

УДК 582.632.1

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: ЗАГАДКИ ОСТАЮТСЯ

© 2023 г. Л. В. Ветчинникова^{1, 3, *}, А. Ф. Титов^{2, 3, **}

¹Институт леса Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

²Институт биологии Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

³Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 16.08.2022 г.

После доработки 17.09.2022 г.

Принята к публикации 17.09.2022 г.

В сжатой форме обобщены и систематизированы наиболее важные результаты, полученные при изучении карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti преимущественно за последние два–три десятилетия. Дается характеристика главных ее биологических особенностей. Приводятся сведения о ресурсах карельской березы, подчеркивается важная роль особо охраняемых природных территорий в сохранении ее генофонда. Показан положительный опыт ее интродукции и реинтродукции. Кратко рассмотрены проблемы происхождения карельской березы, формирования узорчатой текстуры в древесине и вопрос о ее таксономическом статусе. Подчеркивается, что последние два–три десятилетия знания о природе и особенностях карельской березы как биологического объекта существенно пополнились, однако по-прежнему остаются нерешенными два важных вопроса: а) происхождение карельской березы и б) причины и механизмы образования узорчатой текстуры в ее древесине. Ответы на них представляют большой интерес не только в теоретическом отношении, но и в практическом плане, так как будут способствовать решению проблемы сохранения генофонда карельской березы и расширенного воспроизводства ее ресурсов.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *carelica*, особенности, ресурсы, интродукция, ареал, происхождение, узорчатая древесина, таксономический статус

DOI: 10.31857/S0042132423010118, **EDN:** HLTCYG

ВВЕДЕНИЕ

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, получившая широкую известность благодаря высокоценной узорчатой текстуре древесины, привлекает к себе внимание исследователей уже более 200 лет, но ее систематическое изучение началось лишь в XX в., а значительное число публикаций, появившихся в начале нынешнего века (Новицкая, 2008; Машкина, 2011; Кириянов и др., 2019; Баранов и др., 2019; Kosonen et al., 2004; Paganová 2004; Niemistö et al., 2008; Kärkkäinen et al., 2017; Naujoks et al., 2017 и др.), свидетельствует о большом и по-прежнему не ослабевающем интересе к этому уникальному объекту лесной дендрофлоры. Подобное внимание, проявляемое к ней, не случайно и связано не только с ее декоративной (узорчатой) древесиной, но и с рядом других обстоятельств. Во-первых, карельская береза, в отличие от других широко распространенных древесных видов, не является лесообра-

зующей породой, произрастает одиночно или небольшими группами, а ее ареал носит дизъюнктивный (прерывистый) характер. Во-вторых, она характеризуется достаточно высоким полиморфизмом и индивидуальной изменчивостью не только по текстуре древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной), но и, например, по формам роста (от кустообразной до высокоствольной и иногда — многоствольной или гнездовидной). В-третьих, она вызывает интерес как объект, изучение которого может дать ответ относительно причин и механизмов образования узорчатой текстуры в древесине (которая не в столь явной форме, но встречается и у других древесных растений), а также позволит установить закономерности изменчивости и наследования этого редко встречаемого, но ценного признака. Наконец, в-четвертых, она перспективна для проведения селекционно-генетических исследований, нацеленных в конечном счете не только на

восстановление ее генофонда, но и на ее расширенное воспроизводство в хозяйственных целях.

Следует отметить, что несмотря на многочисленные публикации и значительный прогресс, который достигнут в изучении карельской березы за последние годы, в литературе крайне мало широких обобщений, которые бы в достаточно полном объеме отражали ключевые проблемы и основные результаты исследований этого уникального биологического объекта. Учитывая это, нами предпринята попытка обобщения и систематизации в максимально сжатой форме наиболее важных результатов, полученных при изучении карельской березы преимущественно за последние два–три десятилетия, а также отражен собственный взгляд на некоторые наиболее важные, но по-прежнему дискуссионные вопросы.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Как следует из анализа литературы, основным итогом многолетних исследований карельской березы является выявление и описание ее основных биологических особенностей — популяционно-видовых, анатомо-морфологических, цитологических, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических (Ветчинникова, Титов, 2019), которые для удобства сведены нами в таблицу (табл. 1). Их рассмотрение и сопоставление с аналогичными характеристиками березы повислой (*Betula pendula* Roth), разновидностью которой все еще официально считается карельская береза, позволяет говорить о ней как об уникальном биологическом объекте, наличие узорчатой текстуры в древесине которого является важной, но далеко не единственной характеристикой, отличающей ее от ближайшего сородича.

Все эти особенности карельской березы нами подробно рассмотрены в специальной работе (Ветчинникова, Титов, 2019). Здесь же важно сказать следующее. По совокупности они позволяют утверждать, что карельская береза произрастает исключительно на территории стран, расположенных на побережье Балтийского моря и прилегающих к нему территориях, встречаясь во вполне определенных местообитаниях (в том числе на землях с низким плодородием). При этом она характеризуется существенным разнообразием по целому ряду признаков, включая форму роста, тип поверхности ствола, насыщенность рисунка древесины, а также толщину коры, которое проявляется при произрастании деревьев как в одинаковых условиях, так и в разных частях ее ареала. Заметим, что полиморфизм карельской березы определил и различные подходы к ее классификации. Так, наиболее широко признанными среди специалистов считаются классификации формового разнообразия карельской березы по форме

роста (Соколов, 1950) и типу поверхности ствола (Saarnio, 1976, 1980; Raulo, Sirén, 1978) (табл. 2, рис. 1). Следует добавить, что при формировании узорчатой текстуры в древесине у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы преобладает шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных — в основном шаровидноутолщенный.

Несмотря на трудности изучения кариотипов у представителей рода *Betula* L. (из-за очень малого размера хромосом — не более 2 μ) показано, что карельская береза представляет собой диплоид с количеством хромосом равным 28, которое, однако, может варьировать в диапазоне от 23–25 до 40–42 (Буторина, 1985). Это свидетельствует о наличии в соматических тканях узорчатых особей миксоплоидии и ее гибридном происхождении, что нашло подтверждение при использовании молекулярно-генетических SSR-маркеров (Simple Sequence Repeats) (Баранов, Балюцкас, 2009).

В целом анализ результатов изучения биологических особенностей карельской березы позволяет с уверенностью говорить, что она обладает отчетливо выраженной генетической обособленностью, отражающей, как нам представляется, особое направление в эволюции представителей рода *Betula*. При этом наличие узорчатой текстуры в древесине является одним из главных отличительных признаков карельской березы, который детерминирован генетически.

РЕСУРСЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Карельская береза, несмотря на ее высокий адаптационный потенциал, оказалась в настоящее время среди тех растительных видов, численность которых в природных условиях за последние десятилетия существенно сократилась. Очевидно, главной причиной этого стал повышенный интерес к использованию узорчатой древесины в хозяйственных целях и длительный период активной эксплуатации (зачастую бесконтрольной), что поставило ее во многих странах, включая Россию, на грань исчезновения.

В России подавляющая часть ресурсов карельской березы в настоящее время сосредоточена на территории Республики Карелия (Ветчинникова и др., 2013). Помимо Карелии, немногочисленные экземпляры карельской березы в природных условиях можно встретить в Смоленской, Владимирской и Псковской областях.

