

На правах рукописи

ВЕТЧИННИКОВА Лидия Васильевна

**МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ
БЕРЕЗЫ СЕМЕННОГО И ВЕГЕТАТИВНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ
В УСЛОВИЯХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.00.12 – физиология и биохимия растений

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург
2003**

Научный консультант – доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки Российской Федерации, Титов Александр Федорович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, Жиров Владимир Константинович

доктор биологических наук, профессор Гаврилук Инна Павловна

доктор биологических наук, профессор Марковская Евгения Федоровна

Ведущая организация – Ботанический институт им. В.Л. Комарова

Защита состоится « 25 » апреля 2003 г. в 14.00 час. на заседании Диссертационного совета Д 006.041.01 при Государственном научном центре РФ – Всероссийском научно-исследовательском институте растениеводства им. Н.И. Вавилова по адресу:

190000, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 44.

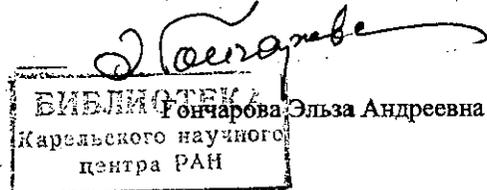
Факс: (812)311-87-62; 318-47-70

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Государственного научного центра РФ – Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова

Автореферат разослан « » марта 2003 г.

153042 K

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
доктор биологических наук,
профессор



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Раскрытие механизмов приспособления растений к экстремальным условиям Севера имеет не только большое теоретическое, но и практическое значение. Древесные растения по сравнению с травянистыми изучены в этом отношении гораздо слабее, хотя именно они занимают доминирующее положение в лесных и лесотундровых ценозах. Важнейшим компонентом данного типа ценозов являются различные виды березы, значение которых особенно велико в северных растительных сообществах. Род Береза *Betula* L. имеет обширный ареал и отличается значительным полиморфизмом. В европейской части России наиболее часто встречаются береза повислая *Betula pendula* Roth и береза пушистая *B. pubescens* Ehrh. Являясь лесообразующими, они имеют огромное экологическое и экономическое, а также эстетическое значение. Их ареалы в значительной степени перекрываются, однако береза пушистая несколько менее требовательна к экологическим условиям произрастания, характеризуется более высокой пластичностью и способна дальше продвигаться в северные широты.

Исследование морфо-физиологических и биохимических особенностей различных видов и разновидностей березы в условиях Восточной Финноскандии актуально во многих отношениях. **Во-первых**, здесь проходит северная граница ареала березы. Приспособление древесных растений, имеющих многолетний цикл развития, к экстремальным факторам Севера может осуществляться как в форме фенотипических изменений, так и генетических. Изучение внутривидовой изменчивости березы по ряду показателей позволяет глубже понять характер и сущность этих изменений. **Во-вторых**, для территории Финноскандии характерны нестабильность погодных условий, резкие перепады температур и короткий вегетационный период, что в значительной мере синхронизирует сроки прохождения фенологических фаз у растений и способствует тем самым естественной гибридизации близкородственных видов. Это, в свою очередь, является одной из причин существования многих спорных вопросов, касающихся таксономии берез. **В-третьих**, в условиях Финноскандии у березы выделились уникальные особи с наследственными изменениями в текстуре древесины (карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* Merckl, ледяная береза – ice birch) и форме листовой пластинки (далекарлийская береза *B. pendula* Roth var. *dalecarlica* Schneid. (L. f). Их происхождение и физиолого-биохимические особенности по сути дела пока не изучены, ареалы ограничены и прерывисты. В России в естественных условиях наибольшее число деревьев карельской березы,

отличающейся узорчатой текстурой древесины, произрастает на территории Карелии, поэтому ее изучение и решение вопросов воспроизводства имеет здесь особое значение. **В-четвертых**, изучение морфогенеза редких и исчезающих представителей рода *Betula* в природе и культуре *in vitro*, обладающих уникальными особенностями роста и развития и имеющих важное хозяйственное значение, позволяет разработать подходы к управлению этими процессами.

Цель и задачи исследования. Целью нашей работы явилось изучение морфо-физиологических и биохимических особенностей различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Финляндии. При этом предполагалось решить следующие задачи:

- исследовать на примере генеративного (от внутри- и межвидового скрещивания) и вегетативного потомства особенности роста и развития березы в условиях Восточной Финляндии;
- изучить закономерности фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины на стволах карельской березы в онтогенезе;
- исследовать роль липидов в механизмах приспособления березы к условиям Севера;
- дать сравнительную характеристику различных видов и разновидностей березы по ряду физиолого-биохимических показателей;
- провести анализ способов сохранения и размножения редких и исчезающих представителей рода *Betula*, произрастающих в естественных условиях Финляндии;
- изучить потенциальные способности органов и тканей березы к морфогенезу и регенерации в природе и культуре *in vitro*.

Научная новизна. Впервые проведено одновременное изучение морфо-физиологических, биохимических, экологических и генетических особенностей ряда видов и разновидностей березы, определяющих возможности их произрастания в условиях Восточной Финляндии. Показано, что внутривидовое разнообразие березы, прежде всего, обусловлено экологическими условиями и возможностью естественной гибридизации березы повислой с березой пушистой. В результате осуществления искусственной гибридизации основных видов березы с участием карельской березы и последующего изучения гибридного материала установлены возрастные изменения морфо-физиологических признаков у побегов в генеративном потомстве. Многолетние наблюдения за ростом и развитием гибридного потомства карельской березы позволили выдвинуть гипотезу о возможности изменения характера фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины в онтогенезе растений. На основании морфологи-

ческого и гистохимического изучения получены новые данные о локализации липидов в почках березы. Проведен анализ содержания липидов и их жирнокислотного состава в различных органах и тканях основных видов березы и их разновидностей, произрастающих в условиях Финляндии, и впервые установлены видовые различия между *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. по жирнокислотному составу липидов в почках. Обнаружено, что в почках березы пушистой при адаптации к условиям Севера регуляция фазового состояния липидов осуществляется не только в результате увеличения полиненасыщенных, но и за счет накопления короткоцепочковых жирных кислот. Впервые проведено физиолого-биохимическое изучение карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы. Дана оценка способам воспроизводства редких и исчезающих представителей рода *Betula*, особое внимание уделено клональному микроразмножению в культуре *in vitro*. На основании выявленных физиолого-биохимических и эколого-генетических особенностей видов березы предложена гипотеза происхождения карельской березы.

Основные положения, выдвигаемые на защиту.

1. В условиях Восточной Финляндии морфо-физиологические и биохимические особенности березы определяются как экологическими факторами, так и возможностью естественной гибридизации между березой пушистой и березой повислой, которая наблюдается здесь благодаря совпадению у них сроков цветения (в отличие от других регионов, где имеет место фенологическая изоляция этих видов).
2. Фенотипическое проявление узорчатой текстуры древесины карельской березы изменяется в онтогенезе и зависит от формы роста растений.
3. Для видов березы, произрастающих в Восточной Финляндии, характерно наличие существенных различий по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках, в частности, короткоцепочковых жирных кислот.
4. В условиях естественной гибридизации при неперманентности проявления морфологических признаков побегов для систематики рода *Betula* целесообразно использовать физиолого-биохимические критерии (жирнокислотный состав липидов, изоферментный состав и др.).
5. Разновидности березы, такие, как карельская, ледяная и далекарлийская, возникли и существуют в Восточной Финляндии благодаря естественной гибридизации между основными видами. Для сохранения их декоративных и хозяйственных признаков следует сочетать традиционные (прививки) и нетрадиционные (клональное микроразмножение) способы размножения.

6. Согласно гипотезе происхождения карельской березы, выдвинутой автором, появление признака узорчатости носит вероятностный характер и зависит как от климатических условий, так и от качества используемой пыльцы.

Практическая значимость работы. Изучение морфо-физиологических и биохимических особенностей различных видов березы, произрастающих в условиях Восточной Фенноскандии, позволяет глубже понять механизмы устойчивости и, соответственно, продуктивности древесных растений на северном пределе их выживания. Полученные данные по динамике содержания липидов и их жирнокислотному составу должны учитываться при оценке почек березы с точки зрения фармакологии: они позволяют уточнить виды и сроки сбора почек как лекарственного сырья. Видоспецифичность березы по содержанию липидов и особенно их жирнокислотному составу в почках, выявленная в работе, способствует проведению таксономической оценки представителей рода *Betula* при недостаточной выраженности морфологических признаков у побегов. Отработанные способы прививки и клонального микроразмножения в культуре *in vitro* предлагаются для широкого использования при восстановлении генофонда как редких и исчезающих видов и разновидностей березы, так и других древесных растений. Показана возможность использования метода трансплантации для изучения природы карельской березы. Результаты исследований рекомендуются учитывать в лесной селекционной практике при выделении хозяйственно ценных и декоративных морфоформ березы и их интродукции в новые районы. Кроме того, они могут быть использованы в учебном процессе при чтении курсов физиологии растений, экологии, дендрологии, генетики и селекции древесных растений на биологических и лесохозяйственных факультетах вузов.

Личный вклад автора состоит в разработке программы исследований, планировании, организации и проведении всех полевых и лабораторных работ, определении методических подходов, выборе объектов. Обработка, обобщение и интерпретация представленных в диссертации материалов, а также их оформление выполнены при непосредственном участии автора или под его руководством. Работы, проведенные в соавторстве, опубликованы, и ссылки на них даны в соответствующих разделах диссертации. Часть селекционно-генетических исследований велась под руководством заслуженного деятеля науки КАССР, к.с.-х.н. В.И. Ермакова, которому автор глубоко признателен.

Основу работы составляют материалы более чем 25-летних исследований, осуществленных в соответствии с планами НИР в Институте леса Карельского научного центра РАН в период с 1974 по 2001 г. Автор

являлась руководителем и ответственным исполнителем разделов и тем. Отдельные этапы работы выполнялись лично автором на основании соответствующих заданий и при финансовой поддержке Государственного комитета по лесу Республики Карелия (1992–1994 гг.); Научного Совета по государственной научно-технической программе России «Биологическое разнообразие» (1994 г.); государственного заказа по линии Миннауки и технической политики РФ по важнейшим народнохозяйственным программам и проектам (1995–1996 гг.) и приоритетным направлениям генетики (1998–1999 гг.); проекта «Интеграция» с Петрозаводским государственным университетом и Карельским государственным педагогическим университетом (1995–2001 гг.); Академии Финляндии на базе Отделения физиологии растений Хельсинкского университета по проекту «Липиды древесных растений» (1999 г.).

