

- elaboration of the silviculture techniques and management in curly birch plantations and crops,
- higher awareness about benefits of curly birch growing among foresters, farmers and land owners.

Acknowledgment. Research was supported by research grant project VEGA 1/0426/09 «Plant adaptability and vitality as criteria of their utilization in urban environment and in the landscape» from Slovak Grant Agency for Science.

LITERATURE

1. *Bagajev, S. N.* Karelskaya i kapokoreschkovaya berioza v lesach kostromskoi oblasti // Lesnoe Chozyaistvo. 1963. 6. P. 20–22.
2. *Heikinheimo, O.* Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. 1951. 39 (5). P. 1–26.
3. *Ljubavskaja, A., Ja,* Karelskaya berioza. Izd. Lesnaya promyshlennost, Moskva, 1978, 158 p.
4. *Pagan, J.* Štúdium premenlivosti brezy *Betula alba* L. na Slovensku so zreteľom na jej technické formy. Správa pre záverečnú oponentúru etapy čiastkovej úlohy VI-6-2/06.a.1. VŠLD Zvolen, 1985. 121 s.
5. *Pagan, J.* Genofond brezy svalcovitej na Slovensku // In: International Symposium at the occasion of the 100th Anniversary of the Arboretum Mlyňany foundation 1892–1992, VEDA, Bratislava, 1992. S. 269–274.
6. *Pagan, J., Paganová, V.* Breza biela svalcovitá (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.): Vedecké a pedagogické aktuality 10/1994 na Slovensku. Technická univerzita vo Zvolene. 1993. 75 s. ISBN 80-228-0375-8
7. *Paganová, V.* Analysis and inheritance and growth of curly birch progenies from controlled hybridization and possibilities of their utilization for timber production in Agricultural Landscape // Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2004. 40. 2. P. 51–62.

POLYMORPHISM OF VITAL FORMS OF THE KARELIAN BIRCH IN THE LIGHT OF THE THEORY OF SOMATIC EVOLUTION

Pogiba S.P.

Moscow state university of wood

141005, Mytischki-5, Moscow area., 1st Institute, 1. Chair of selection, genetics and dendrology, E-mail: s.pogiba@mail.ru

Abstract. Theoretical questions somatic evolution are considered. The hypothesis of occurrence of vital forms of the Karelian birch according to this theory, selection and their fastening depending on growth conditions is offered.

ПОЛИМОРФИЗМ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В СВЕТЕ ТЕОРИИ СОМАТИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Погиба С.П.

Московский государственный университет леса

141005, Мытищи-5, Московская обл., 1-я Институтская, 1. кафедра селекции, генетики и дендрологии, E-mail: s.pogiba@mail.ru

История эволюции наземных растений сложна, однако разными исследователями она трактуется примерно одинаково. Для неё были характерны волны вымирания и замещения, и происходящий время от времени расцвет новых форм, которые становились господствующими. Подробные данные о разнообразии и обилии видов растений на протяжении палеозойской и мезозойской эр практически отсутствуют. Тем не менее, принято считать, что в девонский период, когда возникли первобытные леса, стали распространяться примитивные сообщества хвощей, плаунов и папоротников, размножающихся с помощью спор и предпочитающих влажную среду. В каменноугольный период (карбон) значительного разнообразия достигли растения, продуцирующие пыльцу и семена. Они возникли в девоне, а в перми начался расцвет голосеменных, достигших своего господствующего положения в мезозойской флоре. Наиболее обширная группа голосеменных современной флоры относится к хвойным. В настоящее время их насчитывается около 550 видов, и почти все они произрастают в северном полушарии. Травянистые растения среди них неизвестны. В юрском периоде возникли покрытосеменные или цветковые

