

УДК 582.632.1+674.031.632.13

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ РОДА *Betula*

С. О. Медведева, О. Е. Черепанова

Ботанический сад УрО РАН

ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144

E-mail: so.medvedeva@gmail.com, botgarden.olga@gmail.com

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.

Род береза (*Betula* L.) включает около 60 видов, а также подвиды и разновидности, широко представленные в Северном полушарии. Понимание систематики и эволюции этой таксономически неоднородной группы имеет большое практическое значение, так как многие виды берез активно используются в различных отраслях промышленности, в проектах по восстановлению нарушенных земель и лесных массивов. Род береза считается одним из самых сложных среди покрытосеменных. Таксономия берез пересматривалась неоднократно, однако систематическое положение многих представителей этого рода и сегодня уточняется. Несмотря на многочисленные исследования, в систематике и филогении берез остается много нерешенных вопросов. Основные причины этого – высокая изменчивость фенотипических признаков, полиплоидия, а также интенсивная и широко распространенная гибридизация, затрудняющая идентификацию видов. Целью статьи является анализ состояния таксонов рода береза. Рассматриваются особенности интрогрессивной гибридизации берез, происхождение некоторых видов, систематизируются результаты нескольких молекулярных филогений, выполненных на основе различных хлоропластных и ядерных маркеров, а также приводятся представители березы, таксономическое положение которых не подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями и требует дополнительного изучения природных популяций с использованием молекулярных маркеров. Для определения взаимоотношений между видами берез используются различные методы: классический анализ морфологии, анализ числа хромосом и молекулярно-генетические. Одной группы методов оказывается недостаточно для четкого определения систематического положения некоторых представителей рода береза, поэтому подход к таксономии и филогении берез должен быть комплексным с применением различных современных методов, дополняющих друг друга.

**Ключевые слова:** береза, филогенетическое дерево, гибридизация, таксономический обзор, молекулярные маркеры, молекулярная филогения.

DOI: 10.15372/SJFS20230208

## ВВЕДЕНИЕ

Род береза (*Betula* L.) содержит древесные и кустарниковые формы, встречающиеся в Северном полушарии от субтропиков до Арктики, населяющие различные экотопы, включая болота, высокогорья, тундры. Хотя многие представители этого рода широко распространены (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), для некоторых видов рода характерен узкий ареал и небольшие по численности популяции (*B. megrelica* Sosn., *B. klokovii* Zaver., *B. gynoterminalis* Y. C. Hsu and C. J. Wang, *B. globispica* Shirai) (IUCN..., 2023).

Данный род – один из самых сложных среди покрытосеменных. Виды березы, характеризу-

ются высокой изменчивостью фенотипических параметров. Кроме того, они известны интенсивной и широко распространенной гибридизацией, что затрудняет филогенетические исследования и последующую идентификацию видов (Ashburner, McAllister, 2013).

Понимание таксономии и эволюционных процессов этого рода имеет большое значение, так как большинство видов березы активно используются в различных отраслях промышленности, обладают яркими фенотипическими признаками, высоким фармакологическим потенциалом и играют важную экосистемную роль (Ashburner, McAllister, 2013). Березы быстро растут и легко адаптируются к изменяющимся

условиям окружающей среды. Белокорые березы, в частности, относятся к пионерным видам, способным быстро заселять вырубленные и сгоревшие лесные площади. Предотвращая эрозию почвы, они создают условия для восстановления лесного покрова. Многие березы способны возобновляться на бедных песчаных и болотистых почвах, занимая экологические ниши, непригодные для других древесных видов (Shaw et al., 2014).

Вышеизложенное свидетельствует о большом потенциале использования берез в лесовосстановительных работах после пожаров и рубок, в рекультивации промышленных территорий, а также в стабилизации существующих экосистем. Ассортимент промышленно и экологически ценных берез может быть обогащен за счет результатов селекционных работ по меж- и внутривидовой гибридизации. Селекция берез предполагает наличие достоверной информации о филогенетических и систематических взаимоотношениях видов. Эта информация также полезна для разработки мероприятий по защите исчезающих видов рода береза.

В последние десятилетия предпринимались различные попытки прояснить сложную систематику берез с использованием как морфологического, так и молекулярного подходов. Несмотря на это, значительное количество вопросов остается нерешенным и требует дополнительных исследований.

Цель статьи – анализ состояния таксонов рода *Betula*, выявление сложностей систематизации берез и их причин, а также обобщение результатов нескольких молекулярных филогений, проясняющих родственные отношения между видами.

## ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИИ РОДА *Betula*

Род береза относится к семейству березовые (Betulaceae), которое включает 6 родов: ольха (*Alnus* Mill.), береза, граб (*Carpinus* L.), лещина (*Corylus* L.), хмелеграб (*Ostrya* Scop.) и остроопсис (*Ostryopsis* Decne.) (Furlow, 1990; Bousquet et al., 1992). При этом береза – самый крупный и таксономически сложный род в этом семействе и включает, по данным К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013), около 65 видов и подвигов, согласно Всемирному контрольному списку избранных семейств растений (World checklist..., 2021) – 59 видов, по оценке И. Ю. Коропачинского (2013; Коропачинский, 2013) – 120 видов. В Международном индексе названий растений

(International Plant Names Index, 2021) зарегистрировано 495 названий растений, принадлежащих роду береза.

Первые монографии по березам были написаны С. Шпахом (Spach, 1843), а затем Э. Регелем (Regel, 1861, 1865), который разделил этот род на подроды *Betulaster* и *Eubetula*. Подрод *Betulaster* включал только одну секцию – *Acuminatae* (*B. cylindrostachya* Wall. ex Lindl., *B. alnoides* Buch. – Ham., *B. maximowicziana* Regel), подрод *Eubetula* – шесть секций: *Costatae* (*B. schmidtii* Regel, *B. nigra* L., *B. ermanii* Cham., *B. grossa* Siebold & Zucc., *B. utilis* D. Don, *B. corylifolia* Griff.), *Lentae* (*B. lenta* L., *B. alleghaniensis* Britton), *Nanae* (*B. nana* L., *Betula michauxii* Spach, *B. glandulosa* Michx., *B. pumila* L., *Betula humilis* Marshall), *Albae* (*B. alba* L. в широком смысле с 9 подвидами и *B. microphylla* Bunge), *Fruticosae* (*B. fruticosa* Pall., *B. middendorffii* Trautv. & C. A. Mey.) и *Dahuricae* (*B. dahurica* Pall.). Данная классификация по большей части основывалась на вегетативных признаках растений (таких как размер и форма листьев, окраска ствола и форма ветвей) (Regel, 1861, 1865). Работы Е. Regel (1861, 1865) послужили отправной точкой для многочисленных попыток определить секции или подроды и отношения между видами внутри рода *Betula* на основе морфологии, биохимических признаков и числа хромосом (Winkler, 1904; Комаров, 1936; Pawlowska, 1983; De Jong, 1993; Keinänen et al., 1999; Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013; Kuneš et al., 2019).

