



DOI 10.21178/2079-6080.2023.2.80  
УДК 630.1 (575.22)

## Использование молекулярных маркеров для достоверной идентификации видов *Picea*: перспективные подходы и методы

© А.Е. Андреев

---

### Use of molecular markers of reliable identification of *Picea* species: promising approaches and methods

A.E. Andreev (Saint Petersburg Forestry Research Institute)

With the growth of technology and the ability to work with genomic data, the identification and study of phylogenetic relationships of the genus *Picea* has become more accurate and efficient. However, clarification of the intraspecific classification of spruce is still controversial because of the morphological similarity and high degree of interbreeding between species. Moreover, the phylogenetic relationships between most taxa, in particular native species growing in the mountainous regions of southwestern China, remain poorly known. Spruce forests are of great importance both as habitat-forming elements of the biosphere and as objects of economic and economic activities. Therefore, the study of these species is an important task of modern science and practice.

This paper details 2 groups of molecular markers used to identify *Picea* species and study their phylogenetic relationships. The first group includes markers based on the sequencing of taxonomically significant regions. This makes it possible to obtain more precise information on a particular species and its related relationships. The second group of markers is based on polymorphism of PCR products or restriction fragments. Such markers are also widely used to study genetic diversity and phylogenetic relationships within the genus *Picea*.

The use of recent advances in genomics in the study of phylogenetic relationships in the genus *Picea* makes it possible to increase the accuracy and efficiency of such studies. This opens up broad prospects for further research on these forests and their special role in the biosphere. Thus, new technologies provide science with completely new opportunities in the study of spruce forests, which can significantly expand our understanding of natural architecture and its role in the life of the planet.

**Key words:** molecular markers, *Picea*, nad5, RFLP, SNP, SSR

**Использование молекулярных маркеров для достоверной идентификации видов *Picea*: перспективные подходы и методы****А.Е. Андреев**

С ростом технологий и возможностей для работы с геномными данными идентификация и изучение филогенетических отношений рода *Picea* стали более точными и эффективными. Однако уточнение внутривидовой классификации ели до сих пор остается спорным из-за морфологического сходства и высокой степени скрещиваемости между видами. Более того, филогенетические отношения между большинством таксонов, в частности, местных видов, произрастающих в горных районах юго-западного Китая, остаются малоизвестными. Еловые леса имеют огромное значение как средообразующие элементы биосферы, так и как объекты хозяйственно-экономической деятельности. Поэтому изучение этих видов является важным заданием современной науки и практики.

В данной работе подробно рассматриваются 2 группы молекулярных маркеров, применяемых для идентификации видов *Picea* и изучения их филогенетических отношений. К первой группе относятся маркеры, основанные на секвенировании таксономически значимых районов. Это позволяет получать более точную информацию о конкретном виде и его родственных связях. Вторая группа маркеров основана на полиморфизме продуктов ПЦР или рестрикционных фрагментов. Такие маркеры также широко используются для изучения генетического разнообразия и филогенетических отношений внутри рода *Picea*.

Использование последних достижений в области геномики при поиске филогенетических связей в роде *Picea* позволяет повысить точность и эффективность таких исследований. Таким образом открывая широкие перспективы для дальнейшего изучения хвойных и их особой роли в биосфере. Современные технологии дарят науке абсолютно новые возможности в сфере описания лесных экосистем, которые могут значительно расширить наше понимание природной архитектуры и её роли в жизни планеты.

**Ключевые слова:** молекулярные маркеры, *Picea*, nad5, RFLP, SNP, SSR

Андреев Александр Евгеньевич – аспирант СПбГЛТУ им. С.М. Кирова; младший научный сотрудник исследовательской лаборатории ФБУ «СПбНИИЛХ»

SPIN-код: 3207-7721. <https://orcid.org/0000-0003-3343-2937>.

E-mail: alexander\_597@mail.ru

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова»

194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

E-mail: public@spbftu.ru

ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»

194021, Санкт-Петербург, Институтский пр., 21

Телефон: (812) 552-80-21

### Введение

Вопросы эффективной идентификации видов растений, а также отслеживания их филогенетических отношений вызвали интерес на всем протяжении развития биологической науки. Возможность отличать представителей близких видов друг от друга может быть осложнена высоким полиморфизмом внутри каждого из видов или, напротив, высоким межвидовым морфологическим сходством (как в случае видов-двойников). В то же время важность данной процедуры не вызывает сомнений [1].

Умение точно и эффективно определять видовую принадлежность исследуемых организмов очень важно и в эколого-генетических исследованиях. В последние десятилетия развитие молекулярных методов дало возможность применять молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетических исследований. Конечно, данные методы не могут полностью вытеснить классические техники, но способны эффективно их дополнить. Молекулярный анализ базируется на закономерности, согласно которой степень родства между живыми организмами обычно коррелирует с уровнем сходства в гомологичных последовательностях нуклеиновых кислот и белков [2].

Молекулярная филогения обрабатывает такие данные для построения филогенетического древа, которые отражают гипотетический ход эволюции исследуемых организмов. По своей природе молекулярные маркеры, применяемые в таких исследованиях, можно подразделить на две группы. Первая группа включает в себя продукты секвенирования таксономически значимых районов, ко второй — относятся последовательности, базирующиеся на полиморфизме продуктов ПЦР различного происхождения или рестрикционных фрагментов. В исследованиях, посвященных видоидентификации и изучению филогении, вторая группа маркеров может быть использована лишь как вспомогательная, в дополнение к первой [3].

Центр разнообразия не обязательно является местом происхождения, как было установлено многими молекулярными филогениями растений. На сегодняшний день филогения и биогеография *Picea* активно

исследуются с помощью анализа последовательности наследуемых по отцовской линии хлоропластных областей *trnC-trnD* и *trnT-trnF* и наследуемого по материнской линии митохондриального интрона *1 nad5*.

Учитывая, что полиморфизм первичной мтДНК может сохраняться у многих видов-потомков, даже отдаленно родственных, предполагается, что при филогеографическом исследовании следует отбирать больше видов, по крайней мере, близкородственных, используя цитоплазматические гаплотипы, если это возможно. Кроме того, необходимо детально изучать эволюцию и филогенетическую полезность морфологических признаков у *Picea*.

Род *Picea* A. Dietrich (ель) является важным компонентом бореальных, горных и субальпийских лесов Северного полушария. Он включает 28–56 видов в зависимости от различных используемых систем классификации [19, 43], и большинство из них приурочено к Восточной Азии.

A. Farjón (2001) включил в свой список хвойных 34 вида ели, из которых 24 вида произрастают в Азии, 8 — в Северной Америке и 2 — в Европе [20].

Монофилия *Picea* никогда не оспаривалась [21, 59, 60, 67, 78], но внутриродовая классификация рода остается довольно спорной [19, 20, 24, 40, 65] благодаря морфологической конвергенции и параллелизму [78], а также высокой межвидовой скрещиваемости [22, 23, 28, 47, 53, 56].

Кроме того, мало известно о филогенетических отношениях большинства таксонов, особенно географически ограниченных, произрастающих в горных районах юго-западного Китая [42].

Более того, происхождение и биогеография *Picea* вызывают большой интерес как у геологов, так и у биологов [8, 41, 42, 54, 78], но они всё еще далеки от разрешения этих вопросов. Например, две основные гипотезы происхождения и эволюции североамериканских елей, предполагающие распространение их из Азии [52, 78], противоречат выводам Sigurgeirsson and Szmidi (1993) о том, что *Picea* может иметь происхождение в Северной Америке [67]. Поэтому филогения очень важна для интерпретации не только биогеографи-

ческих закономерностей, но и морфологической эволюции *Picea*.

Используя анализ хпДНК-RFLP, Sigurgeirsson и Szmidt (1993) построили первую молекулярную филогению елей на уровне рода, но взаимоотношения многих видов не были выяснены [67]. В частности, результат этого исследования может быть не очень точным из-за, как отмечают сами авторы, ограничений RFLPs для выявления изменений, таких, как риск негомологии признаков.

Филогения всего рода *Picea* на основе ДНК-последовательностей еще не была получена, возможно, из-за нехватки хороших маркеров. В последние годы комбинированный анализ нескольких генов из одного или нескольких геномов был успешно использован для надежной реконструкции сложных филогений и, таким образом, пролил свет на биогеографическую историю многих групп растений, что нашло отражение в ряде публикаций [38, 79].

Для выяснения межвидовых отношений наиболее широко используются последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рибосомной ДНК (ITS) и области trnT-trnF хлоропластов [66, 73, 76].

Однако разработка ДНК-маркеров у хвойных растений была затруднена следующим:

1) большой ядерный геном с очень сложными семействами генов [36, 39, 51], которые часто порождают проблему паралогичности генов;

2) митохондриальный геном с медленной скоростью молекулярной эволюции и высоким уровнем внутривидового полиморфизма [7];

3) длинная область ITS нрДНК, которая слишком внутригеномно изменчива по длине для использования в исследовании филогении видов [11, 46, 77].

Поэтому большинство предыдущих молекулярно-филогенетических исследований хвойных, особенно на уровне рода, основывались на маркерах хлоропластных генов [37, 67, 73, 75, 76, 77].

У *Pinaceae* хлоропластный, митохондриальный и ядерный геномы наследуются соответственно отцовским, материнским и двуродительским путями [7, 31, 50, 68, 70]. Различные филогении могут быть получены

из генов разных геномов в результате различных путей наследования и реакции на такие процессы, как сортировка линий, дупликация/удаление генов и гибридное видообразование [18, 45, 74].

