

УДК 582.632.1

## КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Л. В. Ветчинникова<sup>1\*</sup>, А. Ф. Титов<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), \*vetchin@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

<sup>3</sup> Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

В статье представлены наиболее важные и интересные результаты исследований карельской березы, полученные сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН на протяжении более чем полувековой истории института. Приводятся количественные показатели, отражающие динамику выхода основных публикаций (монографии, статьи в отечественных и зарубежных научных журналах, статьи в сборниках научных статей, учебные пособия), а также результатов интеллектуальной деятельности (патенты, ноу-хау, базы данных) ученых института. Их анализ свидетельствует о большом и по-прежнему неослабевающем интересе к этому уникальному объекту лесной дендрофлоры, что подтверждается возросшим в последние годы количеством публикаций. Подчеркивается, что в ходе многолетних полевых и лабораторных исследований накоплен значительный научный материал, который существенно обогатил современные знания о признаках и свойствах карельской березы, ее отличительных особенностях. Указаны направления исследований, имеющие как прикладной, так и фундаментальный характер, в рамках которых в перспективе можно ожидать получение наиболее интересных результатов, позволяющих глубже понять биологическую природу карельской березы и которые дадут, по мнению авторов, возможность найти уже в ближайшие годы правильные подходы к решению проблемы сохранения ее генофонда, а в дальнейшем и ее расширенного воспроизводства.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; карельская береза; результаты и перспективы исследований

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: некоторые итоги и перспективы исследований // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 100–110. doi: 10.17076/eb1698

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН – тема № 121061500082-2, Институт биологии КарНЦ РАН – тема № FMEN-2022-0004, Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

## L. V. Vetchinnikova<sup>1\*</sup>, A. F. Titov<sup>2,3</sup>. CURLY BIRCH: SOME RESEARCH TAKEAWAYS AND PROSPECTS

<sup>1</sup> Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), \*vetchin@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

<sup>3</sup> Department for Multidisciplinary Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The article describes the most important and interesting curly birch research results obtained by staff of the Forest Research Institute KarRC RAS over the institute's more than half-century history. Quantitative indicators of the dynamics of major publications (monographs, articles in Russian and foreign journals, articles in collected volumes, textbooks) and of intellectual property (patents, know-how, databases) produced by scientists working at the Institute are reported. Their analysis shows that interest in this unique member of the forest flora is great and unflagging, as evidenced by the growing number of recent publications. We emphasize that long-term studies in the field and in the laboratory have produced extensive scientific material, substantially enriching our knowledge of the traits and properties of curly birch, its distinctive features. We indicate the research areas of applied as well as theoretical nature where one can potentially expect to obtain the most interesting results providing a deeper insight into the biological nature of curly birch and which, as the authors believe, will very soon help discover adequate approaches to preservation of the plant's gene pool and to its extended reproduction in the long run.

**Keywords:** *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; curly birch; research takeaways and prospects

**For citation:** Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: some research takeaways and prospects. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 100–110. doi: 10.17076/eb1698

**Funding.** The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS – thematic area No. 121061500082-2, Institute of Biology KarRC RAS – thematic area No. FMEN-2022-0004, Department for Multidisciplinary Research KarRC RAS).

Первые сведения о карельской березе, которая отличается от своих ближайших сородичей прежде всего высокоценной узорчатой текстурой в древесине, относятся к XVIII веку. Сто лет спустя в 1857 г. благодаря отечественному ученому К. Е. Мерклину карельская береза получила современное латинское название *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti. Однако, вероятно, из-за отсутствия полного описания ее отличительных особенностей, систематическое положение, предложенное К. Е. Мерклиным, утвердилось не сразу, а целенаправленно изучать карельскую березу как биологический объект стали только в начале XX века, примерно в одно время в Финляндии и России.

В России основоположником изучения карельской березы является ученый-лесовод Н. О. Соколов (рис. 1, А), который с 1928 г. непосредственно участвовал в организации и проведении поисковых работ по выявлению мест произрастания карельской березы в различных

районах Карелии [Соколов, 1950]. Он же в 1957 г., в год образования Института леса в Карельском филиале АН СССР (ныне Институт леса ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» – ИЛ КарНЦ РАН), организовал создание первых опытных участков карельской березы на территории Агробиологической станции (АБС) Института биологии Карельского филиала АН СССР в пригороде г. Петрозаводска. В дальнейшем исследования карельской березы получили постоянную «прописку» в тематике НИР ИЛ КарНЦ РАН, где они активно ведутся на протяжении практически всей 65-летней истории института. Попутно следует отметить значительный вклад в изучение карельской березы других ученых: А. Я. Любавской – в Московской области, А. П. Евдокимова – в Ленинградской, С. Н. Багаева – в Костромской, Н. Е. Косиченко – в Воронежской, а также ряда исследователей из Финляндии, Швеции, Словакии, Латвии, Республики Беларусь [Ветчинникова, Титов, 2021a].



