

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>

Обзорная статья



Проблемы филогении рода *Vaccinium* L. и пути их решения

Р.Р. Жидкин, Т.В. Матвеева

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Род *Vaccinium* L. включает почти 500 видов, среди которых экономически важные виды клюквы *V. macrocarpon* Ait. и *V. oxycoccos* L., брусники *V. vitis-idaea* L., черники *V. myrtillus* L. и голубики *V. uliginosum* L., *V. angustifolium* Ait., *V. corymbosum* L., *V. virgatum* Ait. Несмотря на то что многие из этих видов человек уже использовал в пищевых и медицинских целях, их активная селекция началась только в XX в., соответственно, возникла потребность в филогенетических и таксономических исследованиях рода, которые изначально базировались на анализе морфологических признаков. Многие из этих данных сохранили актуальность до настоящего времени. Развитие идей молекулярной филогении побудило пересмотреть старую классификацию, обозначив ряд сложностей, которые не позволяют однозначно определить филогенетические отношения в пределах рода. Сегодня система рода включает в себя 33 секции, при этом видовой состав секций и эволюционные отношения между ними остаются спорными. В данном обзоре обсуждаются различные подходы к изучению структуры рода *Vaccinium*: от классических до филогеномных, основные результаты использования этих подходов и их перспективы.

Ключевые слова: *Vaccinium*; филогения; ДНК-штрихкодирование; ДНК-фингерпринтинг; филогеномика.

Как цитировать:

Жидкин Р.Р., Матвеева Т.В. Проблемы филогении рода *Vaccinium* L. и пути их решения // Экологическая генетика. 2022. Т. 20. № 2. С. 151–164.
DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>

Review Article

Phylogeny problems of the genus *Vaccinium* L. and ways to solve them

Roman R. Zhidkin, Tatiana V. Matveeva

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

The genus *Vaccinium* includes almost 500 species, among which there are economically important species of cranberries *V. macrocarpon* Ait. and *V. oxycoccos* L., lingonberries *V. vitis-idaea* L., bilberries *V. myrtillus* L. and blueberries *V. uliginosum* L., *V. angustifolium* Ait., *V. corymbosum* L., *V. virgatum* Ait. Despite the fact that many of these species were actively used by humans in medicine and food, their active selection began in the 20th century, in connection with which a classification of the genus according to morphological characters was developed. Many of these data remain relevant to the present day. The development of the ideas of molecular phylogeny prompted a revision of the old classification, identifying a number of difficulties that do not allow one to unambiguously determine phylogenetic relationships within the genus. Today, the genus includes 33 sections, while the species composition of the sections and the evolutionary relationships between them remain controversial. This review discusses various approaches to the study of the structure of the genus *Vaccinium*: from classical to phylogenomic, the main results of using these approaches and their prospects.

Keywords: *Vaccinium*; phylogeny; DNA barcoding; DNA fingerprinting; phylogenomics.

To cite this article:

Zhidkin RR, Matveeva TV. Phylogeny problems of the genus *Vaccinium* L. and ways to solve them. *Ecological genetics*. 2022;20(2):151–164. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen109142>

Received: 01.07.2022

Accepted: 16.07.2022

Published: 02.09.2022

ВВЕДЕНИЕ

Vaccinium L. — экономически важный род, принадлежащий семейству *Ericaceae* Juss., трибе *Vaccinieae* Rchb. [1]. Триба *Vaccinieae* представляет собой таксон, объединяющий большое количество (~1000) различающихся по морфологическим признакам видов древесных растений сем. Вересковых (*Ericaceae*), распространенных в умеренных и тропических поясах всех континентов, кроме Австралии и Антарктиды [2]. Основное видовое разнообразие наблюдается в тропиках, в основном в горных влажных лесах.

К этой же трибе относятся рода: *Agapetes* G. Don, *Anthopteropis* A. C. Sm., *Anthopterus* Hook., *Calopteryx* Ruiz & Pav., *Cavendishia* Lindl., *Ceratostema* Juss., *Costera* J. J. Sm., *Demosthenesia* A. C. Sm., *Didonica* Luteyn & Wilbur, *Dimorphantha* (Drude) F. Muell., *Diogenesia* Sleumer, *Disterigma* (Klotzsch) Nied., *Gaylussacia* Kunth, *Gonocalyx* Planch. & Linden, *Laterospora* A. C. Smith, *Macleania* Hook., *Mycerinus* A. C. Sm., *Notopora* Hook. f., *Oreanthes* Benth., *Orthaea* Klotzsch, *Paphia* Schltr., *Pellegrinia* Sleumer, *Periclesia* A. C. Sm., *Plutarchia* A. C. Sm., *Polyclita* A. C. Sm., *Psammisia* Klotzsch, *Rusbya* Britton, *Satyria* Klotzsch, *Semiramisia* Klotzsch, *Siphonandra* Klotzsch, *Spherospermum* Poepp. & Endl., *Symphysia* (Vahl) Wilbur & Luteyn, *Themistoclesia* Klotzsch, *Thibaudia* Ruiz & Pav., *Utleya* Wilbur & Luteyn [3].

Род *Vaccinium* насчитывает почти 500 видов, произрастающих на всех континентах, кроме Австралии и Антарктиды [4]. Большинство видов обитает в тропиках на открытых горных склонах, остальные распространены в субтропических, умеренных и бореальных районах северного полушария [5]. При этом чуть менее двух третей видов распространены в Юго-Восточной Азии, более 50 видов — в Америке, оставшиеся — рассредоточены по миру [6].

Многие виды *Vaccinium* имеют красочные листья, цветки и плоды, это делает их ценными декоративными растениями [7]. Некоторые виды обладают съедобными плодами, которые используют в пищу как лекарственное средство у разных народов [8]. К наиболее изученным таким культурам относятся клюква, голубика и брусника, они были domestцированы в XIX и XX вв. [9, 10]. На сегодняшний день для выращивания клюквы используется 42 746 га земли, голубики — 126 144 га, брусники — 29 га [11].

Черника и ряд других видов также имеют большой потенциал в качестве новых культур. Наиболее экономически важные виды *Vaccinium* относятся к секциям *Cyanococcus* A. Gray, *Oxycoccus* (Hill) Koch, *Vitis-Idaea* (Moench) Koch, *Myrtillus* Dumortier и *Vaccinium* L. [12].

Ягоды данных культур содержат средний уровень витамина С, клетчатки и основных микроэлементов, большое количество органических кислот: хинну, лимонную, яблочную и бензойную [7]. Отдельно стоит отметить высокое содержание флавоноидов, в основном представленных

антоцианами, которые и придают яркий цвет плодам [13]. Наличие данных соединений обуславливает антиоксидантную, антимуtagenную и противоопухолевую активности ягод видов рода *Vaccinium*. Поскольку в западной диете основные потребляемые антиоксиданты флавоноидной природы, то содержание антоцианов является одним из ключевых показателей качества ягод и важным селекционным признаком [14, 15].

На сегодняшний день наблюдается продолжающийся рост спроса на ягоды одомашненных видов *Vaccinium*, что делает актуальным вопрос селекции новых культур [12]. При проведении селекционных работ важным считается определение филогенетических связей между представителями рода и их ближайшими родственниками, однако подобные исследования для рода *Vaccinium* сопряжены с рядом трудностей, возникающих из-за особенностей видообразования в пределах данного рода.

ИСТОРИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ТАКСОНОМИИ РОДА *VACCINIUM*

Впервые род *Vaccinium* описал Карл Линней в 1753 г., в который включил виды *V. frondosum* L., *V. album* L., *V. stamineum* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L., *V. oxycoccus* L., *V. myrtillus* L., *V. corymbosum* L., *V. arctostaphylos* L., *V. hispidulum* L., *V. ligustrinum* L., *V. mucronatum* L. [16]. В дальнейшем крупных систематических разборов описанных новых видов не проводилось вплоть до начала XX в., когда началась активная селекционная работа в отношении клюквы и голубики в США [10, 17]. Поэтому первые работы в области их систематики носили прикладной характер и в основном касались видов, распространенных в Северной Америке. Но даже тогда стали очевидны основные сложности в таких исследованиях: отсутствие барьеров фертильности у морфологически различающихся организмов, что приводит к образованию большого количества гибридов; а также распространение во всем роде полиплоидии, при этом присутствуют как аутополиплоидия, так и аллополиплоидия [17]. Например, *V. myrsinites* Lam. — аллополиплоидный вид, произошедший в результате гибридизации видов *V. tenellum* Ait. и *V. darrowi* Camp [18].