Хорошее понимание несоответствия различных геномов даст более ценные следствия для эволюционного процесса. В исследовании J.H. Ran с соавт. (2006) [63] реконструирована молекулярная филогению *Picea* на основании последовательности двух регионов хпДНК trnT-trnF и trnC-trnD. Последний включает межгенный спейсер (IGS) trnC-petN, ген petN, ген petN-psbM IGS, ген psbM и ген psbM-trnD IGS и показал большой потенциал для филогенетического анализа на низком таксономическом уровне [44, 66].

Учитывая, что область вариации в первом интроне nad5 митохондриального гена, кодирующего субъединицу 5 NADH-дегидрогеназы, использованная в филогеографическом исследовании черной и красной ели, мономорфна у других елей и хвойных, исследованных Jaramillo-Correa с соавт. (2003) [35]. В исследовании J.H. Ran с соавт. (2006) [63] также было проведено секвенирование этого региона для получения генетической информации материнских линий. На основе совместного анализа ср- и mt-ДНК была обсуждена эволюционная история, биогеография и эволюция морфологических признаков этого сложного рода *Picea*. Было обнаружено, что североамериканские *P. breweriana* и *P. sitchensis* являются базальными по отношению к другим елям, которые в дальнейшем были разделены на три клада в филогении хпДНК, и что виды Нового Света имеют четыре из пяти обнаруженных митотипов [63].

Одним из наиболее ярких примеров применения молекулярных маркеров для представителей рода *Picea* являются генетические исследования ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). Большинство используемых генетических маркеров были разработаны для ели норвежской и ели белой, а затем перенесены на ель ситхинскую. Детальный анализ этих генетических индикторов может дать лучшее представление об их эффективности и облегчить выбор подходящей мишени в зависимости от целей исследовательской работы.

Рассмотрим более детально каждый из типов последовательностей ДНК, которые применяли для филогенетических и фило-географических исследований ели ситхинской.

1. *Изозимы*. Первые публикации по изозимам для ели ситхинской появились во второй половине 1970-х годов. В дальнейшем изозимы использовались с целью:

– изучения генетического разнообразия естественных древостоев [81] и сравнения его с генным разнообразием других видов (пихта

Дугласа, сосна скрученная) из того же региона [80];

– дифференциации ели ситхинской, ели белой и их гибридов, а также анализа различных аспектов интрогрессии [15, 82];

– описания разнообразия и уровня аут-кроссинга в лесосеменных плантациях ели ситхинской [13, 16] в сравнении с природными популяциями [12].

Список ферментов, количество локусов и максимальное число аллелей на локус, обнаруженных в цитируемых исследованиях, представлены в таблице 1.

Таблица 1  
Список ферментов, оцененных локусов и количество аллелей для ели ситхинской

Тип фермента	Номер согласно международной Комиссии по ферментам	Сокращение	Номер аллелей*	Источники информации
Аспартат-аминотрансфераза	2.6.1.1	AAT-1, -2 resp. GOT-1, -2	3, 3	[12, 16, 80, 81, 82]
Аконитаза	4.2.1.3	ACO-1	3	[12, 80, 81]
Альдолаза	4.1.2.13	ALD-1	1	[80, 81]
Алкогольдегидрогеназа	1.1.1.1	ADH-1	3	[82]
Диафороза	1.6.2.3	DIA-1, -2, -3	3, 2, 2	[80, 81, 82]
Эстераза	3.1.1.2	EST-1	4	[12, 81, 82]
Глутаматдегидрогеназа	1.4.1.3	GDH-1	3, 3	[12, 16, 80, 81, 82]
Глюкозо-6-фосфат дегидрогеназа	1.1.1.49	G6PDH-1	3	[12, 80, 81, 82]
Изоцитратдегидрогеназа	1.1.1.42	IDH-1	3	[12, 80, 81, 82]
Малат-дегидрогеназа	1.1.1.37	MDH-1, -2, -3	4, 3, 4	[12, 80, 81, 82]
NADH-зависимая малатдегидрогеназа	1.1.1.39	ME-1	2	[80, 81]
Пептидаза	3.4.14.5	PEP-1, -2, -3	1, 1, 1	[80, 81]
Фосфоглюкоза изомераза	5.3.1.9	PGI-1, -2	4, 3	[12, 16, 80, 81, 82]
Фосфоглюкомутаза	2.7.5.1	PGM-1, -2	3, 5	[12, 16, 80, 81, 82]
6-Фосфоглюконат дегидрогеназа	1.1.1.44	6PGDH-1, -2, -3	3, 4, 3	[12, 80, 81, 82]

Примечание. \*Приводится наибольшее число аллелей, о которых сообщается хотя бы в одном источнике информации.

Так, при помощи изучения изозимов ели ситхинской было установлено, следующее: некоторые изоферменты (например, GDN, бPGDN), по-видимому, полезны для различения ели ситхинской и ели белой. Поэтому их можно использовать для таксономической классификации партий семян ели, собранных в районах, где происходит гибридизация между этими двумя видами [15, 82].

Для популяций в естественном ареале была обнаружена лишь незначительная дифференциация по изозимным локусам. Генетическое разнообразие внутри популяций высокое (92 %). Только 8 % генного разнообразия было отнесено к дифференциации между популяциями [81].

Значительные различия в геномном разнообразии и оценках гетерозиготности были обнаружены между лесосеменной плантацией в Британской Колумбии и деревьями, произрастающими в дикой природе: в первом случае наблюдалось значительно большее количество аллелей на локус и процент полиморфных локусов [12].

В лесосеменных плантациях уровень ауткроссинга и частота аллелей пыльцы у деревьев не одинакова. Отличия в частоте аллелей пыльцы в верхней и нижней частях кроны незначительны, в то время как скорость ауткроссинга в верхней части кроны заметно выше, чем в нижней [13].

На лесосеменной плантации ели Sitka в Шотландии высокие значения коэффициента ауткроссинга были обнаружены в год с интенсивным цветением. Попытка идентифицировать все клоны с помощью четырех ферментных систем не увенчалась успехом. Из-за сравнительно низкой степени полиморфизма используемых ферментов GOT, PGM, PGI и GDN было идентифицировано только 42 % клонов [15].

## 2. ДНК-маркеры органелл (хлоропластная (cp) ДНК, митохондриальная (mt) ДНК).

Исследования, посвященные генетическому анализу маркеров ДНК органелл у ели ситхинской, редки. Поскольку митохондриальная ДНК наследуется по материнской ли-

нии, а хлоропластная ДНК – по отцовской, маркеры ДНК органелл подходят для анализа интрогрессии между прибрежной елью ситхинской (*Picea sitchensis*) и внутренними видами ели (*Picea glauca* и *Picea engelmannii*) [30, 70, 71]. Помимо этого, маркеры органелл использовались в филогенетическом исследовании рода *Picea*, который включает и *Picea sitchensis* [63]. Кроме ядерных SSR, Hamilton и Aitken (2013) использовали один хлоропластный PCR-RFLP-маркер и один митохондриальный маркер для изучения механизмов, вовлеченных в миграцию деревьев и адаптацию в ответ на прошлые изменения окружающей среды [30].

Coombe с соавт. (2016) опубликовали первый хлоропластный геном ели Sitka, собранный исключительно из геномных библиотек *Picea sitchensis*, подготовленных по протоколу 10X Genomics [14].

Szmidt с соавт. (1988) [71] и Sutton с соавт. (1991) [70] проанализировали полиморфизмы длины рестрикционных фрагментов (RFLP) из ДНК хлоропластов (хпДНК/ cpDNA).

Согласно Szmidt (1988) [71], хпДНК переваривали с помощью четырех эндонуклеаз рестрикции – *Bam*-HI, *Bcl*-I, *Kpn*-I и *Sac*-I, каждая из которых распознает специфическую последовательность нуклеотидов из шести пар оснований для расщепления.

Sutton с соавт. (1991) перед клонированием переваривали mtDNA с помощью *Bam*-HI. В вышеупомянутых работах, помимо ели ситхинской (*Picea sitchensis*), анализировались морфологически чистые деревья ели белой (*Picea glauca*), ели западной белой (*Picea glauca* var. *albertiana*) и ели Энгельмана (*Picea engelmannii*) [70].

Hamilton и Aitken (2013) амплифицировали один универсальный локус хпДНК и один локус мтДНК и секвенировали продукты для поиска полиморфизмов [30]. Rap с соавт. (2006) также секвенировали наследуемый по материнской линии митохондриальный интрон *nad5* и два наследуемых по отцовской линии региона хлоропластов (таблица 2) [63].

Таблица 2

Информация о праймерах хлоропластных микросателлитных маркеров, использованных в генетическом анализе, ели ситхинской

Локус	Последовательность праймера [5'-3']	T <sub>a</sub> , °C	Размер (bp)	Ссылка	Источник
Хлоропластные маркеры					
trnT-trnF	F: CATTACAAATGCGATGCTCT R: ATTTGAACTGGTGGACACGAG	50	500	[30, 63]	Taberlet et al. (1991)
trnC-trnD	F: CCAGTTCGAATCCGGGTGTC R: GGGATTGTAGCTCAATTGGT	55	2324	[63]	Demesure et al. (1995)
Митохондриальные маркеры					
Nad5a.1	F: CGCATATGGGTAGCAAGAGGGC R: GAGGTTTCCCATCACACGGCTCACC	50	500	[30, 63]	Wang et al. 2000, Jaramillo-Correa and Bousquet, (2003)

Примечание. \* F – Forward; R – Reverse; T<sub>a</sub> – температура отжига, °C;

Анализ ДНК-маркеров ели ситхинской позволил установить, что геном хлоропластов имеет длину 124049 пар оснований. Он имеет большое сходство с геномами хлоропластов родственных белой ели и норвежской ели (Coombe с соавт., 2016) [14].

