

Научная статья/Original article

УДК 575.22: 582.736

DOI: 10.24412/2078-1318-2026-3-62-75

ВИДЫ *OXYTROPIS* СЕКЦИИ *XEROBIA* (*FABACEAE*): ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ ПО ДАННЫМ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК

А.Б. Холина¹, Е.В. Артюкова¹, Д.В. Санданов², Т.Э. Позднякова³✉¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук²Институт общей и экспериментальной биологии
Сибирского отделения Российской академии наук³Санкт-Петербургский государственный аграрный университет
✉erastovna@mail.ru

Аннотация. Секция *Xerobia* (*Fabaceae*), одна из древних секций рода *Oxytropis* DC., составлена редкими, реликтовыми, эндемичными, лекарственными и экономически ценными видами, многие виды являются уязвимыми и охраняемыми. В Южной Сибири, где проходит северная граница ареала секции, популяции ценных видов изолированные и малочисленные, поэтому для сохранения и использования необходима оценка их генетических ресурсов. С этой целью были изучены генетическое разнообразие и демографическая динамика 27 популяций 10 видов *Oxytropis* секции *Xerobia* на основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК. Все популяции, кроме одной мономорфной, характеризовались средним или высоким уровнем гаплотипического разнообразия, при этом большинство из них (77,8%) – высоким уровнем (h от 0,667 до 1,000); треть популяций – средним или высоким уровнем нуклеотидного разнообразия (π от 0,0030 до 0,0122). В состоянии демографического равновесия находились 76,5% популяций. Особую ценность как резерв генетической изменчивости представляли девять высокополиморфных популяций семи видов, в том числе лекарственных видов *O. grandiflora* и *O. leptophylla*, находящиеся в состоянии длительной популяционной стабильности, расположенные на территории предполагаемых древних микрорефугиумов. Выявлены сложные внутрисекционные взаимоотношения, в том числе наличие комплекса близкородственных видов *O. grandiflora*, *O. nitens*, *O. caespitosa*, *O. leucotricha* и *O. mixotriche*, хлоропластные геномы которых слабо дифференцированы. Таким образом, северная граница ареала секции *Xerobia* является центром высокого генетического разнообразия, поэтому необходимы определенные меры по сохранению этих популяций.

Ключевые слова: *Fabaceae*, *Oxytropis*, генетическое разнообразие, демографическая динамика, филогенетические взаимоотношения, хлоропластная ДНК

Для цитирования: Холина А.Б., Артюкова Е.В., Санданов Д.В., Позднякова Т.Э. Виды *Oxytropis* секции *Xerobia* (Fabaceae): популяционный анализ по данным хлоропластной ДНК // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. – 2026. – №3(85). – С. 62–75. DOI: 10.24412/2078-1318-2026-3-62-75

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (темы №№ 124012400285-7, FWSM (271)-2026-0007).

OXYTROPIS SPECIES OF SECT. XEROBIA (FABACEAE): POPULATION ANALYSIS BASED ON CHLOROPLAST DNA DATA

A.B. Kholina¹, E.V. Artyukova¹, D.V. Sandanov², T. E. Pozdnyakova³✉

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences

²Institute of General and Experimental Biology, Siberian
Branch, Russian Academy of Sciences

³St. Petersburg State Agrarian University”

✉erastovna@mail.ru

Abstract. Section *Xerobia* Bunge, one of the ancient sections of the genus *Oxytropis* DC. (Fabaceae), is composed of rare, relict, endemic, medicinal and economically valuable species, many of which are vulnerable and protected. In Southern Siberia, where the northern boundary of the section's range is located, populations of valuable species are isolated and sparse, requiring an assessment of their genetic resources for conservation and use. For this purpose, the genetic diversity and demographic dynamics of 27 populations of 10 species of *Oxytropis* species of section *Xerobia* were studied using the analysis of nucleotide polymorphism of cpDNA intergenic spacers *psbA–trnH*, *trnL–trnF*, and *trnS–trnG*. All populations, except one monomorphic, were characterized by medium or high levels of haplotype diversity, with the majority of them (77,8%) having a high level (h from 0,667 to 1,000); one-third of the populations had medium or high levels of nucleotide diversity (π from 0,0030 to 0,0122). 76,5% of the populations were in a state of demographic equilibrium. Nine highly polymorphic populations of seven species, including the medicinal species *O. grandiflora* and *O. leptophylla*, which were in a state of long-term population stability and located within presumed ancient microrefugia, are particularly valuable as a reserve of genetic variability. Complicated intra-sectional relationships have been identified, including the presence of a complex of congeneric species *O. grandiflora*, *O. nitens*, *O. caespitosa*, *O. leucotricha*, and *O. mixotriche*, the chloroplast genomes of which are poorly differentiated. Thus, the northern boundary of the *Xerobia* section's range is a center of speciation and high genetic diversity, and therefore specific measures are needed to conserve these populations.

Keywords: Fabaceae, *Oxytropis*, genetic diversity, demographic dynamics, phylogenetic relationships, chloroplast DNA

For citation: Kholina, A.B., Artyukova, E.V., Sandanov, D.V., Pozdnyakova T.E. (2026), “*Oxytropis* species of sect. *Xerobia* (Fabaceae): population analysis based on chloroplast DNA data”, *Izvestiya of Saint-Petersburg State Agrarian University*, vol. 85, no. 3 pp. 62–75. (In Russ.). DOI: 10.24412/2078-1318-2026-3-62-75

Financial support. The research was carried out with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation according to themes No. 124012400285-7, FWSM (271)-2026-0007.