В силу ограниченности ресурсов, карельская береза с самого начала ее систематического изучения была признана особо охраняемой породой. Были запрещены ее рубки, начаты работы по инвентаризации и воспроизводству. В 1985, 2007 и 2020 гг. карельская береза была включена в 1-е и последние два (3-е и 4-е) издания Красной книги

Таблица 1. Биологические особенности карельской березы и березы повислой (по: Ветчинникова, Титов, 2019, с изменениями)

Особенности и признаки	Карельская береза	Береза повислая
Популяционно-видовые		
Ареал	Дизъюнктивный, локальный	Сплошной, широкий
Пространственное распределение	Одинокое или групповое	Лесообразующая порода
Конкурентоспособность	Крайне низкая	Высокая
Жизнеспособный подрост	Редко, практически отсутствует	Обильно, повсеместно
Динамика численности популяций	Отрицательная	Положительная
Продолжительность жизни, лет	100 и более (35–50 – при высокой плотности)	120–150
Возрастные группы	От ювенильных (j) до сенильных (s)	Преобладают средне-возрастные (g ₂) и старые генеративные деревья (g ₃)
Экологическая ниша	Открытые места, часто малоблагоприятные для других древесных видов	Леса, сухие и относительно бедные местообитания
Уровень инбридинга	Повышенный	Низкий
Наследование отличительных признаков (текстура древесины, форма роста и тип поверхности ствола)	Устойчивое (в случаях эффективной численности популяции или при контролируемом опылении)	Устойчивое
Фертильность пыльцы	Средняя	Средняя
Жизнеспособность пыльцы	Низкая	Высокая
Категория редкости таксона	EN – находящийся в опасном состоянии (исчезающий)	Отсутствует
Анатомо-морфологические		
Жизненная форма	От дерева до кустарника	Дерево
Тип поверхности ствола	Шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый, ребристый	Ровный, гладкий
Текстура древесины, направленность волокон	Узорчатая: проводящие элементы направлены под разными углами	Прямоволокнистая, слабовыраженная
Активность камбия по окружности ствола	Неравномерная	Равномерная
Объем древесной паренхимы	Высокий	Низкий
Объем сердцевинных лучей	Высокий	Средний
Длина волокнистых элементов	Укороченная	Нормальная
Цитологические		
Число хромосом	28 (диплоид) с варьированием от 23 до 42	28 (диплоид)
Уровень миксоплоидии	Высокий	Низкий
Активность цитомиксиса	Повышенная	Слабая
Физиолого-биохимические		
Высокое содержание суммарных липидов	В лубе	В бересте
Активность сахарозсинтазы	Низкая	Высокая
Активность апопластной инвертазы	Высокая	Низкая
Молекулярно-генетические		
Размер генома (млн пар оснований ДНК)	Не установлен	Около 440
Маркерные специфичные фрагменты ДНК	Три	Не обнаружены

Таблица 2. Полиморфизм карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола (по: Ветчинникова, 2005, с изменениями)

Форма роста	Поверхность ствола	
	русский аналог	финский аналог
Высокоствольная	Ребристая	Ј (продольно-наплывная)
Короткоствольная	Мелкобугорчатая	Р (бугорчатая)
Кустообразная	Шаровидноутолщенная	К (бутылочная)

Республики Карелия с категорией, соответствующей исчезающим, находящимся в опасном состоянии видам (Красная книга..., 1985, 2007, 2020). В 2010 г. она вошла в Красную книгу Владимирской области (Красная книга..., 2010). Кроме того, карельская береза неизменно входит в перечень видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых в России запрещена.

Как указано выше, в России основной причиной резкого сокращения численности популяций карельской березы стали массовые выборочные рубки (в том числе незаконные), проводившиеся в течение длительного времени, поскольку высокоценная древесина карельской березы с давних пор широко используется человеком в хозяйственных целях. В результате таких рубок зачастую исчезали наиболее ценные генотипы, а многие природные популяции оказались представленными главным образом деревьями со слабо выраженной узорчатой текстурой в древесине. Добавим к этому, что в естественных условиях многие деревья карельской березы по своему возрасту (80 лет и более) оказались в настоящее время на средней и поздней генеративной стадии развития и характеризуются резким снижением репродуктивной функции (Ветчинникова, Титов, 2020а, б).

Негативное влияние на рост и развитие карельской березы, и, соответственно, состояние ее ресурсов, оказывают также резкие колебания погодно-климатических факторов, что в частности делает ее плодоношение крайне нестабильным: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и малоурожайными (особенно заметно это проявилось в начале XXI в.). Численность карельской березы в природных условиях сокращается и вследствие таких ее биологических особенностей, как фрагментированный ареал, расщепление признаков в семенном потомстве, низкая конкурентоспособность по отношению к другим древесным породам. Вероятно, этим наряду с другими причинами обусловлено и фактически полное отсутствие у карельской березы жизнеспособного подраста (Ветчинникова, 2005; Щурова, 2006). Одним из негативных последствий этого явилось снижение эффективной численности популяций карельской березы и ухудшение их генетической структуры, что подтверждается, например, результатами

анализа генетического разнообразия ее популяций, проведенного с помощью микросателлитных маркеров (Ветчинникова и др., 2012, 2021).

Необходимо отметить, что наиболее важную роль в сохранении ресурсов и генофонда карельской березы играют особо охраняемые природные территории (ООПТ). В России ООПТ, в состав насаждений которых входит карельская береза, созданы главным образом на территории Республики Карелия (Особо охраняемые..., 2017). Имеется также памятник природы во Владимирской обл. (Красная книга..., 2010).

В Карелии основными ООПТ являются государственный природный заповедник “Кивач”, государственный природный заказник “Кижский” и четыре государственных ботанических заказника регионального значения (“Анисимовщина”, “Спасогубский”, “Каккоровский” и “Береза карельская у деревни Царевичи”), которые в целом обеспечивают сохранение более 90% ресурсов карельской березы (табл. 3). Однако все природные популяции сконцентрированы только в трех из них, занимающих в общей сложности не более 0.01% от площади всех ООПТ с ее участием (Ветчинникова, Титов, 2018, 2020а). При этом основные ресурсы карельской березы сосредоточены на территории Заонежского п-ва в ботаническом заказнике “Анисимовщина”, который уникален как по количеству, так и качеству произрастающих здесь деревьев. Такого рода природные популяции карельской березы в России не встречаются больше нигде, что видимо обусловлено особыми природно-климатическими условиями названной территории, а также особенностями ее хозяйственного освоения (Никитина, 1993; Сельговые ландшафты..., 2013).

