



УДК 582.632.1:581.52

DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21

О ГРАНИЦАХ АРЕАЛА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Л.В. Ветчинникова¹, д-р биол. наук, доц., гл. науч. сотр.; *ResearcherID*: [J-5665-2018](https://orcid.org/0000-0003-2091-905X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>

А.Ф. Титов^{2,3}, чл.-кор. РАН, д-р биол. наук, проф., гл. науч. сотр.;

ResearcherID: [A-6705-2014](https://orcid.org/0000-0001-6880-2411), *ORCID*: <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910

³Отдел комплексных научных исследований Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910; e-mail: titov@krc.karelia.ru

В статье приводятся сведения об использовании наиболее известных принципов, применяемых при картировании мест нахождения природных популяций карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti – одного из самых интересных представителей лесной дендрофлоры. На основании обобщения и анализа накопленных за последние почти 100 лет литературных данных, а также собственных натурных исследований, выполненных в последние десятилетия практически на всей территории естественного произрастания карельской березы, сделан вывод, что границы ее ареала, выделенные в середине прошлого века и по сути с тех пор не пересматривавшиеся, не отражают современную ситуацию. Указаны основные факторы и причины, определяющие необходимость их пересмотра. При этом для установления местоположения границ ареала предлагается использовать популяционный подход, а в качестве ключевого звена – величину критической численности природных популяций, ниже которой их длительное существование становится невозможным. В рамках такого подхода границы ареала зависят от границ локальных популяций (а не местоположения отдельных деревьев или небольших групп деревьев), численность которых не должна быть ниже критической величины, предположительно составляющей для карельской березы порядка 100–500 деревьев. Представлена картосхема ареала карельской березы, границы которого определены с помощью указанного подхода. Особое внимание уделяется вопросу установления величины минимальной численности популяций, необходимой для сохранения их генетического разнообразия. Рассмотрены преимущества использования популяционного подхода для определения границ ареала карельской березы с обязательным учетом ее биологических особенностей, который, по мнению авторов, позволяет более точно фиксировать местоположение границ ареала; отражает естественную историю формирования таксона (хотя еще не получившего официально статус самостоятельного вида) и его ареала; без серьезных затруднений может быть скорректирован (например, в зависимости от масштабов реинтродукции) и окажется полезным при выработке стратегии природоохранных и других мероприятий, направленных на сохранение и воспроизводство этого уникального представителя лесной дендрофлоры.

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

Финансирование: Осуществлялось из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания ФИЦ КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН, Институт биологии КарНЦ РАН и Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

Ключевые слова: карельская береза *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, ареал, численность популяций, северо-западная часть континентальной Европы.

Род *Betula* L. имеет обширный ареал в Северном полушарии, главным образом в умеренной и холодной частях Евразии и Северной Америки, и характеризуется значительным разнообразием. На северо-западе континентальной Европы наиболее часто встречаются береза повислая (*Betula pendula* Roth.), береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.) и береза карликовая (*B. nana* L.). Но одним из самых интересных представителей аборигенной дендрофлоры этого макрорегиона является карельская береза (*Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti). Она не только появилась на данной территории, но и здесь сформировался ее ареал. Синэкологический оптимум карельской березы по сравнению с березой повислой и березой пушистой [22] отличается, прежде всего ее отношением к световому фактору (к уровню освещенности) [4, 8, 9, 24, 41]. Особенно важно, что карельская береза обладает оригинальной высокоценной узорчатой текстурой древесины и особыми физико-механическими свойствами, чем на протяжении не менее 500 лет привлекает к себе повышенное внимание людей. Очевидно, что биологические особенности и полиморфизм карельской березы позволили ей закрепиться на данной территории, природно-климатические условия которой способствовали не только ее появлению, но и сохранению [5]. Однако в настоящее время она считается редким растением на Земле. Более того, в соответствии с Красной книгой Российской Федерации и Красным списком МСОП (Международного союза охраны природы), или IUCN (International Union for Conservation of Nature) она отнесена к категории 2(EN), т. е. к числу исчезающих (Endangered), находящихся в опасном состоянии видов [12, 13]. При изучении редких видов растений важное значение имеет установление их ареалов в географическом пространстве, поскольку все основные эколого-биологические свойства конкретных видов, как правило, определяются центром их происхождения, климатом и характером почвенных условий на основной территории их распространения. Поэтому анализ и картография ареала редких и исчезающих видов – это важная составляющая в общей системе охраны.

Обобщенные данные об ареале карельской березы появились в 50–60-х гг. прошлого века первоначально в работах ученых из стран Северной и Центральной Европы: Швеции [38], Чехии [34, 45] и Германии [44] (рис. 1, А–Г). Восточная часть ареала в них была представлена в соответствии с описаниями советского ученого-лесоведа Н.О. Соколова [24] – первооткрывателя карельской березы в России. В более поздних работах многие авторы, включая российских [9, 31, 32, 42], приводят картосхему ее ареала, опубликованную ранее Е. Вацлавом [45] (рис. 1, Г).

