

УДК 582.632.1:574.3

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Л. В. Ветчинникова¹, А. Ф. Титов^{2,3}

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

³ Отдел комплексных научных исследований ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия

В статье приведены результаты сравнительного анализа пространственной и возрастной структуры популяций широко распространенной в Евразии березы повислой – *Betula pendula* Roth и уникального представителя европейской лесной дендрофлоры – карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Проанализированы многочисленные факты и наблюдения (ареалы, пространственное распределение, плотность насаждений, экологические ниши, конкурентоспособность, жизненные формы, возрастные группы, продолжительность жизни), которые показали наличие между ними значительных различий. По мнению авторов, это, наряду с другими биологическими характеристиками, убедительно свидетельствует о генетически детерминированной обособленности карельской березы от березы повислой и подтверждает ранее сделанный вывод о правомочности рассмотрения ее в качестве самостоятельного вида.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; береза повислая; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; карельская береза; популяции; пространственная структура; возрастная структура.

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov. SPATIAL AND AGE STRUCTURE OF SILVER BIRCH AND CURLY BIRCH POPULATIONS

The article reports the results of an analysis of the spatial and age structure of the populations of silver birch, *Betula pendula* Roth – a common birch in Eurasia, and a unique representative of the European forest tree flora – curly birch, *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Numerous facts and observations (distribution ranges and patterns, stand density, ecological niches, competitiveness, life forms, age cohorts, life span) were analyzed, exhibiting significant differences between them. The authors believe that this, alongside other biological characteristics, is weighty evidence that separateness of curly birch from silver birch is genetically determined, and supports the earlier conclusion that curly birch qualifies as an independent species.

Keywords: *Betula pendula* Roth; silver birch; *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; curly birch; populations; spatial structure; age structure.

Введение

Одной из важнейших характеристик популяций является ее структура, которая формируется на основе биологических особенностей вида, его взаимодействия с другими видами и под влиянием факторов внешней среды [Алтухов и др., 2004]. Особый интерес вызывает изучение структуры популяций древесных растений, которые имеют важное экономическое значение или находятся на грани исчезновения. Именно такими древесными породами среди компонентов аборигенной лесной дендрофлоры Европы являются береза повислая *Betula pendula* Roth и ее разновидность карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Первая из них находит широкое хозяйственное использование, а вторая включена в региональные Красные книги двух субъектов Российской Федерации и отнесена к категории 2/EN, то есть к числу исчезающих, находящихся в опасном состоянии видов (Endangered) [Красная..., 2010, 2020].

Особенности структуры популяций этих представителей рода *Betula* L. в общих чертах описаны нами ранее [Ветчинникова, Титов, 2020a]. В настоящей работе более подроб-

но рассматриваются вопросы, отражающие пространственную и возрастную структуру их популяций.

Пространственная структура популяций

Ареал. Береза повислая имеет широкий сплошной ареал на Евразийском континенте, от Атлантики до Восточной Сибири (табл., рис. 1). В Скандинавии и на северо-западе европейской части России береза повислая наряду с другими видами формирует северную границу распространения древесной растительности, тогда как на восточно-европейском Севере преобладают ель и береза, а от Урала до Чукотки – лиственница [Крючков, 1976; Odland, 1994; Wielgolaski, 2005].

Несмотря на то что ареал березы повислой охватывает почти всю территорию лесной зоны Евразии, наиболее часто она встречается в лесах Европы. Например, в Северной Европе ее доля в общем объеме древостоя составляет от 11 до 16%, в странах Балтии – от 17 до 28%, в то время как в Центральной и Южной Европе – всего несколько процентов [Нунунен et al., 2010].

Особенности пространственной и возрастной структуры популяций березы повислой и карельской березы
Features of the spatial and age structure of the silver birch and curly birch populations

Структура популяций Population structure	Береза повислая Silver birch	Карельская береза Curly birch
Пространственная Spatial structure		
Ареал Range	Сплошной, широкий Continuous, wide	Дизъюнктивный, локальный Disjunctive, local
Пространственное распределение Spatial placement	Лесообразующая порода Forest-forming species	Одиночное или групповое Single or group
Плотность насаждений Planting density	Высокая High	Низкая Low
Экологическая ниша Ecological niche	Леса, сухие и бедные местообитания Forests. Dry and poor habitats	Открытые места, часто неблагоприятные для других древесных видов Open areas that are often unfavorable for other tree species
Конкуренетоспособность Competitiveness	Высокая High	Крайне низкая Extremely low
Жизненные формы Life form	Дерево Tree	От дерева до кустарника Varying from a tree to a shrub
Возрастная Age structure		
Возрастные группы Age groups	От ювенильных (j) до сенильных (s) From juvenile (j) to senile (s)	Преобладают средневозрастные (g_2) и старые генеративные (g_3) деревья Middle-aged trees (g_2) and generative trees (g_3) prevail
Продолжительность жизни Life span	120–150 лет 120–150 years	100 лет и более 100 or more years



Рис. 1. Ареал березы повислой [по: Чухина, Багмет, 2007]

Fig. 1. The range of the silver birch [after: Chukhina, Bagmet, 2007]

Основной лесообразующей породой береза повислая является и на территории европейской части России. Так, в Московской области в виде чистых по составу насаждений и совместно с другими породами (елью, сосной, осиной, липой и др.) она занимает более 40% от общей площади лесов и 37% от всего запаса древостоев [Василевич, 1996; Маслов и др., 2019]. В Карелии лесные насаждения с преобладанием березы составляют около 11% [Государственный..., 2021].

Карельская береза согласно существующей ботанической номенклатуре считается разновидностью березы повислой, но произрастает исключительно в Европе, и то не повсеместно, а только на территории стран Балтийского региона [Ветчинникова, Титов, 2019, 20206]. В целом ее ареал имеет локальный и дизъюнктивный (прерывистый) характер (табл., рис. 2). К настоящему времени природные популяции карельской березы сохранились на территории Беларуси, России (главным образом в Карелии), Швеции, Финляндии и Польши, причем в одних популяциях их количество исчисляется единицами, а в других – несколькими десятками и только иногда сотнями или тысячами (рис. 2). Отдельно растущие деревья или их группы изредка встречаются в Норвегии, Словакии и Эстонии. На территории ряда стран к началу 21 века она исчезла совсем (Германия, Чехия, Дания, Литва).



Рис. 2. Ареал карельской березы в начале 21 века (места произрастания, где количество деревьев > 50, отмечены точками)

Fig. 2. The range of the curly birch at the beginning of the 21st century (those growing areas where the number of trees is more than 50 are represented by dots)

Пространственное распределение. Береза повислая формирует мелколиственные леса в умеренной и холодной зонах Евразии и/или может выступать в качестве примеси к другим древесным породам (чаще к хвойным). Благодаря высокой экологической пластичности она является одним из тех видов, которые первыми занимают открытые территории после лесных пожаров, вырубок или при зарастании сельскохозяйственных земель. В то же время она легко поселяется в лесу на месте так называемых «окон в пологе леса» в качестве примеси к другим породам [Смирнова, Бобровский, 2001; Попов, 2017]. Прежде всего это обусловлено ее обильным плодоношением и высокой скоростью роста [Богданов, 1974; Fischer et al., 2002; Hynynen et al., 2010; Феклистов, Амосова, 2013].

На всем протяжении ареала у березы повислой, подобно другим лесообразующим породам, наблюдается активное естественное возобновление, которое осуществляется главным образом за счет семенного размножения. Однако плодоношение является нерегулярным: высокоурожайные годы чередуются с годами средне- и слабоурожайными, что связано преимущественно с погодными условиями года, предшествующего урожаю [Sarvas, 1948; Ермаков, 1970; Koski, Tallqvist, 1978; Каледа, 1985; Данченко, 1990; Бажина и др., 2018].

