

Структура популяций и филогенетические связи редкого лекарственного вида *Oxytropis komarovii* Vass. по данным изменчивости маркеров хлоропластного генома

Алла Борисовна Холина¹✉, Елена Вячеславовна Артюкова¹,
Денис Викторович Санданов², Андрей Михайлович Самдан³

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО
РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
Улан-Удэ, 670047, Российская Федерация

³Тувинский государственный университет, Кызыл, 667000, Российская Федерация
✉ Автор-корреспондент, e-mail: kholina@biosoil.ru

Получена 21 мая 2026 г.; принята к публикации 28 августа 2026 г.

Аннотация. Впервые получены данные о генетическом разнообразии, структуре популяций, демографической динамике и филогенетических отношениях редкого вида, маньчжуро-даурского эндемика, лекарственного растения *Oxytropis komarovii* Vass. (Fabaceae) по данным анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК. Все популяции характеризовались высоким уровнем гаплотипического разнообразия (0.644–0.810) и низким уровнем нуклеотидного разнообразия (0.0010–0.0020). Анализ молекулярной дисперсии показал средний статистически достоверный уровень дифференциации популяций – около 21% всей генетической изменчивости приходится на межпопуляционную компоненту ($\Phi_{ST} = 0.210$, $P < 0.05$). Наличие уникальных гаплотипов в каждой популяции, отсутствие общих гаплотипов, уровень дифференциации популяций – все это указывает на необходимость применения мер охраны ко всем изученным в данной работе популяциям. Реконструкция демографических историй *O. komarovii* показала, что популяции имеют унимодальное распределение парных нуклеотидных различий, согласующееся с моделью демографической экспансии и/или пространственном расширении в прошлом. Реконструкция филогенетических и генеалогических связей показала, что гаплотипы *O. komarovii* и близкородственного вида *O. hirta* формируют одну группу/ветвь согласно их таксономической принадлежности к секции *Brachytropis* подрода *Triticaria*. Выявлены молекулярные различия между *O. borissovae* и *O. aciphylla* секции *Lycotriche* подрода *Tragacanthoxytropis*, которые свидетельствуют о значительной дивергенции их хлоропластных геномов и видовой самостоятельности *O. borissovae*.

Ключевые слова: Fabaceae, *Oxytropis*, редкий вид, генетическое разнообразие, демографическая динамика, филогенетические связи, хлоропластная ДНК

Population structure and phylogenetic relationships of the rare medicinal plant *Oxytropis komarovii* Vass. based on plastid marker the variability

Alla B. Kholina¹✉, Elena V. Artyukova¹, Denis V. Sandanov², Andrey M. Samdan³

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

²Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047, Russian Federation

³Tuva State University, Kyzyl, 667000, Russian Federation
✉ Corresponding author, e-mail: kholina@biosoil.ru

Received May 21, 2026; accepted August 28, 2026

Abstract. For the first time, data on the genetic diversity, population structure, demographic dynamics, and phylogenetic relationships of a rare species, Manchurian-Daurian endemic, medicinal plant *Oxytropis komarovii* Vass. (Fabaceae) were obtained based on the analysis of nucleotide sequence polymorphism of the intergenic *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG* of chloroplast DNA. All *O. komarovii* populations were characterized by a high level of haplotype diversity (0.644–0.810) and a low level of nucleotide diversity (0.0010–0.0020).

Molecular dispersion analysis showed a moderate and statistically significant level of population differentiation: about 21% of all genetic variability is accounted for by the interpopulation component ($\Phi_{ST} = 0.210$, $P < 0.05$). The presence of unique haplotypes in each population, the absence of shared haplotypes, and the level of population differentiation all indicate the need to apply conservation measures to all populations studied in this work. Reconstruction of the demographic histories of *O. komarovii* revealed that populations have a unimodal mismatch distribution of pairwise nucleotide differences, consistent with a model of demographic expansion and/or spatial expansion in the past. Reconstruction of phylogenetic and genealogical relationships revealed that the haplotypes of *O. komarovii* and the closely related species *O. hirta* form a single group/branch, consistent with their taxonomic affiliation within the section *Brachytropis* of the subgenus *Triticaria*. Molecular differences were identified between *O. borissovae* and *O. aciphylla* of the section *Lycotriche* of the subgenus *Tragacanthoxytropis*, indicating significant divergence of their chloroplast genomes and the distinct species status of *O. borissovae*.

Key words: Fabaceae, *Oxytropis*, rare species, genetic diversity, demographic dynamics, phylogenetic relationships, chloroplast DNA.

Введение

Oxytropis komarovii Vass. (Fabaceae) относится к секции *Brachytropis* Ulzj. моно-типного подрода *Triticaria* Vass. (Васильченко, Федченко 1948; Положий 1994). Предполагается (Положий 2003), что этот подрод возник на основе мутанта. Характерной особенностью представителей подрода является малая величина бобов, заключенных в чашечку. *O. komarovii* – крупное розеточное растение с жёстким опушением (рис. 1), произрастает в степях и на горных степных склонах. Этот редкий маньчжуро-даурский эндемик в России отмечен только в Восточном Забайкалье, а за пределами страны изредка встречается в Северной Монголии. Он представлен малочисленными популяциями, в связи с чем внесен в Красную книгу Забайкальского края (2017) с категорией 1 как вид, находящийся под угрозой исчезновения. Растения *O. komarovii* содержат флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты, кумарины, стероиды, сапонины (Повыдыш и др. 2010; Li et al. 2012; Wang et al. 2024). Препараты из надземной части обладают гипотензивными и кардиотоническими свойствами (Повыдыш и др. 2010; Li et al. 2012; Wang et al. 2024). Учитывая его лекарственную ценность и угрозу исчезновения немногочисленных популяций, задача сохранения генофонда *O. komarovii* является весьма актуальной.

Исследование генетического разнообразия популяций этого вида до сих пор не проводилось. Согласно классификации И. Т. Васильченко, секция *Brachytropis*, помимо *O. komarovii*, включает также вид *O. hirta* Bunge (Васильченко, Федченко 1948; Васильченко 1965), который также является лекарственным растением и используется в монгольской и китайской медицине (Jia et al. 2022; Huang et al. 2023). Есть мнение, что *O. Komarovii*, возможно, представляет собой расу последнего, и должен рассматриваться как подвид *O. hirta* subsp. *komarovii* (Vassilcz.) N. Ulziykh. (Малышев 2008а), а во «Флоре Китая» (Zhu et al. 2010) он приведен как синоним *O. hirta*.

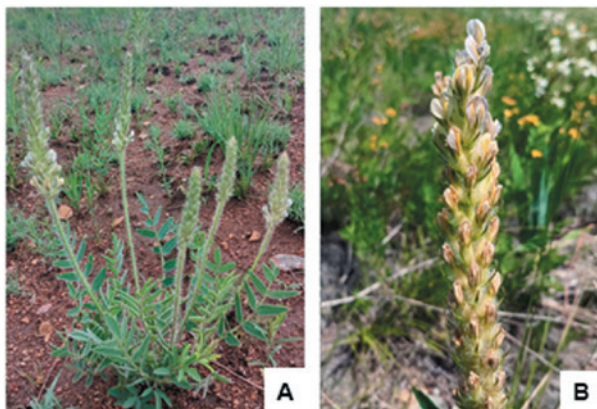


Рис. 1. *Oxytropis komarovii*: А – цветущее растение; В – соцветие.

Fig. 1. *Oxytropis komarovii*: A: flowering plant; B: inflorescence.

Представляют интерес и филогенетические отношения *O. komarovii* с другими видами рода *Oxytropis*. Фенетический анализ подродов и секций рода *Oxytropis* по 50 качественным диагностическим морфологическим признакам (Малышев 2008б) показал, что на дендрограмме различий подрод *Triticaria* (секция *Brachytropis*) формирует единый кластер с подродом *Tragacanthoxytropis* Vassilcz. (секции *Hystrix* Bunge и *Lycotriche* Bunge). Кроме того, этот кластер включал представителей подрода *Oxytropis* (секции *Leucopodia* Bunge и *Xerobia* Bunge), которые были объединены с секцией *Brachytropis*, что позволило автору сделать предложение о необходимости переноса секций *Leucopodia* и *Xerobia* из подрода *Oxytropis* в подрод *Triticaria*. В связи с этим нам представляется необходимым провести реконструкцию филогенетических отношений *O. komarovii*, как представителя подрода *Triticaria*, с видами других подродов рода *Oxytropis* на основе анализа хлоропластной ДНК (хпДНК). В анализ, кроме *O. komarovii*, включены ранее не изученные виды *O. borissovae* Polozhij секции *Lycotriche* подрода *Tragacanthoxytropis* – тувинский эндемик, редкий вид (Красная книга республики Тыва (2018)), *O. pauciflora* Bunge секции *Protoxytropis* Bunge подрода *Phacoxytropis* Bunge (табл. 1), а также ранее изученные виды подродов *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* (Козыренко и др. 2020; Холина и др. 2016, 2018, 2019а, 2019б, 2021а; Kholina et al. 2025; Sandanov et al. 2023).

