (Durzan, 1968; Молот, 1975). Предполагается, что “аргининовый обмен” является более древним типом обмена, возникшим на первых этапах эволюции азотного питания высших растений (Молот, 1977). Высказано предположение, что аргинин в определенных условиях может замедлять гидролиз белков и влиять на старение тканей (Shibacka, Thimann, 1970). В литературе встречаются лишь единичные работы по аминокислотному составу тканей березы.



**Рис. 60.** Сравнительная характеристика березы пушистой (А), березы повислой (Б), карельской березы (В), ледяной березы (Г) и далекарлийской березы (Д) по содержанию аминокислот в покоящихся почках

В связи с этим нами проведены исследования по изучению состава и содержания свободных аминокислот в покоящихся (рис. 60) и распускающихся почках березы пушистой, березы повислой, карельской березы, ледяной березы (табл. 35) и далекарлийской березы (табл. 36). В результате установлено очень высокое содержание аргинина (от суммы свободных аминокислот): в почках березы пушистой в период глубокого покоя (декабрь) оно варьирует от 40 до 49%, у ледяной березы – 37–38%, у березы повислой – 25–30%, у далекарлийской березы – 20–23%, у карельской березы – 19–29%. Благодаря способности аргинина за-

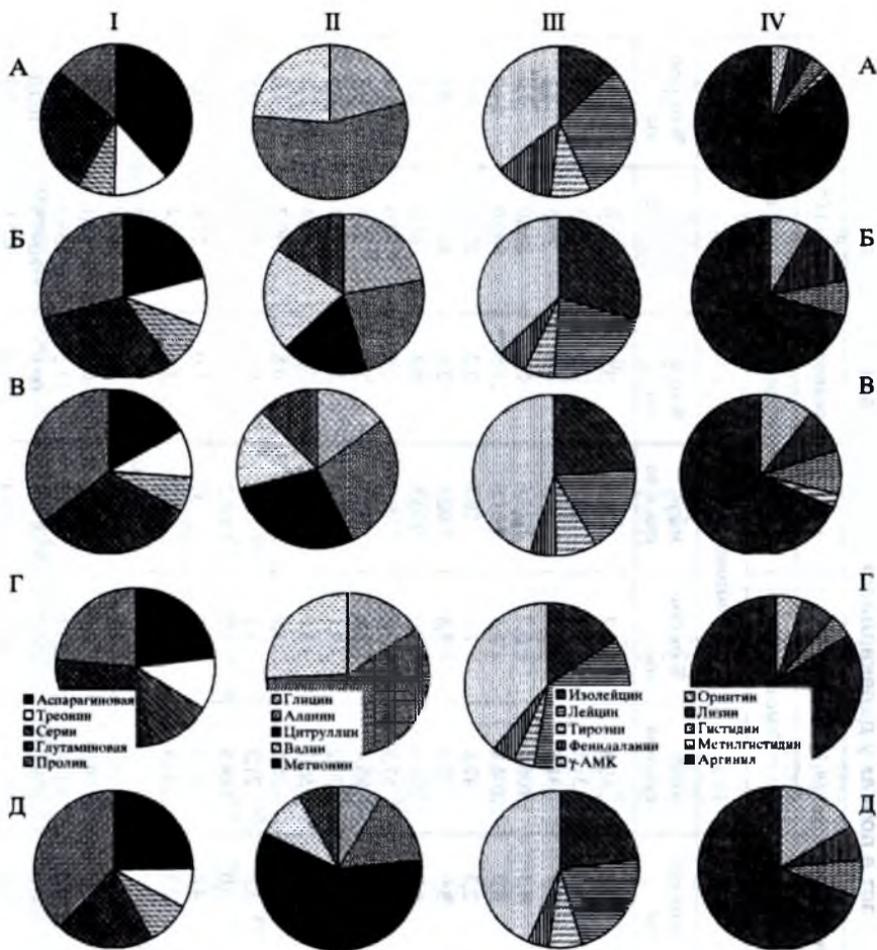
Таблица 35

## Содержание свободных аминокислот в почках у ледяной березы разного происхождения

Аминокислота	Покоящиеся почки (4.12.97 г.)				Распускающиеся почки (14.05.99 г.)			
	Вегетативное		Семенное		Вегетативное		Семенное	
	потомство							
	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы
Аспарагиновая	223,2	5,7	72,0	3,2	288,0	6,3	144,0	2,6
Треонин	106,1	2,7	60,6	2,7	84,8	1,9	45,5	0,8
Серин	119,0	3,1	30,6	1,4	114,2	2,5	57,1	1,1
Глутаминовая	288,2	7,4	109,7	4,9	219,8	4,8	100,4	1,8
Пролин	225,0	5,8	293,6	13,1	445,5	9,7	986,4	18,1
Глицин	97,7	2,5	44,1	2,0	133,8	2,9	47,9	0,9
Аланин	369,6	9,5	81,0	3,6	472,0	10,3	308,2	5,6
Цистин	—	—	—	—	0	0	82,6	1,5
Валин	165,5	4,2	101,5	4,5	116,5	2,5	66,4	1,2
Метионин	0	0	103,1	4,6	94,5	2,1	50,0	0,9
Изолейцин	86,4	2,2	72,8	3,3	99,8	2,2	43,0	0,8
Лейцин	204,8	5,2	97,5	4,4	84,2	1,8	57,3	1,1
Тирозин	21,8	0,6	48,4	2,2	59,1	1,3	51,6	0,9
Фенилаланин	24,4	0,6	49,7	2,2	47,2	1,0	29,3	0,5
γ-АМК	214,2	5,5	124,0	5,5	1523,3	33,2	1693,4	31,0
Орнитин	87,2	2,2	57,5	2,6	24,5	0,5	31,0	0,6
Лизин	116,3	3,0	54,7	2,4	76,5	1,7	77,8	1,4
Гистидин	76,0	2,0	19,2	0,9	89,0	1,9	89,9	1,7
3-Метилгистидин	0	0	0	0	107,6	2,3	64,5	1,2
Аргинин	1478,7	37,9	822,5	36,7	513,4	11,2	1435,9	26,29
Σ аминокислот без этаноламина	3903,9	100,0	2242,5	100,0	4593,8	100,0	5462,2	100,0
Этаноламин	2700,0	40,9	1117,1	33,3	812,7	15,0	758,7	12,2
Σ аминокислот с этаноламином	6603,9	—	3359,6	—	5406,5	—	6220,9	—

## Содержание свободных аминокислот в почках у далекарлийской березы разного происхождения

Аминокислота	Покоящиеся почки (4.12.97 г.)				Распускающиеся почки (14.05.99 г.)			
	Вегетативное		Семенное		Вегетативное		Семенное	
	потомство							
	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы	мкг/г сух. в-ва	% от сум- мы
Аспарагиновая	129,2	5,3	69,3	3,7	129,6	3,6	290,9	7,1
Треонин	44,2	1,8	31,1	1,7	72,7	2,0	45,5	1,1
Серин	46,8	1,9	31,5	1,7	36,7	1,0	84,5	2,1
Глутаминовая	106,1	4,3	106,1	5,7	194,4	5,3	203,0	5,0
Пролин	200,8	8,2	104,8	5,6	891,0	24,5	990,0	24,2
Глицин	54,5	2,2	42,8	2,3	79,8	2,2	273,8	6,7
Аланин	95,0	3,9	72,0	3,8	92,9	2,6	226,6	5,5
Цистин	376,0	15,3	206,4	11,0	123,8	3,4	61,9	1,5
Валин	61,1	2,5	67,3	3,6	78,7	2,2	64,0	1,6
Метионин	52,0	2,1	86,4	4,6	57,8	1,6	31,5	0,8
Изолейцин	130,9	5,3	170,2	9,1	54,4	1,5	22,4	0,6
Лейцин	126,0	5,1	56,0	3,0	91,3	2,5	87,4	2,1
Тирозин	40,1	1,6	36,5	1,9	27,5	0,8	40,2	1,0
Фенилаланин	25,1	1,0	21,3	1,1	36,8	0,9	36,2	0,9
γ-АМК	246,8	10,0	148,5	7,9	1091,2	30,0	995,4	24,3
Орнитин	117,3	4,8	68,3	3,6	37	1,0	27,6	0,7
Лизин	51,8	2,1	32,4	1,7	39,7	1,1	48,4	1,2
1-Метилгистидин					0	0	33,1	0,8
Гистидин	55,1	2,2	34,7	1,9	65,1	1,8	47,7	1,2
3-Метилгистидин	0	0	59,3	3,2	24,8	0,7	33,1	0,8
Аргинин	501,1	20,4	433,4	23,1	418,5	11,5	455,3	11,1
Σ аминокислот без этаноламина	2459,8	100,0	1878,0	100,0	3639,7	00,0	4098,5	100,0
Этаноламин	1032,2	29,6	1782,0	48,7	248,4	6,4	342,0	7,7
Σ аминокислот с этаноламином	3492,0	-	3660,0	-	3888,1	-	4440,5	-



**Рис. 61.** Соотношение групп (I–IV) аминокислот в покоящихся почках березы пушистой (А), березы повислой (Б), карельской березы (В), ледяной березы (Г) и далекарлийской березы (Д)

медлять гидролиз белков (Durzan, 1968; Shibacka, Thimann, 1970), вероятно, в период покоя он сдерживает распад запасных и защитных белков в почках березы до наступления благоприятных для роста условий.