Введение. Секция *Xerobia* Bunge, одна из древних секций рода *Oxytropis* DC. (сем. Fabaceae), составлена редкими, реликтовыми, эндемичными, лекарственными и экономически ценными видами. Это низкорослые розеточными подушковидные или дерновинные растения, имеющие стержневую корневую систему и многоглавый каудекс, нередко сильно опушенные, с небольшим количеством листочков (2–8 пар) и крупными цветками. В России виды обитают в основном в Южной Сибири, которая является северным рубежом ареала секции (рис. 1). Виды *O. nitens* Turcz. и *O. triphylla* (Pall.) Pers. внесены в Красную книгу Российской Федерации (2024) как редкие [1], а также в региональные Красные книги (Республики Бурятия (2023), Иркутской области (2020)); *O. eriocarpa* Bunge, *O. bracteata* Basil. и *O. peschkovae* M. Pop. – в различные региональные сводки (Красные книги Республики Хакасия (2012), Иркутской области (2020), Красноярского края (2022), Республики Бурятия (2023)) как виды, находящиеся под угрозой исчезновения; *O. leptophylla* (Pall.) DC. – в Красную книгу Республики Хакасия (2012) как редкий вид. Большинство популяций этих видов малочисленны, фрагментированы и характеризуются низкой плотностью. Одной из причин, вызывающих угрозу исчезновения таких малых популяций, является возникновение ряда генетических проблем, обусловленных потерей разнообразия и дрейфом генов, в связи с чем необходимо изучение генетического разнообразия, а также осуществление регулярного мониторинга состояния популяций. Особый интерес вызывают некоторые виды, например, *O. grandiflora* (Pall.) DC. и *O. leptophylla*, обладающие лекарственными свойствами (антиоксидантными, адаптогенными, гипотензивными и сосудорасширяющими), обусловленными наличием в основном флавоноидов (кемпферола, кверцетина, мирицетина и др.) Ранее с различных точек зрения, включая генетическое разнообразие и дифференциацию популяций, были изучены виды *O. leptophylla* и *O. diversifolia* E. Peter [2]. Исследования лекарственного потенциала видов *Oxytropis* до сих пор активно продолжаются в России [3] и за рубежом [4]. Кроме того, виды *Oxytropis* имеют экономическое значение: ряд видов являются кормовыми на естественных пастбищах, так как содержат большое количество белкового азота и аминокислот, и их культивирование считается перспективным; как растения-азотонакопители, рекомендованы для рекультивации нарушенных земель; многие виды обладают высокой декоративностью и рекомендованы как почвопокровные декоративные растения.

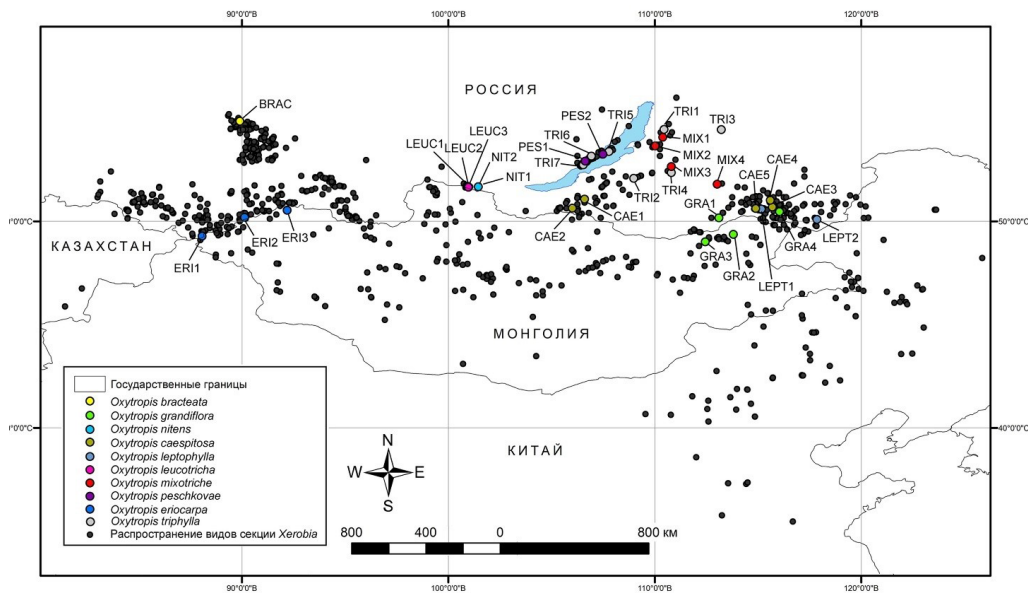


Рисунок 1. Распространение видов *Oxytropis* секции *Xerobia* в России и сопредельных государствах. Кружками обозначены места произрастания популяций: цветовой спектр – исследуемые популяции видов; черные – не включенные в работу. Коды популяций см. в табл. 1

Picture 1. Distribution of *Oxytropis* species of the section *Xerobia* in Russia and adjacent countries. Circles indicate the habitats of populations: color spectrum – studied populations of species; black – populations not included in the study. Population code see Table 1

Принимая во внимание ценность редких и лекарственных видов *Oxytropis* секции *Xerobia*, очевидна необходимость изучения генетических ресурсов популяций в Южной Сибири. Ранее нами было изучено генетическое разнообразие шести видов секции из Байкальской Сибири по данным полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК (хпДНК) и ITS рибосомного оперона ядерной ДНК [5] и показано, что большинство популяций характеризовались высоким уровнем гаплотипического разнообразия. В настоящей работе проанализирован большой дополнительный популяционный материал для 10 видов секции *Xerobia*, обитающих в Южной Сибири, и впервые проведена оценка демографической динамики (демографическая история во времени) исследованных популяций. На основе полученных данных определены популяции видов, в том числе лекарственных *O. grandiflora* и *O. leptophylla*, которые представляют особую ценность как резерв генетической изменчивости.

Цель исследования – изучение генетического разнообразия и демографической динамики популяций видов *Oxytropis* секции *Xerobia* на северной границе ареала секции (Южная Сибирь) на основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК.

Материалы, методы и объекты исследования. В качестве материала использовали 229 растений 10 видов секции *Xerobia* Южной Сибири и прилегающих территорий (табл. 1, рис. 1). Названия видов и секций приведены согласно обработке [6].

