

ИВАНТЕЕВСКИЕ КУЛЬТУРЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

В.В. КОНОВАЛОВ, студент МГУЛ⁽¹⁾,

Т.Г. МАХРОВА, ст. преподаватель МГУЛ⁽¹⁾,

М.Г. РОМАНОВСКИЙ, гл. науч. сотрудник ИЛАН РАН, д-р биол. наук⁽²⁾

mathilda2604@mail.ru, michrom@mail.ru

⁽¹⁾ФБГОУ ВПО «Московский Государственный Университет Леса»
141005, Московская обл., г. Мытищи-5, ул. 1-я Институтская, д.1, МГУЛ

⁽²⁾ФГБУ науки Институт лесоведения РАН,
141030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, 21

Проанализирован формовой состав одних из самых старых культур карельской березы в Московской области. Рассматриваются несколько моделей наследования признаков узорчатости древесины у этой древесной породы. Обсуждается соответствие формовой структуры плантаций и хода роста форм представлениям теории. Формовой состав трех культур карельской березы, заложенных в Ивантеевском лесопитомнике в 1959, 1960 гг. семенами II короткоствольной формы, исследован в 1974, 1982, 1986, 2003 и 2013 гг. Вычислялся показатель сходства популяций, который оценивался посредством критерия идентичности. Попарное сопоставление формового состава культур свидетельствует об их неповторимой индивидуальности во все годы наблюдения. В первые годы специфика обусловлена наследственными особенностями посадочного материала, полученного от разных скрещиваний; в последующие – дифференцированным отпадом форм. Во всех культурах со временем возрастает доля быстрорастущих форм и уменьшается доля наиболее ценных, медленно растущих. Все формы характеризуются высокой степенью изменчивости по высоте и достоверно отличаются одна друг от другой по этому признаку в течение всех лет наблюдения культур карельской березы. Ход роста по высоте узорчатых форм соответствует теоретически ожидаемому, что подтверждается расчетами критерия согласия Пирсона. На основании проведенных исследований авторами выдвигаются предположения о генотипах всех исследуемых форм карельской березы в культурах Ивантеевского лесопитомника и механизмах наследования узорчатости древесины в потомстве от искусственного скрещивания особей с другими генотипами.

Ключевые слова: карельская береза, ход роста, узорчатость древесины, формовое разнообразие.

Отделка древесиной интерьеров и мебели в общественных и жилых помещениях придает им красоту и комфортность. Умелое включение декоративно-древесных форм лесных пород, отличающихся от видовой нормы текстурой или цветом древесины, усиливает эстетический эффект. Мы остановимся на березе карельской, традиционно используемой для украшения интерьеров.

Посадки на территории Ивантеевского лесопитомника относятся к наиболее старым культурам карельской березы в Московской области. Культуры созданы для отработки технологий получения декоративной древесины и разведения *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Merkl.) Namet-Ahti за пределами ее ареала, который включает северо-западную часть России, страны Балтии и Белоруссию.

Внешние признаки узорчатости древесины появляются у карельской березы с 5–10 лет и позднее. Как правило, узорчатая древесина расположена в нижней, чаще всего прикомлевой части ствола. Древесный цилиндр узорчатых особей имеет ямчатую

поверхность. Если степень узорчатости значительна, ямки и выпуклости видны и на поверхности коры. С высотой узорчатость идет на убыль и змееобразные выпуклости постепенно переходят в «ребра». Лишь в единичных случаях отрезок ствола с узорчатой текстурой достигает 10 м. По мере перехода от древовидных к кустарниковым формам текстура древесины меняется от крупноузорчатой до мелкоузорчатой. Древесина карельской березы значительно тяжелее (0,71–0,74 кг дм⁻³ vs 0,58–0,69 кг дм⁻³), прочность на скалывание в 4 раза выше, а предел прочности при сжатии на 22–27 % больше, чем у безузорчатой прямослойной березы повислой [1].

Некоторые полнодревесные деревья в потомстве карельской березы отличаются волнистостью и шелковистостью древесины (V форма). Ненавязчивость и простота рисунка делает их древесину перспективной в отделке современных интерьеров и крупногабаритной мебели [2]. Но ниже мы будем называть «V формой» все быстрорастущие деревья, в том числе прямослойные.

Соотношение узорчатых и безузорчатых деревьев в семенном потомстве от свободного опыления чаще всего равно 1:1. В 1954 г Т. Ruden предложил рассматривать узорчатость карельской березы как моногенный доминантный признак A . Узорчатые особи гетерозиготны Aa , а безузорчатые – рецессивны aa . Гомозиготы AA – летальны. При опылении карельской березы пыльцой безузорчатой березы повислой потомство расщепляется 1:1 на узорчатые и безузорчатые особи; $(Aa \times aa) = 1Aa : 1aa$. При самоопылении, – $(Aa \times Aa) = 1aa : 2Aa : 1AA$; после гибели леталей AA , узорчатые и безузорчатые особи остаются в соотношении 2:1 [3].

Примеры гибели гомозигот хорошо известны и в классической генетике: наследование коротконогости крупным рогатым скотом и курами, скрещивание платиновых и чернобурых лисиц и др. Сохраняются только гетерозиготы Aa [4].

Модель Т. Ruden не объясняла сопряженность высоты и текстуры древесины карельской березы [5], и в 1975 г. А.Я. Любавская [6] предложила гипотезу, согласно которой «карелистость» контролируется рецессивным геном a , наследуемым по моногенному типу неполного доминирования. Гомозиготы AA – плонодревесные особи с безузорчатой древесиной; Aa – древовидные узорчатые формы; aa – кустовидные и кустарниковые формы. При самоопылении древовидных форм карельской березы $(Aa \times Aa) = 1AA : 2Aa : 1aa$, происходит расщепление потомков на узорчатые, несущие ген a , и безузорчатые в соотношении 3:1. Опыление древовидных узорчатых форм пыльцой кустарниковых и кустовидных форм даст в потомстве только узорчатые формы $(Aa \times aa) = 1Aa : 1aa$, что в эксперименте не наблюдается. Безузорчатые формы выщепляются при любых типах скрещивания карельской березы.