*Рис. 1.* Карельская береза и ее исследователи в XX веке: Н. О. Соколов (А); В. И. Ермаков (Б); выращивание сеянцев карельской березы в условиях теплицы (В); С. Н. Зими́на, Л. В. Ко́нина (Ветчинникова), З. Д. Бума́гина, Л. А. Ба́рильская (Г); клоны карельской березы, полученные путем прививки, в возрасте 5 лет (Д) и спустя 25 лет (Е)

*Fig. 1.* Curly birch and its researchers in the 20<sup>th</sup> century: N. O. Sokolov (A); V. I. Ermakov (B); growing curly birch seedlings in a greenhouse (B); S. N. Zimina, L. V. Konina (Vetchinnikova), Z. D. Bumagina, L. A. Baril'skaya (Г); grafted curly birch clones at 5-year age (Д) and 25 years later (Е)

Н. О. Соколов оказался одним из первых, кто наиболее подробно описал отличительные признаки карельской березы и предложил классифицировать ее по форме роста (высоко-, короткоствольная или кустообразная) [Соколов, 1950]. Заслуга Н. О. Соколова заключается и в том, что он изменил представление о карельской березе, утолщения на стволах которой многие считали капом. Необходимо добавить, что к 1949 г. были сделаны первые анатомо-морфологические описания узорчатой текстуры в древесине карельской березы, а также ее отличий от обычной (прямоволокнистой) древесины, характерной для березы повислой [Яковлев, 1949].

В 50–60-е годы важное место в исследованиях карельской березы заняли работы по ее контролируемому опылению, как между собой, так и с участием березы повислой и березы пушистой. В Карелии изучение характера проявления признаков в гибридном потомстве велось под руководством В. И. Ермакова (рис. 1, Б). В результате установлено, что при контролируемом опылении доля растений с узорчатой текстурой в древесине резко возрастает, хотя и не достигает 100 % (рис. 1, В). Также показано, что карельская береза и береза пушистая, несмотря на их разную плоидность, довольно легко скрещиваются между собой и формируют зрелые семена [Ермаков, 1975, 1986].

В эти же годы началось создание лесных культур карельской березы [Евдокимов, 1989; Щурова, 2011; Ветчинникова, Титов, 2022], активизировалась работа по ее интродукции в другие регионы, находящиеся за пределами ее ареала, в частности в Московскую, Мурманскую и Омскую области [Ветчинникова, Титов, 2021б]. Заготовка семян карельской березы для интродукции осуществлялась главным образом в Карелии, где в период с 1949 по 1986 г. их было собрано более 3,5 т [Лаур, 2012].

Большое значение для воспроизводства запасов карельской березы имели разработки способов ее вегетативного размножения путем прививки [Любавская, 1978] или черенкования [Савельев, 1992]. В Карелии, в Институте леса, эти работы совместно с С. Н. Зиминной, З. Д. Бумагиной и Л. В. Кониной (Ветчинниковой) (рис. 1, Г) на протяжении более чем 20 лет (рис. 1, Д, Е) успешно проводились под руководством В. И. Ермакова [1970, 1986]. В 80-е годы опыт выполнения прививок нашел применение в производственной практике при создании архива клонов карельской березы [Щурова, 2011].

В 70-е годы наряду с решением практических задач усилилось внимание ученых к вопро-

сам происхождения карельской березы и механизмам формирования узорчатой текстуры в ее древесине. Однако из-за отсутствия полной уверенности в ее генетическом происхождении и устойчивом наследовании в поколениях отличительных свойств именно в этот период получила свое развитие гипотеза об «инфекционном» или «патологическом» происхождении узорчатости. Ее сторонники рассматривали наблюдаемое у карельской березы искривление волокон как результат ответной реакции березы повислой на действие факторов внешней среды биотической или абиотической природы [Ветчинникова, Титов, 2021а].