Таблица 1. Исследуемые популяции 10 видов *Oxytropis* секции *Xerobia*: коды популяции, размер выборки и гаплотипы
Table 1. The studied populations of 10 *Oxytropis* species of the sect. *Xerobia*: population codes, no. of samples, and haplotypes

Вид, место произрастания (число образцов)	Код популяции	Гаплотип
<i>O. bracteata</i> Basil. Республика Хакасия, между с. Копьево и с. Июс (5)	BRAC	XH1–XH5
<i>O. grandiflora</i> (Pall.) DC.		
Забайкальский край, окр. с. Бытэв (5)	GRA1	X6, X15–X17*
Монголия, Восточный аймак, окр. сомона Баяндун (7)	GRA2	X3, X6, X16, X18, X19*
Монголия, Восточный аймак, окр. сомона Баян-Уул (9)	GRA3	X16, X20, X21*
Забайкальский край, Агинский район, окр. с. Лаха (7)	GRA4	XH6–XH8
<i>O. nitens</i> Turcz.		
Республика Бурятия, окр. с. Монды, р. Иркут (14)	NIT1	X20, X33*, XH9–XH13
Республика Бурятия, окр. с. Монды, ур. Шара Тала (9)	NIT2	XH9, XH10, XH14
<i>O. caespitosa</i> (Pall.) Pers.		
Республика Бурятия, окр. с. Новоселенгинск (11)	CAE1	X1, X2*
Республика Бурятия, окр. с. Дырестуй (9)	CAE2	X1*
Забайкальский край, окр. с. Кусоча (5)	CAE3	X1–X5*
Забайкальский край, окр. с. Цугол (5)	CAE4	X6–X8*
Забайкальский край, окр. с. Будулан (8)	CAE5	XH36, XH37
<i>O. leptophylla</i> (Pall.) DC.		
Забайкальский край, окр. с. Будулан (9)	LEPT1	XH15–XH22
Забайкальский край, окр. с. Соктуй-Милозан (7)	LEPT2	XH23–XH28
<i>O. leucotricha</i> Turcz		
Республика Бурятия, окр. с. Монды, ур. Шара Тала (8)	LEUC1	XH9, XH10, XH14, XH29–XH32
Республика Бурятия, окр. с. Монды, левый берег р. Иркут (11)	LEUC2	XH9–XH11, XH33
Республика Бурятия, окр. с. Монды, окр. оз. Солдатское (8)	LEUC3	XH10, XH11, XH33–XH35
<i>O. mixotriche</i> Bunge		
Республика Бурятия, окр. с. Уржил (5)	MIX1	X24, X25*
Республика Бурятия, окр. с. Суво (7)	MIX2	X8, X24, X26–X28*
Республика Бурятия, окр. с. Можайка (5)	MIX3	X26, X29–X32*
Забайкальский край, окр. с. Новая Кука (1)	MIX4	XH37
<i>O. peschkovae</i> M. Pop.		
Иркутская обл., окр. оз. Гызги-Нур (9)	PES1	X34–X41*
Иркутская обл., о-в Ольхон, окр. с. Хужир (11)	PES2	X42–X44*
<i>O. eriocarpa</i> Bunge		
Республика Алтай, плато Укок, р. Жумалы (8)	ERI1	X9–X14*
Республика Тыва, хр. Монгун-Тайга, р. Мугур (1)	ERI2	X22*
Республика Тыва, хр. Восточный Танну-Ола (1)	ERI3	X23*

Продолжение таблицы 1

<i>O. triphylla</i> (Pall.) Pers.		
Республика Бурятия, окр. с. Сахули (12)	TRI1	X38, X45–X51*
Республика Бурятия, окр. с. Удинск (6)	TRI2	X38, X49, X52, X53*
Республика Бурятия, окр. с. Багдарин, Белая гора (10)	TRI3	X50, X54–X58*
Республика Бурятия, окр. с. Можайка (2)	TRI4	X38, X46*
Иркутская обл., о-в Ольхон, мыс Хобой (4)	TRI5	X50, X59–X61*
Иркутская обл., окр. мыса Хадарта (4)	TRI6	X54, X56, X62, X63*
Иркутская обл., окр. залива Бегул (6)	TRI7	X35, X63–X67*

Примечание: Жирным шрифтом выделены изученные популяции и выявленные гаплотипы в настоящем исследовании. * – гаплотипы, выявленные нами ранее [5].

Индивидуальные препараты тотальной ДНК выделены из высушенных листьев с использованием набора DNeasy Plant Mini Kits (Qiagen, Hilden, Germany) согласно протоколу производителя. Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500, редактировали с помощью пакета программ Staden Package, затем выравнивали в программе SeaView и объединяли в DnaSP. Матрицу объединенных последовательностей трех регионов хпДНК использовали для расчета числа гаплотипов, гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (для популяций с числом образцов пять и более), показателей популяционной стабильности – тестов D -статистики Таджимы (Tajima's D) и F_s -статистики Фу (Fu's F_s), для анализа распределения парных нуклеотидных различий (mismatch distribution) в программах Arlequin и DnaSP.

Критерии уровней гаплотипического разнообразия: низкий – меньше 0,300, средний – 0,300–0,600, высокий – больше 0,600, а нуклеотидного разнообразия: низкий – меньше 0,0030, средний – 0,0030–0,0055, высокий – больше 0,0055.

Для установления генеалогических связей гаплотипов в объединенную матрицу нуклеотидных последовательностей полученных новых гаплотипов были добавлены 68 ранее выявленных гаплотипов [5]. Затем из матрицы был удален полиморфизм длин моно- и динуклеотидного повторов. Анализ проводили методом медианного соединения (Median-Joining, MJ) в программе Network, кодируя каждую делецию/вставку, как единичное мутационное событие. В качестве внешней группы использовали полученные нами ранее нуклеотидные последовательности этих же регионов (номера доступа в GenBank LT856572, LT856585, LT856598) для *O. glabra* (Lam.) DC. секции *Mesogaea* Bunge подрода *Phacoxytropis* Bunge.