Широкий и непрерывный ареал березы повислой, обильное плодоношение, распространение пыльцы и семян на большие расстояния способствуют увеличению генетического разнообразия ее популяций и уровня их внутри- и межвидовой дифференциации [Hamrick et al., 1992].

Благодаря способности к вегетативному возобновлению береза повислая может восстанавливать надземные органы, частично поврежденные или утраченные в результате действия тех или иных абиотических или биотических факторов. В то же время при искусственном вегетативном размножении ее обоснованно принято относить к трудноукореняемым растениям.

Карельская береза, как и береза повислая, является светолюбивой породой, но в отличие от нее не способна образовывать леса и конкурировать с ней в местах их контакта (часто оказываясь в подчиненном ярусе) (табл.). Поэтому в отличие от березы повислой она растет, как правило, одиночно или небольшими группами преимущественно на открытых или полуоткрытых участках, чаще встречаясь на опушках лесов и по берегам водоемов (~ 70%), на бывших пашнях и пастбищах (~ 20%). Отдельные деревья и небольшие груп-

пы можно обнаружить вдоль придорожной полосы (~ 10%) [Ветчинникова, Титов, 2020а].

Наличие одиночных деревьев может свидетельствовать как о распаде ранее существовавшей популяции, так и о начале новой, но не получившей пока своего развития. В любом случае низкая численность вида почти всегда свидетельствует о его уязвимости. Наблюдения за популяциями карельской березы, которые ведутся в Республике Карелия с определенной периодичностью на протяжении почти 100 лет, также указывают на важность сохранения относительно большой численности ее популяций. На примере заонежских популяций (Медвежьегорский район Республики Карелия) можно со значительной долей уверенности говорить о том, что при численности карельской березы до 1 тыс. растений (южная часть Заонежья, охранная зона музея-заповедника «Киж») популяция погибает примерно в течение 50 лет, в то время как популяция, включающая 2–3 тыс. деревьев (ботанический заказник «Анисимовщина»), существует стабильно на протяжении гораздо более длительного времени (100 лет и более) [Ветчинникова и др., 2013].

На современном этапе наибольшей численностью характеризуются популяции, находящиеся на территории Республики Беларусь, площадь которых составляет от нескольких сот квадратных метров до нескольких гектаров. Но и здесь, как и в других странах, они распределены неравномерно. Согласно данным последних лет, наибольшие ресурсы карельской березы сосредоточены в Могилевской области (более 55%), наименьшие – в Брестской (менее 1%) [Сидор и др., 2016]. Суммарный запас древесины карельской березы в Беларуси оценивался в 2008 г. в 40 тыс. м³ [Пугачевский, 2008], к 2016 г. он снизился до 15 тыс. м³ [Сидор и др., 2016].

Серьезной проблемой для выживания популяций редких видов растений, к которым относится карельская береза, является фрагментация ареалов [Meffe, Carroll, 1994; Злобин и др., 2013]. Например, популяции карельской березы, расположенные в северной (~ 62° с. ш., Финляндия и Россия) и южной (~ 52° с. ш., Республика Беларусь) частях ее ареала, удалены друг от друга примерно на 1300 км с севера на юг в пределах одной географической долготы (~ 30° в. д.). Конкретные местонахождения локальных популяций карельской березы также зачастую значительно удалены друг от друга, поэтому обмен пыльцой не происходит или затруднен не только между растениями разных популяций, но даже в пределах одной популяции. К тому же жизнеспособность пыльцы

у карельской березы, как и у большинства видов древесных, резко падает с увеличением времени, затраченного на преодолеваемое расстояние. Также далеко не все семена достигают подходящих для их развития микроклиматических условий, а всхожесть заметно ослабевает уже на следующий год. Добавим, что из-за низкой эффективной численности популяций у карельской березы наблюдается ограничение и в количестве деревьев-опылителей. В результате, наряду с другими причинами, естественное возобновление у карельской березы выражено очень слабо и практически на всем протяжении ареала у нее отсутствует жизнеспособный подрост [Ветчинникова, Титов, 2021].

Плотность насаждения. Важным показателем характеристики популяций является ее плотность или среднее число особей на единицу занимаемой ею площади. Между плотностью популяции и ее численностью существует очевидная зависимость: с повышением численности популяционная плотность будет возрастать. Низкая плотность популяции, как известно, обуславливает снижение уровня воспроизводства особей, но способствует их выживанию; высокая, напротив, содействует репродукции, но снижает выживаемость потомства, усиливая их внутривидовую конкуренцию [Nilsson et al., 2002].

Являясь светолюбивой породой, береза повислая сохраняет свою жизнеспособность и активный рост в древостое только тогда, когда растет в условиях с относительно большими расстояниями между деревьями и низким уровнем их конкуренции. Считается, что в благоприятных условиях в зрелом возрасте у березы от 65 до 77% общей биомассы приходится на стволовую древесину, около 7% – на пень и 11–23% – на крону (ветви и листья) [Niemistö, 2013]. С возрастом насаждения биомасса стволовой древесины увеличивается, а доля ветвей уменьшается. Однако на развитие и кроны, и стебля в значительной степени влияет плотность насаждения. Исследования, проведенные на территории ряда стран, показали, что в березовых древостоях количество деревьев может варьировать от 8 до 18 тыс. шт./га, как, например, в Латвии [Dreimanis, 2002], или даже от 17 до 40 тыс. шт./га, как в Швеции [Karlsson, Albrektson, 2000]. Однако при такой высокой плотности насаждений рост растений в высоту значительно опережает прирост по диаметру ствола на фоне слабого развития кроны. Считается, что для полноценного роста и развития доля кроны должна составлять не менее 50% от высоты дерева [Niemistö, 2013]. Опытным путем также показано, что прирост у березы по-

вислой существенно снижается при уменьшении освещенности [Perala, Alm, 1990]. Своевременное прореживание обеспечивает улучшение световых условий и способствует развитию кроны. Напротив, отсроченные мероприятия по уходу уже не могут улучшить ситуацию.

В разных странах Северной Европы рекомендуемая плотность для березовых насаждений варьирует от 1600 до 2500 деревьев на гектар с дальнейшим проведением рубок ухода [Niemistö, 1995a, b; Cameron, 1996; Zalitis, Zalitis, 2007; Niemistö et al., 2008; Hagqvist, Mikkola, 2008]. В частности, первое прореживание сопровождается изъятием каждого второго дерева и проводится в возрасте 20–25 лет, когда растения достигнут высоты 14–16 м [Niemistö, 1995b, 2013]. К этому времени нижние ветви уже отмирают и частично опадают. В результате происходит усиление радиального прироста. После второго прореживания рекомендуется оставлять не более 400 деревьев на 1 гектар [Hynynen, 1993; Velling et al., 2002].

Карельская береза, как было отмечено выше, произрастает преимущественно на открытых или полукрытых участках. В случае высокой плотности древостоя и конкуренции за элементы минерального питания, по-видимому, включаются механизмы самоизреживания, в результате чего наиболее сильные деревья занимают доминирующее положение, а карельская береза переходит во второй ярус и постепенно засыхает. Однако замечено, что «пограничные» особи карельской березы, расположенные по периметру древостоя, отличаются более крупными размерами по сравнению с одновозрастными особями, расположенными внутри лесного сообщества (рис. 3, А). По всей вероятности, морфометрические характеристики растений карельской березы не слишком сильно зависят от площади почвенного питания, а более важным фактором, определяющим темпы их роста и накопление биомассы, выступают световые условия. Подтверждением является, в частности, тот факт, что у «пограничных» особей происходит изменение направления роста ствола и даже формы кроны: дерево становится наклонным и флагообразным (рис. 3, Б) в сторону открытых пространств и/или наибольшей освещенности, что не свойственно березе повислой.