Наиболее сложную модель предложил в 1986 г. М.Г. Романовский [7]. Предполагалось, что узорчатость наследуется по моногенному типу («+» – узорчатые, «0» – безузорчатые), а высота контролируется тремя последовательно доминирующими полиаллелями a_1, a_2, a_3 . Замедленный рост име-

ют генотипы: $a_1a_1; a_1a_2; a_1a_3$. Генотипы $a_2a_2; a_2a_3$ – обладают средней быстротой роста; a_3a_3 – быстрорастущие особи. Для ареала карельской березы характерно сцепление a_1^+ , что дает медленно растущие узорчатые особи, в то время как генотип, a_1^0 встречается крайне редко. Ген a_3 выступает в роли супрессора по отношению гену узорчатости: в сочетании a_3^+ узорчатость не проявляется. В предложенной модели высота и узорчатость древесины контролируются независимыми генетическими системами. Интенсивность роста в высоту – полиаллелями a_i ($i = 1 \div 3$); а узорчатость древесины, также как и у Т. Ruden, моногеном «+» и «0». Гомозиготы «++» летальны (« AA » у Т. Ruden). Узорчатость возможна только у гетерозигот «+0» или « Aa » по Т. Ruden.

В последующем генетическая модель контроля высоты была уточнена [8]. Высота определяется суммарным числом повторов домена a в компетентной части генетической информации. Иначе говоря, – суммой индексов i в обозначениях форм *Betula pendula*. Генотип a_1a_0 – соответствует III форме (сумма индексов 1а); a_1a_1 и a_0a_2 – II форме (сумма 2а); a_1a_2 и a_0a_3 – I форме (сумма 3а); a_2a_2 и a_1a_3 – V_4 форме (сумма 4а); a_2a_3 – V_5 форме (сумма 5а); a_3a_3 – V_6 форме (сумма 6а). Генотип a_0a_0 (в сумме 0а) – летален. Ген узорчатости «+» может быть сцеплен с a_0 или a_1 , возможно, также с a_2 .

В сомкнутых березняках средней полосы РФ генотипы a_0a_1 (III форма) не конкурентоспособны, а – a_1a_1 и a_0a_2 (II форма) могут сохраниться только на антропогенных пустошах. Аллель a_3 в сцеплении с геном «+» не встречается [7,8].

Классический гибридологический анализ [9] потомства короткоствольной древовидной формы (II^A) карельской березы позволяет оценить предложенные модели. Потомство от опыления дерева пыльцой безузорчатой березы повислой, самоопыления и свободного опыления выращивали отдельно с последующим сравнением ожидаемых и фактических расщеплений саженцев (табл. 1).

При опылении березы карельской пыльцой безузорчатой березы расщепления потомства (узорчатые:безузорчатые = 1:1) со-

Формовая структура 12-летнего потомства древовидного короткоствольного дерева № 2 (питомник МГУЛ) по вариантам опыления [9]

The form structure of a 12-year-old offspring of a treeform short tree No. 2 (MSFU nursery) on pollination options

Формы потомков	Свободное опыление		Самоопыление		Пыльца березы повислой	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%
I	8	2	12	4	22	6
II	102	26	69	25	129	35
III	106	28	111	40	33	9
Узорчатые	216	56	192	69	184	50
Безузорчатые	171	44	86	31	182	50
Итого	387	100	278	100	366	100

гласуются с моделью Т. Ruden [3] и с идентичной ей, в части определения узорчатости, моделью М.Г. Романовского [7, 8]. Близкое к 1:1 распределение семян возникает и при свободном опылении. Результаты самоопыления (2:1) не соответствуют лишь модели А.Я. Любавской: в посевах всегда присутствуют безузорчатые особи [6]. Отметим, что использование только одного дерева при статистическом анализе расщеплений по «узорчатости» потомства карельской березы, имеющей многочисленные габитуальные формы, не вполне корректно. По мнению В.И. Ермакова [10], изменчивость карельской березы по плотности и распространению рисунка древесины в стволах узорчатых деревьев можно понять только исходя из предположения, что «узорчатость» – синтетический показатель и объединяет целый ряд признаков, большая часть которых генетически обусловлена. С ним согласен А.П. Евдокимов [11].

Расчет коэффициента наследуемости высоты в широком смысле H^2 на материале коллекции привитых форм карельской березы в питомнике МГУЛ по методике В.М. Роне дал $H^2 = 0,99$ [7, 12]. Величина коэффициента наследуемости высоты в узком смысле $h^2 = 0,78$ (12000 семян из 9-и семей от различных форм карельской березы) говорит о контроле высоты суммируемыми, аддитивными генами [13].

С.П. Погиба [9] по методике Л.А. Животовского [14] проанализировала фенетическую изменчивость 1068 деревьев карельской березы из 7 популяций Карелии, Латвии и Белоруссии. И хотя фенетическое исследование

не предполагает конкретной модели, но и оно подтвердило высокую генетическую обусловленность признака «карелистость».

Итак, рассмотрены различные модели генетического контроля феномена карельской березы: моногенные [4, 6], плейотропные, эпистатического и полимерного взаимодействия [5]. Учтено сцепление узорчатости с высотой [6, 7, 9]. Описаны случаи исчезновения «карелистости» и «исправления» роста отдельных особей, предположительно, связанные с наличием генов-модификаторов [11]. Предложена гипотеза вирусного происхождения признака: «узорчатость» может детерминироваться плазмогенами, закрепившимися в генотипе карельской березы [15]. Изучены эколого-физиологические и анатомические особенности деревьев и популяций карельской березы [16–18]. Установлена прививаемость узорчатой текстуры древесины при весеннем переносе коры [18]. Отмечена связь центров встречаемости карельской березы с насыщенностью почв радоном и показана вероятность мутационного происхождения генов, контролирующей узорчатость древесины [19].

Таким образом, по мере накопления знаний о биологии карельской березы информация о признаке «узорчатость» усложняется, но до сих пор не предложена универсальная модель, дающая исчерпывающее полное объяснение феномену [20].

Материал и методика исследования

Ивантеевская опытная культура № 1 (площадь 0,635 га) заложена в 1959 г. саженцами, выращенными из семян от свободно-

го опыления деревьев II формы в Карелии. Опытная культура № 2 (площадь 0,68 га) создана в 1960 г. в редирах соснового леса из семян от свободного и контролируемого опыления II формы (ВДНХ, дерево № 2). Опытная культура № 3 (площадь 0,425 га) заложена в 1959 г. 3-летними (семена 1956 г.) и 2-летними (семена 1957 г.) саженцами, полученными от II формы из Ивантеевского питомника. Высадка растений в культурах проводилась рядами по вариантам опытов, размещение 3×3 м.