Работу проводили с использованием оборудования ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Результаты исследования. Получены нуклеотидные последовательности каждого из регионов *psbA–trnH*, *trnL–trnF* и *trnS–trnG* хпДНК для 84 новых образцов *Oxytropis* секции *Xerobia* (табл.1). Длина объединенной матрицы после выравнивания составила 2345 сайтов, из них 113 с пробелами в выравнивании, 2207 мономорфных и 25 переменных (18 нуклеотидных замен были информативны согласно методу максимальной экономии и 7 – единичными). Выявленные нуклеотидные замены, индельные вариации и длины мономонуклеотидных (поли-Т и поли-А мотивы) и динуклеотидного (АТ-мотив) повторов позволили идентифицировать 37 гаплотипов (ХН1–ХН37, таблица

1), последовательности которых были депонированы в международную базу данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) под номерами доступа PX906775-PX906816 (*psbA-trnH*); PX906732-PX906773 (*trnL-trnF*); PX906689-PX906730 (*trnS-trnG*). Общие гаплотипы имели виды *O. nitens* и *O. leucotricha* (XH9-XH11 и XH14), *O. caespitosa* и *O. mixotriche* (XH37). Видоспецифичные молекулярные маркеры обнаружены только для *O. bracteata* – вставка шести нуклеотидов (GAAAAA) в позиции 140 и четыре нуклеотидные замены в позициях 265 (C), 320 (G), 733 (A), 1815 (G) объединенной матрицы.

В табл. 2 представлены данные о генетическом разнообразии 27 популяций, из которых только одна (CAE2 *O. caespitosa* [5]) оказалась мономорфной. Популяции характеризуются средним или высоким уровнем гаплотипического разнообразия, при этом большинство популяций (21 популяция, 77,8%) – высоким уровнем (h от 0,667 до 1,000). Высокий и средний уровни нуклеотидного разнообразия (π от 0,0030 до 0,0122) выявлены в 9 популяциях (33,3%). Четыре популяции четырех видов (LEPT2 *O. leptophylla*, LEUC1 *O. leucotricha*, PES1 *O. peschkovae*, ERI1 *O. eriocarpa*) сочетают высокие уровни как гаплотипического, так и нуклеотидного разнообразия (табл. 2). Высокополиморфные популяции отмечены как у распространённых видов (*O. grandiflora*, *O. caespitosa*), так и у узколокальных эндемиков (*O. bracteata*, *O. peschkovae*). Ранее было показано [7–9], что у видов, обитающих в топографически сложных районах, рельеф играет ключевую роль в поддержании генетического разнообразия. Это может быть верно и для видов *Oxytropis*, произрастающих в Южной Сибири, так как эта территория отличается высокой физико-географической (топографической, эдафической, гидрологической) гетерогенностью, а также изоляцией отдельных местообитаний. Подобный высокий уровень нуклеотидного разнообразия по данным хпДНК был отмечен ранее в популяциях реликтовых видов, например *Astragalus onobrychis* L. [10]. Предполагается, что виды секции *Xerobia* в Южной Сибири являются плиоценовыми реликтами, а *O. triphylla* – миоценовый реликт. Можно допустить, что выявленный уровень нуклеотидного разнообразия (табл. 2) обусловлен длительным периодом эволюции этих видов, достаточным для накопления большого количества мутаций.

Свыше половины изученных популяций (табл. 2: 15 популяций, 55,6%) сочетают высокий/средний уровень гаплотипического и низкий уровень нуклеотидного разнообразия. Такое сочетание обычно является следствием быстрого роста предковой популяции, которая изначально имела низкий эффективный размер [10].

Таблица 2. Генетическое разнообразие популяций видов *Oxytropis* секции *Xerobia*
Table 2. Genetic diversity parameters in the populations
of *Oxytropis* species of the section *Xerobia*

Вид	Код популяции	Генетическое разнообразие	
		h (SD)	π (SD)
<i>O. bracteata</i>	BRAC	1,000 (0,126)	0,0023 (0,0015)
<i>O. grandiflora</i>	GRA1	0,900 (0,161)	0,0046 (0,0029)
	GRA2	0,857 (0,137)	0,0035 (0,0021)
	GRA3	0,667 (0,132)	0,0043 (0,0024)
	GRA4	0,524 (0,209)	0,0004 (0,0003)
<i>O. nitens</i>	NIT1	0,736 (0,109)	0,0015 (0,0009)
	NIT2	0,667 (0,132)	0,0003 (0,0003)
<i>O. caespitosa</i>	CAE1	0,327 (0,153)	0,0001 (0,0001)
	CAE2	0,000 (0,000)	0,0000 (0,0000)
	CAE3	0,700 (0,218)	0,0030 (0,0020)
	CAE4	0,700 (0,218)	0,0017 (0,0012)
	CAE5	0,536 (0,123)	0,0002 (0,0002)
<i>O. leptophylla</i>	LEPT1	0,972 (0,064)	0,0016 (0,0010)
	LEPT2	0,952 (0,095)	0,0122 (0,0070)
<i>O. leucotricha</i>	LEUC1	0,964 (0,077)	0,0061 (0,0035)
	LEUC2	0,709 (0,099)	0,0004 (0,0003)
	LEUC3	0,857 (0,108)	0,0029 (0,0017)
<i>O. mixotriche</i>	MIX1	0,400 (0,237)	0,0002 (0,0002)
	MIX2	0,851 (0,137)	0,0053 (0,0031)
	MIX3	1,000 (0,126)	0,0019 (0,0013)
<i>O. peschkovae</i>	PES1	0,972 (0,064)	0,0082 (0,0046)
	PES2	0,345 (0,172)	0,0016 (0,0009)
<i>O. eriocarpa</i>	ERI1	0,893 (0,111)	0,0090 (0,0051)
<i>O. triphylla</i>	TRI1	0,924 (0,057)	0,0018 (0,0011)
	TRI2	0,800 (0,172)	0,0022 (0,0014)
	TRI3	0,844 (0,103)	0,0021 (0,0013)
	TRI7	1,000 (0,096)	0,0025 (0,0016)

Примечание: *h* – гаплотипическое разнообразие, *π* – нуклеотидное разнообразие, SD – стандартное отклонение. Жирным шрифтом выделены изученные популяции и полученные данные в настоящем исследовании, обычным – популяции и данные, полученные нами ранее [5].