При создании искусственных насаждений карельскую березу семенного происхождения, как и березу повислую, рекомендуется высаживать с плотностью посадки от 1600 до 2000 шт./га [Hagqvist, Mikkola, 2008]. Если посадочный материал получен путем клонального микроразмножения, то плотность посадки



А



Б

Рис. 3. Наклоненная форма кроны карельской березы на опытных участках (Агробиологическая станция КарНЦ РАН, пригород г. Петрозаводска) (А) и флагообразная – в природной популяции (ботанический заказник «Анисимовщина», Медвежьегорский район, Республика Карелия) (Б)

Fig. 3. Slanted crown of the curly birch in the KarRC RAS Forest Research Institute's experimental plots (Agrobiological Research Station of the Karelian Research Centre RAS in Petrozavodsk suburbs) (A), and flag-shaped crown in a natural population (Anisimovshchina Botanical Reserve, Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia) (B)

значительно уменьшается и варьирует от 400 до 800 шт./га. Хорошие результаты достигнуты в случае смешанной посадки растений семенного происхождения (1200 шт./га) и полученных в культуре *in vitro* (400 шт./га). Поскольку карельская береза требует больше света, чем береза повислая, первое прореживание проводится в возрасте от 10 до 13 лет при высоте деревьев от 7 до 9 м [Velling et al., 2002].

Оценка влияния полноты насаждений на рост и развитие карельской березы позволила сделать заключение о том, что преобладание карельской березы в природных условиях на территории Беларуси обусловлено, скорее всего, относительно низкой полнотой древостоев (степенью сомкнутости крон деревьев), равной преимущественно 0,6 [Сидор и др., 2016]. На территории Карелии степень сомкнутости древесного полога составляет, как правило, 0,8 и выше, при которой уровень освещенности является недостаточным для нормального роста и развития карельской березы.

Экологическая ниша. Береза повислая встречается почти во всех лесорастительных зонах за исключением крайних северных (тундровых) и крайних южных (пустынных и субтропических) районов и считается неприхотливой древесной породой. Однако чаще она

произрастает на возвышенных местах с низким уровнем грунтовых вод, выбирая сухие и бедные местообитания (табл.) [Мигалина и др., 2010; Нунунен et al., 2010; Попов, 2017]. Она также легко переносит засушливые периоды, во время которых листва желтеет и даже опадает [Богданов, 1974]. Она не слишком требовательна к теплу, легко переносит поздневесенние заморозки. Береза считается почвоулучшающей породой, поскольку снижает кислотность почвы, обогащает ее элементами минерального питания, особенно азотом [Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Consensus..., 2003; Феклистов, Амосова, 2013]. Береза повислая активно реагирует на световой фактор: снижение освещенности ведет к уменьшению прироста и дальнейшему засыханию растений. Однако в молодом возрасте теневыносливость березы значительно выше, чем в зрелом.

Накопленные к настоящему времени сведения об условиях произрастания карельской березы опровергают мнение о ее приуроченности к определенному типу почв. Она успешно растет как на бедных песчаных, так и на каменистых почвах [Соколов, 1950; Kosonen et al., 2004]. Относительно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям и произрастание в местах, менее благоприятных для других древесных пород, объясняется, по всей

видимости, ее низкой конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш, причем с достаточно высокой освещенностью. Почвенное питание у карельской березы, как и у березы повислой, осуществляется преимущественно за счет эктотрофной микоризы, которая, как известно, не является видоспецифичной. На плодородных почвах она также хорошо растет и развивается, но только при условии отсутствия конкуренции с другими древесными породами.

Конкурентоспособность. Береза повислая, как сказано выше, одной из первых древесных пород поселяется на открытых местах и плохо переносит затенение. Она отличается быстрым ростом (особенно в первое десятилетие), создает благоприятную среду для подселения хвойных пород, в частности ели, выполняя тем самым важную фитоценотическую роль в таежной зоне [Ермаков, 1986; Нунунен et al., 2010]. Различный характер роста березы и ели на ранних этапах их развития, очевидно, снижает уровень конкуренции между этими двумя видами [Mielikäinen, 1985; Agestam, 1985; Mielikäinen, Valkonen, 1995]. Некоторые авторы полагают, что высокая конкурентоспособность березы повислой обусловлена хорошо развитой корневой системой [Гроздова, 1979; Данченко, 1990; Феклистов, Амосова, 2013]. При этом березовые насаждения относят в разряд временных типов леса, в противоположность хвойным деревьям, которые образуют коренные типы леса [Любавская, 1981].

Карельская береза характеризуется крайне низкой конкурентоспособностью относительно других древесных пород, и прежде всего сопутствующих, которая отражается на ростовых и формообразовательных процессах, на репродукции и особенно на продолжительности ее жизни [Ветчинникова, 2005; Ветчинникова, Титов, 2021]. Наиболее сильное угнетение, как правило, она испытывает со стороны эдификаторов сообществ, причем не столько в результате корневой конкуренции за питательные вещества и воду, сколько за уровень освещенности кроны.

Установлено, что при высокой плотности насаждений карельская береза до появления признаков узорчатости растет интенсивно и не уступает по высоте березе повислой [Евдокимов, 1989; Побирушко, 1992; Курносов, 1993]. В этот период, по всей вероятности, происходит активное развитие корневой системы и повышенное насыщение ризосферы микробным населением, продукты жизнедеятельности которого активно используются растениями. Но через 10–15 лет, по мере усиления

затенения в результате смыкания крон рядом растущих безузорчатых особей или сопутствующих пород, карельская береза высокоствольной формы роста снижает темпы роста в высоту и переходит в подчиненный ярус. Растения, имеющие короткоствольную и кустообразную форму роста, уже на этом этапе не выдерживают конкуренцию с другими, более быстро растущими листовыми породами и, как правило, отмирают.

Можно предположить, что в условиях слабого влияния конкурентных отношений численность популяций карельской березы в 100–500 особей вполне способна обеспечить ее выживание и сохранность в течение длительного времени. Но в случае более ощутимого влияния конкурентных отношений потребуются существенно бóльшая численность популяции, возможно, 1 тыс. деревьев и более [Ветчинникова, Титов, 2020б].

Жизненные формы. Береза повислая относится к листопадным однодомным раздельнополюм деревьям. Как правило, она имеет один прямой ствол с широкой яйцевидно-конической кроной, концы ветвей обычно свешиваются. Она характеризуется быстрым ростом и в благоприятных условиях может достигать 25–30 м в высоту и 80 см в диаметре ствола. Кора в нижней части ствола образует толстый слой корки, с глубокими трещинами, в верхней части она белая [Богданов, 1974; Consensus..., 2003; Нунунен et al., 2010]. Образование белой бересты начинается примерно с 8–10 лет, в более раннем возрасте кора имеет красновато-коричневый или буро-желтый цвет [Ветчинникова, 2004]. При изучении формового разнообразия березы в древостоях Карелии по характеру коры, энергии роста и деловым качествам древесины у березы повислой П. Н. Мегалинский [1950] установил две формы: грубокорую и серокожую. Позднее у березы повислой, растущей в центральной полосе России, по внешнему строению коры Н. Б. Гроздова [1965] выделила шесть форм: ромбовиднотрещиноватую, неяснотрещиноватую, продольнотрещиноватую, груботрещиноватую, слоистокорую, шероховатокорую. При порослевом возобновлении возможно развитие многоствольных деревьев, которые образуются из спящих и придаточных почек у основания пней ранее срубленных деревьев.