Апробация работы. Результаты исследований докладывались или представлялись на *Всесоюзных конференциях, совещаниях и симпозиумах*: по основам рационального использования биологических ресурсов (Петрозаводск, 1976, 1978, 1982; Рига, 1978; Апатиты, 1978; Сыктывкар, 1979, 1995; Архангельск, 1991; Оренбург, 1998); «Исследования в области химии древесины» (Рига, 1978); «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений» (Красноярск, 1982); по лесной генетике, селекции и физиологии древесных растений (Петрозаводск, 1983; Воронеж, 1989; Уфа, 1991); «Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений» (Ялта, 1979; Звенигород, 1986); «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений» (Петрозаводск, 1989); «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия» (Санкт-Петербург, 1995); на *школе-конференции* «Актуальные проблемы геоботаники...» (Петрозаводск, 2001); на сессиях комиссии Л.А. Иванова по анатомии, физиологии и экологии лесных растений (Ленинград, 1983; Петрозаводск, 1991); на *съездах* Всесоюзного и Русского ботанического общества (Донецк, 1983; Санкт-Петербург, 1998); Всесоюзного и Российского общества генетиков и селекционеров» (Минск, 1992); Общества физиологов растений (Москва, 1999); на *международных симпозиумах, конференциях и совещаниях*: «Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология» (Москва, 1997); «Биология культивируемых клеток растений и биотехнология» (Алма-Ата, 1993); «Forest, environment and new technology in Northern Europe» (Petrozavodsk – Joensuu, 1993); «Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг» (Кострома, 1996); «М.В. Ломоносов и национальное наследие России» (Архангельск, 1996); по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 1997, 2002); «Karelia and Norway: the main trends and

prospects of scientific cooperation» (Petrozavodsk, 1997); «Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, nature conservation)» (Petrozavodsk, 1997); «Masurbjörk. Odling, produktion och virkesan-vändning» (Tranås, Sweden, 1998); «Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии» (Белая Церковь, Украина, 1999); «Проблемы дендрологии на рубеже XXI в.» (Москва, 1999); «Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the soil cover in Eastern Fennoscandia» (Petrozavodsk, 1999); «Интеграция фундаментальной науки и высшего образования по проблемам ускоренного воспроизводства, использования и модификации древесины» (Воронеж, 2000); «Строение, свойства и качество древесины – 2000» (Петрозаводск, 2000); «Biodiversity and conservation of Boreal Nature» (Kuhmo, Finland, 2000); «Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера» (Апатиты, 2001); «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке» (Сыктывкар, 2001); «Биологические ресурсы и устойчивое развитие» (Пушино, 2001); «Биоразнообразии Европейского Севера» (Петрозаводск, 2001); «Человек и окружающая среда Баренц-региона в начале 21 века» (Петрозаводск, 2001); «Computer data analysis and modeling. Robustness and Computer Intensive Methods» (Minsk, Belarussia, 2000); «32nd International Symposium on Essential Oils» (Wroclaw, Poland, 2001); «Tree Biotechnology: the next Millennium» (Washington, USA, 2001); *на научных семинарах*: «Системный анализ в исследованиях природы и общества» (Петрозаводск, 2000); Departure of Silviculture Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå (Умео, Швеция, 1996); Lövträinstitutet Ydre och Institutionen för skogsskötsel, SLU, Tranås (Транас, Швеция, 1998); Punkaharju Research Station Finnish Forest Research Institute (Пункахарью, Финляндия, 1993, 1998); Departure of Plant Physiology, the University of Helsinki (Хельсинки, Финляндия, 1999) и др.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано более 90 научных работ, в том числе около 40 статей в отечественной и зарубежной печати, 1 монография (в соавторстве), 4 авторских свидетельства на изобретения и 1 патент.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 464 наименования (из них 165 на иностранных языках). Работа изложена на 366 страницах, содержит 82 таблицы и 122 рисунка.

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования. Приводится краткая характеристика и основные особенности природно-климатических условий восточной части

Фенноскандии (Карело-Мурманский регион), которые определяются, с одной стороны, теплым течением Гольфстрим, а с другой – холодными воздушными массами Арктики (Романов, 1956; Елина, 2000).

Объекты исследований. В качестве объектов исследований использовали наиболее распространенные виды и разновидности березы, произрастающие в Восточной Фенноскандии: березу повислую *Betula pendula* Roth, березу пушистую *B. pubescens* Ehrh., березу субарктическую *B. pubescens* Ehrh., subsp. *subarctica* (Orl) (= *B. subarctica* Orlova), березу извилистую *B. pubescens* Ehrh., subsp. *tortuosa* (Ledeb) Nym. (= *B. czerepanovii* Orlova), березу карликовую *B. nana* L. Особое внимание уделяли редким и исчезающим разновидностям: карельской березе *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merckl.), ледяной березе *ice birch* и далекарлийской березе *B. pendula* Roth var. *dalecarlica* Schneid (L. f.) Изучение видов и разновидностей березы накладывает особые требования к выбору объектов, так как, отличаясь полиморфизмом, она всегда была одним из «трудных» растений для таксономической обработки. Учитывая это, а также результаты предшествующих исследований по карельской березе, мы исследовали природные популяции и искусственно созданные в результате внутри-, межвидовой гибридизации и вегетативного размножения березы (в основном путем прививки и культуры *in vitro*). Гибридное потомство (сибсы) получено при контролируемом опылении, осуществленном в 1964 и 1969 гг. в природных популяциях березы повислой и березы пушистой с участием карельской березы сотрудниками лаборатории цитологии, генетики и селекции древесных растений Института леса Карельского филиала АН СССР под руководством к.с.-х.н. В.И. Ермакова по следующим вариантам: перекрестное *внутривидовое* опыление карельской березы с карельской березой; березы повислой с березой повислой или карельской; березы пушистой с березой пушистой; *межвидовое* скрещивание березы повислой или карельской с березой пушистой и березы пушистой с карельской березой или повислой; самоопыление и без опыления. Полусибсовое потомство выращено из семян от свободного опыления. Часть полученных гибридов первого поколения (F₁) произрастает на участках испытания гибридных семей на территории Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН (вблизи г. Петрозаводска).

Вегетативное потомство карельской березы, растущее на экспериментальных участках испытания клонов (там же, вблизи г. Петрозаводска), получено путем прививки, начиная с 1967 г. и по настоящее время. Для прививки использовали такие способы, как: за кору, в боковой разрез и аблактировка *вегетирующим* привоем. Каждый клон представлен

5–12 растениями с характерными признаками карельской березы разного происхождения.

Эксперименты по внутри- и межвидовым пересадкам коры карельской березы осуществлены на 250 деревьях-реципиентах.

Опыты по контролируемому опылению осуществляли по традиционной методике. Часть гибридных семян служила эксплантом при введении в культуру тканей. Работы по клональному микроразмножению березы ведутся с 1991 г.

Для получения многомерных статистических моделей использовали sibсовое потомство карельской березы (скрещивание 1964 г., 349 деревьев, 24 гибридные семьи).

Сбор данных для выявления индивидуальной изменчивости берез по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках проводили с 25 особей в популяции березы пушистой и 20 особей в популяции березы повислой, произрастающих в средней подзоне тайги (Карелия, 60 км к северо-востоку от г. Петрозаводска). Для изучения сезонной динамики липидов отбирали средние пробы с трех деревьев, растущих в природной популяции березы повислой и березы пушистой, а также в искусственной популяции карельской березы (заложенной Н.О. Соколовым в 1934 г.), расположенных в 30 км к северо-востоку от г. Петрозаводска. В 1994–2001 гг. исследования повторили и расширили, дополнив гибридами и клонами. Образцы анализировали в течение двух лет в период весеннего пробуждения почек (весна), активной вегетации (лето), подготовки к зиме (осень) и покоя (зима). Для исследований использовали покоящиеся и распускающиеся почки, листья, семена. Образцы ствольной части березы разделяли на бересту, луб, древесину.

В Мурманской области сбор материала осуществляли в северной подзоне тайги (Кольский полуостров, вблизи ж.д. станции Хибинь) в популяции совместно произрастающих березы субарктической и березы повислой, а также в горных районах в популяциях березы извилистой, с разных террас западного склона горы Вудъявчорр, расположенных на территории Полярно-Альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН.

Частично экспериментальный материал собран в Финляндии (лесная опытная станция Пункахарью Института леса Финляндии, ботанический сад Хельсинкского университета) и Швеции (центральная часть страны – от г. Стокгольма до г. Умео), а также в Белоруссии.

Методы исследований. Изучение роста и развития генеративного и вегетативного потомства березы. В течение многих лет за ростом и развитием гибридов и привитых растений велись наблюдения: периодически

измеряли их высоту, диаметр ствола, отмечали фенотипическое проявление узорчатой текстуры древесины и т. д.

Для изучения возрастных изменений в развитии морфо-физиологических признаков у побегов в потомстве березы с одних и тех же растений (участок испытания гибридных семей 1969 г. скрещивания) с разницей в девять лет проведены индивидуальные гербарные сборы: в 1987 (363 листа) и 1996 гг. (332). Гибридологический анализ выполнили с помощью метода гибридных индексов (Natho, 1959; Ермаков, 1975, 1986), полученных при изучении побегов по 16 морфо-физиологическим признакам.

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

Физиолого-биохимические исследования.

Фракционный состав липидов изучали с использованием колоночной (Pascual, Wiley, 1974; Кейтс, 1975) и тонкослойной (Сухарева-Немакова и др., 1973; Родионов, Холощова, 1974) хроматографии.

Анализ содержания липидов и их жирнокислотного состава. Экстракцию липидов проводили смесью хлороформа и метанола (в соотношении 2:1 по объему) по методу Фолча с соавт. (Folch et al., 1957). Жирные кислоты исследовали в виде их метиловых эфиров, которые получали переэтерификацией липидов метанолом в присутствии ацетилхлорида и разделяли на газо-жидкостном хроматографе «Chrom-5» (Чехословакия) с ионизационно-пламенным детектором. Стеклянную колонку длиной 2,5 м и диаметром 3 мм заполняли хроматоном N-Super (размер частиц 0,125–0,160 мм), пропитанным 15%-ным реоплексом 400. Температура колонки 196°C. Скорость потока газа носителя (азота) – 60 мл/мин., водорода и воздуха – 30 и 450 мл/мин. Идентификацию жирных кислот осуществляли путем сравнения с метчиками, а также сопоставлением эквивалентной длины цепи (EDL) с табличными данными (Jamieson, 1975). Концентрацию индивидуальных жирных кислот рассчитывали по произведениям высоты пиков на время удерживания (Столяров и др., 1978). Анализы проводили не менее чем в трех повторностях. Все кислоты распределяли по группам в зависимости от степени ненасыщенности: моноеновые (М) – в углеродной цепочке имеется одна двойная связь; диеновые (Д) – две двойные связи; триеновые (Тр.) – три двойные связи; тетраеновые (Тетр.) – четыре двойные связи и насыщенные (Н) – двойные связи в углеродной цепочке отсутствуют. Индекс двойной связи (ИДС) рассчитывали по методу Лайонса с соавт. (Lyons et al., 1964):

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

Коэффициент ненасыщенности жирных кислот определяли по формуле:

$$K = \frac{\sum \text{ненасыщенных кислот}}{\sum \text{насыщенных кислот}}, \text{ где } \Sigma - \text{сумма кислот.}$$

В состав суммы короткоцепочковых жирных кислот включали кислоты с числом углеродных атомов менее 16. Для оценки амплитуды изменчивости содержания липидов использовали коэффициент вариации и шкалу уровней изменчивости, предложенную С.А. Мамаевым (1973).

Изучение эфирных масел. Сбор образцов осуществляли в период с ноября 1997 по февраль 2002 г. Извлечение эфирных масел проводили методом гидродистилляции в аппарате Клевенджера. Объем масла определяли волюмометрически, качественный состав – методом газожидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией.

Изоферментный анализ почек проводили в течение 1993–1997 гг. в периоды глубокого и вынужденного покоя. Ферменты экстрагировали из свежего растительного материала трис-глициновым буфером (рН 8,3), содержащем 0,1% ЭДТА, 1% тритона X-100 (Ларионова, 1979). Разделение ферментов осуществляли методом вертикального диск-электрофореза в полиакриламидном геле (Сафонов, Сафонова, 1969; Маурер, 1971) при концентрации разделяющего геля 7%, силе тока 5 мА на 1 трубку. Окраску гелей с ферментативной активностью проводили по В.И. Сафонову и М.П. Сафоновой (1971). В качестве субстрата для пероксидазы использовали бензидин. Состав изоферментов характеризовали по относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), по величине которой выделены три зоны подвижности изоферментов: медленная (ОЭП до 0,33), средняя (от 0,34 до 0,66) и быстрая (от 0,67 до 1,0).

Анализ аминокислот. Образцы березы фиксировали серным эфиром, высушивали, измельчали. Извлечение свободных аминокислот из растительного материала проводили по методу В.П. Плешкова и М.Н. Кондратьева (1971). Аминокислоты разделяли на автоматическом аминокислотном анализаторе «ААА-339» (Чехословакия).