Результаты тестов на нейтральность 27 популяций свидетельствуют, что все значения Tajima's *D* статистически незначимы ($P > 0,05$), за исключением двух популяций: MIX4 *O. mixotriche* ($D = -1,53470$, $P < 0,05$) и PES2 *O. peschkovae* ($D = -1,85059$, $P < 0,05$). Наличие значимо отрицательных значений Tajima's *D* свидетельствует о недавней популяционной экспансии. Все значения *F_s* статистически также незначимы, кроме популяции LEPT1 *O. leptophylla* ($F_s = -3,66018$, $P < 0,05$).

Для реконструкции демографических историй популяций проведен анализ распределения частот парных нуклеотидных различий (mismatch distribution analysis) между гаплотипами для 17 популяций (рис. 2), так как в остальных нуклеотидных замен нет.

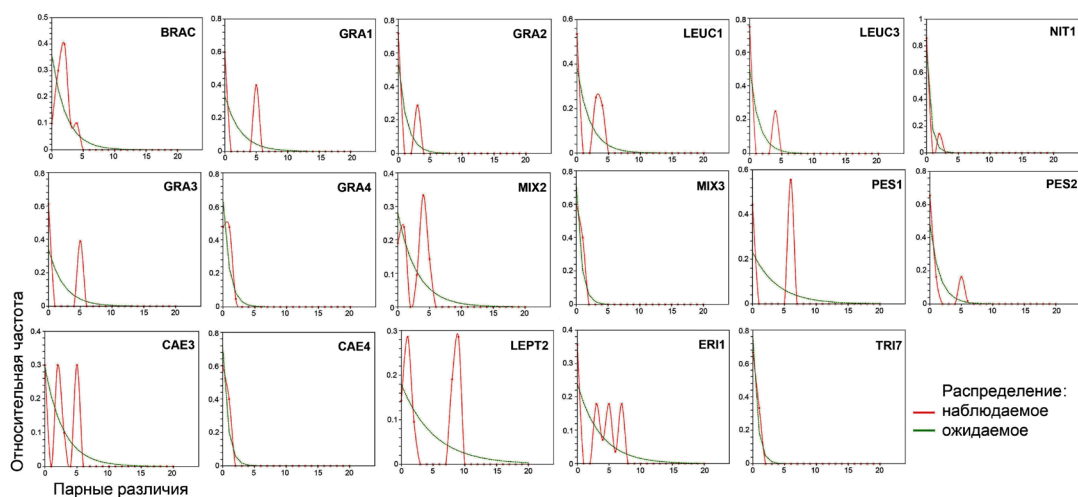


Рисунок 2. Распределение парных нуклеотидных различий между гаплотипами хпДНК в популяциях видов *Oxytropis* секции *Xerobia*
 Picture 2. Mismatch distribution in the populations of *Oxytropis* species of the section *Xerobia*

У большинства (76,5%) популяций выявлен мультимодальный характер наблюдаемого распределения (наличие двух и более пиков), который соответствует модели демографического равновесия, то есть длительной популяционной стабильности. В четырех популяциях (GRA4 *O. grandiflora*, CAE4 *O. caespitosa*, MIX3 *O. mixotriche* и TRI7 *O. triphylla*) кривые наблюдаемого и ожидаемого распределения нуклеотидных различий совпадают и имеют унимодальный характер, который свидетельствует о быстром росте численности популяций или популяционной экспансии (рис. 2). Данные по демографической динамике популяций согласуются с результатами моделирования распространения видов секции *Xerobia*, оценки влияния палеоклимата на современные ареалы и прогнозирования их динамики в будущем. Исследование свидетельствует о стабильности ключевых экологических факторов, влияющих на распространение видов в настоящее время и в прошлые геологические эпохи [11]. При этом отмечено частичное сокращение ареалов видов секции на северо-западе со среднего голоцена и до настоящего времени и расширение их на востоке, приуроченное в основном к горным массивам, которые являлись рефугиумами для видов секции *Xerobia*. В период последнего ледникового максимума ареал видов был более целостным, в последующее время образовались дизъюнкции [11].

Особого внимания заслуживают девять популяций (CAE3, LEUC1, MIX3, PES1, ERI1, GRA1, GRA2, GRA3 и LEPT2) семи видов секции *Xerobia*: *O. caespitosa*, *O. leucotricha*, *O. mixotriche*, *O. peschkovae*, *O. eriocarpa* и лекарственных видов *O. grandiflora* и *O. leptophylla*, которые характеризуются высокими/средними уровнями параметров генетической изменчивости (табл. 2). Выявленный уровень полиморфизма указывает на их реликтовый статус, стабильность существования популяций с длительной эволюционной историей, в течение которой происходило накопление мутаций. Местообитания, в которых расположены эти популяции, могут являться микрорефугиумами, так как топографически неоднородные территории нередко выступают в качестве убежищ для видов и способствуют их выживанию из-за наличия ряда

микросред [12–14]. Учитывая существующее мнение об отсутствии сплошного ледникового покрова на изучаемой территории, можно предположить, что сохранение высокого уровня генетического разнообразия данных популяций может быть обусловлено, в том числе, и их расположением в районе древних микрорефугиумов. Такие популяции представляют особую ценность как потенциальный резерв генетической изменчивости для соответствующих видов.

