

УДК 575.22: 582.736

DOI: 10.25221/2782-1978_2025_3_2

<https://elibrary.ru/zyohdr>

Быстрая радиация видов *Oxytropis* секции *Orobia* (Fabaceae) Азиатской России по данным анализа межгенных спейсеров хпДНК

Алла Борисовна Холина^{1✉}, Елена Вячеславовна Артюкова¹, Денис Викторович Санданов², Мария Геннадьевна Хорева³, Ольга Александровна Мочалова³, Елена Александровна Андриянова³, Валентин Васильевич Якубов¹, Марина Николаевна Колдаева⁴

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

³Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, 685000, Российская Федерация

⁴Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

✉ Автор-корреспондент, e-mail: kholina@biosoil.ru

Получена 1 августа 2025 г.; принята к публикации 3 сентября 2025 г.

Аннотация. Филогенетические отношения внутри секции *Orobia*, самой крупной в роде *Oxytropis* (Fabaceae), рассмотрены с использованием молекулярных методов. Обобщены оригинальные данные по изменчивости пластидных геномов 42 видов и подвидов из данной секции, распространённых в азиатской части России. Анализ нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-rnG* хпДНК 617 растений выявил 237 гаплотипов, из них 12 были общими для нескольких таксонов. Медианная сеть генеалогических связей гаплотипов представляет собой комплекс из восьми «звёздчатых» структур, в котором соседние гаплотипы связаны 1–2 мутационными переходами. Политомия филогенетических деревьев и характер генеалогических связей гаплотипов согласуются с гипотезой «взрывного» видообразования, что означает почти одновременное обособление многих филогенетических ветвей от общего предка с их последующей быстрой морфологической радиацией до уровня видов. В результате, виды секции *Orobia* связаны в единый генетический пул, хотя имеют чёткие морфологические различия. В ходе последующей диверсификации появились статистически поддерживаемые группы, занимающие терминальное положение в генеалогической сети, в частности, единственная чётко обособленная филетическая линия, сформированная гаплотипами *O. maydelliana*. Полученные данные позволяют опровергнуть утверждение о конспецифичности *O. sordida* и *O. maydelliana*. Однако взаимоотношения между большинством таксонов остаются неразрешёнными, в связи с чем исследование филогении секции *Orobia* следует продолжить с привлечением цитологических методов.

Ключевые слова: *Oxytropis*, *Orobia*, филогенетические связи, хлоропластная ДНК, «взрывное» видообразование, быстрая радиация.

Rapid radiation of *Oxytropis* species of the section *Orobia* (Fabaceae) from Asian Russia based on cpDNA intergenic spacer analysis

Alla B. Kholina^{1✉}, Elena V. Artyukova¹, Denis V. Sandanov², Mariya G. Khoreva³, Olga A. Mochalova³, Elena A. Andrianova³, Valentin V. Yakubov¹, Marina N. Koldaeva⁴

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

³Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000, Russian Federation

⁴Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690024, Russian Federation

✉ Corresponding author, e-mail: kholina@biosoil.ru

Received August 1, 2025; accepted September 3, 2025

Abstract. Phylogenetic relationships within the section *Orobia*, the largest section of the genus *Oxytropis* (Fabaceae), are investigated using molecular methods. Original data on plastid genome variability in 42 species and subspecies from this section, distributed across the Asian part of Russia, are summarized. Analysis of nucleotide polymorphism in the cpDNA intergenic spacers *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG* from 617 plants revealed 237 haplotypes, of which 12 were shared by multiple taxa. The median network of haplotype genealogical relationships comprises a complex of eight star-like structures, where neighboring haplotypes are linked by 1–2 mutational steps. The observed polytomy in phylogenetic trees and the pattern of haplotype genealogical connections are consistent with the hypothesis of “explosive” speciation, indicating an almost simultaneous divergence of many phylogenetic lineages from a common ancestor followed by rapid morphological radiation to the species level. Consequently, species within the section *Orobia* form a single genetic pool despite exhibiting clear morphological differences. During subsequent diversification, statistically supported clades emerged, occupying terminal positions in the genealogical network; notably, a single well-defined phyletic lineage formed by *O. maydelliana* haplotypes. The data refute the hypothesis of conspecificity between *O. sordida* and *O. maydelliana*. However, relationships among most taxa remain unresolved, suggesting that further phylogenetic studies of the section *Orobia* should be continued, including the application of cytological methods.