Клональное микроразмножение. Исходным материалом (эксплантом) для введения в культуру *in vitro* служили вегетативные почки, побеги, ткани листа, проростки гибридных семян от контролируемого скрещивания. Повторность опытов от 5 до 40-кратной. В качестве питательной среды использовали минеральную основу MS (Murashige, Skoog, 1962) и WPM (Lloyd, McCown, 1980). Дополнительно вносили органические добавки, витамины, гормоны, сахарозу, агар. После стерильного введения

экспланта в среду (в ламинар-боксе) пробирки размещали на светоплощадке. Фотопериод составлял 8 часов, температура воздуха – +20–22°. В ходе экспериментов проводили наблюдения за качественными и количественными изменениями в развитии эксплантов, ведущими к формированию растительного организма, затем отмечали высоту и число дифференцирующихся стеблевых побегов, число и длину корней. После высадки в грунт у растений учитывали высоту, состояние, приживаемость и сохранность. В целом в культуру введено более 14 тыс. эксплантов, размножаемый материал пассирован в более чем 5 тыс. пробирок.

Многомерный анализ. Для вывещения закономерностей фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве карельской березы в течение более чем 30 лет привлекли методы математической классификации: кластерный, дискриминантный, факторный и регрессионный анализы (Афифи, Эйзен, 1982; Ким и др., 1989; Харин, 1992). В пределах каждой семьи растения описывались двумя категоризованными переменными – формой роста и типом поверхности ствола. По форме роста исследовались три группы деревьев: высоко-, короткоствольная и кустообразная. По характеру поверхности ствола в каждой группе анализировались шесть типов: из них четыре с узорчатой текстурой древесины – шаровидноутолщенные, мелкобугорчатые, бугорчатые, ребристые и два безузорчатые: с обычной текстурой древесины – без признаков узорчатости и со слабым проявлением признаков узорчатости.

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

ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ПОБЕГОВ В ГЕНЕРАТИВНОМ И ВЕГЕТАТИВНОМ ПОТОМСТВЕ БЕРЕЗЫ

Изучение варибельности морфо-физиологических признаков у побегов в гибридном потомстве березы первого поколения показало, что они не являются инвариантными, а варьируют в довольно широких пределах, зависящих от природно-климатических условий и видовой принадлежности растений. Из множества признаков нами исследованы наиболее характерные для березы повислой *Betula pendula* Roth и березы пушистой *B. pubescens* Ehrh., которые принято считать видовыми или таксономическими (Natho, 1959; Ермаков, 1975, 1986).

Нами обнаружено, что гибридное потомство, полученное в результате внутри- и межвидового скрещивания, независимо от года исследования, по величине гибридного индекса (рис. 1) оказалось сосредоточенным в интервале значений от 13 до 59. Существенно, что ни в одной

гибридной семье, произрастающей в условиях Карелии, не было обнаружено растений, которые по всем 16 признакам имели бы показатель 0 (типичный для березы пушистой) или 64 (типичный для березы повислой). Изученные растения отличаются полиморфизмом, и кривая их распределения имеет две вершины: одна из них в большей степени соответствует березе пушистой (с величиной гибридного индекса от 23 до 31), другая – березе повислой (51–54).

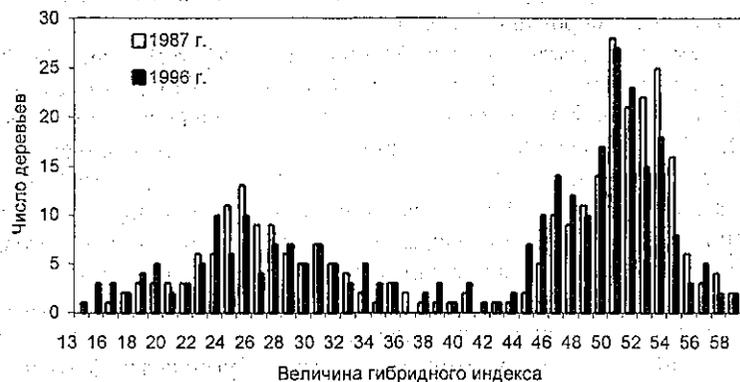


Рис. 1. Диаграмма распределения гибридных растений березы по величине гибридного индекса

Экспериментальное осуществление возможных в природе вариантов внутри- и межвидового скрещивания березы показало, что в условиях Восточной Фенноскандии наблюдается гибридизация ее основных видов. Среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствуют видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой. Наблюдаемая амплитуда изменчивости свидетельствует о наличии гибридных растений (около 30%), у которых фенотипически проявляются признаки обоих видов. Отмечено, что направленность этих изменений в значительной степени зависит от варианта скрещивания.

Возрастные изменения морфо-физиологических признаков у побегов в генеративном потомстве березы, полученном при внутривидовых скрещиваниях. Сравнительный анализ диаграмм, отражающих хронографическую изменчивость гибридных растений по значениям их гибридных индексов в вариантах скрещивания карельской березы с карельской березой (рис. 2, А), карельской березы с березой повислой (рис. 2, Б) и карельской березы от свободного опыления (рис. 2, В), а также березы

пушистой с березой пушистой (рис. 3, А), свидетельствует о развитии у побегов морфо-физиологических признаков, характерных для березы повислой или березы пушистой и незначительных их изменениях в онтогенезе.

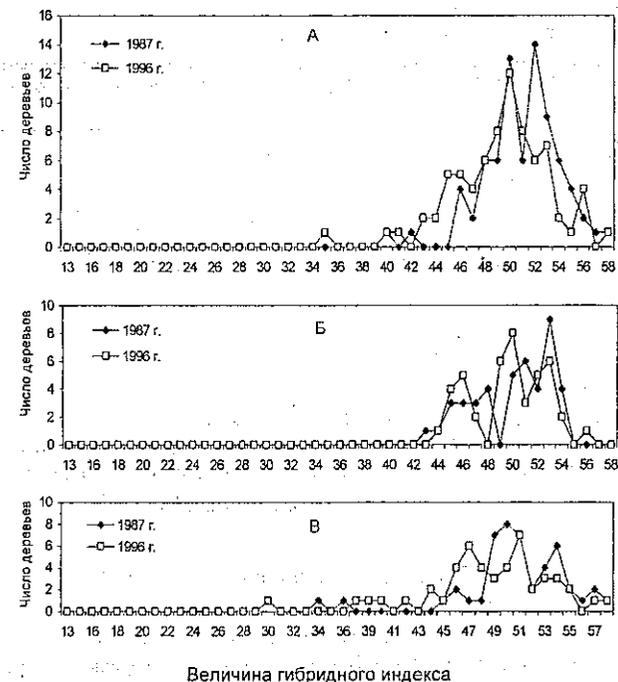


Рис. 2. Распределение потомства по величине гибридного индекса:

А – карельская береза x карельская береза; Б – карельская береза x береза повислая; В – карельская береза, свободное опыление

Особенности проявления морфо-физиологических признаков у побегов в генеративном потомстве березы, полученном от межвидового скрещивания. Наши многолетние исследования показали возможность межвидового скрещивания березы повислой (или карельской березы) с березой пушистой и, наоборот, березы пушистой с березой повислой (или карельской). При этом потомство, полученное при скрещивании карельской березы с березой пушистой (рис. 3, Б), отличается значительным разбросом по шкале гибридных индексов: от 26 до 54 (рис. 3, Б).

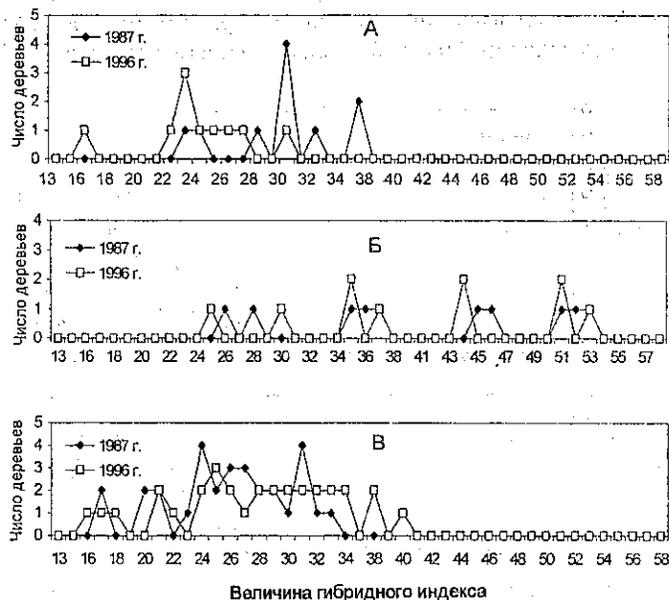


Рис. 3. Распределение гибридных растений по величине гибридного индекса:

А – береза пушистая x береза пушистая; Б – карельская береза x береза пушистая; В – береза пушистая x карельская береза

Более половины изученных гибридов находятся вправо от «среднего» значения (35) в направлении проявления признаков, характерных для березы повислой. Следует заметить, что оценочные показатели морфо-физиологических признаков побегов у потомков, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой (рис. 3, Б), оказались более переменными, чем при скрещивании карельской березы с карельской березой (рис. 2, А) или карельской березы с березой повислой (рис. 2, Б). Большое влияние на изменение признаков оказали отцовские деревья березы пушистой: у гибридов усилилась опушенность стеблей молодых побегов, черешков и в углах жилок листовых пластинок. Более резкой стала контрастность жилка: на нижней стороне листовых пластинок, изменились текстура и форма листовых пластинок. Однако оценочные показатели морфо-физиологических признаков у гибридов, полученных от скрещивания карельской березы с березой пушистой (рис. 3, Б), оказались

по большинству признаков выше, чем при скрещивании внутри березы пушистой (рис. 3, А).

Иные закономерности обнаружены нами, когда в качестве материнских использовались деревья березы пушистой (рис. 3, В). Величина гибридных индексов у гибридов, полученных от их скрещивания с карельской березой (или березой повислой), находится в интервале значений от 16 до 41 (рис. 3, В). В этом отношении они немногим отличаются от гибридов, полученных от скрещивания березы пушистой с березой пушистой (рис. 3, А), у которых амплитуда величины гибридных индексов колеблется от 16 до 38.

В ходе изучения изменчивости потомков по величине гибридного индекса (в возрасте 17 и 26 лет) установлено, что в процессе их роста и развития могут проявляться ранее незаметные морфо-физиологические признаки, что свидетельствует об их возрастной изменчивости. В результате исследований установлен факт повышенного содержания липидов в почках берез Севера. Этот признак оказался достаточно стабильным, и в этом направлении были проведены специальные исследования.

Особенности проявления морфо-физиологических признаков побегов в вегетативном потомстве карельской березы. Гибринологический анализ 22-летнего потомства показал, что величина гибридного индекса изученных клонов варьирует в пределах от 43 до 56. Карельская береза по большинству морфо-физиологических признаков у побегов соответствует березе повислой. Распределение растений карельской березы разного происхождения по значению их гибридных индексов показало, что признаки березы повислой более отчетливо проявляются у клонов, произрастающих в более южных районах, в то время как с продвижением на Север некоторые морфо-физиологические признаки у побегов проявляют сходство с березой пушистой, которая в процессе эволюции выработала достаточно надежные способы защиты генеративных и вегетативных органов от заморозков, иссушения и др. в виде опушенности на побегах, листовых пластинках, почечных чешуях, накопления липидов в почках и т. п.