Р. С. De Jong (1993) на основании различных морфологических вегетативных и генеративных признаков (таких как кора, листья и плоды) предложил разделить род *Betula* на 5 подродов: *Betulenta*, *Betulaster*, *Neurobetula*, *Betula* и *Chamaebetula*. Он высказал предположение, что виды подрода *Betulenta* (например, *B. alleghaniensis* и *B. lenta*) наиболее тесно связаны родственными отношениями с предковыми березами эоцена.

Подрод *Betulaster* (например, *B. maximowicziana*) и подрод *Neurobetula* (например, *B. ermanii* и *B. schmidtii*), который представляет собой довольно разнородную и отчасти искусственно созданную группу, считались близкородственными подроду *Betulenta*.

Гомогенный подрод *Betula* (например *B. pendula*, *B. papyrifera* Michx., *B. platyphylla* Sukaczew, *B. populifolia* Marshall, *B. pubescens*, and *B. resinifera* Royle) и *Chamaebetula* (например *B. fruticosa*, *B. nana* и *B. humilis*), согласно

его монографии, произошли от предков, связанных с подродом *Neurobetula* (De Jong, 1993).

Большой вклад в изучение и разработку систематики рода *Betula*, особенно видов, произрастающих на территории Сибири и Дальнего Востока, внес М. А. Шемберг (1984, 1987, 1992). Он выделял следующие виды берез, произрастающие на территории Сибири: *B. davurica*, *B. ermanii* (с подвидом *Betula ermanii* subsp. *lanata* (Regel) A. K. Skvortsov) *B. microphylla*, *B. pendula*, *B. alba*, *B. fruticosa* (с подвидами *Betula fruticosa* subsp. *fusca* (Pall. ex Georgi) M. Schemberg, *Betula fruticosa* subsp. *montana* Shemberg), *B. divaricata*, *B. nana* (с подвидами *Betula nana* subsp. *exilis* (Sukachev) Hultén, *Betula nana* subsp. *rotundifolia* (Spach) Malyshev) (Шемберг, 1992).

Одна из наиболее тщательно проработанных классификаций рода *Betula* была предложена А. К. Скворцовым (2002). Она опирается на имеющиеся литературные данные, широкий спектр морфологических признаков (оценивались листья, кора, сережки и семена), а также на описание образцов, собранных в ботанических садах и природных местообитаниях (дополнительно учитывался ареал распространения). Эта классификация включает 4 подрода и 8 секций: подрод *Asperae* (секции *Asperae* (*B. schmidtii*, *Betula fargesii* Franch., *Betula potaninii* Batalin, *Betula calcicola* (W. W. Sm.) P. C. Li, *Betula chichibuensis* Hara), *Chinenses* (*Betula chinensis* Maxim., *Betula delavayi* Franch., *B. globispica*) и *Lentae* (*B. lenta*, *B. alleghaniensis*, *B. grossa*, *Betula insignis* Franch., *Betula medwediewii* Regel), подрод *Betula* (секции *Acuminatae* (*B. alnoides*, *B. cylindrostachya*, *Betula luminifera* H. J. P. Winkl., *B. maximowicziana*), *Apterocaryon* (*Betula michauxii* Spach, *B. fruticosa*, *Betula ovalifolia* Rupr., *B. glandulosa*, *B. nana*, *B. pumila*), *Betula* (*B. pendula*, *B. populifolia*, *B. alba*, *B. papyrifera*, *Betula occidentalis* Hook., *B. raddeana* Trautv., *Betula tianschanica* Rupr., *B. microphylla*), *Costatae* (*Betula costata* Trautv., *B. ermanii*, *Betula albosinensis* Burkill, *B. utilis*, *Betula jacquemontii* Spach), *Dahuricae* (*Betula davurica* Pall., *B. nigra*), подрод *Nipponobetula* (*B. corylifolia*) и подрод *Sinobetula* (*B. gynoterminalis*).

Филогенетическая схема рода *Betula*, предложенная А. К. Скворцовым (2002), представлена на рис. 1.

Согласно этой схеме, подрод *Betula* – самый молодой и происходит либо от подрода *Asperae*, либо, что более вероятно, от других, не сохранившихся предков (Скворцов, 2002).