Результаты инвентаризации ресурсов карельской березы в действующих ботанических заказниках, проведенной в последние годы, выявили резкое ухудшение их состояния, а количество деревьев со времени их образования существенно уменьшилось. Как отмечалось, главным образом, это связано с массовыми незаконными рубками, которые имели место в 90-е гг. прошлого столетия. Особенно сильно при этом пострадали популяции в ботанических заказниках “Каккоровский” и “Спасогубский”, оказавшиеся по сути на

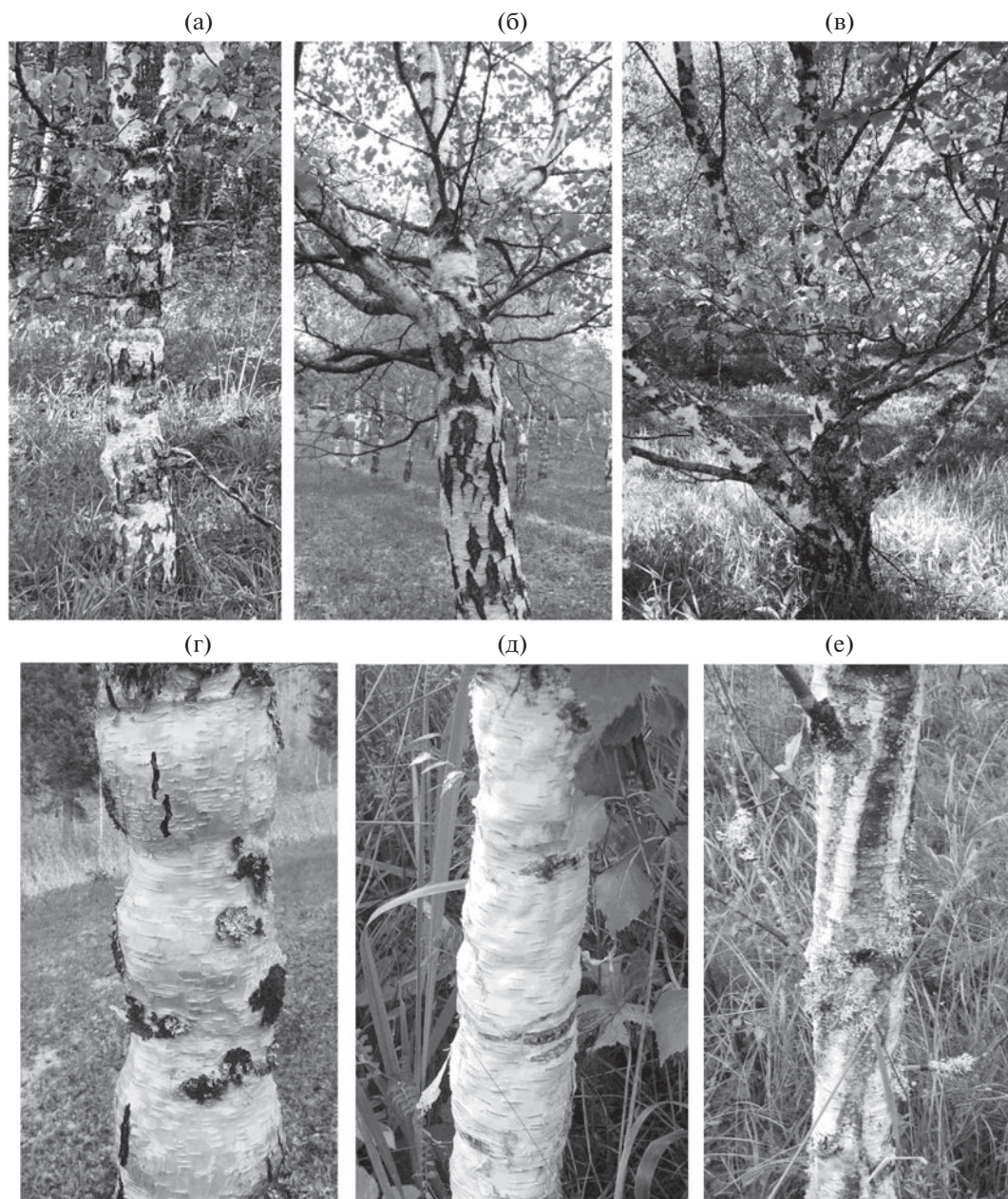


Рис. 1. Разнообразие карельской березы по форме роста: высокоствольная (а), короткоствольная (б), кустообразная (в) и по типу поверхности ствола: шаровидноутолщенный (г), мелкобугорчатый (д) и ребристый (е).

границы полного исчезновения. Значительная часть деревьев уничтожена и в заказнике “Анисимовщина” (197 из 1836). Добавим, что численность деревьев в популяциях карельской березы сокращалась также из-за ее низкой конкурентоспособности по сравнению с другими древесными породами, поскольку в ботанических заказниках лесоводственный уход проводился крайне редко, а в последние 30 лет отсутствовал вообще. Тем не менее, несмотря на недостаточный объем проводимых на ООПТ работ по охране и уходу за растениями, именно здесь сосредоточена значительная

часть ресурсов и основная и наиболее ценная часть генофонда карельской березы, сохранение которого имеет огромное научное и практическое значение. Поэтому сохранение ботанических заказников и правильная организация их работы, является важной государственной задачей. Именно ООПТ и произрастающие здесь деревья карельской березы по-прежнему выступают главными объектами для проведения различных исследований. Кроме того, они служат источником для получения семян и пополнения коллекции клонов в культуре тканей (Коллекция..., 2016), которые яв-

Таблица 3. Количество деревьев карельской березы на ООПТ, находящихся в Республике Карелия (к началу XXI в.) (по: Ветчинникова, Титов, 2020а, с изменениями)

ООПТ	Количество деревьев			
	в природе	культура в возрасте		всего
		≥25 лет	≤15 лет	
ГПЗп “Кивач” и его охранный зона ГБЗк “Спасогубский” ГПЗк “Кижский” ГБЗк “Анисимовщина” ГБЗк “Каккоровский” ГБЗк “Царевичи”*	Кондопожский район			
	Единичные	~90	35	~125
	~30	~190	—	~220
	Единичные	—	~800	~800
	Медвежьегорский район			
	2	—	~60	≥60
	~1600	—	—	~1600
	Прионежский район			
	Единичные	Единичные	~1000	~1000
	—	~90	—	~90

Примечание: ГПЗп — Государственный природный заповедник; ГПЗк — Государственный природный заказник; ГБЗк — Государственный ботанический заказник, * — полное название см. в тексте, — прочерк означает отсутствие деревьев.

ляются основой воспроизводства при реинтродукции карельской березы и ее интродукции в другие регионы.

ИНТРОДУКЦИЯ И РЕИНТРОДУКЦИЯ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Уникальность карельской березы предопределила интерес к ее интродукции в другие регионы, находящиеся за пределами ее ареала. К настоящему времени опыт интродукционной работы насчитывает уже десятки лет, а зона интродукции занимает обширную территорию (от Финляндии на севере до Узбекистана и Киргизии на юге) и, расширяясь преимущественно в юго-восточном направлении, далеко выходит за границы естественного ареала, что позволяет сделать определенные выводы. В частности, анализ результатов интродукции показывает, что практически во всех природно-климатических условиях — от северной тайги с умеренно холодным климатом до лесостепи с резко континентальным — карельская береза не только сохраняет свои биологические особенности, но и близкие по ритмам ростовые процессы и особенности фенологического развития, присущие ей в естественных местообитаниях. Хотя прохождение отдельных фенофаз может сдвигаться на более ранние (в южных широтах) или более поздние (в северных широтах) сроки. При этом карельская береза способна расти в широком диапазоне почвенных условий (от песчаных и суглинистых до подзолистых и черноземных) (табл. 4) и даже при отсутствии нормального или явно нарушенного почвенного покрова, например, в ходе рекультивации земель (Казанцева, Васильев, 2006; Соколов, 2016; Костина и др., 2021).

Однако, чтобы добиться успеха при планировании работ по переносу карельской березы за пределы ареала необходимо учитывать и использовать максимальный набор критериев и показателей, которые в совокупности позволят с наибольшей вероятностью не только оценить будущий результат интродукции, но и повысить ее эффективность (Ветчинникова, Титов, 2021).