В почках различных видов и разновидностей березы обнаруживается до 10%  $\gamma$ -аминоасляной кислоты. Глутаминовой кислоты содержится от 5 до 10%, причем наибольшее ее количество наблюдается у повислой и карельской березы (рис. 61, Б1, В1). Высокое содержание глутаминовой кислоты у однолетних сеянцев карельской березы наблюдали ранее Г.К. Эглите и В.П. Ош-

кая (1973). Повышенное содержание компартиментированной с последней аспарагиновой кислоты отмечено в покоящихся почках березы пушистой (см. рис. 61, AI) по сравнению березой повислой и ее разновидностями.

Следует отметить факт повышенного накопления пролина у диплоидных декоративных разновидностей березы повислой – карельской березы (от 6 до 12%) и далекарлийской березы (5–8%). У полиплоидного вида березы пушистой содержание пролина варьирует в пределах 1–5%. Далекарлийская береза в отличие от всех других изученных видов и разновидностей характеризуется наиболее высоким содержанием цитруллина и орнитина (см. рис. 61, ДII, IV). В то же время у далекарлийской березы очень мало глутаминовой кислоты, глицина, валина и аланина (см. рис. 61, ДI, II). В почках березы пушистой и ледяной березы, наоборот, не обнаружен цитруллин, а также метионин, но при этом у них наблюдается высокое содержание аланина (рис. 61, AII, ГII). В почках березы пушистой в 1,5–2 раза выше содержание фенилаланина (см. рис. 61, AIII) по сравнению с березой повислой и ее разновидностями. Береза повислая характеризуется повышенным содержанием изолейцина и лизина в почках (см. рис. 61, BIII, IV). Ледяная береза отличается повышенным содержанием лейцина (см. рис. 61, ГIII). Большинство свободных аминокислот составляют менее 5% от суммы кислот (треонин, серин, глицин, валин, метионин, тирозин, фенилаланин, орнитин, лизин, гистидин).

Проведен анализ аминокислотного состава распускающихся почек березы. На примере вегетативного и семенного потомства ледяной березы (см. табл. 35) и далекарлийской березы (см. табл. 36) показано увеличение общего содержания свободных аминокислот при распускании почек. Кроме того, в период распускания почек изменяется соотношение отдельных аминокислот: доля аргинина снижается, но заметно повышается доля  $\gamma$ -аминомасляной кислоты и пролина. Значительно падает концентрация этаноламина в распускающихся почках по сравнению с покоящимися. Этот аминокислотный спирт, вероятно, может играть роль запасного соединения азота в покоящихся почках наряду с аминокислотами. При распускании почек происходит расход этаноламина, в том числе на образование кефалинов – фосфолипидов, в состав которых входит аминокислотный спирт. Кефалины преобладают в мембранах митохондрий (Кретович, 1980).

Таким образом, у изученных представителей рода *Betula* запас азота в покоящихся почках находится в основном в виде аргинина. В период распускания почек процент аргинина уменьшается, но возрастает содержание  $\gamma$ -аминомасляной кислоты и

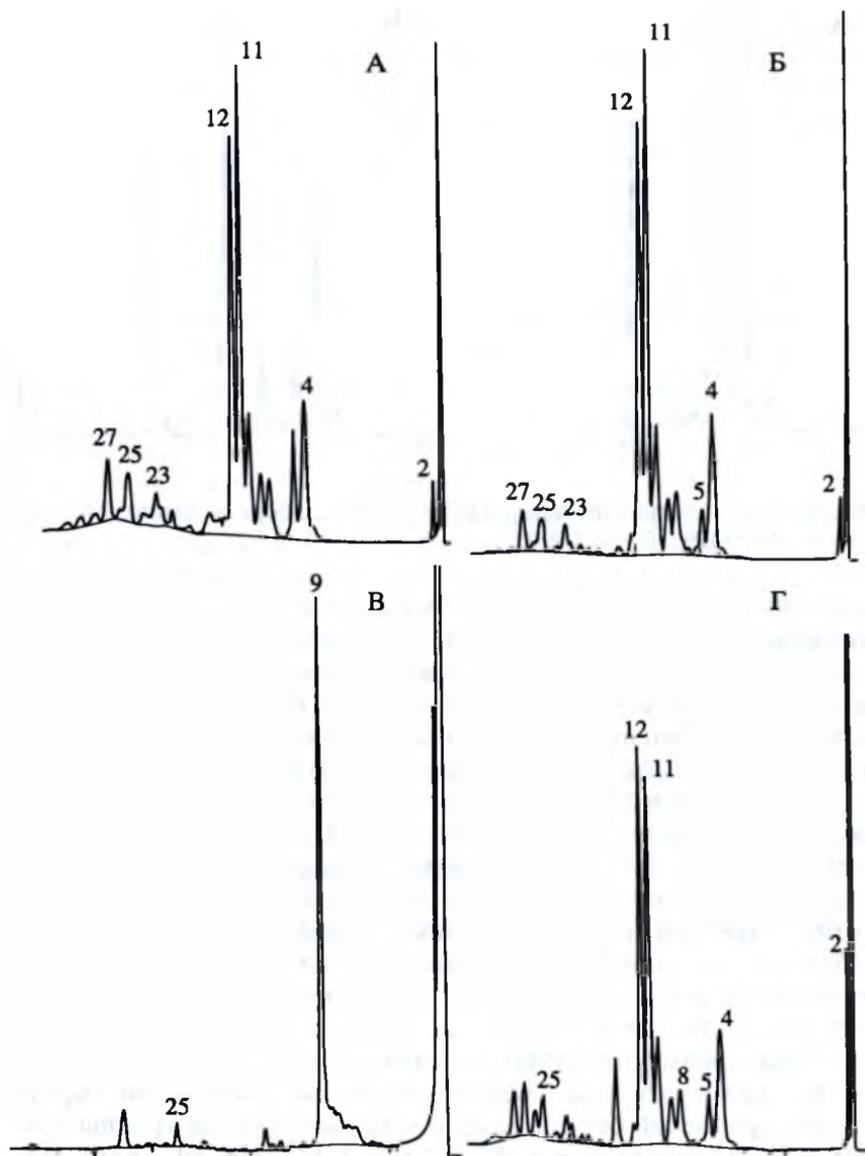
пролина. Видовые особенности у березы пушистой проявляются в повышенном содержании аспарагиновой кислоты и пониженном – пролина. Береза повислая характеризуется увеличенным содержанием изолейцина. Далекарлийской березе свойственно накопление цитруллина и орнитина. Пушистая береза и ледяная характеризуются отсутствием цитруллина и метионина. У карельской березы, в отличие от других видов и разновидностей, в составе аминокислот обнаружены небольшие количества метилгистидина.