Мы проследили динамику формового состава исследуемых насаждений по данным А.Я. Любавской – 1974 и 1982 гг. [2, 6], М.Г. Романовского – 1986 г. [7], С.П. Погиба – 2003 г. [21]. В 2013 г. культуры были обследованы В.В. Коноваловым. Формы карельской березы выделяли в соответствии с классификацией А.Я. Любавской [22], подсчитывали число деревьев каждой формы. Так как в предыдущих работах при обработке материала форма I^A объединялась с формой I^B, а форма II^A – с формой II^B, то и в нашей работе эти формы рассматриваются совместно. Изучаемые культуры включают не более четырех фенотипов (IV форма не зафиксирована). Их встречаемость: p_1 – I формы (I^A + I^B); p_2 – II формы (II^A + II^B); p_3 – III формы; p_4 – безузорчатых «V» форм *Betula pendula*.

Показатель сходства популяций r вычисляли по формуле

$$r = \{\sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \sqrt{p_3 q_3} + \sqrt{p_4 q_4}\}^2,$$

где p_1, p_2, p_3, p_4 – частоты I, II, III, «V» форм в 1-й популяции;

q_1, q_2, q_3, q_4 – частоты тех же форм во 2-й популяции.

Выборочную ошибку r рассчитывалась по формуле

$$S_r = 1/2 \cdot \sqrt{\{(1 - q_0 - r^2 + 1 - p_0 - r^2) : N_1 \cdot N_2\}}$$

Значимость сходства формового состава популяций оценивали с помощью критерия идентичности I

$$I = 8N_1 N_2 \cdot (1 - r - p_0 + q_0) : \{(N_1 + N_2) : 4\}$$

где N_1 и N_2 – объемы выборок из 1-й и 2-й популяций; $p_0 = \sum p_1 + \dots + p_4 = \sum p_i$ суммарная частота форм 1-й выборки, не представленных во 2-й; $q_0 = \sum q_i$ суммарная частота

форм во 2-й выборки, не представленных в 1-й. Если величина I превышала табличное значение χ^2 при заданном уровне значимости и степенях свободы, то различие между выборками существенно. (Число степеней свободы соответствует числу переменных, значения которых могут варьировать независимо). При значимости 0.99 и 4-х формах $\chi^2 = 7,81$.

Диаметр ствола в виду своеобразной формы стеблей карельской березы в исследованиях не использовали. В опытных культурах с помощью высотомера ЭВ-1 измеряли высоты деревьев 4-х форм. Вычисляли среднюю высоту h_{cp} деревьев каждой формы, ее дисперсию и коэффициент вариации высоты $S\%(h)$ с последующей оценкой $S\%$ по шкале С.А. Мамаева. При $S\% > 40\%$ уровень изменчивости очень высокий; $S\% = 21 \div 40\%$ – высокий; $S\% = 13 \div 20\%$ – средний; $S\% = 7 \div 12\%$ – низкий; $S\% < 7\%$ – очень низкий [23].

Степень достоверности различий высоты форм в сопоставляемых насаждениях 1 и 2 оценивали при помощи коэффициента достоверности (t_d)

$$t_d = (h_{cp1} - h_{cp2}) : \sqrt{(SI_{h_{cp1}} + SI_{h_{cp2}})},$$

где ошибка средней $S_{h_{cp}} = \pm S : \sqrt{n}$; n – объем выборки. Коэффициент t_d сравнивали с критерием Стьюдента, для обеспечения уровня значимости 5 % требуется $t_d \leq 1,96$ [24].

Конечным этапом исследования была оценка соответствия прогнозируемой [7] и фактической высоты для различных форм карельской березы в ходе их роста в Ивантеевских культурах. Критерий согласия Пирсона рассчитывался как сумма квадратов отклонений фактических h от прогнозируемых h' , отнесенных к величинам h' . Если вычисленное значение χ^2 не превышает стандартного ($\chi_f^2 < \chi_{st}^2$) при уровне значимости 0,05 (в данном случае $\chi_f^2 < 3,84$), можно утверждать, что отклонения фактической величины от теоретически ожидаемой вызваны случайными причинами, и прогноз подтвердился.

Для описания генотипов принята уточненная модель М.Г. Романовского. Узорчатость определяется присутствием аллели «+». Безузорчатые V-е формы в зависимости

Участие форм карельской березы в исследуемых культурах
The participation of karelian birch breeds in the crops under analysis

Год	Форма								Всего	
	I		II		III		«V»			
	экз.	p ₁ , %	экз.	p ₂ , %	экз.	p ₃ , %	экз.	p ₄ , %	экз.	%
культура № 1										
1974	121	25,42	145	30,42	52	10,86	158	33,3	476	100
1982	110	27,26	111	27,45	39	9,65	144	35,64	404	100
1986	103	28,53	90	24,93	28	7,75	140	38,79	361	100
2003	56	29,02	29	14,72	1	0,51	109	55,75	195	100
2013	51	31,83	6	3,77	—	—	102	64,40	159	100
культура № 2										
1974	118	22,26	117	22,07	64	12,13	231	43,54	530	100
1982	103	40,73	72	28,45	51	20,15	27	10,67	253	100
1986	95	47,14	42	20,79	39	19,3	26	12,87	202	100
2003	90	53,18	30	17,65	28	16,27	22	12,9	170	100
2013	79	54,04	25	17,12	22	15,06	20	13,7	146	100
культура № 3										
1974	92	23,61	62	15,74	43	10,91	196	49,74	394	100
1982	86	27,25	41	12,97	26	8,22	163	51,56	316	100
1986	75	29,41	23	8,92	19	7,45	138	54,22	255	100
2003	61	37,19	9	5,49	1	0,61	93	56,71	164	100
2013	49	39,2	4	3,2	1	0,8	71	56,8	125	100

от суммарного числа повторов домена a в генотипе, обозначили V_4 (4 повтора), V_5 (5 повторов), V_6 (6 повторов).

Результаты исследования

Полученные оценки встречаемости форм I-V березы карельской в исследуемых опытных культурах представлены в табл. 2.