РОСТ И РАЗВИТИЕ СЕМЕННОГО И ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Особенности ростовых процессов семенного потомства карельской березы и проявление у него признаков узорчатости древесины. Многолетние данные по изучению интенсивности роста семенного потомства березы показали, что в среднем у растений наибольшие значения по высоте наблюдаются в вариантах, где одним из родителей была береза

от свободного опыления (до 13,8 м). Это можно объяснить тем, что в этих вариантах скрещивания присутствуют деревья без признаков узорчатости в древесине, обладающие интенсивным ростом в высоту (от 16 до 22 м). Наибольшие значения прироста растений по диаметру отмечены по мере проявления признаков узорчатой текстуры древесины в семьях с участием карельской березы. Установлено, что индивидуальная изменчивость изученных растений по высоте в пределах гибридной семьи достаточно велика, что обусловлено влиянием генотипа родительских деревьев и, вероятно, особенностями метаболизма, а не экологическими факторами, поскольку гибриды произрастают в одинаковых условиях.

Наблюдения показали, что формирование узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве от скрещивания внутри карельской березы наиболее активно происходит на десятый год развития растений и сопровождается фенотипическим изменением характера поверхности ствола. Однако в благоприятных условиях, согласно нашим и литературным данным, первые признаки «карелистости» становятся заметными с трех лет. Не следует отрицать мнения исследователей, которые считают, что карельская береза с первых двух лет различается развитием побегов (Saarnijoki, 1944; Любавская, 1975; Барсукова, 1990) или изменением в строении древесины (Сакс, Бандер, 1970; Косиченко, Щетинкин, 1982). Не исключено, что уже в раннем возрасте анатомические признаки отражают процессы формирования аномальной текстуры древесины.

Динамика проявления узорчатой текстуры древесины в онтогенезе карельской березы. Для изучения характера изменения фенотипического проявления узорчатой текстуры древесины у гибридных потомков карельской березы мы привлекли многомерный анализ. Это позволило выявить для различных форм роста карельской березы доминирующие типы поверхности ствола и закономерности их изменения в онтогенезе растений на протяжении более чем 30 лет.

С помощью кластерного анализа установлено, что при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста карельской березы (табл. 1) преобладает проявление шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого типов поверхности ствола, а у кустообразных — шаровидноутолщенного как в отдельные десятилетия, так и в течение всего периода изучения потомства. Использование факторного анализа (табл. 2, 3) позволило выявить некоторые закономерности динамики проявления характера поверхности ствола в гибридном потомстве карельской березы и сформулировать гипотезу о том, что текстурный фенотип ее ствола формируется не всегда завершенным и может трансформироваться в онтогенезе, причем характер этих изменений зависит от формы роста растений. Так, у части

Таблица 1

Результаты кластеризации гибридных семей карельской березы по типу поверхности ствола для различных форм роста

Год	I кластер	II кластер	III кластер
	Доминирующий тип поверхности ствола		
	<i>Высокоствольная форма роста</i>		
1975	б/пр., м/буг., ш/ут.	б/пр., м/буг., сл. пр.	0
1986	м/буг., б/пр., буг.	м/буг., ш/ут., б/пр.	0
1999	буг., ш/ут., ребр.	буг., ш/ут., ребр.	0
	<i>Короткоствольная форма роста</i>		
1975	сл. пр., ребр., б/пр.	б/пр., сл. пр., ребр.	м/буг., ш/ут., буг.
1986	ш/ут., м/буг., ребр.	м/буг. буг., ш/ут.	ш/ут., буг., ребр.
1999	ребр., сл. пр., м/буг.	ребр., ш/ут.	0
	<i>Кустообразная форма роста</i>		
1975	0	ш/ут., б/пр.	м/буг., буг., ш/ут.
1986	0	ш/ут., м/буг.	0
1999	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.

Таблица 2

Факторные нагрузки для короткоствольной и кустообразной форм роста карельской березы

Тип поверхности ствола	Форма роста							
	короткоствольная					кустообразная		
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₁	F ₂	F ₃
	1975 г.							
Шаровидноутолщенный	-0,08	0,73	-0,39	-0,13	-0,21	0,29	0,78	-0,04
Мелкобугорчатый	-0,26	-0,45	-0,09	0,70	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,35	-0,22	0,35	-0,68	-0,42	-0,18	-0,54	-0,37
Ребристый	-0,16	0,13	-0,15	-0,44	0,77	0	-0	0
Без признаков	0,06	-0,06	0,73	0,41	-0,08	0	-0	0
Со слабыми признаками	0,05	-0,22	-0,01	0,28	0,81	0	-0	0
	1986 г.							
Шаровидноутолщенный	0,03	0,93	-0,03	-0,06	0,01	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,85	-0,33	-0,01	0,21	0,03	-0,21	0,32	0,81
Бугорчатый	0,87	-0,34	-0,04	-0,18	-0,04	-0,24	0,71	-0,55
Без признаков	-0,18	0,04	0,83	0,05	-0,07	0	-0	0
	1999 г.							
Шаровидноутолщенный	0,08	0,87	0,20	-0,09	0,02	0,98	0,13	-0,01
Мелкобугорчатый	-0,88	-0,34	0,01	0,11	0,02	0	-0	0
Бугорчатый	0,93	-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	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆
1975 г.						
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
1986 г.						
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
1999 г.						
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

гибридов карельской березы независимо от формы роста в течение всех лет изучения проявляется шаровидноутолщенный тип поверхности ствола (табл. 4). У большинства высоко- и короткоствольных форм устойчиво развивается мелкобугорчатый тип поверхности. Обычный гладкий без признаков узорчатости тип поверхности ствола в течение всех изученных десятилетий наблюдается у высокоствольных форм роста растений, у короткоствольных — он заметен только в первые два десятилетия. Ребристый тип поверхности ствола устойчиво развивается у высокоствольных растений, у короткоствольных после 10 лет развития он сменяется узорчатыми типами. Не вызывает сомнения отсутствие стабильности в проявлении слабых признаков узорчатости: со временем они или исчезают или усиливаются. Если признаки узорчатости исчезают, то независимо от формы роста продолжает развиваться тип без признаков узорчатости. В случае если со временем признаки узорчатости усиливаются, то, согласно полученным данным, характер их фенотипического проявления различается у высоко- и короткоствольных форм роста (табл. 4). Замечена также

Таблица 4

Проявление характера поверхности ствола у различных форм роста карельской березы в онтогенезе

Тип поверхности ствола	Форма роста								
	высокоствольная			короткоствольная			кустообразная		
	1975 г.	1986 г.	1999 г.	1975 г.	1986 г.	1999 г.	1975 г.	1986 г.	1999 г.
Шаровидноутолщенный	+	+	+	+	++	++	+	++	++
Мелкобугорчатый	++	++	+	+	++	++	-	+	-
Бугорчатый	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Ребристый	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Без признаков узорчатости	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Со слабыми признаками	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. Развитие определенного типа поверхности ствола: + стабильное, ++ стабильное и доминирующее, - отсутствие развития.

несовместимость формирования в отдельные десятилетия шаровидноутолщенного и мелкобугорчатого, мелкобугорчатого и бугорчатого типов поверхности ствола и наличие их смены друг на друга по десятилетиям. Указанные закономерности подтверждают нашу гипотезу о трансформации характера поверхности ствола в онтогенезе растений.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЛИПИДОВ В ПОЧКАХ, ИХ СОДЕРЖАНИЕ И ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ В РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНАХ И ТКАНЯХ БЕРЕЗЫ

Морфо-физиологическая характеристика почек березы и локализация в них липидов. Анализ морфо-физиологических особенностей побегов у березы обратил наше внимание на факт очень высокого содержания липидов в почках, которые заполняют свободные пространства между ее зачаточными органами (рис. 4). В отличие от березы повислой,

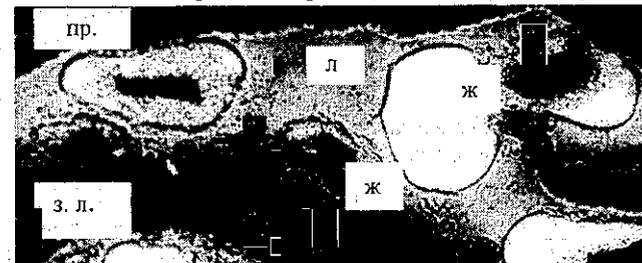


Рис. 4. Локализация липидов в почке березы пушистой. Фрагмент поперечного среза:

пр. — прилистник, з. л. — зачаточный лист, л. — липиды, ж. — железки

в почках березы пушистой липиды локализованы не только внутри почки, но и покрывают ее снаружи. По всей видимости, липиды в почках выделяются многоклеточными железками, которые располагаются у основания чешуй и прилистников, а также густо покрывают зачаточные листочки. Окружая зачаточные органы почки, липиды тем самым способствуют выживанию меристематических тканей в зимних условиях и обеспечивают успешное начало вегетации в следующем году. Биохимические исследования показали, что в почках березы пушистой содержится до 55% липидов, а у березы повислой – до 35%.

Физиологические аспекты изменчивости различных видов березы по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках. Для того чтобы количественно оценить видовые различия березы пушистой и березы повислой по содержанию липидов в почках и их жирнокислотному составу, представлялось целесообразным исследовать проявление внутривидовой изменчивости березы по этим показателям на трех уровнях: в метамерах кроны одного дерева, а также отдельных особей основных видов березы в годичном цикле их развития (в пределах организма); изменчивость особей внутри популяции (в пределах насаждения); сравнение одновозрастных популяций березы в пределах района исследований, а также расположенных на разной географической широте: в южной части Карелии (67°31' с. ш., 33°45' в. д.) и на Кольском полуострове (61°45' с. ш., 34°19' в. д.) (между насаждениями).

Исследования показали, что содержание липидов в почках обоих видов березы в пределах дерева (табл. 5) изменяется незначительно.

Внутрипопуляционная изменчивость по этому признаку в целом характеризуется также довольно низким уровнем (табл. 6). Вместе с тем следует заметить, что коэффициент вариации в популяциях обоих видов заметным образом изменяется в зависимости от фазы развития почек. Несмотря на одинаковый уровень индивидуальной изменчивости, у обоих видов встречаются особи как с более высоким, так и более низким содержанием липидов. Особенно часто такие отклонения от средних вели-

Изменение содержания липидов в пределах кроны одного дерева (в % от абс. сух. в-ва)

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

Таблица 5

Таблица 6
Внутрипопуляционная изменчивость березы пушистой и березы повислой по содержанию липидов в почках

Месяц	Число модельных деревьев	Размах изменчивости (в % от абс. сух. в-ва)	С, %	σ	M _{cp} ± m
Береза пушистая					
Июль	24	20,1–43,0	15,2	4,6	30,2 ± 0,9
Август	25	35,2–48,2	12,6	5,3	42,2 ± 1,1
Декабрь	10	43,8–49,5	4,9	2,3	46,1 ± 0,8
Береза повислая					
Август	20	35,9–48,7	8,2	3,5	42,0 ± 0,8
Декабрь	10	32,3–39,7	6,8	2,4	36,0 ± 0,7

чин встречаются у березы пушистой, которая обладает более широкой амплитудой изменчивости по данному признаку. Это обстоятельство очень важно для селекционной работы и свидетельствует о полиморфизме растений в пределах вида.

Изучение сезонной динамики показало, что максимальное количество липидов в почках наблюдается в зимний период, причем у березы пушистой их содержится на 10–15% (от абс. сух. в-ва) больше, чем у березы повислой. При продвижении с юга на север и подъеме высоты места произрастания растений над уровнем моря количество липидов в почках березы также возрастает. Особенности березы пушистой, связанные с более высоким содержанием липидов в почках по сравнению с березой повислой, выявленные в Карелии, подтвердились и при изучении популяций берез, произрастающих на Кольском полуострове, что свидетельствует об адаптивном характере изменения липидов в почках березы в условиях Севера.

В липидах почек изученных видов березы наблюдается высокое содержание ненасыщенных жирных кислот (табл. 7, 8).