В числе первых систему рода *Vaccinium* представил Camp в 1945 г. [18]. В ней он подверг род классификации по морфологическим признакам. Однако такая работа, в основном, проводилась на видах, произрастающих в Северном полушарии, особое внимание уделялось североамериканским голубикам. В результате род был разделен на несколько секций, причем в секцию североамериканских голубик *Cyanococcus* попали 9 диплоидных, 12 тетраплоидных и 3 гексаплоидных вида [9]. В условиях Второй мировой войны проведение полевых работ было ограничено. Как следствие неполноты данных полевых исследований имели место ошибки в классификации: некоторые организмы, обозначенные как отдельные виды,

впоследствии оказались гибридами или полиплоидами [19]. Для разрешения этого противоречия последовало объединение нескольких видов в один с разными уровнями пloidности, и в новой классификации Kloet сохранил старое деление на секции [6], при этом в секцию *Suaresococcus* попали 6 диплоидных, 5 тетраплоидных и 1 гексаплоидный вид голубик [9]. Данное сокращение количества видов было обусловлено включением всех кронобразующих видов североамериканским голубик в один вид *V. corymbosum* с тремя уровнями пloidности.

Таким образом, разграничение видов *Vaccinium* осложнено полиплоидией, сходной морфологией, интрогрессией в ходе гибридизации [9]. Из-за чего использование морфологических признаков в филогенетических исследованиях данного рода не всегда позволяет однозначно оценить эволюционные отношения между изучаемыми видами, что может быть решено современными методами филогении.

СОВРЕМЕННЫЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

По мере развития молекулярно-генетических и биохимических исследований, появлялись новые подходы для нужд филогении. Во второй половине XX в. стало бурно развиваться молекулярное маркирование, а на рубеже веков стартовал проект «Штрихкод жизни» [20]. Основной его идеей было объединение усилий классических и молекулярных биологов для нужд таксономии и филогении. В результате были выбраны таксономически значимые последовательности ДНК, прочтение которых и внесение в базы данных вместе с таксономической информацией позволило создать систему молекулярной идентификации организмов, в том числе растений.

Несмотря на прогрессивность подхода, маркеры для ДНК-штрихкодирования имеют наряду с достоинствами определенные недостатки. На основе материалов статьи Т.В. Матвеевой и соавт. [20] мы составили характеристики основных маркеров для ДНК-штрихкодирования растений (табл. 1).

Как видно из табл. 1, традиционные маркеры, применяемые для ДНК-штрихкодирования у растений, можно условно разделить на две группы: ядерные и цитоплазматические. Цитоплазматические маркеры, как правило, наследуются по материнской линии. Ядерные маркеры ITS многокопийны, но у видов гибридного происхождения доля последовательностей рибосомного кластера генов, пришедших от одного из родителей, может сокращаться до такой степени, что ITS этого родителя не детектируются с использованием традиционных протоколов ДНК-штрихкодирования [21]. Эти особенности данных маркеров могут приводить к неоднозначностям в реконструкции филогенетических отношений, что выражается в получении несколько отличающихся по топологии деревьев на одних и тех же видах. Для разрешения подобной

проблемы было предложено использовать методы многолокусного анализа, при котором применяется информация о нескольких маркерных последовательностях.

С момента разработки данных алгоритмов значительное развитие получили методы секвенирования. Так, разработанные в 2000-х алгоритмы NGS-секвенирования позволили значительно упростить и удешевить полногеномные проекты, в результате чего стала возможна генерация беспрецедентных объемов данных о последовательностях как модельных, так и немодельных организмов. Открытый доступ к этим данным дал развитие новому направлению — филогеномике — позволяющему определить филогенетические отношения видов на основе анализа их геномов [22]. При этом большинство методов филогеномики основано на последовательностях из генома или на признаках всего генома [23].

Методы, основанные на информации о нуклеотидных последовательностях из геномов, требуют выравнивания ортологичных генов, на основе которых выводится филогенетическое дерево, используя два альтернативных подхода:

- суперматричный подход — основан на объединении всех геномных областей в единую матрицу, включающую все таксоны, затем такой объединенный набор данных подвергается филогеномному выводу с использованием желаемого филогенетического метода (расстояний, максимального правдоподобия, максимальной парсимонии, байесовский подход) [24];
- подход супердеревьев (или дерева деревьев) — подразумевает объединение деревьев, полученных на основе анализа отдельных генов [23].

Методы на основе признаков всего генома подразумевают реконструкцию филогенетических связей не по нуклеотидным последовательностям, а по наличию генов (генный репертуар) или по порядку генов [23]. В первом случае присутствие, отсутствие или дублирование генов составляют филогеномные данные. Во втором — крупномасштабные кариотипические изменения генома [24]. Данные методы связаны с редкими геномными изменениями, которые менее склонны к гомоплазии и поэтому более информативны, чем методы, основанные на анализе нуклеотидных последовательностей.

Описанные методы включают в себя обязательный этап сборки и аннотации генома, а также поиска ортологичных последовательностей, что осложнено в случаях с немодельными организмами. В целях упрощения подобного анализа был разработан метод без сборки и выравнивания (AAF) [25]. Данный метод позволяет определить филогению непосредственно из несобранных прочтений последовательности генома, что делает филогеномный анализ доступным при работе с видами без соответствующего эталонного генома или большого охвата последовательностей.

Помимо ДНК-маркирования в последние годы стала развиваться хемосистематика — междисциплинарная

Таблица 1. Характеристика основных маркеров для ДНК-штрихкодирования растений
Table 1. Characterization of the main markers for DNA barcoding of plants

Маркер	Общая характеристика	Достоинства	Недостатки
matK	Пластидный ген, кодирует матуразу K	Быстро эволюционирующий ген, сохранившийся и у бесхлорофилльных растений	Праймеры обладают недостаточной универсальностью
rbcL	Пластидный ген, кодирует большую субъединицу рубиско	Хорошо описан у различных групп растений, что повышает его универсальность	Недостаточная разрешающая способность, что не позволяет его использовать самостоятельно
groB и groC1	Пластидные гены, кодирующие субъединицы РНК-полимеразы	Высококонсервативные последовательности, что обеспечивает универсальность праймеров	Низкая разрешающая способность
psbK-psbI	Межгенный спейсер между пластидными генами, кодирующими полипептиды K и I, которые входят в состав фотосистемы II	Незначительно уступает matK по разрешающей способности, универсальности, качеству сиквенса	Недостаточная универсальность праймеров в отношении голосеменных
trnH-psbA	Межгенный спейсер между пластидными генами, кодирующими гистидиновую тРНК и белок D1 фотосистемы II	Сильно вариабелен, при этом подбираемые праймеры обеспечивают универсальность для многих видов растений	Отсутствие последовательности у бесхлорофилльных растений, низкое качество прочтения, вариабельность по длине у различных видов
atpF-atpH	Спейсер между пластидными генами, кодирующими субъединицы АТФ-синтазы	Сильно вариабелен, универсален для покрытосеменных	Отсутствие последовательности у бесхлорофилльных растений, недостаточная универсальность, вариабелен по длине
ITS (Internal Transcribed Spacer)	Ядерная последовательность, представленная внутренним транскрибируемым спейсером в кластере рибосомальных генов	Имеется у всех живых организмов, консервативность генов рРНК обеспечивает универсальность праймеров, высокая копияность, относительная консервативность по длине, двуродительское наследование	В геноме присутствуют в виде множества копий, что делает возможным внутривидовой или внутриорганизменный полиморфизм, обладает высоким уровнем гомоплазии
Фингерпринтинг (RFLP, AFLP, RAPD, SSR, ISSR и др.)	Маркеры, основанные на использовании полимеразной цепной реакции, рестрикции или обоих методов совместно с целью получения определенного паттерна фрагментов ДНК, характеризующего генетические различия между образцами. Полученные паттерны могут быть преобразованы в бинарную матрицу для реконструкции филогенетических связей	Могут использоваться как вспомогательные к ДНК-штрихкодам маркеры для более детального описания филогении, чаще для внутривидового полиморфизма	

область, которая, используя информацию о химическом составе растений, определяет межвидовые и внутривидовые филогенетические отношения [26]. Встречаемость химических соединений, их структура часто таксономически специфичны, поэтому они могут использоваться как маркеры для разграничения таксонов [27]. В качестве таковых у растений могут использоваться как первичные, так и вторичные метаболиты. Однако часто одни и те же соединения образуются в ходе совершенно разных путей биосинтеза у неродственных растений, поэтому подобные методы могут быть полезны при определении границ более низких таксономических рангов [28].