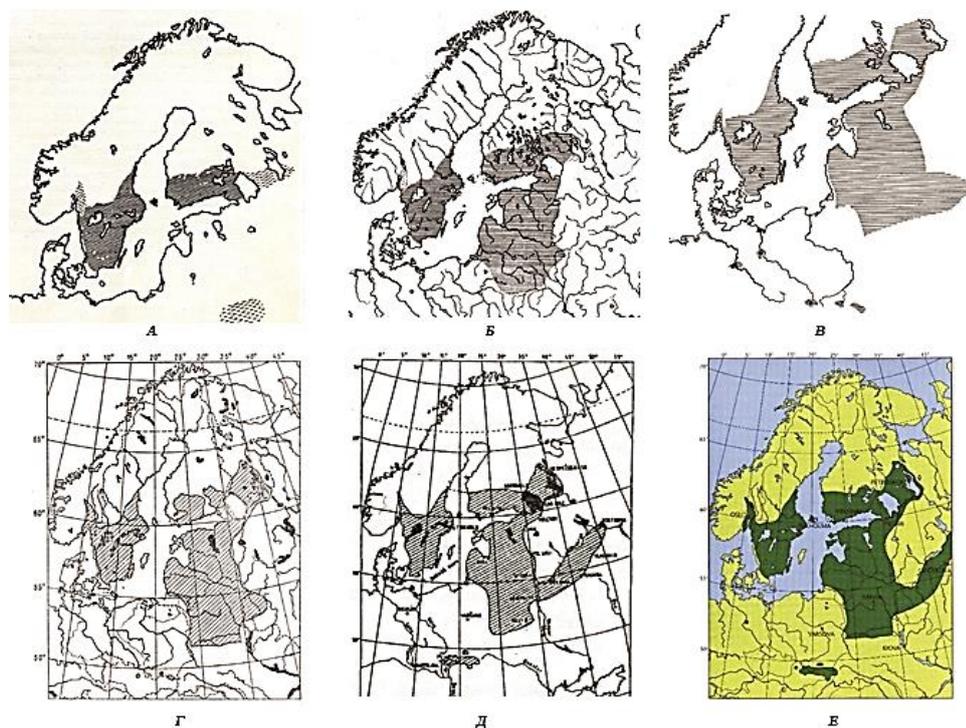


Рис. 1. Ареал карельской березы: *А* – по Lindquist, 1954 г.; *Б* – по Hejtmánek, 1957 г.; *В* – по Scholz, 1963 г.; *Г* – по Václav, 1963 г.; *Д* – по Pagan, Paganová, 1994 г.; *Е* – по: Kosonen et al., 2004 г.; Hagqvist, Mikkola, 2008 г.

Fig. 1. The range of curly birch: *A* – according to Lindquist, 1954; *B* – according to Hejtmánek, 1957; *B* – according to Scholz, 1963; *Г* – according to Václav, 1963; *Д* – according to Pagan and Paganová, 1994; *Е* – according to Kosonen et al., 2004; Hagqvist and Mikkola, 2008

На одной из первых картосхем, предложенной в 1954 г., карельская береза была отмечена только в Швеции и Финляндии, предположительно на границе с Норвегией, в России (Республика Карелия) и Беларуси. Вероятность ее произрастания на территории других стран оставалась на тот момент под вопросом (рис. 1, *А*). В течение следующего десятилетия ареал карельской березы был расширен за счет добавления территорий, соответствующих современным Эстонии, Латвии, Литве, Чехии и Словакии (рис. 1, *Б–Г*) [34, 44, 45]. Отдельные деревья были обнаружены в Германии. В 90-е годы некоторые уточнения в местоположение границ ареала карельской березы были внесены словацкими учеными (в результате включения ряда территорий в России, в частности находящихся в Смоленской, Костромской, Владимирской и Калужской областях, на основании русскоязычных публикаций) [40], а в 2000-е – финскими [33, 37] (рис. 1, *Д, Е*).

Первоначально для изображения ареала карельской березы большинство исследователей использовали так называемый оконтуренный метод, внутри которого штриховкой отражали частоту встречаемости: «часто – относительно часто – редко» (рис. 2, *А*). Позднее стали применять точечный метод с нанесением на картосхему конкретных мест произрастания карельской березы с цифровыми обозначениями количества деревьев [8, 21] (рис. 2, *Б, В*). В отдельных случаях точечный ареал был оконтурен [40] (рис. 2, *Г*).