Целью настоящего исследования является изучение генетического разнообразия, популяционной структуры и демографической динамики редкого лекарственного вида *O. komarovii* секции *Brachytropis* подрода *Triticaria*, а также реконструкция его филогенетических связей с морфологически близкими видами подродов *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* на основе анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров (intergenic spacer, IGS) *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили 32 растения из шести природных мест произрастания видов *O. komarovii*, *O. borissovae* and *O. pauciflora* (табл. 1, рис. 2).

Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования IGS *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* приведены в нашем предыдущем исследовании (Холина и др. 2021а). Препараты тотальной ДНК выделены из листьев растений с помощью СТАВ-буфера по методике (Генная инженерия... 1991) с небольшими модификациями (Артюкова и др. 2004). Амплификацию трех регионов хпДНК *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* проводили с использованием универсальных праймеров, реакционных условий и температурных режимов, рекомендованных для этих участков (Taberlet et al. 1991; Shaw et al. 2005). Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, USA), редактировали с помощью пакета программ Staden Package 1.5 (Bonfeld et al. 1995), затем выравнивали в программе SeaView 4.7 (Gouy et al. 2010) и полученные последовательности депонировали в базу данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

Для каждого образца последовательности трёх регионов объединяли в единую матрицу с помощью программы DnaSP 5.0 (Librado, Rozas 2009). Полученный выровненный массив данных применяли для расчета количества гаплотипов, гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (для выборок объемом $N \geq 5$), межпопуляционной дифференциации (Φ_{ST} , анализ молекулярной дисперсии, AMOVA), генного потока (Nm) и степени дивергенции (D_{xy}) между популяциями. Кроме того, объединенную матрицу использовали для получения данных о демографической

Табл. 1. Изученные популяции *Oxytropis komarovii*, *O. borissovae* и *O. pauciflora*.

Table 1. The studied populations of *Oxytropis komarovii*, *O. borissovae*, and *O. pauciflora*.

Подрод, секция, вид, местонахождение (кол-во образцов) Subgenus, section, species, locality (no. of samples)	Координаты с. ш., в. д. Coordinates N, E	Код попу- ляции Population code	Гаплотип (кол-во образцов) Haplotype (no. of samples)	Генетическое разнообразие Genetic diversity	
				гаплотипиче- ское (SD) haplotype (SD)	нуклеотидное (SD) nucleotide (SD)
Подрод <i>Triticaria</i> Vass., секция <i>Brachytropis</i> Ulzj.					
<i>O. komarovii</i> Vassilcz.					
1. Забайкальский край, Чернышевский р-он, окр. с. Новоильинск (6)	52.51°, 116.71°	KOM1	KN1 (2), KN2 (1), KN3 (3)	0.733 (0.155)	0.0020 (0.0013)
2. Забайкальский край, Нерчинский р-он, окр. с. Кангил, падь Жегдочей (10)	52.46°, 116.40°	KOM2	KN1 (2), KN4 (6), KN5 (1), KN6 (1)	0.644 (0.152)	0.0010 (0.0007)
3. Забайкальский край, Нерчинский р-он, окр. с. Верхние Ключи (7)	52.01°, 116.76°	KOM3	KN3 (3), KN4 (1), KN7 (2), KN8 (1)	0.810 (0.130)	0.0014 (0.0009)
Подрод <i>Tragacanthoxytropis</i> Vass., секция <i>Lycotriche</i> Bunge					
<i>O. borissovae</i> Polozhij					
1. Республика Тыва, окр. г. Кызыл, подножье склона г. Боом (5)	51.61°, 94.24°	BORIS1	KN9 (1), KN10 (1), KN11 (1), KN12 (1), KN13 (1)	1.000 (0.126)	0.0146 (0.0090)
2. Республика Тыва, окр. г. Кызыл, склон г. Догээ (2)	51.74°, 94.41°	BORIS2	KN14 (1), KN15 (1)	—	—
Подрод <i>Phacoxytropis</i> Bunge, секция <i>Protoxytropis</i> Bunge					
<i>O. pauciflora</i> Bunge					
1. Республика Тыва, Эрзинский р-он, окр. с. Нарын (2)	50.20°, 96.22°	PAU	KN16 (2)	—	—

Примечание: SD – стандартное отклонение.

динамике: показателей популяционной стабильности – тестов *D*-статистики Таджимы (Tajima's *D*) (Tajima 1989) и *F_s*-статистики Фу (Fu's *F_s*) (Fu 1997), для анализа распределения парных нуклеотидных различий (mismatch distribution), применяя в качестве критерия индекс «неровности» (*r*) (Harpending 1994) и сумму квадратичных отклонений (SSD) между наблюдаемым и ожидаемым распределением различий. Анализ проводили с помощью программ DnaSP и Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer 2010).

Были использованы следующие критерии уровней гаплотипического разнообразия: низкий – < 0.300, средний – 0.300–0.600, высокий – > 0.600, а нуклеотидного разнообразия: низкий – < 0.0030, средний – 0.0030–0.0055, высокий – > 0.0055.

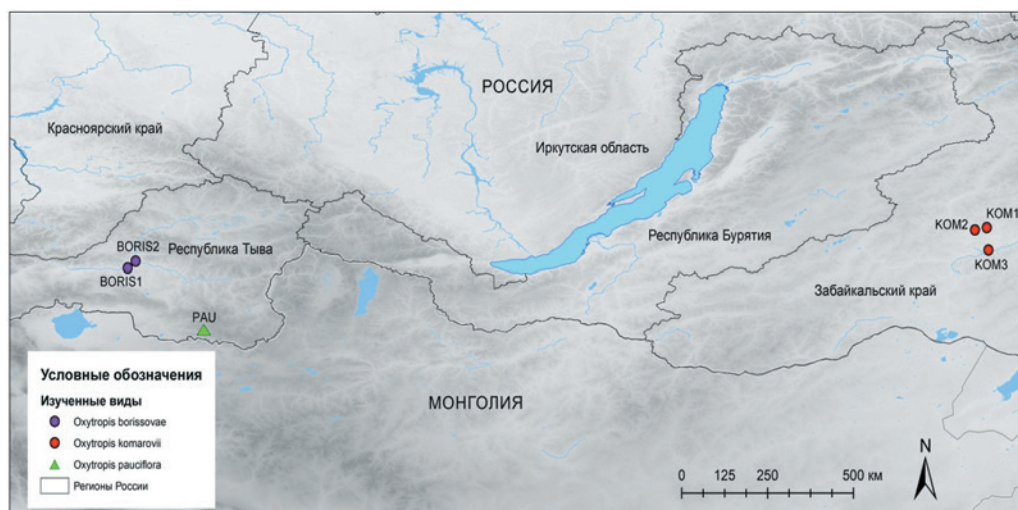


Рис. 2. Географическое расположение мест сбора растений *Oxytropis komarovii*, *O. borissovae* и *O. pauciflora* из природных популяций. Код популяций см. в табл. 1.

Fig. 2. Geographic location of sample sites of *Oxytropis komarovii*, *O. borissovae*, and *O. pauciflora* from natural populations. See Table 1 for the population codes.