Таким образом, на сегодняшний день разработаны различные методы, которые позволяют реконструировать филогенетические связи, не используя морфологические признаки. Так называемые филогенетические маркеры обладают как преимуществами: наличие у обширного круга видов растений, низкие затраты на поиск и секвенирование; так и недостатками: различная скорость дивергенции, неоднозначность интерпретации у таксонов гибридного происхождения. Тем не менее они позволяют при их совместном использовании определять филогенетические отношения между различными таксонами.

ПРИМЕНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДОВ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ РОДА *VACCINIUM*

Описанные выше методы, такие как ДНК-штрихкодирование, фингерпринтинг, филогеномика и хемосистематика, стали находить применение в исследовании рода *Vaccinium*, что позволило отчасти переосмыслить его систематику, предложенную К. Kloet. В первой такой работе использовались маркеры *matK* и ITS для определения филогенетических связей различных представителей всей трибы *Vaccinieae* [2]. На основе данных К.

Крон и соавт. [2] и дополненных новыми последовательностями из NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov), авторами была реконструирована филогения рода (рис. 1). Полученные дендрограммы, так же как и у К. Крон и соавт. [2], не подтверждали традиционные родовые границы, но на дереве было обнаружено несколько хорошо поддерживаемых клад: андская; мезоамериканская/карибская; восточно-малазийская; *Agapetes*, состоящая из некоторых азиатских *Vaccinium* и *Agapetes*; *Bracteata-Darianthe*, объединяющая представителей соответствующих секций; *Orthaea/Notopora*, в состав которой входят рода *Orthaea* и *Notopora*; *Myrtillus* и *Vaccinium*, включающие некоторые *Vaccinium*.

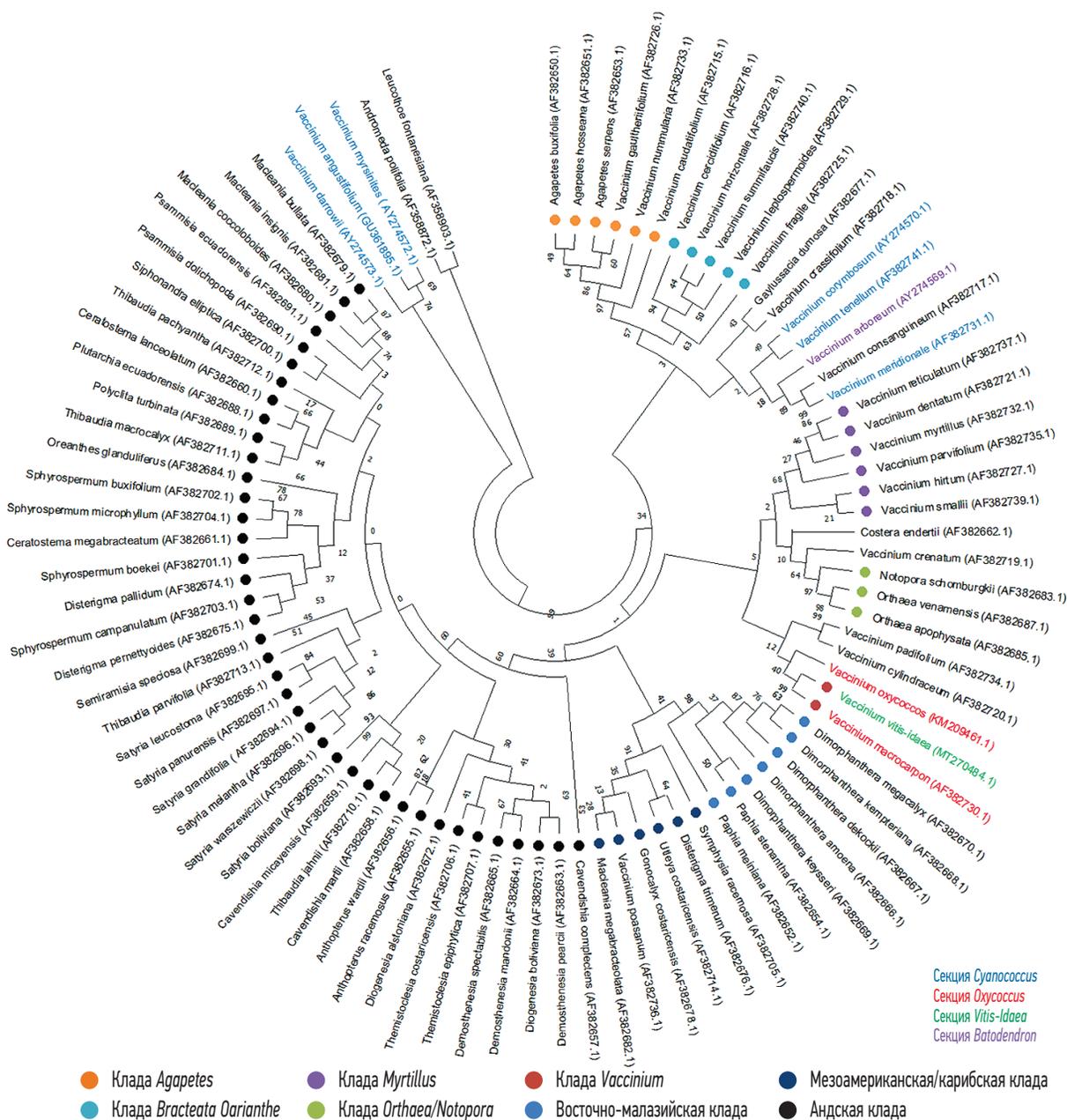


Рис. 1. Филогенетическое дерево, полученное при анализе последовательностей *matK* и ITS различных видов семейства *Ericaceae* на основе данных К. Крон и соавт. [2], дополненных нами. Эволюционная история была выведена с использованием метода максимального правдоподобия и модели General Time Reversible [33]. Эволюционные анализы проводили в MEGA X [34]

Fig. 1. The phylogenetic tree obtained from the analysis of the *matK* and ITS sequences of various species of the *Ericaceae* family based on the data of K. Kron et al. [2], supplemented by us

Причем большинство обнаруженных клад в своем составе объединяли представителей различных родов, в то же время клады *Vaccinium* и *Myrtillus* содержали виды рода *Vaccinium*, которые в прежних классификациях относились к разным секциям. На основании полученных результатов авторы делают вывод о необходимости переоценки систематики рода *Vaccinium*, поскольку род не является монофилетическим. И хотя работа по данной переоценке началась в 2003 г. [29], ряд исследователей указывали на слишком кардинальные отличия от устоявшихся представлений о структуре рода, что могло быть связано с трудной интерпретацией результатов филогенетического анализа, полученных на основе классических

маркеров, таких как ITS и matK, у видов, в эволюции которых существенную роль играли процессы гибридизации и полиплоидизации [30].

На сегодняшний день из-за отсутствия хорошо решенной молекулярной филогении всего рода в работах априори принимается хорошо обоснованная фенотипическая классификация рода, предложенная Kloet, [31]. Таким образом, современная классификация предполагает деление рода *Vaccinium* на 2 подрода и включает 33 секции. Используя данные GRIN, мы описали виды, которые упоминаются в данном обзоре, учитывая их таксономическое положение и географическое распространение [3] (табл. 2).