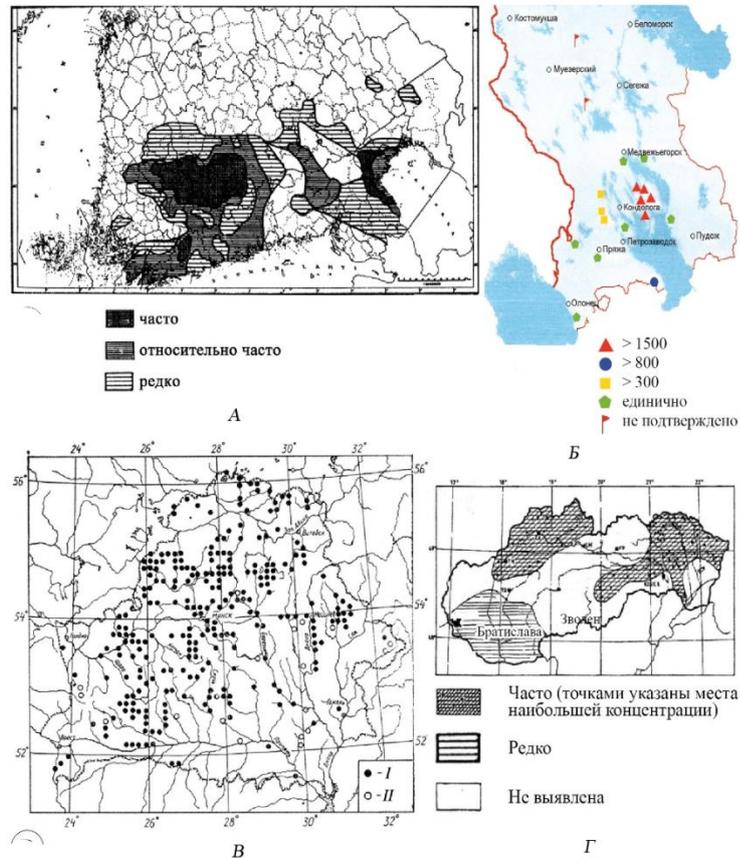


Рис. 2. Разные методы изображения ареала карельской березы в его северной (А, Б) и южной (Б, Г) частях: А – оконтуренный, внутри которого штриховкой отображена информация о частоте встречаемости карельской березы в Финляндии (по Heikinheimo, 1933 г. цитирование по Hagqvist, Mikkola, 2008 г.); Б – точечный метод с нанесением конкретных мест произрастания и с цифровыми обозначениями количества деревьев в России (по Ветчинниковой и др., 2013 г.); Б – то же в Республике Беларусь (по Побирushко, 1992 г., где I – по данным автора; II – по литературным источникам); Г – точечный ареал оконтурен в Словакии (по Pagan, Paganová, 1994 г.)

Fig. 2. Different methods of depicting the curly birch range in its northern (A, B) and southern (B, G) parts: A – contoured, inside which information on the frequency of the birch occurrence in Finland is shown by hatching (according to Heikinheimo, 1933: cited by Hagqvist and Mikkola, 2008); B – point contact method with inserting the specific habitats and designations of the number of trees in Russia (according to Vetchinnikova et al., 2013); B – the same in the Republic of Belarus (according to Pobirushko, 1992; where I – according to the author's data; II – according to literature references); G – point range was contoured in Slovakia (according to Pagan and Paganová, 1994)

В целом сведения об ареале карельской березы, опубликованные в разные годы прошлого века, основаны, как правило, на разных источниках, в которых указаны далеко не все показатели, необходимые для его полной характеристики.

Специальные исследования, отражающие динамику пространственного распределения карельской березы и факторы, регулирующие ее численность в ареале, до сих пор не проводились.

За истекшие десятилетия после выхода публикаций об ареале карельской березы нам, благодаря целому ряду международных экспедиций (в Данию, Швецию, Финляндию, Латвию, Литву, Польшу, Германию, Беларусь), удалось заметно расширить географию натуральных исследований карельской березы в границах ее ареала. Было также продолжено изучение состояния ее ресурсов в Республике Карелия (на территории ее наибольшего распространения в России), Ленинградской и Смоленской областях. Это позволило собрать значительный фактический материал, дающий возможность с большей точностью оценивать состояние ресурсов карельской березы практически на всем протяжении ее ареала, а также прийти к заключению, что его границы, выделенные ранее, не соответствуют современному положению дел и, следовательно, требуют пересмотра, необходимость которого определяется следующими факторами и причинами:

1. Для карельской березы характерны дизъюнктивный ареал и нестабильность его границ не только в отдельных странах, но и на всей территории ее распространения. Необходимо учитывать, что в пределах выделенных территорий карельская береза растет не повсеместно, а фрагментированно, и имеет конкретную локализацию.

2. За последние десятилетия наблюдается резкое уменьшение общего количества деревьев карельской березы вплоть до полного исчезновения в отдельных странах и регионах. Прежде всего на это повлиял антропогенный фактор: массовые и выборочные рубки деревьев (зачастую неконтролируемые), нарушение (и даже исчезновение) характерных мест обитания (например, вследствие урбанизации), некоторые агротехнические мероприятия (такие как обработка территорий ядохимикатами), а также зарастание открытых мест лесными породами с более высокой по сравнению с карельской березой конкурентоспособностью.

3. Произошло резкое снижение эффективной численности популяций карельской березы, которая в отдельных регионах приблизилась к критической.

4. В настоящее время в природных популяциях карельской березы преобладают деревья, по возрастной структуре соответствующие средней и поздней генеративной стадии развития.

5. У карельской березы практически повсеместно отсутствует жизнеспособный подрост, что свидетельствует о нарушении стабильности популяций.

6. В небольших и/или фрагментированных популяциях, которые характерны для карельской березы, наблюдается ограничение в количестве опылителей, что влечет за собой несвойственные ей самоопыление и/или интрогрессию.

Указанные выше факторы и причины привели к существенному сокращению общей площади, занимаемой карельской березой, и в значительной степени повлияли на продолжительность жизни ее отдельных локальных популяций. Отсюда закономерно вытекает вывод о сокращении ее ареала и изменении его границ. Кроме того, становится очевидным и то, что устойчивое существование

карельской березы, которая находится во многих частях ареала на грани исчезновения, и соответственно ее географический ареал может поддерживаться только за счет ее локальных популяций, причем если они достаточно крупные. Именно поэтому в данной работе рассматривается вопрос о минимальной численности популяции, а для выявления границ ареала карельской березы использован популяционный подход, учитывающий вместе с тем особые биологические характеристики и специфику размножения этого уникального представителя лесной дендрофлоры [7].