Стоит отдельно отметить работу, проведенную в Институте леса в середине 1970-х гг. Л. А. Барильской [1978] (рис. 1, Г). На основании электронно-микроскопических исследований ею было высказано предположение о существовании определенной связи между деятельностью апикальных меристем и формированием специфического рисунка в древесине карельской березы. Позднее оно получило подкрепление и развитие в исследованиях Л. Л. Новицкой (рис. 2, А) [1997, 2008] и ее учеников [Галибина и др., 2012; Тарелкина и др., 2018]. По их мнению, формирование узорчатой текстуры в древесине карельской березы связано преимущественно с морфогенетическим эффектом транспортной формы сахарозы, содержание которой заметно повышается после завершения формирования ассимиляционного аппарата. Тем не менее уже тогда ряд ученых связывали появление карельской березы с определенными генетическими процессами и действием генетических факторов [Любавская, 1978; Ермаков, 1986; Евдокимов, 1989 и др.].

Важную роль в подтверждении генетической природы карельской березы сыграли работы по пересадке тканей коры от деревьев, обладающих узорчатой текстурой в древесине, на стволы деревьев с обычной (прямоволокнистой) древесиной, проведенные в 80-е годы В. И. Ермаковым и его помощниками – Л. А. Барильской, Л. В. Ветчинниковой, З. Д. Бумагиной [Ермаков, 1986; Ермаков и др., 1991]. Опыты показали, что при трансплантации тканей карельской березы на стволы обычной березы формирование узорчатой древесины происходит локально и исключительно в границах пересаженного участка без какого-либо влияния апикальных меристем ассимилирующих органов или корневой системы (или продуктов их жизнедеятельности).

Со второй половины 70-х годов в Институте леса началось целенаправленное изучение физиолого-биохимических особенностей карель-



Рис. 2. Карельская береза и ее исследователи в XXI веке: Л. Л. Новицкая (А), Л. В. Ветчинникова (Б); клоны карельской березы *in vitro* (В, Г) и на опытных участках Института леса КарНЦ РАН (Д)

Fig. 2. Curly birch and its researchers in the 21<sup>st</sup> century: L. L. Novitskaya (A), L. V. Vetchinnikova (B); curly birch clones *in vitro* (B, Г) and in experimental plots of the Forest Research Institute KarRC RAS (D)

ской березы с целью выявления ее видоспецифичности [Кони́на, 1980; Ветчинникова, 2003]. Полученные при этом результаты послужили научно-методической основой для разработки технологии клонального микроразмножения карельской березы [Ветчинникова, 1998; Ветчинникова и др., 2005].

Важным этапом для воспроизводства ресурсов карельской березы и расширения ее генетического разнообразия в эти годы стали работы по отбору плюсовых (лучших) деревьев на территории Карелии [Щурова, 2011; Ветчинникова и др., 2013]. Их использование для проведения контролируемого опыления позволило перейти к плантационному выращиванию этой необычной березы и значительно увеличить (до 90 % и выше) в семенном потомстве

количество деревьев с узорчатой текстурой в древесине.

В начале 2000-х гг. при доработке способа клонального микроразмножения сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН Л. В. Ветчинниковой (рис. 2, Б) и Т. Ю. Кузнецовой сделан следующий шаг, в результате которого удалось индуцировать морфо- и органогенез непосредственно из апикальной меристемы вегетативных почек (рис. 2, В, Г), а не из семян карельской березы гибридного происхождения, как это было в начале работы [Ветчинникова и др., 2013]. При этом авторам удалось преодолеть и исключить этап каллусогенеза, что позволило гарантированно сохранять у клонов признаки исходных генотипов и нашло соответствующее подтверждение полученными патентами (табл. 1).

Таблица 1. Патенты, ноу-хау и базы данных, зарегистрированные как результаты интеллектуальной деятельности (РИД) сотрудников ИЛ КарНЦ РАН, полученные в ходе исследований карельской березы

Table 1. Patents, know-how and databases obtained in the course of research on curly birch and registered as the intellectual property (IP) of the Forest Research Institute KarRC RAS staff

РИД IP	Годы / Years						
	1990–1994	1995–1999	2000–2004	2005–2009	2010–2014	2015–2020	2021–2022
Патенты и ноу-хау Patents and know-how	3	1	1	–	–	6	1
Базы данных Databases	–	–	–	–	–	6	1

Необходимо отметить, что значительный вклад в изучение карельской березы и ее биологических особенностей внесли многочисленные экспедиции, организованные не только в границах почти всего ареала карельской березы (на территории России и европейских стран), но и за его пределами (в случае ее интродукции в другие регионы). Полученные данные систематизированы и обобщены в монографии, в которой, наряду с другими вопросами, особое внимание уделено состоянию ресурсов карельской березы и их динамике, наблюдаемой на протяжении последних почти 100 лет [Ветчинникова и др., 2013]. Заметим, что предыдущее издание, где описывается состояние ресурсов карельской березы, было подготовлено и опубликовано Н. О. Соколовым в 1950 г. [Соколов, 1950].