Для реконструкции филогенетических отношений между видами *Oxytropis* секции *Xerobia* была построена медианная сеть генеалогических связей гаплотипов (рис. 3). В объединенной матрице 106 гаплотипов после удаления полиморфизма длин моно- и динуклеотидного повторов выявлено 50 гаплотипов (H1–H50), из них восемь были общими для нескольких видов: семь гаплотипов (H8, H16, H19, H23, H26, H39, H43) для двух видов и один (H33) для трех. В сети можно выделить три гаплогруппы (I, II и III). Терминальное расположение гаплотипов *O. bracteata* (H1–H4) в гаплогруппе I и гаплотипов *O. leptophylla* (H10, H11, H13, H14) в гаплогруппе II предполагает более недавнее их происхождение в рамках исследуемых видов секции *Xerobia*.

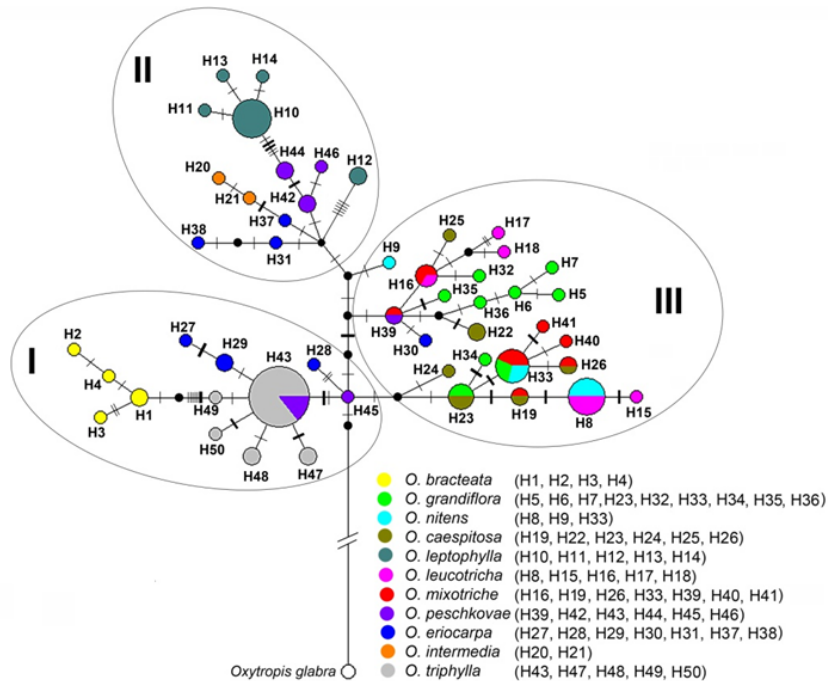


Рисунок 3. Медианная сеть гаплотипов видов *Oxytropis* секции *Xerobia*. Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, маленькие черные кружки – гипотетические гаплотипы, поперечные тонкие линии на ветвях – мутационные события, толстые поперечные линии – инсерции/делеции.

Тонкими линиями обведены гаплогруппы I–III. Мутации для *O. glabra*, используемого в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.

Picture 3. Median haplotype network of *Oxytropis* species sect. *Xerobia*. Circle size represent haplotype frequencies, small black circles represent hypothetical haplotypes, thin transverse lines on branches represent mutational events, and thick transverse lines represent insertions/deletions. Haplogroups I–III are outlined by thin lines.

Mutations for *O. glabra* used as outgroup are not reported and considered.

Гаплогруппу III составляет комплекс близкородственных видов *O. grandiflora*, *O. nitens*, *O. caespitosa*, *O. leucotricha* и *O. mixotriche*, хлоропластные геномы которых слабо дифференцированы. Наличие общих гаплотипов у видов может быть связано с сохранившимся предковым полиморфизмом, неполной сортировкой генеалогических линий, гомоплазией и интрогрессивной гибридизацией, а также и с взаимным влиянием нескольких факторов. Таким образом, особенности генеалогических связей гаплотипов указывают на сложный характер филогенетических взаимоотношений видов внутри секции.

Выводы. Полученные нами результаты исследования генетического разнообразия и демографической динамики популяций видов *Oxytropis* секции *Xerobia* на северной границе ареала секции (Южная Сибирь) на основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH* + *trnL-trnF* + *trnS-trnG* хпДНК указывают на относительно стабильное их состояние. Для большинства популяций характерен высокий/средний уровень гаплотипического разнообразия и состояние демографического равновесия, треть популяций обладает высоким/средним уровнем нуклеотидного разнообразия. Выявленный в девяти популяциях семи видов, в том числе лекарственных видов *O. grandiflora* и *O. leptophylla*, повышенный уровень полиморфизма при длительной популяционной стабильности указывает на то, что их местообитания расположены, вероятно, в районе древних микрорефугиумов. Очевидно, что северная граница ареала секции *Xerobia* является в настоящее время центром высокого генетического разнообразия. С учетом небольшой численности и изолированности популяций видов секции, необходимы определенные меры по сохранению этих популяций как потенциального резерва генетической изменчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации [и др.] ; отв. ред. Д. В. Гельтман. – 2-е офиц. изд. – Москва : ВНИИ Экология, 2024. – 944 с. – ISBN 978-5-6047425-1-8.
2. Wang H., Liu P.-L., Li J., Yang H., Li Q., Chang Zh.-Y. Why more leaflets? The role of natural selection in shaping the spatial pattern of leaf-shape variation in *Oxytropis diversifolia* (Fabaceae) and two close relatives // Front. Plant Sci. – 2021. – Vol. 12. – Art. 681962. – DOI 10.3389/fpls.2021.681962.
3. Tykheev Zh. A., Nikolaev Yu. N., Taraskin V. V., Chimitov D. G., Polonova A. V. Compositions of fatty acids and several lipophilic constituents of *Oxytropis caespitosa*, *O. lanata*, *O. myriophylla*, and *O. squamulosa* // Chem. Nat. Compd. – 2022. – Vol. 58, N 1. – P. 100–102. – DOI 10.1007/s10600-022-03606-z.
4. Wang B., Tian Zh., Lang Sh., Kong Q., Liu X., Chen Yu., Hua M., Zhou Q., Yu X., Feng H., Wang F., Zhou H. The genus *Oxytropis* DC: application, phytochemistry, pharmacology, and toxicity // J. Pharm. Pharmacol. – 2024. – Vol. 76, N 9. – P. 1079–1114. – DOI 10.1093/jpp/rgae048.
5. Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E., Sandanov D., Selyutina I. Genetic diversity of *Oxytropis* section *Xerobia* (Fabaceae) in one of the centres of speciation // Genetica. – 2021. – Vol. 149, N 2. – P. 89–101. – DOI 10.1007/s10709-021-00115-9.
6. Малышев Л. И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. – 2008. – Т. 11, № 4. – С. 5–141.
7. Blanco-Pastor J. L., Fernández-Mazuecos M., Coello A. J., Pastor J., Vargas P. Topography explains the distribution of genetic diversity in one of the most fragile European hotspots // Divers. Distrib. – 2019. – Vol. 25. – P. 74–89. – DOI 10.1111/ddi.12836.
8. Zheng H.-Y., Guo X.-L., Price M., He X.-J., Zhou S.-D. Effects of mountain uplift and climatic oscillations on phylogeography and