Keywords: Fabaceae, *Oxytropis*, *Orobia*, phylogenetic relationships, chloroplast DNA, “explosive” speciation, rapid radiation.

Введение

Секция *Orobia* Bunge подрода *Oxytropis* DC. с ее огромным дизъюнктивным евразийско-американским ареалом является самой крупной секцией рода *Oxytropis* DC. (Fabaceae). Основным местом распространения видов секции считаются горы Северной и Центральной Азии, Арктика и Дальний Восток. В Северной Америке виды секции представлены в основном в Скалистых горах. По мнению А. В. Положий (1965, 2003), центром первичного развития видов секции *Orobia* был, вероятно, высокогорный пояс Алтае-Саянского региона. Предположительно, зарождение секции происходило в конце плиоцена – начале плейстоцена, в период интенсивного альпийского орогенеза на юге Сибири, что послужило толчком к видообразованию, и уже в начале плейстоцена началась миграция видов к югу, востоку и северу (Положий 1965, 2003). В эпоху максимального оледенения плейстоцена высокогорные и наиболее устойчивые к холодному климату горно-степные виды расселились на перигляциальных пространствах, некоторые из них продвигались далеко к северу, до окраины Таймырского ледника и территории Эоарктики (неоледеневшего северо-востока Сибири), где зарождались новые виды (Положий 1965, 2003). Так, вторым крупнейшим центром видообразования стал азиатский сектор Мегаберингии (северо-восток Азии) (Положий 2003; Yurtsev 1999). Секция *Orobia* включает около 110 видов в Европе, Азии и Северной Америке; в Азиатской России распространены 58 таксонов (Малышев 2008а). По данным Флоры Китая (Zhu et al. 2010), секция включает около 70 видов. Имеются противоречия между классификационными схемами разных авторов, а также спорные мнения в определении статуса отдельных видов. Мы придерживаемся системы видов по Л. И. Малышеву (Малышев 2008а).

Ранее нами был изучен ряд видов секции *Orobia* (Холина и др. 2016, 2019, 2023; Козыренко и др. 2020) на основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК (хпДНК). Установленные различия в хлоропластном геноме позволили подтвердить самостоятельность видов *O. ruthenica* Vass. и *O. kunashiriensis* Kitam. (Козыренко и др. 2020), а также видовой статус *O. vassilczenkoi* Jurtzev (Холина и др. 2023). В ходе анализа генеалогических связей гаплотипов видов *Oxytropis* (Холина и др. 2016) были выявлены статистически поддержанные группы, образованные парами видов секции *Orobia*: *O. adamsiana* (Trautv.) Jurtzev и *O. czekanowskii* Jurtzev (Bootstrap

Percentage (BP) 75%); *O. ambigua* (Pall.) DC. и *O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. (BP 99%); *O. hidakamontana* Miyabe et Tatew. и *O. retusa* Matsum. (BP 93%). Изучение генетического разнообразия и филогенетических связей *O. evenorum* Jurtz. et Khokhr. (Холина и др. 2019) позволило уточнить статус этого таксона в отношении морфологически сходных видов *O. maydelliana* Trautv. и *O. ochotensis* Bunge. Было подтверждено мнение авторов (Юрцев, Хохряков 1977; Юрцев 1986) о гибридогенном происхождении *O. evenorum* (*O. ochotensis* × *O. dorogostajskii* Kuzen.) с участием *O. ochotensis* и опровергнуто предложение (Якубов, Чернягина 2004) рассматривать *O. evenorum* в качестве внутривидовой формы *O. maydelliana*. Относительно статуса последнего таксона также существуют разные мнения. Так, на основе анализа 47 качественных морфологических признаков Л. И. Малышев (2008б) обнаружил, что виды *O. sordida* и *O. maydelliana* очень близки (различие составило только 21%), и предложил понизить ранг последнего до подвида: *O. sordida* subsp. *maydelliana* (Trautv.) Malyshev.