Как нам представляется, ключевым звеном при установлении границ популяций может выступать величина их критической численности, ниже которой их длительное существование становится невозможным. К сожалению, точных данных о критических величинах численности популяций в литературе нет, а приводимые значения варьируют в широких пределах. Обычно при определении критической численности учитывают не все особи, а только те, которые активно участвуют в процессе воспроизводства и составляют так называемую эффективную численность популяций. Поскольку в популяции часть особей может находиться в пре- или постгенеративной стадии развития, то эффективная численность, как правило, значительно меньше общей. У карельской березы, как показали исследования последних десятилетий, большинство деревьев в природных популяциях, особенно в северной части ее ареала, являются спелыми или даже перестойными, т. е. находятся на поздней генеративной и даже постгенеративной стадии развития [6]. Добавим к этому, что эффективная численность популяций может резко снижаться под влиянием тех или иных неблагоприятных факторов и приближаться к критической [1–3, 25–27, 29]. Опасным отрицательным последствием для перекрестноопыляемых видов становятся в данном случае близкородственные скрещивания (инбридинг). Популяция при этом становится все более гомозиготной. С увеличением же гомозиготности даже на 10 % общая репродуктивная способность популяции может снизиться на 25 % [25]. К тому же в малых по численности популяциях существует достаточно высокая вероятность случайной утери редких аллелей, которые в новом поколении могут отсутствовать уже у половины деревьев [3, 20]. На основании экспериментальных исследований с животными М. Сулей [25] пришел к заключению, что допустимая степень инбридинга в популяции не должна превышать 1 %. Это соответствует размерам генетически эффективной численности популяции, представленной 50 особями. Исходя из этого Я. Франклин [26] определил реальную (общую) величину популяции, обеспечивающую ее надежное выживание, – не менее 500 индивидуумов.

Отдельные работы, касающиеся минимальной численности популяций, имеются также и в ботанической литературе. Так, Сейболд (Seybold, 1980 г. [15]) на основании статистической обработки данных по 4451 местообитанию травянистых растений предложил выделять 5 типов популяций по количеству в них особей: I – 1; II – 2–5; III – 6–20; IV – 21–100; V – более 100. При этом большинство изученных популяций соответствовали III и V типам. Другую градацию предложили Урбанска и Ландольт [47]. По их мнению, «наиболее мелкие популяции» должны включать примерно 15 особей; «маленькие» – не более 40; «средние» – от 41 до 70; «крупные» – от 71 до 100; «очень большие» – более 100. Понятно, что подобное разделение популяций на те или иные группы носит условный характер, а общая численность популяции для разных

видов будет заметно различаться в зависимости от их биологических особенностей. Например, З.Х. Шигапов [28] показал, что для воспроизводства генетических ресурсов сосны обыкновенной на лесосеменных плантациях достаточно использовать 150 генотипов, чтобы сохранить почти 93 % от общего числа выявленных аллелей. При возрастании числа деревьев до 200 шт. аллельное разнообразие увеличивалось всего на 2 аллеля, в дальнейшем появление одного нового аллельного варианта обнаруживалось только через каждые 50 дополнительных деревьев.

По мнению Коски (Koski, 1995 г. [30]), сохранение всех возможных аллелей разных генов у березы возможно в популяции, включающей 500 деревьев. При этом для сохранения популяций, равнозначных природным, он рекомендует отбирать десятки (не уточняя сколько именно) плюсовых клонов из разных локальных популяций. По данным Веллинга с соавт. [46], в Финляндии количество клонов на одной семенной плантации (находящейся внутри пленочной теплицы) варьирует от 33 до 50, изредка насчитывая только два клона. В Германии семенные плантации березы включают не менее 30 деревьев, а в крупногабаритных теплицах, как правило, – 100 различных генотипов [36].

Однако для экспериментального нахождения эффективной численности популяций у лиственных древесных пород существуют определенные трудности. В частности, двойное оплодотворение, характерное для них, и отсутствие гаплоидной ткани в семенах (в отличие от хвойных пород, где имеется гаплоидный эндосперм) затрудняют изучение системы скрещивания и не позволяют разделить материнский и отцовский вклад в генотип потомка [3, 19]. Поэтому популяционно-генетические работы, как правило, ограничиваются только анализом генетического разнообразия и установлением уровня инбридинга.

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. Низкая численность вида, как известно, почти всегда свидетельствует о его уязвимости. На примере природной популяции, расположенной в Медвежьегорском районе Республики Карелия (ботанический заказник «Анисимовщина»), с большой долей уверенности можно говорить о том, что при численности деревьев в 2–3 тыс. популяция существует стабильно на протяжении длительного времени [8].

Следует отметить, что особенностью карельской березы является ее низкая конкурентоспособность по сравнению с другими быстрорастущими лесными породами, вследствие которой к 30–40 годам при возрастании плотности древостоя она начинает уступать в развитии другим деревьям и, как правило, постепенно полностью выпадает из насаждения. По этой причине долгое время считалось, что предельный возраст карельской березы составляет не более 50–60 лет [10, 39]. Обследование природных популяций, проведенное нами в последние годы, показало, что на всей территории ареала карельской березы встречаются деревья, возраст которых 100 лет и более. Это означает, что ее цикл развития не является столь коротким, как считалось ранее. 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 нескольких поколений.

Но в случае более сильного влияния конкурентных отношений потребуется существенно бóльшая численность популяции, возможно, от 1 тыс. деревьев и более.