Опыт интродукционной работы может также оказаться полезным при реинтродукции карельской березы (Ветчинникова, Титов, 2022). Анализ литературных данных и собственные наблюдения показывают, что реинтродукция карельской березы наиболее активно и успешно проводилась в России (Республика Карелия, Ленинградская обл.) и Финляндии, а также в некоторых других европейских государствах. При этом в число наиболее эффективных способов сохранения и воспроизводства карельской березы входят реинтродукция вида в природные местообитания (*in situ*) и сохранение его в культуре (*ex situ*). В природных условиях реинтродукция может осуществляться путем реставрации, то есть восстановления или пополнения существующей, но исчезающей популяции местным посадочным материалом, а также путем репатриации, то есть возрождения популяций в местообитаниях, где представители вида произрастали ранее, за счет их переноса из других популяций. Заметим, что, например, в Финляндии карельская береза выращивается на 5,5 тысяч га (Hagqvist, Mikkola, 2008). К сожалению, у российских лесоводов-практиков эта работа не вызывает большого интереса, и карельская береза все еще не нашла широкого распространения ни в Карелии, ни в России в целом. Лесоводы предпочитают, к примеру, создавать лесные культуры сосны.

Таблица 4. Ростовые показатели деревьев карельской березы в возрасте ≥ 20 лет, интродуцированных в разные регионы России, в зависимости от почвенных условий (по: Ветчинникова, Титов, 2021, с изменениями)

Республика, область, территория	Тип почвы	Высота деревьев, м	Диаметр ствола (на высоте 1.3 м), см
Республика Башкортостан Верхне-Троицкое лесничество	Серые лесные, легкосуглинистые	14.0	>16
Республика Марий Эл Ботанический сад	Тяжелосуглинистые	8.5	9.6
Мушмаринский питомник нац. парка “Марий Чодра”	Песчаные	5.1	6.1
Яльчинское лесничество	Супесчаные	5.0	3.7
Кировская область Шабалинский лесхоз	Подзолистые, средне- и тяжелосуглинистые, супесчаные	5.4	7.6
Московская область Ивантеевский лесопитомник	Дерново-подзолистые, супесчаные, суглинистые	5.7–10.6	7.8–12.4
Мурманская область	Подзолистые-глеевые, подзолистые иллювиально-гумусовые	10.0	>25

Однако возраст спелости у сосны наступает в 80–150 лет, а карельская береза может использоваться уже в 20–30 лет, при этом и хозяйственное назначение у нее другое.

Следует отметить, что важным моментом воспроизводства ресурсов карельской березы при осуществлении интродукции и реинтродукции является разработка и использование новых технологий, таких как клональное микроразмножение на основе культуры апикальной меристемы вегетативных побегов (минуя этап каллусообразования). Данная технология впервые была разработана и применена в Финляндии в середине 1980-х гг. (Ruynänen L., Ruynänen M., 1986), а затем в России – в начале 1990-х гг. (Байбурина, 1998; Табацкая и др., 2004; Ветчинникова и др., 2013). Ее использование обеспечивает массовое производство качественного посадочного материала карельской березы с сохранением в потомстве признаков узорчатой текстуры в древесине, соответствующих исходным генотипам.

АРЕАЛ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Как известно, род *Betula* L. имеет обширный ареал в Северном полушарии, главным образом в умеренной и холодной частях Евразии и Северной Америки. Сведения о конкретных местах произрастания карельской березы на территории Европы можно найти в публикациях как прошлых лет, так и современного периода. В частности, к 1920–1930-м гг. довольно полно были описаны места произрастания карельской березы в Финляндии (Hintikka, 1922) и в России (Соколов, 1950). Обобщенные данные появились в 50–60-х гг. прошлого века первоначально в работах ученых из Швеции (Lindquist, 1954), Чехии (Hejtmánek, 1957;

Václav, 1963) и Германии (Scholz, 1963) (рис. 2a). Восточно-европейская часть ареала в них была представлена в соответствии с описаниями советского ученого-лесоведа Н.О. Соколова (1950) – первооткрывателя карельской березы в нашей стране. Однако, как уже отмечалось выше, к настоящему времени практически на всей территории ее ареала наблюдается существенное сокращение численности деревьев. В отдельных странах она исчезла совсем (Германия, Чехия, Дания, Латвия, Литва). Кроме того, нарушаются или подвергаются значительной трансформации характерные места обитания карельской березы, что наряду с другими причинами препятствует ее естественному возобновлению.

Из совокупности накопленных к настоящему моменту данных следует вполне очевидный вывод о том, что ареал карельской березы, границы которого были описаны в середине прошлого столетия, в настоящее время уже не соответствует действительности, поскольку он является фрагментированным, а не сплошным, а самое главное – не отражает произошедшее за последние 50–70 лет значительное сокращение численности карельской березы и занимаемой ею территории.

Учитывая популяционно-видовые особенности карельской березы (Ветчинникова, Титов, 2019, 2020б), для установления местоположения границ ее ареала нами предложен популяционный подход, а в качестве ключевого звена – величина критической численности популяций, ниже которой их длительное существование становится невозможным (Ветчинникова, Титов, 2020в). В рамках такого подхода линия границ ареала будет объединять не отдельные географические точки, где были обнаружены единичные деревья (или не-

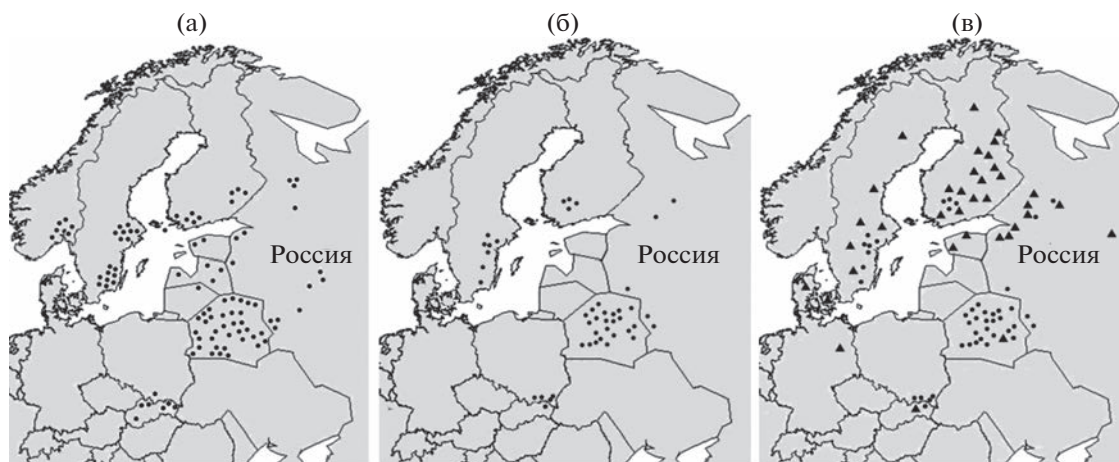


Рис. 2. Ареал карельской березы (места произрастания обозначены точками): (а) — описанный в XX в.; (б) — по состоянию на начало XXI в. (на основе популяционного подхода); (в) — с учетом мест реинтродукции (обозначены треугольниками) (по: Ветчинникова, Титов, 2020в).