Во всех трех культурах динамика изменения со временем соотношения форм сходна: возрастает доля быстрорастущих I и «V» форм и уменьшается доля наиболее ценных, медленнорастущих II и III форм. На формовой состав культуры № 2 повлияли рубки ухода, проведенные в 1976 г. При отсутствии рубок ухода медленнорастущие формы II и III в первую очередь выпадают из насаждений, особенно при загущенной посадке.

В культуре № 1, достигшей к лету 2013 г. 55 лет, III форма исчезла совсем; в культуре № 3 сохранилось одно дерево. Выборочная рубка быстрорастущих безузорчатых деревьев «V» формы (оставлено ~11,7 %) сохранила медленнорастущие особи II и III формы в насаждении № 2. В культуре № 3, где деревья III формы ис-

чезли почти полностью, в последние десятилетия несколько увеличилась доля I формы (рис. 4). Следует помнить, однако, что изменения эти относительно и абсолютное число деревьев I формы продолжает уменьшаться во всех культурах.

В среднем современная сохранный узорчатых форм карельской березы относительно учета 1974 г. в культуре № 1 составляет 17,9 %, и в культуре № 3 – 27,3 %. Зато в культуре № 2 – 42,1 %. Различия формовой структуры культур статистически не достоверны; но выборочная рубка быстрорастущих безузорчатых деревьев сохранила в культуре № 2 26 % наиболее ценных II и III формы.

По годам (срокам) наблюдений различия формового состава культур достоверны по обоим критериям r и I . В первые годы специфика обусловлена наследственными особенностями посадочного материала, полученного от разных скрещиваний; в последующие – дифференцированным отпадом форм. Формовой состав культур статистически достоверно изменялся от одного срока учета к другому. Нет достоверных различий

Т а б л и ц а 3

Критерий сходства формового состава культур (r) в разные годы учета
The criterion of similarity of form composition of crops (r) in different account years

Год	Сопоставляемые культуры		
	№ 1 / № 2	№ 1 / № 3	№ 2 / № 3
1974	0,8280±0,004	0,8664±0,004	0,8694±0,004
1982	0,9164±0,004	0,9076±0,004	0,9901±0,004
1986	0,8956±0,004	0,8872±0,004	0,9009±0,004
2003	0,9513±0,004	0,993±0,004	0,9495±0,004
2013	0,9275±0,004	0,9744±0,004	0,9821±0,004

Т а б л и ц а 4

Критерий идентичности формового состава (I) культур по годам
The criterion of identity of form composition (I) of crops (by years)

Год	Сопоставляемые культуры		
	№ 1 / № 2	№ 1 / № 3	№ 2 / № 3
1974	14,02	15,35	12,88
1982	22,3	10,26	21,87
1986	21,56	14,89	22,16
2003	19,69	21,33	20,45
2013	21,21	23,01	22,17

Т а б л и ц а 5

Высоты (h , м) деревьев I-»V» форм и их варьирование (S %) в культурах № 1-3
The height (h , m) of trees of I-»V» forms and their variation (S %) in crops No. 1-3

Год	Формы							
	I		II		III		«V»	
	h	S %	h	S %	h	S %	h	S %
1974	6,1±0,41	23,05	4,9±0,35	22,91	2,5±0,17	23,14	8,5±0,35	22,84
1982	7,5±0,34	23,67	5,8±0,23	25,12	3,7±0,22	20,67	12,2±0,44	23,65
1986	8,0±0,39	21,88	6,5±0,31	19,30	3,9±0,47	26,04	14,5±0,37	24,48
2003	11,8±0,25	24,40	10,3±0,22	26,28	5,1±0,2	21,11	20,2±0,73	24,36
2013	14,4±0,47	24,51	11,6±0,37	23,78	5,8±0,25	22,86	22,9±0,38	22,69

Т а б л и ц а 6

Коэффициенты достоверности (t_d) различий по высоте между формами
The reliability coefficients (t_d) of the differences in height between the forms

Год	I / II	I / III	I / «V»	II / III	II / «V»	III / «V»
1974	3,76	6,18	6,33	5,1	6,02	9,78
1982	3,15	6,42	6,25	4,87	6,36	10,09
1986	3,03	7,14	6,36	5,29	6,71	10,57
2003	2,87	8,35	7,77	7,31	7,64	11,6
2013	3,11	8,95	7,26	7,44	7,98	12,18

по критерию I только при сравнении 1974 г. и 1982 г. в культуре № 1 и 2003 и 2013 гг. в культуре № 2.

Попарное сопоставление формового состава культур по критериям r и I свидетельствует об их неповторимой индивидуальности

во все годы наблюдения. Критерий r намного превышает тройную ошибку оценки (табл. 3), а критерий I всегда больше 7,81 (табл. 4).

Средние высоты h форм в насаждениях № № 1÷3 представлены в табл. 5. Все формы характеризуется высокой степенью

Критерии согласия Пирсона для хода роста форм карельской березы (число повторов а)
Pearson's test used to calculate the progress of growth of the karelian birch forms (number of a repetitions of a)

Возраст, лет	Фактические данные h	Прогнозируемые величины h'	$h - h'$	$(h - h')^2$	$(h - h')^2 : h'$	χ^2
III форма, $a_0^+ a_1^0 (1a)$						
14	2,5	2	0,5	0,25	0,125	1,01
22	3,7	4,5	-0,8	0,64	0,14	
26	3,9	5	-1,1	1,21	0,24	
43	5,1	6,5	-1,4	1,96	0,30	
53	5,8	7	-1,2	1,44	0,205	
II форма, $a_0^+ a_2^0 (2a)$						
14	4,9	4	0,9	0,81	0,202	0,54
22	5,8	5,5	0,3	0,09	0,016	
26	6,5	7	-0,5	0,25	0,035	
43	10,3	9,5	0,8	0,64	0,067	
53	11,6	10,1	1,5	2,25	0,22	
I форма, $a_0^+ a_3^0 (3a)$						
14	6,1	5,1	1	1	0,19	0,24
22	7,5	7,5	0	0	0,00	
26	8	8,2	-0,2	0,04	0,004	
43	11,8	12,5	-0,7	0,49	0,039	
53	14,4	14,5	-0,1	0,01	0,00069	
V ₄ форма, $a_1^0 a_3^0, a_1^+ a_3^0$ или $a_2^0 a_2^0 (4a)$						
14	8,5	6,2	2,3	5,29	0,85	6,81
22	12,2	9	3,2	10,24	1,137	
26	14,5	11,2	3,3	10,89	0,97	
43	20,2	15	5,2	27,04	1,802	
53	22,9	17	5,9	34,81	2,047	
V ₅ форма, $a_2^0 a_3^0 (5a)$						
14	8,5	8,6	+0,1	0,01	0,001	0,21
22	12,2	12,4	+0,2	0,04	0,003	
26	14,5	14,1	-0,4	0,16	0,011	
43	20,2	18,9	+1,3	1,69	0,090	
53	22,9	21,4	+1,5	2,25	0,105	

Примечание. Полужирным выделено несоответствие оценок h и h' по критерию χ^2

изменчивости h , коэффициенты вариации h , исключая средний $S\%$ второй формы в 1986 г., относятся к категории высоких, $S \geq 20\%$ [23].