### 6.3. СОДЕРЖАНИЕ И КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ЭФИРНЫХ МАСЕЛ

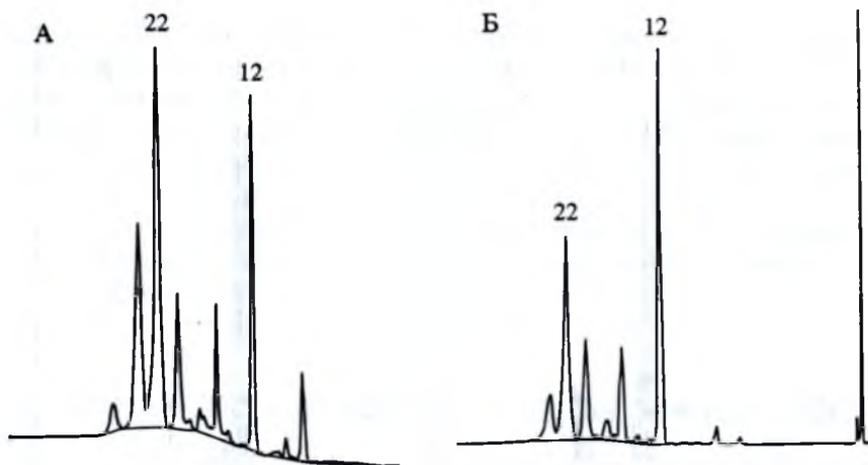
В результате количественного изучения эфирных масел в различных органах и тканях основных видов и разновидностей березы, нами установлено, что наибольшее их содержание находится в почках (до 2,2%), в листьях накапливается до 0,2% (см. рис. 33). Значительно меньшие (следовые) объемы эфирных масел выделяются из тканей ствола: в бересте их обнаружено не более 0,04% от абсолютно сухого вещества, а в лубе и древесине – только следовые количества.

Хроматографический анализ выявил определенные различия в составе и соотношении компонентов эфирных масел в зависимости от природы изученных органов и видовой принадлежности растений. Всего в их составе обнаружено до 52 соединений. На рис. 62 и 63 представлены хроматограммы, отражающие индивидуальный состав и относительное содержание компонентов эфирных масел, экстрагированных (паром) из почек изученных берез. При анализе полученных хроматограмм почек березы повислой, карельской березы и далекарлийской березы визуально можно обнаружить присутствие на них около 30 пиков, из которых два (11 и 12) являются преобладающими (см. рис. 62, А, Б, Г). На хроматограмме березы пушистой выделяется до 24 пиков (см. рис. 63). По данным Я.П. Балвочюте с соавторами (1980) в условиях Литвы в составе эфирных масел почек выявлено 32 компонента у березы повислой и 25 у березы пушистой. Хроматограммы эфирных масел других частей деревьев (листьев, луба, древесины, бересты) похожи на хроматограммы эфирных масел почек соответствующих видов и разновидностей березы.

По внешнему виду хроматограмм и расположению на них пиков отдельных компонентов можно отметить определенное сходство качественного состава и относительного содержания эфирных масел почек березы повислой, карельской березы и далекар-



**Рис. 62.** Хроматограммы эфирных масел почек березы: повислой (А), карельской (Б), ледяной (В) и далекарлийской. 1.02.2000



**Рис. 63.** Хроматограммы эфирных масел почек березы пушистой  
 А – 14.10.1999, Б – 1.02.2000

лийской березы (см. рис. 62, А, Б, Г). Небольшие различия между ними заметны по соотношению отдельных компонентов. Так, у далекарлийской березы наблюдается высокое содержание компонентов 2 и 14. Заметная вариабельность в соотношении компонентов по сравнению с указанными выше видами установлена у березы пушистой, у которой (см. рис. 63) компоненты эфирных масел проявляются на хроматограмме позже и распределяются более равномерно. Наиболее выраженные отличия по расположению пиков в сравнении с другими разновидностями наблюдается на хроматограммах эфирных масел ледяной березы. Здесь доминируют два компонента – пик 1 и особенно 9 (см. рис. 63, В). Обращает на себя внимание высокие пики, соответствующие легколетучим компонентам, что не характерно для эфирных масел березы. Большое содержание легколетучих компонентов характерно преимущественно для эфирных масел хвойных пород.

На хроматограммах березы повислой, карельской березы и далекарлийской березы можно выделить четыре группы компонентов эфирных масел: (I – пики 1–2; II – 3–6; III – 8–14, IV – оставшиеся). Предварительная идентификация показала, что наибольший процент эфирных масел березы составляют сескви-терпены и их кислород-содержащие производные.

Изучение сезонной динамики состава эфирных масел в почках березы показало некоторые изменения. Например, при сравнении хроматограмм эфирных масел почек березы пушистой, полученных 14 октября 1999 г. и 1 февраля 2000 г. (см. рис. 63), наблюдается смещение синтеза эфирных масел в сторону образова-

ния легколетучих компонентов. Так, отмечено изменение соотношения пиков 12 и 22: осенью содержание, например, компонента 12 составило 15,5% от суммы эфирных масел, а зимой – 34,67%. Наименьшие различия отмечены у далекарлийской березы: изменилось соотношение только двух компонентов (4 и 5). В эфирных маслах карельской березы наблюдается динамика в соотношении пиков 14 и 5, 9 и 10. У березы повислой в период от середины октября до начала февраля возрастает содержание компонента, соответствующего пику 7, и значительно уменьшается высота пиков 12 и 13. Этим эфирные масла березы повислой заметно отличаются от таковых карельской березы и далекарлийской березы, хотя по времени выхода пиков их хроматограммы идентичны. У ледяной березы в зимнее время (1.02.2000 г.) значительно повышается (до 46%) содержание компонента, соответствующего пику 9 по сравнению с осенью (12,5%). В этом случае наблюдается смещение синтеза эфирных масел в сторону образования легколетучих компонентов, в то время как количество эфирных масел изменяется незначительно. Это свидетельствует о защитной реакции ледяной березы на понижение температуры внешней среды путем значительного изменения качественного состава эфирных масел в сторону увеличения содержания легколетучих компонентов. В этом проявляется и таксономическая специфика ледяной березы.

Полученные результаты показали, что виды березы значительно различаются по составу и соотношению компонентов эфирных масел, которые могут быть использованы в хемотаксономии видов и даже разновидностей березы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании результатов более чем 30-летних экспериментов по контролируемому опылению *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh., произрастающих на территории Восточной Фенноскандии, установлена возможность гибридизации между березой повислой и березой пушистой, несмотря на существенное различие этих берез по числу хромосом ( $2n = 28$  и  $2n = 56$ , соответственно). Гибридизация основных видов березы здесь становится возможной в силу того, что климатические условия этого региона отличаются нестабильностью, из-за чего заметно сглаживается фенологическая изоляция видов. В условиях эколого-географического оптимума произрастания березы (центральные и восточные районы России) подобного "смешивания" видов обычно не происходит, главным образом в силу их фенологической изоляции. Одновременное цветение березы пушистой и березы повислой отмечают также финские исследователи (Sulki-poja, 1983). Образующиеся при этом гибриды характеризуются достаточно высокой изменчивостью по основным морфо-физиологическим признакам у побегов. На основании анализа распределения растений в гибридном потомстве по величине гибридного индекса нами выделены две преобладающие группы: одна из них соответствует березе пушистой, другая березе повислой.

Степень проявления основных морфо-физиологических признаков у гибридного потомства зависит от конкретной комбинации скрещивания. При опылении березы повислой (♀) пыльцой березы пушистой (♂) более 30% образующихся гибридов имеют смешанное проявление морфо-физиологических признаков обоих видов. При обратном скрещивании березы пушистой (♀) с березой повислой (♂) гибриды по преимуществу наследуют признаки материнского растения.

Возрастная изменчивость проявления признаков, наблюдаемая в процессе роста и развития гибридного потомства березы, во многом связана с произрастанием в экстремальных условиях Севера. Вместе с тем выявлен ряд морфо-физиологических признаков у побегов, которые сохраняют стабильность независимо от возраста и места произрастания. У березы повислой это фор-

ма листовой пластинки и характер очертания линий, образующих ее вершину, отсутствие опушенности на стебле молодого побега, на черешке, в углах жилок и на поверхности листовой пластинки и др.; у березы пушистой длина центральной жилки до наиболее широкой части листовой пластинки, отсутствие “бородавчатости” на молодых побегах и листовых пластинках, присутствие опушенности на листовых пластинках и особенно в углах их жилок, а также наличие липидов в почках.

Анализ вариабельности потомства березы по морфо-физиологическим признакам побегов обратил наше внимание на факт повышенного содержания липидов в почках. Многолетние биохимические исследования подтвердили, что в полностью сформированных почках березы пушистой содержится до 55% липидов от абсолютно сухого вещества, а у березы повислой до 35%. Надо полагать, что в условиях Карело-Мурманского региона именно липиды играют особо важную роль в сохранении меристематических тканей березы в экстремальных условиях Севера.