большие группы деревьев) карельской березы (рис. 2а), а места нахождения ее локальных популяций, численность которых не должна быть ниже критической величины, составляющей для карельской березы предположительно 100 деревьев (рис. 2б). Вполне очевидно, что местонахождение границ ареала карельской березы в этом случае существенно изменится, а сам ареал сократится. В случае если на территории, где ранее произрастала карельская береза, будет осуществлена достаточно масштабная ее реинтродукция с помощью посадочного материала местного происхождения, то такую территорию следует “вернуть” в границы ее ареала (рис. 2в). Если же посадочный материал имеет не местное происхождение, то растения вновь созданных насаждений правильнее считать интродуцентами без включения занимаемой ими территории в естественный ареал. К ним, например, можно отнести территории Латвии и Украины, где в 1970-е гг. велись активные работы по созданию культур карельской березы из семян карельского происхождения (Сакс, Бандер, 1970; Литвак, Евдокимов, 1977; Молотков, 1984).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Почти с самого начала систематического изучения карельской березы ученые пытались найти объяснение ее происхождению. За многие годы исследований во взглядах по этому вопросу сформировались два принципиально разных подхода. С позиции одного из них, происхождение карельской березы объясняется следствием патологических процессов, наблюдаемых в определенных условиях ее произрастания под влиянием факторов внешней среды биотической или абиотической природы (Сакс, Бандер, 1975; Коровин и др., 2003; Исаков и др., 2011; Щетинкин, Щетинкина,

2018). Согласно другой точке зрения, более широко распространенной в настоящее время, появление карельской березы связано с определенными генетическими процессами и действием генетических факторов (Коновалов и др., 2016; Федулова и др., 2017; Ruden, 1954; Johnsson, 1974; Kärkäinen, 2017 и др.). Исходя из этого ряд ученых (Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Побирушко, 1992 и др.) рассматривали карельскую березу как наследственную разновидность (форму) березы повислой, эволюционно возникшую и сложившуюся в природно-климатических условиях, характерных для ее ареала. Очевидно поэтому еще Н.О. Соколов (1950), а затем А.Я. Любавская (1975) предлагали пересмотреть систематическое положение карельской березы и выделить ее в самостоятельный вид, допуская, что карельская береза выступает викарным (замещающим) видом березы повислой. Недавно появилась точка зрения об эпигенетическом происхождении карельской березы. Ведущая роль в этом случае отводится либо событиям, связанным с нарушением обмена веществ материнского организма, которые приводят к снижению уровня метилирования ДНК и активации программ клеточного апоптоза (Новицкая, 2008), либо ретротранспозонам, которые при определенных условиях влекут за собой появление нестабильных мутаций (Исаков и др., 2011), либо клеткам разного уровня ploidy или анеуплоидии в миксоплоидной ткани, соотношение которых меняется в зависимости от условий внешней среды (Машкина, 2011).

Иная точка зрения нашла отражение в эколого-генетической гипотезе происхождения карельской березы (Ветчинникова, Титов, 2016). Согласно гипотезе, ее появление исключительно на территории северо-западной части континентальной Европы стало результатом особого направления в

эволюции рода Береза, сопровождавшейся сложными генетическими процессами, обусловленными природно-климатическими изменениями в данном макрорегионе в период глобального похолодания, отмеченного в течение Малого ледникового периода (примерно между 1300 и 1850 гг.). Столь же важным следует считать и наличие здесь зон вторичной интрогрессии (Remington, 1968; Hewitt, 2001; Salojärvi et al., 2017), которой на территории Фенноскандии отводится особая роль, поскольку “чистых” популяций (то есть популяций без примеси представителей других близкородственных видов) здесь почти не осталось. Попутно заметим, что широко распространенные виды — *B. pendula* и *B. pubescens* Ehrh. — также весьма близки друг другу, а выявляемые между ними различия не столь велики и носят преимущественно количественный характер. Это говорит не только об их филогенетической близости, но и о принципиальной возможности гибридизации между ними (что и подтверждается многочисленными фактами, зафиксированными в естественных условиях) (Цвелев, 2002; Коропачинский, 2013; Маслов и др., 2019; Hagman, 1971; Thórsson et al., 2001; Thomson et al., 2015 и др.). Признаком гибридного происхождения карельской березы может выступать также и сам факт появления в ее семенном потомстве особей с признаками, характерными для березы повислой или березы пушистой.

Таким образом, среди основных факторов и условий, предопределивших когда-то появление карельской березы исключительно на территории стран Балтийского региона, согласно нашей гипотезе следует считать, с одной стороны, совместное произрастание здесь разных видов березы (широко распространенных в настоящее время — березы пушистой *B. pubescens*, березы повислой *B. pendula*, а также их форм и гибридов; ранее — березы карликовой *B. nana* L., березы приземистой, или низкой *B. humilis* Schrank, возможно, и других видов, которых уже нет) (Howland et al., 1995), а с другой, — нестабильность природно-климатических условий, которая может повлечь в отдельные годы устранение фенологической изоляции, обычно существующей между этими видами, и способствовать тем самым их гибридизации, в результате которой могли возникнуть, а затем закрепиться определенные количественные и качественные изменения ряда морфологических и физиологических признаков и свойств. Скорее всего, именно высокая генетическая полиморфность представителей рода *Betula* в зонах вторичной интрогрессии и адаптивный характер ряда анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков, сформировавшихся в этих специфических природно-климатических условиях, позволили ей закрепиться на данной территории.

Установить точное время таких макроэволюционных преобразований пока не удастся. Но по-

нятно, что карельская береза не могла появиться и сохраниться на тех территориях, где отсутствовали соответствующие генотипы и гаплотипы березы или усилилась континентальность климата. Именно в силу этих причин ареал карельской березы располагается исключительно на территории стран Балтийского региона (Ветчинникова, Титов, 2016, 2020в).

Следует также добавить, что появление карельской березы в результате гибридизации (интрогрессии) на современном этапе вряд ли возможно, поскольку за период не менее чем 500 лет ее существования произошли не только серьезные природно-климатические изменения, но и значительно трансформировалась генетическая структура ее популяций, в которых, по-видимому, уже отсутствуют те генотипы и гаплотипы, которые могли быть ее прародителями. У всех изученных видов рода *Betula* сохраняется значительное генетическое родство (Маслов, 2021; Järvinen et al., 2004; Wang et al., 2016; Jadwiszczak et al., 2020), что говорит о весьма вероятном их происхождении от общего предка.

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ ОБРАЗОВАНИЯ УЗОРЧАТОЙ ТЕКСТУРЫ В ДРЕВЕСИНЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Накопленные к настоящему моменту данные о механизмах формирования узорчатой текстуры в древесине карельской березы можно для удобства сгруппировать в соответствии с четырьмя наиболее известными гипотезами: **патогенной (инфекционной)**, связанной с какими-то (неустановленными) бактериями или вирусами (Сакс, Бандер, 1975; Коровин и др., 2003; Исаков и др., 2011); **анатомо-морфологической**, связанной со структурно-функциональными изменениями в работе камбия (Любавская, 1978; Погиба, 2011; Щетинкин, Щетинкина, 2018 и др.); **физиолого-биохимической**, связанной с изменением уровня фитогормонов, обеспечивающих эндогенный контроль роста и дифференциации тканей (Косиченко, Щетинкин, 1987), или содержания транспортной формы сахарозы, которая локализуется в проводящей флоэме ствола и обладает морфогенетическим эффектом (Новицкая, 2008), или с изменением в соотношении активностей сахарозосинтазы и апопластной инвертазы в сторону последней (Галибина и др., 2015а, 2015б и др.) и **генетической**, согласно которой появление узорчатой текстуры в древесине обусловлено действием комплекса генетических факторов, а наследование данного признака осуществляется за счет серии множественных аллелей в одном локусе или несколькими генами, расположенными в разных локусах (Любавская, 1978; Романовский, 1986; Kärkkäinen et al., 2017 и др.). Однако выбор и пред-

почтение одной из них позволят сделать лишь будущие исследования.