растения, завоевавшие в конце мелового периода господство на суше. Отличительной особенностью покрытосеменных служит наличие плода, развивающегося в основном из цветка. Репродуктивная специализация, включающая кроме развития цветков ещё и систему опыления насекомыми, создала таким растениям ряд преимуществ, определяющих их превосходство над хвойными, растущими более медленно. В настоящее время известно 142000 видов цветковых растений. Именно они по сравнению с другими высшими растениями значительно преобладают в растительном покрове тропиков, субтропиков, умеренных и холодных широт. В неогене в эпоху плиоцена произошло формирование современной флоры. Сочетание видов растений на земном шаре сложилось исторически в процессе естественного и искусственного отборов в результате мутаций, рекомбинаций, гибридизации, на основе наследственной изменчивости. Широко признано, что в ходе эволюции цветковые прошли путь от сравнительно невысоких толстоствольных маловетвящихся розеточных деревьев к крупным деревьям с хорошо развитым стволом и мелковетвистой кроной, а от деревьев – к кустарникам, кустарничкам и травам. Это направление эволюции от крупных деревьев к травам, более приспособленным к суровым условиям обитания, называется «редукционной эволюцией» или «соматической редукцией». Переход от древесных гигантов к многолетним, а затем и однолетним травам у покрытосеменных представляет собой ароморфный путь эволюции, приводящий к завоеванию новых, более суровых геологических ландшафтов [1]. Кроме прямого независимого «движения» от деревьев к травянистым монокарпикам есть параллельные, «перекрещивающиеся» линии эволюции жизненных форм. Термин «жизненная форма» был введен в 80-е годы XIX столетия датским ботаником Е. Вармингом. Под жизненной формой Е. Варминг понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания». Определению понятия «жизненная форма растений», их классификации посвящены многочисленные научные работы. Наиболее часто используется классификация, предложенная И.Г. Серебряковым. [10]. По И.Г. Серебрякову эколого-морфологически жизненная форма у растений определяется как «своеобразный общий облик (габитус) определённой группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги, корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определённых условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». Проведя анализ морфогенеза различных жизненных форм покрытосеменных, начиная от высокоствольных деревьев до многолетних и однолетних трав, И.Г. Серебряков пришёл к выводу, что важнейшим структурно-биологическим признаком, определяющим габитус растения, является сравнительная длительность периода формирования и функционирования главной оси растения и заменяющих её надземных (у деревьев скелетных) осей. Такого же мнения придерживаются многие ученые. Работы А.К. Скворцова [11], М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова [4] по видообразованию ив свидетельствуют об отравляивании ив северо-востока, что связано с экстремальными условиями произрастания. В.О. Казарян [1] считает, что эволюция жизненных форм покрытосеменных осуществлялась в направлении оптимизации морфоструктурных и физиолого-биохимических процессов. В ходе оптимизации структурной организации растений общему сокращению в первую очередь подвергаются скелетные образования и число их метамеров, приводящие к уменьшению общей вегетативной мощности и возникновению карликовости. Проанализировав имеющийся материал, он пришёл к выводу, что редукционная эволюция осуществлялась различными путями, из которых наиболее существенными являются следующие:

1. Сокращение длительности жизненного цикла главной и скелетных осей.

Древесные растения отличаются от представителей остальных жизненных форм покрытосеменных общей вегетативной мощностью и продолжительным онтогенезом. Переход от благоприятных условий к экстремальным, с коротким эволюционным периодом привело к ограничению роста растений, снижению продолжительности жизни и возникновению приземистых индивидов с большим числом надземных метамерных образований, способных полнее использовать активную фотосинтетическую радиацию. Возникли многоствольные приземистые деревья с более коротким жизненным циклом. По мере ухудшения условий подавлялся вегетативный рост, опускалась зона ветвления, и возникали растения кустовидной формы с многочисленными осями, обладающие собственной корневой системой. В дальнейшем это привело к образованию кустарников, полукустарников и многолетних трав.

2. Ускорение наступления процессов репродуктивного развития.

