

47. *Tzschentke B, Plagemann A*. Imprinting and critical periods in early development // *World's Poult. Sci. J.* 2006. Vol. 62. P. 626–637.
48. *Tzschentke B*. Attainment of thermoregulation as affected by environmental factors // *Poult. Sci.* 2007. Vol. 86. P. 1025–1036.
49. *Waddington C.H.* The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology // New York: Macmillan. 1957.
50. *Waterland R.A.* Is epigenetics an important link between early life events and adult disease? // *Horm. Res.* 2009. Vol. 71. P. 13–16.
51. *Wells J.C.* Flaws in the theory of predictive adaptive responses // *Trends Endocrinol. Metab.* 2007. Vol. 18. P. 331–337.

## ON REGULARITIES OF PHENOTYPIC SIGNS OF PATTERNED WOOD IN KARELIAN BIRCH ONTOGENY

*Vetchinnikova L.*

Forest research institute of Karelian research center of Russian academy of sciences  
Petrozavodsk, Pushkinskaya St., 11. Tel. (8142)768160. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Abstract. Identify the main patterns of phenotypic expression of traits figured wood grain Karelian Birch in Karelia. Particular attention is paid to the dynamics of their changes in sibs progeny for more than thirty years of development. The presence of the dominant types of trunk surface and the possibility of their transformation in different forms of growth Karelian Birch in ontogeny.

## О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО ПРОЯВЛЕНИЯ УЗОРЧАТОЙ ДРЕВЕСИНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

*Ветчинникова Л.В.*

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН,  
г. Петрозаводск, ул. Пушкинская д.11. Тел. (8142)768160. E-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti является аборигенным представителем лесов Северной и местами Восточной Европы. Многие отечественные и зарубежные ученые, начиная с 1920–1930-х гг., стремились познать уникальность ее биологических особенностей. Такой повышенный интерес к ней не случаен. *Во-первых*, карельская береза обладает высокодекоративной узорчатой древесиной. *Во-вторых*, она является редким растением, и во многих частях своего ограниченного ареала находится на грани исчезновения. *В-третьих*, она характеризуется высоким полиморфизмом и индивидуальной изменчивостью в проявлении структуры древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной). *В-четвертых*, карельская береза представляет интерес для популяционно-генетических исследований, изучения вопросов эволюции древесной растительности, а также познания закономерностей наследования и изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины и механизмов формирования структурных аномалий.

Визуально карельскую березу обнаружить нелегко: по форме роста, белому цвету коры, морфологическим показателям листовой пластинки и генеративной сферы она сходна с березой повислой (*B. pendula* Roth), разновидностью которой и является. О наличии узорчатой текстуры в древесине можно судить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости, фенотипически различимые на поверхности ствола. При снятии коры на древесине карельской березы обнажается ямчатая и/или рельефная поверхность, в отличие от других видов березы, у которых она гладкая. Установлена определенная зависимость между объемом коры и наличием рисунка в древесине карельской березы: над узорчатой древесиной кора в 3–4 раза толще по сравнению с обычной [2, 3]. В местах образования узорчатой древесины на внутренней поверхности коры имеются килевидные выросты.

На всем протяжении ареала карельская береза характеризуется разнообразием форм. При этом главные различия наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола. Основными *формами роста* являются: высокоствольная, короткоствольная, кустообразная. Изредка встречаются

гнездовидные древовидные и кустовидные растения, которые являются многоствольными и обычно имеют порослевое происхождение. Обследование природных популяций карельской березы, проведенное нами [1], показало, что во всех частях ее ареала ведущая роль принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60 %), на долю высокоствольной приходится до 10–15 %, а кустообразная составляет около 25–30 %, причем увеличение численности последней возрастает с севера на юг.

По типу поверхности ствола целесообразно выделять: шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Существование безузорчатого типа карельской березы отрицать нельзя, но визуально отличить его от березы повислой невозможно. В лучшем случае к этому типу можно отнести безузорчатые сибсы, полученные в результате контролируемого опыления узорчатых особей карельской березы между собой.

Цель наших исследований, которые проводились на протяжении более чем 30 лет, состояла в изучении закономерностей фенотипического проявления признаков узорчатой древесины карельской березы в условиях Карелии.

С помощью кластерного анализа установлено, что при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста сибсового потомства карельской березы (24 семьи) преобладает проявление шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности ствола, а у кустообразных – шаровидноутолщенного как у виргинильных, так и генеративных растений (табл. 1).