Необходимо также иметь в виду, что конкретные места нахождения локальных популяций карельской березы зачастую значительно удалены друг от друга, а обмен пыльцой не происходит или затруднен не только между растениями разных популяций, но даже в пределах одной популяции, поскольку рядом растущие деревья являются преградой на пути ее распространения. Более того, жизнеспособность пыльцы у березы, как и у большинства видов древесных, резко падает с увеличением времени и дальности расстояния. Также далеко не все семена березы достигают подходящих для их развития микроклиматических условий, а их всхожесть заметно ослабевает уже на следующий год. Добавим, что из-за низкой эффективной численности у карельской березы наблюдается ограничение и в количестве опылителей. Кроме того, при ее совместном произрастании с березой повислой, березой пушистой или другими видами березы между ними возможна гибридизация (несмотря на тетраплоидность березы пушистой), но при устранении обычно существующей фенологической изоляции, что периодически происходит в отдельные годы [5]. Подтверждением этого служат, к примеру, результаты изучения гибридного потомства [35], а также степени генетической дифференциации разных видов березы, полученные с помощью молекулярно-генетических методов [16, 43, 48].

Из совокупности представленных выше данных и соображений вытекает, на наш взгляд, вполне очевидный вывод о том, что ареал карельской березы, границы которого были описаны еще в прошлом столетии, к настоящему времени не соответствует реальному положению дел, поскольку он является фрагментированным, а не сплошным, а также не отражает произошедшее за последние 50–70 лет значительное сокращение численности карельской березы и занимаемой ею территории.

Стоит отметить, что в отдельных странах Северной Европы, например в Швеции и Дании, в настоящее время активизировались работы по воспроизводству ресурсов карельской березы. Масштабная реинтродукция осуществлена в Финляндии: согласно статистике, с 1984 г. общая площадь искусственных насаждений карельской березы достигла более 5 тыс. га [33]. Выращивается большое количество сеянцев местного происхождения, которые используются в качестве посадочного материала, в том числе поставляемого на экспорт. Однако искусственные насаждения (включая лесные культуры, плантации), как правило, создаются за счет посадочного материала, полученного от ограниченного числа деревьев, что неизбежно ведет к снижению генетического полиморфизма и, как следствие, к уменьшению их устойчивости [11, 17, 28].

Исходя из всего вышеизложенного, мы полагаем, что при определении границ ареала карельской березы наиболее корректным является популяционный подход. В соответствии с ним линия границ будет объединять не отдельные географические точки, где были обнаружены единичные деревья (или небольшие группы деревьев) карельской березы, а места нахождения ее локальных популяций, количество деревьев в которых составляет не менее 100–500 шт. Вполне естественно, что границы ареала карельской березы в этом случае

существенно изменятся, а его площадь сократится. Хотя понятно, что если на территории, где ранее произрастала карельская береза, будет осуществлена достаточно масштабная ее реинтродукция с помощью посадочного материала местного происхождения, то такую территорию необходимо «возвращать» в границы ее ареала (рис. 3). Когда же посадочный материал имеет неместное происхождение, растения вновь созданных насаждений следует считать интродуцентами без включения занимаемой ими территории в естественный ареал. К ним, например, можно отнести территории Латвии и Украины, где в 70-е гг. XX в. активно велись работы по созданию культур карельской березы из семян карельского происхождения [14, 18, 23].

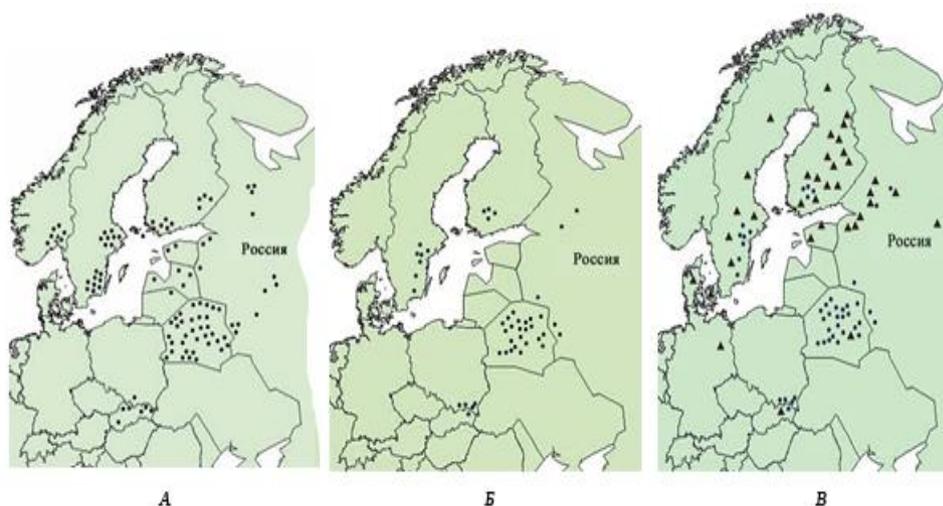


Рис. 3. Ареал карельской березы (места произрастания обозначены точками): *A* – описанный в XX в.; *B* – по состоянию на начало XXI в.; *B* – с учетом реинтродукции и создания искусственных насаждений (обозначены треугольниками)

Fig. 3. The range of curly birch (habitats are dotted): *A* – described in the 20th century; *B* – as on the beginning of the 21st century; *B* – taking into account reintroduction and creation of artificial plantations (indicated by triangles)