Липиды, содержащиеся в почках изученных видов березы, заполняют свободные пространства почки между ее зачаточными органами. Причем у березы пушистой, отличающейся повышенным содержанием липидов, последние локализованы не только внутри почки, но покрывают ее и снаружи. Размах изменчивости в содержании липидов в почках в пределах одной особи и между отдельными деревьями в популяции, как правило, невелик. В зимний период, а также по мере продвижения на Север и с повышением высоты произрастания растений над уровнем моря наблюдается четко выраженное увеличение количества суммарных липидов в почках.

Почки березы содержат в основном нейтральные липиды, но в зависимости от вида могут различаться как по качественному составу, так и по количественному соотношению в них жирных кислот. К числу видоспецифичных жирных кислот, синтезируемых березой пушистой и не обнаруженных или встречающихся в следовых количествах лишь в отдельные фазы развития у березы повислой, относятся жирные кислоты с короткой углеводной цепью. Содержание ненасыщенных жирных кислот в почках березы повислой составляет около 90%, в то время как у березы пушистой не превышает 60%. Указанные различия, по нашему мнению, могут быть использованы в хемосистематике берез.

Изучение гибридного потомства березы по жирнокислотному составу выявило, что в составе липидов почек независимо от варианта скрещивания имеется характерный набор жирных кислот, по которому можно четко определить видовую принад-

лежность отдельных особей. Существенно, что способность видов к большому или меньшему накоплению отдельных жирных кислот устойчиво сохраняется в потомстве, причем при скрещивании у гибридов жирнокислотный состав не смешивается, а наследуется с четко выраженными признаками вида в основном по материнской линии, значительно реже по отцовской (в случае березы пушистой).

В семенах растений березы повислой, карельской березы, березы пушистой и березы карликовой доля ненасыщенных жирных кислот составляет 93–97%, причем около 90% из них приходится на линолевую кислоту. В суммарном липидном экстракте из листьев отдельных видов березы преобладает линоленовая кислота, доля которой может составлять 54%. В процессе образования побегов из почек происходит увеличение доли триеновых кислот (преимущественно линоленовой) за счет уменьшения диеновых (главным образом линолевой). Кроме того, выявлены определенные особенности жирнокислотного состава липидов ствола березы, не зависящие от вида: в древесине липиды содержат в основном насыщенные кислоты, в лубе ненасыщенные, а в бересте короткоцепочковые. Указанные особенности состава липидов, очевидно, связаны с их функциональной ролью.

Анализ изоферментного состава пероксидазы в почках березы пушистой, березы повислой и их разновидностей выявил ряд изоформ, присущих всем изучаемым объектам, а также ряд специфических, характерных для отдельных видов и разновидностей. В период зимнего покоя у березы пушистой спектр изопероксидаз отличается наибольшим числом изоформ, среди которых постоянными являются семь компонентов, расположенных в основном в зоне средней электрофоретической подвижности. У карельской березы спектры изопероксидаз оказались сходными с таковыми березы повислой.

Исследование аминокислотного состава показало, что у изученных представителей рода *Betula* азот в покоящихся почках представлен в основном в виде аргинина. Наблюдается тенденция внутри- и межвидовых различий у березы, которая у березы пушистой проявляется в повышенном содержании аспарагиновой кислоты и пониженном – пролина. Береза повислая характеризуется увеличенным содержанием изолейцина. В почках далекарлийской березы отмечено накопление цитруллина и орнитина. Березе пушистой и ледяной березе свойственно отсутствие цитруллина и метионина. У карельской березы в отличие от других видов и разновидностей в составе аминокислот обнаружены небольшие количества метилгистидина.

В почках березы пушистой содержится до 2,5% эфирных масел, а у березы повислой – не более 0,3%. Идентификация компонентов эфирных масел почек березы выявила наличие в них терпеновых гидрокарбонов и их кислородсодержащих производных. Установлено, что виды березы могут значительно различаться по составу и соотношению компонентов эфирных масел березы, что определяется генотипом растений и не зависит от сезона.

Результаты проведенных нами исследований, а также анализ литературных данных позволили сделать вывод о преобладающем произрастании на территории Восточной Фенноскандии березы повислой и березы пушистой. Это согласуется с данными ботаников (Кравченко и др., 2000), опубликованными в последние годы. Исходя из этого, следует, что при выделении видов березы в Карело-Мурманском регионе нельзя ограничиваться только морфологическими признаками, необходимо учитывать также изменчивость их биохимических признаков. Следует согласиться с мнением В.И. Ермакова (1986), что некоторые виды, ранее выделенные в Карело-Мурманском регионе, являются “географическими расами” и не выходят за рамки внутри- или межвидовой изменчивости основных видов березы. Береза карликовая также произрастает в этом регионе, но в наших исследованиях затронута в небольших объемах.

Обобщение результатов многолетних экспериментальных исследований по изучению изменчивости сибирского и полусибирского потомства, позволило нам сформулировать гипотезу эколого-генетического происхождения карельской березы (Ветчинникова, 2003), согласно которой ее появление носит вероятностный характер и связано как с экологическими условиями, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и качеством использованной пыльцы. В силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основными причинами, которые предшествовали ее появлению, следует считать совместное произрастание березы повислой с березой пушистой и отсутствие фенологической изоляции между ними. Именно в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой появилась, на наш взгляд, карельская береза.

На существование генетического родства между карельской березой и березой пушистой указывает наличие у обеих различных форм роста: от высокоствольных до короткоствольных и кустообразных. У карельской березы стволы и ветви в большей или меньшей степени извилистые, хотя по большинству морфологических признаков побегов и генеративных органов они близки к типичной форме березы повислой, т.е. материнскому растению. Сведения о сходстве карельской березы с березой

пушистой встречаются у многих авторов. В естественных природных условиях карельская береза произрастает обычно совместно с березой повислой и березой пушистой, составляя одну микропопуляцию (Ермаков, 1986). Карельская береза встречается среди деревьев березы пушистой в Костромской области (Багаев, 1963), в Латвии (Сакс, Бандер, 1973). Среди сеянцев карельской березы попадаются особи березы пушистой (Sarvas, 1966). У березы пушистой отмечено наличие аномальных наростов – капов, “ведьминых метел”, у нее наблюдаются быстрое суживание ствола, сильное разветвление и пониженный прирост. Эти признаки мы находим также у карельской березы. Кроме того, у карельской березы, как и у березы пушистой, листья несколько “кожистые” и осенью имеют ржаво-грязную окраску (Ермаков, 1975 б).

Таким образом, у растений березы, произрастающих на территории Восточной Финноскандии, установлена возможность гибридизации между основными видами *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. при условии совпадения сроков цветения. Образующиеся при этом гибриды характеризуются достаточно высокой изменчивостью по основным морфо-физиологическим признакам у побегов. Проведенные многолетние исследования позволили не только описать изменчивость основных видов и разновидностей берез, произрастающих в условиях Восточной Финноскандии, по морфологическим признакам и физиоло-биохимическим показателям, но и сформулировать новый взгляд на проблему происхождения карельской березы – одного из наиболее ценных, интересных и важных представителей древесных растений.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Карельской АССР. Л., 1974. 115 с.
- Агроклиматические ресурсы Мурманской области. Л., 1971. 109 с.
- Алтухов Ю.П., Крутовский К.В., Духарев В.А.* и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. М., 1989. С. 16–24.
- Андреева В.А.* Фермент пероксидаза: Участие в защитном механизме растений. М., 1988. 128 с.
- Артюшенко Э.Т., Соколов С.Я.* О росте пластинки листа у некоторых древесных пород // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 5. С. 610–612.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. Л., 1976. С. 181, 204.
- Атлас Карельской АССР / Гл. упр. геодезии и картографии при СМ СССР. М., 1989. 40 с.
- Атлас Мурманской области / Гл. упр. геодезии и картографии при СМ СССР. М., 1971. 33 с.
- Аффифи А., Эйзен С.* Статистический анализ: (Подход с использованием ЭВМ). М., 1982. 488 с.
- Багаев С.Н.* Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области // Лесн. хоз-во. 1963. № 6. С. 20–22.
- Багаев С.Н.* Воспроизводство березы карельской // Там же. 1987. № 9. С. 40–41.
- Балвочюте Я.П., Акимов Ю.А., Моркунас А.В.* Эфирные масла почек берез в условиях Литовской ССР // Актуальные вопросы изучения и использования эфиромасличных растений и эфирных масел. Симферополь, 1980. С. 222.
- Барильская Л.А.* Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–815.
- Брянцева З.Н.* Азотный и фосфорный обмен кукурузы в связи с изменением интенсивности ее роста // Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. Новосибирск, 1973. Ч. 2. С. 67–76.
- Буторина А.К.* О природе узорчатости древесины у карельской березы // Генетические и экологические основы повышения продуктивности лесов: Сб. науч. тр. Воронеж, 1993. С. 40–47.
- Быков Ю.С., Горяев М.И., Гладышев П.П., Шуров К.А.* Липидный состав облепихового масла // Изв. АН КазССР. Сер. хим. 1972. № 4. С. 63–65.
- Вавилов Н.И.* Линневский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 26, вып. 3. С. 109–134.