Карельская береза в отличие от березы повислой, как правило, ниже по высоте, крона у нее более редкая, «плакучесть» ветвей почти отсутствует, кора более грубая. Также она характеризуется разнообразием жизненных форм: от одноствольного дерева



Рис. 4. Основные формы роста карельской березы: высокоствольная (А), короткоствольная (Б), кустообразная (В)
 Fig. 4. Trunk shapes in the curly birch: with stripes (A), with small protuberances (Б), and with necks and muffs (B)

до многоствольного дерева-куста и/или кустарника [Соколов, 1950] (табл., рис. 4). Это прежде всего отражает биологические особенности карельской березы, придает ей дополнительную пластичность и расширяет возможности роста в различных условиях. Среди жизненных форм преобладают деревья, обычно с четко выраженным главным стволом, который часто бывает разветвленным. Высота деревьев, как правило, варьирует от 1 до 25 м (бывает и выше), диаметр ствола – от 5 до 40 см (изредка больше). Наличие узорчатой текстуры в древесине можно установить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости, внешне различимые на поверхности ствола (рис. 5).

Полиморфизм карельской березы определил различные подходы к ее классификации. В настоящее время наиболее объективной считается классификация карельской березы по форме роста и типу поверхности ствола. Так, среди древовидных форм по форме роста выделяют: *высокоствольную* (с хорошо выраженным стволом и кроной, расположенной на высоте от 1,5–2,0 м и выше), *короткоствольную* (стволовая часть до 1,5–2,0 м с разветвлен-

ной кроной) и *кустообразную* (укороченный, но явно выраженный ствол от 10 см до 1,0 м, несущий раскидистую крону) (рис. 4), а по типу поверхности ствола – *шаровидноутолщенную*, *мелкобугорчатую* и *ребристую* (рис. 5). Встречаются и смешанные типы.

Ведущая роль в формовом составе популяций карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста – в среднем около 60 %, на долю высокоствольной приходится 10 %, а кустообразная составляет 30 % и выше, причем количество последних достоверно возрастает по направлению с севера на юг [Ветчинникова, Титов, 2021]. В северной части ареала преобладают деревья с мелкобугорчатым типом поверхности ствола – до 70 %, шаровидноутолщенный тип имеют около 25 % особей, а ребристый – не более 5 %. В направлении к южной части ареала увеличивается количество деревьев с шаровидноутолщенным типом поверхности ствола и почти выравнивается с мелкобугорчатыми, а деревья с ребристой поверхностью ствола практически не встречаются. В целом, несмотря на территориальное разобщение популяций в долготном и широт-



Рис. 5. Типы поверхности ствола карельской березы: мелкобугорчатый (А), шаровидноутолщенный (Б) и ребристый (В)

Fig. 5. Types of surface of the Karelian birch trunk: small-knobby (A), spherical thickened (Б), and ribbed (В)

ном направлениях, зафиксировано значительное сходство деревьев по форме роста и типу поверхности ствола.

Попутно следует сказать о ледяной березе (Eisbirke, Ice birch), которая, так же как и карельская, имеет выпуклости на поверхности ствола и волнистую текстуру древесины с перламутровым оттенком (похожим на лед, что и определило ее название), но отличается от последней значительно более тонкой корой и отсутствием темно-коричневых включений в древесине. В настоящее время ледяная береза является флористической редкостью и, как правило, сопутствует карельской березе в популяциях северной части ее ареала (преимущественно в Швеции, Финляндии и России – в Республике Карелия и Ленинградской области), а также в семенном потомстве произрастающих здесь деревьев. Некоторые финские исследователи [Saarnio, 1976; Raulo, Sirén, 1978; Ruynänen, Ruynänen, 1986; Kosonen et al., 2004] относят ледяную березу к карельской и выделяют как особый тип (кольчатая).

Добавим, что в случае многоствольной (гнездовидной) формы роста у карельской березы при порослевом возобновлении на месте ранее спиленных или срубленных деревьев в сформированной группе могут присутствовать стволы, не только имеющие узорчатую текстуру в древесине (визуально проявляется в виде выпукло-

стей на поверхности ствола), но и без признаков «узорчатости» (выпуклости на поверхности ствола отсутствуют). Это объясняется тем, что кроме порослевых побегов карельской березы, которые всегда наследуют узорчатую древесину, в «гнезде» оказались стволы, происходящие из семян, случайно попавших в благоприятные условия на поверхность разлагающегося пня от стоящих рядом берез с обычной текстурой.

Возрастная структура популяций

Возрастные группы. Положение вида в биоценозе, как известно, определяет не только численность, но и возрастной состав популяции. Популяции березы повислой, как правило, представлены растениями всех возрастных групп – ювенильными (j), имматурными (im), виргинильными (v), молодыми генеративными (g₁), средневозрастными генеративными (g₂), старыми генеративными (g₃), постгенеративными субсенильными (ss) и сенильными (s) деревьями. Приблизительно равная доля деревьев разных возрастных групп обеспечивает успешное естественное возобновление березы повислой путем семенного размножения (редко отводками или порослью) и вполне устойчиво поддерживает пространственную структуру ее популяций (табл.).

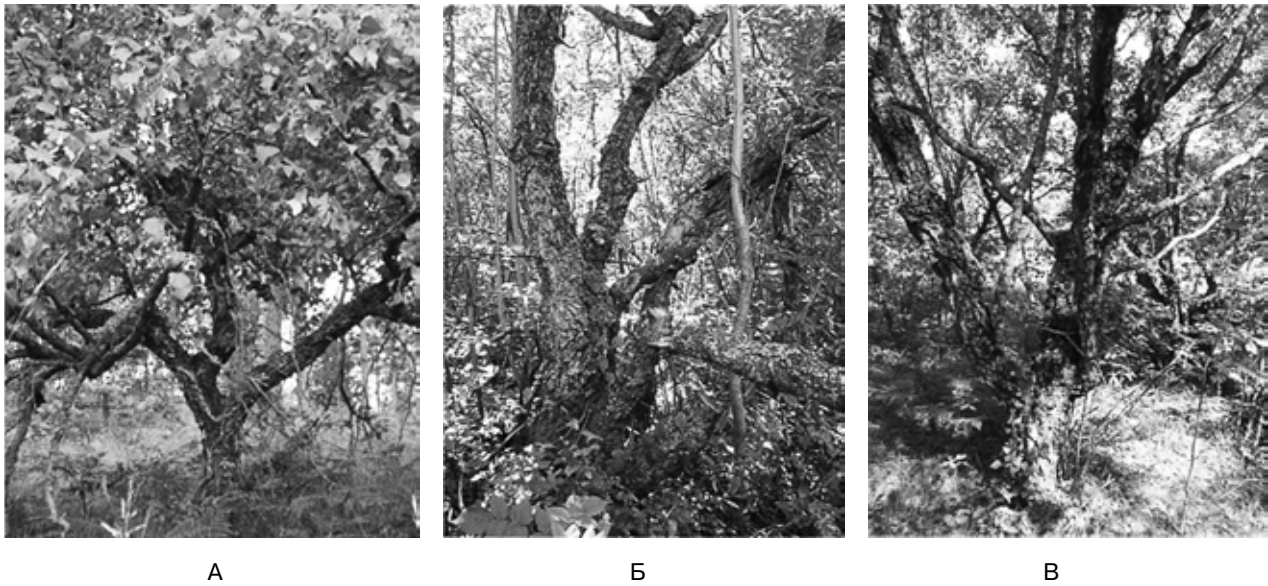


Рис. 6. Деревья карельской березы в возрасте 100 лет и более в условиях Швеции (провинция Смоланд, Småland) (А), России (Республика Карелия, Медвежьегорский район) (Б) и Республики Беларусь (Могилевская область) (В)

Fig. 6. Curly birch trees aged 100 years or more in Sweden (Småland Province) (A), Russia (Medvezhyegorsky District, Republic of Karelia) (B), and Republic of Belarus (Mahilyow Region) (B)

В отличие от березы повислой, в природных популяциях карельской березы в настоящее время по возрастному составу преобладают средневозрастные (около 60%) и старые генеративные (более 30%) деревья. На протяжении всего ареала зафиксированы постгенеративные особи (субсенильные) и даже сенильные (табл., рис. 6). Высокая репродуктивная способность и большое количество семян могли бы способствовать активному семенному возобновлению карельской березы. Однако жизнеспособный подрост у карельской березы встречается очень редко. Это говорит о том, что ее естественное возобновление в природных условиях выражено слабо, а появляющиеся проростки и растения, по всей вероятности, погибают, находясь еще в ювенильном состоянии. Поэтому в естественных условиях фактически отсутствуют популяции карельской березы, включающие растения всех возрастных групп. При этом следует учитывать тот факт, что на ранних этапах развития выявить виргинильные особи удастся с трудом: хотя рисунок в древесине у карельской березы начинает формироваться уже в первый-второй год развития [Щетинкин, Щетинкина, 2018], но визуально он обычно проявляется только к 8–10 году развития, то есть при переходе растений от виргинильной стадии к генеративной (рис. 7).