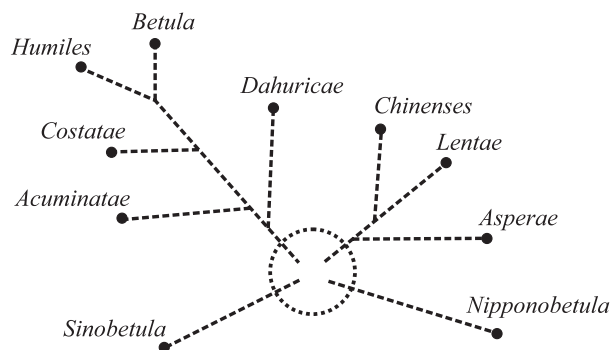
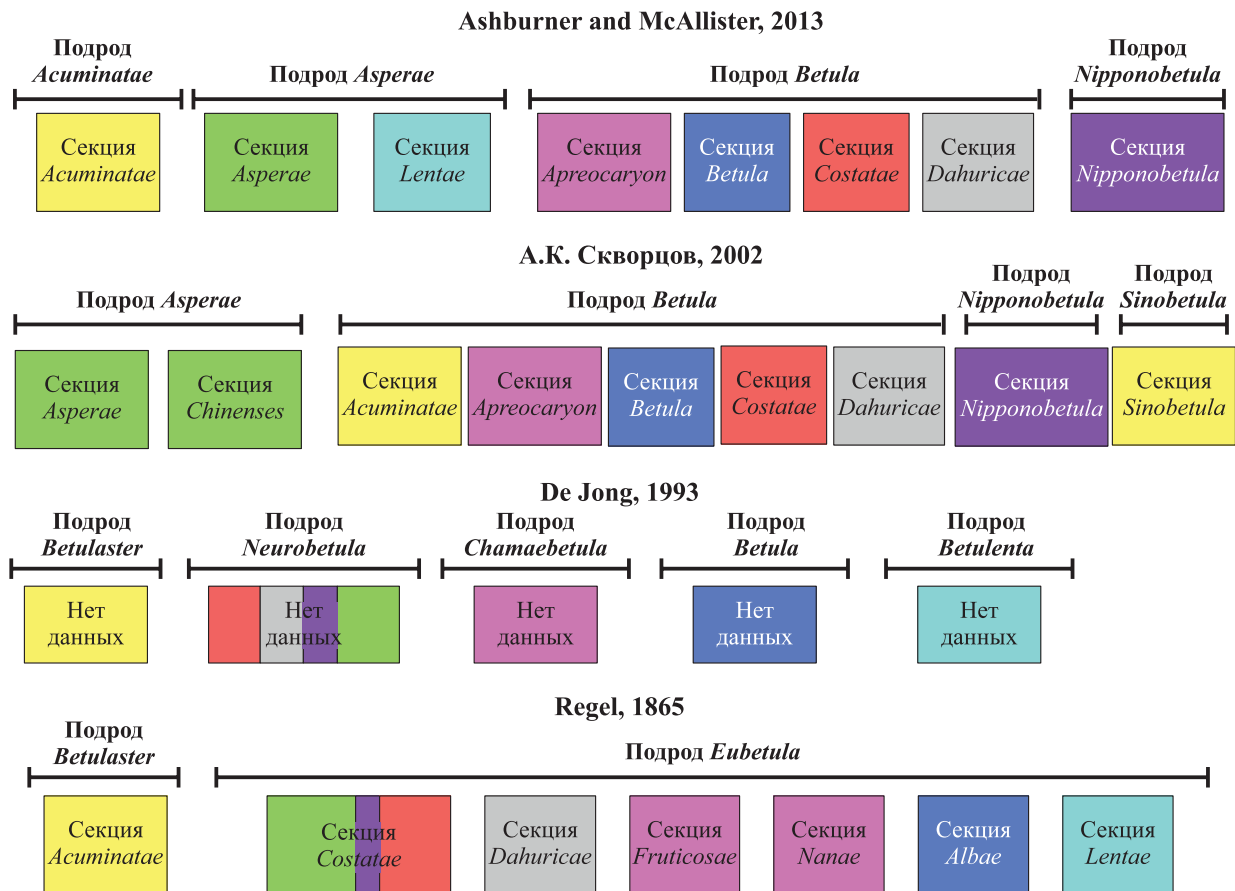


Рис. 1. Филогенетическая схема рода *Betula* (Скворцов, 2002).

Монография К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013) содержит классификацию р. *Betula*, выполненную на основе морфологических признаков (размер растения, листья, кора, сережки и семена), характеристик естественных местообитаний и экологии, а также плоидности видов.

Число хромосом различных видов берез значительно варьирует от  $2n = 28$  до  $2n = 168$  (например,  $2n = 28$  – *B. platyphylla*, *B. pendula*, *B. populifolia*, *B. nana*,  $2n = 56$  – *B. ovalifolia*, *B. microphylla*, and *B. pubescens*,  $2n = 84$  – *B. delavayi*, *B. alleghaniensis*, *B. grossa*, and *B. raddeana*,  $2n = 140$  – *B. globispica*, *B. medwediewii* Regel, and *B. insignis* Franch.,  $2n = 168$  – *B. megrellica*). Уровень плоидности является важным параметром, позволяющим отличить некоторые морфологически близкие виды, как, например, диплоидная *B. pendula* ( $2n = 2x = 28$ ) и тетраплоидная *B. pubescens* ( $2n = 4x = 56$ ); диплоидная *B. ashburneri* ( $2n = 2x = 28$ ) и тетраплоидная *B. utilis* ( $2n = 4x = 56$ ) (Wang et al., 2016). В результате обобщения всех морфологических данных и сведений о числе хромосом и ареале видов классификация р. *Betula*, предложенная К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013), включает 4 подрода и 8 секций: подрод *Acuminata* (секция *Acuminatae*), *Aspera* (секции *Asperae* и *Lentae*), *Betula* (секции *Apterocaryon*, *Betula*, *Costatae* и *Dahuricae*) и *Nipponobetula* (секция *Nipponobetula*). Секция *Asperae* далее разделена на подсекции *Asperae* и *Chinenses*. Эта классификация во многом согласуется с классификацией А. К. Скворцова (2002), но рассматривает вместо секции *Acuminatae* (подрод *Betula*) А. К. Скворцова (2002) подрод *Acuminata*. Секции *Asperae* и *Chinenses* А. К. Скворцова (2002) рассматриваются в ней как подсекции *Asperae*, *Chinenses* соответственно. Подрод *Sinobetula* не включен в эту классификацию, так как он был предложен А. К. Скворцовым (2002) на



**Рис. 2.** Схемы классификации рода *Betula*. За основу взята классификация К. Ashburner и Н. А. McAllister (2013).

Использованные в ней цвета применены к остальным классификациям и отражают видовой состав таксонов. Схема из нескольких цветов показывает соотношение видов из разных секций.

основании единичного образца и был помещен авторами в подсекцию *Asperae*. Первоначальный предок всех берез по этой классификации относится к подроду *Aspera*, секции *Lentae*, и эволюционные линии из этой секции дали начало другим группам видов (Ashburner, McAllister, 2013).

Таким образом, таксономия берез со времен Е. Regel (1861, 1865) претерпела значительные изменения (рис. 2). Первоначально в классификациях учитывались только основные параметры, описывающие габитус (размер растения, цвет ствола, размер и форма листьев).

Затем для разграничения видов стали рассматриваться дополнительные более мелкие признаки листа (такие как число жилок на листьях, длина черешка), соцветий и семян (мужские и женские сережки, чешуйки сережек, форма семян), а также экологические характеристики и, наконец, цитологические признаки (число хромосом).

Мы предполагаем, что таксономия берез будет развиваться и далее по мере формирования

базы молекулярно-генетических данных для представителей рода.