Для реконструкции филогенетических взаимоотношений к полученным гаплотипам были добавлены опубликованные нами ранее гаплотипы 10 видов *Oxytropis*, последовательности этих же IGS *O. hirta* из GenBank и гаплотип *Astragalus davuricus* (Pall.) DC. в качестве внешней группы (табл. 2). Полученную матрицу выравнивали, затем из последовательностей исключали вариации длины моно- и динуклеотидных повторов. Генеалогические связи гаплотипов анализировали с помощью метода медианного соединения (Median-Joining, MJ) в программе Network v. 5.0.1.1 (Bandelt et al. 1999), используя настройки по умолчанию и рассматривая делецию/вставку, независимо от размера, как единичное мутационное событие. Филогенетические взаимоотношения между видами *Oxytropis* оценивали методами максимальной экономии (Maximum Parsimony, MP) и максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) в пакете программ PAUP v. 4.0 b10 (Swofford 2003), а также с помощью байесовского анализа (BI) в MrBayes v. 3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck 2003) на портале CIPRES (<http://www.phylo.org/>; Miller et al. 2010). Для методов ML и BI в программе v. Modeltest 3.6 (Posada, Crandall 1998) в соответствии с критерием информации Акаике была выбрана модель GTR + I + G, параметры которой использовали в анализах. Для MP и ML методов применяли эвристический поиск оптимальной топологии деревьев с перестановкой ветвей TBR и включенной опцией MulTrees. Стабильность топологии деревьев MP и ML оценивали с помощью бутстрэп-анализа 1000 альтернативных деревьев (процент бутстрэпа (BP), %). При BI анализе были выполнены два параллельных запуска MCMC на 10 миллионов генераций (с выборкой каждые 1000 поколений, всего 10000 выборок) Была оценена сходимость двух цепей, и апостериорные вероятности (PP) были рассчитаны на основе деревьев, выбранных во время стационарной фазы. Значения BP < 50% и PP < 0.95 не рассматривались.

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

Результаты

Последовательности трёх регионов хпДНК были получены для 32 образцов видов *O. komarovii*, *O. borissovae* и *O. pauciflora*. Анализ полиморфизма последовательностей показал, что длина каждого из регионов у исследованных образцов разная вследствие присутствия моно- и динуклеотидных повторов, а также коротких и многонуклеотидных инсерций/делеций. Общая длина объединённых последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* составила 2442 сайта, из которых 2048 были мономорфными, 363 имели пробелы, полученные при выравнивании последовательностей, 31 сайт был варибельным. Среди варибельных 25 сайтов были информативны согласно методу максимальной экономии и 6 – одиночные мутации.

Нуклеотидные замены и инсерции/делеции в 32 последовательностях объединённой матрицы позволили идентифицировать 16 (KH1–KH16) гаплотипов (табл. 1, 2). Общих гаплотипов у видов не обнаружено. Выявлены видоспецифические молекулярные маркеры для видов: *O. komarovii* – четыре нуклеотидные замены (А в позиции 791, Т в позициях 1412 и 2018, G в позиции 2272) и вставка одного нуклеотида в позиции 1706; *O. borissovae* – две нуклеотидные замены (С в позициях 1412 и 1625); *O. pauciflora* – 16 нуклеотидных замен (А в позициях 559, 1065, 1066, 1220, 2236, G в позициях 62, 321, 1089, 2087, Т в позициях 249, 485, 1507, 2040, С в позициях 518, 757, 1100), короткие инсерции/делеции (1–8 п. н.) и две многонуклеотидные (делеция 170 п. н. в позициях 1258–1427 и вставка 76 п. н. в позициях 1431–1506). Гаплотипы *O. komarovii* отличались друг от друга двумя заменами (в позиции 980 в гаплотипах H1, H2 и H5 – Т, в остальных G; в позиции 2274 в гаплотипах H2 и H7 – Т, в остальных С), делецией пяти нуклеотидов (TAGTA) в позиции 314 только в гаплотипе H8, длиной моонуклеотидных повторов: поли-А мотивы – в позиции 718 (A₈–A₁₀), в позиции 1166 (A₁₁–A₁₃), в позиции 2155 (A₇ и A₈); поли-Т мотивы – в позиции 1200 (T₈ и T₉) и в позиции 1993 (T₉ и T₁₀).

Все популяции *O. komarovii* характеризовались высоким гаплотипическим и низким нуклеотидным разнообразием (табл. 1). Согласно AMOVA, основная часть общей изменчивости (около 79%) была обусловлена изменчивостью внутри популяций, а 21% общей генетической изменчивости приходился на межпопуляционное разнообразие. Общая дифференциация между всеми популяциями была средней и значимой ($\Phi_{ST} = 0.210$, $P < 0.05$), в то время как уровень генного потока между популяциями составил 0.85 мигрантов на поколение. Нуклеотидная дивергенция (среднее число нуклеотидных замен на сайт, D_{xy}) между популяциями *O. komarovii* изменялась от 0.00026 до 0.00038.

Для реконструкции демографической истории трёх популяций *O. komarovii* и общей выборки вида мы провели анализ распределения парных нуклеотидных различий. На рисунке 3 представлены графики, которые показывают практически полное совпадение с ожидаемым унимодальным распределением согласно модели демографической экспансии популяции, что подтверждается низкими и незначимыми показателями индекса «неровности» (τ) и SSD. Во всех случаях крутой пик находится в диапазоне 0–1 различий, что говорит о вероятности прохождения популяцией/видом в недавнем прошлом через генетическое «бутылочное горлышко» с последующей экспансией (Rogers, Harpending 1992). Для трёх популяций *O. komarovii* значения тестов Tajima's D (0.31036, 0.81980, 0.55902) и Fu's F_s (2.72556, 0.87495, 0.75157) были положительными и статистически незначимыми ($P > 0.10$).

Табл. 2. Виды *Oxytropis*, гаплотипы и номера доступа GenBank для трех межгенных спейсеров, использованные в филогенетическом анализе.

Table 2. *Oxytropis* species, haplotypes, and GenBank accession numbers for three intergenic spacers used in phylogenetic analysis.

Вид Species	Гаплотип Haplotype	Номер доступа в Genbank GenBank accession no.			Источник Source
		psbA-trnH	trnL-trnF	trnS-trnG	
<i>O. komarovii</i>	KN1–KN8	PZ192023–PZ192030	PZ192039–PZ192046	PZ192055–PZ192062	Настоящая работа
<i>O. borissovae</i>	KN9–KN15	PZ192031–PZ192037	PZ192047–PZ192053	PZ192063–PZ192069	Настоящая работа
<i>O. pauciflora</i>	KN16	PZ192038	PZ192054	PZ192070	Настоящая работа
<i>O. hirta</i>		PP836294	PP836294	PP836294	GenBank
<i>O. ochotensis</i>	H1–H5; H7; H9; H11; H12; H15	MK806162–MK806166; MK806168; MK806170; MK806172; MK806173; MK806175	MK806201–MK806205; MK806207; MK806209; MK806211; MK806212; MK806214	MK806240–MK806244; MK806246; MK806248; MK806250; MK806251; MK806253	(Козыренко и др. 2020)
<i>O. lanata</i>	V1; V3–V5; V7; V9; V13; V14; V16; V18	LT994841; LT994843–LT994845; LT994847; LT994849; LT994853; LT994854; LT994856; LT994858	LT994895; LT994897–LT994899; LT994901; LT994903; LT994907; LT994908; LT994910; LT994912	LT994949; LT994951–LT994953; LT994955; LT994957; LT994961; LT994962; LT994964; LT994966	(Холина и др. 2019a)
<i>O. gracillima</i>	V58–V62	MH174938; LT996058–LT996061	LT996062–LT996066	LT996067–LT996071	(Холина и др. 2019a)
<i>O. sordida</i>	H1–H5	LS991870–LS991874	LS991896–LS991900	LS991922–LS991926	(Холина и др. 2019b)
<i>O. triphylla</i>	H1–H7; H10	LT856461–LT856467; LT856472	LT856494–LT856500; LT856505	LT856527–LT856533; LT856538	(Холина и др. 2018)
<i>O. squamulosa</i>	HS1–HS4	ON567444–ON567447	ON567425–ON567428	ON567406–ON567409	(Sandanov et al. 2023)
<i>O. tragacanthoides</i>	P1–P13; P14–20	MW172222–MW172234; PP971075–PP971081	MW177548–MW177560; PP971064–PP971070	MW177535–MW177547; PP971053–PP971059	(Холина и др. 2021a) (Kholina et al. 2025)
<i>O. aciphylla</i>	H1–H28	PP971086–PP971113	PP971025–PP971052	PP970997–PP971024	(Kholina et al. 2025)
<i>O. deflexa</i>	P50–P56	LR898292–LR898298	LR898338–LR898344	LR898449–LR898455	(Холина и др. 2021a)
<i>O. glabra</i>	P57–P59	LR898299–LR898301	LR898345–LR898347	LR898456–LR898458	(Холина и др. 2021a)
<i>A. davuricus</i>	Isolate 1	LM653198	LM653161	LM653235	(Холина и др. 2016)