Таблица 2. Краткое описание некоторых видов *Vaccinium*

Table 2. Brief description of some *Vaccinium* species

Подрод	Секция	Представитель	Ареал
<i>Oxycoccus</i> (Hill) A. Gray	<i>Oxycoccoides</i> (Hooker f.) Sleumer	<i>V. japonicum</i> Miq.	Восточная Азия
	<i>Oxycoccus</i> (Hill) Koch	<i>V. macrocarpon</i> Ait. <i>V. microcarpum</i> Schmalh., <i>V. oxycoccus</i> L.	Северная Америка Циркумбореальная зона
<i>Vaccinium</i> L.	<i>Aethopus</i> Airy Shaw	<i>V. paucicrenatum</i> Sleumer	Юго-Восточная Азия
	<i>Baccula-Nigra</i> Kloet.	<i>V. fragile</i> Franch.	Восточная Азия
	<i>Barandanum</i> Kloet.	<i>V. barandanum</i> S. Vidal	Юго-Восточная Азия
	<i>Batodendron</i> (Nuttall) A. Gray	<i>V. arboreum</i> Marshall	Северная Америка
	<i>Brachyceratium</i> Kloet.	<i>V. dependens</i> (G. Don) Sleumer	Южная Америка
	<i>Bracteata</i> J.J. Smith	<i>V. alvarezii</i> Merr., <i>V. cercidifolium</i> J.J. Smith, <i>V. horizontale</i> Sleumer, <i>V. summifaucis</i> Sleumer	Юго-Восточная Азия
	<i>Cinctosandra</i> (Klotzsch) Hook.f.	<i>V. africanum</i> Britton	Африка
	<i>Conchophyllum</i> Sleumer	<i>V. conchophyllum</i> Rehder, <i>V. emarginatum</i> Hayata, <i>V. nummularia</i> Hook. f. et Thoms	Восточная Азия
	<i>Cyanococcus</i> A. Gray	<i>V. angustifolium</i> Ait., <i>V. constablaei</i> A. Gray, <i>V. corymbosum</i> L., <i>V. darrowii</i> Camp, <i>V. elliotii</i> Chapm., <i>V. fuscatum</i> Ait., <i>V. meridionale</i> Sw., <i>V. myrsinites</i> Lam., <i>V. myrtilloides</i> Michx., <i>V. pallidum</i> Ait., <i>V. tenellum</i> Ait., <i>V. virgatum</i> Ait.	Северная Америка
	<i>Eococcus</i> Sleumer	<i>V. meridionale</i> Sw.	Север Южной Америки
<i>Epigynium</i> (Klotzsch) Hooker f.	<i>V. vacciniaceum</i> (Roxb.) Sleumer	Юго-Восточная Азия	
<i>Euepigynium</i> Kloet.	<i>V. carneolum</i> Sleumer	Новая Гвинея	
<i>Galeopetalum</i> J.J. Smith	<i>V. caudatifolium</i> Hayata, <i>V. gaultheriifolium</i> (Griff.) Hook. f.	Восточная Азия	

Продолжение таблицы 2
Table 2 (continued)

Подрод	Секция	Представитель	Ареал
<i>Vaccinium</i> L.	<i>Hemimyrtillus</i> Sleumer	<i>V. hirtum</i> Thunb., <i>V. smallii</i> A. Gray	Восточная Азия
		<i>V. arctostaphylos</i> L.	Болгария, Иран, Северный Кавказ, Южный Кавказ, Турция
		<i>V. cylindraceum</i> Smith	Азорские острова
		<i>V. padifolium</i> J.E. Sm. ex A.Rees	Мадейра
	<i>Herpothamnus</i> (Small) Sleumer	<i>V. crassifolium</i> Andrews	Северная Америка
	<i>Macropelma</i> (Klotzsch) Hook. f.	<i>V. dentatum</i> Smith, <i>V. reticulatum</i> Smith	Гавайи
		<i>Myrtillus</i> Dumortier	<i>V. ovalifolium</i> Sm.
		<i>V. myrtillus</i> L.	Циркумбореальная зона
		<i>V. parvifolium</i> Smith	Северная Америка
		<i>V. calycinum</i> Smith	Гавайи
	<i>Neojunghunia</i> Koord.	<i>V. insigne</i> (Koorders) J.J. Sm.	Новая Гвинея
	<i>Nesococcus</i> Copel.	<i>V. philippinense</i> Warb. (Luzon).	Филиппины
	<i>Neurodesia</i> (Klotzsch) Hook. f.	<i>V. crenatum</i> (Dunal) Sleumer	Южная Америка
	<i>Oarianthe</i> Schltr	<i>V. finisterrae</i> Schltr., <i>V. leptospermoides</i> J.J. Smith	Новая Гвинея
	<i>Oreades</i> Sleumer	<i>V. poasanum</i> J.D. Smith	Центральная Америка
	<i>Polycodium</i> (Rafinesque) Rehder	<i>V. stamineum</i> L.	Северная Америка
	<i>Praestantia</i> Nakai.	<i>V. praestans</i> Lamb.	Восточная Азия
	<i>Pseudocephalanthos</i> C.Y.Wu & R.C.Fang.	<i>V. lanigerum</i> Sleumer	Восточная Азия
	<i>Puxothamnus</i> Sleumer	<i>V. consanguineum</i> Klotzsch, <i>V. floribundum</i> Kunth	Центральная и Южная Америка
		<i>V. ovatum</i> Pursh	Северная Америка
<i>Rigiolepis</i> (Hook.f.) Sleumer	<i>V. acuminatissimum</i> Miq.	Юго-Восточная Азия	
<i>Vaccinium</i> L.	<i>V. vulcanorum</i> Kom.	Дальний Восток	
	<i>V. gaultherioides</i> Bigelow, <i>V. uliginosum</i> L.	Циркумбореальная зона	
<i>Vitis-idaea</i> (Moench) Koch	<i>V. vitis-idaea</i> L.	Циркумбореальная зона	
	<i>V. minusculum</i> Sleumer	Новая Гвинея	

Поскольку использование ДНК-штрихкодирования не позволяет однозначно реконструировать филогению рода *Vaccinium*, в генетических исследованиях экономически значимых видов применяют более трудоемкие и дорогостоящие методы молекулярной филогенетики. В частности, геномные и транскриптомные ресурсы американской клюквы (*V. macrocarpon*) использовали в разработке маркеров SSR ядерной [31], хлоропластной и митохондриальной ДНК [32] для анализа генетического разнообразия и генетического картирования внутри вида. Построенная на их основе дендрограмма распределяла виды по родам и секциям внутри *Vaccinium*,

схожим с морфологической классификацией образом. На рис. 2 приведены филогенетические связи, определенные В. Schlautman и соавт. [32] на основе цитоплазматических маркеров SSR между видами, которые ранее исследовали с использованием маркеров ITS и matK. По сути, проведенный анализ стал неким приближением к многолокусному анализу, поскольку использованные маркеры были относительно равномерно распределены по геному и плазмону.

Филогенетический анализ с использованием маркеров SSR определил род *Vaccinium* как монофилетический [32], а также показал монофилию секций *Suaresococcus*,

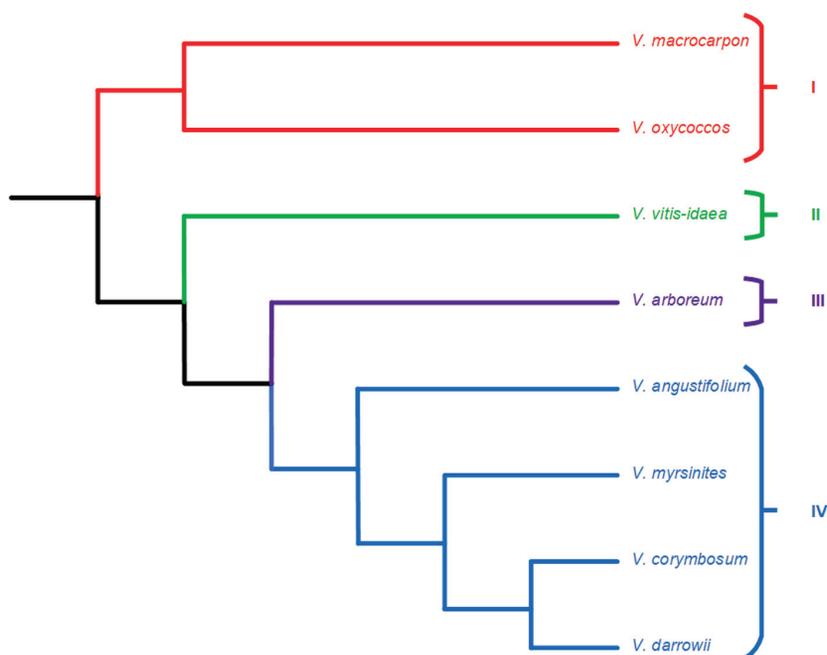


Рис. 2. Филогенетическое дерево экономически важных видов рода *Vaccinium*, построенное на основе локусов SSR митохондрий и хлоропластов [32]. I — Вид, входящий в секцию *Oxycoccus*, II — *Vitis-idaea*, III — *Batodendron*, IV — *Cyanococcus*
Fig. 2. Phylogenetic tree of economically important species of the genus *Vaccinium*, built on the basis of the SSR loci of mitochondria and chloroplasts [32]. I — Species belonging in the *Oxycoccus* section, II — *Vitis-idaea*, III — *Batodendron*, IV — *Cyanococcus*