На основании натурных исследований также показано, что к началу XXI века в Карелии – на территории наибольшего распространения карельской березы в России, а также в странах Северной и Западной Европы она оказалась под угрозой реального исчезновения, и проблема сохранения и восстановления ее генофонда приобрела особую остроту [Ветчинникова, Титов, 2020а]. Учитывая это, сотрудники КарНЦ РАН Л. В. Ветчинникова и А. Ф. Титов выступили с инициативой и подготовили концепцию, на основании которой в 2008 г. совместно с работниками лесного хозяйства И. В. Скадорвой и М. Л. Щуровой была сформирована региональная целевая программа, направленная на сохранение генофонда карельской березы и воспроизводство ее ресурсов на территории Республики Карелия. В ноябре 2008 г. программу утвердили постановлением Законодательного собрания РК, однако ее выполнение в силу ряда объективных причин было остановлено фактически на старте. Тем не менее сотрудники группы биотехнологии воспроизводства древесных растений (с 2013 г. – лаборатория лесных биотехнологий ИЛ КарНЦ РАН) под руководством Л. В. Ветчинниковой продолжили научную работу в соответствии с целями и задачами ук-

занной программы. В частности, важным итогом этого явилось создание *in vitro* коллекции клонов карельской березы разного географического происхождения (<http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>). Посадочный материал карельской березы, полученный путем клонального микро-размножения при активном участии Н. Е. Петровой и О. С. Серебряковой, с 2009 г. стал основой для создания коллекции клонов *ex situ* на АБС (рис. 2, Д), а с 2021 г. – опытно-производственной плантации на территории одного из лесхозов в южной части Карелии.

В 2016 г. Л. В. Ветчинникова и А. Ф. Титов предложили и обосновали эколого-генетическую гипотезу происхождения карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2016]. В публикациях 2018 г. авторы показали важную роль особо охраняемых природных территорий в сохранении ее генофонда [Ветчинникова, Титов, 2018а, б], а в 2019 г. опубликовали большую обзорную статью, посвященную карельской березе как уникальному биологическому объекту [Ветчинникова, Титов, 2019]. В более поздних работах нашли отражение собственный взгляд авторов на таксономический статус карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2020б] и новый подход к определению границ ее ареала [Ветчинникова, Титов, 2020в]. В публикациях последних лет рассмотрены вопросы интродукции и реинтродукции карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2021б, 2022], структуры ее популяций [Ветчинникова, Титов, 2020г], а также дана оценка генетического разнообразия северных (Финляндия, Республика Карелия) и южной (Беларусь) популяций [Ветчинникова и др., 2021]. Важнейшие результаты изучения карельской березы обобщены в монографии, опубликованной в 2021 г. [Ветчинникова, Титов, 2021а].

Второе десятилетие XXI века ознаменовалось привлечением для изучения ксилогенеза карельской березы биохимических и молекулярно-генетических методов. Так, в период с 2015 по 2022 г. опубликована серия работ Н. А. Галибиной с сотрудниками, посвященных

изучению активности сахарозсинтазы и апопластной инвертазы [Галибина и др., 2015а, б; Мощенская и др., 2019], экспрессии кодирующих их генов [Мощенская и др., 2017; Novitskaya et al., 2020], а также генов, участвующих в регуляции и дифференцировке, с одной стороны, клеток ксилемы, а с другой – клеток флоэмы [Галибина и др., 2019; Galibina et al., 2022; Serkova

et al., 2022]. Ряд публикаций касался роли ферментов антиоксидантной системы в формировании узорчатой древесины у карельской березы [Nikerova et al., 2022].

Таким образом, можно констатировать, что к настоящему времени в ИЛ КарНЦ РАН накоплен большой объем разноплановой информации (рис. 3, 4; табл. 2), характеризующей карельскую



Рис. 3. Монографии, посвященные карельской березе, опубликованные сотрудниками Института леса КарНЦ РАН

Fig. 3. Monographs on curly birch published by the Forest Research Institute KarRC RAS staff