REFERENCES

- species divergence of *Chamaesium* (Apiaceae) // *Front. Plant Sci.* – 2021. – Vol. 12. – Art. 673200. – DOI 10.3389/fpls.2021.673200.
9. Wambulwa M. C., Luo Y.-H., Zhu G.-F., Milne R., Wachira F. N., Wu Z.-Y., Wang H., Gao L.-M., Li D.-Zh., Liu J. Determinants of genetic structure in a highly heterogeneous landscape in Southwest China // *Front. Plant Sci.* – 2022. – Vol. 13. – Art. 779989. – DOI 10.3389/fpls.2022.779989.
10. Plenk K., Willner W., Demina O. N., Höhn M., Kuzemko A., Vassilev K., Kropf M. Phylogeographic evidence for long-term persistence of the Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* in the Pannonian region (eastern Central Europe) // *Flora.* – 2020. – Vol. 264. – Art. 151555. – DOI 10.1016/j.flora.2020.151555.
11. Санданов Д. В., Дугарова А. С., Селютина И. Ю. Моделирование распространения видов секции *Xerobia* Bunge рода *Oxytropis* DC. на территории Центральной Азии при климатических изменениях в прошлом и будущем // *Вестн. ТГУ. Биология.* – 2020. – № 52. – С. 85–104. – DOI 10.17223/19988591/52/5.
12. Byrne M., Ramalho C. E., Tapper S., Coates D. J. Topographic complexity facilitates persistence compared to signals of contraction and expansion in the adjacent subdued landscape // *Front. Conserv. Sci.* – 2022. – Vol. 3. – Art. 833766. – DOI 10.3389/fcsc.2022.833766.
13. Yang L., Zhou G. Phylogeography and ecological niche modeling implicate multiple microrefugia of *Swertia tetraptera* during quaternary glaciations // *BMC Plant Biol.* – 2023. – Vol. 23. – Art. 450. – DOI 10.1186/s12870-023-04471-w.
14. Zhang Ch.-Q., Tang Y.-W., Tian D.-F., Huang Y.-Y., Yang G.-H., Peng N., Wang Y.-G., Li L.-F., Song Zh.-P., Yang J., Zhong Y., Zhang W.-J. Extremely high diversity and endemism of chlorotypes in *Wikstroemia monnula* Hance (Thymelaeaceae) shed light on the effects of habitat heterogeneity on intraspecific differentiation in southeast China // *J. Syst. Evol.* – 2023. – Vol. 61, N 2. – P. 399–413. – DOI 10.1111/jse.12848.
1. The Red Data Book of the Russian Federation. Plants and Fungi / Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation [and others]. Editor-in-Chief: Doctor of Biological Sciences D. V. Geltman. – 2nd official ed. – Moscow: VNII Ecology, – 2024. – 944 p. ISBN 978-5-6047425-1-8
2. Wang, H., Liu, P.-L., Li, J., Yang, H., Li, Q., Chang, Zh.-Y. (2021) “Why more leaflets? The role of natural selection in shaping the spatial pattern of leaf-shape variation in *Oxytropis diversifolia* (Fabaceae) and two close relatives”, *Front. Plant Sci.*, vol. 12, Article 681962, DOI: 10.3389/fpls.2021.681962.
3. Tykheev, Zh.A., Nikolaev, Yu.N., Taraskin, V.V., Chimitov, D. G., Polonova, A.V. (2022) “Compositions of fatty acids and several lipophilic constituents of *Oxytropis caespitosa*, *O. lanata*, *O. myriophylla*, and *O. squammulosa*”, *Chem. Nat. Compd.*, vol. 58 (1), pp. 100–102, DOI: 10.1007/s10600-022-03606-z.
4. Wang, B., Tian, Zh., Lang, Sh., Kong, Q., Liu, X., Chen, Yu., Hua, M., Zhou, Q., Yu, X., Feng, H., Wang, F., Zhou, H. (2024) “The genus *Oxytropis* DC: application, phytochemistry, pharmacology, and toxicity”, *J. Pharm. Pharmacol.*, vol. 76 (9), pp. 1079–1114, DOI: 10.1093/jpp/rgae048.
5. Kholina, A., Kozyrenko, M., Artyukova, E., Sandanov, D., Selyutina, I. (2021) “Genetic diversity of *Oxytropis* section *Xerobia* (Fabaceae) in one of the centres of speciation”, *Genetica*, vol. 149 (2), pp. 89–101, DOI: 10.1007/s10709-021-00115-9.
6. Malyshev, L. (2008) “Diversity of the genus *Oxytropis* in Asian Russia”, *Turczaninowia*, vol. 11 (4), pp. 5–141. In Russian, English Summary.
7. Blanco-Pastor, J.L., Fernández-Mazuecos, M., Coello, A.J., Pastor, J., Vargas, P. (2019), “Topography explains the distribution of genetic diversity in one of the most fragile European hotspots”, *Divers. Distrib.*, vol. 25, pp. 74–89, DOI: 10.1111/ddi.12836.
8. Zheng, H.-Y., Guo, X.-L., Price, M., He, X.-J., Zhou, S.-D. (2021), “Effects of mountain uplift and climatic oscillations on phylogeography and species divergence of *Chamaesium* (Apiaceae)”,