Следует отметить также, что морфологические признаки, положенные в основу классификаций рода *Betula*, часто недостаточны и ненадежны для определения видов из-за высокой фенотипической пластичности и интенсивной гибридизации берез (Tarieiev et al., 2021). Так, *B. pendula* и *B. pubescens* очень полиморфны и включают множество внутривидовых таксонов, которые были описаны в Европе и России в XIX–XX вв. как отдельные виды, например *B. carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd., *B. petraea* Sy'kora, *B. obscura* Kotula ex Fiek, *B. atrata* Domin, *B. oycoviensis* Besser, *B. procurva* Litv., *B. litwinowii* Doluch., *B. karagandensis* V. N. Vassil., *B. korshinskyi* Litv., *B. pendula* var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti и др. Для этих берез до сих пор нет ясности, являются ли они отдельными видами, просто разновидностями или формами. Их таксономический статус требует уточнения с использованием современных молекулярно-генетических методов.



Ареал многих видов берез, требующих дополнительных исследований с целью уточнения таксономического статуса, приурочен к азиатской части Евразии (территория России, Средняя Азия), часть из них произрастают в Восточной Европе (например, *B. oycoviensis* в Чехии, а *B. atrata* в Польше) (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013; Коропачинский, 2013; Koropachinskii, 2013). Следует отметить, что таксономия берез в России еще не поддержана молекулярно-генетическими методами. Полномасштабные популяционно-генетические исследования рода *Betula* в Российской Федерации никогда не проводились. Имеющиеся молекулярные данные носят фрагментарный региональный характер. Исследование генетической изменчивости и таксономии берез на вышеуказанных территориях, несомненно, будет содействовать прояснению филогенетических и филогеографических закономерностей этого сложного таксона.

Несмотря на длительную историю изучения рода *Betula*, продолжают описываться новые виды берез – *B. baschkirica* Tzvelev, *B. kateninii* Tzvelev, *B. vologdensis* Tzvelev (Цвелев, 2002), *B. fujianensis* J. Zeng, Jian H. Li and Z. D. Chen, *B. ashburneri* McAll. & Rushforth, *B. hainanensis* J. Zeng, B. Q. Ren, J. Y. Zhu & Z. D. Chen (Zeng et al., 2008, 2014; McAllister, Rushforth, 2011), *B. buggsii* Wang (Wang et al., 2022).

#### ОЦЕНКА ТАКСОНОМИИ РОДА *Betula* С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

С учетом трудностей с интерпретацией морфологических признаков были использованы различные молекулярные маркеры для понимания филогенетических связей внутри рода *Betula*. Среди них – маркерные последовательности ядерной ДНК: межгенные спейсеры ядерной рибосомальной ДНК (ITS-регион), ген нитратредуктазы (NIA) и алкогольдегидрогеназы (ADH) (Järvinen et al., 2004; Nagamitsu et al., 2006; Li et al., 2007; Wang et al., 2016), микросателлитные последовательности ядерной ДНК (Nagamitsu et al., 2006; Tsuda et al., 2017; de Dato et al., 2020), маркерные последовательности хлоропластной ДНК (Järvinen et al., 2004; Jadwiszczak et al., 2012, 2015; Medvedeva et al., 2021), вторичная структура внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомаль-

ной ДНК (ITS) (Tarieiev et al., 2021), полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP) (Schenk et al., 2008).

Результаты молекулярно-генетических исследований позволили получить важные сведения об эволюции рода в целом, однако взаимоотношения между некоторыми видами внутри рода до сих пор остаются неопределенными. Одна из трудностей интерпретации молекулярно-генетических данных состоит в том, что некоторые результаты частично противоречивы. Примером тому являются исследования ITS-региона и ядерных микросателлитных последовательностей (Nagamitsu et al., 2006), а также последовательностей региона MatK хлоропластной ДНК и последовательности гена алкогольдегидрогеназы (ADH) ядерной ДНК (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005). Кроме того, филогении берез, построенные на основе молекулярно-генетических данных, иногда противоречат группировке видов, основанной на морфологии, предложенной современными классификациями (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013).

Мы проанализировали несколько молекулярных филогений, выполненных на основе различных генетических маркеров (ADH и MatK – P. Järvinen et al. (2004), ITS – N. Wang et al. (2016), AFLP – M. F. Schenk et al. (2008)), и показали, что они в значительной степени поддерживают классификации, основанные на фенотипических признаках (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013). Но есть виды, таксономическое положение которых не подтверждается приведенными выше молекулярными филогениями, эти березы требуют дополнительных исследований природных популяций с использованием нескольких молекулярных маркеров. Среди них *B. schmidtii*, *B. skvortsovii*, *B. bomiensis* из секции *Asperae*, *B. grossa* из секции *Lentae*, *B. maximowicziana* из секции *Acuminatae*, *B. nigra*, *B. davurica* и *B. raddeana* из секции *Dahuricae*, *B. corylifolia* – единственный вид подрода *Nipponobetula* (см. таблицу).

Таксономический статус секции *Aptercaryon* не подтверждается ITS-, AFLP- и Mat-филогениями. Это свидетельствует о том, что секция карликовых берез – гетерогенна. При этом малый рост этих видов, вероятно, является конвергентным признаком, развившимся вследствие адаптации к внешним факторам, например к низким температурам (Järvinen et al., 2004; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016).

Корреляция между таксономией рода *Betula* (Скворцов, 2002; Ashburner, McAllister, 2013) и молекулярными филогениями