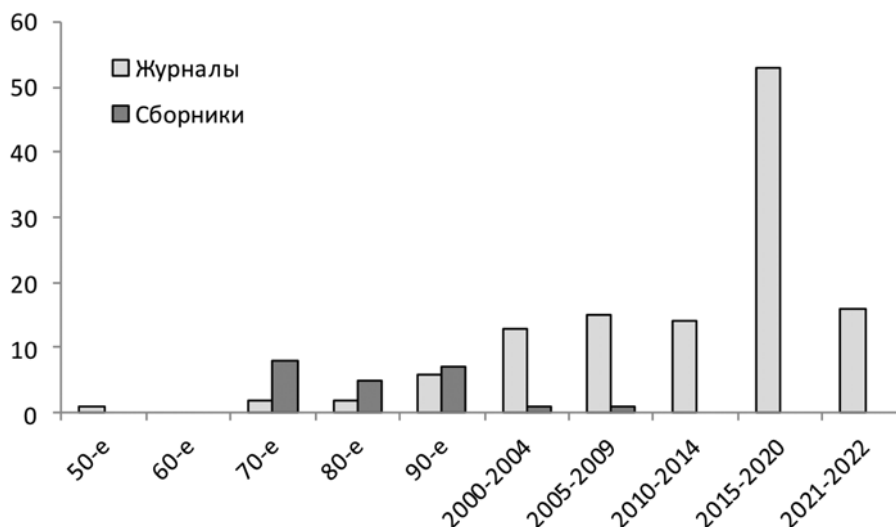


Рис. 4. Динамика публикации статей сотрудниками Института леса КарНЦ РАН в отечественных и зарубежных научных журналах и в сборниках научных статей по результатам исследований, проводимых с карельской березой

Fig. 4. Number of articles on curly birch research results published by the Forest Research Institute KarRC RAS staff in Russian and foreign journals and collected volumes

Таблица 2. Монографии и учебные пособия, подготовленные сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН, отражающие результаты исследований, проводимых с карельской березой

Table 2. Monographs and textbooks with the results of curly birch research prepared by the Forest Research Institute KarRC RAS staff

Публикации Publications	Годы / Years							
	70-е 1970s	80-е 1980s	90-е 1990s	2000–2004	2005–2009	2010–2014	2015–2020	2021–2022
Монографии Monographs	–	1	1	2	2	2	–	1
Учебные пособия Textbooks	–	–	–	–	–	–	2	2

березу с самых разных сторон и значительно обогатившей современные знания о ее признаках и свойствах. Однако до сих пор отсутствуют надежные способы (включая физиолого-биохимические или молекулярно-генетические) прижизненной диагностики узорчатой текстуры и определения степени насыщенности рисунка в древесине карельской березы. Можно, однако, надеяться, что широкие перспективы в этом плане открывает использование новейших методов выделения и изучения ДНК и РНК. В частности, в 2022 г. в рамках конкурса исследовательских работ РНФ получил поддержку проект (№ 22-16-00096), направленный на выявление молекулярных маркеров, сцепленных с геном узорчатости древесины у карельской березы, в котором объединили свои усилия ученые Санкт-Петербургского лесотехнического университета и КарНЦ РАН. Последнее становится возможным благодаря появлению высокопроизводительной технологии «генотипирования путем секвенирования» (Genotyping-by-sequencing, GBS). Не исключено также, что поиск таксономически значимых районов ДНК позволит окончательно ответить на дискуссионный вопрос о видовом статусе карельской березы.

В дальнейшем перспективными могут стать исследования карельской березы, имеющие как фундаментальное, так и прикладное значение. Вот некоторые из них:

1. Выявление у карельской березы генов, ответственных за формирование узорчатой текстуры в древесине.

2. Изучение механизмов регуляции их экспрессии и определение природы сигналов, обуславливающих их изменения в деятельности камбия, а также механизмы его трансдукции.

3. Анализ наследования основных форм роста карельской березы и выявление генов, ответственных за их полиморфизм.

4. Исследование у карельской березы и ее ближайших сородичей (березы повислой и березы пушистой) свето-температурных зависи-

мости основных физиологических процессов (рост, фотосинтез, дыхание) и анализ экспрессии генов, определяющих экологическую пластичность карельской березы и возможность ее произрастания в разных местообитаниях (в том числе на землях с низким плодородием), зачастую непригодных для других лесных древесных видов.

5. Пополнение и поддержание коллекций *in vitro* (например, <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>), направленных на сохранение генотипов, представляющих разные природные популяции, и создание клонового потомства лучших деревьев (часть из которых может уже отсутствовать в природе).

6. Создание крупных плантаций карельской березы с целью получения древесины с заданными свойствами как в Карелии, так и в других регионах России.

Осуществление этих мероприятий и решение указанных выше задач позволит не только глубже понять биологическую природу этого уникального представителя лесной дендрофлоры, но и даст, как нам представляется, возможность найти правильные подходы к решению проблемы сохранения его генофонда, а в перспективе и его расширенного воспроизводства.