Рестрикционные паттерны хпДНК, генерируемые *Bam*-III, *Bcl*-I из отдельных деревьев ели ситхинской, ели белой и ели Энгельмана, были видоспецифичными. Основываясь на этом выводе, Szmidt с соавт. (1988) успешно использовали полиморфизм рестрикции хпДНК для классификации партий семян в регионах, где происходит гибридизация между двумя видами [71].

На основе секвенирования двух хлоропластных и одного митохондриального фрагмента Rap с соавт. (2006) установили, что *Picea sitchensis* является базальным видом по отношению к другим североамериканским елям, которые в филогении хпДНК были разделены на три кластера [63].

По данным Hamilton и Aitken (2013), среди 255 особей, подвергшихся секвенированию, только два хлоропластных гаплотипа наблюдались в пределах ~500-bp области

Trnf-TrnL. Один гаплотип был зафиксирован в эталонной популяции ели ситхинской Haida Gwaii (остров Королевы Шарлотты), а другой – в эталонной популяции белой ели Fort Nelson. Эти гаплотипы отличались однонуклеотидными мутациями пар оснований в пяти местах секвенированного региона (в 87, 188, 193, 268 и 285 bp) и делецией одной пары оснований в 339 bp от 5' конца секвенированного региона [30].

В пределах секвенированного участка гена *nad5a* длиной ~500 bp наблюдались только два гаплотипа. «Четырехнуклеотидный тандемный повтор оснований (СТТГАСТТГ) в 276 парах оснований от 5' конца секвенированной области *nad5a* отличает белую ель; у митотипов ели ситхинской этот повтор отсутствует. Митотип белой ели был обнаружен только у 11 особей, секвенированных в эталонной популяции белой ели. Митотип ели ситхинской зафиксирован во всех других популяциях, включая гибридную и эталонную популяции ели ситхинской» [30].

3. Маркеры ядерной ДНК (*n*SSR, *EST*-SSRs, *SNP*)

а) nSSRs (условно нейтральные микросателлиты), EST-SSRs (микросателлиты, полученные с помощью тегов выраженной последовательности).

Первые ядерные микросателлитные маркеры для ели ситхинской были разработаны van de Ven и McNicol (1996) [72]. Они использовали nSSRs для отбора 58 клонов ели Sitka. Позже A'Hara и Cottrell (2004, 2007, 2009) разработали дополнительные микросателлитные маркеры для этого вида в качестве инструментов для генетической характеристики популяций ели Sitka и отличия от других родственных видов ели (например, ели белой) [4, 5, 6].

В связи с частой интрогрессией между видами *Picea* проблема идентификации вида и характеристики зон интрогрессии имеет большое значение. Поэтому поиск видоспецифичных маркеров, среди которых высокополиморфные микросателлиты, занимает центральное место в исследованиях *Picea sitchensis*.

Помимо разработки новых маркеров, переносимость уже разработанных nSSR-маркеров других видов на ель Sitka проверялась многими исследовательскими группами [9, 10, 32, 61, 64].

Например, Hodgetts с соавт. (2001) разработал 13 nSSR для *Picea glauca*, 10 из которых он успешно амплифицировал в *Picea sitchensis* [32]. Аналогично, из восьми пар праймеров, разработанных Rajoga с соавт. (2001) для *Picea glauca*, пять амплифицировались и в *Picea sitchensis* [62].

Rungis с соавт. (2004) разработали 25 полиморфных EST-SSR-маркеров, которые могут быть амплифицированы у трех видов ели: ели ситхинской (*Picea sitchensis*), ели белой (*Picea glauca*) и ели внутренней (гибрид *Picea glauca* × *Picea engelmannii*) [64].

EST-SSR-праймеры, разработанные для черной ели (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) Perry и Vosquet (1998b) [58], были успешно использованы для выявления полиморфизмов тегов последовательности у ели ситхинской и для характеристики генетического разнообразия природных популяций [9, 26].

Для генетического анализа ели Sitka имеется значительное количество высокополиморфных nSSR-маркеров. Часть из них была

разработана специально для ели Sitka, другие были перенесены из родственных видов. Так, nSSR были успешно применены для идентификации видов и клонов, изучения гибридизации, анализа генетического разнообразия вдоль области произрастания и в зонах интрогрессии.

Сравнение центральных и периферийных популяций ели ситхинской в пределах области распространения показывает выраженные генетические различия. В то время как основные популяции ели ситхинской имеют незначительную внутривидовую генетическую структуру, периферийные популяции сильно пространственно структурированы на расстоянии до 500 м.

Более высокое аллельное богатство и разнообразие генов наблюдалось в центральных популяциях по сравнению с периферийными. Кроме того, в центральных и непрерывных популяциях было выявлено больше частных аллелей. Разнообразие генов было самым низким в изолированных периферийных популяциях. Уровень селфинга увеличился с 7,3 % в центральных популяциях до 35,2 % в северной изолированной популяции с острова Кодьяк (Mimura and Aitken 2007a, 2007b) [48, 49]. Инбридинг выше в периферийных популяциях. В основных популяциях число мигрантов значительно выше [25, 26, 27].

По мнению Rajoga с соавт. (2001), близкородственные виды ели *Picea sitchensis* и *Picea glauca* можно различить с помощью SSR-маркера PGL12. PGL12 амплифицируется только у *Picea glauca*, в то время как у *Picea sitchensis* продуктов амплификации не наблюдалось [62].

Vennuah с соавт. (2004) [9] разработали полезный гибридный индекс для классификации отдельных семейств и популяций в интрогрессированных популяциях между елью ситхинской и белой елью на основе EST-SSR маркеров, разработанных Perry и Vosquet (1998a, 1998b) [57, 58]. Результаты позволили сделать вывод, что в середине зоны интрогрессии нет чистых особей одного вида.

В зоне интрогрессии была обнаружена незначительная дифференциация между популяциями. Hamilton и Aitken (2013) объясняют это широким распространением потока генов между двумя видами [30].



б) SNPs (однонуклеотидные полиморфизмы).

Holliday с соавт. (2010) [33] исследовали однонуклеотидные полиморфизмы (SNPs) в ели ситхинской, используя Illumina GoldenGate. Эти SNP были получены в результате повторного секвенирования кодирующих генов, которые были выбраны частично на основе различий в экспрессии генов во время осенней холодной акклиматизации (Holliday с соавт. 2012) [34] и частично на основе функциональной информации от модельных видов (например, *Arabidopsis thaliana*, *Populus trichocarpa*). Кроме того, ~100 SNP были генотипированы из случайно выбранных генов, чтобы служить в качестве набора нейтральных маркеров. Из 768 SNP, предназначенных для массива, 339 дали генотипы высокого качества и были полиморфными, что аналогично результатам современных исследований других хвойных пород [33].

Эти SNP были использованы для изучения демографической истории и местной адаптации. В последнем случае были обнаружены многочисленные связи между генотипом и фенотипом, что демонстрирует полезность SNP-маркеров для понимания адаптации (Holliday с соавт., 2010) [33]. Эта же панель SNP послужила основой для исследований интрогрессии между елью ситхинской и елью белой [29, 30], а также между елью ситхинской и елью Энгельмана [17].

Pavу с соавт. (2013) разработали два массива SNP высокой плотности на основе технологии Infinium iSelect (Illumina) для использования у ели белой (*Picea glauca*), один с 7338 сегрегационными SNP, представляющими 2814 генов различных молекулярно-функциональных классов, другой с 9559 сегрегационными SNP, представляющими 9543 гена, 22,4 % этих SNP были сегрегационными и у ели ситхинской [55].

Эти исследования демонстрируют эффективность и качество генотипирования на основе массивов, и ожидается, что такие методы будут по-прежнему результативны в будущем.

В то же время, в этой области происходит переход к генотипированию на основе последовательностей следующего поколения. Особенно эффективным для хвойных деревь-

ев, таких, как ель ситхинская, с их большими геномами, является генотипирование с помощью секвенирования (GBS) и особенно захват последовательности.

Например, Suren с соавт. (2016) показали, что определение последовательностей может быть задействовано как для внутренней ели (*Picea glauca* × *engelmannii*), так и для сосны скрученной (*Pinus contorta*), и хотя нам не известно о соответствующих работах для ели Sitka, применение тех же приманок для прочтения должно быть возможным для этого вида (на основе таргетного секвенирования ДНК нескольких сородичей, проведенного в рамках данного исследования) [69].

Согласно данным Holliday с соавт. (2010), SNPs выявляют три кластера для ели Sitka: популяции в Калифорнии, Орегоне и Британской Колумбии; популяции на Аляске; популяции с острова Кадьяк [33].

Ассоциации генотип–фенотип для холодостойкости и времени закладки почек были обнаружены в 28 генах-кандидатах, описанных выше. Интересно, что ковариация между тестами на селективную нейтральность и широтное происхождение популяций указывает на то, что послеледниковая история повлияла на вариации по всему ареалу, ели ситхинской, и предполагает, что следует проявлять осторожность в тестах генотип–среда, поскольку возможны ложные связи, если структура популяции не контролируется эффективно [33].

Большое количество разработанных SNP может быть полезно в исследованиях генетической ассоциации, популяционной генетики, геномного прогнозирования и картирования геномных связей [55].