Oxycoccus, *Vitis-idaea*, тогда как данные на основе ДНК-штрихкодирования показывают полифилию рода, но определяют трибу *Vaccinieae* монофилетической [2], в которой представители различных родов кластеризуются в соответствии с их географическим происхождением. Например, андская клада включает в себя представителей 17 родов, разнообразие которых сосредоточено в районе северных Анд, или мезоамериканская/карибская клада — 6 родов, представители которых распространены в Центральной Америке и на островах Карибского моря. Возможно такие расхождения связаны с различной широтой охвата видов: информация о микросателлитных повторах была получена только у экономически важных видов. Поэтому дальнейший более расширенный анализ поможет решить оставшиеся таксономические вопросы внутри *Ericaceae* и его многочисленных родов. Кроме того, полезным может оказаться использование других хлоропластных маркеров, представленных в табл. 1.

Маркеры SSR также позволяют оценить генетическое разнообразие в популяциях диких сородичей культурных видов. Эти знания помогают в разработке эффективных стратегий их сохранения и облегчают их использование для решения сельскохозяйственных задач.

Ареалы *V. macrocarpon* и *V. oxycoccos* перекрываются во многих районах. Именно поэтому, чтобы лучше понять отношения между двумя видами клюквы, L. Rodriguez-Vonilla и соавт. [35] провели оценку генетического расстояния по микросателлитным последовательностям организмов из диких популяций. В результате анализа популяции поделили на два основных кластера, один из которых сохранил все образцы *V. oxycoccos*, а другой включал все

образцы *V. macrocarpon*. Это же подтверждалось методом анализа главных компонент, который к тому же смог выявить и географическую кластеризацию внутри видов.

Генетические оценки для обоих видов показали очень высокие уровни гетерозиготности. Эти результаты подтверждаются биологией клюквы, для которой характерны перекрестное опыление и снижение фертильности у полученных экспериментально инбредных линий [36]. Эти особенности способствуют сохранению высокого уровня генетического разнообразия в популяциях дикой клюквы [35].

ДААННЫЕ NGS ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ РОДА *VACCINIUM*

Недавние сборки геномов *V. macrocarpon*, *V. microcarpum*, *V. oxycoccos* и *V. corymbosum* позволили провести их сравнительную геномику [15, 37]. Молекулярное датирование показало, что расхождение *V. macrocarpon* с *V. oxycoccos* произошло 2 млн лет назад, а с *V. microcarpum* — 4,5 млн лет назад. В то же время результаты варьируют в оценке расхождения *V. macrocarpon* и *V. corymbosum* от 5 до 10,4 млн лет назад. Кроме того, анализ показал, что расхождения *Vaccinium* с более дальними родственниками *Rhododendron williamsianum* Rehder & E.H.Wilson (порядок *Ericales*, сем. *Ericaceae*) и *Actinidia Lindl.* (порядок *Ericales*, сем. *Actinidiaceae*) произошли 22 и 52,1 млн лет назад соответственно.

К тому же этот анализ выявил в эволюции рода *Vaccinium* два события полиплоидизации: древнюю

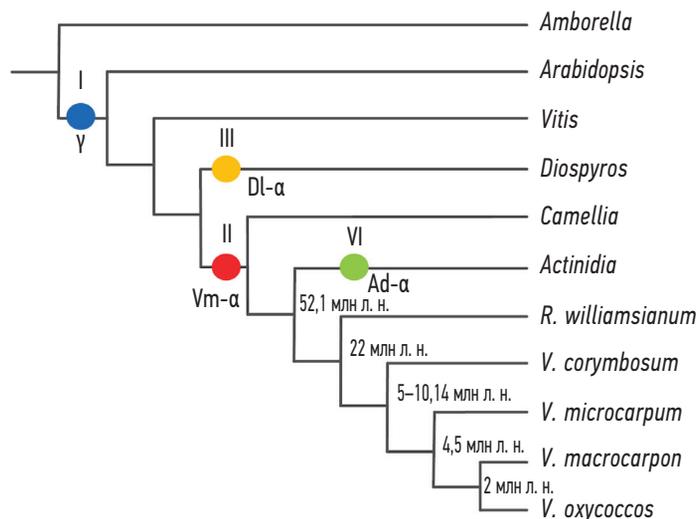


Рис. 3. Полногеномные дупликации в эволюции клюквы на основе объединенных данных [15, 37]. I — γ -трипликация, II — Vm- α -дупликация, оба этих события сформировали современный геном *Vaccinium*; III — Dl- α -дупликация генома, характерная для рода *Diospyros*; IV — Ad- α -дупликация генома *Actinidia*

Fig. 3. Whole genome duplications in cranberry evolution based on pooled data [15, 37]. I — represents a γ -triplication, II — represents a Vm- α duplication, both of which formed the modern *Vaccinium* genome; III — Dl- α duplication of the genome characteristic of the genus *Diospyros*; IV — Ad- α duplication of the *Actinidia* genome

γ -трипликацию и более позднюю дупликацию всего генома (Vm- α), общую с другими членами семейств *Ericaceae*, *Theaceae* D. Don и *Actinidiaceae* Gilg & Werderm примерно 58 млн лет назад. Данная датировка согласуется с Dl- α -дупликацией генома у *Diospyros* L. (порядок *Ericales*, сем. *Ebenaceae* Gürke) и Ad- α -дупликацией у *Actinidia* (рис. 3).

Селекция голубики имеет короткую историю и началась в XX в. в США. Для улучшения основных качеств культуры селекционеры активно применяли межвидовую гибридизацию тетраплоидных и гексаплоидных видов голубики, естественное образование которых происходило посредством нередуцированных гамет. Именно поэтому на сегодняшний день культурная голубика имеет несколько уровней пloidности: тетраплоидная низкорослая *V. angustifolium*, тетраплоидная высокорослая *V. corymbosum*, гексаплоидная голубика Кроличий глаз *V. virgatum*. К тому же, при выведении высокорослых сортов использовали виды, распространенные в северных штатах, что обусловило их устойчивость к северному климату. Эти сорта позже стали называть северными высокорослыми, которые затем скрещивали с южными видами голубики для выведения сортов, приспособленных к выращиванию в южных штатах — южные высокорослые сорта голубики.

Поскольку история селекции голубики хорошо задокументирована, S. Nishiyama и соавт. [38], используя ddRAD-секвенирование, провели ее генетический популяционный анализ. Данный алгоритм позволил отсекачивать участки генома, связанные с сайтами рестрикции, которые были отобраны на основе опубликованного генома голубики *V. corymbosum*. Таким образом было достигнуто быстрое и экономичное обнаружение SNP и инделов в исследуемых геномах.

Анализ структуры популяций позволяет предполагать, что сорт голубики Кроличий глаз и северная высокорослая голубика относительно однородны, но южная высокорослая голубика содержит значительно более смешанный генетический фон. Учитывая родословную голубики, наиболее оптимальным оказалось разделение всего набора данных на девять гипотетических геномов, что соответствует количеству видов, активно использовавшихся в ходе селекции: *V. darrowii*, *V. elliotii*, *V. tenellum*, *V. angustifolium*, *V. corymbosum*, *V. constablaei*, *V. virgatum*, *V. myrtilloides* и *V. pallidum*. Выявленные таким образом тенденции согласуются с историей селекции голубики [38].

Таким образом, данный метод показал свою адекватность в работе с исследуемым родом и может быть использован далее для других представителей изучаемого таксона.