| К. Ashburner,<br>Н. А. McAllister (2013) |                                           | А. К. Скворцов (2002) |                          | Виды                      | Филогения                  |                             |                           |                        |
|------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------------|------------------------|
| Подрод                                   | Секция                                    | Подрод                | Секция                   |                           | ADH<br>(Järvinen,<br>2004) | MatK<br>(Järvinen,<br>2004) | AFLP<br>(Schenk,<br>2008) | ITS<br>(Wang,<br>2016) |
| 1                                        | 2                                         | 3                     | 4                        | 5                         | 6                          | 7                           | 8                         | 9                      |
| <i>Acuminata</i>                         | <i>Acuminatae</i>                         | <i>Betula</i>         | <i>Acuminatae</i>        | <i>B. alnoides</i>        | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. cylindrostachya</i> | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. luminifera</i>      | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. maximowicziana</i>  | –                          | –                           | –                         | –                      |
| <i>Betula</i>                            | <i>Betula</i>                             |                       | <i>B. pendula</i>        | +                         | +                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. platyphylla</i>    | +                         | +                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. populifolia</i>    | +                         | +                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. papyrifera</i>     | +                         | +                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. pubescens</i>      | +                         | +                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. occidentalis</i>   | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. raddeana</i>       | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. tianschanica</i>   | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. microphylla</i>    | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. fontinalis</i>     | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. celtiberica</i>    | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. cordifolia</i>     | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. utahensis</i>      | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          | <i>Aptero-<br/>caryon</i>                 |                       | <i>B. fruticosa</i>      | –                         | –                          | н/д                         | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. humilis</i>        | –                         | –                          | –                           | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. nana</i>           | –                         | –                          | –                           | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. ovalifolia</i>     | н/д                       | н/д                        | н/д                         | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. pumila</i>         | н/д                       | н/д                        | –                           | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. michauxii</i>      | н/д                       | н/д                        | н/д                         | –                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. gmelinii</i>       | н/д                       | н/д                        | н/д                         | н/д                       |                        |
|                                          | <i>Costatae</i>                           |                       | <i>Costatae</i>          | <i>B. costata</i>         | н/д                        | н/д                         | +                         | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. ermanii</i>         | –                          | –                           | +                         | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. albosinensis</i>    | н/д                        | н/д                         | +                         | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. utilis</i>          | н/д                        | н/д                         | +                         | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. jacquemontii</i>    | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. apoiensis</i>       | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. ashburneri</i>      | н/д                        | н/д                         | н/д                       | +                      |
|                                          | <i>Dahuricae</i>                          |                       | <i>Dahuricae</i>         | <i>B. davurica</i>        | н/д                        | н/д                         | –                         | –                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. nigra</i>           | н/д                        | н/д                         | +                         | –                      |
|                                          |                                           |                       |                          | <i>B. raddeana</i>        | н/д                        | н/д                         | н/д                       | –                      |
| <i>Aspera</i>                            | <i>Asperae<br/>subsection<br/>Asperae</i> | <i>Asperae</i>        | <i>B. schmidtii</i>      | –                         | –                          | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. fargesii</i>       | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. potaninii</i>      | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. calcicola</i>      | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. chichibuensis</i>  | н/д                       | н/д                        | +                           | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. bomiensis</i>      | н/д                       | н/д                        | н/д                         | -                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. delavayi</i>       | н/д                       | н/д                        | н/д                         | +                         |                        |
|                                          |                                           |                       | <i>B. skvortsovii</i>    | н/д                       | н/д                        | н/д                         | -                         |                        |
|                                          |                                           | <i>Sinobetula</i>     | <i>B. gynoterminalis</i> | н/д                       | н/д                        | н/д                         | н/д                       |                        |

Окончание таблицы

| 1                                | 2                                                       | 3                                | 4                                | 5                        | 6   | 7   | 8   | 9 |
|----------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--------------------------|-----|-----|-----|---|
|                                  | <i>Asperae</i><br><i>subsection</i><br><i>Chinenses</i> | <i>Asperae</i>                   | <i>Chinenses</i>                 | <i>B. chinensis</i>      | н/д | н/д | н/д | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. globispica</i>     | н/д | н/д | н/д | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. fargesii</i>       | н/д | н/д | н/д | + |
|                                  | <i>Lentae</i>                                           |                                  | <i>Lentae</i>                    | <i>B. lenta</i>          | +   | +   | +   | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. alleghaniensis</i> | +   | +   | +   | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. grossa</i>         | н/д | н/д | —   | — |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. insignis</i>       | н/д | н/д | н/д | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. medwediewii</i>    | н/д | н/д | +   | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. murrayana</i>      | н/д | н/д | н/д | + |
|                                  |                                                         |                                  |                                  | <i>B. megrelica</i>      | н/д | н/д | н/д | + |
| <i>Nippono-</i><br><i>betula</i> | <i>Nippono-</i><br><i>betula</i>                        | <i>Nippono-</i><br><i>betula</i> | <i>Nippono-</i><br><i>betula</i> | <i>B. corylifolia</i>    | н/д | н/д | н/д | — |

Примечание. (+) – таксономическое положение подтверждается молекулярной филогенией; (–) – таксономическое положение не подтверждается молекулярной филогенией; н/д – нет данных.

## ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИНТРОГРЕССИЯ

Трудности, связанные с филогенией и таксономией рода *Betula*, отчасти объясняются широкой гибридизацией и интрогрессией (Järvinen et al., 2004; Schenk et al., 2008; Thórsson et al., 2010; Ashburner, McAllister, 2013). Гибридизация с последующей интрогрессией приводит к внутри- и межвидовой изменчивости морфологических признаков, что создает сложности в идентификации видов и их ареалов и может также привести к неправильной фиксации новых видов (Васильев, 1969).

Вопросы гибридизации внутри рода *Betula* широко представлены в литературе (Johnsson, 1945; Dancik, Barnes, 1972; Шемберг, 1984, 1987; Ananthawat-Jónsson, Tómasson, 1990; Ananthawat-Jónsson, Thórsson, 2003; Ananthawat-Jónsson et al., 2010; Wang et al., 2014; Eidesen et al., 2015; Tsuda et al., 2017), при этом гибриды могут образовываться между видами из разных секций и даже подродов (Johnsson, 1945; Dancik, Barnes, 1972; Czernicka et al., 2014; Thomson et al., 2015), потенциально вызывая трудности в установлении отношений между таксонами. Таким образом, березы являются примером того, как гибридизация может привести к размытию границ видов и филогеографических паттернов (Palmé et al., 2004; Wang et al., 2014; Thomson et al., 2015). Р. Järvinen и соавт. (2004) подчеркнули в своей статье, что истинная филогения берез, возможно, вообще не может быть представлена в виде дерева, и указали на необходимость использования нескольких молекулярных маркеров для более глубокого

понимания генетических взаимоотношений внутри рода *Betula*.

Гибридизация и интрогрессия часто происходят, когда ареалы видов перекрываются, например между европейскими видами *B. pendula* ( $2n = 28$ ), *B. pubescens* ( $2n = 56$ ) и *B. nana* ( $2n = 28$ ) (Palmé et al., 2004). Известно, что многие виды берез имеют гибридное происхождение. Например предполагается, что *B. tortuosa* Ledeb. ( $2n = 56$ ), подвид *B. pubescens*, появилась в результате ее интрогрессивной гибридизации с *B. nana* (Vaarama, Valanne, 1973; Kallio et al., 1983; Агапова и др., 1990). Другим примером является *B. apoiensis* ( $2n = 56$ ) – эндемик горы Апои в Хоккайдо. Было показано, что этот вид произошел в результате гибридизации между *B. ermanii* ( $2n = 56$ ) и *B. ovalifolia* ( $2n = 56$ ) (Nagamitsu et al., 2006). Кустарниковая береза *B. gmelenii* ( $2n = 56$ ), распространенная по всей Восточной Азии, также, вероятно, имеет гибридное происхождение (Ashburner, McAllister, 2013). Существует множество среднеазиатских берез с дизъюнктивными ареалами, которые были описаны как отдельные виды, например *B. microphylla* ( $2n = 56$ ), *B. tianschanica* ( $2n = 56$ ), *B. turkestanica* Litv., *B. pamirica* Litv., *B. korshinskyi*, *B. procurva*, *Betula saposchnikovii* Sukaczew, *Betula talassica* Poljakov. Эти виды, вероятно, являются гибридами предполагаемых родительских видов *B. fruticosa* ( $2n = 56$ ), *B. pubescens*, *B. utilis* ( $2n = 56$ ) и *B. pendula* (Ashburner, McAllister, 2013). Гибриды обычно имеют морфологию, промежуточную между родительскими видами, но не всегда обладают четким набором диагностических признаков