В заключение можно отметить, что использование молекулярных маркеров стало незаменимым инструментом в изучении филогении рода *Picea*. Благодаря этому подходу мы смогли более точно реконструировать эволюционную историю рода и определить сложные взаимоотношения между его видами. Дальнейшие исследования и совершенствование методов анализа молекулярных данных помогут повысить ценность получаемой информации и увеличить точность выводов о происхождении и развитии данных растений.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Гостимский, С.А. Изучение организации и изменчивости генома растений с помощью молекулярных маркеров / С.А. Гостимский, З.Г. Кокаева, Ф.А. Коновалов // Генетика. – 2015. – Т. 41, № 4. – С. 480–492.
2. Календарь, Р.Н. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение / Р.Н. Календарь, В.И. Глазко // Физиология и биохимия культурных растений. – 2020. – Т. 34, № 4. – С. 279–296.
3. Шнеер, В.С. ДНК-штрихкодирование – новое направление в сравнительной геномике растений / В.С. Шнеер // Генетика. – 2019. – Т. 45, № 11. – С. 1436–1448.
4. A'Hara, S.W. A set of microsatellite markers for use in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) developed from *Picea glauca* ESTs / S.W. A'Hara, J.E. Cottrell. – DOI: 10.1111/j.1471-8286.2004.00774.x // Molecular Ecology Notes. – 2004. – Vol. 4. – P. 659–663.
5. A'Hara, S.W. Characterization of a suite of 40 EST-derived microsatellite markers for use in Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) / S.W. A'Hara, J.E. Cottrell. – DOI: 10.1515/sg-2007-0021 // Silvae Genetica. – 2007. – Vol. 56, №. 1–6. – P. 138–141.
6. A'Hara, S.W. Development of a set of highly polymorphic genomic microsatellites (gSSRs) in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) / S.W. A'Hara, J.E. Cottrell // Molecular Breeding. – 2009. – Vol. 23, № 2. – P. 349–355. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11032-008-9242-y> (дата обращения: 03.04.2023).
7. Ahuja, M.R. Recent advances in molecular genetics of forest trees / M.R. Ahuja // Euphytica. – 2001. – Vol. 121, № 2. – P. 173–195. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1012226319449> (дата обращения: 06.04.2023).
8. Aldén, B. Taxonomy and geography of the genus *Picea* / B. Aldén // Int. Dendr. Soc. Yearb. – 1986. – P. 85–96.
9. Bennuah, S.Y. Genetic analysis of the *Picea sitchensis* × *glauca* introgression zone in British Columbia / S.Y. Bennuah, T. Wang, S.N. Aitken. – DOI: 10.1016/j.foreco.2004.05.005 // Forest Ecology and Management. – 2004. – Vol. 197, № 1–3. – P. 65–77.
10. Berube, Y. Characterization of EST-SSRs in loblolly pine and spruce / Y. Berube, J. Zhuang, D. Rungis, S. Ralph [et al.] // Tree Genetics and Genomes. – 2009. – Vol. 3, №. 3. – P. 251–259. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-006-0061-1> (дата обращения: 06.04.2023).
11. Campbell, C.S. Nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer 1 (ITS1) in *Picea* (Pinaceae): sequence divergence and structure / C.S. Campbell, W.A. Wright, M. Cox, T.F. Vining [et al.]. – DOI: 10.1016/j.ympev.2004.11.010 // Mol. Phylogenet. Evol. – 2005. – Vol. 35, № 1. – P. 165–185.
12. Chaisurisri, K. Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka Spruce / K. Chaisurisri, Y.A. El-Kassaby // Biodiversity and Conservation. – 1994. – Vol. 3, № 6. – P. 512–523. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00115157> (дата обращения: 11.04.2023).
13. Chaisurisri, K. Variation in the mating system of Sitka spruce (*Picea sitchensis*): Evidence for positive assortative mating / K. Chaisurisri, J.B. Mitton, Y.A. El-Kassaby // American Journal of Botany. – 1994. – Vol. 81, № 11. – P. 1410–1415. – URL: <https://www.jstor.org/stable/2445313> (дата обращения: 07.04.2023).
14. Coombe, L. Assembly of the complete Sitka Spruce Chloroplast Genome Using 10X Genomics' GemCode Sequencing Data / L. Coombe, R.L. Warren, S.D. Jackman, C. Yang [et al.]. – DOI: 10.1371/journal.pone.0163059 // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11, № 9: e0163059.
15. Copes, D.L. Isoenzyme identification of *Picea glauca*, *P. sitchensis*, and *P. lutzii* populations / D.L. Copes, R.C. Beckwith // Botanical Gazette. – 1977. – Vol. 138, №. 4. – P. 512–521. – URL: <https://www.jstor.org/stable/2473888> (дата обращения: 30.03.2023).
16. Cottrell, J.E. The use of isozyme genetic markers to estimate the rate of outcrossing in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) seed orchard in Scotland / J.E. Cottrell, I.M.S. White // New Forests. – 1995. – Vol. 10, № 2. – P. 111–122. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00033401> (дата обращения: 30.03.2023).
17. De La Torre, A. Genetic architecture and genomic patterns of gene flow between hybridizing species of *Picea* / A. De La Torre, P.K. Ingvarsson, S.N. Aitken. – DOI: 10.1038/hdy.2015.19 // Heredity. – 2015. – Vol. 115, № 2. – P. 153–164.
18. Doyle, J.J. Trees within trees: genes and species, molecules and morphology / J.J. Doyle. – DOI: 10.1093/sysbio/46.3.537 // Syst. Biol. – 1997. – Vol. 46, № 3. – P. 537–553.
19. Farjón, A. Pinaceae: Drawings and Descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*: monograph / A. Farjón. – Königstein : Koeltz ScientiWc Books, 1990. – 330 p. – ISBN 3-87429-298-3.

20. Farjón, A. World Checklist and Bibliography of Conifers: book / A. Farjón. – Richmond : Roy. Bot. Gard., 2001. – 298 p. – ISBN 1-900347-57-4.
21. Frankis, M.P. Generic inter-relationships in Pinaceae / M.P. Frankis // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. – 1989. – Vol. 45, № 3. – P. 527–548. – URL: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB19900084816> (дата обращения: 02.04.2023).
22. Fowler, D.P. The hybrid black × Sitka spruce, implications to phylogeny of the genus *Picea* / D.P. Fowler // Can. J. For. Res. – 1983. – Vol. 13, № 2. – P. 108–115. – URL: <https://cdnscepub.com/doi/abs/10.1139/x83-016?journalCode=cjfr> (дата обращения: 02.04.2023).
23. Fowler, D.P. The hybrid white × Sitka spruce: species crossability / D.P. Fowler // Can. J. For. Res. – 1987. – Vol. 17, № 5. – P. 413–417. – URL: <https://cdnscepub.com/doi/10.1139/x87-071> (дата обращения: 02.04.2023).
24. Fu, L. Pinaceae Lindley / L. Fu, N. Li, S. Thomas, R.R. Mill // Flora of China. (*Cycadaceae* through *Fagaceae*). – 1999. – Vol. 4. – P. 11–52. – URL: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=2&taxon\\_id=10691](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10691) (дата обращения: 01.04.2023).
25. Gapare, W.J. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) populations: implications for conservation of widespread species / W.J. Gapare, S.N. Aitken, C.E. Ritland // Biological Conservation. – 2005. – Vol. 123, № 1. – P. 113–123. – URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320704004379> (дата обращения: 03.04.2023).
26. Gapare, W.J. Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] / W.J. Gapare, S.N. Aitken. – DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02633.x // Mol. Ecol. – 2005. – Vol. 14, № 9. – P. 2659–2667.
27. Gapare, W.J. Optimal sampling strategies for capture of genetic diversity differ between core and peripheral populations of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr / W.J. Gapare, A.D. Yanchuk, S.N. Aitken // Conserv. Genet. – 2008. – Vol. 9, № 2. – P. 411–418. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10592-007-9353-8> (дата обращения: 02.04.2023).
28. Gorden, A.G. The taxonomy and genetics of *Picea rubens* and its relationship to *Picea mariana* / A.G. Gorden // Can. J. Bot. – 1976. – Vol. 54, № 9. – P. 781–813. – URL: <https://cdnscepub.com/doi/10.1139/b76-084> (дата обращения: 05.04.2023).
29. Hamilton, J.A. Genomic and phenotypic architecture of a spruce hybrid zone (*Picea sitchensis* × *P. glauca*) / J.A. Hamilton, C. Lexer, S.N. Aitken. – DOI: 10.1111/mec.12007 // Mol. Ecol. – 2012. – Vol. 22, № 3. – P. 827–841.
30. Hamilton, J.A. Genetic and morphological structure of a spruce hybrid (*Picea sitchensis* × *P. glauca*) zone along a climatic gradient / J.A. Hamilton, S.N. Aitken. – DOI: 10.3732/ajb.1200654 // American Journal of Botany. – 2013. – Vol. 100, № 8. – P. 1651–1662.
31. Hipkins, V.D. Organelle genome in conifers: structure, evolution, and diversity / V.D. Hipkins, K.V. Krutovskii, S.H. Strauss // For. Genet. – 1994. – Vol. 1, № 4. – P. 179–189. – URL: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=SK1997000732> (дата обращения: 06.04.2023).
32. Hodgetts, R.B. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species / R.B. Hodgetts, M.A. Aleksyuk, A. Brown, C. Clarke [et al.]. // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 102, № 8. – P. 1252–1258. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-001-0546-0> (дата обращения: 04.04.2023).
33. Holliday, J.A. Postglacial history of a widespread conifer produces inverse clines in selective neutrality tests / J.A. Holliday, M. Yuen, R. Ritland, S.N. Aitken. – DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04767.x // Molecular Ecology. – 2010. – Vol. 19, № 18. – P. 3857–3864.
34. Holliday, J.A. Predicting adaptive phenotypes from multilocus genotypes in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) using random forest / J.A. Holliday, W. Tongli, S.N. Aitken. – DOI: 10.1534/g3.112.002733 // G3 (Bethesda). – 2012. – Vol. 2, № 9. – P. 1085–1093.
35. Cross-species amplification of mitochondrial DNA sequence-tagged-site markers in conifers: the nature of polymorphism and variation within and among species in *Picea* / J.P. Jaramillo-Correa, J. Bousquet, J. Beaulie, N. Isabel [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2003. – Vol. 106, № 8. – P. 1353–1367. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-002-1174-z> (дата обращения: 04.04.2023).
36. Kinlaw, C.S. Complex gene families in pine genomes / C.S. Kinlaw, D.B. Neale // Trends Plant Sci. – 1997. – Vol. 2, № 9. – P. 356–359. – URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138597846249> (дата обращения: 27.03.2023).