## Литература

Барильская Л. А. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 6. С. 805–811.

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

Ветчинникова Л. В. Морфо-физиологические и биохимические особенности различных видов и разновидностей березы семенного и вегетативного происхождения в условиях Восточной Финноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2003. 45 с.



Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экологическая генетика. 2016. Т. 14, № 2. С. 3–18.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза в заказниках Республики Карелия: история, современное состояние и проблемы // Ботан. журн. 2018а. Т. 103, № 2. С. 256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы // Труды Карельского научного центра РАН. 2018б. № 10. С. 3–11. doi: 10.17076/есо912

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Современное состояние ресурсов *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2020а. Т. 56, № 1. С. 16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: разновидность или самостоятельный вид? // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020б. № 1. С. 26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. О границах ареала карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020в. № 6. С. 9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020г. Т. 141, № 3. С. 296–309. doi: 10.31857/S0042132420050087

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021а. 243 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Интродукция карельской березы // Успехи соврем. биол. 2021б. Т. 141, № 3. С. 296–309. doi: 10.31857/S0042132421030108

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Реинтродукция карельской березы // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 3. С. 9–31. doi: 10.37482/0536-1036-2022-3-9-31

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Топчиева Л. В. Изучение генетического разнообразия и дифференциации северных и южных популяций карельской березы // Генетика. 2021. Т. 57, № 4. С. 412–419. doi: 10.31857/S0016675821040147

Ветчинникова Л. В., Ветчинникова Т. Ю., Устинова А. В. Клональное микроразмножение карельской березы в Карелии // Труды лесоинж. факультета ПетрГУ. Вып. 5. Петрозаводск: ПетрГУ, 2005. С. 17–22.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиально-го роста // Физиология растений. 2015а. Т. 62, № 3. С. 410–419. doi: 10.7868/S0015330315030057

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. 2015б. Т. 62, № 6. С. 804–813. doi: 10.7868/S0015330315060068

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М., Мощенская Ю. Л., Бородина М. Н., Софронова И. Н. Регуляция активности апопластной инвертазы в камбиальной зоне карельской березы // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 1. С. 53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Софронова И. Н. Динамика сахаров в тканях ствола *Betula pendula* (Betulaceae) при выходе из зимнего покоя // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48, № 4. С. 554–564.

Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л.: ЛГУ, 1989. 228 с.

Ермаков В. И. Размножение березы карельской методом прививки // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1970. С. 282–293.

Ермаков В. И. Итоги исследований по внутривидовой и межвидовой гибридизации березы карельской // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975. С. 178–194.

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Ермаков В. И., Новицкая Л. Л., Ветчинникова Л. В. Внутри- и межвидовая трансплантация коры березы и ее регенерация при повреждении. Петрозаводск: Карелия, 1991. 184 с.

Конина Л. В. Изменчивость некоторых видов березы по содержанию липидов в почках в условиях Европейского Севера // Лесоведение. 1980. № 6. С. 46–52.

Лаур Н. В. Лесная селекция и семеноводство в Карелии. М.: МГУЛ, 2012. 160 с.

Любавская А. Я. Карельская береза. М.: Лесная пром-ть, 1978. 158 с.

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Никерова К. М. Роль сахарозосинтазы в акцепторных органах древесных растений // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 1. С. 13–25. doi: 10.1134/S0015330319010111

Мощенская Ю. Л., Галибина Н. А., Топчиева Л. В., Новицкая Л. Л. Экспрессия генов, кодирующих изоформы сахарозосинтазы, в ходе аномального ксилогенеза карельской березы // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 301–310. doi: 10.7868/S0015330317030101

Новицкая Л. Л. О возможной причине формирования структурных аномалий ствола карельской березы // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 9. С. 61–66.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.

Савельев О. А. Автовегетативное размножение ценных форм карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 1992. 19 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1950. 116 с.

Тарелкина Т. В., Новицкая Л. Л. Изменение частоты и локализации антиклинальных делений в камбиальной зоне березы повислой под влиянием сахарозы // Онтогенез. 2018. Т. 49, № 4. С. 242–250. doi: 10.1134/S0475145018010044

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.

Яковлев Ф. С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Изв. Карело-Фин. науч.-исслед. базы АН СССР. 1949. № 1. Р. 3–19.

Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Chirva O. V., Nikerova K. M., Serkova A. A., Semenova L. I., Ivanova D. S. Changes in the activity of the CLE41/PXY/WOX signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns // *Plants*. 2022. Vol. 11. Art. 1727. doi: 10.3390/plants11131727

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Borodina M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I., Ivanova D. S., Novitskaya L. L. Upregulation of antioxidant enzymes is a biochemical indicator of abnormal xylogenesis in Karelian birch // *Trees*. 2022. Vol. 36. P. 517–529. doi: 10.1007/s00468-021-02225-5

Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport // *J. Plant Growth Regul.* 2020. Vol. 39. P. 378–394. doi: 10.1007/s00344-019-09989-8

Serkova A., Tarelkina T., Galibina N., Nikerova K., Moshchenskaya Y., Sofronova I., Nikolaeva N., Ivanova D., Semenova L., Novitskaya L. Changes in the differentiation program of birch cambial derivatives following trunk girdling // *Forests*. 2022. Vol. 13(8). Art. 1171. doi: 10.3390/f13081171

## References

Baril'skaya L. A. Structural analysis of decorative wood of Karelian birch. *Botan. Zhurn.* 1978;63(6):805–811. (In Russ.)

Ermakov V. I. Results of research on intraspecific and interspecific hybridization of Karelian birch. *Voprosy lesovedeniya i lesovodstva v Karelii = Questions of Forest Science and Forestry in Karelia*. Petrozavodsk; 1975. P. 178–194. (In Russ.)

Ermakov V. I. Propagation of Karelian birch by grafting. *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo = Forest Genetics, Breeding and Seed Production*. Petrozavodsk; 1970. P. 282–293. (In Russ.)

Ermakov V. I. The mechanisms of birch adaptation in the North. Leningrad: Nauka; 1986. 144 p. (In Russ.)

Ermakov V. I., Novitskaya L. L., Vetchinnikova L. V. Intra- and interspecific transplantation of birch bark and its regeneration when damaged. Petrozavodsk: Karelia; 1991. 184 p. (In Russ.)

Evdokimov A. P. Biology and crop of curly birch. Leningrad; 1989. 228 p. (In Russ.)

Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Chirva O. V., Nikerova K. M., Serkova A. A., Semenova L. I., Ivanova D. S. Changes in the activity of the CLE41/PXY/WOX signaling pathway in the birch cambial zone under different xylogenesis patterns. *Plants*. 2022;11:1727. doi: 10.3390/plants11131727

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya Yu. L. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth.

*Russ. J. Plant Physiol.* 2015;62(3):381–390. doi: 10.1134/S102144371503005X

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S., Moshchenskaya J. L. Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015;62(6):753–760. doi: 10.1134/S1021443715060060

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M., Moshchenskaya Yu. L., Borodina M. N., Sofronova I. N. Apoplastic invertase activity regulation in the cambial zone of Karelian birch. *Russ. J. Dev. Biol.* 2019;50(1):53–64. doi: 10.1134/S0475145019010026 (In Russ.)

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Sofronova I. N. Dynamics of sugars in trunk tissues of *Betula pendula* (*Betulaceae*) during the breaking of dormancy. *Rastitelnye Resursy*. 2012;48(4):554–564. (In Russ.)

Konina L. V. Variability of some species of birch in terms of lipid content in the buds in the conditions of the European North. *Lesovedenie = Forest Science*. 1980;6:46–52. (In Russ.)

Laur N. V. Forest selection and seed production in Karelia. Moscow: MGUL; 2012. 160 p. (In Russ.)

Lyubavskaya A. Ya. Karelian birch. Moscow: Lesnaya prom-t', 1978. 158 p. (In Russ.)

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Novitskaya L. L., Nikerova K. M. The role of sucrose synthase in sink organs of woody plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2019;66(1):10–21. doi: 10.1134/S1021443719010114

Moshchenskaya Yu. L., Galibina N. A., Topchieva L. V., Novitskaya L. L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch. *Russ. J. Plant Physiol.* 2017;64(4):616–624. doi: 10.1134/S1021443717030104

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Tarelkina T. V., Borodina M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I., Ivanova D. S., Novitskaya L. L. Upregulation of antioxidant enzymes is a biochemical indicator of abnormal xylogenesis in Karelian birch. *Trees*. 2022;36:517–529. doi: 10.1007/s00468-021-02225-5

Novitskaya L. L. On a possible cause of formation of Karelian birch trunk structural abnormalities. *Botan. Zhurn.* 1997;82(9):61–66. (In Russ.)

Novitskaya L. L. Karelian birch: Mechanisms of growth and development of structural anomalies. Petrozavodsk: Verso; 2008. 144 p. (In Russ.)