(Thórsson et al., 2010). Совпадение морфологических признаков затрудняет идентификацию гибридов.

Гибридизация и интрогрессия могут происходить также между видами разной плоидности (Petit et al., 1999; Abbott et al., 2013). Интересным примером видообразования в результате такой гибридизации является *B. murrayana* ( $2n = 112$ ) (Barnes, Dancik, 1985). Предполагается, что *B. murrayana* возникла в результате обратного скрещивания нередуцированной гаметы ( $n = 70$ ) *B. purpurea* (*B. alleghaniensis* × *B. pumila*) и нормальной редуцированной гаметы ( $n = 42$ ) *B. alleghaniensis*, что привело к формированию этого нового вида. Поскольку *B. murrayana* появилась относительно недавно, ее происхождение было легче прояснить, и этот вид является примером того, как другие полиплоиды, вероятно, возникали в прошлом (Ashburner, McAllister, 2013).

Наличие полиплоидов во всех под родах *Betula* свидетельствует о нескольких независимых этапах полиплоидизации берез. При этом происхождение почти всех полиплоидов точно не установлено. Предковые виды некоторых из них (*B. medwediewii* ( $2n = 140$ ), *B. chinensis* ( $2n = 112$ ), *B. insignis* ( $2n = 140$ )) могли даже уже исчезнуть (Ashburner, McAllister, 2013). Один из наиболее изученных и часто встречающихся в Европе и Западной Азии видов полиплоидных берез – тетраплоидная *B. pubescens*. Существуют различные предположения о родительских видах этой березы: *B. pendula* на основании RAPD-анализа и метода RAD-seq (Howland et al., 1995; Wang et al., 2021), *B. humilis* ( $2n = 28$ ) или *B. nana* согласно ADH-филогении (Järvinen et al., 2004), *B. humilis* на основании морфологии (Walters, 1968), предок *B. pendula* или близкородственный вид на основании исследования микросателлитных последовательностей (Tsuda et al., 2017). Таким образом, единого мнения по этому вопросу пока нет.

Одновременная полиплоидизация, интенсивная гибридизация и интрогрессия затрудняют таксономические исследования рода *Betula*. Кроме того, некоторые морфологические признаки видов, вероятно, сформировались в результате параллельной эволюции (Li et al., 2005). Чтобы уменьшить влияние интрогрессивной гибридизации, для построения достоверной филогении берез желательно использовать несколько молекулярных маркеров. Чем больше маркеров используется, тем надежнее становится филогения (Nichols, 2001; Wang et al., 2016).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таксономия рода *Betula* потребует дополнительных широкомасштабных исследований, приуроченных ко всей территории ареала, а не только к отдельным регионам. Чтобы определить таксономические взаимоотношения между видами берез, используются различные методы: классический анализ морфологии (Regel, 1865; De Jong, 1993; Скворцов, 2002; Kuneš et al., 2019) вместе с анализом числа хромосом (Ashburner, McAllister, 2013) и молекулярно-генетические методы (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005; Nagamitsu et al., 2006; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016; Tsuda et al., 2017; Kuneš et al., 2019). Анализ молекулярных филогений показывает, что одной группы методов оказывается недостаточно для четкого определения таксономии некоторых представителей рода *Betula*. На этом основании можно заключить, что подход к таксономии и филогении берез должен быть комплексным, с применением различных современных методов, дополняющих друг друга. Филогенетические деревья, построенные на основе молекулярных маркеров, не всегда могут правильно выявить родственные связи между видами. Причины этого – одновременное протекание полиплоидизации, экстенсивной гибридизации и интрогрессии, которые дополняются конвергентной эволюцией и неполной сортировкой предкового полиморфизма. Необходимы исследования с использованием нескольких молекулярных маркеров для определения таксономического положения и филогенетических взаимоотношений отдельных видов берез (Järvinen et al., 2004; Li et al., 2005; Schenk et al., 2008; Wang et al., 2016).

*Авторы выражают благодарность И. В. Беляевой, Royal Botanic Gardens, Kew за помощь в поиске материалов для рукописи.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства Aceraceae – Menyanthaceae. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 509 с. (с. 233).
- Васильев В. Н. Березы Урала // Тр. Ин-та экол. раст. и животн. УФ АН СССР. 1969. Т. 69. С. 59–140.
- Комаров В. Л. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5.
- Коропачинский И. Ю. Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 459–479.