В филогенетических исследованиях полезными могут быть данные и о биохимическом составе, учитывая, что виды *Vaccinium* — продуценты важнейших вторичных метаболитов. Одним из таких метаболитов является иридоидной гликозид монотропеин, который был найден в плодах культурных видов клюквы, брусники, черники и голубики обыкновенной *V. uliginosum*, но не обнаружен у близких родственников — североамериканских видов голубики *V. corymbosum*, *V. angustifolium*, *V. virgatum*. Более детальный анализ, включающий как культивируемые сорта голубики, так и дикие виды, выявил наличие монотропеина в пяти сортах (Bluehaven, Blue Ridge, Orna blue, Ozark blue, Summit) и во всех 13 проанализированных диких видах *Vaccinium*: *V. arboreum*, *V. calycinum*, *V. consanguineum*, *V. meridionale*, *V. cylindraceum*, *V. elliotii*, *V. floribundum*, *V. fuscatum*, *V. ovatum*, *V. padifolium*, *V. reticulatum* Nene, *V. reticulatum* Red Button, *V. stamineum*. Экотипический и родословный

анализ показал, что только сорт Bluehaven относился к северному высокорослому экотипу, то есть в его селекции использовали виды голубики, распространенные в северных штатах США, а сорт Ornablue является гибридом культурного Concord и дикого *V. pallidum*. При этом в селекции каждого из этих пяти сортов имела гибридизация с дикими монотропеин-положительными видами, на основании чего авторы предполагают, что присутствие монотропеина в этих сортах связано с интрогрессией диких видов в культивируемую голубику [39]. Аналогичный подход можно в дальнейшем использовать для установления филогенетических связей между образцами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог вышесказанному, можно заключить, что в настоящее время таксономия рода *Vaccinium* не является устоявшейся. Это связано с рядом сложностей, с которыми столкнулись исследователи. Во-первых, данные ДНК-штрихкодирования четко показали полифилетичность рода *Vaccinium*, а также совместную кластеризацию видов, имеющих сходную географическую локализацию. Во-вторых, часто в составе одной клады оказывались виды, ранее считавшиеся более филогенетически удаленными, а виды, которые считали близкими, оказывались в составе разных клад. Одной из причин этих неоднозначных результатов могут быть гибридизация и полиплоидизация в процессе видообразования. В силу существования этих противоречий ботаники пока придерживаются традиционной системы рода, основанной на морфологических признаках. Согласно этим представлениям, род включает в себя 33 секции, при этом видовой состав секций и эволюционные отношения между ними остаются спорными. Нужно сказать, что построения, основанные на анализе результатов NGS-секвенирования, часто лучше согласуются с традиционной систематикой, чем методы ДНК-штрихкодирования. И хотя более современные методы NGS-секвенирования позволяют получать новые данные, расширяющие наши знания о происхождении и эволюции рода *Vaccinium* и его родственников, они остаются более трудоемкими и дорогостоящими по сравнению с методами ДНК-штрихкодирования. Именно поэтому исследователям, изучающим таксономию, эволюцию и одомашнивание данных организмов, по-прежнему необходимы дополнительные наборы молекулярных маркеров для проведения масштабных исследований представителей рода *Vaccinium* и трибы *Vaccinieae*.

В некоторых случаях в качестве такого маркера можно рассматривать уникальные недавно привнесенные в геномы фрагменты ДНК-последовательностей, как результат горизонтального переноса генов. Такой подход позволяет не только достоверно расположить отдельные виды в кластеры, но и отследить взаимоотношение

видов внутри кластеров [20]. У представителей рода *Vaccinium* такие последовательности есть: на основе анализа опубликованных геномов некоторых представителей *Vaccinium*, в роду были найдены природно-трансгенные организмы [40], содержащие последовательность *rolB/C*-подобного гена. Наличие данной консервативной последовательности у нескольких видов и общий сайт локализации может говорить о трансформации их общего предка с последующей передачей этого фрагмента ДНК потомкам и постепенной его дивергенцией. Таким образом, *rolB/C*-подобный ген может быть использован в перспективе в качестве филогенетического маркера для рода *Vaccinium*.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Вклад каждого автора: Р.Р. Жидкин — составление плана, обзор литературы, написание основной части текста; Т.В. Матвеева — составление плана, обзор литературы, внесение окончательной правки.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источник финансирования. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в соответствии с договором № 075-15-2022-322 от 22.04.2022 о предоставлении гранта в виде субсидии из федерального бюджета Российской Федерации. Грант предоставлен для государственной поддержки создания и развития Научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего».

ADDITIONAL INFORMATION

Author contribution. Thereby, all authors made a substantial contribution to the conception of the work, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the work, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the work. Contribution of the authors: R.R. Zhidkin — drawing up a plan, literature review, writing the main part of the text; T.V. Matveeva — drawing up a plan, literature review, making final edits.

Competing interests. The authors declare that they have no competing interests.