Novitskaya L. L., Tarelkina T. V., Galibina N. A., Moshchenskaya Y. L., Nikolaeva N. N., Nikerova K. M., Podgornaya M. N., Sofronova I. N., Semenova L. I. The formation of structural abnormalities in Karelian birch wood is associated with auxin inactivation and disrupted basipetal auxin transport. *J. Plant Growth Regul.* 2020;39:378–394. doi: 10.1007/s00344-019-09989-8

Savel'ev O. A. Autovegetative propagation of valuable forms of Karelian birch: Summary of PhD (Cand. of Agr.) thesis. St. Petersburg; 1992. 19 p. (In Russ.)

Serkova A., Tarelkina T., Galibina N., Nikerova K., Moshchenskaya Y., Sofronova I., Nikolaeva N., Ivanova D., Semenova L., Novitskaya L. Changes in the differentiation program of birch cambial derivatives following trunk girdling. *Forests*. 2022;13(8):1171. doi: 10.3390/f13081171

Shurova M. L. State of Karelian birch plantations in the Republic of Karelia. *Structural and functional*

deviations from normal growth and development of plants influenced by environmental factors. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2011. P. 305–310. (In Russ.)

Sokolov N. O. Karelian birch. Petrozavodsk; 1950. 116 p. (In Russ.)

Tarelkina T., Novitskaya L. Sucrose-caused changes in the frequency and localization of anticlinal divisions in the cambial zone of silver birch. *Russ. J. Dev. Biol.* 2018;49(4):242–250. doi: 10.1134/S0475145018010044 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V. Clonal micropropagation of breeding material of Karelian birch. *Nauchnye osnovy seleksii drevesnykh rastenii Severa = Scientific bases of breeding of woody plants in the North.* Petrozavodsk; 1998. P. 73–87. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V. Morpho-physiological and biochemical features of various species and varieties of birch of seed and vegetative origin in the conditions of Eastern Fennoscandia: DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg; 2003. 366 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The origin of the Karelian birch: An ecogenetic hypothesis. *Russ. J. Genet.: Applied Research.* 2017;7:665–677. doi: 10.1134/S2079059717060144

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Karelian birch in sanctuaries in the Republic of Karelia: History, current state, problems. *Botan. Zhurn.* 2018;103(2):256–265. doi: 10.1134/S0006813618020096 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The role of protected areas in the conservation of the curly birch gene pool. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2018;10:3–11. doi: 10.17076/eco912 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The Karelian birch – a unique biological object. *Biology Bulletin Review.* 2020;10:102–114. doi: 10.1134/S2079086420020085

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Current status of *Betula pendula* var. *carelica* (*Betulaceae*) resources. *Rastitelnye Resursy.* 2020;56(1):16–33. doi: 10.31857/S0033994620010082 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: a variety or a separate species? *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2020;1:26–48. doi: 10.37482/0536-1036-2020-1-26-48 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Update on the boundaries of the curly birch range. *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2020;6:9–21. doi: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Specific characteristics of Karelian birch population structure. *Biology Bulletin Reviews.* 2021;11:414–427. doi: 10.1134/S2079086421040095

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: Major research results and prospects for future research. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2021. 243 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Introduction of the curly birch. *Biology Bulletin Reviews.* 2021;141(3):296–309. doi: 10.31857/S0042132421030108 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Reintroduction of curly birch. *Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal.* 2022;3:9–31. doi: 10.37482/0536-1036-2022-3-9-31 (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Curly birch: Biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 312 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Topchieva L. V. A study of the genetic diversity and differentiation of northern and southern curly birch populations. *Russ. J. Genet.* 2021;57(4):416–422. doi: 10.1134/S1022795421040141

Vetchinnikova L. V., Vetchinnikova T. Yu., Ustinova A. V. Clonal micropropagation of Karelian birch in Karelia. *Trudy lesoinzh. fakul'teta PetrGU = Proceedings of Forest Engineering Faculty of PetrSU.* Iss. 5. Petrozavodsk: PetrGU; 2005. P. 17–22. (In Russ.)

Yakovlev F. S. Anatomical structure of Karelian birch trunk. *Izvestiya Karelo-Finskoi nauchno-issledovatel'skoi bazy AN SSSR = Proceedings of the Karelo-Finnish Research Base of the Academy of Sciences of the USSR.* 1949;1:3–19. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 02.09.2022; принята к публикации / accepted: 24.10.2022.  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Ветчинникова Лидия Васильевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

### Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник ОКНИ КарНЦ РАН, руководитель лаборатории экологической физиологии растений ИБ КарНЦ РАН

e-mail: titov@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### Vetchinnikova, Lidia

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

### Titov, Alexander

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Chief Researcher, Head of Laboratory