В табл. 6 приведены коэффициенты достоверности различий по высоте h между формами I÷«V». По h формы достоверно отличаются одна друг от другой в течение всех лет наблюдения культур карельской березы.

Ход роста высоты узорчатых форм (формы I÷III) соответствует ожиданию (рис. 1–4). Оценки χ^2 свидетельствуют о достаточной точности прогноза хода роста h (табл. 7). С прогнозом не согласуется только

ход роста h безузорчатой «V» формы. Но и его можно объяснить исходя из неоднородности безузорчатых деревьев и наличия у них вариантов генотипа (V_4 , V_5 и V_6) с разным числом повторов домена a .

Рост безузорчатых деревьев *Betula pendula* Roth. (L.) соответствует росту V_5 формы, содержащей в диплоидном геноме 5 повторов компетентной генетической информации, – $5a$. Деревья V_4 (4 повтора домена a) и быстрорастущие V_6 (6 повторов домена a) в Ивантеевских культурах отсутствуют (табл. 7).

Отсутствие в культурах деревьев с 4-я повторами a -домена, – $a_1^0 a_3^0$, $a_1^+ a_3^0$ или $a_2^0 a_2^0$,

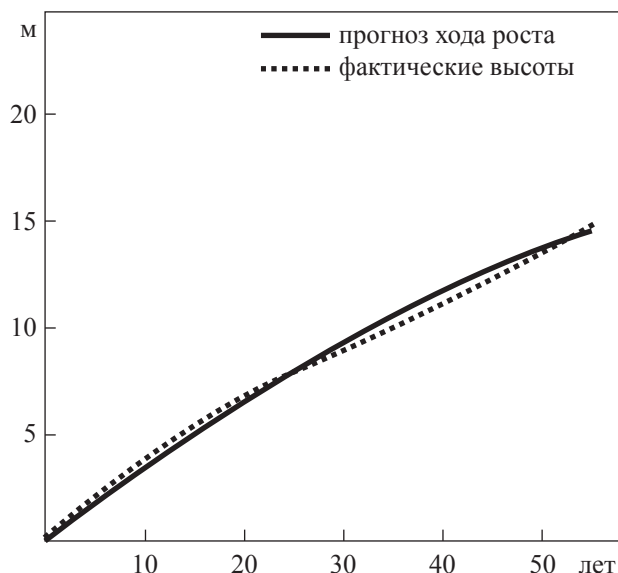


Рис. 1. Соответствие прогнозу хода роста I формы карельской березы

Fig. 1. The accordance of the growth progress of the I form of karelian birch with the forecast

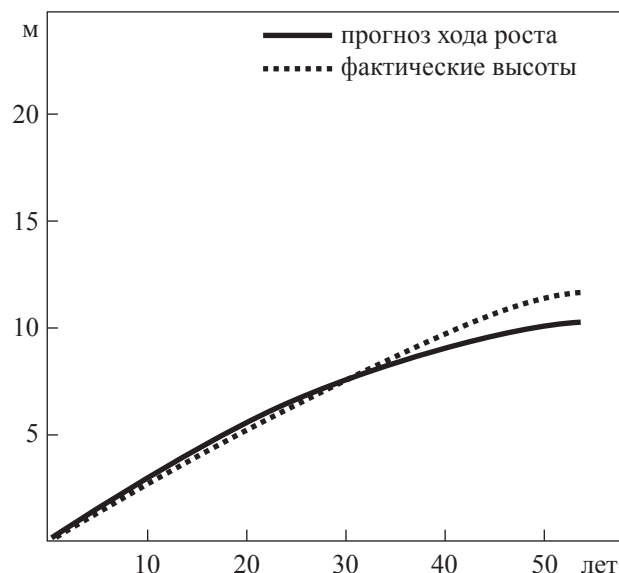


Рис. 2. Соответствие прогнозу хода роста II формы карельской березы

Fig. 2. The accordance of the growth progress of the II form of karelian birch with the forecast

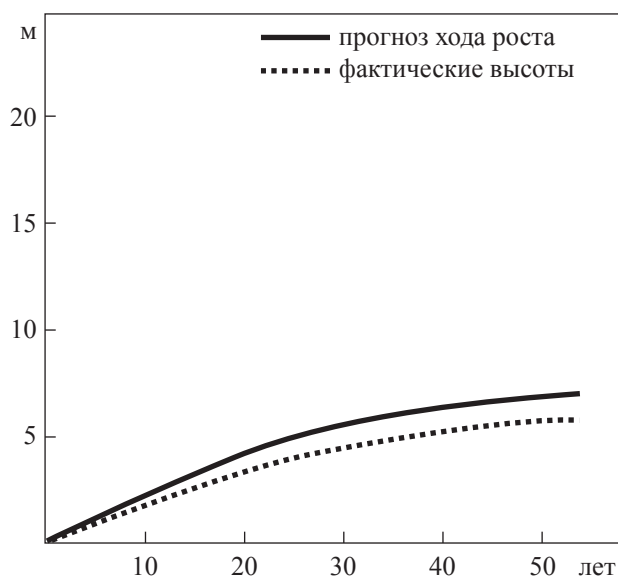


Рис. 3. Соответствие прогнозу хода роста III формы карельской березы

Fig. 3. The accordance of the growth progress of the III form of karelian birch with the forecast