37. Kusumi, J. Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae *sensu stricto* based on *matK* gene, *chlL* gene, *trnL-trnF* IGS region, and *trnL* intron sequences / J. Kusumi, Y. Tsumura, H. Yoshimaru, H. Tachida. – DOI: 10.2307/2656874 // American Journal of Botany. – 2000. – Vol. 87, № 10. – P. 1480–1488.
38. Kusumi, J. Molecular evolution of nuclear genes in Cupressaceae, a group of conifer trees sequences / J. Kusumi, Y. Tsumura, H. Yoshimaru, H. Tachida. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004132 // Mol. Biol. Evol. – 2002. – Vol. 19, № 5. – P. 736–747.
39. Kvarnheden, A. A *cdc2* homologue and closely related processed retropseudogenes from Norway spruce / A. Kvarnheden, K. Tandre, P. Engström // Plant Molecular Biology. – 1995. – Vol. 27, № 2. – P. 391–403. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00020192> (дата обращения: 27.03.2023).
40. Liu, J.-Q. Molecular phylogeny and biogeography of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Nannoglottis* (Asteraceae) / J.-Q. Liu, T.-G. Gao, Z.-D. Chen, A.-M. Lu. – DOI: 10.1016/s1055-7903(02)00039-8 // Mol. Phylogenet. Evol. – 2002. – Vol. 23, № 3. – P. 307–325.
41. LePage, B.A. New species of *Picea* A. Dietrich (Pinaceae) from the middle Eocene of Axel Heiberg Island, Arctic Canada / B.A. LePage. – DOI: 10.1006/bojl.2000.0386 // Biological Journal of the Linnean Society. – 2001. – Vol. 135, № 2. – P. 137–167.
42. LePage, B.A. The evolution, biogeography and palaeoecology of the Pinaceae based on fossil and extant representatives / B.A. LePage. – DOI: 10.17660/ActaHortic.2003.615.1 // Acta Hort. – 2003. – Vol. 615. – P. 29–52.
43. Relationships among the spruces (*Picea*, Pinaceae) of southwestern North America / F.T. Ledig, P.D. Hodgskiss, K.V. Krutovskii, D.B. Neale [et al.]. // Syst. Bot. – 2004. – Vol. 29, № 2. – P. 275–292. – URL: <https://www.jstor.org/stable/25063961> (дата обращения: 05.04.2023).
44. Lee, C. Phylogeny of *Panax* using chloroplast *trnC-trnD* intergenic region and the utility of *trnC-trnD* in interspecific studies of plant / C. Lee, J. Wen. – DOI: 10.1016/j.ympev.2003.10.009 // Mol. Phylogenet. Evol. – 2004. – Vol. 31, № 3. – P. 894–903.
45. Maddison, W.P. Gene trees in species trees / W.P. Maddison. – DOI: 10.1093/sysbio/46.3.523 // Syst. Biol. – 1997. – Vol. 46, № 3. – P. 523–536.
46. Maggini, F. Lengths and nucleotide sequences of the internal spacers of nuclear ribosomal DNA in gymnosperms and pteridophytes / F. Maggini, R. Marrocco, M.T. Gelati, R.I. De Dominicis // Plant Syst. Evol. – 1998. – Vol. 213, № 3. – P. 199–205. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00985200> (дата обращения: 02.04.2023).
47. Manley, S.A.M. The occurrence of hybrid swarms of red and black spruce in central New Brunswick / S.A.M. Manley // Can. J. For. Res. – 1972. – Vol. 2, № 3. – P. 381–391. – URL: <https://cdnscepub.com/doi/10.1139/x72-060> (дата обращения: 02.04.2023).
48. Mimura, M. Adaptive gradients and isolation-by-distance with postglacial migration in *Picea sitchensis* / M. Mimura, S.N. Aitken. – DOI: 10.1038/sj.hdy.6800987 // Heredity. – 2007. – Vol. 99, № 3. – P. 224–232.
49. Mimura, M. Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae) / M. Mimura, S.N. Aitken. – DOI: doi.org/10.3732/ajb.94.6.991 // Am. J. Bot. – 2007. – Vol. 94, № 6. – P. 991–998.
50. Mogensen, H.L. The hows and ways of cytoplasmic inheritance in seed plants / H.L. Mogensen // Am. J. Bot. – 1996. – Vol. 83, № 3. – P. 383–404. – URL: <https://www.jstor.org/stable/2446172> (дата обращения: 27.03.2023).
51. Murray, B.G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms / B.G. Murray. – DOI: 10.1006/anbo.1998.0764 // Ann. Bot. – 1998. – Vol. 82, № 1 (Suppl. A). – P. 3–15.
52. Nienstaedt, H. Genetics of white spruce / H. Nienstaedt, A. Teich // Forest Service Research Paper. – 1972. – Vol. WO-15. – 24 p. – URL: [https://books.google.co.uk/books/about/Genetics\\_of\\_White\\_Spruce.html?id=\\_NuT0teGTMQC&redir\\_esc=y](https://books.google.co.uk/books/about/Genetics_of_White_Spruce.html?id=_NuT0teGTMQC&redir_esc=y) (дата обращения: 11.04.2023).
53. Ogilvie, R.T. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). IV. The introgression of white and Engelmann spruce as found along the Bow River / R.T. Ogilvie, E. von Rudloff // Can. J. Bot. – 1969. – Vol. 46, № 7. – P. 901–908. – URL: <https://cdnscepub.com/doi/10.1139/b68-118> (дата обращения: 26.03.2023).
54. Page, C.N. The taxonomic and biogeographic position of Sitka spruce / C.N. Page, R.C. Hollands // Proc. R. Soc. Edinb. – 1987. – Vol. 93B. – P. 13–24. – URL: <https://www.cambridge.org/core/journals/proceedings-of-the-royal-society-of-edinburgh-section-b-biological-sciences/article/abs/taxonomic-and-biogeographic-position-of-sitka-spruce/E5BVB66B232D10859AE7A7F1CA39E988> (дата обращения: 01.04.2023).

55. Development of high-density SNP genotyping arrays for white spruce (*Picea glauca*) and transferability to subtropical and nordic congeners / N. Pavy, F. Gagnon, Ph. Rigault, S. Blais [et al.]. – DOI: 10.1111/1755-0998.12062 // *Molecular Ecology Resources*. – 2013. – Vol. 13, № 2. – P. 324–336.
56. Perron, M. Evidence from sequence-tagged-site markers of a recent progenitor-derivative species pair in conifers / M. Perron, D.J. Perry, C. Andalo, J. Bousquet. – URL: 10.1073/pnas.200417097 // *Proc. Natl. Acad. Sci.* – 2000. – Vol. 97, № 21. – P. 11331–11336.
57. Perry, D.J. Sequence-tagged site (StS) markers of arbitrary genes: development, characterization and analysis of linkage in black spruce / D.J. Perry, J. Bousquet. – DOI: 10.1111/1755-0998.12062 // *Genetics*. – 1998. – Vol. 149, № 2. – P. 1089–1098.
58. Perry, D.J. Sequence-tagged site (StS) markers of arbitrary genes: the utility of black spruce-derived StS primers in other conifers / D.J. Perry, J. Bousquet // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1998. – Vol. 97 № 5–6. – P. 735–743. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s001220050950> (дата обращения: 02.04.2023).
59. Prager, E.M. Rates of evolution in conifers (Pinaceae) / E.M. Prager, D.P. Fowler, A.C. Wilson // *Evolution*. – 1976. – Vol. 30, № 4. – P. 637–649. – URL: <https://www.jstor.org/stable/2407806> (дата обращения: 02.04.2023).
60. Price, R.A. The genera of Pinaceae in the Southeastern United States / R.A. Price // *J. Arnold Arbor*. – 1989. – Vol. 70, № 3. – P. 247–305. – URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/9251316#page/253/mode/1up> (дата обращения: 02.04.2023).
61. A conifer genomics resource of 200,000 spruce (*Picea* spp.) ESTs and 6,464 high-quality, sequence-finished full-length cDNAs for Sitka spruce (*Picea sitchensis*) / S.G. Ralph, H.J.E. Chun, N. Kolosova, D. Cooper [et al.]. – DOI: 10.1186/1471-2164-9-484 // *BMC Genomics*. – 2008. – Vol. 9, № 1. – P. 484.
62. Rajora, O.P. Isolation, characterization, inheritance and linkage of microsatellite markers in white spruce (*Picea glauca*) and their usefulness in other spruce species / O.P. Rajora, M.H. Rahman, S. Dayanandan, A. Mosseler // *Molecular Genetics and Genomics*. – 2001. – Vol. 246, № 6. – P. 871–882. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s004380000377> (дата обращения: 02.04.2023).
63. Ran, J.H. Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes / J.H. Ran, X.-X. Wei, X.-Q. Wang // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – Vol. 41, № 2. – P. 405–419. – URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790306002284> (дата обращения: 06.04.2023).
64. Robust simple sequence repeat markers for spruce (*Picea* spp.) from expressed sequence tags / D. Rungis, Y. Berube, J. Zhang, S. Ralph [et al.]. // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2004. – Vol. 109, № 6. – P. 1283–1294. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-004-1742-5> (дата обращения: 07.04.2023).
65. Schmidt, P.A. Contributions to the Taxonomy and Evolution of the Genus *Picea* / P.A. Schmidt // *Flora*. – 1989. – Vol. 182, № 5–6. – P. 435–461. – URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253017304310> (дата обращения: 08.04.2023).
66. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis / J. Shaw, E.B. Lickey, J.T. Beck, S.B. Farmer [et al.]. – DOI: 10.3732/ajb.92.1.142 // *Am. J. Bot.* – 2005. – Vol. 92, № 1. – P. 142–166.
67. Sigurgeirsson, A. Phylogenetic and biogeographic implications of chloroplast DNA variation in *Picea* / A. Sigurgeirsson, A.E. Szmidt. – DOI: 10.1111/j.1756-1051.1993.tb00043.x // *Nordic J. Bot.* – 1993. – Vol. 13, № 3. – P. 233–246.
68. Stine, M. Paternal inheritance of plastids in Engelmann spruce × Blue spruce hybrids / M. Stine, D.E. Keathley // *Hered.* – 1990. – Vol. 81, № 6. – P. 443–446. – URL: <https://academic.oup.com/jhered/article-abstract/81/6/443/819604?redirectedFrom=fulltext> (дата обращения: 06.04.2023).
69. Exome capture from the spruce and pine giga-genomes / H. Suren, K.A. Hodgins, S. Yeaman, K.A. Nurkowski [et al.]. – DOI: 10.1111/1755-0998.12570 // *Molecular Ecology Resources*. – 2016. – Vol. 16, № 5. – P. 1136–1146.
70. Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNA in *Picea* and composition of hybrids from introgression zones / B.C. Sutton, D.J. Flanagan, J.R. Gawley, C. Newton, [et al.]. // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1991. – Vol. 82, № 2. – P. 242–248. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00226220> (дата обращения: 09.04.2023).
71. Classifying seedlots of *Picea sitchensis* and *P. glauca* in zones of introgression using restriction analysis of chloroplast DNA / A.E. Szmidt, Y.A. El-Kassaby, A. Sigurgeirsson, T. Alden [et al.]. // *Theoretical and*