Длительный вегетативный рост древесных растений затягивает наступление генеративной фазы. С переходом растения к цветению и плодоношению вегетативный рост приостанавливается. Известно, что плодовые, у которых генеративная фаза наступает в более поздние периоды онтогенеза, имеют большую продолжительность жизни по сравнению с теми, которые плодоносят в раннем возрасте. Филогенез жизненных форм от деревьев к травам подтверждает эту закономерность. Продолжительность жизненного цикла их зависит, главным образом, от скорости наступления первого плодоношения, определяющего ход старения растений. Этот процесс от самых долговечных деревьев, через кустарники, полукустарники, кустарнички, многолетние травы к однолетним отражает процесс эволюции жизненных форм в направлении ускорения генеративного развития и сокращения жизненного цикла.

3. Затухание камбиальной деятельности и образование травянистого стебля.

В длительной эволюции от древесных к травам имели место сокращение продолжительности жизненного цикла главных и скелетных осей, постепенное затухание камбиальной деятельности и, вследствие этого, утончение ствола, скелетных образований и ветвей всех порядков. Развитие этой тенденции привело к образованию кустарников, полукустарников и трав. Исходя из общности строения однолетнего побега древесных и стебля травянистых, Тахтаджян (12) рассматривает травы как фиксированную ювенильную фазу дерева. Таким образом, одним из внутренних факторов возникновения короткоживущих форм явилось постепенное затухание камбиальной деятельности главной оси и боковых скелетных образований различного порядка. Сокращение длительности жизненного цикла главных и боковых осей сочеталось с затуханием деятельности вторичной меристемы и инактивацией камбиальной ткани. Конечным результатом этих взаимосвязанных и взаимообусловленных процессов явилось возникновение травянистой структуры.

4. Неравномерная редукция осевых и ассимилирующих тканей в ходе эволюции.

Морфоструктурная трансформация от древесных к травам осуществлялась сокращением массы как осевых, так и ассимилирующих органов, но с неодинаковой интенсивностью. По мере усиления карликовости сокращается масса осевых органов и увеличиваются ассимилирующие органы.

5. Сближение ассимилирующих органов.

Это биологическое преимущество карликовых жизненных форм, выработанное в ходе длительной эволюции, заключается в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих органов – корней и листьев. Повышается интенсивный обмен веществ между ними, что является одним из главных факторов высокой жизнедеятельности.

Примеры соматической эволюции древесных растений обычно касаются видов какой-либо секции одного рода. Но среди растений имеются уникальные виды, представители которых демонстрируют наглядный переход от деревьев к травам. К ним относится карельская береза – *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercl.) Hamet-Ahti. Места произрастания карельской березы находятся между 50⁰ и 63⁰ северной широты и 10⁰ и 39⁰ восточной долготы и включают в пределах России Карелию, Костромскую, Владимирскую, Калужскую, Смоленскую области. За пределами России она встречается в Белоруссии, странах Балтии, Германии, Словакии, Польше, Норвегии, Швеции, Финляндии. Изучение карельской березы в нашей стране и за границей показало ярко выраженный полиморфизм ее по жизненным формам. Она представлена деревьями второй или третьей величины, кустовидными многоствольными деревьями и кустарниками. Древесные формы карельской березы отличаются от представителей остальных жизненных форм общей вегетативной мощностью и продолжительным онтогенезом. Стволы древовидных форм имеют мелкие утолщения (бугорчатую поверхность) или крупные шаровидные (бокаловидные) утолщения. Короткоствольные деревья имеют сильно сбежистый ствол, который на высоте 2–3 м по толщине равен боковым скелетным ветвям или разветвляется на одинаковые по диаметру боковые ветки. Среди короткоствольных деревьев имеются такие, у которых на высоте 1–2 м происходит разветвление на два одинаковых по диаметру ствола за счёт отмирания осевого побега и заменой его боковым. Кустовидные многоствольные деревья имеют очень короткий (30–40 см) ствол, разветвляющийся на несколько стволов одинаковой толщины. Кустарниковая форма карельской березы отличается отсутствием основного ствола.