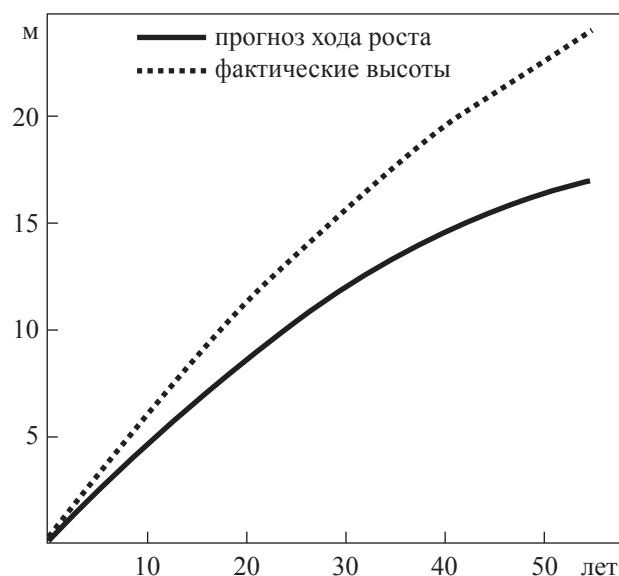


Рис. 4. Соответствие прогнозу хода роста «V» формы карельской березы

Fig. 4. The accordance of the growth progress of the «V» form of karelian birch with the forecast

$a_2^+a_2^0$, свидетельствует об отсутствии в генотипе родительских деревьев генов a_2^0 , a_2^+ и a_3^0 . Геном скрещиваемых деревьев II формы карельской березы возможен только в виде $a_0^+a_2^0$.

Попытки согласовать формовую структуру Ивантеевских культур карельской березы с предложенной генетической моделью «узорчатости», основанной на сцеплении «+»

и аллели a_i , контролирующей рост в высоту, приводят нас к целому ряду нетривиальных выводов. Узорчатость у использованных деревьев II короткоствольной формы, передается только в сцеплении с аллелью a_0 . Другие формы сцепления кроме a_0^+ отсутствуют. Но a_0 — означает отсутствие активного варианта аллели a_i , ($i \geq 1$), отсутствие прироста и гибель потомков a_0a_0 .

Узорчатые генотипы, содержащие сцепление a_1^+ или a_2^+ , если они существуют в природе, дадут при искусственном опылении потомство, отличающееся по соотношению форм роста и возможно по жизнеспособности от приведенного выше (табл. 1). Будет ли соблюдаться в таких семьях правило Т. Ruden (узорчатые:безузорчатые = 1:1), не ясно. К сожалению, все опыты семенного размножения карельской березы, допускающие массовый статистический анализ, проведены на короткоствольных деревьях.

Выводы

Исследование культур, заложенных в 1959–1960 гг. на территории Ивантеевского лесопитомника саженцами, выращенными из семян II формы карельской березы, привело нас к следующим выводам:

1. Узорчатость древесины определяется наличием моногена «+» (A по Т. Ruden). Высота карельской березы полиаллелью a_i , сцепленной в отдельных случаях с «+». В Ивантеевских культурах ген узорчатости встречен только в сцеплении a_0^+ , то есть в сочетании с отсутствием активных вариантов a_i . Генотип деревьев II формы, использованных при размножении, – $a_2^0 a_0^+$.

2. Четвертая IV форма $a_0^+ a_0^0$ (обе аллели a_i не активны), существующая гипотетически и отличающаяся наиболее медленным ростом, в Ивантеевских культурах не обнаружена. Не отмечено ее наличие и при самых первых описаниях культур.

3. Формы III ($a_0^+ a_1^0$) и II ($a_0^+ a_2^0$), обладающие наиболее ценной древесиной, относятся к наиболее медленно растущим в культурах Ивантеевского лесопитомника. Они в первую очередь выпадают из насаждений. В аппроксимациях хода роста по h II и III форм четко прослеживается отставание фактических высот от прогноза.

4. Быстрорастущая I форма карельской березы в культурах, созданных из потомства II формы, имеет генотип $a_0^+ a_3^0$ (узорчатый «+» и 3 повтора домена a в одной из аллелей). Ход роста по высоте I формы, не испытывающей угнетения в Ивантеевских культурах, точно соответствует ожиданию.

5. В Ивантеевских культурах карельской березы, созданных из семян II формы $a_2^0 a_0^+$, отсутствует быстрорастущая безузорчатая V_4 форма с 4-мя повторами домена a в аллелях a_i . Ее замещают безузорчатые деревья *Betula pendula* Roth. (L.) формы V_5 с 5-ю повторами a . Быстрорастущая прямослойная V_6 форма $a_3^0 a_3^0$ (6 повторов a) в культурах также не встречена. Ход роста по высоте безузорчатых деревьев соответствует V_5 форме березы.

6. При семенном размножении карельской березы в процессе образования гамет число повторов i домена a может изменяться. Это обстоятельство подтверждает высокую частоту конъюгации повторов и возможность неравного кроссинговера при расхождении гамет.

7. Для прогнозирования запасов ценной древесины в возрасте до 60 лет можно ориентироваться на модели хода роста в высоту, предложенные М.Г. Романовским.

8. Для увеличения выхода декоративной древесины с плантаций карельской березы, созданных из семян II формы, необходимо обеспечивать оптимальные условия развития форм замедленного роста [25–27]. Желательны рубки ухода в 10–15 лет, при которых из культуры убираются все быстрорастущие, по внешним признакам безузорчатые деревья. Возможны 2-приемные рубки в 10–12 и 15–20 лет.

Работа выполнена в рамках гранта Президента РФ для государственной поддержки биогеоэкологической научной школы НШ-1858.2014.4.

Библиографический список

1. Соколов, Н.О. Карельская береза / Н.О. Соколов – Петрозаводск: Госиздат, 1950. – 114 с.
2. Любавская, А.Я. Анализ роста культур карельской березы в Московской области / А.Я. Любавская // Сб. статей по итогам договорных научно-исследовательских работ за 1971-1972 гг. – М.: Лесная пром-сть, 1974. – С. 91–96.
3. Ruden T. Om valbjork og endedandre unormsle veddannelse hos bjork: On speckled birch («Mazerbirch») and some other forms of curled birch // Medd. Norske. Skogforsk. – 1954. – V. 43. – N 12. – P. 451–505.
4. Дубинин, Н.П. Генетика популяций и селекция / Н.П. Дубинин, Я.Л. Глембоцкий. – М.: Наука, 1967. – 592 с.

5. Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин / Под ред. А.П. Царева. – М.: Логос, 2002. – 504 с.
6. Любавская, А.Я. Узорчатость древесины некоторых видов древесных пород как селекционный признак / А.Я. Любавская // Разработка основных систем селекции древесных пород: сб. докладов. – Ч. 1. – Рига: 1982. – С. 20–21.
7. Романовский, М.Г. Статистический подход к описанию полиморфизма карельской березы / М.Г. Романовский // Генетика. – 1986. – Т. 22. – № 1. – С. 86–94.
8. Романовский, М.Г. Групповая изменчивость количественных признаков / М.Г. Романовский. – Россия: Lambert Academic Publishing, 2011. – 114 с.
9. Погиба, С.П. Популяционно-генетический анализ карельской березы / С.П. Погиба // Науч. тр. МЛТИ, 1988. – С. 18.
10. Ермаков, В.И. Механизм адаптации березы к условиям Севера / В.И. Ермаков – Л.: Наука, 1986. – 144 с.
11. Евдокимов, А.П. Биология и культура карельской березы / А.П. Евдокимов – Л.: Ленингр. ун-т, 1989. – 224 с.
12. Роне, В.М. Генетический анализ лесных популяций / В.М. Роне – М.: Наука, 1980. – 160 с.
13. Погиба, С.П. Селекционно-генетические основы плантационного разведения карельской березы: дисс. ... канд. с.-х. наук / С.П. Погиба – М., 1988. – 16 с.
14. Животовский, Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л.А. Животовский // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С.38–44.
15. Бандер, В.Л. Карельская береза в Карельской АССР / В.Л. Бандер // Тр. Латвийской с.-х. академии. – 1959. – Вып. VIII. – С. 353–365.
16. Ветчинникова, Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. / Л.В. Ветчинникова – М.: Наука, 2005. – 296 с.
17. Коровин, В.В. Структурные аномалии стебля древесных растений / В.В. Коровин, Л.Л. Новицкая, Г.А. Курносов. – М.: МГУЛ, 2003. – 279 с.
18. Новицкая, Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий / Л.Л. Новицкая. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. – 144 с.
19. Белашев, Б.З. Влияние почвенного радона на появление ростовых аномалий у березы повислой и других растений / Б.З. Белашев, В.К. Болондинский // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. – Ч. 1. – Матер. V Всероссийской конф. с междунар. участ. – Апатиты: Кольский НЦ, 2014. – С. 68–72.
20. Карельская береза <http://karber.3dn.ru/> – Загл. с экрана.
21. Погиба, С.П. Динамика развития, состояния и сохранности опытно-производственных культур карельской березы / С.П. Погиба // Леса Евразии – Белые ночи Материалы III Международной конференции молодых ученых, посвященной 200-летию Высшего лесного образования в России и 200-летию Санкт-Петербургской лесотехнической академии – М.: МГУЛ, 2003 – С. 98–99
22. Любавская, А.Я. Селекция и интродукция карельской березы: дисс... докт. с.-х. наук / А.Я. Любавская – М., 1969. – 48 с.
23. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 284 с.
24. Погиба, С.П. Методы количественной генетики в лесной селекции: Методические рекомендации к лабораторным работам / С.П. Погиба, Г.А. Курносов, Е.В. Казанцева – М.: МГУЛ, 2003. – 36 с.
25. Лаур, Н.В. Селекционные методы разведения карельской березы / Н.В. Лаур – Петрозаводск: Петр. ГУ, 2002. – 29 с.
26. Лаур, Н.В. Использование и выращивание карельской березы / Н.В. Лаур // Труды лесоинженерного факультета – Вып. 5 – Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. – С. 61–64.
27. Лаур, Н.В. Лесная селекция и семеноводство в Карелии / Н.В. Лаур – М.: МГУЛ, 2012. – 160 с.

IVANTEEVSKY BREEDS OF KARELIAN BIRCH

Kononov V.V., MFSU⁽¹⁾; **Makhrova T.G.**, Senior Lecturer MFSU⁽¹⁾; **Romanovsky M.G.**, Dr.Sci. (Biology), Forest Science Institute RAS⁽²⁾

mathilda2604@mail.ru, michrom@mail.ru

⁽¹⁾ Moscow State Forest University (MFSU), 1st Institutskaya st., 1, 141005, Mytischy, Moscow reg., Russia

⁽²⁾ Forest Science Institute RAS, Sovetskaya st., 21, 141030, vil. Uspenskoye, Odintsovsky dist., Moscow reg., Russia

The authors of the article have analyzed the form composition of one of the oldest cultures of the karelian birch in the Moscow region. Several models, according to which wood veining is inherited, are analyzed. The accordance of the real form and structure of plantations to the theoretical models is discussed. The form structure of three karelian birch cultures in the Ivanteevsky forest nursery, which grew from the seeds of «2-form» short-stem trees, was studied in 1974, 1982, 1986, 2003 and 2013. The index of population resemblance was calculated, it was estimated by means of identity criterion. Pairwise comparison of form structure of the cultures indicates their inimitable individuality during all the years of observation. During the early ages the specificity was explained by the hereditary traits of the planting material; in the next years – by the differentiated loss of forms. As the time goes, the amount of fast-growing forms in all the cultures increases, when the amount of slow-growing forms decreases. All the forms are characterized by a high degree of changeability in height and differ from each other in this criterion during all the years of observation of the cultures of the karelian birch. The growth progress in height of ornamental forms corresponds to the theoretically expected result, which is confirmed by Pearson's chi-squared test. Basing on the research carried out, the authors put forward the proposals concerning the genotypes and inheritance mechanisms of wood veining in the studied forms of the karelian birch in the cultures of the Ivanteevsky nursery forest garden.