Таблица 7
Географическая изменчивость березы по содержанию ненасыщенных жирных кислот в почках (в % от абс. сух. в-ва)

Месяц	Карелия	Кольский полуостров
Береза повислая		
Октябрь	82,8 ± 0,1	86,5 ± 0,7
Январь	82,7 ± 0,8	90,5 ± 0,4
Май	77,8 ± 0,3	78,1 ± 1,0
Береза пушистая		
Декабрь	52,9 ± 0,3	54,2 ± 0,1
Февраль	57,7 ± 0,2	60,3 ± 0,4
Апрель	48,4 ± 0,2	52,3 ± 0,3

Таблица 8

Содержание ненасыщенных жирных кислот в зависимости от высоты места произрастания березы

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

Величина коэффициента ненасыщенности липидов почек березы в пределах каждого вида также увеличивается с наступлением холодов (рис. 5), продвижением на Север и повышением высоты места их произрастания над уровнем моря. Подобная закономерность сохраняется в течение осенне-зимне-весеннего периода и не является случайной, так как степень ненасыщенности жирных кислот определяется их физическое состояние: чем больше степень ненасыщенности, тем выше молекулярная подвижность кислоты и ниже температура плавления, которая, в свою очередь, способствует сохранению жидкой консистенции липидов в условиях холодного периода.

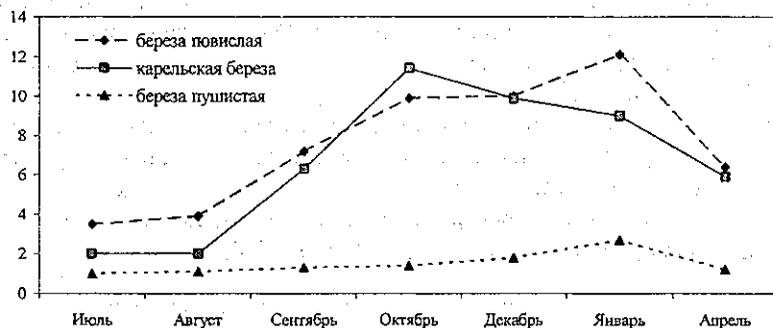


Рис. 5. Сезонная динамика величины коэффициента ненасыщенности липидов, содержащихся в почках березы

На основании полученных результатов нами сделано заключение о видовых различиях березы по жирнокислотному составу липидов: в почках березы повислой (и ее разновидностей) доминируют линолевая и линоленовая (C_{18}) жирные кислоты (рис. 6, А, Б), а в почках березы пушистой (и ее разновидностей) в значительных количествах содержатся короткоцепочковые ($C_{<16}$) жирные кислоты (рис. 6, В) независимо от фазы

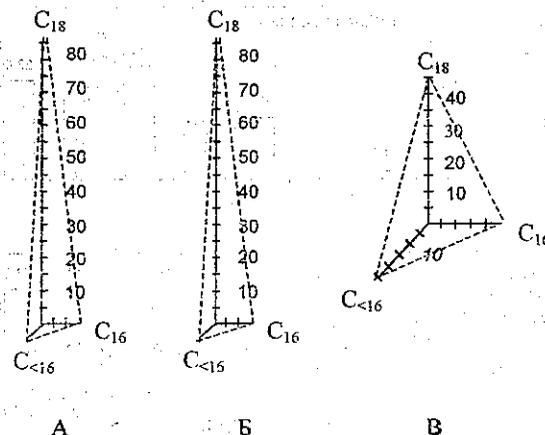


Рис. 6. Соотношение жирных кислот типа $C_{<16}$, C_{16} и C_{18} в липидах почек березы:

А — береза повислая, Б — карельская береза, В — береза пушистая

их развития и места произрастания растений. Это позволило выдвинуть гипотезу о различных путях адаптации исследованных видов к условиям Севера на биохимическом уровне: у березы с более южным ареалом (повислая и карельская) фазовое состояние липидов, существенное для защиты почечных меристем, регулируется только с помощью синтеза полиненасыщенных жирных кислот, тогда как у березы пушистой и ее разновидностей существует, помимо этого, и другой путь — за счет образования кислот с короткой углеродной цепью. Наличие короткоцепочковых жирных кислот, по-видимому, имеет специфическое адаптивное значение, свойственное запасным липидам, локализованным в пространстве между зачаточными органами почек северных берез и выработанное в процессе эволюции. В последние годы появились публикации (Somerville, Browse, 1991), объясняющие механизм, при котором типичные короткоцепочковые жирные кислоты, аккумулированные в триацилглицеридах, не входят в состав мембран: их синтез пространственно отделен от синтеза фосфолипидов.

Жирнокислотный состав липидов в различных органах и тканях ствола березы. В данном разделе приводятся выявленные нами особенности жирнокислотного состава липидов (рис. 7), характерные для отдельных органов и тканей разных видов и разновидностей березы: в суммарном липидном экстракте, полученном из листьев разных видов

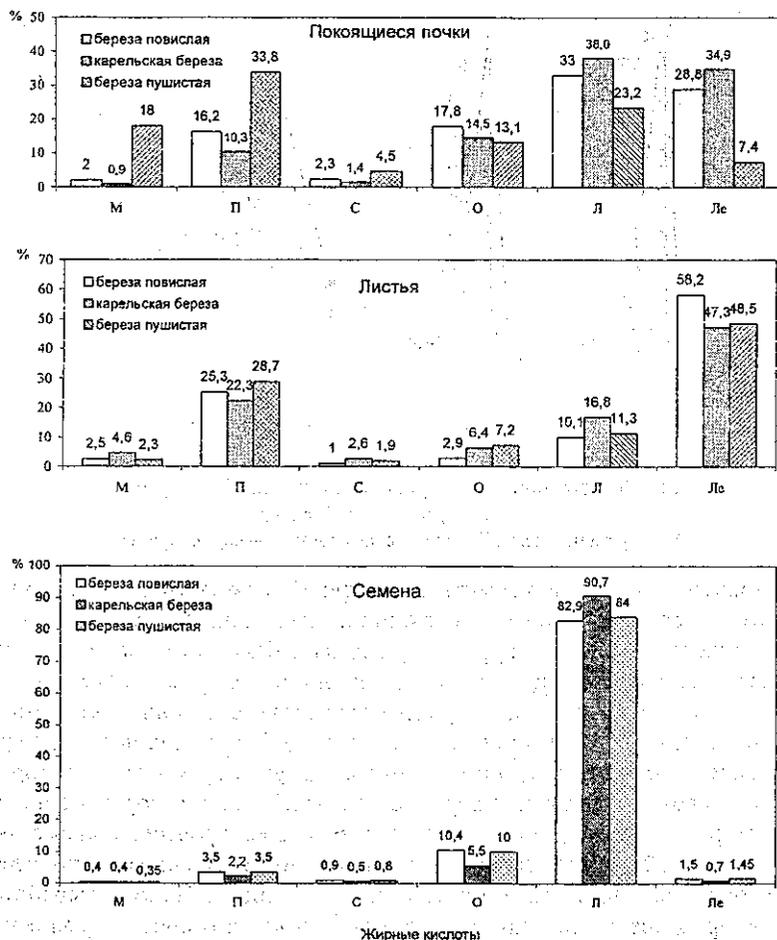


Рис. 7. Содержание основных жирных кислот в покоящихся почках, листьях и семенах различных берез

березы, содержится до 54% линоленовой кислоты, тогда как в семенах – до 90% линолевой кислоты.

В почках всех изученных берез преобладают диеновые (Д) и триеновые (Тр.) кислоты, в листьях – триеновые (рис. 7). В процессе формирования

побегов из почек возрастает доля триеновых кислот. Береста независимо от вида березы характеризуется наибольшим содержанием липидов (до 80%), которые по сравнению с другими частями ствола (рис. 8) в зимний период имеют повышенное количество короткоцепочковых жирных кислот, а в период активного роста – кислот с 16 атомами углерода (C_{16}). В

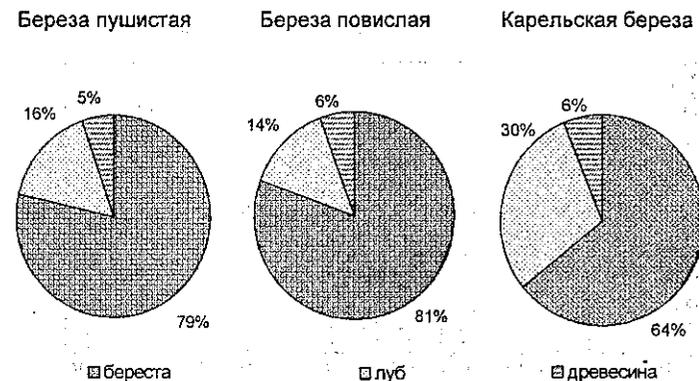


Рис. 8. Содержание липидов в стволе березы

луге липидов от 14 до 30% от общего содержания их в стволе, и они отличаются высокой концентрацией ненасыщенных и C_{18} – кислот (в основном за счет $C_{18:2}$ – линолевой и $C_{18:3}$ – линоленовой). Древесине свойственно довольно низкое содержание липидов, включающих преимущественно насыщенные жирные кислоты. Различия, установленные нами по жирнокислотному составу липидов разных частей ствола березы, очевидно, обусловлены функциональной ролью бересты, луба и древесины.

Жирнокислотный состав липидов в почках гибридного потомства березы. Изучение гибридного потомства березы по жирнокислотному составу продемонстрировало, что в составе липидов почек независимо от варианта скрещивания имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий четко определить видовую принадлежность отдельных особей. При этом способность видов к большему или меньшему накоплению отдельных жирных кислот устойчиво сохраняется в потомстве. Так, гибриды от скрещивания карельской березы с березой повислой, а также, варианты их «самоопыления» и свободного опыления наследуют признаки основного вида – березы повислой. В вариантах скрещивания, где в качестве материнского взяты растения березы пушистой, независимо от того, какое растение использовано в качестве отцовского – береза

повислая или карельская береза, по жирнокислотному составу доминируют признаки березы пушистой.

Значительный интерес представляют гибриды от скрещивания карельской березы с березой пушистой, среди которых встречаются растения не только с признаками материнского растения (рис. 9), но и с признаками отца. Последние отличаются также повышенным содержанием

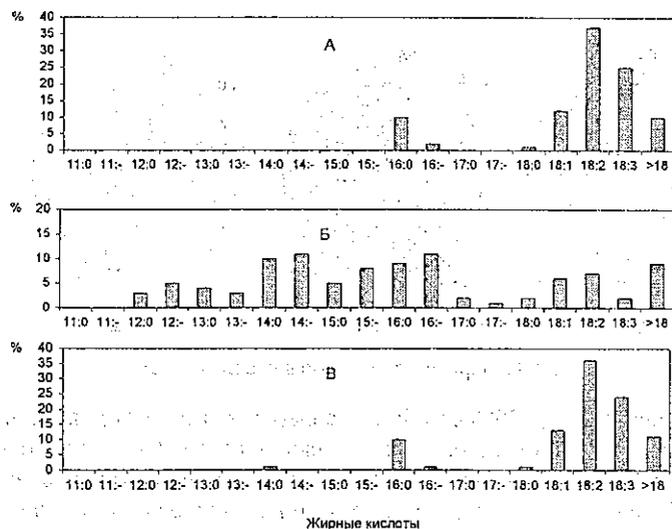


Рис. 9. Характеристика жирнокислотного состава липидов почек ♀ – карельской березы (А), ♂ – березы пушистой (Б) и гибридного растения (В)

суммарных липидов (40–45% от абс. сух. в-ва) и наследуют морфологические признаки березы пушистой (табл. 9); величина гибридного индекса у них ниже (31–41) по сравнению с особями, жирнокислотный состав которых соответствует таковому березы повислой (49–56). Исследования также показали, что при скрещивании карельской березы с березой пушистой в потомстве имеются особи как с узорчатой древесиной, так и без признаков узорчатости (табл. 9). В связи с этим особый интерес представляет гибрид № 729, у которого проявились некоторые морфологические признаки карельской березы, а жирнокислотный состав липидов оказался сходным с березой пушистой. Это свидетельствует о том, что жирнокислотный состав определяется генотипом и не коррелирует с признаком древесины, и, следовательно, его можно использовать в качестве

Таблица 9.