Исходя из того, что соотношение численности прегенеративных растений и генеративных значительно меньше единицы, популяции

карельской березы являются сокращающимися [Одум, 1986]. На это же указывает факт отсутствия или малочисленность и виргинильных, и молодых генеративных растений.

Продолжительность жизни. По данным многих авторов, продолжительность жизненного цикла у березы повислой составляет от 100 лет и выше [Kleinschmit, 2002] (табл.), хотя рост в высоту у нее почти полностью останавливается, как правило, в возрасте 50–60 лет. Плодоношение у березы повислой наступает довольно рано, в возрасте 4–6 лет (в условиях свободного роста отдельно стоящих деревьев), а в насаждениях (при высокой плотности) – значительно позднее.

Обследование природных популяций карельской березы, проведенное нами в последние годы, показало, что на всей территории ее ареала встречаются деревья, возраст которых составляет 100 лет и более (рис. 6). Наличие довольно большого количества субсенильных и сенильных растений свидетельствует, что биологический возраст карельской березы в благоприятных условиях примерно соответствует большинству наиболее распространенных видов рода *Betula* (100–140 лет) и является не столь коротким, как считалось ранее (50–60 лет) [Raulo, Sirén, 1978; Ермаков, 1986; Mikkela, 1992; Сидор и др., 2016 и др.]. Однако подобная точка зрения вполне объяснима, поскольку в силу низкой конкурентоспособности карель-



А



Б

Рис. 7. Виргинильные особи карельской березы с характерными для нее внешними признаками ствола в природных условиях России (Республика Карелия, о. Кизи) (А) и на плантации в Швеции (населенный пункт Келарне, Kälärne) (Б)

Fig. 7. Virginia specimens of the curly birch with characteristic external features of the trunk in the natural conditions of Russia (Republic of Karelia, Kizhi Island) (А) and on plantations in Sweden (settlement of Kelarne, Kälärne) (Б)

ской березы по сравнению с другими быстрорастущими лесными породами к 30–40 годам при возрастании плотности древостоя она начинает уступать в развитии другим деревьям и, как правило, постепенно полностью выпадает из лесного ценоза. Более того, вследствие полиморфизма жизненных форм у карельской березы скорость радиального прироста не соотносится с возрастом, в результате даже одновозрастные деревья по величине диаметра ствола могут сильно различаться. Заметим, что определенные трудности вызывает и прямой подсчет годичных колец у карельской березы из-за их волнисто-изгибающихся линий, характерных для узорчатой древесины.

Плодоношение у карельской березы начинается примерно в 10-летнем возрасте, а у привитых растений или полученных путем клонального микроразмножения оно может происходить уже на второй или третий год их выращивания.

Заключение

Леса, находящиеся на территории Европы, характеризуются значительным разнообразием древесных пород, но только пять из них имеют

широкий ареал [Лихачев, 1959]. Среди лиственных пород ведущее место здесь занимает береза, которая представлена березой повислой *Betula pendula* L. и березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Уникальным представителем европейской лесной дендрофлоры является карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, которая в ботанической литературе к настоящему времени закрепились как разновидность березы повислой.

Сведения о распространении березы повислой в пределах европейской тайги представлены во многих публикациях разных лет. Однако специальных исследований, характеризующих особенности ее распределения в ареале и возрастной структуре популяций, сравнительно немного. Еще менее изучена в этом плане карельская береза, хотя интерес к ней проявляют многие исследователи.

Результаты собственных исследований и анализ литературы позволили представить сравнительную характеристику пространственной и возрастной структуры природных популяций березы повислой и карельской березы, которая, как нам представляется, сложилась в результате эволюционных процессов, происшедших в роде *Betula*, и под влиянием

природно-климатических, фитоценологических и антропогенных факторов. В частности, если ареал березы повислой охватывает почти всю территорию лесной зоны Евразии, то карельская береза встречается только точечно (кроме Беларуси) и исключительно в северо-западной части континентальной Европы, что, по всей вероятности, прежде всего связано с природно-климатическими особенностями данной территории, которые способствовали формированию у нее собственных способов и механизмов приспособления к определенным местообитаниям, а также с фитоценологическими взаимоотношениями.

Широкому пространственному распределению березы повислой и поддержанию устойчивой возрастной структуры ее популяций способствовали обильное плодоношение, высокая скорость роста и конкурентоспособность. В частности, с увеличением плотности древостоев у березы повислой усиливается скорость вертикального роста на фоне торможения радиального, при этом крона становится более компактной, что повышает ее конкурентоспособность по отношению к другим сопутствующим породам и позволяет ей образовывать леса, поддерживая при этом в популяциях приблизительно равную долю деревьев разных возрастных групп. В отличие от березы повислой карельская береза не способна образовывать леса, расти в насаждениях с высокой плотностью и конкурировать с ней (и с другими сопутствующими породами) в местах их контакта. Особенностью карельской березы является и то, что при негативном воздействии на нее фитоценологической среды она способна «уходить» из лесного сообщества в менее благоприятные для других древесных пород экологические ниши и местообитания. Очевидно, этому способствует полиморфизм ее жизненных форм (от дерева до кустарника), а также в определенной мере и узорчатая текстура древесины, благодаря которой произошло усиление механической функции ствола и возникла возможность накопления большого количества запасных веществ и их использования при ухудшении внешних условий.

Фрагментированный ареал, низкая конкурентоспособность по отношению к березе повислой и другим сопутствующим древесным породам, а также неконтролируемые рубки (с целью заготовки высокоценной древесины) привели к значительному сокращению не только общей численности карельской березы в природных условиях [Нагqvist, Mikko-la, 2008; Щурова, 2011; Ветчинникова, Титов,

2018], но и к изменению возрастной структуры ее популяций. В природных популяциях карельской березы в настоящее время преобладают средневозрастные и старые генеративные деревья. В границах ареала можно встретить постгенеративные деревья, возраст которых составляет 100 лет и более, в то время как прегенеративные растения (виргинильные и молодые генеративные) обнаруживаются крайне редко. При ограниченном количестве деревьев-опылителей карельская береза в отдельные годы, когда «стираются» фенологические различия с наиболее близкородственными видами, легко скрещивается с березой повислой и березой пушистой, в результате чего число особей с узорчатой древесиной в потомстве резко уменьшается и может составлять всего 2–3%, редко достигая 25%. Наряду с другими причинами это обуславливает низкий уровень естественного возобновления карельской березы. Однако в искусственных условиях (в теплицах) и при контролируемом опылении в естественных условиях доля растений с характерными для нее признаками и свойствами составляет в потомстве 90% и более [Ветчинникова, Титов, 2021]. Это говорит о генетической детерминации и устойчивом наследовании признака «узорчатая древесина» не только при вегетативном, но и при семенном размножении карельской березы, подтверждая ее генетическую обособленность от березы повислой.

Таким образом, несмотря на близкое родство и то, что ареалы березы повислой и карельской березы во многом совпадают, пространственная и возрастная структура их популяций значительно различаются. Последнее, наряду с другими важными биологическими характеристиками [Ветчинникова, Титов, 2019], позволяет говорить не только о генетической обособленности карельской березы от березы повислой, но и подтверждает ранее сделанный вывод [Ветчинникова, Титов, 2020в] о правомерности рассмотрения ее в качестве самостоятельного вида.