Васильев А.Е., Плиско М.А. Ультраструктура железок *Betula verrucosa* Ehrh. // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 2. С. 188–194.

Васильев В.Н. К систематике и географии дальневосточных берез // Ботан. журн. 1942. Т. 27, № 1/2. С. 3–19.

Васильев В.Н. О *Betula pubescens* Ehrh. и *B. verrucosa* Ehrh. // Там же. 1964. Т. 49, № 12. С. 1787–1789.

Васильев В.Н. Березы Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных / Урал. фил. АН СССР. 1969. Вып. 69. С. 59–140.

Ведерников Д.Н., Мигунова Ю.В., Роцин В.И. Сексвитерпеновый альдегид и тритерпеновые кислоты из березовых почек *Betula pendula* Roth // Тез. Всерос. конф. “Химия и технология растительных веществ”. Сыктывкар, 2000. С. 36.

Ведерников Д.Н., Роцин В.И., Кошкин А.В. Экстрактивные вещества березы и направления их использования // Там же. 2000. С. 35.

Ведерников Д.Н., Роцин В.И., Шабанова Н.Ю. Выделение бетулина из бересты и синтез бетулиновой и бетулоновой кислот // Там же. 2000. С. 37.

Вересин М.М. Рассказы о лесах и деревьях. Воронеж, 1981. 78 с.

Вериняк В.М., Степень Р.А. Содержание и состав эфирного масла в различных органах *Betula pendula* Roth из Центральной Якутии // Раст. ресурсы. 1992. Вып. 3. С. 86–93.

Ветчинникова Л.В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Фенноскандии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 45 с.

Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Уникальность популяций березы на островах Белого моря // Культурное и природное наследие островов Белого моря. Петрозаводск, 2002. С. 93–97.

Ветчинникова Л.В., Исидоров В.А., Фуксман И.Л. и др. Сравнительное изучение эфирных масел в почках *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. // Тез. докл. IV съезда О-ва физиологов растений РАН “Физиология растений – наука III тысячелетия”. М., 1999. С. 334–335.

Ветчинникова Т.Ю. Изучение формового разнообразия березы в Карелии // Практические рекомендации по исследованию экосистем в Карелии. Петрозаводск, 2000. С. 80–90.

Ган А.П., Лукашевич И.В. Влияние экологических факторов на изоферментный состав пероксидазы древесных растений // Тез. докл. II съезда Всерос. о-ва физиологов растений. М., 1992. Ч. 2. С. 49.

Генкель П.А., Окнина Е.З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М., 1964. 242 с.

Говоруха Г.И. Закономерности внутривидовой изменчивости термостойкости *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Урале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 1971. 28 с.

Говоруха Г.И. Географическая изменчивость основных видов берез Урала по термостойкости // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 9–12.

- Гольшиева М.Д. Черты морфогенеза зачаточных листьев *Betula pendula* Roth // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 82–93.
- Гроздова Н.Б. Формовое разнообразие березы бородавчатой и пушистой в центральной полосе европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд с.-х. наук. Воронеж, 1961. 23 с.
- Гроздова Н.Б. Березы. М., 1979. 67 с.
- Гроздова Н.Б. Древесина различных форм березы бородавчатой и пушистой // Лесн. журн. 1965. № 2. С. 127–130.
- Данченко А.М. Оценка хозяйственно-важных признаков березы Северного Казахстана // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970. Вып. 5. С. 14–18.
- Данченко А.М. Феногеографический анализ структуры популяций березы в Северном Казахстане // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск, 1975. С. 18–25.
- Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск., 1990. 205 с.
- Демченко Е.А. Изучение липидов луба и корки коры осины // Изв. вузов. Лесн. журн. 1974. № 6. С. 118–122.
- Дрейман Э.Л. Анатомические изменения древесины *Betula verrucosa* Ehrh., выращенной из семян, обработанных соком карельской березы // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 190–191.
- Духарев В.А. Биохимический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 25 с.
- Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228 с.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии: (Палеорастиельность и палеогеография). Петрозаводск, 2000. 242 с.
- Ермаков В.И. О плодоношении и вегетативном размножении березы на Севере // Тез. Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск, 1971. С. 80–82.
- Ермаков В.И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975а. С. 178–194.
- Ермаков В.И. Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975б. С. 64–88.
- Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.
- Ермаков В.И. Проявление примитивного признака строения плодущих чешуй у древовидной березы Севера // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 5–10.
- Ермаков В.И. Механизм формирования узорчатой текстуры древесины и происхождение березы карельской: Препр. докл. / Ин-т леса КНЦ РАН. Петрозаводск, 1990. 35 с.

*Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д.* Результаты исследований природы березы карельской. Деп. в ВИНТИ 21 02.90. 1990. № 1068-В90. 43 с.

*Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д.* Роль коры в формировании узорчатой текстуры древесины березы карельской // Лесоведение. 1995. № 3. С. 50–56.

*Ефимова М.А.* Анатомическое строение кроющих чешуек почек липы, черемухи, березы и черной смородины // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1955. Т. 109. С. 247–256.

*Жибоедов П.М.* Физиолого-биохимические исследования адаптации растений к условиям Кольского Заполярья // Физиология и биохимия растений: Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976. С. 75–78.

*Жиров В.К.* Физиолого-биохимические основы приспособления и возрастная изменчивость растений в условиях Кольского Севера: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Апатиты, 1997. 53 с.

*Жиров В.К., Мерзляк М.Н.* Воздействие низких температур на изменение степени повреждения мембран и интенсивность перекисидации липидов у гороха, подвергнувшегося холодовому закаливанию // Биологические науки. 1983. № 2. С. 77–82.

*Забросаев Н.С.* О морфологических особенностях разновидностей бородавчатой и пушистой берез в лесостепной зоне Омской области // Биол. науки. 1969. № 6. С. 65–69.

*Замятнин Б.Н.* Семейство *Betulaceae* G.A. Agardh.: Березовые // Деревья и кустарники. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 266–334.

*Зимица С.Н., Бумагина З.Д.* Метод прогнозирования обилия цветения и плодоношения березы карельской // Всесоюз. совещ. по лесн. генетике, селекции и семеноводству. Петрозаводск, 1983. С. 116–117.

*Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Основы практической биометрии. Петрозаводск, 1992. 92 с.

*Измайлов С.Ф.* Азотный обмен в растениях. М., 1986. 320 с.

*Измайлов С.Ф., Смирнов А.М.* Функциональная компартментация дикарбоновых аминокислот в растительной клетке // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. № 5. С. 733–746.

*Исаков Ю.Н.* О природе исключительно высокого фенотипического полиморфизма березы карельской // Фенетика популяций: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 65–66.

*Исмаилов М.И.* О полиморфизме таджикостанских видов *Betula* L. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 1. С. 127–136.

*Йорданов Д., Николов П., Бойчинов А.* Фитотерапия. София, 1972. 118 с.

Карельская АССР: Природа: Хозяйство. Петрозаводск, 1986. 279 с.

*Кейтс М.* Техника липидологии. М., 1975. 323 с.

*Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р.* и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М., 1989. 215 с.

*Козубов Г.М., Шайдунов В.С.* Вертикальная поясность в Хибинских горах и колебания верхней границы леса // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1965. № 3. С. 101–104.