Характеристика гибридов от скрещивания карельской березы с березой пушистой

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

дополнительного критерия при нестабильном проявлении морфологических признаков.

Таким образом, на основании изучения гибридного потомства, полученного от внутри- и(или) межвидового скрещивания березы повислой и березы пушистой, установлено, что жирнокислотный состав липидов в почках «не смещивается», а его наследование у гибридов первого поколения (F₁) происходит в основном по материнской линии с частичным доминированием березы пушистой (отца).

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BETULA*

Одной из особенностей территории Фенноскандии является произрастание здесь редких и исчезающих разновидностей *Betula pendula* Roth: карельской березы *B. pendula* Roth var. *carelica* Merckl, ледяной березы *Eisbirke*, *ice birch*, *ismasurbjork* (Lindquist, 1948; Johnsson, 1974; Mejnartowicz, 1979) и далекарлийской березы *B. pendula* Roth var. *dalecarlica* Shneid (L. f.). Отметим, что научные данные о ледяной березе и далекарлийской березе практически отсутствуют.

Внутривидовое разнообразие карельской березы по высоте и характеру поверхности ствола определило различные подходы к классификации ее форм (Соколов, 1950; Любавская, 1966, 1978; Saarnio, 1976; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989).

Обобщение результатов многолетних исследований и анализ публикаций показали, что в пределах естественного произрастания карельской березы на всем протяжении ее ареала целесообразно выделять три формы

роста (табл. 10): высокоствольную, короткоствольную и кустообразную и три типа поверхности ствола: шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Безузорчатый тип карельской березы встречается, но визуально его практически невозможно отличить от обычной безузорчатой березы.

Таблица 10

Внутривидовое разнообразие карельской березы

Форма роста (Соколов, 1950)	Тип поверхности ствола	
	Русский аналог (Ермаков, 1986; Ветчинникова, 1997)	Финский аналог (Saarnio, 1976)
Кустообразная	Шаровидноутолщенный	К (бутылочная)
Короткоствольная	Мелкобугорчатый	Р (бугорчатая)
Высокоствольная	Ребристый	Ж (продольно-наплывная)
—	—	Р (кольчатая)

Только в Швеции, Финляндии и Карелии встречается ледяная береза, не имеющая даже своего собственного ботанического названия. Финские исследователи (Saarnio, 1976) относят ледяную березу к карельской и выделяют ее как тип К (кольчатая) (табл. 10). Ледяная береза так же, как карельская, имеет выпуклости на поверхности ствола (табл. 11), но, по нашему мнению, деревья с «кольчатым» типом поверхности ствола не относятся к карельской березе, так как отличаются от нее тонкой корой и волнистой текстурой древесины, которая не имеет темно-коричневых вкраплений, типичных для карельской березы. Далекарлийская береза отличается глубокорассеченной листовой пластинкой и является высокодекоративной.

Таблица 11

Характеристика типов поверхности ствола карельской березы

Тип	Наличие		Проявление узурчатости	Толщина коры
	выпуклостей	ямчатости		
К	Есть	Есть	Есть	Толстокорая
Р	Есть	Есть	Равномерное	Толстокорая
Ж	Полосы	Редкое	Слабое	Толстокорая
Р	Есть	Нет	Нет	Тонкокорая

В данном разделе диссертации приводятся результаты сравнительного изучения основных видов и разновидностей березы по ряду физиолого-биохимических показателей.

В частности, в ходе электрофоретического анализа состава изоферментов пероксидазы в почках березы пушистой, березы повислой и их разновидностей выявлены как универсальные изоформы, присущие всем изучаемым объектам, так и специфические, которые имеют наибольшую частоту встречаемости у отдельных из исследуемых видов и разновидностей. Установлено, что в период зимнего покоя у березы пушистой спектр изопероксидаз отличается наибольшим числом изоформ, среди которых постоянными являются семь компонентов, расположенных в основном в зоне средней электрофоретической подвижности. В период глубокого покоя только у данного вида березы была обнаружена изоформа с ОЭП = 0,27–0,28 (рис. 10).



Рис. 10. Электрофореграммы изоферментов пероксидазы почек:

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

Анализ аминокислотного состава показал, что у изученных представителей рода *Betula* запас азота в покоящихся почках в основном находится в виде аргинина. В период распускания почек процент аргинина уменьшается, но возрастает содержание γ -аминомасляной кислоты и пролина. Наблюдается тенденция проявления видовых и внутривидовых различий. Так, у березы пушистой отмечено повышенное содержание аспарагиновой кислоты и пониженное – пролина. Береза повислая характеризуется увеличенным содержанием изолейцина. Далекарлийской березе свойственно накопление цитруллина и орнитина. Пушистая береза и ледяная характеризуются отсутствием цитруллина и метионина. У

карельской березы в отличие от других видов и разновидностей в составе аминокислот обнаружены небольшие количества метилгистидина.

Согласно нашим данным, в почках березы пушистой содержится около 2% эфирных масел, а у березы повислой – только 0,3%. Детальная идентификация компонентов эфирных масел, выделенных нами из почек березы, потребовала проведения специальных методических исследований, результаты которых опубликованы. Данные, полученные при использовании газовой хроматографии и масс-спектрологии, показали наличие в летучей фракции терпеновых гидрокарбонатов и их кислородсодержащих производных. Показано, что различия, выявленные по составу и соотношению компонентов эфирных масел березы, в значительной степени определяются генотипом растений.

ИССЛЕДОВАНИЕ СПОСОБНОСТИ БЕРЕЗЫ К РЕЮВЕНИЛИЗАЦИИ И РЕГЕНЕРАЦИИ В ПРИРОДЕ

Одной из важных проблем является сохранение и воспроизводство генофонда карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы. Значительные перспективы для этого открывает метод клонального микроразмножения в культуре *in vitro*. Однако лишь немногие виды древесных растений легко размножаются вегетативно, поэтому перед введением в культуру их желательно реювенилизировать, т. е. омолодить. В данном разделе на основании литературных данных и собственных экспериментальных исследований приводится анализ всех возможных способов размножения березы (рис. 11).

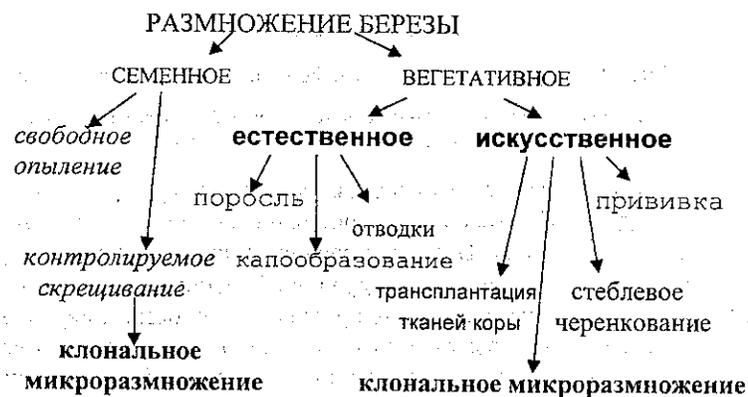


Рис. 11. Основные способы размножения березы

ИЗУЧЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ОРГАНОВ И ТКАНЕЙ БЕРЕЗЫ К МОРФОГЕНЕЗУ И МУЛЬТИПЛИКАЦИИ В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

При исследовании реализации тотипотентности отдельных органов и тканей березы в культуре *in vitro* предполагалась отработка всех этапов клонального микроразмножения от введения исходных тканей (эксплантов) в культуру до получения посадочного материала (рис. 12).

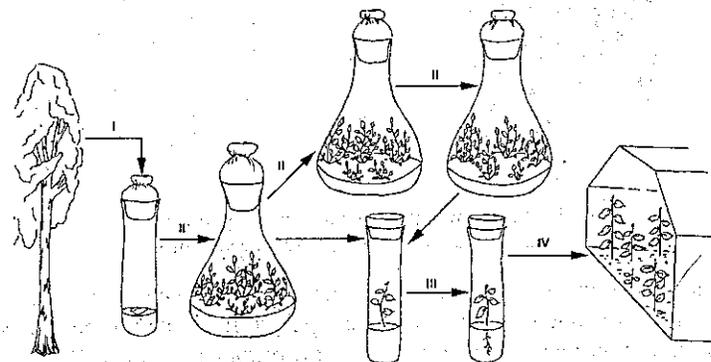


Рис. 12. Схема клонального микроразмножения березы:

I – отбор эксплантов и введение в культуру, II – собственно размножение, III – корнеобразование, IV – адаптация к нестерильным условиям среды

Изучение влияния стерилизации на инфицированность эксплантов и способность их к морфогенезу выполнено в связи с тем, что у древесных растений существуют трудности с обеспечением асептики эксплантов. Из всех испытанных стерилизующих веществ наиболее эффективными для березы оказались: 0,1%-ный диацид, 5%-ный раствор хлорной извести и 70%-ный этанол с режимом стерилизации от 1 до 6 мин. в зависимости от типа экспланта.

Исследование морфогенетических потенций различных органов и тканей березы в культуре *in vitro*. Анализируя и обобщая отечественный и зарубежный опыт клонального микроразмножения березы, мы вели исследования в двух направлениях: индукция морфогенеза из вегетативных тканей и гибридных семян, полученных от контролируемого скрещивания. Результаты показали достаточно высокую тотипотентность меристематической ткани проростков (рис. 13, А): опытным путем удалось получить до 22 побегов *de novo* из одного экспланта за один пассаж (т. е. за 28–30 дней). Растения, полученные из вегетативных тканей побегов, имели меньший процент мультипликации.

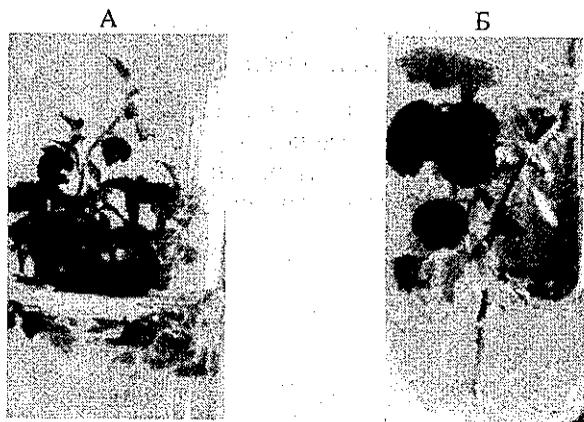


Рис. 13. Размножение березы в культуре тканей: А – мультипликация побегов; Б – корнеобразование

Влияние состава культуральной среды на процессы элонгации и мультипликации побегов. Приводятся результаты регенерации эксплантов при использовании стандартных питательных сред (MS и WPM) и их модификаций. Установлена сезонная изменчивость в способности тканей к восстановлению целого организма или его части (на основе то-типотентности).