- Скворцов А. К. Новая система рода *Betula* L. – береза // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. № 5. С. 73.
- Цвелев Н. Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill. (Betulaceae) в Восточной Европе // Нов. сист. высш. раст. 2002. Т. 34. С. 47–73.
- Шемберг М. А. Естественная гибридизация берез и ее значение для интродукции // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 12–19.
- Шемберг М. А. Особенности естественной гибридизации берез мелколистной и повислой // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Т. 6. № 1. С. 9–15.
- Шемберг М. А. Семейство Betulaceae – Березовые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. С. 61–70.
- Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J. W., Baird S. J., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C. A., Buggs R., Butlin R. K., Dieckmann U., Eroukhanoff F., Grill A., Cahan S. H., Hermansen J. S., Hewitt G., Hudson A. G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A. W., Parisod C., Pfennig K., Rice A. M., Ritchie M. G., Seifert B., Smadja C. M., Stelkens R., Szymura J. M., Väinölä R., Wolf J. B., Zinner D. Hybridization and speciation // J. Evolut. Biol. 2013. V. 26. N. 2. P. 229–46.
- Anamthawat-Jónsson K., Thorsson A. T. Natural hybridisation in birch: triploid hybrids between *Betula nana* and *B. pubescens* // Plant Cell Tissue and Organ Culture. 2003. V. 75. Iss. 2. P. 99–107.
- Anamthawat-Jónsson K., Thörsson T., Temsch E. M., Greilhuber J. Icelandic birch polyploids – the case of a perfect fit in genome size // J. Bot. 2010. V. 2. Article number: 347254.
- Anamthawat-Jónsson K., Tomasson T. Cytogenetics of hybrid introgression in Icelandic birch // Hereditas. 1990. V. 112. Iss. 1. P. 65–70.
- Ashburner K., McAllister H. A. The genus *Betula*: A taxonomic revision of birches. London, UK: Royal Bot. Gardens, Kew, 2013. 300 p.
- Barnes B. V., Dancik B. P. Characteristics and origin of a new birch species, *Betula murrayana*, from southeastern Michigan // Can. J. Bot. 1985. V. 63. N. 2. P. 223–226.
- Bousquet J., Strauss S. H., Li P. Complete congruence between morphological and rbcL-based molecular phylogenies in birches and related species (Betulaceae) // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. Iss. 6. P. 1076–1088.
- Czernicka M., Plawiak J., Muras P. Genetic diversity of F1 and F2 interspecific hybrids between dwarf birch (*Betula nana* L.) and Himalayan birch (*B. utilis* var. *jacquemontii* (Spach) Winkl. ‘Doorenbos’) using RAPD-PCR markers and ploidy analysis // Acta Biochim. Pol. 2014. V. 61. N. 2. P. 195–199.
- Dancik B. P., Barnes B. V. Natural variation and hybridization of yellow birch and bog birch in southeastern Michigan // Silvae Gen. 1972. V. 21. N. 1–2. P. 1–9.
- De Dato G. D., Teani A., Mattioni C., Aravanopoulos F., Avramidou E. V., Stojnic S., Ganopoulos I., Belletti P., Ducci F. Genetic analysis by nuSSR markers of silver birch (*Betula pendula* Roth) populations in their Southern European distribution range // Front. Plant Sci. 2020. V. 11. Article 310. 13 p.
- De Jong P. C. An introduction to *Betula*: its morphology, evolution, classification and distribution, with a survey of recent work // Proc. IDS *Betula* Symp., October 2–4, 1992 / Hunt D. (Ed.). Richmond, UK: Int. Dendrol. Soc., 1993.
- Eidesen P. B., Alsos I. G., Brochmann C. Comparative analyses of plastid and AFLP data suggest different colonization history and asymmetric hybridization between *Betula pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 15. P. 3993–4009.
- Furlow J. J. The genera of Betulaceae in the southeastern United States // J. Arnold Arboretum. 1990. V. 71. Iss. 1. P. 1–67.
- Howland D. E., Oliver R. R., Davy A. J. Morphological and molecular variation in natural populations of *Betula* // New Phytol. 1995. V. 130. Iss. 1. P. 117–124.
- International Plant Names Index. Royal Bot. Gardens, Kew, Harvard Univ. Herbaria & Libraries, and Austral. Nat. Bot. Gardens, 2021. <http://www.ipni.org>
- IUCN Red List of threatened species. Version 2022-2. IUCN, 2023. <https://www.iucnredlist.org>
- Jadwiszczak K., Banaszek A., Jablonska E., Sozinov O. V. Chloroplast DNA variation of *Betula humilis* Schrk. in Poland and Belarus // Tree Gen. & Genomes. 2012. V. 8. Iss. 5. P. 1017–1030.
- Jadwiszczak K. A., Banaszek A., Chrzanowska A., Kłosowski S., Sozinov O. V. The admixture zone of *Betula humilis* Schrk. phylogenetic lineages follows the eastern central European suture zone // Plant Ecol. Divers. 2015. V. 8. Iss. 3. P. 323–329.
- Järvinen P., Palmé A. E., Morales L. O., Länneppää M., Keinänen M., Sopanen T., Lascoux M. Phylogenetic relationships of *Betula* species (Betulaceae) based on nuclear *ADH* and chloroplast *matK* sequences // Am. J. Bot. 2004. V. 91. Iss. 11. P. 1834–1845.
- Johnsson H. Interspecific hybridization within the genus *Betula* // Hereditas. 1945. V. 31. Iss. 1–2. P. 163–176.
- Kallio P., Niemi S., Sulkioja M. The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone // Nordica. 1983. V. 47. P. 101–110.
- Keinänen M., Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Tahvanainen J. Taxonomic implications of phenolic variation in leaves of birch (*Betula* L.) species // Biochem. Syst. Ecol. 1999. V. 27. Iss. 3. P. 243–254.
- Koropachinskii I. Yu. Natural hybridization and taxonomy of birches in North Asia // Contemp. Probl. Ecol. 2013. V. 6. Iss. 4. P. 350–369 (Original Rus. Text © I. Yu. Koropachinskii, 2013, publ. in Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal. 2013. N. 4. P. 459–479).
- Kuneš I., Linda R., Fér T., Karlik P., Baláš M., Ešnerová J. Is *Betula carpatica* genetically distinctive? A morphometric, cytometric, and molecular study of birches in the Bohemian Massif with a focus on Carpathian birch // PLOS ONE. 2019. V. 14. N. 10. Article number: 0224387.
- Li J. H., Shoup S., Chen Z. D. Phylogenetics of *Betula* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA // Rhodora. 2005. V. 107. N. 929. P. 69–86.
- Li J. H., Shoup S., Chen Z. D. Phylogenetic relationships of diploid species of *Betula* (Betulaceae) inferred from DNA sequences of nuclear nitrate reductase // Syst. Bot. 2007. V. 32. N. 2. P. 357–365.
- McAllister H. A., Rushforth K. *Betula ashburneri* // Curtis’s Bot. Mag. 2011. V. 28. Iss. 2. P. 111–118.