*Комар Г.А.* Анатомическое строение почечных чешуй некоторых представителей сем. *Grossulariaceae* // Ботан. журн. 1971. Т. 56, № 8. С. 1105–1121.

*Коница Л.В.* Динамика липидов в почках некоторых видов березы, произрастающих в Карелии // Раст. ресурсы. 1978а. Т. 14. С. 222–224.

*Коница Л.В.* Динамика содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках основных видов березы Европейского Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978б. 24 с.

*Коновалов И.Н.* О физиологии морозоустойчивости интродуцируемых древесных растений // Успехи интродукции растений. М., 1973. С. 257–266.

*Корешева Р.Н.* К морфологии и анатомии почечных чешуй представителей сем. крыжовниковых // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1974. Т. 52, вып. 3. С. 196–216.

*Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Кузнецов О.Л.* Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск, 2000. 76 с.

*Кретович В.Л.* Обмен азота в растениях. М., 1972. 526 с.

*Кретович В.Л.* Молекулярные механизмы усвоения азота растениями. М., 1980. 29 с.

*Кузенева О.И.* Род Береза // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 269–277.

*Ларионова А.Я.* Динамика электрофоретических спектров ферментов хвой лиственницы // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. № 10/2. С. 97–100.

*Ларионова А.Я.* Изменчивость электрофоретических спектров ферментов лиственницы сибирской и даурской: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1982. 33 с.

*Лихачев А.И.* Некоторые данные по биологии берез пушистой и бородавчатой // Учен. зап. Орлов. пед. ин-та. 1959. Т. 14, вып. 5. С. 107–119.

*Лукашевич И.В.* Изоферментный состав пероксидазы как таксономический признак древесных растений // Лесоводство и лесокультурные исследования в Кыргызстане. Бишкек, 1991. С. 26–33.

*Любавская А.Я.* Селекция и разведение карельской березы. М., 1966. 124 с.

*Любавская А.Я.* Селекция и интродукция карельской березы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1969. 48 с.

*Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1973. 284 с.

*Мамаев С.А., Говоруха Г.И.* Термостойкость листьев двух видов березы, произрастающих на Урале // Лесоведение. 1972. № 2. С. 81–83.

*Маурер Г.* Диск-электрофорез: Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М., 1971. 247 с.

*Махнев А.К.* Физические и механические особенности древесины некоторых берез // Лесн. журн. 1964. № 7. С. 127–131.

*Махнев А.К.* Индивидуальная изменчивость березы Припышминских боров Зауралья: Автореф. дис. ... канд. с.-х наук. Свердловск, 1964, 1965. 27 с.

Махнев А.К. Физико-механические свойства древесины некоторых форм березы Припышминских боров Зауралья // Лесн. журн. 1964, № 2. С. 127–131.

Махнев А.К. О взаимоотношении березы бородавчатой и пушистой и производительности их отдельных форм в связи с фенологическими особенностями // Там же. 1965. № 3. С. 29–33.

Махнев А.К. О внутриволюционной и географической изменчивости и морфогенезе листьев *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Среднем Урале // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1969. Вып. 64. С. 39–67.

Махнев А.К. Закономерности географической изменчивости вегетативных органов березы // Там же. 1970. Вып. 75. С. 36–60.

Махнев А.К. Закономерности изменчивости и особенности внутривидовой структуры у берез секции *Albae* на Урале в связи с широтной зональностью // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975. С. 15–91.

Махнев А.К. Интродукция карельской березы на Среднем Урале // Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск, 1982. С. 30–35.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М., 1987. 129 с.

Махнев А.К., Мамаев С.А. Внутривидовая изменчивость в структуре популяций березы в горах Южного Урала в связи с высотной поясностью // Экология. 1972. № 1. С. 24–36.

Мегалинский П.Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры // Тр. ЛТА. 1950. Вып. 68. С. 39–48.

Молот П.С. Синтез и обмен аминокислот в изолированных корнях сосны обыкновенной и ели европейской в стерильной культуре // Изв. вузов. Лесн. журн. 1975. № 1. С. 36–38.

Молот П.С. Синтез и выделение свободных аминокислот изолированными корнями ели европейской // Лесоведение. 1977. № 3. С. 42–46.

Морозова Р.М. Лесные почвы Карелии. Л., 1991. 184 с.

Мушегян А.М. Березы Казахстана // Тр. Алма-Атин. ботан. сада АН КазССР. 1956. Т. 3. С. 18–39.

Навашин С.Г. Избранные труды. М.; Л., 1951. Т. 1. 364 с.

Новикова А.А. Рост и развитие почек у некоторых древесных растений. Минск, 1976. С. 14–17.

Оканенко А.А. Динамика жиров в однолетних побегах различных по морозоустойчивости сортов яблони // Физиология и биохимия культ. растений. 1974. Т. 6, вып. 1. С. 90–94.

Орлова Н.И. Систематическое исследование древесных пород Кольского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1952. 13 с.

Орлова Н.И. Сем. *Betulaceae* С.А. Agardh // Флора Мурманской области. М.; Л. 1956. Вып. 3. С. 121–124.

Падеревская М.И. К вопросу о значении почечных чешуй // Учен. зап. Курского гос. пед. ин-та. Естеств.-геогр. цикл. 1958. Вып. 7. С. 33–42.

*Петров П.А.* Изменчивость древесных пород в островных борах казахского мелкосопочника // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 12. С. 1789–1792.

*Плешков Б.П., Вильямс М.В.* К вопросу о содержании и образовании аминокислот при различных условиях фосфорного питания и о роли аргинина в растениях // Докл. ТСХА. 1965. Вып. 103. С. 263–270.

*Плешков Б.П., Кондратьев М.Н.* Видоизмененная методика (определения) выделения белка и свободных аминокислот (для массовых анализов) // Изв. ТСХА. 1971. № 6. С. 86–94.

*Полозова Л.Я.* Исследование изоэнзимных спектров как метод изучения структуры популяций древесных пород // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М. 1978. С. 99–114.

*Пономарев Н.А.* Березы СССР. М.; Л., 1933. 246 с.

*Раменская М.Л.* Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск. 1960. 485 с.

*Раменская М.Л.* К типологии лесотундровых и горных березняков // Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты, 1974. С. 18–33.

*Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 215 с.

*Родионов В.С.* Влияние низких температур на липидный обмен и фазовые переходы в мембранах // Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978. С. 37–57.

*Родионов В.С., Холопцева Н.П.* Определение фосфолипидов листьев растений с помощью двухмерной хроматографии в тонком слое силикагеля // Физиология и биохимия культ. растений. 1974. Т. 6, вып. 2. С. 201–204.

*Рокицкий П.В.* Биологическая статистика. Минск, 1973.

*Романов А.А.* О климате Карелии. Петрозаводск. 1961. 140 с.

*Русанович И.И.* Морфогенез и внутривидовая изменчивость плодовых чешуек березы белой и березы пониклой в европейской части СССР // Бюл. Гл. Ботан. сада. 1981а. Вып. 119. С. 34–39.

*Русанович И.И.* Внутривидовая изменчивость плодиков березы пониклой и березы белой европейской части СССР // Там же. 1981б. Вып. 121. С. 37–40.

*Савицкая Н.Н.* О содержании свободных аминокислот в растениях ячменя при недостатке воды в почве // Физиология растений. 1965. Т. 12, вып. 2. С. 349–350.

*Савич И.М., Перуанский Ю.В.* Биохимическое обеспечение диагностики криоустойчивости зерновых // Физиология и биохимия культ. растений. 1990. Т. 22, вып. 1. С. 13–19.

*Садвакасова Г.Г., Кунаева Р.М.* Некоторые физико-химические и физиологические свойства пероксидазы растений // Там же. 1987. Т. 19, вып. 2. С. 107–119.

*Сакс К.А., Бандер В.Л.* Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 294–300.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Новое в разведении березы карельской // Лесн. хоз-во. 1973. № 1. С. 40–41.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Применение химических методов при выращивании карельской березы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева. 1974а. Т. 19, № 3. С. 332–334.

Сакс К.А., Бандер В.Л. Исследования по выращиванию узорчатой карельской березы // Тр. Латв. с.-х. акад. 1974б. Вып. 75. С. 11–14.