- Applied Genetics. – 1988. – Vol. 76, № 6. – P. 841–845. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00273669> (дата обращения: 05.04.2023).
72. Van de Ven, W.T.G. Microsatellites as DNA markers in Sitka spruce / W.T.G. Van de Ven, R.G. McNicol // Theor. Appl. Genet. – 1996. – Vol. 93, № 4. – P. 613–617. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00417956> (дата обращения: 03.04.2023).
73. Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcl*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnT* intron sequence / X.R. Wang, Y. Tsumura, H. Yoshimaru, K. Nagasaka [et al.]. – DOI: 10.2307/2656672 // Am. J. Bot. – 1999. – Vol. 86, № 12. – P. 1742–1753.
74. Wang, X.-Q. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: evidence from three genomes / X.-Q. Wang, D.C. Tank, T. Sang. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026356 // Mol. Biol. Evol. – 2000. – Vol. 17, № 5. – P. 773–781.
75. Wang, W.P. Historical biogeography and phylogenetic relationships of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae) inferred from chloroplast DNA polymorphism / W.P. Wang, C.Y. Hwang, S.Y. Hwang // Plant Syst. Evol. – 2003. – Vol. 241, № 1–4. – P. 13–28. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-003-0031-0> (дата обращения: 30.03.2023).
76. Wei, X.-X. Phylogenetic split of *Larix*: evidence from paternally inherited cpDNA *trnT-trnF* region / X.-X. Wei, X.-Q. Wang // Plant Syst. Evol. – 2003. – Vol. 239, № 1–4. – P. 67–77. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-002-0264-3> (дата обращения: 01.04.2023).
77. Wei, X.-X. Marked intragenomic heterogeneity and geographical differentiation of nrDNA ITS in *Larix potaninii* (Pinaceae) / X.-X. Wei, X.-Q. Wang, D.-Y. Hong // J. Mol. Evol. – 2003. – Vol. 57, № 6. – P. 623–635. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00239-003-2512-8> (дата обращения: 02.04.2023).
78. Wright, J.W. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy / J.W. Wright // For. Sci. – 1955. – Vol. 1, № 4. – P. 319–340. – URL: <https://academic.oup.com/forestscience/article-abstract/1/4/319/4763777?redirectedFrom=fulltext> (дата обращения: 06.04.2023).
79. Phylogeny, biogeography, and molecular dating of cornelian cherries (*Cornus*, Cornaceae): tracking Tertiary plant migration / Q.-Y. Xiang, S.R. Manchester, D.T. Thomas, W. Zhang [et al.]. // Evolution. – 2005. – Vol. 59, № 8. – P. 1685–1700. – URL: <http://www.fanlab.wayne.edu/evolution2005.pdf> (дата обращения: 06.04.2023).
80. Yeh, F.C. Analyses of gene diversity in some species of Conifers / F.C. Yeh // In: Proceedings of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects. – Berkeley, Calif. : Pacific Southwest Forest and Range Exp. Stn, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, 1979. – P. 48–52. – URL: <https://www.fs.usda.gov/research/treesearch/27484> (дата обращения: 02.04.2023).
81. Yeh, F.C. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). 1. Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances / F.C. Yeh, Y.A. El-Kassab // Canadian Journal of Forest Research. – 1980. – Vol. 10, № 4. – P. 415–422. – URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/x80-067> (дата обращения: 06.04.2023).
82. Yeh, F.C. Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca* and their hybrids / F.C. Yeh, J.T. Arnott // Canadian Journal of Forest Research. – 1986. – Vol. 16, № 4. – P. 791–798. – URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/x86-140> (дата обращения: 06.04.2023).

## REFERENCES

- Gostimskij S.A., Kokaeva Z.G., Kononov F.A. Izuchenie organizatsii i izmenchivosti genoma rastenij s pomoshh'yu molekulyarnykh markerov. *Genetika*, 2015, vol. 41, no. 4, pp. 480–492. (In Russian).
- Kalendar' R.N., Glazko V.I. Tipy molekulyarno-geneticheskikh markerov i ikh primenenie. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenij*, 2020, vol. 34, no. 4, pp. 279–296. (In Russian).
- Shneer V.S. DNK-shtrikhkodirovanie – novoe napravlenie v sravnitel'noj genomike rastenij. *Genetika*, 2019, vol. 45, no. 11, pp. 1436–1448. (In Russian).
- A'Hara S.W., Cottrell J.E. A set of microsatellite markers for use in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) developed from *Picea glauca* ESTs. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2004.00774.x. *Molecular Ecology Notes*, 2004, vol. 4, pp. 659–663.
- A'Hara S.W., Cottrell J.E. Characterization of a suite of 40 EST-derived microsatellite markers for use in Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr). DOI: 10.1515/sg-2007-0021. *Silvae Genetica*, 2007, vol. 56, no. 1–6, pp. 138–141.

6. A'Hara S.W., Cottrell J.E. Development of a set of highly polymorphic genomic microsatellites (gSSRs) in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Molecular Breeding*, 2009, vol. 23, no. 2, pp. 349–355. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11032-008-9242-y> (date of reference: 03.04.2023).
7. Ahuja M.R. Recent advances in molecular genetics of forest trees. *Euphytica*, 2001, vol. 121, no. 2, pp. 173–195. URL: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1012226319449> (date of reference: 06.04.2023).
8. Aldén B. Taxonomy and geography of the genus *Picea*. *Int. Dendr. Soc. Yearb*, 1986, pp. 85–96.
9. Bennuah S.Y., Wang T., Aitken S.N. Genetic analysis of the *Picea sitchensis* × *glauca* introgression zone in British Columbia. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.05.005. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 197, no. 1–3, pp. 65–77.
10. Berube Y., Zhuang J., Rungis D., Ralph S., Bohlmann J., Ritland K. Characterization of EST-SSRs in loblolly pine and spruce. *Tree Genetics and Genomes*, 2009, vol. 3, no. 3, pp. 251–259. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-006-0061-1> (date of reference: 06.04.2023).
11. Campbell C.S., Wright W.A., Cox M., Vining T.F., Smoot Major C., Arsenault M.P. Nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer 1 (ITS1) in *Picea* (Pinaceae): sequence divergence and structure. DOI: 10.1016/j.ympev.2004.11.010. *Mol. Phylogenet. Evol*, 2005, vol. 35, no. 1, pp. 165–185.
12. Chaisurisri K., El-Kassaby Y.A. Genetic diversity in a seed production population vs. natural populations of Sitka Spruce. *Biodiversity and Conservation*, 1994, vol. 3, no. 6, pp. 512–523. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00115157> (date of reference: 11.04.2023).
13. Chaisurisri K., Mitton J.B., El-Kassaby Y.A. Variation in the mating system of Sitka spruce (*Picea sitchensis*): Evidence for positive assortative mating. *American Journal of Botany*, 1994, vol. 81, no. 11, pp. 1410–1415. URL: <https://www.jstor.org/stable/2445313> (date of reference: 07.04.2023).
14. Coombe L., Warren R.L., Jackman S.D., Yang C., Vandervalk B.P., Moore R.A., Pleasance S., Coope R.J., Bohlmann J., Holt R.A., Jones S.J.M., Birol I. Assembly of the complete Sitka Spruce Chloroplast Genome Using 10X Genomics' GemCode Sequencing. DOI: 10.1371/journal.pone.0163059. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 9 : e0163059.
15. Copes D.L., Beckwith R.C. Isoenzyme identification of *Picea glauca*, *P. sitchensis*, and *P. lutzii* populations. *Botanical Gazette*, 1977, vol. 138, no. 4, pp. 512–521. URL: <https://www.jstor.org/stable/2473888> (date of reference: 30.03.2023).
16. Cottrell J.E., White I.M.S. The use of isozyme genetic markers to estimate the rate of outcrossing in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) seed orchard in Scotland. *New Forests*, 1995, vol. 10, no. 2, pp. 111–122. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00033401> (date of reference: 30.03.2023).
17. De La Torre A., Ingvarsson P.K., Aitken S.N. Genetic architecture and genomic patterns of gene flow between hybridizing species of *Picea*. *Heredity*, 2015, vol. 115, no. 2, pp. 153–164.
18. Doyle J.J. Trees within trees: genes and species, molecules and morphology. DOI: 10.1093/sysbio/46.3.537. *Syst. Biol*, 1997, vol. 46, no. 3, pp. 537–553.
19. Farjón A. Pinaceae: Drawings and Descriptions of the Genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*: monograph. Königstein, 1990, 330 pp., ISBN 3-87429-298-3.
20. Farjón A. World Checklist and Bibliography of Conifers: book. Richmond, 2001, 298 pp., ISBN 1-900347-57-4.
21. Frankis M.P. Generic inter-relationships in Pinaceae. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.*, 1989, vol. 45, no. 3, pp. 527–548. URL: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB19900084816> (date of reference: 02.04.2023).
22. Fowler D.P. The hybrid black × Sitka spruce, implications to phylogeny of the genus *Picea*. *Can. J. For. Res.*, 1983, vol. 13, no. 2, pp. 108–115. URL: <https://cdnsicencepub.com/doi/abs/10.1139/x83-016?journalCode=cjfr> (date of reference: 02.04.2023).
23. Fowler D.P. The hybrid white × Sitka spruce: species crossability. *Can. J. For. Res.*, 1987, Vol. 17 (5), pp. 413–417. URL: <https://cdnsicencepub.com/doi/10.1139/x87-071> (date of reference: 02.04.2023).
24. Fu L., Li N., Mill R.R. Pinaceae Lindley. *Flora of China. (Cycadaceae through Fagaceae)*, 1999, vol. 4, pp. 11–52. URL: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=2&taxon\\_id=10691](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10691) (date of reference: 01.04.2023).
25. Gapare W.J., Aitken S.N., Ritland C.E. Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) populations: implications for conservation of widespread species. *Biological Conservation*, 2005, vol. 123, no. 1, pp. 113–123. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0006320704004379> (date of reference: 03.04.2023).