Работа осуществлялась при поддержке научно-образовательного центра мирового уровня «Российская Арктика: новые материалы, технологии и методы исследования» и при финансовом обеспечении из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН – тема № 0185-2021-0018, Институт биологии КарНЦ РАН – тема № 0218-2019-0074, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Литература

- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Курбатова О. Л., Политов Д. В., Евсюков А. Н., Жукова О. В., Захаров И. А., Моисеева И. Г., Столповский Ю. А., Пухальский В. А., Поморцев А. А., Упелниек В. П., Калабушкин Б. А. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 620 с.
- Бажина Е. В., Скрипальщикова Л. Н., Барченков А. П. Особенности плодоношения березы повислой в красноярской лесостепи // Сибирский лесной журнал. 2018. № 6. С. 112–120.
- Богданов П. Л. Дендрология. М.: Лесн. пром-ть, 1974. 240 с.
- Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 11. С. 1–13.
- Ветчинникова Л. В. Береза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты) / Ред. А. Ф. Титов. М.: Наука, 2004. 183 с.
- Ветчинникова Л. В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. / Ред. А. Ф. Титов. М.: Наука, 2005. 269 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018. Т. 103, № 2. С. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи совр. биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020а. Т. 140, № 6. С. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020б. № 6. С. 9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020в. № 1. С. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021. 243 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2020 г. / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия. Ред. А. Н. Громцев, О. Л. Кузнецов, А. Е. Курило, Е. В. Веденцова. Петрозаводск, 2021. С. 119–120.
- Гроздова Н. Б. Березы. М.: Лесн. пром-ть, 1979. 67 с.
- Гроздова Н. Б. Древесина различных форм березы бородавчатой и пушистой // Лесн. журн. 1965. № 2. С. 127–130.
- Данченко А. М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука, 1990. 204 с.
- Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 228 с.
- Ермаков В. И. Посевные качества семян березы карельской от свободного и контролируемого опыления // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 503–512.
- Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Каледа В. М. Биология плодоношения березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесостепных районах Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1985. 20 с.
- Красная книга Владимирской области. Владимир: Транзит-ИКС, 2010. С. 95.
- Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа, 2020. С. 86–87.
- Крючков В. В. Чуткая Субарктика. М.: Наука, 1976. 137 с.
- Курносков Г. А. Возрастная изменчивость березы карельской в культурах центральной части зоны смешанных лесов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1993. 18 с.
- Лихачев А. И. Некоторые данные по биологии березы пушистой и бородавчатой // Уч. зап. Орловск. пед. ин-та. 1959. Т. 14, вып. 5. С. 107–119.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесн. пром-ть, 1978. 158 с.
- Любавская А. Я. Селекция и семеноводство лиственных древесных пород. М., 1981. 119 с.
- Маслов А. А., Баранов О. Ю., Сирин А. А. Идентификация видов березы в заболоченных лесах Центра Русской равнины по результатам молекулярно-генетического анализа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 177–187. doi: 10.1134/S0024114819020062
- Мегалинский П. Н. О некоторых лесоводственных свойствах берез в связи с характером коры // Труды ЛТА. 1950. Вып. 68. С. 39–48.
- Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. 2010. № 4. С. 257–265.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Побирушко В. Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника. Минск, 1992. Вып. 31. С. 31–39.
- Попов С. Ю. Ценотическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общ. биологии. 2017. Т. 78, № 2. С. 61–73.
- Пугачевский А. В. Карельская береза в Беларуси. Минск, 2008. 8 с.
- Сидор А. И., Ковалевич А. И., Луферова Н. С., Ревяко И. Д., Мальцева Л., Фомин Е. А. Карелка: Что имеем ... // Лесное и охотничье хозяйство. 2016. № 11. С. 18–23.
- Смирнова О. В., Бобровский М. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. издат. КФССР, 1950. 116 с.

Феклистов П. А., Амосова И. Б. Морфолого-физиологические и экологические особенности березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в таежной зоне. Архангельск: ИПЦ САФУ, 2013. 214 с.

Щетинкин С. В., Щетинкина Н. А. К формированию узорчатой древесины карельской березы // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2018. № 51. С. 180–186.

Щурова М. Л. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 306–309.

Чухина И. Г., Багмет Л. В. Дикие родичи культурных растений. Ареал *Betula pendula* Roth. (Березы повислой, бородавчатой) // Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения [Электронный ресурс]. URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula_pendula/map/index.html (дата обращения: 13.10.2021).

Agestam E. A Growth simulator for mixed stands of pine, spruce and birch in Sweden. Department of Forest Yield Research // Swedish Univ. of Agricultural Sci. Report 15. 1985. P. 1–150.

Cameron A. D. Managing birch woodlands for the production of quality timber // Forestry. 1996. Vol. 69. P. 357–371.

Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth) // Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology. 2003. No. 28. Environ. Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris. 46 p.

Dreimanis V. A. Die Bewirtschaftung von Birkenbeständen in Lettland // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 465–470.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy. 2008. 168 p.

Hamrick J. L., Godt M. J. W., Sherman-Broyles S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests. 1992. Vol. 6. P. 95–124. doi: 10.1007/BF00120641

Hynynen J. Self-thinning models for even-aged stands of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* // Scand. J. For. Res. 1993. Vol. 8. P. 326–336.

Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe // Forestry. 2010. Vol. 83, no. 1. P. 103–119. doi: 10.1093/forestry/cpp035

Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 17–32.

Karlsson A., Albrektson A. Height development of *Betula* and *Salix* species following precommercial thinning at various stump heights: 3-year results // Scand. J. For. Res. 2000. Vol. 15. P. 359–367.

Kleinschmit J. Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 470–475.

Koski V., Tallqvist R. Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees // Folia For. 1978. Vol. 364. P. 1–60.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väitalo H., Visakoivu. Curly birch. Metsälehti Kustannus. 2004. 208 p.

Meffe G. K., Carroll G. K. Principles of conservation biology. Sinauer Associates. 1994. 600 p.

Mielikäinen K. Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands // Commun. Inst. For. Fenn. 1985. Vol. 133. P. 1–79.

Mielikäinen K., Valkonen S. Kaksijaksoisen kuusi-koivu sekametsän kasvu // Folia For. Metsätieteen aikakauskirja. 1995. P. 81–97.

Mikkelä H. Guide to the Montell trail in the Punkaharju experimental area // The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. 27 p.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*) // Scand. J. For. 1995a. Res. 10. P. 235–244.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the growth and yield of silver birch (*Betula pendula*) // Scand. J. For. Res. 1995b. Vol. 10. P. 245–255.

Niemistö P. Effect of growing density on biomass and stem volume growth of downy birch stands on peatland in Western and Northern Finland // Silva Fennica. 2013. Vol. 47, no. 4. P. 1–24. doi: 10.14214/sf.1002

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p.

Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M., Welander T. Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden // For. Ecol. Manage. 2002. Vol. 16. P. 133–145.

Odland A. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet (*Betula pubescens*, *B. pendula*, and *B. nana*). Their distribution, establishment and response to the environment in Norway). NINA Oppdragsmelding 292. 1994. 50 s.

Perala D. A., Alm A. A. Regeneration silviculture of birch – a review // For. Ecol. Manage. 1990. Vol. 32. P. 39–77.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fenn. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 245–252.

Ryynänen L., Ryynänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture // Silva Fenn. 1986. Vol. 20, no. 2. P. 139–147.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa // Folia Forestalia. 1976. No. 263. P. 3–28.

Sarvas R. A research on the regeneration of birch in South Finland // Commun. Inst. For. Fenn. 1948. Vol. 35. P. 1–91.

Velling V. P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? // Forst und Holz. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 459–465.