Сафонов В.И., Сафонова М.П. Выделение препаратов растворимых белков из вегетативных органов растений для электрофоретического исследования // Физиология растений. 1969. Т. 16, вып. 1. С. 161–170.

Сафонов В.И., Сафонова М.П. Исследование белков и ферментов растений методом микроэлектрофореза в полиакриламидном геле // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 113–136.

Семко А.П. Климатическая характеристика Полярно-Альпийского ботанического сада // Флора и растительность Мурманской области. Л., 1972. С. 73–130.

Сергеев Л.И. Выносливость растений. М. 1953. 284 с.

Сергеев Л.И., Сергеева К.А. Морфо-физиологические особенности годичного цикла развития древесных растений в Башкирии // Рост растений. Львов, 1959.

Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа. 1961. 223 с.

Сергеева К.А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М. 1971. 174 с.

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

Соловьева Н.М. К кариологическому изучению берез // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 106. С. 100–103.

Стаценко А.П. О криозащитной роли аминокислот в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. 1992. Т. 24, вып. 6. С. 560–564.

Столяров Б.В., Савинов И.М., Витенберг А.Г. Руководство к практическим работам по газовой хроматографии. Л., 1978. 287 с.

Стрекаловский Н.И. О физико-механических свойствах древесины северной березы // Тр. Арханг. лесотехн. ин-та. 1949. № 13. С. 163–173.

Сукачев В.Н. К вопросу о ближайших задачах изучения растительности Кольского полуострова. М., 1921. 26 с.

Сухарева-Немакова Н.Н., Каленик Н.М., Козлов Ю.П., Силаев А.Б. Состав и антиокислительная активность липидов *Astasia longa* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1973. № 3. С. 334–343.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.

Харин В.Н. Факторный анализ: (Подход с использованием ЭВМ). Петрозаводск, 1992. 191 с.

Царегородцева С.О. Годичная динамика основных липидов почек сосны // Биол. науки. 1975. № 12. С. 89.

Целев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высш. растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.

- Черепанов С.К. Свод дополнений и изменений к "Флоре СССР". Л., 1973. Т. 1–30. 668 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Чехонина М.В. Развитие генеративных почек березы бородавчатой в условиях Карелии // Интродукция и акклиматизация растений в Карелии. Петрозаводск, 1967. С. 43–47.
- Чубанов Н.Д. Изучение форм берез бородавчатой и пушистой северной части БССР : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1969. 35 с.
- Шемберг М.А. Береза каменная. Новосибирск. 1986. 175 с.
- Шемберг М.А. Семейство *Betulaceae* // Флора Сибири. Новосибирск. 1992. Т. 5. С. 61–70.
- Шлякова Е.В. Органогенез березы в условиях Хибинских гор // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 2. С. 268–271.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л., 1968. 451 с.
- Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов стволовой части березы // Строение, свойства и качество древесины – 2000. Петрозаводск, 2000. С. 110–112.
- Эглите Г.К., Ошкая В.П. Свободные аминокислоты карельской березы // Изв. АН ЛатвССР. 1973. № 1. С. 15–20.
- Яковлев Ф.С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. Т. 1. С. 3–19.
- Anderson A.B., Riffer R., Wong A. Monoterpenes, fatty and resin acid of *Pinus lambertiana* and *Pinus monticola* // *Phytochemistry*. 1969 a. Vol. 8, N 5. P. 869–872.
- Anderson A.B., Riffer R., Wong A. Monoterpenes, fatty and resin acid of *Pinus ponderosa* and *Pinus jeffreyi* // *Ibid*. 1969b. Vol. 8, N 5. P. 873–875.
- Atanasoff D. Virus stem pitting of birch // *Ztschr. Pflanzenkrankh., Pflanzenpathol. und Pflanzenschutz*. 1967. Bd. 74, N 4. S. 205–208.
- Brown J.R., Tuley G. A study of population of Birches in Glen Gairn // *Trans. Bot. Soc. Edinburgh*. 1971. Vol. 41, N 2. P. 231–243.
- Durzan D.I. Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. I. Seasonal changes of free amino acids in buds, shoots, apices and leaves and the metabolism of uniformly labelled C-I-arginine by buds during the onset of dormancy // *Canad. J. Bot.* 1968. V. 46, N 7. P. 909–919.
- Folch J., Lees M., Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226, N 1. P. 497–509.
- Hansen R.P., Boderick D.F. The fatty acid composition of the lipids from the seed of *Pinus radiata* // *Tappi*. 1968. Vol. 51, N 1. P. 48–51.
- Hintikka T.J. Die "Wisa" – Krankheit der Birken in Finnland // *Ztschr. Pflanzenkrankh. Gallenk.* 1922. Bd. 32. S. 193–210.
- Hopkins C.G., Jevans A.W., Chisholm M.J. Fatty acid of *Aceraceae* seed oils // *Canad. J. Biochem.* 1968. Vol. 46, N 9. P. 999–1002.
- Iliev Iv. Study of silver birch (*Betula pendula* Roth) natural populations in Western Bulgaria: Dissertation. Sofia, 1988.

- Iliev Iv.* Polymorphism of silver birch (*Betula pendula* Roth) according to bark and crown // *Nauka za gorata*. 1990. Vol. 27, N 2. P. 108–116.
- Isidorov V., Krajewska U., Bal K. et al.* GC–MS identification of multi-component organic compounds mixtures using extra column phase equilibrium // *Chem. Anal.* 2000. Vol. 45. P. 513–520.
- Jamieson G.R.* GLC identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // *J. Chromatogr. Sci.* 1975. Vol. 13. P. 491–497.
- Jamieson G.R., Reid E.H.* The leaf lipids of some members of the *Boraginaceae* family // *Phytochemistry*. 1969. Vol. 8, N 8. P. 1488–1494.
- Jamieson G.R., Reid E.H.* The occurrence of hexadeca -7,10,13-trienoic acid in the leaf lipids of *Angiosperms* // *Ibid.* 1971. Vol. 10. P. 1837–1843.
- Jamieson G.R., Reid E.H.* The leaf lipids of some conifer species // *Ibid.* 1972. Vol. 11, N 1. P. 269–275.
- Johnsson H.* Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. // *Analiza sumarstvo*. Zagreb, 1974. N 4. P. 91–133.
- Kallio P.* Metsänrajan tutkimus // *Uutta ilmettä Lapin Kasvivarojen hyväksikäyttöön*. 1983. N 47. P. 17–27.
- Kallio P., Hurme H., Euro S. et al.* Research activities on the forest line in Northern Finland // *Arctic*. 1986. Vol. 39, N 1. P. 52–58.
- Kates M.* Techniques of lipidology: Isolation analysis and identification of lipids. Amsterdam etc., 1972. 365 p.
- Lapinjoki S.P., Elo A., Taipale H.T.* Development and structure of resin glands on tissues of *Betula pendula* Roth during growth // *New Phytol.* 1991. P. 1–5.
- Laseter J.L., Lawler Y.C., Walkinshaw C.H., Weete J.D.* Fatty acids of *Pinus elliottii* tissues // *Phytochemistry*. 1973. Vol. 12, N 4. P. 817–821.
- Lindquist B.* Tree improvement of birch // *Quart. Sor. Forestry*. 1951.
- Lindquist B.* Forstgenetik in der schwedischen waldbaupraxis. Redebel und Berlin. 1954, N 2. S. 89–108.
- Lyons J.M., Wheaton T.A., Pratt H.K.* Relationship between the physical nature of mitochondrial membranes and chilling sensitivity in plants // *Plant Physiol.* 1964. Vol. 39, N 2. P. 262–268.
- McNair J.B.* Plant fats relation to environment and evolution // *Bot. Rev.* 1945. Vol. 11, N 1. P. 1–59.
- Mejnartowicz L.* Genetyka // *Brzozy – Betula L.* Warszawa; Poznań, 1979. S. 219–264.
- Natho G.* Variationbereite und Bestradbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen // *Feddes Report. Spec. nov. regni veget.* 1959. Bd. 61, N 3. S. 211–273.
- Natho G.* Stand and Problematic der *Betula* – Taxonomie in Mitteleuropa // *Biol. Zbl.* 1964. Bd. 83. H. 2. S. 189–195.
- Pascual L.R., Wiley R.C.* Crude oil, neutral lipids, glycolipids and phospholipids in maturing sweet cotn (*Zea mays* L.) // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1974. Vol. 99. P. 184–186.
- Purdy S.J., Truter E.V.* Taxonomic significance of surface lipids of plants // *Nature*. 1961. Vol. 190, N 4775. P. 554–555.
- Regel E.* Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten // *Bull. Soc. Nature. Mosquae*. 1865. Bd. 38, N 4. S. 388–434.