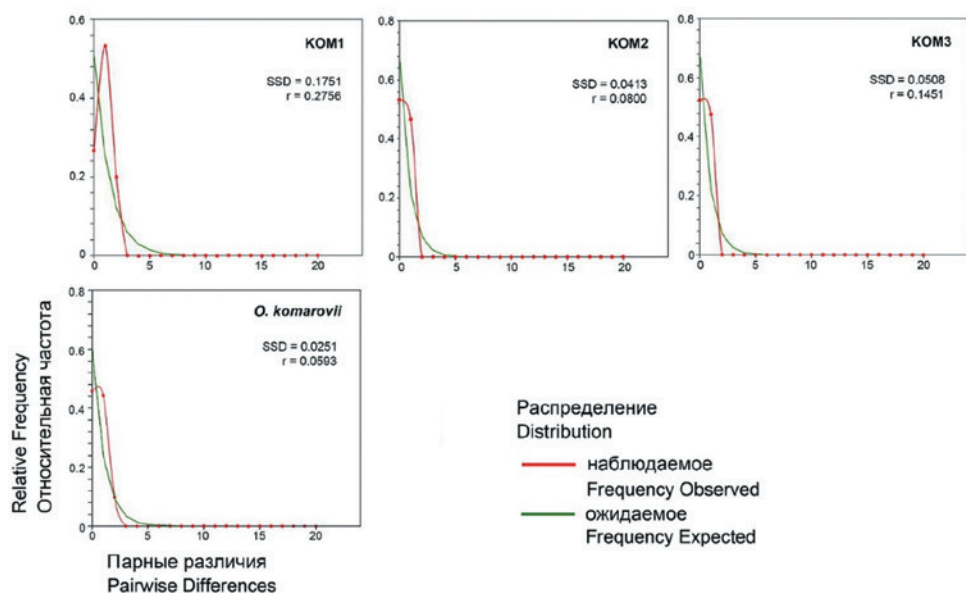


Рис. 3. Распределение числа нуклеотидных отличий (mismatch distribution) между гаплотипами хпДНК для *Oxytropis komarovii*. Коды популяций см. в таблице 1.

Fig. 3. Mismatch distribution in *Oxytropis komarovii* populations. Population codes are listed in Table 1.

Для уточнения филогенетических взаимоотношений *O. komarovii* с таксонами подродов *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* в матрицу, содержащую 16 выявленных гаплотипов видов *O. komarovii*, *O. borissovae* и *O. pauciflora*, были добавлены последовательности трёх IGS из полной геномной последовательности хпДНК *O. hirta* (PP836294, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), а также 102 ранее идентифицированных гаплотипа видов *Oxytropis* (табл. 2). После исключения вариаций длины моно- и динуклеотидных повторов матрица содержала 72 гаплотипа (H1–H72), включая *Astragalus davuricus*, как внешнюю группу. На основе полученной матрицы построена медианная сеть генеалогических связей гаплотипов и выполнена реконструкция филогенетических взаимоотношений исследуемых таксонов. Генеалогические связи между гаплотипами 14 видов показаны на рисунке 4. Все гаплотипы объединены в единую сеть, в которой можно выделить три хорошо обособленные гаплогруппы (I, II, и III). Гаплогруппа I сформирована всеми гаплотипами видов подрода *Phacoxytropis*: *O. deflexa* DC. (H36–H41), *O. glabra* (Lam.) DC. (H42) и *O. pauciflora* (H15). В гаплогруппу II входят гаплотипы видов подрода *Tragacanthoxytropis*: *O. aciphylla* Ledeb. (H43–H62) и *O. tragacanthoides* Fisch. ex DC. (H63–H70), а также гаплотипы *O. squammulosa* DC. (H71, H72) секции *Leucopodia* подрода *Oxytropis*. Гаплогруппу III образуют виды *O. komarovii* (H3–H7) и *O. hirta* (H2) подрода *Triticaria* вместе с гаплотипами остальных видов подрода *Oxytropis*: *O. gracillima* Bunge (H22–H25), *O. lanata* DC. (H16–H21), *O. ochotensis* Bunge (H26–H30) и *O. sordida* (Willd.) Pers. (H31–H33) и *O. borissovae* (H8–H14) подрода *Tragacanthoxytropis*. Два гаплотипа *O. triphylla* (Pall.) DC. (H34, H35) секции *Xerobia* подрода *Oxytropis* занимают промежуточное положение, образуя отдельную ветвь между гаплогруппами II и III. Гаплотипы *O. komarovii*, присутствующие в сети, распределены по популяциям следующим образом: в популяции KOM1 – гаплотипы H3–H5, KOM2 – гаплотипы H3 и H5, KOM3 – гаплотипы H5–H7.

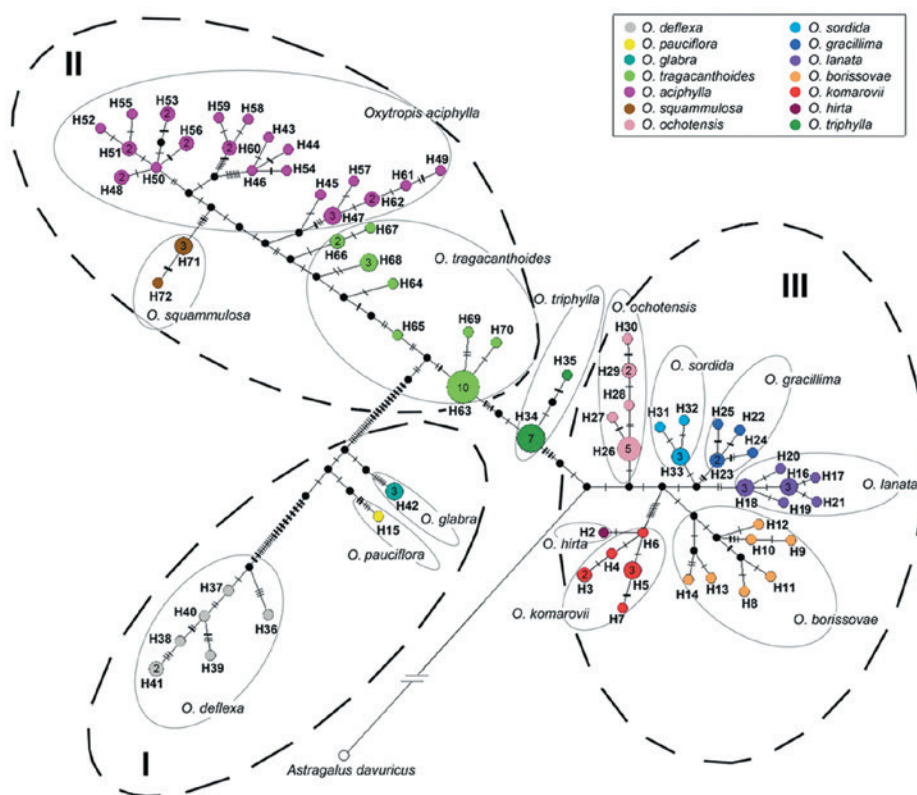


Рис. 4. Медианная сеть, построенная по данным анализа *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* регионов хпДНК с помощью МД-метода, показывающая взаимосвязи между гаплотипами хпДНК видов подродов *Triticaria*, *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* с *Astragalus davuricus* в качестве внешней группы. Гаплотипы представлены окружностями, размер которых отражает частоту встречаемости гаплотипов, цифры в них обозначают количество образцов, если их больше одного, а цвет указывает принадлежность гаплотипа к определенному виду. Черные маленькие кружки обозначают медианные векторы, черные тонкие пересекающиеся линии – мутации, черные толстые – инсерции/делеции. Тонкими линиями обведены группы гаплотипов отдельных видов, пунктирными линиями – гаплогруппы I, II и III. Мутации для *Astragalus davuricus*, используемого в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.

Fig. 4. Median-joining network inferred from combined sequences of the *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG*, regions showing the relationships among the cpDNA haplotypes of the *Oxytropis* species subg. *Triticaria*, *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis*, and *Oxytropis* with *Astragalus davuricus* as outgroup. Each circle represents the haplotype; the size of the circles reflects the frequency of occurrence of haplotype, the numbers in them indicate the number of samples if there is more than one. The colors of circles indicate the affiliation of haplotype to certain species. Black small circles indicate the median vectors, thin bars indicate the mutational events, black thick bars indicate the indels. Thin lines are circled separate species; dashed lines are circled haplogroups I, II, and III. Mutations for the *Astragalus davuricus* used as an outgroup are not shown and not considered.