- Medvedeva S., Cherepanova O., Tolkach O., Ponomarev V., Malosieva G. TrnL-trnF cpDNA polymorphism in some representatives of the genus *Betula* // BIO Web Conf. 2021. V. 35. Article number: 00017.
- Nagamitsu T., Kawahara T., Kanazashi A. Endemic dwarf birch *Betula apoiensis* (Betulaceae) is a hybrid that originated from *Betula ermanii* and *Betula ovalifolia* // Plant Spec. Biol. 2006. V. 21. Iss. 1. P. 19–29.
- Nichols R. Gene trees and species trees are not the same // Trends Ecol. Evol. 2001. V. 16. Iss. 7. P. 358–364.
- Palmé A. E., Su Q., Pálsson S., Lascoux M. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among European birches indicates hybridization among *Betula pendula*, *B. pubescens* and *B. nana* // Mol. Ecol. 2004. V. 13. Iss. 1. P. 167–178.
- Pawlowska L. Biochemical and systematic study of the genus *Betula* L. // Acta Soc. Bot. Pol. 1983. V. 52. N. 3–4. P. 301–314.
- Petit C., Bretagnolle F., Felber F. Evolutionary consequences of diploid – polyploid hybrid zones in wild species // Trends Ecol. Evol. 1999. V. 14. Iss. 8. P. 306–311.
- Regel E. Monographia Betulacearum // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1861. V. 13. P. 59–187.
- Regel E. Bemerkungen über die Gattungen *Betula* und *Alnus* nebst Beschreibung einiger neuer Arten // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1865. V. 38. P. 388–434.
- 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 Gen. & Genomes. 2008. V. 4. Iss. 4. P. 911–924.
- Shaw K., Stritch L., Rivers M., Roy S., Wilson B., Govaerts R. The Red List of Betulaceae. Richmond, Surrey, UK: Bot. Gardens Conserv. Int., 2014. 71 p.
- Spach S. In Ann. Sei. Nat. 1843. Ser. 2, XV.
- Tarieiev A. S., Gailing O., Krutovsky K. V. ITS secondary structure reconstruction to resolve taxonomy and phylogeny of the *Betula* L. genus // PeerJ. 2021. V 9. Article number: 10889.
- Thomson A. M., Dick C. W., Dayanandan S. A similar phylogeographical structure among sympatric North American birches (*Betula*) is better explained by introgression than by shared biogeographical history // J. Biogeogr. 2015. V. 42. Iss. 2. P. 339–350.
- Thórsson Æ. Th., Pálsson S., Lascoux M., Ananthawat-Jonsson K. Introgression and phylogeography of *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland inferred from cpDNA haplotype variation // J. Biogeogr. 2010. V. 37. Iss. 11. P. 2098–2110.
- Tsuda Y., Semerikov V., Sebastiani F., Vendramin G. G., Lascoux M. Multispecies genetic structure and hybridization in the *Betula* genus across Eurasia // Mol. Ecol. 2017. V. 26. Iss. 2. P. 589–605.
- Vaarama A., Valanne T. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb // Rep. Kevo Subarctic Res. St. 1973. V. 10. P. 70–84.
- Walters S. M. *Betula* L. in Britain // Proc. Bot. Soc. British Isles. 1968. V. 7. P. 179–180.
- Wang N., Borrel, J. S., Bodles W. J. A., Kuttapitiya A., Nichols R. A., Buggs R. J. A. Molecular footprints of the Holocene retreat of dwarf birch in Britain // Mol. Ecol. 2014. V. 23. Iss. 11. P. 2771–2782.
- Wang L., Ding J., Borrell J. S., Cheek M., McAllister H. A., Wang F., Liu L., Zhang H., Zhang Q., Wang Y., Wang N. Molecular and morphological analyses clarify species delimitation in section *Costatae* and reveal *Betula bugssii* sp. nov. (sect. *Costatae*, Betulaceae) in China // Ann. Bot. 2022. V. 129. N. 4. P. 415–428.
- Wang N., Laura J. K., McAllister H. A., Zohren J., Buggs R. J. A. Resolving phylogeny and polyploid parentage using genus-wide genome-wide sequence data from birch trees // Mol. Phylogen. Evol. 2021. V. 160. Article number: 107126.
- Wang N., McAllister H. A., Bartlett P. R., Buggs R. J. A. Molecular phylogeny and genome size evolution of the genus *Betula* (Betulaceae) // Ann. Bot. 2016. V. 117. Iss. 6. P. 1023–1035.
- Winkler H. Betulaceae. In: Engler, Das Pflanzenreich. Heft 19. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann (Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig), 1904. P. 1–149.
- World checklist of *Betulaceae* / Govaerts R. (Ed.). Richmond, Surrey, UK: Royal Bot. Gardens, Kew, 2021. <http://wccsp.science.kew.org/>
- Zeng J., Li J.-H., Chen Z.-D. A new species of *Betula* section *Betulaster* (Betulaceae) from China // Bot. J. Linnean Soc. 2008. V. 156. Iss. 4. P. 523–528.
- Zeng J., Ren B. Q., Zhu J. Y., Chen Z. D. *Betula hainanensis* (Betulaster, Betulaceae), a new species from Hainan Island, China // Ann. Bot. Fenn. 2014. V. 51. Iss. 6. P. 399–402.

## TAXONOMIC ISSUES OF THE GENUS *Betula*

S. O. Medvedeva, O. E. Cherepanova

*Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch  
8 March str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

---

E-mail: so.medvedeva@gmail.com, botgarden.olga@gmail.com

Birch (*Betula* L.) is a genus of approx. 60 species, subspecies or varieties with a wide distribution in the northern hemisphere. Understanding of systematics and evolution of this taxonomic group is of high practical importance, since most of the genus birch species are actively used in various industrial sectors and reforestation projects and are important forest tree species. The genus birch is considered to be one of the most complex among angiosperms. Taxonomy of birches has been revised several times, but systematic position of many representatives of the genus birch is being reconsidered today. Despite multiple comprehensive studies involving both morphological and molecular approaches a lot of unsolved issues remain in systematics and phylogeny of the genus birch. Main reasons for this include high variability of morphological characters, polyploidy, and intensive and widespread hybridization, which hampers identification of species. The purpose of the study is taxonomic analysis of the genus birch. Article discusses the features of birch introgressive hybridization, the origin of some species, summarizes the results of several molecular phylogenies based on various chloroplast and nuclear markers, and also lists birch representatives, whose taxonomic position is not confirmed by molecular genetic studies and requires additional study of natural populations using molecular markers. Various methods are used to determine the relationship between birch species: classical morphology analysis, chromosome number analysis and molecular genetic methods. One group of methods is not enough to clearly determine systematic position of some representatives of the genus birch. Therefore, the approach to the taxonomy and phylogeny of birches should be complex, using various modern methods complementing each other.

**Keywords:** *birch, phylogenetic tree, hybridization, taxonomic review, molecular markers, molecular phylogeny.*

**How to cite:** Medvedeva S. O., Cherepanova O. E. Taxonomic issues of the genus *Betula* // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 65–75 (in Russian with English abstract and references).