На наш взгляд, предложенный подход к определению местонахождения границ ареала карельской березы, основанный на популяционном подходе и учете ее биологических особенностей:

наиболее точно соответствует реальному положению дел;

отражает естественную эволюционную историю формирования таксона (хотя пока и не признанного официально в качестве самостоятельного вида) и его ареала;

без серьезных затруднений может быть скорректирован в зависимости, например, от масштабов проводимой реинтродукции или иных событий;

окажется полезным при выборе стратегии природоохранных и других мероприятий, направленных на сохранение и воспроизводство этого уникального представителя лесной дендрофлоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алтухов Ю.П. Генетика популяций и сохранение биоразнообразия // Соросовский образовательный журнал. 1995. № 1. С. 32–43. [Altukhov Yu.P. Population Genetics and Biodiversity Conservation. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal* [Soros Educational Journal], 1995, no. 1, pp. 32–43].
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с. [Altukhov Yu.P. *Genetic Processes in Populations*. Moscow, Akademkniga Publ., 2003. 431 p.].
3. 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. [Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Kurbatova O.L., Politov D.V., Evsyukov A.N., Zhukova O.V., Zakharov I.A., Moiseyeva I.G., Stolpovskiy Yu.A., Pukhal'skiy V.A., Pomortsev A.A., Upelniyek V.P., Kalabushkin B.A. *Dynamics of Population Gene Pools under Anthropogenic Pressures*. Ed. By Yu.P. Altukhov. Moscow, Nauka Publ., 2004. 620 p.].
4. Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М.: Наука, 2005. 269 с. [Vetchinnikova L.V. *Karelian Birch and Other Rare Representatives of the Genus Betula* L. Moscow, Nauka Publ., 2005. 269 p.].
5. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза // Экол. генетика. 2016. Т. 14, № 2. С. 3–18. [Vetchinnikova L.V., Titov A.F. Genesis of the Karelian Birch. An Ecogenetic Hypothesis. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics], 2017, vol. 14, no. 2, pp. 3–18]. DOI: [10.17816/ecogen1423-18](https://doi.org/10.17816/ecogen1423-18)
6. 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. [Vetchinnikova L.V., Titov A.F. Karelian Birch in Sanctuaries in the Republic of Karelia: History, Current State, Problems. *Botanicheskii Zhurnal*, 2018, vol. 103, no. 2, pp. 256–265]. DOI: [10.1134/S0006813618020096](https://doi.org/10.1134/S0006813618020096)
7. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 419–433. [Vetchinnikova L.V., Titov A.F. Karelian Birch – a Unique Biological Object. *Uspehi sovremennoj biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2020, vol. 139, no. 5, pp. 419–433. DOI: [10.1134/S0042132419050107](https://doi.org/10.1134/S0042132419050107)
8. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с. [Vetchinnikova L., Titov A., Kuznetsova T. *Curly Birch: Biological Characteristics, Resource Dynamics, and Reproduction*. Petrozavodsk, KarRC RAS Publ., 2013. 312 p.].
9. Евдокимов А.П. Биология и культура карельской березы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 228 с. [Evdokimov A.P. *Biology and Crop of Curly Birch*. Leningrad, LSU Publ., 1989. 228 p.].
10. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука, 1986. 144 с. [Ermakov V.I. *Mechanisms of Birch Adaptation to the Conditions of the North*. Leningrad, Nauka Publ., 1986. 144 p.].
11. Ильинов А.А., Раевский Б.В. Сравнительная оценка генетического разнообразия естественных популяций и клоновых плантаций сосны обыкновенной и ели финской в Карелии // Экол. генетика. 2015. Т. 13, № 4. С. 55–67. [Ilinov A.A., Raevsky B.V. Genetic Diversity Comparative Evaluation of *Pinus sylvestris* L. and *Picea x fennica* (Regel) Kom. Native Populations and Clonal Seed Orchards in Russian Karelia. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics], 2015, vol. 13, no. 4, pp. 55–67]. DOI: [10.17816/ecogen13455-67](https://doi.org/10.17816/ecogen13455-67)
12. Красная книга Владимирской области. Владимир: Транзит-ИКС, 2010. 399 с. [The Red Book of the Vladimir Region. Vladimir, Tranzit-IKS Publ., 2010. 399 p.].

13. Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с. [*The Red Book of the Republic of Karelia*. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2007. 368 p.]
14. Литвак П.В. Карельская береза (*Betula verrucosa* var. *carelica* Soc.) в Украинському поліссі // Укр. ботан. журн. 1968. Т. 25, № 1. С. 103–106. [Litvak P.V. Curly Birch (*Betula verrucosa* var. *carelica* Soc.) in Ukrainian Polesia. *Український ботанічний журнал* [Ukrainian Botanical Journal], 1968, vol. 25, no. 1, pp. 103–106].
15. Марков М.В. Популяционная биология растений. М.; Т-во науч. изд. КМК, 2012. 387 с. [Markov M.V. *Population Biology of Plants*. Moscow, KMK Publ., 2012. 387 p.]
16. Матвеева Т.В., Машикина О.С., Исаков Ю.Н., Лутова Л.А. Молекулярная паспортизация клонов карельской березы при помощи ПЦР с полуслучайными праймерами // Экол. генетика. 2008. Т. 6, № 3. С. 18–23. [Matveeva T.V., Mashkina O.S., Isakov Y.N., Lutova L.A. Molecular Passportization of Clones of Karelian Birch Using PCR with Semi-Specific Primers. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics], 2008, vol. 6, no. 3, pp. 18–23]. DOI: [10.17816/ecogen6318-23](https://doi.org/10.17816/ecogen6318-23)
17. Милютин Л.И. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. 2003. № 1. С. 16–20. [Milyutin L.I. Genetic and Evolutionary Bases of Forest System Stability. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2003, no. 1, pp. 16–20].
18. Молотков П.И. Проявление признаков «кареловости» у березы при выращивании ее в районе г. Харькова // Лесоводство и агролесомелиорация. 1984. Вып. 69. С. 21–23. [Molotkov P.I. Development of Nature Wood Patterns in Curly Birch When Growing It in the Vicinity of Kharkov. *Lesovodstvo i agrolesomelioratsiya*, 1984, iss. 69, pp. 21–23].
19. Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2001. 144 с. [Padutov V.E. *Genetic Resources of Pine and Spruce in Belarus*. Gomel, IL NAS Belarus, 2001. 144 p.]
20. Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экол. генетика. 2008. Т. 6, № 1. С. 3–11. [Padutov V.E., Khotyleva L.V., Baranov O.Yu., Ivanovskaya S.I. Genetic Effects of Transformation of Forest Ecosystems. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics], 2008, vol. 6, no. 1, pp. 3–11]. DOI: [10.17816/ecogen613-11](https://doi.org/10.17816/ecogen613-11)
21. Побиружио В.Ф. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси // Ботаника: сб. науч. тр. Минск: Навука і тэхніка, 1992. Вып. 31. С. 31–39. [Pobirushko V.F. Distribution and Variability of Karelian Birch in Belarus. *Botany: Collection of Academic Papers*. Minsk, Navuka i tekhnika Publ., 1992, iss. 31, pp. 31–39].
22. Попов С.Ю. Ценоотическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России // Журн. общей биологии. 2017. Т. 78, № 2. С. 61–73. [Popov S.Yu. Coenotic Distribution and Ecological Preferences of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Central Russia. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of General Biology], 2017, vol. 78, no. 2, pp. 61–73].
23. Сакс К.А., Бандер В.Л. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 294–300. [Saks K.A., Bander V.L. Experience in Curly Birch Growing in the Latvian SSR. *Forest Genetics, Selection, and Seed-Breeding*. Petrozavodsk, Kareliya. Publ., 1970. С. 294–300].
24. Соколов Н.О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во Кар.-Фин. ССР, Сортавал. кн. тип., 1950. 116 с. [Sokolov N.O. *Curly Birch*. Petrozavodsk, Gosudarstvennoye izdatelstvo Karelo-Finskoy SSR, 1950. 116 p.]
25. Сулей М. Пороги для выживания: поддержание приспособленности и эволюционного потенциала // Биология охраны природы / под ред. М. Сулея, Б. Уилкокса. М.: Мир, 1983. С. 177–196. [Soulé M.E. Thresholds for Survival: Maintaining Fitness and Evolutionary Potential. *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Translated into Russian. Ed. by M.E. Soulé, B.M. Wilcox. Moscow, Mir Publ., 1983, pp. 177–196].
26. Франклин Я. Эволюционные изменения в небольших популяциях // Биология охраны природы / под ред. М. Сулея, Б. Уилкокса. М.: Мир, 1983. С. 160–174. [Franklin I.R. Evolutionary Changes in Small Populations. *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Translated into Russian. Ed. by M.E. Soulé, B.M. Wilcox. Moscow, Mir Publ., 1983, pp. 160–174].

27. Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 588 с. [Hedrick P.W. *Genetics of Populations*. Translated into Russian. Moscow, Technosfera Publ., 2003. 588 p.].
28. Шуганов З.Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства *Pinaceae* на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2005. 47 с. [Shiganov Z.Kh. *Intraspecific Variability and Differentiation of Species of the Pinaceae Family in the Urals*: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs. Perm, 2005. 47 p.].
29. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с. [Yablokov A.V. *Population Biology*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1987, 303 p.].
30. Consensus Document on the Biology of European White Birch (*Betula pendula* Roth). *Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology*, No. 28. Paris, OECD, 2003. 46 p.
31. Emanuelsson J. *The Natural Distribution and Variation of Curly Birch (Betula pendula* var. *carelica* (Merkl.) Sok.) in Sweden: Examensarbete i ämnet skogsskötsel. Umeå, Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet, 1999. 54 p.
32. Etholén K. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta lapissa [Experimental Growing of Curly Birch in Finnish Lapland]. *Silva Fennica*, 1978, vol. 12, no. 4, pp. 264–274. DOI: [10.14214/sf.a14865](https://doi.org/10.14214/sf.a14865)
33. Hagqvist R., Mikkola A. *Visakoivun kasvatus ja käyttö*. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.
34. Hejtmánek J. *Betula pendula* var. *carelica* Sokolov v Československu. *Preslia*, 1957, vol. 29, pp. 264–268.
35. Isidorov V.A., Marcin S., Vetchinnikova L. Inheritance of Specific Secondary Volatile Metabolites in Buds of White Birch *Betula pendula* and *Betula pubescens* Hybrids. *Trees*, 2019, vol. 33, iss. 5, pp. 1329–1344. DOI: [10.1007/s00468-019-01861-2](https://doi.org/10.1007/s00468-019-01861-2)
36. Kleinschmit J. Konsequenzen aus Birkenzüchtung für die forstliche Praxis. *Forst und Holz*, 2002, Jg. 57, Nr. 15/16, S. 470–475.
37. Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väliälto H. *Visakoivu* [Curly Birch]. Metsälehti Kustannus, 2004. 208 p.
38. Lindquist B. *Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis*. Radebene und Berlin, Neumann Verlag, 1954. 156 S.
39. Mikkilä H. *Guide to the Montell Trail in the Punkaharju Experimental Area*. Helsinki, Finnish Forest Research Institute, 1992. 27 p.
40. Pagan J., Paganová V. *Breza biela svalcovita (Betula alba* L. var. *carelica* Merk.) na Slovensku [Curly Birch in Slovakia]. Zvolen, Technická univerzita, 1994. 75 s.
41. Paganová V. Analysis of Inheritance and Growth of Curly Birch Progenies from Controlled Hybridisation and Possibilities of their Utilisation for Timber Production in Agricultural Landscape. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2004, vol. 40, no. 2, pp. 51–62. DOI: [10.17221/3700-CJGPB](https://doi.org/10.17221/3700-CJGPB)
42. Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatu ja kehitys Etelä-Suomessa [The Quality and Development of Cultivated Curly-Birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) Stands in Southern Finland], *Folia Forestalia*, 1976, no. 263, pp. 1–28.
43. Schenk M.F., Thienpont C.-N., Koopman W.J.M., Gilissen L.J.W.J., Smulders M.J.M. Phylogenetic Relationships in *Betula* (Betulaceae) Based on AFLP Markers. *Tree Genetics and Genomes*, 2008, vol. 4, pp. 911–924. DOI: [10.1007/s11295-008-0162-0](https://doi.org/10.1007/s11295-008-0162-0)
44. Scholz E. Das Verbreitungsgebiet der Braunmäserbirke. *Archiv für Forstwesen*, 1963, Bd. 12, Nr. 12, S. 1243–1253.
45. Václav E. Rozšíření, stanovištní podmínky a růst svalcovité břízy (karelské) v Evropě. *Sborník lesnické fakulty VŠZ v Praze*, 1963, no. 6, s. 217–237.
46. Velling V.P., Viherä-Aarnio A., Rautanen J. Züchtung und Anbau von Birke in Finland – eine Erfolgsstory? *Forst und Holz*, 2002, Jg. 57, Nr. 15/16, S. 459–465.
47. Urbanska K., Landolt E. Biologische Kenn wer von Pflanzenarten. *Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel* [Bulletin of the Geobotanical Institute of Swiss Federal Institute of Technology, Stiftung Rübel], 1990, Bd. 56, S. 61–77.

48. Wang N., McAllister H.A., Bartlett P.R., Buggs R.J.A. Molecular Phylogeny and Genome Size Evolution of the Genus *Betula* (Betulaceae). *Annals of Botany*, 2016, vol. 117, iss. 6, pp. 1023–1035. DOI: [10.1093/aob/mcw048](https://doi.org/10.1093/aob/mcw048)

UPDATE ON THE BOUNDARIES OF THE CURLY BIRCH RANGE

L.V. Vetchinnikova¹, *Doctor of Biology, Assoc. Prof., Chief Research Scientist; ResearcherID: J-5665-2018, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2091-905X>*

A.F. Titov^{2,3}, *Corresp. Member of RAS, Doctor of Biology, Prof., Chief Research Scientist, ResearcherID: A-6705-2014, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6880-2411>*

¹Forest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation; e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

²Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation

³Department of Multidisciplinary Scientific Research of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russian Federation; e-mail: titov@krc.karelia.ru

The article reports on the application of the best known principles for mapping natural populations of curly (Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti – one of the most appealing representatives of the forest tree flora. Relying on the synthesis and analysis of the published data amassed over nearly 100 years and the data from own full-scale studies done in the past few decades almost throughout the area where curly birch has grown naturally, it is concluded that its range outlined in the middle of the 20th century and since then hardly revised is outdated. The key factors and reasons necessitating its revision are specified. Herewith it is suggested that the range is delineated using the population approach, and the key element will be the critical population size below which the population is no longer viable in the long term. This approach implies that the boundaries of the taxon range depend on the boundaries of local populations (rather than the locations of individual trees or small clumps of trees), the size of which should not be lower than the critical value, which is supposed to be around 100–500 trees for curly birch. A schematic map of the curly birch range delineated using this approach is provided. We specially address the problem of determining the minimum population size to secure genetic diversity maintenance. The advantages of the population approach to delineating the distribution range of curly birch with regard to its biological features are highlighted. The authors argue that it enables a more accurate delineation of the range; shows the natural evolutionary history of the taxon (although it is not yet officially recognized as a species) and its range; can be relatively easily updated (e.g. depending on the scope of reintroduction); should be taken into account when working on the strategy of conservation and other actions designed to maintain and regenerate this unique representative of the forest tree flora.

For citation: Vetchinnikova L.V., Titov A.F. Update on the Boundaries of the Curly Birch Range. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2020, no. 6, pp. 9–21. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-9-21

Funding: The research was carried out within the framework of the state assignment of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute, Institute of Biology, and Department of Multidisciplinary Scientific Research) and covered by the federal budget.

Keywords: curly birch *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, range, population size, northwestern continental Europe.

Поступила 24.09.19 / Received on September 24, 2019