*Reichardt P.B.* Papyriferic acid: A triterpenoid from Alaskan paper birch // *J. Org. Chem.* 1981. Vol. 46. P. 4576–4578.

*Reichardt P.B., Bryant J.P., Clausen T.P., Wieland G.D.* Defence of winter-dormant Alaska paper birch against snowshoe hares // *Ecologia.* 1984. Vol. 65. P. 58–69.

*Ruden T.* Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk // *Medd. Fören. Det. Norske Skogforsøkssv.* 1954. Bd. 43. S. 451–505.

*Sarvas R.* Visakoivikon perustaminen ja hoito // *Metsätal. Aikakauslehti.* 1966. Vol. 8. P. 1–3.

*Scholz E.* Das Verbreitungsgebiet der Braumnaserbirke // *Arch. Forstwiss.* 1963. Bd. 12, N 12. S. 1243–1253.

*Shizuma N.* Branched chain alkanes in surface waxes of waxy wheats and nowaxy wheats // *J. Sci. Hiroshima Univ. A.* 1974. Vol. 38, N 1. P. 165–174.

*Sulkinoja M.* Lapin koivut // “Uutta ilmettä Lapin kasvitarojen hyväksikäyttöön” – seminaariraportti // *Onlun yliopisto. Pohjois-Suomen tutkimuslaitos.* 1983. N 47. S. 40–46.

*Vetchinnikova L.V.* Curly birch in Karelia: Resources, conservation and propagation // *Karelia and Norway: The main trends and prospects of scientific cooperation.* Petrozavodsk, 1998a. P. 23–25.

*Vetchinnikova L.V.* Lipid localization and composition in buds of the major birch species and varieties in the North-West of Russia // *Ibid.* 1998b. P. 26–30.

*Vickery J.R.* The fatty acid composition of the seed oils of *Proteaceae*: A chemotaxonomic study // *Phytochemistry.* 1971. Vol. 10, N 1. P. 123–130.

*Winkler H.* *Betulaceae* – A Engler: *Das Pflanzenreich. Regm. vegetabilis conspectus.* 1904. IV. 61. Wenheim.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	3
<b>Глава 1. Род <i>Betula</i> L. в Восточной Фенноскандии</b> .....	6
1.1. Род <i>Betula</i> L. и биологические особенности березы повислой и березы пушистой .....	6
1.2. Видовое и формовое разнообразие березы в Восточной Фенноскандии .....	14
1.3. Характеристика региона, объекты и методы исследований .....	21
1.3.1. Характеристика региона .....	21
1.3.2. Объекты исследований .....	27
1.3.3. Методы исследований .....	30
<b>Глава 2. Изменчивость морфо-физиологических признаков побегов в генеративном и вегетативном потомстве березы</b> ...	34
2.1. Возрастные изменения морфо-физиологических признаков у побегов в генеративном потомстве березы, полученном в результате внутривидового скрещивания .....	43
2.2. Изменчивость морфо-физиологических признаков у побегов в генеративном потомстве березы, полученном в результате межвидового скрещивания .....	60
2.3. Особенности проявления морфо-физиологических признаков побегов в вегетативном потомстве карельской березы .....	70
2.4. Изменчивость таксономических признаков у берез в природных популяциях .....	73
<b>Глава 3. Морфологическая характеристика почек березы и особенности локализации в них липидов</b> .....	90
<b>Глава 4. Изменчивость берез по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках</b> .....	99
4.1. Содержание липидов и их жирнокислотный состав в почках березы в пределах дерева .....	99
4.2. Индивидуальная изменчивость березы по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках .....	101
4.3. Сезонные и возрастные изменения липидов в почках .....	104
4.4. Изменение содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках березы при продвижении на Север .....	114

4.5. Жи́рноки́слотный состав липидов в почках гибридного потомства березы .....	120
<b>Глава 5. Жи́рноки́слотный состав суммарных липидов в различных органах и тканях ствола основных видов березы и их разновидностей .....</b>	<b>131</b>
5.1. Жи́рноки́слотный состав липидов, содержащихся в почках, листьях и семенах березы .....	131
5.2. Жи́рноки́слотный состав липидов ствoловой части березы .....	137
5.3. Особенности жирноки́слотного состава в органах и тканях различных видов и разновидностей березы .....	141
<b>Глава 6. Изменчивость представителей рода <i>Betula</i> по физиолого-биохимическим показателям .....</b>	<b>148</b>
6.1. Изоферменты пероксидазы .....	148
6.2. Состав аминокислот .....	153
6.3. Содержание и качественный состав эфирных масел .....	160
<b>Заключение .....</b>	<b>164</b>
<b>Литература .....</b>	<b>169</b>

## TABLE OF CONTENTS

<b>Preface</b> .....	3
<b>Chapter 1. Genus <i>Betula</i> L. In East Fennoscandia</b> .....	6
1.1. Genus <i>Betula</i> L. and specific biological traits of the downy birch and the silver birch .....	6
1.2. Species and form diversity of birch in East Fennoscandia .....	14
1.3. Description of the region, study objects and methods .....	21
1.3.1. Description of the region .....	21
1.3.2. Study objects .....	27
1.3.3. Research methods .....	30
<b>Chapter 2. Variability of morphophysiological traits of shoots in the generative and vegetative progeny of birch</b> .....	34
2.1. Age-related changes in morphophysiological traits of shoots un birch generative progeny from intraspecies crossing .....	43
2.2. Variability of morphophysiological traits of shoots in birch generative progeny from interspecies hybridization .....	60
2.3. Specific manifestations of morphophysiological traits of shoots in the vegetative progeny of the Karelian (curly) birch .....	70
2.4. Variability of taxonomic characters in natural populations of birch .....	73
<b>Chapter 3. Morphological characteristics of birch buds and patterns of lipid localisation in them</b> .....	90
<b>Chapter 4. Birch variability in terms of the lipid content and lipid fatty acid composition in buds</b> .....	99
4.1. Lipid content and fatty acid composition in birch buds within a tree .....	99
4.2. Individual variability of birch by lipid content and fatty acid composition in buds .....	101
4.3. Seasonal and age-related changes in lipids in buds .....	104
4.4. Changes in lipid content and lipid fatty acid composition in birch buds towards the north .....	114
4.5. Lipid fatty acid composition in buds of the birch hybrid progeny .....	120
<b>Chapter 5. The composition of fatty acids in total lipids in different organs and stem tissues of major birch species and varieties</b> .....	131

5.1.	Lipid fatty acid composition in birch buds, leaves and seeds	131
5.2.	The composition of fatty acids in total lipids in the stem .....	137
5.3.	Specific features of the fatty acid composition in the organs and tissues of different birch species and varieties .....	141
Chapter 6.	<b>Variability of the genus <i>Betula</i> representatives by physiological-biochemical parameters</b> .....	148
6.1.	Peroxidase isoenzymes .....	148
6.2.	Amino acid composition .....	153
6.3.	Essential oil content and composition .....	160
<b>Conclusions</b>	.....	164
<b>References</b>	.....	169

Научное издание

**Ветчинникова Лидия Васильевна**

**БЕРЕЗА:**

**ВОПРОСЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

**(морфо-физиологические  
и биохимические аспекты)**

Утверждено к печати  
Ученым советом Института леса  
Карельского научного центра  
Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Г.М. Орлова*

Художник *О.В. Салькина*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *А.Б. Васильев, Е.Л. Сысоева*

Подписано к печати 05.03.2004  
Формат 60 × 90<sup>1/16</sup>. Гарнитура Таймс  
Печать офсетная  
Усл.печ.л. 11,5. Усл.кр.-отг. 12,0  
Уч.-изд.л. 13,3. Тип.зак. 3206

Издательство "Наука"  
117997 Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: [secret@naukaran.ru](mailto:secret@naukaran.ru)

Internet: [www.naukaran.ru](http://www.naukaran.ru)

Санкт-Петербургская типография "Наука"  
199034 Санкт-Петербург, 9-я линия, 12