Это многообразие жизненных форм карельской березы объясняется переходом от благоприятных условий к экстремальным с коротким вегетационным периодом, что привело к ограничению

роста растений, снижению продолжительности жизни и возникновению приземистых индивидов с большим числом надземных метамерных образований, способных полнее использовать активную фотосинтетическую радиацию.

При переходе от деревьев к кустарникам происходят все те изменения, которые перечислены выше. Возникли многоствольные, приземистые деревья с более коротким жизненным циклом. По мере ухудшения условий подавлялся вегетативный рост, опускалась зона ветвления, и возникали растения кустовидной формы с многочисленными осями, обладающие собственной корневой системой. В дальнейшем это привело к образованию кустарников, при этом отмечено затухание камбиальной деятельности главной оси и боковых скелетных образований различного порядка, увеличение рядности сердцевинных лучей, уменьшение величины сосудов, увеличение метатрахиальной паренхимы [3]. Возникшие карликовые, жизненные формы имеют биологическое преимущество, выработанное в ходе длительной эволюции, заключающееся в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих органов – корней и листьев. Повышается интенсивный обмен веществ между ними, что является одним из главных факторов высокой жизнедеятельности кустарников.

Происходят изменения в обмене веществ. В местах образования аномалий наблюдается скопление сахаров, транспортной формой которых является сахароза [6]. При этом сокращается длительность жизненного цикла главной и скелетных осей, появляются короткоствольные, а затем и многоствольные формы. По мере усиления карликовости сокращается масса осевых органов, и увеличиваются ассимилирующие органы: листья становятся более крупными и жесткими. Сравнительный анализ листовой пластинки различных форм карельской берёзы и берёзы повислой, проведённый нами, подтвердил эти различия [8,2]. Формирование аномальной древесины карельской берёзы и взаимосвязь этого явления со структурными особенностями формирования листового аппарата были изучены Н.Н. Николаевой [5]. Ассимилирующие органы не просто увеличиваются в размерах, но и сближаются, а площадь проекции кроны увеличивается в 3–4 раза по сравнению с высокоствольными древовидными формами [8].

Кроме этого, кустовидные и кустарниковые формы карельской берёзы имеют более короткий жизненный цикл. При обследовании 50-летних естественных популяций карельской берёзы в Белоруссии (урочище Телеханы) кустарниковые и кустовидные формы были представлены отдельными сгнившими экземплярами [7]. Особенно ярко это явление наблюдается в одновозрастных культурах карельской берёзы. Отпад карликовых форм начинается с 10-летнего возраста, и к 30 годам их число уменьшается втрое. При этом меняется фенотипический облик насаждения от трёхъярусного к одноярусному сомкнутому насаждению, в котором постепенно исчезают, «вырождаются» узорчатые формы [9]. Меняется и генотипический состав насаждения. Тем не менее, при семенном размножении в потомстве происходит расщепление с образованием различных жизненных форм в зависимости от исходного материала и условий произрастания.

Жизненные формы *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercl.) Hamet-Ahti. представляют собой наглядный пример соматической эволюции. Разнообразие жизненных форм карельской берёзы придаёт ей пластичность и возможность существования в различных экологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В.О. Физиологические основы эволюции от деревьев к травам. Л.: Наука, 1990. 348 с.
2. Казанцева Е.В., Погиба С.П. Сравнительный анализ морфологических признаков листовой пластинки березы повислой и различных форм карельской березы // Матер. V междун. конф. ученых «Леса Евразии – Уральские горы». М.: МГУЛ, 2005. С. 103–105.
3. Любавская А.А. Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 158 с.
4. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников М.: Наука. 1977. 160 с.
5. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth) с разной текстурой древесины. // Автореф. дисс... канд. биол. наук. С-Пб. 2004. 25 с.
6. Новицкая Л.Л. Карельская берёза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
7. Погиба С.П.. Заказники карельской берёзы в КАССР и БССР // Науч. тр. МЛТИ. М.: МЛТИ И, 1983. Вып.148. С. 145–148.
8. Погиба С.П., Казанцева Е.В. Статистические методы определения видопринадлежности секции BETULA по морфологическим признакам // Науч. тр. МЛТИ. М.: МГУЛ, 1999 Вып. 297. 3 с.