Новые возможности в этом плане открываются с развитием молекулярной биологии и ее методов. Так, в ряде стран уже ведутся геномные исследования карельской березы, хотя имеющиеся публикации пока единичны (Баранов и др., 2019; Jadwiszczak et al., 2020). Тем не менее известно, что при изучении хлоропластного генома не удалось обнаружить наличие существенных различий между карельской березой и березой повислой (Кирьянов и др., 2019; Баранов и др., 2019). Очевидно, для их выявления и установления особенностей наследования уникальных признаков карельской березы необходимо изучать ядерную ДНК (Ветчинникова, Титов, 2016; Баранов и др., 2016).

Отметим, что недавно с помощью ПЦР-анализа получены данные о том, что дифференциация производных камбия в зонах нахождения узорчатой древесины сопровождается снижением уровня экспрессии генов *VND6*, *VND7* и увеличением уровня экспрессии гена *APL*, которые кодируют транскрипционные факторы, участвующие в регуляции развития и дифференцировки клеток ксилемы и флоэмы соответственно (Галибина и др., 2019). В другой работе дифференциацию клеток ксилемы у карельской березы эти же авторы связывают с накоплением ауксина и повышенным уровнем транскрипции гена *PIN3*, который способен регулировать латеральный транспорт гормона (Novitskaya et al., 2020). Совсем недавно они обратили внимание на работу сигнальной системы *CLE41-PXY* и гена, контролирующего деление клеток сосудистого камбия *WOX4*, подчеркивая, что их пролиферация и дифференцировка осуществляется под генетическим контролем (Galibina et al., 2022).

Резюмируя изложенное выше, можно заключить, что существующие к настоящему времени гипотезы не позволяют пока в полной мере раскрыть причины и механизмы образования узорчатой текстуры в ее древесине. Однако накапливается все больше данных, свидетельствующих в пользу молекулярно-генетического подхода как наиболее перспективного в решении этого вопроса.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Вопрос о том, считать ли карельскую березу самостоятельным видом или разновидностью, не столь прост, как возможно кажется на первый взгляд. Впервые карельская береза получила латинское название в ранге разновидности *Betula alba* L. var. *carelica* Mercklin в 1857 году (Мерклин, 1857) и несмотря на отсутствие морфологического описания оно оказалось в современной таксономии приоритетным — *Betula pendula* Roth var.

carelica (Mercklin) Hämet-Ahti (Hämet-Ahti, 1992), хотя многие авторы (Любавская, 1975; Ермаков, 1986; Побирушко, 1992 и др.) неоднократно высказывались в пользу ее выделения в качестве самостоятельного вида.

Расхождение мнений относительно таксономического статуса карельской березы сохранилось до сих пор. Заметим, что в дискуссии о систематическом положении карельской березы, которая активно велась в течение XX в., была упущена важная деталь о том, что сам К.Е. Мерклин (1857), давая латинское название карельской березе, подчеркнул ее обособленность от других видов березы, в том числе и от березы повислой и березы пушистой. Отметим также и тот факт, что в середине XVIII в. древовидные белокорые березы, согласно К. Линнею, считались одним видом — березой белой *Betula alba* L. Принятию решения о самостоятельном таксономическом статусе карельской березы долгое время препятствовало и то обстоятельство, что после разделения *B. alba* на два вида — *B. verrucosa* Ehrh. (pro syn. *B. pendula* Roth) и *B. pubescens* Ehrh. большинство авторов стали считать карельскую березу разновидностью березы повислой, хотя некоторые находили ее внешнее сходство и с березой пушистой (Любавская, 1978; Hintikka, 1922; Sarvas, 1966 и др.). Но главной причиной, которая в XX в. сдерживала решение вопроса о видовом статусе карельской березы, было отсутствие у исследователей полной уверенности в ее генетическом происхождении и устойчивом наследовании в поколениях отличительных свойств, прежде всего узорчатой текстуры древесины, поскольку в ее потомстве при свободном опылении часто встречаются особи с обычной древесиной.

Накопленные к настоящему моменту данные позволили нам вернуться к вопросу о таксономическом статусе и систематическом положении карельской березы. На их основе и в соответствии с общепринятыми критериями вида (морфологическим, биохимическим, генетическим, репродуктивным, географическим и экологическим) были проанализированы многочисленные факты и наблюдения, которые, по нашему мнению, свидетельствуют о соответствии карельской березы таксономическому рангу вида (Ветчинникова, Титов, 2020г).

Следовательно, биологические особенности карельской березы — уникальные анатомо-морфологические свойства древесины; хорошо выраженный полиморфизм по форме роста и типу поверхности ствола; наличие определенной экологической ниши и локальный, но четко выраженный дизъюнктивный ареал; наличие миксоплоидии, собственной гибридам, а главное, устойчивое наследование признаков узорчатой текстуры в древесине при вегетативном размножении и семенами (полученными от контролируемого опыления) — указывают не только на ее очевидную генетиче-

скую обособленность, но и, что в данном случае еще более важно, на соответствие общепринятым критериям вида (Ветчинникова, Титов, 2019, 2020в). А появление безузорчатых особей в потомстве карельской березы при ее свободном опылении, является лишь дополнительным подтверждением ее гибридного происхождения. Укажем, что признание карельской березы в качестве самостоятельного биологического вида важно не только с научной точки зрения, но и имеет определенное природоохранное значение, так как существующие ныне международные и национальные природоохранные документы, и нормативно-правовые акты ориентированы только на животные и растительные организмы, имеющие видовой статус (Convention..., 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние два–три десятилетия исследования карельской березы значительно продвинулись вперед, заметно расширив и углубив наши знания об этом уникальном биологическом объекте. Поэтому сегодня с большой долей уверенности можно утверждать, что карельская береза обладает отчетливо выраженной генетической обособленностью и является особым направлением в эволюции представителей рода *Betula*. Ее ареал располагается исключительно на северо-западе континентальной Европы и соответствует определенным местообитаниям (которые во многих случаях являются непригодными для других древесных видов из-за низкого плодородия почвы). При этом узорчатая древесина, которая по сути является не только главным отличительным признаком карельской березы, но и ее высокоценным свойством, устойчиво наследуется в семенном потомстве (при контролируемом опылении) и сохраняется при вегетативном размножении как в естественных популяциях, так и в искусственно созданных насаждениях, а также при ее интродукции и реинтродукции. Отсюда следует, что признак “узорчатая древесина” детерминирован генетически, хотя пока и остается открытым вопрос об особенностях его наследования, требующий проведения новых исследований.

Согласно эколого-генетической гипотезе происхождения карельской березы, как самостоятельная форма она выделилась в условиях так называемого Малого ледникового периода (под влиянием резко изменившихся свето-температурных условий), а ее географическая приуроченность связана с наличием зон вторичной интродукции, в частности на территории Фенноскандии, где в результате межвидовой гибридизации могли появиться и закрепиться в процессе эволюции необычные генотипы и гаплотипы.