Funding source. This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in accordance with the agreement No. 075-15-2022-322 dated 22.04.2022 on the grant in the form of a subsidy from the federal budget of the Russian Federation. The grant was provided for state support for the creation and development of a world-class Scientific Center “Agrotechnologies of the Future”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sultana N., Menzel G., Heitkam T., et al. Bioinformatic and Molecular Analysis of Satellite Repeat Diversity in *Vaccinium* Genomes // *Genes* (Basel). 2020. Vol. 11, No. 5. P. 527. DOI: 10.3390/genes11050527
2. Kron K., Powell E., Luteyn J. Phylogenetic relationships within the blueberry tribe (*Vaccinieae*, *Ericaceae*) based on sequence data from MATK and nuclear ribosomal ITS regions, with comments on the placement of *Satyria* // *Am J Bot*. 2002. Vol. 89, No. 2. P. 327–336. DOI: 10.3732/ajb.89.2.327
3. npgsweb.ars-grin.gov. Genus: *Vaccinium* L. // The Germplasm Resources Information Network [дата обращения: 15.05.2022]. Доступ по ссылке: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomygenus?id=18663>
4. Vander Kloet S.P., Dickinson T.A. A subgeneric classification of the genus *Vaccinium* and the metamorphosis of *V.* section *Bracteata* Nakai: more terrestrial and less epiphytic in habit, more continental and less insular in distribution // *J Plant Res*. 2009. Vol. 122, No. 3. P. 253–268. DOI: 10.1007/s10265-008-0211-7
5. Luby J.J., Ballington J.R., Draper A.D., et al. Blueberries and cranberries (*Vaccinium*) // *Acta Hort*. 1991. Vol. 290. P. 393–458. DOI: 10.17660/actahortic.1991.290.9
6. Vander Kloet S.P. The Genus *Vaccinium* in North America. Ottawa: Agriculture Canada, Research Branch, 1988. 218 p.
7. Wang H., Guo X., Hu X., et al. Comparison of phytochemical profiles, antioxidant and cellular antioxidant activities of different varieties of blueberry (*Vaccinium* spp.) // *Food Chem*. 2017. Vol. 217. P. 773–781. DOI: 10.1016/j.foodchem.2016.09.002
8. Celli G., Kovalesk A. Blueberry and Cranberry // *Integrated Processing Technologies for Food and Agricultural By-Products*. 2019. P. 165–179. DOI: 10.1016/b978-0-12-814138-0.00007-1
9. Hancock J.F., Lyrene P., Finn C.E., et al. Blueberries and Cranberries. In: J.F. Hancock, editor. *Temperate Fruit Crop Breeding*. Springer Science+Business Media B.V., 2008. P. 115–150. DOI: 10.1007/978-1-4020-6907-9_4
10. Vorsa N., Zalapa J. Domestication, Genetics, and Genomics of the American Cranberry // *Plant Breed Rev*. 2019. Vol. 43. P. 279–315. DOI: 10.1002/9781119616801.ch8
11. www.fao.org. Crops and livestock products // FAOSTAT [дата обращения: 15.05.2022]. Доступ по ссылке: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>
12. Song G.Q., Hancock J.F. *Vaccinium*. In: C. Kole, editor. *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2010. P. 197–221. DOI: 10.1007/978-3-642-16057-8_10
13. Silva S., Costa E.M., Veiga M., et al. Health promoting properties of blueberries: a review // *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2018. Vol. 60, No. 2. P. 181–200. DOI: 10.1080/10408398.2018.1518895
14. Abeywickrama G., Debnath S.C., Ambigaipalan P., Shahidi F. Phenolics of Selected Cranberry Genotypes (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) and Their Antioxidant Efficacy // *J Agric Food Chem*. 2016. Vol. 64, No. 49. P. 9342–9351. DOI: 10.1021/acs.jafc.6b04291
15. Díaz-García L., García-Ortega L.F., González-Rodríguez M., et al. Chromosome-Level Genome Assembly of the American Cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) and Its Wild Relative *Vaccinium microcarpum* // *Front Plant Sci*. 2021. Vol. 12. ID633310. DOI: 10.3389/fpls.2021.633310
16. naturalhistory2.si.edu. Index Nominum Genericorum // Smithsonian. National Museum of Natural history [дата обращения: 15.05.2022]. Доступ по ссылке: <https://naturalhistory2.si.edu/botany/ing/>
17. Camp W.H. On the Structure of Populations in the Genus *Vaccinium* // *Brittonia*. 1942. Vol. 4, No. 2. P. 189–204. DOI: 10.2307/2804713
18. Camp W.H. The North American blueberries with notes on other groups of *Vacciniaceae* // *Brittonia*. 1945. Vol. 5, No. 3. P. 203–275. DOI: 10.2307/2804880
19. Kloet S.P. The taxonomy of the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* // *Canad J Bot*. 1980. Vol. 58, No. 10. P. 1187–1201. DOI: 10.1139/b80-148
20. Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И., и др. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений // *Экологическая генетика*. 2011. Т. 9, № 1. С. 32–43. DOI: 10.17816/ecogen9132-43
21. Rodionov A.V., Amosova A.V., Belyakov E.A., et al. Genetic Consequences of Interspecific Hybridization, Its Role in Speciation and Phenotypic Diversity of Plants // *Russian Journal of Genetics*. 2019. Vol. 55, No. 3. P. 278–294. DOI: 10.1134/s1022795419030141
22. Young A.D., Gillung J.P. Phylogenomics — principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics // *Syst Entomol*. 2019. Vol. 45, No. 2. P. 225–247. DOI: 10.1111/syen.12406
23. Delsuc F., Brinkmann H., Philippe H. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life // *Nat Rev Genet*. 2005. Vol. 6, No. 5. P. 361–375. DOI: 10.1038/nrg1603
24. Patané J.S.L., Martins J., Setubal J.C. Phylogenomics. In: J. Setubal, J. Stoye, P. Stadler, editors. *Comparative Genomics. Methods in Molecular Biology*. Vol. 1704. New York: Humana Press, 2017. P. 103–187. DOI: 10.1007/978-1-4939-7463-4_5
25. Fan H., Ives A.R., Surget-Groba Y., Cannon C.H. An assembly and alignment-free method of phylogeny reconstruction from next-generation sequencing data // *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16, No. 1. ID 522. DOI: 10.1186/s12864-015-1647-5
26. Crawford D., Giannasi D. *Plant Chemosystematics* // *Bioscience*. 1982. Vol. 32, No. 2. P. 114–124. DOI: 10.2307/1308564
27. Zidorn C. Plant chemophenetics — A new term for plant chemosystematics/plant chemotaxonomy in the macro-molecular era // *Phytochemistry*. 2019. Vol. 163. P. 147–148. DOI: 10.1016/j.phytochem.2019.02.013
28. Reynolds T. The evolution of chemosystematics // *Phytochemistry*. 2007. Vol. 68, No. 22–24. P. 2887–2895. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.06.027
29. Powell E.A., Kron K.A. Molecular Systematics of the Northern Andean Blueberries (*Vaccinieae*, *Vaccinioideae*, *Ericaceae*) // *Int J Plant Sci*. 2003. Vol. 164, No. 6. P. 987–995. DOI: 10.1086/378653
30. Soltis D.E., Mavrodiev E.V., Doyle J.J., et al. ITS and ETS Sequence Data and Phylogeny Reconstruction in Allopolyploids and Hybrids // *Syst Bot*. 2008. Vol. 33, No. 1. P. 7–20. DOI: 10.1600/036364408783887401
31. Liu Y.-C., Liu S., Liu D.-C., et al. Exploiting EST databases for the development and characterization of EST-SSR markers in blueberry (*Vaccinium*) and their cross-species transferability in *Vaccinium* spp. // *Sci Hortic*. 2014. Vol. 176. P. 319–329. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.07.026
32. Schlautman B., Covarrubias-Pazarán G.C., Fajardo D., et al. Discriminating power of microsatellites in cranberry organelles for taxonomic studies in *Vaccinium* and *Ericaceae* // *Genet Resour Crop Evol*. 2016. Vol. 64, No. 3. P. 451–466. DOI: 10.1007/s10722-016-0371-6

33. Thomas R.H. Molecular Evolution and Phylogenetics // *Heredity* (Edinb). 2001. Vol. 86, No. 3. P. 385. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.0923a.x

34. Kumar S., Stecher G., Li M., et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // *Mol Biol Evol*. 2018. Vol. 35, No. 6. P. 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096

35. Rodriguez-Bonilla L., Williams K.A., Rodriguez Bonilla F., et al. The Genetic Diversity of Cranberry Crop Wild Relatives, *Vaccinium macrocarpon* Aiton and *V. oxycoccos* L., in the US, with Special Emphasis on National Forests // *Plants*. 2020. Vol. 9, No. 11. ID 1446. DOI: 10.3390/plants9111446

36. Sarracino J.M., Vorsa N. Self and cross fertility in cranberry // *Euphytica*. 1991. Vol. 58, No. 2. P. 129–136. DOI: 10.1007/bf00022813

REFERENCES

1. Sultana N, Menzel G, Heitkam T, et al. Bioinformatic and Molecular Analysis of Satellite Repeat Diversity in *Vaccinium* Genomes. *Genes (Basel)*. 2020;11(5):527. DOI: 10.3390/genes11050527

2. Kron K, Powell E, Luteyn J. Phylogenetic relationships within the blueberry tribe (*Vaccinieae*, *Ericaceae*) based on sequence data from MATK and nuclear ribosomal ITS regions, with comments on the placement of *Satyria*. *Am J Bot*. 2002;89(2):327–336. DOI: 10.3732/ajb.89.2.327

3. npgsweb.ars-grin.gov. Genus: *Vaccinium* L. *The Germplasm Resources Information Network* [accessed: 15.05.2022]. Available from: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomygenus?id=18663>

4. Vander Kloet SP, Dickinson TA. A subgeneric classification of the genus *Vaccinium* and the metamorphosis of *V.* section *Bracteata* Nakai: more terrestrial and less epiphytic in habit, more continental and less insular in distribution. *J Plant Res*. 2009;122(3):253–268. DOI: 10.1007/s10265-008-0211-7

5. Luby JJ, Ballington JR, Draper AD, et al. Blueberries and cranberries (*Vaccinium*). *Acta Hort*. 1991;290:393–458. DOI: 10.17660/actahortic.1991.290.9

6. Vander Kloet SP. *The Genus Vaccinium in North America*. Ottawa: Agriculture Canada, Research Branch, 1988. 218 p.

7. Wang H, Guo X, Hu X, et al. Comparison of phytochemical profiles, antioxidant and cellular antioxidant activities of different varieties of blueberry (*Vaccinium* spp.). *Food Chem*. 2017;217:773–781. DOI: 10.1016/j.foodchem.2016.09.002

8. Celli G, Kovalesk A. Blueberry and Cranberry. *Integrated Processing Technologies for Food and Agricultural By-Products*. 2019: 165–179. DOI: 10.1016/b978-0-12-814138-0.00007-1

9. Hancock JF, Lyrene P, Finn CE, et al. Blueberries and Cranberries. In: J.F. Hancock, editor. *Temperate Fruit Crop Breeding*. Springer Science+Business Media B.V., 2008. P. 115–150. DOI: 10.1007/978-1-4020-6907-9_4

10. Vorsa N, Zalapa J. Domestication, Genetics, and Genomics of the American Cranberry. *Plant Breed Rev*. 2019;43:279–315. DOI: 10.1002/9781119616801.ch8

11. www.fao.org. Crops and livestock products. *FAOSTAT* [accessed: 15.05.2022]. Available from: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>