Индукция корней происходила обычно в течение 10–14 дней (рис. 13, Б). Результаты свидетельствуют, что число предыдущих пассажей не оказывает существенного влияния на процент укоренения побегов (рис. 14). Средние показатели роста и развития растений-регенерантов

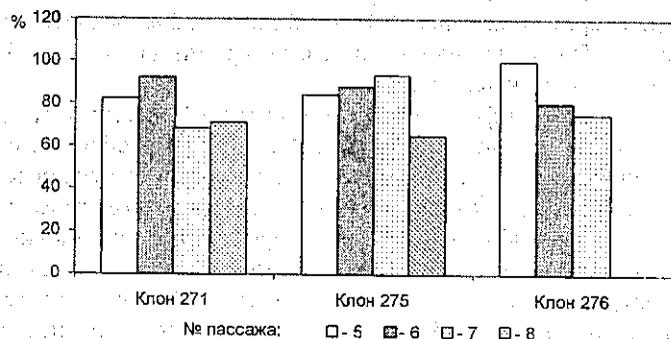


Рис. 14. Влияние длительности культивирования тканей на индукцию корней (ризогенез)

перед посадкой в грунт у разных клонов достаточно различны, что, видимо, обусловлено генетически: одни клоны развиваются быстрее, другие – медленнее (табл. 12). Через 7–9 недель выращенные *in vitro* растения-регенеранты, имеющие стебель, листочки, корневую систему, перенесли из стерильных условий в теплицу.

Таблица 12

Характеристика растений-регенерантов в зависимости от происхождения клона

Показатели	Номер клона		
	274	275	277
Высота, см	3,85 ± 0,15	3,10 ± 0,14	2,76 ± 0,15
Длина корней, см	0,75 ± 0,06	1,04 ± 0,09	1,24 ± 0,12
Число листьев, шт.	5,62 ± 0,17	6,55 ± 0,34	4,55 ± 0,29
Число корешков, шт.	1,67 ± 0,13	2,40 ± 0,20	2,05 ± 0,20

Изучение роста и развития растений-регенерантов *ex vitro*. В данном разделе рассматривается влияние сроков высадки растений-регенерантов в грунт, условий выращивания и происхождения на их рост и развитие. Отмечен интересный факт, что в случаях отсутствия корней *in vitro* при высадке в грунт, растения-регенеранты продолжали рост и развитие. Видимо, «выдерживание» их в среде для корнеобразования стимулирует образование корней в дальнейшем *ex vitro*.

В процессе выполнения многовариантных экспериментов нами отработан способ клонального микроразмножения березы, в результате в грунт высажено более 4 тыс. растений-регенерантов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Условия Европейского Севера и особенно Заполярья являются экстремальными для произрастания большинства видов растений. Здесь проходит северная граница, являющаяся пределом выживания древесной растительности (Kallio, 1982; Kallio et al., 1986). Растения, растущие в подобных условиях, можно отнести к экстремальной форме приспособления к условиям Севера и вместе с тем к наиболее удобным объектам для изучения особенностей такого рода адаптации.

Как известно, в послеледниковый период на территории Фенноскандии широкое распространение получили различные виды и разновидности березы. Своеобразие березы как объекта исследования (многолетний цикл развития, внутривидовое разнообразие, наличие редких и исчезающих разновидностей) предопределило необходимость одновременного

изучения физиолого-биохимических, экологических и генетических особенностей различных ее видов при адаптации к условиям Севера.

Изучение изменчивости морфо-физиологических признаков побегов в гибридном потомстве березы первого поколения с учетом природно-климатических условий их произрастания показало, что они обладают значительным потенциалом фенотипической изменчивости, который проявляется, в частности, в широкой амплитуде их внутривидовой изменчивости. В условиях Севера среди потомков у большинства растений морфо-физиологические признаки побегов в целом соответствует видовым характеристикам березы повислой или березы пушистой, но около 30% гибридов проявляют промежуточные или смешанные признаки обоих видов. В ходе изучения изменчивости потомков по гибриднему индексу (в возрасте 17 и 26 лет) установлено также изменение морфо-физиологических признаков у побегов в онтогенезе гибридных растений. По нашему мнению, это обусловлено формированием признаков, обеспечивающих выживание березы в условиях Севера.

На основании результатов более чем 30-летних опытов по контролируемому опылению березы повислой и березы пушистой мы пришли к заключению, что территория Фенноскандии относится к региону, в пределах которого наблюдается межвидовая гибридизация, несмотря на существенное различие этих берез по числу хромосом ($2n = 28$ и $2n = 56$, соответственно). Интересно, что в условиях эколого-географического оптимума подобного «смешивания» видов обычно не происходит, очевидно, из-за фенологической изоляции. Это означает, что в условиях Фенноскандии особенности роста и развития березы определяются как экологическими факторами, так и наличием возможности для межвидовой гибридизации, в результате которой происходят количественные и качественные изменения ряда морфо-физиологических показателей. С учетом этого обстоятельства часть наших исследований выполнена на искусственно полученном гибридном материале в соответствии с возможными в природе вариантами внутри- и межвидового скрещивания березы повислой, березы пушистой, карельской березы и далекарлийской березы. Некоторые изменения, возникшие в процессе эволюции видов, закрепились генетически и проявляются в потомстве. Так, у березы в условиях Фенноскандии четко выделились карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* Merckl, ледяная береза Ice birch и далекарлийская береза *Betula pendula* Roth var. *dalecarlica* Shneid (L. f.).

Изучение фенотипической изменчивости признаков узорчатой текстуры древесины у гибридных потомков карельской березы в течение 35 лет позволило сформулировать гипотезу о доминировании в зависимости от

формы роста отдельных типов поверхности ствола, и, соответственно, текстуры древесины, и возможности ее изменения в онтогенезе развития растений.

Анализ варибельности березы по морфо-физиологическим признакам побегов обратил наше внимание на факт повышенного содержания липидов в почках. Многолетние биохимические исследования подтвердили, что в почках березы пушистой содержится до 55% липидов, а березы повислой – около 35%. Согласно нашим данным, в почках березы пушистой обнаружено около 2% эфирных масел, а у березы повислой – только 0,3%. Морфо-гистохимические исследования показали, что липиды, содержащиеся в почках как у березы пушистой, так и у березы повислой, заполняют свободные пространства почки между ее зачаточными органами.

Повышенное содержание липидов в сформировавшихся почках березы пушистой и ее разновидностей по сравнению с березой повислой и ее разновидностями в Карело-Мурманском регионе подтверждены изучением метамерной, внутри- (индивидуальной, сезонной) и межпопуляционной (географической) изменчивости берез по данному признаку.

На основании проведенных исследований нами сделано заключение о различиях березы на видовом уровне по жирнокислотному составу липидов: в почках березы повислой (и ее разновидностей) доминируют линолевая и линоленовая жирные кислоты, а в почках березы пушистой (и ее разновидностей) в значительных количествах содержатся короткоцепочковые жирные кислоты, причем независимо от фазы их развития и места произрастания растений. В то же время степень ненасыщенности липидов и содержание отдельных жирных кислот изменяются под влиянием условий окружающей среды. Важно, что ненасыщенность жирнокислотного состава липидов почек изучаемых берез заметно возрастает с наступлением холодного времени года, с продвижением растений на Север и повышением высоты места их произрастания над уровнем моря. Результаты изучения гибридного потомства березы по жирнокислотному составу доказали, что в составе липидов почек независимо от варианта скрещивания имеется характерный набор жирных кислот, позволяющий четко определять видовую принадлежность отдельных особей. При этом способность видов к большему или меньшему накоплению отдельных жирных кислот устойчиво сохраняется в потомстве. Эти различия в соотношении жирных кислот являются не случайными и связаны с характером приспособления березы к суровым условиям произрастания. Для выполнения функций защиты меристем почек липиды должны находиться в жидком состоянии. По аналогии с мембранными липидами (Lyons, 1972, 1973) можно предположить, что фазовый переход липидного слоя приводит к

нарушению его целостности, что обуславливает, в свою очередь, повреждение тканей почки низкой температурой и обезвоживанием. Двойные связи создают изгибы в алифатической цепи и затрудняют кристаллизацию. Только при очень низких температурах слабые связи, стабилизирующие взаимодействия между молекулами липидов, становятся достаточно прочными для того, чтобы высоконенасыщенные липиды могли затвердеть (Хочачка, Сомеро, 1977). Жирнокислотный состав также существенно влияет на фазовое состояние липидов: укорачивание длины углеводородной цепи и увеличение числа двойных связей снижают температуру плавления этих соединений (Ленинджер, 1976). Повышенную изменчивость березы пушистой по сравнению с более консервативной березой повислой можно объяснить тем, что тетраплойды имеют значительно больше возможностей для рекомбинации генов, чем диплоиды (береза повислая). Важность изучения особенностей криорезистентного состояния почек определяется тем, что их меристематические ткани, обладая повышенной чувствительностью к условиям зимы, в значительной степени определяют выживание дерева в целом. Поэтому механизмы сохранения жизнеспособности меристем являются определяющими для адаптации древесных растений в условиях Севера.

На основании изучения жирнокислотного состава липидов нами выявлено наличие определенных особенностей, характерных для отдельных органов разных видов и разновидностей березы. К ним, в частности, относятся: возрастание доли триеновых кислот в процессе формирования листьев из почек и высокое содержание насыщенных жирных кислот в суммарных липидах коры и древесины. В листьях и почках степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав липидов, выше, чем в коре и древесине. Последнее говорит о более высокой реакционной способности липидных веществ этих органов. Липиды коры и древесины, имеющие в своем составе кислоты с низкой степенью ненасыщенности (с преобладанием насыщенной кислоты – пальмитиновой $C_{16:0}$), играют в основном роль запасных веществ.

Виды и разновидности березы различаются также по составу аминокислот, изоферментов пероксидазы и эфирных масел.

Обобщение результатов многолетних экспериментальных исследований позволило нам сформулировать гипотезу эколого-генетического происхождения карельской березы, согласно которой ее появление носит вероятностный характер и связано как с экологическими условиями, которые способствовали возникновению и сохранению уникального генотипа, так и с качеством используемой пыльцы. В силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основными

причинами, которые предшествовали ее появлению, следует считать совместное произрастание березы повислой с березой пушистой и отсутствие фенологической изоляции между ними. Именно в результате скрещивания березы повислой с березой пушистой появилась, на наш взгляд, карельская береза.

ВЫВОДЫ

1. У растений березы, произрастающих на территории Восточной Финноскандии, установлена возможность гибридизации между основными видами *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. при условии совпадения сроков цветения. Образующиеся при этом гибриды характеризуются достаточно высокой изменчивостью по основным морфо-физиологическим признакам у побегов. На основании анализа распределения растений в гибридном потомстве по величине гибридного индекса выделены две преобладающие группы: одна из них соответствует березе пушистой, другая – березе повислой.

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

3. Возрастная изменчивость проявления признаков, наблюдаемая в процессе роста и развития гибридного потомства березы, во многом связана с произрастанием в экстремальных условиях Севера. Вместе с тем выявлен ряд морфо-физиологических признаков у побегов, которые сохраняют стабильность независимо от возраста и места произрастания. У березы повислой – это форма листовой пластинки и характер очертания линий, образующих ее вершину, отсутствие опушенности на стебле молодого побега, на черешке, в углах жилок и на поверхности листовой пластинки и др. У березы пушистой – длина центральной жилки до более широкой части листовой пластинки, отсутствие «бородавчатости» на молодых побегах и листовых пластинках, присутствие опушенности на листовых пластинках и особенно в углах их жилок, а также наличие липидов в почках.

4. Анализ динамики проявления «узурчатости» в гибридном потомстве карельской березы показал наличие доминирующего развития определенных типов поверхности ствола у различных форм роста. При формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм

роста преобладает шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных – в основном шаровидноутолщенный. В гибридном потомстве карельской березы установлено обязательное присутствие деревьев с обычным (без признаков узорчатости) типом поверхности ствола у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных. Ребристый тип поверхности постоянно присутствует только у высокоствольных форм роста, тогда как у короткоствольных после 10 лет развития он сменяется узорчатыми типами. На основании полученных данных предложена гипотеза о существовании корреляции между характером поверхности ствола карельской березы, формой роста, а также его трансформацией в онтогенезе.