Wielgolaski F. E. History and environment of the Nordic mountain birch // Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests / Caldwell M. M. et al. (eds). Ecological Studies. Vol. 180. Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.

Zalitis T., Zalitis P. Growth of young stands of silver birch (*Betula pendula* Roth) depending on pre-commercial thinning intensity // Balt For. 2007. Vol. 13. P. 61–67.

Поступила в редакцию 14.10.2021

References

Altukhov Yu. P., Salmenkova E. A., Kurbatova O. L., Politov D. V., Evsyukov A. N., Zhukova O. V., Zakharov I. A., Moiseeva I. G., Stolpovskii Yu. A., Pukhal'skii V. A., Pomortsev A. A., Upelniak V. P., Kalabushkin B. A. Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeistviyakh [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. Ed. Yu. P. Altukhov. Moscow: Nauka, 2004. 620 p.

Bazhina E. V., Skripal'shchikova L. N., Barchenkova A. P. Osobennosti plodonosheniya berezy povisloi v krasnoyarskoi lesostepi [Fruiting specifics of drooping birch in the Krasnoyarsk forest-steppe]. *Sibirskii lesnoi zhurn.* [Sib. J. For. Sci.]. 2018. No. 6. P. 112–120. doi: 10.15372/SJFS20180610

Bogdanov P. L. Dendrologiya [Dendrology]. Moscow: Lesn. prom-t', 1974. 240 p.

Chukhina I. G., Bagmet L. V. Dikie rodichi kul'turnykh rastenii. Areal *Betula pendula* Roth. (Berezy povisloi, borodavchatoi) [Wild relatives of cultivated plants. Natural habitat of *Betula pendula* Roth. (silver birch, warty)]. *Agroekol. atlas Rossii i sopredel'nykh stran: ekonomicheski znachimye rast., ikh bolezni, vrediteli i sornye rasteniya* [Agroecol. atlas of Russia and neighboring countries: economically significant plants, their diseases, pests, and weeds]. URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Betula_pendula/map/index.html (accessed: 13.10.2021).

Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii okruzhayushchei sredy Respubliki Kareliya v 2020 g. [State report on the state of the environment in the Republic of Karelia in 2020]. *Ministerstvo prirod. resursov i ekol. Respubliki Kareliya* [Ministry of Nat. Resources and Ecol. of the Republic of Karelia]. Eds. A. N. Gromtsev, O. L. Kuznetsov, A. E. Kurilo, E. V. Vedentsova. Petrozavodsk, 2021. P. 119–120.

Grozdova N. B. Berezy [Birches]. Moscow: Lesn. prom-st', 1979. 67 p.

Grozdova N. B. Drevesina razlichnykh form berezy borodavchatoi i pushistoi [Wood of various forms of warty and downy birch]. *Lesn. zhurn.* [Forestry J.]. 1965. No. 2. P. 127–130.

Danchenko A. M. Populyatsionnaya izmenchivost' berezy [Population variability of birch]. Novosibirsk: Nauka, 1990. 204 p.

Evdokimov A. P. Biologiya i kul'tura karel'skoi berezy [Biology and crop of curly birch]. Leningrad: LGU Publ., 1989. 228 p.

Ermakov V. I. Posevnye kachestva semyan berezy karel'skoi ot svobodnogo i kontroliruemogo opyleniya [Sowing qualities of seeds of Karelian birch from free and controlled pollination]. *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo* [Forest genetics, selection, and seed production]. Petrozavodsk: Kareliya, 1970. P. 503–512.

Ermakov V. I. Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa [Mechanisms of birch adaptation to the conditions of the North]. Leningrad: Nauka, 1986. 144 p.

Kaleda V. M. Biologiya plodonosheniya berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v lesostepnykh raionakh Zapadnoi Sibiri [The biology of fruiting of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the forest-steppe regions of Western Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Krasnoyarsk, 1985. 20 p.

Krasnaya kniga Vladimirskei oblasti [The Red Data Book of the Vladimir Region]. Vladimir: Tranzit-IKS, 2010. P. 95.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [The Red Data Book of the Republic of Karelia]. Belgorod: Constant, 2020. P. 86–87.

Kryuchkov V. V. Chutkaya Subarktika [Sensitive Subarctic]. Moscow: Nauka, 1976. 137 p.

Kurnosov G. A. Vozrastnaya izmenchivost' berezy karel'skoi v kul'turakh tsentral'noi chasti zony smeshannykh lesov [Age variability of the curly birch in the cultures of the central part of the mixed forest zone]: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. Moscow, 1993.

Likhachev A. I. Nekotorye dannye po biologii berezy pushistoi i borodavchatoi [Some data on the biology of downy and warty birches]. *Uch. zap. Orlovsk. ped. in-ta* [Proceed. Orel Pedagogical Inst.]. 1959. Vol. 14, iss. 5. P. 107–119.

Lyubavskaya A. Ya. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Moscow: Lesn. prom-t', 1978. 158 p.

Lyubavskaya A. Ya. Seleksiya i semenovodstvo listvennykh drevesnykh porod [Selection and seed production of deciduous tree species]. Moscow, 1981. 119 p.

Maslov A. A., Sirin A. A., Baranov O. Yu. A molecular genetics study of silver and downy birches in peatland and paludified forest types in the center of the east European plain. *Contemporary Probl. Ecol.* 2019. Vol. 12, no. 7. P. 703–710. doi: 10.1134/S1995425519070084

Megalinskii P. N. O nekotorykh lesovodstvennykh svoistvakh berez v svyazi s kharakterom kory [On some silvicultural properties of birches in connection with the nature of the bark]. *Trudy LTA* [Proceed. Forest Engineering Acad.]. 1950. Iss. 68. P. 39–48.

Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Changes of leaf morphology in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along a zonal-climatic transect in the Urals and Western Siberia. *Russ. J. Ecol.* 2010. Vol. 41, no. 4. P. 293–301.

Odum E. P. Ecology. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1963.

Pobirushko V. F. Rasprostranenie i izmenchivost' berezy karel'skoi v Belarusi [Distribution and variability of the Karelian birch in Belarus]. *Botanika* [Botany]. Minsk: Navuka i tekhnika, 1992. Iss. 31. P. 31–39.

Popov S. Yu. Tsenoticheskoe raspredelenie i ekologicheskie predpochteniya *Betula pendula* i *Betula pubescens* v Tsentral'noi Rossii [Coenotic distribution and ecological preferences of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Central Russia]. *Zhurn. obshchei biol.* [J. General Biol.]. 2017. Vol. 78, no. 2. P. 61–73.

Pugachevskii A. V. Karel'skaya bereza v Belarusi [The curly birch in Belarus]. Minsk, 2008.

Sidor A. I., Kovalevich A. I., Lufierova N. S., Revyakol D., Mal'tseva L., Fomin E. A. Karelka: Chto imeem... [Karelka: What we have...]. *Lesnoe i okhotnich'e khozyaistvo* [Forestry and Game Husbandry]. 2016. No. 11. P. 18–23.

Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. Ontogenez dereva i ego otrazhenie v strukture i dinamike rastitel'nogo i pochvennogo pokrova [Ontogeny of a tree and its reflection in the structure and dynamics of vegetation and soil cover]. *Ekol.* [Ecol.]. 2001. No. 3. P. 177–181.

Sokolov N. O. Karel'skaya bereza [Karelian birch]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karelo-Finskoi SSR, 1950. 116 p.

Feklistov P. A., Amosova I. B. Morfoloogo-fiziologicheskie i ekologicheskie osobennosti berezy povislvi (*Betula pendula* Roth.) v taezhnoi zone [Morphological, physiological and ecological features of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the taiga zone]. Arkhangel'sk: IPTS SAFU, 2013. 214 p.