Таблица 1. Результаты распределения по кластерам сибсовых семей карельской березы по типу поверхности ствола для различных форм роста

Стадия развития деревьев	I кластер	II кластер	III кластер
	доминирующий тип поверхности ствола		
Высокоствольная форма роста			
Виргинильные	б/пр., м/буг., ш/ут.	б/пр., м/буг., сл. пр.	0
Молодые генеративные	м/буг., б/пр., буг.	м/буг., ш/ут., б/пр.	0
Средневозрастные генеративные	буг., ш/ут., ребр.	буг., ш/ут., ребр.	0
Короткоствольная форма роста			
Виргинильные	сл. пр., ребр., б/пр.	б/пр., сл. пр., ребр.	м/буг., ш/ут., буг.
Молодые генеративные	ш/ут., м/буг., ребр.	м/буг. буг., ш/ут.	ш/ут., буг., ребр.
Средневозрастные генеративные	ребр., сл. пр., м/буг.	ребр., ш/ут.	0
Кустообразная форма роста			
Виргинильные	0	ш/ут., б/пр.	м/буг., буг., ш/ут.
Молодые генеративные	0	ш/ут., м/буг.	0
Средневозрастные генеративные	0	0	0

Примечание. ш/ут. – шаровидноутолщенный, буг. – бугорчатый, м/буг. – мелкобугорчатый, ребр. – ребристый, сл. пр. – со слабовыраженными признаками узорчатости, б/пр. – без признаков узорчатости.

Использование факторного анализа (табл. 2, 3) позволило выявить некоторые закономерности фенотипического проявления характера поверхности ствола у сибсового потомства карельской березы в течение 30 и более лет развития. Установлено, что у части деревьев карельской березы независимо от формы роста проявляется шаровидноутолщенный тип поверхности ствола. У большинства высоко- и короткоствольных форм устойчиво развивается мелкобугорчатый тип поверхности. Обычный безузорчатый тип поверхности ствола в течение более 30 лет развития неизменно наблюдается у высокоствольных форм роста растений, у короткоствольных – он возможен только у виргинильных и молодых генеративных растений. Ребристый тип поверхности ствола устойчиво развивается у высокоствольных растений, у короткоствольных после наступления генеративной фазы он сменяется узорчатыми типами.

Многолетние исследования показали, что карельская береза характеризуется разнообразием не только по форме роста и типу поверхности ствола, но и по насыщенности рисунка древесины, которое проявляется при выращивании особей как в одинаковых условиях произрастания, так и в разных частях ее ареала. По основным типам поверхности ствола можно ориентировочно определить степень насыщенности рисунка в древесине карельской березы. Так, ребристый тип поверхности ствола, как правило, свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или

его полного отсутствия в «перехватах». Наиболее равномерное распределение узорчатой древесины в стволах наблюдается у деревьев мелкобугорчатого типа.

Таблица 2. Факторные нагрузки для короткоствольной и кустообразной форм роста карельской березы

Тип поверхности ствола	Форма роста							
	короткоствольная					кустообразная		
	F1	F2	F3	F4	F5	F1	F2	F3
Виргинильные деревья								
Шаровидноутолщенный	-0,08	<b>0,73</b>	-0,39	0,13	-0,21	0,29	<b>0,78</b>	-0,04
Мелкобугорчатый	-0,26	-0,45	-0,09	<b>0,70</b>	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,35	-0,22	0,35	<b>-0,68</b>	-0,42	-0,18	<b>-0,54</b>	-0,37
Ребристый	-0,16	0,13	-0,15	-0,44	<b>0,77</b>	0	-0	0
Без признаков	0,06	-0,06	<b>0,73</b>	0,41	-0,08	0	-0	0
Со слабыми признаками	0,05	-0,22	-0,01	0,28	<b>0,81</b>	0	-0	0
Молодые генеративные деревья								
Шаровидноутолщенный	0,03	<b>0,93</b>	-0,03	-0,06	0,01	<b>0,98</b>	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	<b>-0,85</b>	-0,33	-0,01	0,21	0,03	-0,21	0,32	<b>0,81</b>
Бугорчатый	<b>0,87</b>	-0,34	-0,04	-0,18	-0,04	-0,24	<b>0,71</b>	<b>-0,55</b>
Без признаков	-0,18	0,04	<b>0,83</b>	0,05	-0,07	0	-0	0
Средневозрастные генеративные деревья								
Шаровидноутолщенный	0,08	<b>0,87</b>	0,20	-0,09	0,02	<b>0,98</b>	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	<b>-0,88</b>	-0,34	0,01	0,11	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	<b>0,93</b>	-0,14	-0,13	-0,08	-0,04	0	-0	0

Примечание. Здесь и в табл. 3 нагрузки, абсолютная величина которых больше 0,5, выделены полужирным шрифтом