26. Gapare W.J., Aitken S.N. Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02633.x. *Mol. Ecol.*, 2005, vol. 14 no. 9, pp. 2659–2667.
27. Gapare W.J., Yanchuk A.D., Aitken S.N. Optimal sampling strategies for capture of genetic diversity differ between core and peripheral populations of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *Conserv. Genet.*, 2008, vol. 9 no. 2, pp. 411–418. – URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10592-007-9353-8> (date of reference: 02.04.2023).
28. Gorden A.G. The taxonomy and genetics of *Picea rubens* and its relationship to *Picea mariana*. *Can. J. Bot.*, 1976, vol. 54, no. 9, pp. 781–813. – URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/b76-084> (date of reference: 05.04.2023).
29. Hamilton J.A., Lexer C., Aitken S.N. Genomic and phenotypic architecture of a spruce hybrid zone (*Picea sitchensis* × *P. glauca*). DOI: 10.1111/mec.12007. *Mol. Ecol.*, 2012, vol. 22, no. 3, pp. 827–841.
30. Hamilton J.A., Aitken S.N. Genetic and morphological structure of a spruce hybrid (*Picea sitchensis* × *P. glauca*) zone along a climatic gradient. DOI: 10.3732/ajb.1200654. *Am. J. Bot.*, 2013, vol. 100, no. 8, pp. 1651–1662.
31. Hipkins V.D., Krutovskii K.V., Strauss S.H. Organelle genome in conifers: structure, evolution, and diversity. *For. Genet.*, 1994, vol. 1, no. 4, pp. 179–189. URL: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=SK1997000732> (date of reference: 06.04.2023).
32. Hodgetts R.B., Aleksiuk M.A., Brown A., Clarke C., Macdonald E., Nadeem S. Khasa D. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. *Theor. Appl. Genet.*, 2001, vol. 102, no. 8, pp. 1252–1258. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-001-0546-0> (date of reference: 04.04.2023)
33. Holliday J.A., Yuen M., Ritland R., Aitken S.N. Postglacial history of a widespread conifer produces inverse clines in selective neutrality tests. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2010.04767.x. *Mol. Ecol.*, 2010, vol. 19, no. 18, pp. 3857–3864.
34. Holliday J.A., Tongli W., Aitken S.A. Predicting adaptive phenotypes from multilocus genotypes in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) using random forest. DOI: 10.1534/g3.112.002733. *G3 (Bethesda)*, 2012, vol. 2, no. 9, pp. 1085–1093.
35. Jaramillo-Correa J.P., Bousquet J., Beaulieu J., Isabel N., Perron M., Bouillé M. Cross-species amplification of mitochondrial DNA sequence-tagged-site markers in conifers: the nature of polymorphism and variation within and among species in *Picea*. *Theor. Appl. Genet.*, 2003, vol. 106, no. 8, pp. 1353–1367. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-002-1174-z> (date of reference: 04.04.2023).
36. Kinlaw C.S., Neale D.B. Complex gene families in pine genomes. *Trends Plant Sci.*, 1997, vol. 2, no. 9, pp. 356–359. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138597846249> (date of reference: 27.03.2023).
37. Kusumi J., Tsumura Y., Yoshimaru H., Tachida H. Phylogenetic relationships in Taxodiaceae and Cupressaceae *sensu stricto* based on *matK* gene, *chlL* gene, *trnL-trnF* IGS region, and *trnL* intron sequences. DOI: 10.2307/2656874. *Am. J. Bot.*, 2000, vol. 87, no. 10, pp. 1480–1488.
38. Kusumi J., Tsumura Y., Yoshimaru H., Tachida H. Molecular evolution of nuclear genes in Cupressaceae, a group of conifer trees sequences. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004132. *Mol. Biol. Evol.*, 2002, vol. 19, no. 5, pp. 736–747.
39. Kvarnheden A., Tandre K., Engström P. A *cdc2* homologue and closely related processed retropseudogenes from Norway spruce. *Plant Mol. Biol.*, 1995, vol. 27, no. 2, pp. 391–403. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00020192> (date of reference: 27.03.2023).
40. Liu J.-Q., Gao T.-G., Chen Z.-D., Lu A.-M. Molecular phylogeny and biogeography of the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Nannoglottis* (Asteraceae). DOI: 10.1016/s1055-7903(02)00039-8. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2002, vol. 23, no. 3, pp. 307–325.
41. LePage B.A. New species of *Picea* A. Dietrich (Pinaceae) from the middle Eocene of Axel Heiberg Island, Arctic Canada. DOI: 10.1006/bojl.2000.0386. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2001, vol. 135, no. 2, pp. 137–167.
42. LePage B.A. The evolution, biogeography and palaeoecology of the Pinaceae based on fossil and extant representatives. DOI: 10.17660/ActaHortic.2003.615.1. *Acta Hort.*, 2003, vol. 615, pp. 29–52.
43. Ledig F.T., Hodgskiss P.D., Krutovskii K.V., Neale D.B., Eguiluz-Piedra T. Relationships among the spruces (*Picea*, Pinaceae) of southwestern North. *Syst. Bot.*, 2004, vol. 29, no. 2, pp. 275–292. URL: <https://www.jstor.org/stable/25063961> (date of reference: 05.04.2023).