Shchetinkina S. V., Shchetinkina N. A. K formirovaniyu uzorchatoi drevesiny karel'skoi berezy [Formation of patterned wood of the curly birch]. *Aktual. probl. lesn. kompl.* [Topical Iss. Forestry Complex]. 2018. No. 51. P. 180–186.

Shchurova M. L. Sostoyanie nasazhdenii karel'skoi berezy v Respublike Kareliya [State of the Karelian birch plantations in the Republic of Karelia]. *Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenii pod vozdeistviem faktorov sredy: Mat. mezhdunar. konf. (Petrozavodsk, 20–24 iyunya 2011)* [Structural and functional deviations from the normal growth and development of plants under the influence of environmental factors: Proceed. int. conf. (Petrozavodsk, June 20–24, 2011)]. Petrozavodsk, 2011. P. 306–309.

Vasilevich V. I. Nezabolochennyye berezovyye lesa Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii [Non-boggy birch forests of the North-West of European Russia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 1996. Vol. 81, no. 11. P. 1–13.

Vetchinnikova L. V. Bereza: voprosy izmenchivosti (morfo-fiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty) [Birch: Variability problems (morpho-physiological and biochemical aspects)]. Ed. A. F. Titov. Moscow: Nauka, 2004. 183 p.

Vetchinnikova L. V. Karel'skaya bereza i drugie redkie predstaviteli roda *Betula* L. [Karelian birch and other rare representatives of the genus *Betula* L.]. Ed. A. F. Titov. Moscow: Nauka, 2005. 269 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza v zakaznikakh Respubliki Kareliya: istoriya, sovremennoe sostoyanie i problemy [Karelian birch in sanctuaries in the Republic of Karelia: history, current state, and problems]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2018a. Vol. 103, no. 2. P. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza – unikal'nyi biologicheskii ob'ekt [Karelian birch, a unique biological object]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2019. Vol. 139, no. 5. P. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Osobennosti struktury populyatsii karel'skoi berezy [Specific characteristics of curly birch population structure]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 2020b. No. 6. P. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. O granitsakh areala karel'skoi berezy [On the boundaries of the Karelian birch range]. *Izv. vuzov. Lesn. zhurn.* [Russ. Forestry J.]. 2020b. No. 6. P. 9–21.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: a variety or a separate species? *Izv. vyssh. uchebn. zaved., lesn. zh.* [Proceed. Higher Ed. Inst. Forestry J.]. 2020b. No. 1. P. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karel'skaya bereza: vazhneishie rezul'taty i perspektivy issledovaniya [Curly birch: major research results and prospects for future research]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2021. 243 p.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Karel'skaya bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 312 p.

Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: Theory and research methods]. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. 432 p.

Agestam E. A Growth simulator for mixed stands of pine, spruce and birch in Sweden. Department of Forest Yield Research. Swedish Univ. of Agricultural Sci. Report 15. 1985. P. 1–150.

Cameron A. D. Managing birch woodlands for the production of quality timber. *Forestry*. 1996. Vol. 69. P. 357–371.

Consensus document on the biology of European white birch (*Betula pendula* Roth). *Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology*. 2003. No. 28. Environ. Directorate Organization for Economic Cooperation and Development. Paris. 46 p.

Dreimanis V. A. Die Bewirtschaftung von Birkenbeständen in Lettland. *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 465–470. (In German)

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy. 2008. 168 p. (In Finnish)

Hamrick J. L., Godt M. J. W., Sherman-Broyles S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*. 1992. Vol. 6. P. 95–124. doi: 10.1007/BF00120641

Hynynen J. Self-thinning models for even-aged stands of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula*. *Scand. J. For. Res.* 1993. Vol. 8. P. 326–336.

Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry*. 2010. Vol. 83, no. 1. P. 103–119. doi: 10.1093/forestry/cpp035

Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P. Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobot.* 2002. Vol. 37. P. 17–32.

Karlsson A., Albrektson A. Height development of *Betula* and *Salix* species following precommercial thinning at various stump heights: 3-year results. *Scand. J. For. Res.* 2000. Vol. 15. P. 359–367.

Kleinschmit J. Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis. *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 470–475. (In German)

Koski V., Tallqvist R. Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed crop of forest trees. *Folia For*. 1978. Vol. 364. P. 1–60.

Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väliälä H., Visakoivu. Curly birch. Metsälehti Kustannus. 2004. 208 p. (In Finnish)

Meffe G. K., Carroll G. K. Principles of conservation biology. *Sinauer Associates*. 1994. 600 p.

Mielikäinen K. Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands. *Commun. Inst. For. Fenn*. 1985. Vol. 133. P. 1–79.

Mielikäinen K., Valkonen S. Kaksijaksoisen kuusi-koivu sekametsän kasvu. *Folia For*. Metsätieteen aikakauskirja. 1995. P. 81–97. (In Finnish)

Mikkelä H. Guide to the Montell trail in the Punkaharju experimental area. The Finnish Forest Research Institute. Helsinki, 1992. 27 p.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). *Scand. J. For*. 1995a. Res. 10. P. 235–244.

Niemistö P. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the growth and yield of silver birch (*Betula pendula*). *Scand. J. For. Res*. 1995b. Vol. 10. P. 245–255.

Niemistö P. Effect of growing density on biomass and stem volume growth of downy birch stands on peatland in Western and Northern Finland. *Silva Fennica*. 2013. Vol. 47, no. 4. P. 1–24. doi: 10.14214/sf.1002

Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Velling P., Heräjärvi H., Verkasalo E. Koivun karvatus ja käyttö. Hämeenlinna: Karisto Oy, 2008. 254 p. (In Finnish)

Nilsson U., Gemmel P., Johansson U., Karlsson M., Welander T. Natural regeneration of Norway spruce,

Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *For. Ecol. Manage*. 2002. Vol. 16. P. 133–145.

Odland A. Bjørkeartenes spredning, etablering og samspill med naturmiljøet (*Betula pubescens*, *B. pendula*, and *B. nana*). Their distribution, establishment and response to the environment in Norway). *NINA Oppdragsmelding* 292. 1994. 50 p. (In Norwegian)

Perala D. A., Alm A. A. Regeneration silviculture of birch – a review. *For. Ecol. Manage*. 1990. Vol. 32. P. 39–77.

Raulo J., Sirén G. Neljän visakoivikon päätehakuun tuotos ja tuotto. *Silva Fenn*. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 245–252. (In Finnish)

Ryyänänen L., Ryyänänen M. Propagation of adult curly birch succeeds with tissue culture. *Silva Fenn*. 1986. Vol. 20, no. 2. P. 139–147.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa. *Folia Forestalia*. 1976. No. 263. P. 3–28. (In Finnish)

Sarvas R. A research on the regeneration of birch in South Finland. *Commun. Inst. For. Fenn*. 1948. Vol. 35. P. 1–91.

Velling V. P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? *Forst und Holz*. 2002. Vol. 57, no. 15/16. P. 459–465. (In German)

Wielgolaski F. E. History and environment of the Nordic mountain birch. *Caldwell M. M. et al. (eds)*. Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests. Ecological Studies. Vol. 180. Berlin; Heidelberg: Springer, 2005. P. 3–18.

Zalitis T., Zalitis P. Growth of young stands of silver birch (*Betula pendula* Roth) depending on pre-commercial thinning intensity. *Balt For*. 2007. Vol. 13. P. 61–67.

Received October 14, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

главный научный сотрудник лаб. лесных биотехнологий, д. б. н.

Институт леса КарНЦ РАН,

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: vetchin@krc.karelia.ru

тел.: (8142) 768160

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической физиологии растений, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.

Институт биологии КарНЦ РАН

главный научный сотрудник

Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН,

Федеральный исследовательский центр

«Карельский научный центр РАН»

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,

Россия, 185910

эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

tel.: (8142) 768160

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

Department for Multidisciplinary Scientific Research,

Karelian Research Centre,

Russian Academy of Sciences

11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia

e-mail: titov@krc.karelia.ru