12. Song GQ, Hancock JF. *Vaccinium*. In: C. Kole, editor. *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2010. P. 197–221. DOI: 10.1007/978-3-642-16057-8_10

37. Kawash J, Colt K, Hartwick N.T., et al. Contrasting a reference cranberry genome to a crop wild relative provides insights into adaptation, domestication, and breeding // *PLoS One*. 2022. Vol. 17, No. 3. ID e0264966. DOI: 10.1371/journal.pone.0264966

38. Nishiyama S., Fujikawa M., Yamane H., et al. Genomic insight into the developmental history of southern highbush blueberry populations // *Heredity* (Edinb). 2020. Vol. 126, No. 1. P. 194–205. DOI: 10.1038/s41437-020-00362-0

39. Leisner C.P., Kamileen M.O., Conway M.E., et al. Differential iridoid production as revealed by a diversity panel of 84 cultivated and wild blueberry species // *PLoS One*. 2017. Vol. 12, No. 6. ID e0179417. DOI: 10.1371/journal.pone.0179417

40. Matveeva T. New naturally transgenic plants: 2020 update // *Biological Communications*. 2021. Vol. 66, No. 1. DOI: 10.21638/spbu03.2021.105

13. Silva S, Costa EM, Veiga M, et al. Health promoting properties of blueberries: a review. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2018;60(2):181–200. DOI: 10.1080/10408398.2018.1518895

14. Abeywickrama G, Debnath SC, Ambigaipalan P, Shahidi F. Phenolics of Selected Cranberry Genotypes (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) and Their Antioxidant Efficacy. *J Agric Food Chem*. 2016;64(49): 9342–9351. DOI: 10.1021/acs.jafc.6b04291

15. Diaz-Garcia L, Garcia-Ortega LF, González-Rodríguez M, et al. Chromosome-Level Genome Assembly of the American Cranberry (*Vaccinium macrocarpon* Ait.) and Its Wild Relative *Vaccinium microcarpum*. *Front Plant Sci*. 2021;12:633310. DOI: 10.3389/fpls.2021.633310

16. naturalhistory2.si.edu. Index Nominum Genericorum. *Smithsonian. National Museum of Natural history* [accessed: 15.05.2022]. Available from: <https://naturalhistory2.si.edu/botany/ing/>

17. Camp WH. On the Structure of Populations in the Genus *Vaccinium*. *Brittonia*. 1942;4(2):189–204. DOI: 10.2307/2804713

18. Camp WH. The North American blueberries with notes on other groups of *Vacciniaceae*. *Brittonia*. 1945;5(3):203–275. DOI: 10.2307/2804880

19. Kloet SP. The taxonomy of the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum*. *Canad J Bot*. 1980;58(10):1187–1201. DOI: 10.1139/b80-148

20. Matveeva TV, Pavlova OA, Bogomaz DI, et al. Molecular markers for plant species identification and phylogenetics. *Ecological genetics*. 2011;9(1):32–43. (In Russ.) DOI: 10.17816/ecogen9132-43

21. Rodionov AV, Amosova AV, Belyakov EA, et al. Genetic Consequences of Interspecific Hybridization, Its Role in Speciation and Phenotypic Diversity of Plants. *Russian Journal of Genetics*. 2019;55(3):278–294. DOI: 10.1134/s1022795419030141

22. Young AD, Gillung JP. Phylogenomics — principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics. *Syst Entomol*. 2019;45(2): 225–247. DOI: 10.1111/syen.12406

23. Delsuc F, Brinkmann H, Philippe H. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nat Rev Genet*. 2005;6(5):361–375. DOI: 10.1038/nrg1603

24. Patané JSL, Martins J, Setubal JC. Phylogenomics. In: J. Setubal, J. Stoye, P. Stadler, editors. *Comparative Genomics. Methods in Molecular Biology*. Vol. 1704. New York: Humana Press, 2017. P. 103–187. DOI: 10.1007/978-1-4939-7463-4_5

25. Fan H, Ives AR, Surget-Groba Y, Cannon CH. An assembly and alignment-free method of phylogeny reconstruction from next-generation sequencing data. *BMC Genomics*. 2015;16(1):522. DOI: 10.1186/s12864-015-1647-5
26. Crawford D, Giannasi D. Plant Chemosystematics. *Bioscience*. 1982;32(2):114–124. DOI: 10.2307/1308564
27. Zidorn C. Plant chemophenetics — A new term for plant chemosystematics/plant chemotaxonomy in the macro-molecular era. *Phytochemistry*. 2019;163:147–148. DOI: 10.1016/j.phytochem.2019.02.013
28. Reynolds T. The evolution of chemosystematics. *Phytochemistry*. 2007;68(22–24):2887–2895. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.06.027
29. Powell EA, Kron KA. Molecular Systematics of the Northern Andean Blueberries (Vaccinieae, Vaccinioideae, Ericaceae). *Int J Plant Sci*. 2003;164(6):987–995. DOI: 10.1086/378653
30. Soltis DE, Mavrodiev EV, Doyle JJ, et al. ITS and ETS Sequence Data and Phylogeny Reconstruction in Allopolyploids and Hybrids. *Syst Bot*. 2008;33(1):7–20. DOI: 10.1600/036364408783887401
31. Liu Y-C, Liu S, Liu D-C, et al. Exploiting EST databases for the development and characterization of EST-SSR markers in blueberry (*Vaccinium*) and their cross-species transferability in *Vaccinium* spp. *Sci Hortic*. 2014;176:319–329. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.07.026
32. Schlautman B, Covarrubias-Pazarán GC, Fajardo D, et al. Discriminating power of microsatellites in cranberry organelles for taxonomic studies in *Vaccinium* and Ericaceae. *Genet Resour Crop Evol*. 2016;64(3):451–466. DOI: 10.1007/s10722-016-0371-6
33. Thomas RH. Molecular Evolution and Phylogenetics. *Heredity (Edinb)*. 2001;86(3):385. DOI: 10.1046/j.1365-2540.2001.0923a.x
34. Kumar S, Stecher G, Li M, et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Mol Biol Evol*. 2018;35(6):1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096
35. Rodríguez-Bonilla L, Williams KA, Rodríguez Bonilla F, et al. The Genetic Diversity of Cranberry Crop Wild Relatives, *Vaccinium macrocarpon* Aiton and *V. oxycoccos* L., in the US, with Special Emphasis on National Forests. *Plants*. 2020;9(11):1446. DOI: 10.3390/plants9111446
36. Sarracino JM, Vorsa N. Self and cross fertility in cranberry. *Euphytica*. 1991;58(2):129–136. DOI: 10.1007/bf00022813
37. Kawash J, Colt K, Hartwick NT, et al. Contrasting a reference cranberry genome to a crop wild relative provides insights into adaptation, domestication, and breeding. *PLoS One*. 2022;17(3): e0264966. DOI: 10.1371/journal.pone.0264966
38. Nishiyama S, Fujikawa M, Yamane H, et al. Genomic insight into the developmental history of southern highbush blueberry populations. *Heredity (Edinb)*. 2020;126(1):194–205. DOI: 10.1038/s41437-020-00362-0
39. Leisner CP, Kamileen MO, Conway ME, et al. Differential iridoid production as revealed by a diversity panel of 84 cultivated and wild blueberry species. *PLoS One*. 2017;12(6):e0179417. DOI: 10.1371/journal.pone.0179417
40. Matveeva T. New naturally transgenic plants: 2020 update. *Biological Communications*. 2021;66(1). DOI: 10.21638/spbu03.2021.105

ОБ АВТОРАХ

***Роман Романович Жидкин**, студент; адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; e-mail: zhidkinr@gmail.com

Татьяна Валерьевна Матвеева, д-р биол. наук, профессор; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>; eLibrary SPIN: 3877-6598; Scopus: 7006494611; e-mail: radishlet@gmail.com

AUTHORS' INFO

***Roman R. Zhidkin**, Student; address: 7/9, Universitetskaya em., 199034, Saint Petersburg, Russia; e-mail: zhidkinr@gmail.com

Tatiana V. Matveeva, Dr. Sci. (Biol.), Professor; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>; eLibrary SPIN: 3877-6598; Scopus: 7006494611; e-mail: radishlet@gmail.com

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author