44. Lee C, Wen, J. Phylogeny of *Panax* using chloroplast *trnC-trnD* intergenic region and the utility of *trnC-trnD* in interspecific studies of plant. DOI: 10.1016/j.ympev.2003.10.009. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2004, vol. 31, no. 3, pp. 894–903.
45. Maddison W.P. Gene trees in species trees. DOI: 10.1093/sysbio/46.3.523. *Syst. Biol.*, 1997, vol. 46, no. 3, pp. 523–536.
46. Maggini F., Marrocco R., Gelati M.T., De Dominicis R.I. Lengths and nucleotide sequences of the internal spacers of nuclear ribosomal DNA in gymnosperms and pteridophytes. *Plant Syst. Evol.*, 1998, vol. 213, no. 3, pp. 199–205. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00985200> (date of reference: 02.04.2023).
47. Manley S.A.M. The occurrence of hybrid swarms of red and black spruce in central New Brunswick. *Can. J. For. Res.*, 1972, vol. 2, no. 3, pp. 381–391. URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/x72-060> (date of reference: 02.04.2023).
48. Mimura M., Aitken S.N. Adaptive gradients and isolation-by-distance with postglacial migration in *Picea sitchensis*. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800987. *Heredity*, 2007, vol. 99, no. 3, pp. 224–232.
49. Mimura M., Aitken S.N. Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae). DOI: doi.org/10.3732/ajb.94.6.991. *Am. J. Bot.*, 2007, vol. 94, no. 6, pp. 991–998.
50. Mogensen H.L. The hows and ways of cytoplasmic inheritance in seed plants. *Am. J. Bot.*, 1996, vol. 83, no. 3, pp. 383–404. URL: <https://www.jstor.org/stable/2446172> (date of reference: 27.03.2023).
51. Murray B.G. Nuclear DNA amounts in gymnosperms. DOI: 10.1006/anbo.1998.0764. *Ann. Bot.*, 1998, vol. 82, no. 1, suppl. A, pp. 3–15.
52. Nienstaedt H., Teich A. Genetics of white spruce. *Forest Service Research Paper*, 1972, vol. WO-15, 24 pp. URL: [https://books.google.co.uk/books/about/Genetics\\_of\\_White\\_Spruce.html?id=\\_NuT0teGTMQC&redir\\_esc=y](https://books.google.co.uk/books/about/Genetics_of_White_Spruce.html?id=_NuT0teGTMQC&redir_esc=y) (date of reference: 11.04.2023).
53. Ogilvie R.T., von Rudloff E. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). IV. The introgression of white and Engelmann spruce as found along the Bow River. *Can. J. Bot.*, 1969, vol. 46, no. 7, pp. 901–908. URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/b68-118> (date of reference: 26.03.2023).
54. Page C.N., Hollands R.C. The taxonomic and biogeographic position of Sitka. *Proc. R. Soc. Edinb.*, 1987, vol. 93B, pp. 13–24. URL: <https://www.cambridge.org/core/journals/proceedings-of-the-royal-society-of-edinburgh-section-b-biological-sciences/article/abs/taxonomic-and-biogeographic-position-of-sitka-spruce/E5BBB66B232D10859AE7A7F1CA39E988> (date of reference: 01.04.2023).
55. Pavy N., Gagnon F., Rigault Ph., Blais S., Deschênes A., Boyle B., Pelgas B., Deslauriers M., Clement S., Lavigne P., Lamothe M., Cooke J.E.K., Jaramillo-Correa J.P., Beaulieu J., Isabel N., Mackay J., Bousquet J. Development of high-density SNP genotyping arrays for white spruce (*Picea glauca*) and transferability to subtropical and nordic congeners. DOI: 10.1111/1755-0998.12062. *Mol. Ecol. Resour.*, 2013, vol. 13, no. 2, pp. 324–336.
56. Perron M., Perry D.J., Andalo C., Bousquet J. Evidence from sequence-tagged-site markers of a recent progenitor-derivative species pair in conifers. URL: 10.1073/pnas.200417097. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2000, vol. 97, no. 21, pp. 11331–11336.
57. Perry D.J., Bousquet J. Sequence-tagged site (StS) markers of arbitrary genes: development, characterization and analysis of linkage in black spruce. DOI: 10.1111/1755-0998.12062. *Genetics*, 1998, vol. 149, no. 2, pp. 1089–1098.
58. Perry D.J., Bousquet J. Sequence-tagged site (StS) markers of arbitrary genes: the utility of black spruce-derived StS primers in other conifers. *Theor. Appl. Genet.*, 1998, vol. 97, no. 5–6, pp. 735–743. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s001220050950> (date of reference: 02.04.2023).
59. Prager E.M., Fowler D.P., Wilson A.C. Rates of evolution in conifers (Pinaceae). *Evolution*, 1976, vol. 30, no. 4, pp. 637–649. URL: <https://www.jstor.org/stable/2407806> (date of reference: 02.04.2023).
60. Price R.A. The genera of Pinaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, 1989, vol. 70, no. 3, pp. 247–305. — URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/9251316#page/253/mode/lup> (date of reference: 02.04.2023).
61. Ralph S.G., Chun H.J.E., Kolosova N., Cooper D., Oddy C., Ritland C.E., Kirkpatrick R., Moore R., Barber S., Holt R.A., Jones S.J.M., Marra M.A., Douglas C.J., Ritland K., Bohlmann J. A conifer genomics resource of 200,000 spruce (*Picea* spp.) ESTs and 6,464 high-quality, sequence-finished full-length cDNAs for Sitka spruce (*Picea sitchensis*). DOI: 10.1186/1471-2164-9-484. *BMC Genomics*, 2008, vol. 9, no. 1, 484 p.

62. Rajora O.P., Rahman M.H., Dayanandan S., Mosseler A. Isolation, characterization, inheritance and linkage of microsatellite markers in white spruce (*Picea glauca*) and their usefulness in other spruce species. *Mol. Genet. Genom.*, 2001, vol. 246, no. 6, pp. 871–882. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s004380000377> (date of reference: 02.04.2023).
63. Ran J.H., Wei X.-X., Wang X.-Q. Molecular phylogeny and biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for phylogeographical studies using cytoplasmic haplotypes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2006, vol. 41, no. 2, pp. 405–419. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790306002284> (date of reference: 06.04.2023).
64. Rungis D., Berube Y., Zhang J., Ralph S., Ritland C.E., Ellis B.E., Douglas C., Bohlmann J., Ritland K. Robust simple sequence repeat markers for spruce (*Picea* spp.) from expressed sequence tags. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, vol. 109, no. 6, pp. 1283–1294. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-004-1742-5> (date of reference: 07.04.2023).
65. Schmidt P.A. Contributions to the Taxonomy and Evolution of the Genus *Picea*. *Flora*, 1989, vol. 182, no. 5–6, pp. 435–461. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253017304310> (date of reference: 08.04.2023).
66. Shaw J., Lickey E.B., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Windel C.T., Schilling E.E., Small R.L. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. DOI: 10.3732/ajb.92.1.142. *Am. J. Bot.*, 2005, vol. 92, no. 1, pp. 142–166.
67. Sigurgeirsson A., Szmidt A.E. Phylogenetic and biogeographic implications of chloroplast DNA variation in *Picea*. DOI: 10.1111/j.1756-1051.1993.tb00043.x. *Nordic J. Bot.*, 1993, vol. 13, no. 3, pp. 233–246.
68. Stine M., Keathley D.E. Paternal inheritance of plastids in Engelmann spruce × Blue spruce hybrids. *Heredity*, 1990, vol. 81, no. 6, pp. 443–446. URL: <https://academic.oup.com/jhered/article-abstract/81/6/443/819604?redirectedFrom=fulltext> (date of reference: 06.04.2023).
69. Suren H., Hodgins K.A., Yeaman S., Nurkowski K.A., Smets P., Rieseberg L.H., Aitken S.N., Holliday J.A. Exome capture from the spruce and pine giga-genomes. DOI: 10.1111/1755-0998.12570. *Molecular Ecology Resources*, 2016, vol. 16, no. 5, pp. 1136–1146.
70. Sutton B.C., Flanagan D.J., Gawley J.R., Newton C., Lester D.T., El-Kassaby Y.A. Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNA in *Picea* and composition of hybrids from introgression. *Theor. Appl. Genet.*, 1991, vol. 82, no. 2, pp. 242–248. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00226220> (date of reference: 09.04.2023).
71. Szmidt A.E., El-Kassaby Y.A., Sigurgeirsson A., Alden T., Lindgren D., Hällgren J.E. Classifying seedlots of *Picea sitchensis* and *P. glauca* in zones of introgression using restriction analysis of chloroplast DNA. *Theor. Appl. Genet.*, 1988, vol. 76, no. 6, pp. 841–845. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00273669> (date of reference: 05.04.2023).
72. Van de Ven W.T.G., McNicol R.G. Microsatellites as DNA markers in Sitka spruce. *Theor. Appl. Genet.*, 1996, vol. 93, no. 4, pp. 613–617. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00417956> (date of reference: 03.04.2023).
73. Wang X.-R., Tsumura Y., Yoshimaru H., Nagasaka K., Szmidt E. Phylogenetic relationships of Eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast *rbcL*, *matK*, *rpl20-rps18* spacer, and *trnT* intron sequence. DOI: 10.2307/2656672. *Am. J. Bot.*, 1999, vol. 86, no. 12, pp. 1742–1753.
74. Wang X.-Q., Tank D.C., Sang T. Phylogeny and divergence times in Pinaceae: evidence from three genomes. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026356. *Mol. Biol. Evol.*, 2000, vol. 17, no. 5, pp. 773–781.
75. Wang W.P., Hwang C.Y., Hwang S.Y. Historical biogeography and phylogenetic relationships of the genus *Chamaecyparis* (Cupressaceae) inferred from chloroplast DNA polymorphism. *Plant Syst. Evol.*, 2003, vol. 241, no. 1–4, pp. 13–28. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-003-0031-0> (date of reference: 30.03.2023).
76. Wei X.-X., Wang X.-Q. Phylogenetic split of *Larix*: evidence from paternally inherited cpDNA *trnT-trnF* region. *Plant Syst. Evol.*, 2003, vol. 239, no. 1–4, pp. 67–77. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00606-002-0264-3> (date of reference: 01.04.2023).
77. Wei X.-X., Wang X.-Q., Hong D.-Y. Marked intragenomic heterogeneity and geographical differentiation of nrDNA ITS in *Larix potaninii* (Pinaceae). *J. Mol. Evol.*, 2003, vol. 57, no. 6, pp. 623–635. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00239-003-2512-8> (date of reference: 02.04.2023).
78. Wright J.W. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. *Sci.*, 1955, vol. 1, no. 4, pp. 319–340. URL: <https://academic.oup.com/forestscience/article-abstract/1/4/319/4763777?redirectedFrom=fulltext> (date of reference: 06.04.2023).

79. Xiang Q.-Y., Manchester S.R., Thomas D.T., Zhang W., Fan C. Phylogeny, biogeography, and molecular dating of cornelian cherries (*Cornus*, Cornaceae): tracking Tertiary plant migration. *Evolution*, 2005, vol. 59, no. 8, pp. 1685–1700. URL: <http://www.fanlab.wayne.edu/evolution2005.pdf> (date of reference: 06.04.2023).
80. Yeh F.C. Analyses of gene diversity in some species of Conifers. In: *Proceedings of the Symposium on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects*, Berkeley, 1979, pp. 48–52. URL: <https://www.fs.usda.gov/research/treesearch/27484> (date of reference: 02.04.2023).
81. Yeh F.C., El-Kassaby Y.A. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). 1. Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances. *Canadian Journal of Forest Research*, 1980, vol. 10, no. 4, pp. 415–422. URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/x80-067> (date of reference: 06.04.2023).
82. Yeh F.C., Arnott J.T. Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca* and their hybrids. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, vol. 16, no. 4, pp. 791–798. URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/x86-140> (date of reference: 06.04.2023).

Статья поступила в редакцию 5.05.2023