Keywords: karelian birch, the growth progress, wood veining, form diversity

References

1. Sokolov, N.O. *Karel'skaya bereza* [Karelian birch]. Petrozavodsk: Gosizdat, 1950. 114 p.
2. Lyubavskaya, A.Ya. *Analiz rosta kul'tur karel'skoy berezy v Moskovskoy oblasti* [Analysis of crop growth of karelian birch in the Moscow region]. *Sbornik statey po itogam dogovornykh nauchno-issledovatel'skikh rabot za 1971-1972 gg.* [Collection of articles on the results of the treaty of research works for 1971-1972]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1974. pp. 91-96.
3. Ruden T. Om valbjork og endedandre unormsle veddannelser hos bjork: On speckled birch («Mazerbirch») and some other forms of curled birch. *Medd. Norske. Skogforsk.* 1954. V. 43. N 12. pp. 451-505.
4. Dubinin, N.P., Glembotskiy, Ya.L. *Genetika populyatsiy i selektsiya* [Population genetics and breeding]. Moscow: Nauka, 1967. 592 p.
5. Tsarev, A.P., Pogiba, S.P., Trenin V.V. *Selektsiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod* [Breeding and reproduction of forest tree species]. Moscow: Logos, 2002. 504 p.
6. Lyubavskaya, A.Ya. *Uzorchatost' drevesiny nekotorykh vidov drevesnykh porod kak selektsionnyy priznak* [The intricacy of some wood species as breeding grounds]. *Razrabotka osnovnykh sistem selektsii drevesnykh porod* [Development of the basic breeding systems of tree species]. Riga: 1982. pp. 20-21.
7. Romanovskiy, M.G. *Statisticheskiy podkhod k opisaniyu polimorfizma karel'skoy berezy* [Statistical approach to the description of polymorphism karelian birch]. *Genetika* [Genetics] 1986. T. 22. № 1. pp. 86-94.
8. Romanovskiy, M.G. *Grupovaya izmenchivost' kolichestvennykh priznakov* [Group variability of quantitative traits]. Moscow: Lambert Academic Publishing, 2011. 114 p.
9. Pogiba, S.P. *Populyatsionno-geneticheskiy analiz karel'skoy berezy* [Population genetic analysis of karelian birch]. Scientific papers of MFTI. 1988. p. 18.
10. Ermakov, V.I. *Mekhanizm adaptatsii berezy k usloviyam Severa* [The adaptation mechanism of the birch to the conditions of the North]. Leningrad: Nauka, 1986. 144 p.
11. Evdokimov, A.P. *Biologiya i kul'tura karel'skoy berezy* [Biology and culture of karelian birch]. Leningrad: Leningr. un-t, 1989. 224 p.
12. Rone, V.M. *Geneticheskiy analiz lesnykh populyatsiy* [Genetic analysis of forest populations]. Moscow: Nauka, 1980. 160 p.
13. Pogiba, S.P. *Selektsionno-geneticheskie osnovy plantatsionnogo razvedeniya karel'skoy berezy: dis... kand. s.-kh. nauk* [Breeding and genetic basis of plantation cultivation karelian birch: dissertation of candidate of agricultural sciences]. Moscow, 1988. 16 p.
14. Zhivotovskiy, L.A. *Pokazateli populyatsionnoy izmenchivosti po polimorfnykh pri-znakam* [Indicators of population variability in polymorphic characteristics]. *Fenetika populyatsiy* [The population phenetics]. Moscow: Nauka, 1982. pp. 38-44.
15. Bander, V.L. *Karel'skaya bereza v Karel'skoy ASSR* [Karelian birch in the Karelian ASSR]. *Tr. Latviyskoy s-kh akademii* [Scientific papers of the Latvian Academy of agriculture] 1959. Vyp. VIII. pp. 353-365.
16. Vetchinnikova, L.V. *Karel'skaya bereza i drugie redkie predstaviteli roda Betula L.* [Karelian birch and other rare species Betula L.]. Moscow: Nauka, 2005. 296 p.
17. Korovin, V.V., Novitskaya, L.L., Kurnosov G.A. *Strukturnye anomalii steblya drevesnykh rasteniy* [Structural abnormalities of the stem of woody plants]. Moscow: MGUL, 2003. 279 p.
18. Novitskaya, L.L. *Karel'skaya bereza: mekhanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalii* [Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2008. 144 p.
19. Belashev, B.Z., Bolondinskiy V.K. *Vliyanie pochvennogo radona na poyavlenie rostovykh anomalii u berezy povisloy i drugikh rasteniy.* [The influence of soil gas radon concentration on the appearance of growth abnormalities in birch and other plants]. *Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya.* [Environmental problems of the Northern regions and their solutions]. Materialy V Vserossiyskoy konf. s mezhdunar. uchast. Ch.1. Apatity: Kol'skiy NTs, 2014. pp. 68-72.
20. *Karel'skaya bereza* [Karelian birch] [Elektronnyy resurs]: *sayt o karel'skoy bereze* [the website of karelian birch]. Rezhim dostupa: <http://karber.3dn.ru>.
21. Pogiba, S.P. *Dinamika razvitiya, sostoyaniya i sokhrannosti opytно-proizvodstvennykh kul'tur karel'skoy berezy* [Dynamics of development, status and security of experimental-industrial cultures karelian birch]. *Lesa Evrazii – Belye nochi Materialy III Mezhdunarodnoy konferentsii molodykh uchenykh, posvyashchennoy 200-letiyu Vysshego lesnogo obrazovaniya v Rossii i 200-letiyu Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii* [Forests of Eurasia – White nights. Proceedings of III International conference of young scientists, dedicated to the 200th anniversary of Higher forestry education in Russia and the 200th anniversary of St.-Petersburg forest technical Academy] Moscow: MGUL, 2003. pp. 98-99.
22. Lyubavskaya, A.Ya. *Selektsiya i introduktsiya karel'skoy berezy. Avtoref. diss... dokt. s.-kh. nauk* [Selection and introduction of Karelian birch: dissertation of doctor of agricultural sciences]. Moscow, 1969. 48 p.
23. Mamaev, S.A. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy* [Forms of intraspecific variation of woody plants]. Moscow: Nauka, 1973. 284 p.
24. Pogiba, S.P., Kurnosov G.A., Kazantseva E.V. *Metody kolichestvennoy genetiki v lesnoy selektsii: Metodicheskie rekomendatsii k laboratornym rabotam* [Methods of quantitative genetics in forest breeding: guidelines for laboratory work]. Moscow: MGUL, 2003. 36 p.
25. Laur, N.V. *Selektsionnye metody razvedeniya karel'skoy berezy* [Methods of breeding karelian birch]. Petrozavodsk: Petr. GU, 2002. 29 p.
26. Laur, N.V. *Ispol'zovanie i vyrashchivanie karel'skoy berezy* [The use and cultivation of Karelian birch]. *Trudy lesoinzhenerenogo fakul'teta* [Scientific papers of the faculty of forest engineering]. V. 5. Petrozavodsk: PetrGU, 2005. pp. 61-64.
27. Laur, N.V. *Lesnaya selektsii i semenovodstvo v Karelii* [Forest selection and seed production in Karelia]. Moscow: MGUL, 2012. 160 p.