Важно, что в результате эволюционных изменений карельская береза оказалась в числе расте-

ний, наиболее приспособленных к определенным местообитаниям, неподходящим для других древесных пород. Так, полиморфизм по форме роста способствовал расширению ее экологической ниши, в которой она чаще всего встречается, а узорчатая древесина — усилению механической функции ствола деревьев и появлению возможности накопления (а при необходимости быстрой мобилизации) большего количества запасных веществ.

К сожалению, повышенный интерес к использованию узорчатой древесины в хозяйственных целях и длительный период активной эксплуатации (зачастую бесконтрольной) сыграли для карельской березы отрицательную роль, так как стали основной причиной значительного сокращения ее ресурсов, поставив ее во многих странах, включая Россию, на грань исчезновения. Следствием этого стало существенное ухудшение генофонда карельской березы, уменьшение естественного ареала и изменение его границ.

Подытоживая, следует сказать, что за последние 2–3 десятилетия наши знания о природе и особенностях карельской березы как биологического объекта существенно пополнились. Однако по-прежнему остаются нерешенными два крайне важных вопроса: (а) происхождение карельской березы и (б) причины и механизмы образования узорчатой текстуры в ее древесине. Ответы на них важны прежде всего в теоретическом отношении. В практическом плане они способны помочь поиску подходов к решению проблемы сохранения генофонда карельской березы, а в перспективе и его расширенного воспроизводства. Кроме того, они будут полезны в случае создания плантаций карельской березы и ее хозяйственного использования, в том числе в промышленных масштабах. Наконец, следует вернуться к дискуссии о таксономическом статусе карельской березы и поставить в этом вопросе окончательную точку, так как помимо прочего это может иметь положительный природоохранный эффект.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 22-16-00096.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Байбурина Р.К. Микрклональное размножение взрослых гибридов березы карельской в культуре тканей // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 2. С. 9–22.
- Баранов О.Ю., Балюцкас В.М. Использование молекулярно-генетических маркеров для анализа плоидности осины и березы // Пробл. лесовед. и лесовод. 2009. Вып. 69. С. 129–135.
- Баранов О.Ю., Каган Д.И., Падутов В.Е. Оценка влияния различных факторов на формирование генетической структуры и уровень генетической изменчивости популяций лесных древесных видов // Мол. и прикл. генетика. 2016. Т. 20. С. 5–14.
- Баранов О.Ю., Кирьянов П.С., Пантелеев С.В. и др. Анализ структурно-функциональной организации хлоропластного генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования // Докл. НАН Беларуси. 2019. Т. 63. № 3. С. 312–316.
- Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно-ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21. № 7. С. 1192–1198.
- Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М: Наука, 2005. 269 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экол. генетика. 2016. Т. 14. № 2. С. 3–18.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018. Т. 103. № 2. С. 256–265.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза — уникальный биологический объект // Успехи соврем. биол. 2019. Т. 139. № 5. С. 419–433.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Современное состояние ресурсов *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Раст. ресурсы. 2020а. Т. 56. № 1. С. 16–33.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи соврем. биол. 2020б. Т. 140. № 6. С. 601–615.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020в. № 6. С. 9–21.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза: новизна или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020г. № 1. С. 26–48.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Интродукция карельской березы // Успехи соврем. биологии. 2021. Т. 141. № 3. С. 296–309.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Реинтродукция карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 3. С. 9–31.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южной популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57. № 4. С. 412–419.
- Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров // Экол. генетика. 2012. Т. 10. Вып. 1. С. 34–37.
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С., Мощенская Ю.Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиол. раст. 2015а. Т. 62. № 3. С. 410–419.
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С., Мощенская Ю.Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиол. раст. 2015б. Т. 62. № 6. С. 804–813.
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Никерова К.М. и др. Регуляция активности апопластной инвертазы в камбиальной зоне карельской березы // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 1. С. 53–64.
- Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Исаков Ю.Н., Соустова Н.М., Исаков И.Ю. Интеграционно-эпигенетическое происхождение карельской березы: гипотеза и факты // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды / Мат. междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 98–103.
- Казанцева Е.В., Васильев С.Б. Карельская береза как один из перспективных видов для лесной рекультивации нарушенных земель // Вестн. МГУЛ. Лесн. вестн. 2006. № 5 (47). С. 95–99.
- Кирьянов П.С., Баранов О.Ю., Маслов А.А., Падутов А.В. Молекулярно-генетические подходы к идентификации межвидовых и внутривидовых гибридов берез Восточно-Европейского региона // Мол. и прикл. генетика. 2019. Т. 26. С. 45–55.
- Коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae. 2016. <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>
- Коновалов В.В., Махрова Т.Г., Романовский М.Г. Ивантеевские культуры карельской березы // Вестн. МГУЛ. Лесн. вестн. 2016. № 1. С. 129–139.
- Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносоев Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 280 с.
- Коропачинский И.Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. лесн. журн. 2013. № 4. С. 459–479.
- Косиченко Н.Е., Щетинкин С.В. Анатомическое строение искусственно индуцированной узорчатой древесины березы // Мат. I Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. Ташкент, 1987. С. 122–124.
- Костина Е.Э., Крышень А.М., Геникова Н.В. Анализ видового состава сосудистых растений на отвалах и карьерах на территории Республики Карелия // Ботан. журн. 2021. Т. 106. № 12. С. 1147–1166.
- Красная книга Владимирской области. Владимир: Транзит-ИКС, 2010. С. 95.
- Красная книга Карелии: редкие и нуждающиеся в охране растения и животные. Петрозаводск: Карелия, 1985. С. 77.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. С. 45–46.