9. Погиба С.П., Казанцева Е.В. Онтогенез карельской берёзы в культурах Московской области // Лесной вестник. 2006. № 5 (47). С. 75–81.
10. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
11. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
12. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.–Л.: Наука. 1964. 236 с.

DYNAMICS OF MINERAL NUTRIENT AND WATER METABOLISM OF BETULA PENDULA TREES WITH NORMAL AND ABNORMAL STEM WOOD IN SOUTHERN KARELIA

Pridacha V.B., Sazonova T.A.

Forest Research Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia, E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Abstract. Data on seasonal dynamics of the elemental composition (C, N, P, K, S, Ca, Mg) and diurnal dynamics of water regime variables of common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) in plants with normal and abnormal development of the trunk conducting tissues in natural habitats (southern Karelia) are presented. Seasonal dynamics of the elemental composition of leaf and branch tissues and diurnal dynamics of water regime variables were identical in all investigated forms of *Betula pendula*. At the same time, differences in absolute values of mineral nutrient content in tissues of the two forms, and a greater range of variation of nutrient content in Karelian birch were detected, depending on external environmental conditions. Possible reasons for such differences are discussed. «Exchange process index /environmental factor» correlations and interrelations between exchange processes' variables also were investigated. The ranges of air temperature and relative humidity at which maximal driving force of the water flux (WP_{min}) in birch trees are observed were quite substantial, i.e. the process may reach a high level in a wide range of variation of hydrometeorological variables, suggesting the species is adapted to a wide range of growth conditions.

ДИНАМИКА МИНЕРАЛЬНОГО И ВОДНОГО ОБМЕНА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ *BETULA PENDULA* С НОРМАЛЬНОЙ И АНОМАЛЬНОЙ ДРЕВЕСИНОЙ СТВОЛА В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Придача В.Б., Сазонова Т.А.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,
Петрозаводск, 185910, ул. Пушкинская, 11, E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Древесные виды рода *Betula* имеют широкий ареал распространения и являются основными лесообразующими породами на Северо-Западе России наряду с видами родов *Pinus* и *Picea*. Благодаря большой транспирационной способности береза играет важную роль в регулировании водного режима влажных местообитаний [1]. Отмечают также почвоулучшающую роль березы, которая благодаря мощной корневой системе воздействует на почву, интенсивно вовлекая в биологический круговорот органические элементы из более глубоких горизонтов почвы [7, 4]. Особый интерес для исследователей представляет карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahfi), которую считают экологической формой березы повислой (*Betula pendula* Roth). Для карельской березы отмечают аномальное строение проводящих тканей осевых органов [3, 6], что, вероятно, оказывает влияние на ее водный режим, а также на поглощение и транспорт элементов минерального питания в целом растении и их распределение в отдельных тканях и органах. В этой связи было проведено сравнительное исследование элементного состава разных органов и показателей водного обмена обычной березы повислой и карельской березы во временной динамике (сезонной и суточной).

Исследование проводили на экспериментальных участках Института леса Карельского НЦ РАН на территории Агробиологической станции КарНЦ РАН в окрестностях г. Петрозаводска (южная Карелия, 61°45'N, 34°20'E). Объектами исследования служили саженцы и взрослые деревья обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) с прямослойной древесиной и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) с узорчатой древесиной. Отбор образцов проводили в фазы разветвления листьев (май), роста листьев и побегов (июнь) и осеннего расцветивания листьев (сен-