В результате филогенетического анализа методами BI, ML и MP были получены деревья со сходной топологией, различающейся положением гаплотипов *O. triphylla* и незначительными отличиями в статистической поддержке некоторых узлов. На рисунке 5 показано МР-дерево. Виды *Oxytropis* подродов *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis*, *Triticaria* и *Oxytropis* образуют монофилетическую кладу

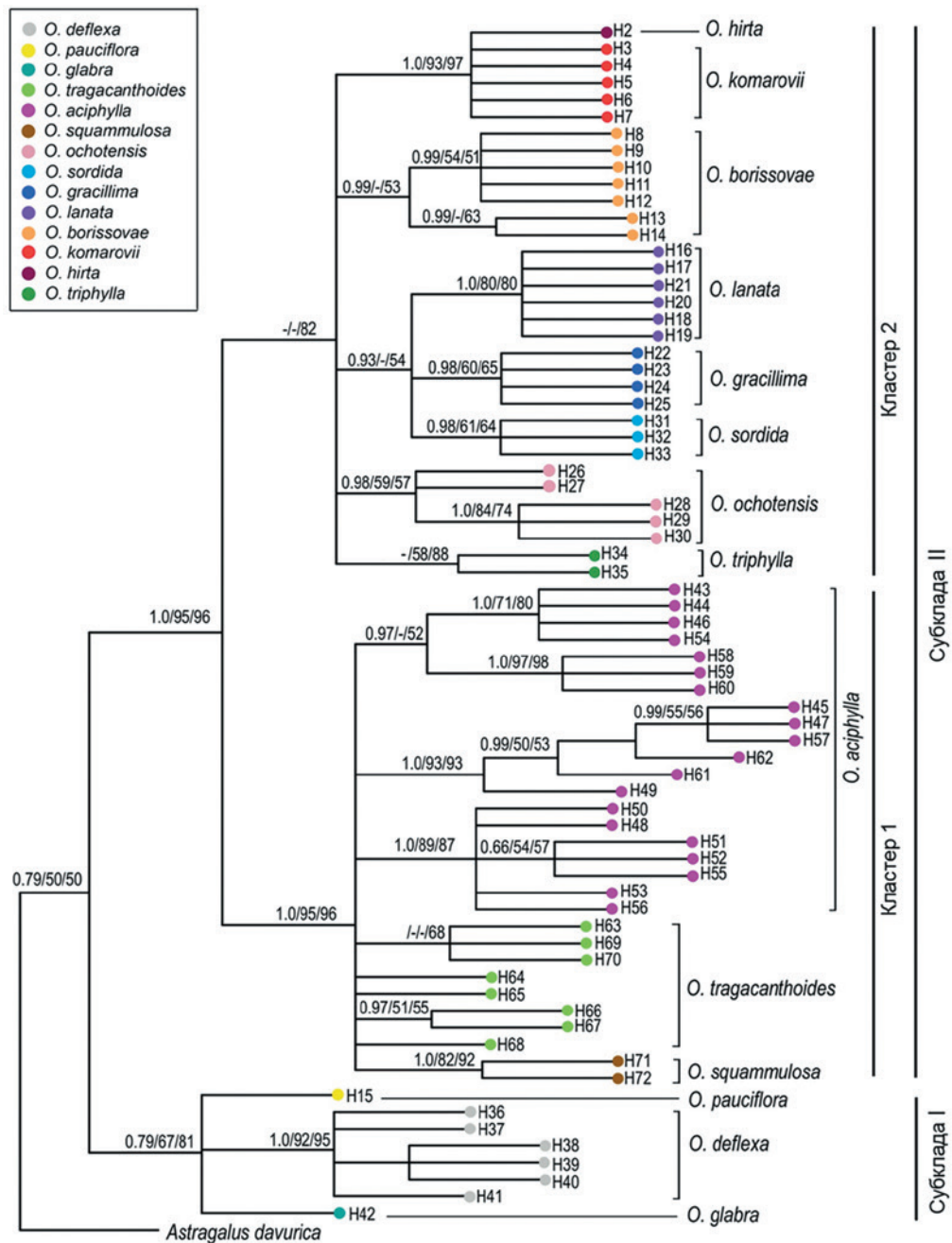


Рис. 5. МР-дерево филогенетических связей гаплотипов видов *Oxytropis* подродов *Triticaria*, *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* с *Astragalus davuricus* в качестве внешней группы, построенное на основе последовательностей *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК. Цифры над ветвями указывают значения байесовских апостериорных вероятностей (PP > 0.9) и бутстрэп-поддержки (> 50%) для деревьев, полученных ML/MP-методами.

Fig. 5. MP tree of the phylogenetic relationships of the *Oxytropis* species subg. *Triticaria*, *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis*, and *Oxytropis* with *Astragalus davuricus* as outgroup inferred from sequences of *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG* cpDNA. The numerals above the branches are Bayesian posterior probabilities (PP > 0.9) and bootstrap values (> 50%) for trees obtained using ML/MP methods.

со слабой поддержкой (PP 0.79, BP 50 и 50%). Эта клада разделяется на две сестринские субклады, нуклеотидная дивергенция (D_{xy}) между ними равна 0.01061. Субклада I включает с умеренной поддержкой (PP 0.79, BP 67 и 81%) все гаплотипы подрода *Phacoxytropis* (*O. deflexa*, *O. glabra* и *O. pauciflora*) и соответствует гаплогруппе I в генеалогической сети (рис. 4). Субклада II с высоким уровнем поддержки (PP 1.0, BP 95 и 96%) объединяет все виды подродов *Tragacanthoxytropis*, *Triticaria* и *Oxytropis*, которые образуют два кластера. Кластер 1 (PP 1.0, BP 95 и 96%) соответствует гаплогруппе II (рис. 4) и содержит гаплотипы *O. aciphylla* и *O. tragacanthoides* подрода *Tragacanthoxytropis*, а также *O. squammulosa* секции *Leucopodia* подрода *Oxytropis*. Кластер 2, поддержанный только в МР-анализе (BP 82%), соответствует гаплогруппе III (рис. 4) и включает гаплотипы пяти видов подрода *Oxytropis* (*O. lanata*, *O. gracillima*, *O. sordida*, *O. ochotensis* и *O. triphylla*), двух видов подрода *Triticaria* (*O. hirta*, *O. komarovii*), а также *O. borissovae* подрода *Tragacanthoxytropis*. В кластере 2 гаплотипы шести видов формируют группы с умеренной и высокой поддержкой в соответствии с видовой принадлежностью (рис. 5), и только гаплотипы видов *O. komarovii* и *O. hirta*, нуклеотидная дивергенция между которыми составляет всего 0.00045, образуют одну группу с высокой поддержкой (PP 1.0, BP 93 и 97%). Нуклеотидная дивергенция между кластерами 1 и 2 составляет 0.00315. Межвидовые взаимоотношения в обоих кластерах остались неразрешенными.

Обсуждение

Известно, что редкие эндемичные виды, существующие в виде небольших изолированных популяций, в большинстве случаев обладают низким уровнем полиморфизма (Gitzendanner, Soltis 2000; Selyutina et al. 2016). Выявленный высокий уровень гаплотипического разнообразия (h от 0.644 до 0.810) в исследуемых популяциях *O. komarovii* (табл. 1) сопоставим с таковым для распространенных видов *Oxytropis* Южной Сибири (h от 0.600 до 1.000), для некоторых видов с небольшим ареалом и ряда эндемичных видов *Oxytropis* (Холина и др. 2018, 2025; Sandanov et al. 2023; Kholina et al. 2025). Изучение генетического разнообразия видов *Oxytropis* Внутренней Монголии (Китай) по данным изменчивости межгенных спейсеров хпДНК показало, что популяции распространенного вида *O. diversifolia* Е. Peter характеризовались высоким уровнем гаплотипического разнообразия (h от 0.750 до 1.000), а популяции узколокального эндемичного вида *O. neimonggolica* С. W. Chang & Y. Z. Zhao – низким и средним (h от 0.250 до 0.679) (Wang et al. 2021).

Низкий уровень нуклеотидного разнообразия в популяциях *O. komarovii* в целом характерен для эндемичных и узколокальных, а также ряда распространенных видов *Oxytropis* (Холина и др. 2018, 2025; Sandanov et al. 2023). Например, у видов *O. diversifolia* и *O. neimonggolica* данный показатель варьировал от 0.00014 до 0.00093 (Wang et al. 2021). По результатам анализа SLAF-seq (Specific-Locus Amplified Fragment Sequencing) в 39 популяциях 17 видов *Oxytropis* из Северного Китая также выявлен низкий уровень нуклеотидного разнообразия (π от 0.000057 до 0.000121) (Guo et al. 2022). Подобный низкий уровень обусловлен невысокой скоростью эволюции хлоропластного генома рода *Oxytropis*, которая составляет 8.9×10^{-10} замен на сайт в год (Wojciechowski, 2005). Известно, что уровень генетического полиморфизма, установленный на основе изменчивости маркёров хпДНК, формируется под влиянием ряда факторов, которые включают особенности биологии вида, динамику популяций, климатические изменения в прошлом, топографию региона и др.