Таблица 3. Факторные нагрузки для высокоствольной формы роста карельской березы

Тип поверхности ствола	F1	F2	F3	F4	F5	F6
Виргинильные деревья						
Шаровидноутолщенный	-0,03	-0,01	-0,11	0,87	0,05	0,02
Мелкобугорчатый	-0,10	0,08	0,89	-0,19	-0,16	-0,13
Бугорчатый	0,32	0,45	-0,07	-0,33	0,46	-0,36
Ребристый	0,95	-0,04	-0,09	0,01	-0,01	0,08
Без признаков	-0,27	-0,77	-0,45	-0,05	-0,18	0,22
Со слабыми признаками	0,02	0,85	-0,08	0,16	-0,00	0,11
Молодые генеративные деревья						
Шаровидноутолщенный	-0,18	-0,09	-0,22	0,02	0,87	-0,23
Мелкобугорчатый	0,13	0,01	0,93	0,13	-0,08	0,15
Бугорчатый	-0,07	-0,14	-0,54	0,03	-0,67	-0,41
Ребристый	0,34	0,34	-0,26	-0,52	0,16	0,4
Без признаков	-0,13	0,19	0,10	0,50	-0,38	0,01
Со слабыми признаками	-0,07	0,03	0,05	-0,03	-0,03	0,96
Средневозрастные генеративные деревья						
Мелкобугорчатый	0,10	0,68	0,12	-0,5	-0,01	0,16
Бугорчатый	0,69	0,20	0,03	-0,23	-0,12	-0,24
Ребристый	0,97	-0,02	-0,10	-0,01	-0,02	0,06
Без признаков	-0,71	-0,51	-0,12	0,41	0,06	0,03
Со слабыми признаками	0,82	0,13	0,30	-0,03	0,01	-0,07

Испытание sibсового потомства карельской березы позволило установить, что высота растений и насыщенность рисунка узорчатой древесины в значительной степени определяются густотой посадки: при недостатке освещенности рисунок в древесине обычно проявляется слабо или вовсе отсутствует; может формироваться односторонне, а не по всему диаметру ствола. При оптимальном уровне освещенности насыщенность текстуры возрастает.

Плотность насаждения часто определяет и биологический возраст растений. Так, при загущении после смыкания крон рядом растущих безузорчатых и узорчатых растений, у последних замедляется рост, в дальнейшем они засыхают и погибают. Вследствие этого долгое время считалось, что биологический цикл развития карельской березы составляет не более 50–60 лет. Однако обследо-

ние насаждений карельской березы, проведенное нами в 2003–2006 гг., показало, что на открытых участках встречаются деревья в возрасте более 100 лет.

Многолетние испытания сибсового потомства карельской березы позволили вскрыть ряд закономерностей фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины:

1. При семенном размножении карельской березы декоративная текстура древесины наследуется, однако детерминация фенотипического проявления узорчатой древесины зависит от типа скрещивания (свободное или контролируемое), от плотности насаждения, от степени выраженности признака у родительских особей.

2. На всем протяжении ареала карельская береза характеризуется разнообразием форм, и, прежде всего, по форме роста (высокоствольная, короткоствольная, кустообразная) и по типу поверхности ствола (шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый).

3. Косвенные признаки наличия узорчатой древесины становятся визуально заметными не сразу. Наиболее активно формирование узорчатой текстуры в древесине происходит к началу перехода растений в генеративный период развития, что влечет за собой изменение поверхности ствола. К 30–35 годам развития у растений короткоствольной и кустообразной форм роста активность формирования узорчатой древесины понижается, а поверхность ствола выравнивается (или «заплывает»).

4. Анализ проявления «узорчатости» в сибсовом потомстве карельской березы показал развитие доминирующих типов поверхности ствола у различных форм роста. Так, при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста преобладают шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных – шаровидноутолщенный. Установлено обязательное присутствие деревьев с обычным безузорчатым типом поверхности ствола у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных.

5. Тип поверхности ствола у карельской березы может трансформироваться в онтогенезе, причем характер этих изменений зависит от формы роста растений. Так, ребристый характер поверхности ствола стабильно развивается у высокоствольных растений, у короткоствольных он может проявиться в виргинильный период, затем, «рёбра» меняются на «утолщения». При формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы преобладает проявление шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности ствола, а у кустообразных в основном шаровидноутолщенного.

6. Степень насыщенности рисунка узорчатой древесины, с одной стороны, отражает ее формовое разнообразие карельской березы, а с другой – определяется густотой насаждений. Так, ребристый тип поверхности ствола свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного рисунка в утолщениях и относительно слабовыраженного или его полного отсутствия в «перехватах». Наиболее равномерное распределение узорчатой древесины в стволе наблюдается у мелкобугорчатого типа. На проявление признаков узорчатости существенно влияет густота посадки: при недостатке освещенности рисунок в древесине не образуется, а сформировавшиеся узорчатые растения со временем (при смыкании кроны рядом растущих особей) начинают усыхать и гибнуть.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Ветчинникова Л.В.* Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с.
2. *Соколов Н.О.* Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.
3. *Saarnio R.* Viljeltyjen visakoivikoden laatu ja Kehitys Etela – Suomessa // *Folia For.* 1976. № 263. P. 1–28.