- Красная книга Республики Карелия. Белгород: КОН-СТАНТА, 2020. С. 86–87.
- Литвак П.В., Евдокимов А.П. Опыт культур карельской березы в условиях Украинского Полесья // Изв. вузов. Лесн. журн. 1977. № 5. С. 149–151.
- Любавская А.Я. Карельская береза и ее место в системе рода *Betula* // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ РАН, 1975. С. 111–114.
- Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром., 1978. 158 с.
- Маслов А.А. Разграничение видов березы по форме листьев: сравнение дискриминантных методов // Лесоведение. 2021. № 53. С. 523–530.
- Маслов А.А., Баранов, Сири А.А. Идентификация видов берез в заболоченных лесах центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187.
- Машикина О.С., Буторина А.К., Табацкая Т.М. Карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.) как модель для изучения генетической и эпигенетической изменчивости при формировании узорчатой древесины // Генетика. 2011. Т. 47. № 8. С. 1073–1080.
- Мерклин К. Анатомия коры и древесины стебля разных лсных деревьев и кустарников России. Санкт Петербург: Типография Якова Трея, 1857. 101 с.
- Молотков П.И. Проявление признаков “кареловости” у березы при выращивании ее в районе г. Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев: Урожай, 1984. Вып. 69. С. 21–23.
- Никитина О.А. Коллективизация и раскулачивание в Карелии: Автореф. дис. ... канд. ист. наук. М.: Ин-т Рос. истории, 1993. 21 с.
- Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2017. 432 с.
- Побирушко В.Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника. Минск: Навука і тэхніка, 1992. Вып. 31. С. 31–39.
- Погиба С.П. Полиморфизм жизненных форм карельской березы в свете теории соматической эволюции // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды / Мат. междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 245–249.
- Романовский М.Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы // Генетика. 1986. Т. 22. № 1. С. 86–94.
- Сакс К.А., Бандер В.Л. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 294–300.
- Сакс К.А., Бандер В.Л. Новые данные о происхождении карельской березы // Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ РАН, 1975. С. 91–97.
- Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 180 с.
- Соколов Н.О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд. Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.
- Соколов А.И. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 178 с.
- Табацкая Т.М., Бутова Г.П., Машикина О.С. Объект № 95. Опытные плантационные культуры хозяйственно ценных форм карельской березы, созданные на основе технологии *in vitro* // Опытн.-производственные селекционно-семеноводческие объекты НИИЛГиС. Т. 2. Воронеж: НИИЛГиС, 2004. С. 171.
- Федулова Т.П., Исаков Ю.Н., Корчагин О.М. и др. Молекулярно-генетическая дифференциация генотипов березы на основе полиморфизма SSR-маркеров // Лесотехн. журн. 2017. Т. 7. № 4. Р. 6–16.
- Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill (Betulaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Щетинкин С.В., Щетинкина Н.А. К формированию узорчатой древесины карельской березы // Актуальные проблемы лесного комплекса // Сб. науч. тр. / Ред. Е.А. Памфилов. Вып. 51. Брянск: БГИТУ, 2018. С. 180–186.
- Щурова М.Л. Будущее карельской березы в Карелии // Лесн. вестник. 2006. № 5. С. 64.
- Convention on Biological Diversity. Rio de Janeiro: United Nations, 1992. 28 p.
- Galibina N.A.; Moshchenskaya Y.L.; Tarelkina T.V. et al. Changes in the activity of the *CLE41/PXY/WOX* signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns // Plants. 2022. V. 11. № 1727.
- Hagman M. On self- and cross-incompatibility shown by *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. // Communicationes Instituti Forestalis Fenniae, 1971. V. 73 (6). P. 1–125.
- Haggvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.
- Hämet-Ahti L., Palmén A., Alanko P., Tigerstedt P.V.A. Suomen puu- ja pensaskasvio [Woody Flora of Finland]. Helsinki, Dendrologian Seura, 1992. 373 p.
- Hejtmánek J. *Betula pendula* var. *carelica* Sokolov v Československu // Preslia. 1957. V. 29. P. 264–268.
- Hewitt G.M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – on seeing genes in space and time // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 537–549.
- Hintikka T.J. Die “Wisa” – Krankheit der Birken in Finnland // Zeitschrift für Pflanzenernährung. 1922. B. 32. № 5/6. S. 193–210.
- Howland D.E., Oliver R.P., Davy A.J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New phytologist. 1995. V. 130. Iss. 1. P. 117–124.
- Jadwiszczak K.A., Vetchinnikova L.V., Bona A. et al. Analyses of molecular markers and leaf morphology of two rare birches, *Betula obscura* and *B. pendula* var. *carelica* // Ann. Forest Res. 2020. V. 63. № 2. P. 121–137.
- Järvinen P., Palmé A., Morales L.O. et al. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear *ADH* and chloroplast *matK* sequences // Am. J. Bot. 2004. V. 9. № 11. P. 1834–1845.

- Johnsson H. Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. // Anal. Sumarstvo. 1974. № 4. P. 91–133.
- Kärkkäinen K., Viherä-Aarnio A., Vakkari P. et al. Simple inheritance of a complex trait: figured wood in curly birch is caused by one semi-dominant and lethal Mendelian factor? // Can. J. For. Res. 2017. V. 47. № 7. P. 991–995.
- Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R. et al. Visakoivu. Curly Birch. Metsälehti Kustannus, 2004. 208 p.
- Lindquist B. Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. Radebeul und Berlin: Neumann, 1954. 156 s.
- Naujoks G., Schneck V., Dietrich E. 30 Jahre In-vitro-Ver-mehrung der Braumnaser-Birke // AFZ-DerWald. 2017. B. 5. S. 32–35.
- Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P. et al. Koivun karva-tus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p.
- Novitskaya L.L., Tarelkina T.V., Galibina N.A. et al. The for-mation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport // J. Plant Growth Regul. 2020. V. 39. P. 378–394.
- Paganová V. Analysis of inheritance and growth of curly birch progenies from controlled hybridisation and pos-sibilities of their utilisation for timber production in ag-ricultural landscape // Czech J. Genet. Plant Breed. 2004. V. 40. № 2. P. 51–62.
- Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fennica. 1978. V. 12. № 4. P. 245–252.
- Remington C. Suture-zones of hybrid interaction between re-cently joined biotas // Evol. Biol. 1968. V. 2. P. 321–428.
- Ruden T. Om valbjørk og endel andre unormale veddan-nelser hos bjørk // Medd. Foren. Det. Norske Skog-forsøksv. 1954. B. 43. S. 451–505.
- Ryynänen L., Ryynänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture // Silva Fennica. 1986. V. 20. № 2. P. 139–147.
- Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa // Folia Forestalia. 1976. № 263. P. 3–28.
- Saarnio R. Visakoivu – vuoden puu // Dendrologian seuran tiedotuksia. 1980. V. 11. № 1. P. 4–14.
- Salojärvi J., Smolander O.-P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. V. 49. № 6. P. 904–912.
- Sarvas R. Visakoivikon perustaminen ja hoito // Metsätal Aikakauslehti. 1966. V. 83. № 8. P. 331–333.
- Scholz E. Das Verbreitungsgebiet der Braumnaserbirke // Ar-chiv für Forstwesen. 1963. B. 12. № 12. S. 1243–1253.
- Thomson A.M., Dick Ch.W., Pascoini A.L., Dayanandan S. Despite introgressive hybridization, North American birches (*Betula* spp.) maintain strong differentiation at nuclear microsatellite loci // Tree Genet. Genom. 2015. V. 11. № 101. P. 1–12.
- Thórsson Æ., Salmela E., Anamthawat-Jónsson K. Morpho-logical, cytogenetic, and molecular evidence for intro-gressive hybridisation in birch // J. Heredity. 2001. V. 92. № 5. P. 404–408.
- Václav E. Rozšíření, stanovištní podmínky a růst svalcovité břízy (karelské) v Evropě // Sborník lesnické fakulty VŠZ v Praze. 1963. № 6. S. 217–237.
- Wang N., McAllister H.A., Bartlett P.R., Buggs R.J.A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) // Ann. Bot. 2016. V. 117. P. 1023–1035.

Curly Birch: Some Secrets Remain

L. V. Vetchinnikova^{a, c, *} and A. F. Titov^{b, c, **}

^aForest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^bInstitute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^cKirov Saint Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, Russia

*e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

**e-mail: titov@krc.karelia.ru

The article briefly recapitulates on and systematizes major results of the studies of curly (or Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, mainly from the past two or three decades. Its main biological characteristics are described. Facts regarding curly birch resources are provided; the important role of protected areas in conserving its gene pool is emphasized. Good experience of its introduction and re-in-troduction is demonstrated. The origin of curly birch, the process of figured grain formation in its wood and the question of its taxonomic status are touched upon. It is pointed out that our knowledge of the nature and characteristics of curly birch as a biological object has advanced substantially over the past two or three de-cades, but two essential questions remain unresolved: a) origin of the curly birch and b) causes and mecha-nisms of figured grain formation in its wood. Answers to these questions are of much interest both theoreti-cally and for practical causes as they would help preserve the gene pool of curly birch and contribute to aug-mented reproduction of its resources.

Keywords: *Betula pendula* var. *carelica*, distinctive features, resources, introductions, distribution, origin, fig-ured timber, taxonomic status