(Blanco-Pastor et al. 2019; Carvalho et al. 2019; Wambulwa et al. 2022). Кроме того, в ряде случаев высокий уровень нуклеотидного разнообразия обусловлен длительной историей существования вида, в течение которой происходило накопление мутаций, например, у некоторых реликтовых видов (Kajtoch et al. 2016; Plenck et al. 2020). Высокие значения этого показателя обнаружены нами ранее у реликтовых видов *Oxytropis*: *O. eriocarpa* Bunge ($\pi = 0.0090$, Kholina et al. 2021), *O. aciphylla* (максимальные значения π изменялись от 0.0099 до 0.0286, Kholina et al. 2025). Следует отметить, что популяция редкого узколокального эндемика *O. borissovae* характеризовалась высоким уровнем нуклеотидного разнообразия ($\pi = 0.0146$). Этот вид, как и *O. aciphylla*, относится к секции *Lycotriche*, которая, по мнению Г. А. Пешковой (2001), имеет древний возраст. Выявленное высокое генетическое разнообразие у *O. borissovae* (табл. 1) указывает, по-видимому, на древность этого вида.

Несмотря на низкий уровень нуклеотидной дивергенции (D_{xy} варьировала от 0.00026 до 0.00038) между популяциями *O. komarovii*, заслуживает внимания уровень дифференциации этих довольно близко расположенных выборок ($\Phi_{ST} = 0.210$, $P < 0.05$), который обусловлен отсутствием общих гаплотипов и наличием уникальных гаплотипов в каждой из них (табл. 1). Этот статистически значимый показатель Φ_{ST} сопоставим с таковым для ряда видов *Oxytropis* Южной Сибири: *O. grandiflora* (Pall.) DC. ($\Phi_{ST} = 0.188$, $P < 0.05$) секции *Xerobia* (Kholina et al. 2021); *O. lanata* (Pall.) DC. ($\Phi_{ST} = 0.245$, $P < 0.05$) и *O. oxyphylla* (Pall.) DC. ($\Phi_{ST} = 0.229$, $P < 0.05$) секции *Verticillares* (Холина и др. 2019а), при этом популяции каждого из этих видов достаточно изолированы друг от друга. Более того, уровень дифференциации популяций *O. komarovii* превышает таковой у некоторых видов секции *Polyadena* Южной Сибири (Холина и др. 2021б), у которых отсутствует достоверная генетическая дифференциация между географически изолированными популяциями (например, *O. muricata* (Pall.) DC. ($\Phi_{ST} = 0.084$; $P > 0.05$) и *O. microphylla* (Pall.) DC. ($\Phi_{ST} = 0.024$; $P > 0.05$). Также показатель межпопуляционной дифференциации *O. komarovii* превышает межвидовой уровень, установленный для близкородственных видов *O. oxyphylla*, *O. selengensis* Bunge, *O. stukovii* Palib. и *O. bargusinensis* Peschk. ($\Phi_{ST} = 0.137$, $P < 0.05$) секции *Verticillares* (Холина и др. 2019а). Таким образом, уровень дифференциации указывает на генетическую обособленность популяций *O. komarovii*.

Характерное для популяций *O. komarovii* сочетание высокого гаплотипического и низкого нуклеотидного разнообразия предполагает сценарий быстрого демографического роста из предковой группы с малой эффективной численностью (эффективным размером популяции) (Avise 2000). При этом временной интервал должен быть достаточным для восстановления гаплотипического разнообразия посредством мутаций, но недостаточным для накопления значительных различий в последовательностях. Сочетание высокого уровня гаплотипического и низкого уровня нуклеотидного разнообразия характерно и для других видов *Oxytropis* Южной Сибири (Sandanov et al. 2023), а также для *O. diversifolia* ($h = 0.880 \pm 0.074$; $\pi = 0.00061 \pm 0.00020$) из Внутренней Монголии (Китай) (Wang et al. 2021).

На возможный быстрый рост популяций *O. komarovii* указывает и унимодальное распределение парных нуклеотидных различий (рис. 3), которое свидетельствует о возможной недавней демографической экспансии (Rogers, Harpending 1992) или о пространственном расширении (Excoffier 2004). В то же время незначимые результаты тестов на нейтральность для изученных популяций могут свидетельствовать об отсутствии выраженного влияния демографической экспансии на генетическое разнообразие. Выявленная для *O. komarovii* популяционная экспансия была отмечена

и у видов секций *Verticillares* (Холина и др. 2019а) и *Orobia* (Холина и др. 2025) из Южной Сибири, для большинства популяций которых данные анализа демографической динамики указывают на перенесенное в прошлом расширение, как демографическое, так и пространственное.

Гаплотипы в филогенетических анализах группируются в соответствии с видовой принадлежностью, в то время как виды одного конкретного подрода не всегда объединяются вместе (рис. 4, 5). Глубокая дивергенция (более чем 25 мутационных переходов) подрода *Phacoxytropis* от подродов *Tragacanthoxytropis*, *Triticaria* и *Oxytropis* предполагает длительную историю эволюционного расхождения представителей этих таксонов. Филогенетическая близость *O. squammulosa* секции *Leucopodia* подрода *Oxytropis* к представителям подрода *Tragacanthoxytropis* (они находятся в гаплогруппе II) противоречит заключению Л. И. Малышева (Малышев 2008б), сделанному по данным анализа морфологических признаков, о необходимости переноса секций *Leucopodia* и *Xerobia* подрода *Oxytropis* в подрод *Triticaria*. Гаплотипы *O. triphylla* секции *Xerobia* (рис. 4) расположены между гаплогруппами II и III и отделены от гаплотипов видов подрода *Triticaria* более чем 10 мутационными шагами.

Очевидна генетическая близость видов *O. komarovii* и *O. hirta* подрода *Triticaria*, гаплотипы которых формируют общую ветвь в составе гаплогруппы III (рис. 4), а также единую группу с высокими поддержками в филогенетических анализах (рис. 5). Однако из-за малого количества образцов сделать обоснованное заключение о взаимоотношениях этих видов и их таксономическом статусе пока не представляется возможным.

Заслуживает внимания расположение гаплотипов *O. borissovae* секции *Lycotriche* подрода *Tragacanthoxytropis*. Этот вид был впервые описан А. В. Положий (Положий 1990), однако в WFO (2026): World Flora Online (<http://www.worldfloraonline.org>) и во флористической сводке Л. И. Малышева (Малышев 2008а) он указан как синоним *O. aciphylla* секции *Lycotriche*. По результатам филогенетических анализов, полученным в настоящей работе (рис. 4, 5), гаплотипы *O. borissovae* группируются вместе с гаплотипами представителей подродов *Oxytropis* и *Triticaria* и значительно удалены от других видов подрода *Tragacanthoxytropis*, особенно от *O. aciphylla*. Нуклеотидная дивергенция между *O. borissovae* и *O. aciphylla* составила 0.00402. Выявленные нами молекулярные различия гаплотипов хлДНК этих таксонов свидетельствуют о значительной дивергенции их хлоропластных геномов и подтверждают самостоятельность *O. borissovae*.

Топология филогенетического дерева (рис. 5) и структура сети генеалогических связей гаплотипов (рис. 4) хорошо согласуются. Исключение составило только расположение гаплотипов *O. triphylla* секции *Xerobia*, которые на МР-дереве входят в кластер 2 вместе с остальными представителями подрода *Oxytropis*, а в сети формируют обособленную ветвь. Однако необходимо отметить, что в ML- и BI-анализах (данные не представлены) гаплотипы *O. triphylla* не объединяются ни в один кластер, а занимают промежуточное положение, но без статистической поддержки. Положение *O. triphylla* секции *Xerobia* и *O. squammulosa* секции *Leucopodia* подрода *Oxytropis* на МР-дереве и в сети не позволяет принять предложение Л. И. Малышева (Малышев 2008б) о необходимости переноса секций *Xerobia* и *Leucopodia* из подрода *Oxytropis* в подрод *Triticaria*. Полученные нами результаты реконструкции филогенетических взаимоотношений видов *Oxytropis* из разных подродов согласуются с данными анализа полных хлоропластных геномов 12 видов этого рода (Zhang et al. 2025),

где *O. hirta* подрода *Triticaria* и *O. myriophylla* (Pall.) DC. подрода *Oxytropis* образуют высоко поддержанную монофилетическую группу, что указывает на тесную эволюционную связь между ними, и значительно удалены от *O. glabra* подрода *Phacoxytropis* и *O. aciphylla* подрода *Tragacanthoxytropis*.