- Front. Plant Sci., vol. 12, Article 673200, DOI: 10.3389/fpls.2021.673200.
9. Wambulwa, M.C., Luo, Y.-H., Zhu, G.-F., Milne, R., Wachira, F.N., Wu, Z.-Y., Wang, H., Gao, L.-M., Li, D.-Zh., Liu, J. (2022), “Determinants of genetic structure in a highly heterogeneous landscape in Southwest China”, *Front. Plant Sci.* vol. 13, Article 779989, DOI: 10.3389/fpls.2022.779989.
 10. Plenck, K., Willner, W., Demina, O.N., Höhn, M., Kuzemko, A., Vassilev, K., Kropf, M. (2020), “Phylogeographic evidence for long-term persistence of the Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* in the Pannonian region (eastern Central Europe)”, *Flora*, vol. 264, Article 151555, DOI: 10.1016/j.flora.2020.151555.
 11. Sandanov, D.V., Dugarova, A.S., Selyutina, I.Yu. (2020), “Species distribution modeling for the section *Xerobia* Bunge of the genus *Oxytropis* DC. on the territory of Central Asia under past and future climate change”, *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, vol. 52, pp. 85–104, DOI: 10.17223/19988591/52/5. In Russian, English Summary.
 12. Byrne, M., Ramalho, C.E., Tapper, S., Coates, D.J. (2022), “Topographic complexity facilitates persistence compared to signals of contraction and expansion in the adjacent subdued landscape”, *Front. Conserv. Sci.*, vol. 3, Article 833766, DOI: 10.3389/fcsc.2022.833766.
 13. Yang, L., Zhou, G. (2023), “Phylogeography and ecological niche modeling implicate multiple microrefugia of *Swertia tetraptera* during quaternary glaciations”, *BMC Plant Biol.*, vol. 23, Article 450, DOI: 10.1186/s12870-023-04471-w.
 14. Zhang, Ch.-Q., Tang, Y.-W., Tian, D.-F., Huang, Y.-Y., Yang, G.-H., Peng N., Wang, Y.-G., Li, L.-F., Song, Zh.-P., Yang, J., Zhong Y., Zhang, W.-J. (2023), “Extremely high diversity and endemism of chlorotypes in *Wikstroemia monnula* Hance (Thymelaeaceae) shed light on the effects of habitat heterogeneity on intraspecific differentiation in southeast China”, *J. Syst. Evol.*, vol. 61 (2), P. 399–413, DOI: 10.1111/jse.12848.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Алла Борисовна Холина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ботаники, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения РАН, г. Владивосток, Россия; ORCID: 0000-0003-1144-1525, SPIN-код: 4563-1082, e-mail: kholina@biosoil.ru.

Елена Вячеславовна Артюкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории ботаники, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения РАН, г. Владивосток, Россия; ORCID: 0000-0001-5158-7604, SPIN-код: 2833-5859, e-mail: artyukova@biosoil.ru.

Денис Викторович Санданов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории флористики и геоботаники, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение науки «Институт общей и экспериментальной биологии» Сибирского отделения РАН, г. Улан-удэ, республика Бурятия, Россия; ORCID: 0000-0002-8504-3485, SPIN-код: 0000-3234, e-mail: sdenis1178@mail.ru.

Татьяна Эрастовна Позднякова, кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики, разведения и биотехнологии животных, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет». г. Санкт-Петербург, г. Пушкин, Россия; ORCID: 0000-0002-9095-7919, SPIN-код: 3146-6570, e-mail: erastovna@mail.ru.

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Alla B. Kholina, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Botany, Federal State Budgetary Educational Institution of Science "Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity", Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia; ORCID: 0000-0003-1144-1525, SPIN-code: 4563-1082, e-mail: kholina@biosoil.ru.

Elena V. Artyukova, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Botany, Federal State Budgetary Educational Institution of Science "Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity", Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia; ORCID: 0000-0001-5158-7604, SPIN-code: 2833-5859, e-mail: artyukova@biosoil.ru.

Denis V. Sandanov, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Floristry and Geobotany, Federal State Budgetary Educational Institution of Science "Institute of General and Experimental Biology", Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, Russia; ORCID: 0000-0002-8504-3485, SPIN-code: 0000-3234, e-mail: sdenis1178@mail.ru.

Tatyana E. Pozdnyakova, Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor of the Department of Genetics, Breeding and Biotechnology of Animals, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education "St. Petersburg State Agrarian University", Saint-Petersburg, Pushkin, Russia; ORCID: 0000-0002-9095-7919, SPIN-код: 3146-6570, e-mail: erastovna@mail.ru

АВТОРСКИЙ ВКЛАД

Все авторы настоящего исследования принимали непосредственное участие в планировании, выполнении и анализе данного исследования. Все авторы настоящей статьи ознакомились с представленным окончательным вариантом и одобрили его.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

AUTHOR'S CONTRIBUTION

All authors of this research paper have directly participated in the planning, execution, or analysis of this study. All authors of this paper have read and approved the final version submitted. The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received 08.06.2026
Поступила после рецензирования / Revised 15.07.2026
Принята к публикации / Accepted 25.08.2026