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

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

7. В семенах растений березы повислой, карельской березы, березы пушистой и березы карликовой доля ненасыщенных жирных кислот составляет 93–97%, причем около 90% из них приходится на линолеовую кислоту. В суммарном липидном экстракте из листьев отдельных видов березы преобладает линоленовая кислота, доля которой может составлять 54%. В процессе образования побегов из почек происходит увеличение доли триеновых кислот (преимущественно линоленовой) за счет уменьшения диеновых (главным образом линолевой). Кроме того, выявлены определенные особенности жирнокислотного состава липидов

ствола березы, не зависящие от вида: в древесине липиды содержат в основном насыщенные кислоты, в лубе – ненасыщенные, а в бересте – короткоцепочковые. Указанные особенности состава липидов, очевидно, связаны с их функциональной ролью.

8. Изучение гибридного потомства березы по жирнокислотному составу выявило, что в составе липидов почек независимо от варианта скрещивания имеется характерный набор жирных кислот, с помощью которого можно четко определить видовую принадлежность отдельных особей. Существенно, что способность видов к большему или меньшему накоплению отдельных жирных кислот устойчиво сохраняется в потомстве. Причем при скрещивании у гибридов жирнокислотный состав «не смешивается», а наследуется с четко выраженными признаками вида в основном по материнской линии, значительно реже по отцовской (в случае березы пушистой).

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

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

11. Показана целесообразность сочетания классических (гибридизация, прививки) и современных способов (биотехнология) размножения растений при возобновлении высокодекоративных форм березы. В условиях лабораторного эксперимента отработан способ клонального микро-размножения, который позволяет не только возобновлять и размножать селекционные формы березы, но и заметно расширять генетическое разнообразие, в том числе редких и исчезающих разновидностей – карельской березы, ледяной березы и далекарлийской березы, что имеет большое значение для целей селекции и практики лесного хозяйства. Длительность получения растений-регенерантов отработанным способом

составляет от 7 до 9 недель. Одновременно с этим показана высокая тотипотентность меристематической ткани проростков гибридных семян и достигнут высокий коэффициент размножения (до 22 побегов *de novo* из одного экспланта за один пассаж, т. е. за 28–30 дней).

12. В целом, проведенные многолетние исследования позволили не только описать морфо-физиологические и биохимические особенности основных видов и разновидностей березы, произрастающих в условиях Восточной Фенноскандии, но и сформулировать новый взгляд на проблему происхождения карельской березы – одного из наиболее ценных, интересных и важных представителей древесных растений.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ветчинникова (Кони́на) Л.В. О жирнокислотном составе и его изменении в почках березы повислой на Севере // Физиология и биохимия растений Субарктики. Апатиты, 1976. С. 103–109.
2. Ветчинникова (Кони́на) Л.В. Динамика липидов в почках некоторых видов березы, произрастающих в Карелии // Растительные ресурсы. 1978. Т. XIV, № 2. С. 222–224.
3. Ветчинникова (Кони́на) Л.В. Динамика содержания липидов и их жирнокислотного состава в почках основных видов березы Европейского Севера: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1978. 24 с.
4. Ветчинникова (Кони́на) Л.В. К вопросу о внутривидовой изменчивости *Betula pubescens* Ehrh. и *Betula pendula* Roth по содержанию липидов и их жирнокислотному составу в почках // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 29–38.
5. Ветчинникова (Кони́на) Л.В. О локализации липидов в почках основных видов березы Европейского Севера // Проблемы рац. исп. биол. ресурсов Севера: Тез. мол. науч. конф. Северных филиал. АН СССР. Сыктывкар, 1979. С. 55–57.
6. Ветчинникова Л.В. Изменчивость некоторых видов березы по содержанию липидов в почках в условиях Европейского Севера // Лесоведение. 1980. № 6. С. 46–52.
7. Ветчинникова Л.В., Черненко Т.В. Жирнокислотный состав липидов почек березы в связи с адаптацией к условиям Крайнего Севера // Физиология приспособления интродуцентов на Крайнем Севере. Апатиты, 1980. С. 58–67.
8. Ветчинникова Л.В. Жирнокислотный состав липидов в почках гибридов первого поколения березы Северо-Запада СССР // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений: Тезисы. Красноярск, 1982. С. 12.
9. Ветчинникова Л.В. К хемосистематическому изучению растений рода *Betula* L. // Повышение продуктивности и рац. исп. биол. ресурсов Европейского Севера СССР: Тез. конф. молод. уч.-биол. Петрозаводск, 1982. С. 59.

10. Ветчинникова Л.В. О жирнокислотном составе суммарных липидов в органах различных видов берез Севера // Липидный обмен древесных растений в условиях Севера. Петрозаводск, 1983. С. 106–111.

11. Ветчинникова Л.В., Ермаков В.И. Жирнокислотный состав липидов *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М., 1986. С. 43–45.

12. Ветчинникова Л.В. Наследование жирнокислотного состава липидов у гибридов первого поколения березы // Селекционно-генетические исследования древесных растений в Карелии. Петрозаводск, 1987. С. 11–18.

13. Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Зимина С.Н., Бумагина З.Д. Опыт проведения прививок березы карельской вегетирующим привоем // Там же. С. 44–49.

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

15. Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Биотехнология обогащения древесины березы // Фундаментальные науки – народному хозяйству. М., 1990. С. 682–684.

16. Ермаков В.И., Новицкая Л.Л., Ветчинникова Л.В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск, 1991. 185 с.

17. Ветчинникова Л.В. Возможности ускоренного размножения березы карельской // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1993. С. 47–55.

18. Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д., Николаева Н.Н. Разработка технологии массового воспроизводства посадочного материала березы карельской методом культуры тканей // Лес, окружающая среда и новые технологии в Северной Европе: Междунар. конф. Университет Йозенсу. Факультет лесных наук. Известия № 17. 1994. С. 50.

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

20. Дроздов С.Н., Попов Э.Г., Курец В.К., Таланов А.В., Обшатко Л.А., Ветчинникова Л.В. Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез и дыхание *Betula pendula* и *B. pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 60–64.

21. Ветчинникова Л.В. К вопросу о сохранении и возобновлении генофонда березы на Севере // Лесное хозяйство и многообразие природы: Финляндия, Республика Карелия и Карельский перешеек. Университет Йозенсу. Факультет лесных наук. Известия № 34. 1995. С. 135–137.

22. Ветчинникова Л.В., Николаева Н.Н., Бумагина З.Д. Способ клонального микроразмножения селекционного посадочного материала березы карельской // Описание изобретения к патенту Российской Федерации. № 2066953, 6 А 01 Н 4/00, 1996. 10 с.

23. Ветчинникова Л.В. Исследование тотипотентности различных органов и тканей березы далекарлийской и гибридов березы карельской в культуре *in*

in vitro // Тез. Междунар. симпоз. «Физико-химические основы физиологии растений и биотехнология». М., 1997. С. 35.

24. Vetchinnikova L.V. To the problem of form diversity of curly birch // Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, nature conservation). Petrozavodsk, 1997. P. 35.

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

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

27. Ветчинникова Л.В. Клональное микроразмножение селекционного материала березы карельской // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 73–87.

28. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В. Изоферменты пероксидазы в почках разных видов и форм березы // Там же. С. 113–119.

29. Ветчинникова Л.В., Мартинссон У., Побирушко В.Ф. Результаты рекогносцировки популяций березы карельской в Центральной Швеции // Там же. С. 137–142.

30. Ветчинникова Л.В., Николаева Н.Н. Индукция корней и адаптация растений-регенерантов к нестерильным условиям среды // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии: Материалы 11 междунар. конф. Белая Церковь, 1999. С. 42–45.

31. Ветчинникова Л.В. Береза карельская: сохраним или потеряем? // Тез. Междунар. конф. «Проблемы дендрологии на рубеже XXI века». М., 1999. С. 61–62.

32. Ветчинникова Л.В. Береза далекарлийская в Карелии // Там же. С. 59–60.

33. Vetchinnikova L.V., Martinsson O. Management, reproduction and protection of Karelian birch in Fennoscandia // Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the soil cover in Eastern Fennoscandia. Petrozavodsk, 1999. P. 64–65.

34. Ветчинникова Л.В. Карельская береза в Карелии. Йоэнсуу, 1999. 8 с.

35. Ветчинникова Л.В., Исидоров В.А., Фуксман И.Л., Краевская У., Ильинова М.К. Сравнительное изучение эфирных масел в почках *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. // «Физиология растений – наука III тысячелетия»: Тез. докл. Междунар. конф. IV съезд Общества физиологов растений РАН. М., 1999. С. 334–335.

36. Ветчинникова Л.В., Николаева Н.Н. Выращивание березы карельской в культуре *in vitro* // Там же. С. 546.

37. Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А. Изопероксидазы почек березы // Там же. С. 546.

38. Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов различных органов *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh., произрастающих в Карелии // Растительные ресурсы. 2000. Вып. 2. С. 85–92.

39. Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д., Паталайнен А.А., Кабышев Р.К., Павлова Л.В., Банева О.В., Герасимов С.А., Добровольский П.Е. Основные пути

воспроизводства узорчатой текстуры древесины березы карельской // Интеграция фундаментальной науки и высшего лесотехн. образования... Материалы междунар. науч.-практ. конф. Воронеж, 2000. С. 192–197.

40. Ермаков В.И., Ветчинникова Л.В., Бумагина З.Д. Использование метода трансплантации коры при изучении природы березы карельской // Структура, свойства и качество древесины – 2000: Материалы III Междунар. симпозиума. Петрозаводск, 2000. С. 46–49.

41. Шуляковская Т.А., Ветчинникова Л.В., Ильинова М.К., Канючкова Г.К. Жирнокислотный состав суммарных липидов ствольной части березы // Там же. С. 110–112.

42. Vetchinnikova L.V. Masurbjörkens forskningshistoria i Karelen // Masurbjörk. Odling, produktion och virkesanvändning. Umeå. Arbetsrapporter 150. 2000. P. 15–16.

43. Vetchinnikova L.V. National resources, breeding and stand establishment of curly birch (*Betula pendula* var. *carelica*, Mercklin) in Karelia // *Ibid.* P. 30–35.

44. Isidorov V., Krajewska U., Bal K., Jaroszyńska J., Niesłuchowska A., Vetchinnikova L., Fuksman I. GC-MS identification of multicomponent organic compounds mixtures using extra column phase equilibrium // Chem. Anal. (Warsaw), 45. 2000. P. 513–520.

45. Vetchinnikova L.V., Kharin V.N., Spector E.N., Bumagina Z.D. Factor analysis of interrelations between Karelian birch curly forms in the hybrid progeny in Karelia // Computer data analysis and modeling. Robustness and computer intensive methods. Minsk, 2001. P. 191–196.

46. Ветчинникова Л.В., Шуляковская Т.А. Эколого-физиологические особенности представителей рода *Betula* L. в условиях Карело-Мурманского региона // Междунар. конф. «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке». Сыктывкар, 2001. С. 188–189.

47. Vetchinnikova L., Vetchinnikova T. *In vitro* propagation of hybrid progeny from the crossing of Swedish birch (*Betula pendula* var. *dalecarlica* Harttm.) and curly birch (*Betula pendula* var. *carelica* Merckl.) // Tree Biotechnology: the Next Millennium. Washington, 2001. С. 87.

48. Ветчинникова Л.В. Сохранение редких и исчезающих форм березы, произрастающих на Европейском Севере // Тез. докл. междунар. конф. «Биоразнообразии Европейского Севера». Петрозаводск, 2001. С. 38.

49. Ветчинникова Л.В., Харин В.Н. Возможности факторного анализа для изучения динамики развития фенотипических признаков «узорчатости» у карельской березы в условиях Карелии // Тез. докл. школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники...». Петрозаводск, 2001. С. 70–71.

50. Ветчинникова Л.В. О гибридизации *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в условиях Баренц региона // Междунар. конф. «Человек и окружающая среда Баренц-региона в начале XXI века». Петрозаводск, 2001. С. 173–174.

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