Заключение

Таким образом, на основе анализа полиморфизма межгенных спейсеров хпДНК впервые получены данные о генетическом разнообразии и структуре популяций редкого эндемичного вида *O. komarovii*. Изученные популяции характеризуются высоким гаплотипическим и низким нуклеотидным разнообразием, статистически значимой дифференциацией, которая обусловлена отсутствием общих гаплотипов и присутствием в каждой из них уникальных гаплотипов. Все это указывает на необходимость сохранения каждой популяции *O. komarovii*. Реконструкция филогенетических взаимоотношений показала тесную эволюционную связь между *O. komarovii* и *O. hirta* подрода *Triticaria*, однако отношения между этими двумя близкими таксонами остаются неразрешёнными. Кроме того, выявленные молекулярные различия между *O. borissovae* и *O. aciphylla* секции *Lycotriche* подрода *Tragacanthoxytropis* свидетельствуют о значительной дивергенции их хлоропластных геномов и подтверждают видовую самостоятельность *O. borissovae*.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы №№ 124012400285-7, 126021217233-0, FWSM (271)-2026-0007).

Литература (References)

- Артюкова Е. В., Холина А. Б., Козыренко М. М., Журавлёв Ю. Н. 2004. Анализ генетической изменчивости редкого эндемичного вида *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) на основе RAPD-маркеров // *Генетика*. Т. 40. № 7. С. 877–884. (Artyukova E. V., Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Zhuravlev Yu. N. 2004. Analysis of genetic variation in rare endemic species *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) using RAPD markers. *Russian Journal of Genetics* 40(7): 710–716.)
- Васильченко И. Т. 1965. К вопросу о генезисе рода остролодочник *Oxytropis* DC. // *Ботанический журнал*. Т. 50. № 3. С. 313–323. (Vassilchenko I. T. 1965. On the problem of the genesis of the genus *Oxytropis* DC. (Leguminosae). *Botanicheskii Zhurnal* 50(3): 313–323. [In Russian].)
- Васильченко И. Т., Федченко Б. А. 1948. Род *Oxytropis*. Подрод *Triticaria* Vass. В кн.: Флора СССР. Т. 13. – М.-Л.: АН СССР. С. 227–229. (Vassilchenko I. T., Fedchenko B. A. 1948. Genus *Oxytropis*. Subgenus *Triticaria* Vass. In: *Flora of the Soviet Union*. Vol. 13. M.-L.: AS USSR, pp. 227–229. [In Russian].)
- Генная инженерия растений. Лабораторное руководство. 1991. – М.: Мир. С. 241–245. (Plant genetic transformation and gene expression. A laboratory manual. 1991. M.: Mir, pp. 241–245. [In Russian].)
- Козыренко М. М., Холина А. Б., Артюкова Е. В., Колдаева М. Н., Якубов В. В., Прокопенко С. В. 2020. Молекулярно-филогенетическая характеристика эндемичных дальневосточных близкородственных видов секции *Orobia* рода *Oxytropis* (Fabaceae) // *Генетика*. Т. 56. № 4. С. 421–432. (Kozyrenko M. M., Kholina A. B., Artyukova E. V., Koldaeva M. N., Yakubov V. V., Prokopenko S. V. 2020. Molecular phylogenetic analysis of the endemic Far Eastern closely related *Oxytropis* species of section *Orobia* (Fabaceae). *Russian Journal of Genetics* 56(4): 429–440.) <https://doi.org/10.1134/S1022795420040043>
- Малышев Л. И. 2008а. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // *Turczaninowia*. Т. 11. № 4. С. 5–141. (Malyshev L. I. 2008a. Diversity of the genus *Oxytropis* in Asian Russia. *Turczaninowia* 11(4): 5–141. [In Russian].)
- Малышев Л. И. 2008б. Фенетика подродов и секций остролодок (род *Oxytropis* DC., Fabaceae) в связи с экологией и филогенией // *Сибирский экологический журнал*. № 4. С. 571–576. (Malyshev L. I. 2008b. Phenetics of the subgenera and sections in the genus *Oxytropis* DC.

- (Fabaceae) bearing on ecology and phylogeny. *Contemporary Problems of Ecology* 1(4): 440–444.) <https://doi.org/10.1134/S1995425508040073>
- Пешкова Г. А.** 2001. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука. 192 с. (**Peshkova G. A.** 2001. Florogenetic analysis of the steppe flora of the Southern Siberian Mountains. Novosibirsk: Nauka, 192 pp. [In Russian].)
- Повыдыш М. Н., Бобылева Н. С., Битюкова Н. В.** 2010. Род 29. *Oxytropis* DC. – Остролодочник. В кн.: Растительные ресурсы России. Т. 3. – СПб. – М.: КМК. С. 65–69. (**Povydysh M. N., Bobyleva N. S., Bityukova N. V.** 2010. Genus 29. *Oxytropis* DC. In: Plant Resources of Russia. Vol. 3. St. Petersburg-M.: KMK, pp. 65–69. [In Russian].)
- Положий А. В.** 1990. Остролодочки (*Oxytropis* DC., Fabaceae) секции *Lycotriche* Bunge во Флоре Сибири. В кн.: Новости систематики высших растений. Т. 27. – Л.: Наука. С. 94–99. (**Polozhiy A. V.** 1990. Generis *Oxytropis* DC. (Fabaceae) sectionis *Lycotriche* Bunge in Florae Sibiriae. In: Novosti sistematiki vysshikh rastenii (News of Systematics of Higher Plants). Vol. 27. L.: Nauka, pp. 94–99. [In Russian].)
- Положий А. В.** 1994. *Oxytropis* DC. В кн.: Флора Сибири. Т. 9. – Новосибирск: Наука. С. 74–151. (**Polozhiy A. V.** 1994. *Oxytropis* DC. In: Flora of Siberia. Vol. 9. Novosibirsk: Nauka, pp. 74–151. [In Russian].)
- Положий А. В.** 2003. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // *Ботанический журнал*. Т. 88. № 10. С. 55–59. (**Polozhiy A. V.** 2003. On the problem of the origin and evolution of the genus *Oxytropis* (Fabaceae). *Botanicheskii zhurnal* 88(10): 55–59. [In Russian].)
- Холина А. Б., Артюкова Е. В., Санданов Д. В., Хорева М. Г., Мочалова О. А., Андриянова Е. А., Якубов В. В., Колдаева М. Н., Селютин И. Ю.** 2025. Эндемичные виды *Oxytropis* секции *Orobia* Азиатской России: генетическое разнообразие и демографическая динамика // *Генетика*. Т. 61. № 10. С. 78–98. <https://doi.org/10.7868/S3034510325100074> (**Kholina A. B., Artyukova E. V., Sandanov D. V., Khoreva M. G., Mochalova O. A., Andrianova E. A., Yakubov V. V., Koldaeva M. N., Selyutina I. Yu.** 2025. Endemic *Oxytropis* species of the section *Orobia* in Asian Russia: genetic diversity and demographic dynamics. *Russian Journal of Genetics* 61(10): 1252–1271. <https://doi.org/10.1134/S1022795425700784>)
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Андриянова Е. А., Санданов Д. В., Селютин И. Ю., Хорева М. Г.** 20196. Генетическое разнообразие и филогенетические связи *Oxytropis evenorum* (Fabaceae) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластной ДНК // *Вестник СВНЦ ДВО РАН*. № 2. С. 117–125. (**Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Andrianova E. A., Sandanov D. V., Selyutina I. Yu., Khoreva M. G.** 2019. Genetic diversity and phylogenetic relationships of *Oxytropis evenorum* (Fabaceae) based on the data of sequencing the intergenic spacers of the chloroplast DNA. *Bulletin of the North-East Scientific Center of FEB RAS*: 117–125. [In Russian].) <https://doi.org/10.1134/S0016675819060055>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Колдаева М. Н., Санданов Д. В., Селютин И. Ю.** 2021a. Филогенетические связи видов Азиатской России подродов *Phacoxytropis* и *Tragacanthoxytropis* рода *Oxytropis* на основе полиморфизма маркеров хлоропластного и ядерного геномов // *Генетика*. Т. 57. № 9. С. 1039–1053. (**Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Koldaeva M. N., Sandanov D. V., Selyutina I. Yu.** 2021a. Phylogenetic relationships of the species of Asian Russia of the subgenera *Phacoxytropis* and *Tragacanthoxytropis* genus *Oxytropis* based on the polymorphism of markers of the chloroplast and nuclear genomes // *Russian Journal of Genetics* 57(9): 1042–1056.) <https://doi.org/10.31857/S0016675821090058>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Позднякова Т. Э.** 20216. Изменчивость хлоропластной ДНК видов *Oxytropis* секции *Polyadena* (Fabaceae) Азиатской России: популяционный анализ и филогенетические связи // *Известия РАН. Серия биологическая*. Т. 48. № 1. С. 19–29. (**Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Pozdnyakova T. E.** 2021b. Variability of chloroplast DNA of *Oxytropis* section *Polyadena* (Fabaceae) from Asian Russia: population analysis and phylogenetic relationships. *Biology Bulletin* 48(1): 16–25.) <https://doi.org/10.1134/S1062359021010076>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Санданов Д. В.** 2018. Современное состояние популяций эндемичных видов *Oxytropis* Байкальской Сибири и их филогенетические связи по данным секвенирования маркеров хлоропластной ДНК // *Генетика*. Т. 54. № 7. С. 795–806. (**Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Sandanov D. V.** 2018. Modern state of populations of endemic *Oxytropis* species from Baikal Siberia and their phylogenetic relationships based on chloroplast DNA markers. *Russian Journal of Genetics* 54(7): 805–815.) <https://doi.org/10.1134/S1022795418070050>

- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Санданов Д. В. 2019а. Дивергенция видов *Oxytropis* секции *Verticillares* (Fabaceae) степной флоры Байкальской Сибири на основе анализа хлоропластной ДНК // *Генетика*. Т. 55. № 6. С. 665–674. (Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Sandanov D. V. 2019a. The divergence of *Oxytropis* species of section *Verticillares* (Fabaceae) of the steppe flora of Baikal Siberia based on chloroplast DNA sequence data. *Russian Journal of Genetics* 55(6): 701–710.) <https://doi.org/10.1134/S1022795420040043>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Санданов Д. В., Андриянова Е. А. 2016. Филогенетические взаимоотношения видов *Oxytropis* DC. subg. *Oxytropis* и *Phacoxytropis* (Fabaceae) Азиатской России на основе анализа нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров хлоропластного генома // *Генетика*. Т. 52. № 8. С. 895–909. (Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Sandanov D. V., Andrianova E. A. 2016. Phylogenetic relationships of the species of *Oxytropis* DC. subg. *Oxytropis* and *Phacoxytropis* (Fabaceae) from Asian Russia inferred from the nucleotide sequence analysis of the intergenic spacers of the chloroplast genome. *Russian Journal of Genetics* 52(8): 780–793.) <https://doi.org/10.1134/S1022795416060065>
- Avise J. C. 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard University Press, 441 p.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1): 37–48.
- 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. *Diversity and Distribution* 25: 74–89. <https://doi.org/10.1111/ddi.12836>
- Bonfeld J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nucleic Acids Research* 23: 4992–4999. <https://doi.org/10.1093/nar/23.24.4992>
- Carvalho Y. G. S., Vitorino L. C., de Souza U. J. B., Bessa L. A. 2019. Recent trends in research on the genetic diversity of plants: implications for conservation. *Diversity* 11: 1–21. <https://doi.org/10.3390/d11040062>
- Excoffier L. 2004. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model. *Molecular Ecology* 13(4): 853–864. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.02004.x>
- Excoffier L., Lischer H. E. L. 2010. Arlequin suite v3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564–567.
- Fu Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147(2): 915–925. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
- Gitzendanner M. A., Soltis P. S. 2000. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. *American Journal of Botany* 87: 783–792.
- Gouy M., Guindon S., Gascuel O. 2010. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* 27: 221–224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
- Guo Ch., Zhang L., Zhao Q., Beckmann M., Phillips H., Meng H., Mo Ch., Mur L. A. J., He W. 2022. Host-species variation and environment influence endophyte symbiosis and mycotoxin levels in Chinese *Oxytropis* species. *Toxins* 14(181): 1–16. <https://doi.org/10.3390/toxins14030181>
- Huang C., Zhang Ch., Aruhan, Tsend-Ayush D., Li M., Xiao P. 2023. A preliminary pharmacophylogenetic study of medicinal plants from genus *Oxytropis* DC. *Chinese Medicine* 18(Suppl 1) (105): 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13020-023-00796-8>
- Jia X., Liu Y., Wang S. W., Ma J., Yu J., Yue X., Zhang Y., Wang X. Q. 2022. Screening of metabolic markers present in *Oxytropis* by UHPLC-Q-TOF/MS and preliminary pharmacophylogenetic investigation. *Frontiers in Plant Science* 13: 958460. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.958460>
- Kajtoch L., Cieslak E., Varga Z., Paul W., Mazur M. A., Sramko G., Kubisz D. 2016. Phylogeographic patterns of steppe species in Eastern Central Europe: a review and the implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 25: 2309–2339. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1065-2>
- Kholina A. B., Artyukova E. V., Sandanov D. V. 2025. Extremely high diversity in populations of *Oxytropis aciphylla* at northern boundary of its distribution range. *Plant Systematics and Evolution* 311: Article 19. <https://doi.org/10.1007/s00606-025-01944-3>

- 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* 149(2): 89–101. <https://doi.org/10.1007/s10709-021-00115-9>
- Li M. X., Lan Zh. H., Wei L. L., Zhang W. J., Zhang R. X., Jia Zh. P. 2012. Phytochemical and biological studies of plants from the genus *Oxytropis*. *Records of Natural Products* 6(1): 1–20.
- Librado P., Rozas J. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25(11): 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
- Miller M. A., Pfeiffer W., Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. LA: New Orleans. 1–7. <https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Plenk 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* 264: Article 151555. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151555>
- Posada D., Crandall K. A. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/14.9.817>
- Rogers A. R., Harpending H. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9(3): 552–569. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040727>
- Ronquist F., Huelsenbeck J. P. 2003. MrBAYES3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Sandanov D. V., Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Wang Zh. 2023. Genetic diversity of *Oxytropis* species from the center of the genus origin: insight from molecular studies. *Diversity* 15(2): 244. <https://doi.org/10.3390/d15020244>
- Selyutina I. Yu., Konichenko E. S., Dorogina O. V., Sandanov D. V. 2016. Genetic diversity of the endangered endemic milkvetch *Astragalus sericeocanus* Gontsch., Fabaceae from the Lake Baikal region. *Biochemical Systematics and Ecology* 68: 163–169. doi: 10.1016/j.bse.2016.07.011
- Shaw J., Lickey E. B., Beck J. T., Farmer S. B., Liu W., Miller J., Siripun K. C., Winder C. T., Schilling E. E., Small R. L. 2005. The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92: 142–166. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.1.142>
- Swofford D. L. 2003. PAUP (Phylogenetic analysis using parsimony). Version 4.04. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123(3): 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
- 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. *Frontiers in Plant Science* 13: Article 779989. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.779989>
- Wang B., Tian Zh., Lang Sh., Kong Q., Liu X., Chen Y., Hua M., Zhou Q., Yu X., Feng H., Wang F., Zhou H. 2024. The genus *Oxytropis* DC: application, phytochemistry, pharmacology, and toxicity. *Journal of Pharmacy and Pharmacology* 76: 1079–1114. <https://doi.org/10.1093/jpp/rgae048>
- 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. *Frontiers in Plant Science* 12: Article 681962. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>
- Wojciechowski M. F. 2005. *Astragalus* (Fabaceae): a molecular phylogenetic perspective. *Brittonia* 57: 382–396.
- Zhang Ch., Zhao Sh., Ablat A., Ding X., Hu W. 2025. The complete chloroplast genome of *Oxytropis monophylla* (Fabaceae): insights into genome features and evolutionary relationships. *Mitochondrial DNA Part B* 10(9): 826–830. <https://doi.org/10.1080/23802359.2025.2548846>
- Zhu X., Welsh S. L., Ohashi H. 2010. *Oxytropis* In: Wu Z-Y et al. (eds.). *Flora of China*. Vol. 10, pp. 453–500. (<http://www.efloras.org>)