Принимая во внимание, что обособление группы бобовых, в которую входят *Astragalus* L. и *Oxytropis*, произошло около 39 млн лет назад (конец эоцена–начало олигоцена) (Lavin et al. 2005), можно сказать, что дивергенция рода *Oxytropis* была относительно недавней. Предковые формы *Oxytropis* появились на границе миоцена–плиоцена около 5.6 млн лет назад (Положий 2003; Shavvon et al. 2017) в ходе эволюции древних видов рода *Astragalus* L. подрода *Phaca* (L.) Bunge (Положий 1965, 2003), и наиболее близки к ним виды *Oxytropis* подрода *Phacoxytropis* Bunge (Положий 1965, 2003). Последнее было нами подтверждено в ходе анализа риботипов ITS ядерной ДНК при изучении видов трёх подродов *Oxytropis*, *Phacoxytropis* и *Tragacanthoxytropis* Vass. (Холина и др. 2021): в генеалогической сети риботипы видов подрода *Phacoxytropis* занимали базальное положение, наиболее близкое к внешней группе, представленной *Astragalus davuricus* (Pall.) DC., что указывает на их более древнее происхождение, тогда как риботипы представителя секции *Orobia* *O. ochotensis* занимали терминальное положение, что указывает на более недавнее их происхождение. Относительно недавнее происхождение видов секции *Orobia* подтвердилось и данными хпДНК в ходе изучения генетического разнообразия видов *Oxytropis* в центре происхождения рода (Sandanov et al. 2023): в генеалогической сети гаплотипов базальное положение занимала гаплогруппа, включающая гаплотипы видов подродов *Phacoxytropis* и *Tragacanthoxytropis* и секции *Xerobia* Bunge, тогда как гаплотипы шести видов секции *Orobia* находились в гаплогруппах более позднего происхождения.

Настоящее исследование является заключительным этапом в изучении видов *Oxytropis* секции *Orobia* Азиатской России, в котором обобщены все полученные нами ранее данные (Холина и др. 2016, 2019, 2023; Козыренко и др. 2020). Цель – уточнить филогенетические взаимоотношения видов *Oxytropis* секции *Orobia* Азиатской России на основе реконструкции генеалогических связей гаплотипов по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-rnG* хпДНК.

Материал и методы

Материалом служили 617 растений из 114 природных местонахождений 42 видов и подвигов *Oxytropis* секции *Orobia* (таблица, рис. 1). Названия таксонов приведены согласно обработке Л. И. Малышева (2008а), за исключением *O. ruthenica* (Павлова 1989). Места хранения ваучерных образцов указаны в таблице. Распространение исследованных видов секции *Orobia* в Азиатской России и места сбора растений

Таблица. Изученные популяции 42 видов и подвидов *Oxytropis* секции *Orobia*, место произрастания, размер выборки, код популяции и гаплотипы.

Table. Studied populations of 42 *Oxytropis* species and subspecies of the section *Orobia*, place of growth, sample size, population code, and haplotypes.

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
<i>O. adamsiana</i> (Trautv.) Jurtzev			
1. Центральный Таймыр, горы Бырранга, бух. Ледяная оз. Таймыр (1) MW*	ADAM1	U37	Холина и др. 2023
2. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окрестности оз. Аян (3) MW*	ADAM2	U37	Холина и др. 2023
3. Юго-Восточный Таймыр, р. Фомич, оз. Бессточное (1) MW*	ADAM3	U38	Холина и др. 2023
4. Юго-Восточный Таймыр, р. Котуй в р-не устья р. Медвежья (1) МНА*	ADAM4	U39 (=H11)	Холина и др. 2023; (Холина и др. 2016)
5. Бурятия, окрестности пос. Уакит, левобережье р. Уакит (10) NSK*, UUDE*	ADAM5	U40–U47	Холина и др. 2023
<i>O. ajanensis</i> subsp. <i>semiglobosa</i> (Jurtzev) N. S. Pavlova			
1. Центральная Чукотка, правобережье р. Кувет, руч. Волчок (1) LE*	AJAN1	H35	Холина и др. 2016
2. Магаданская обл., окрестности Атарганской косы (9) МАГ*	AJAN2	B1	Данные авторов
<i>O. alpina</i> Bunge			
1. Алтай, долина р. Тархата (1) МНА*	ALP1	H12	Холина и др. 2016
2. Алтай, плато Укок, правобережье р. Жумалы (7) NSK*	ALP2	B67–B70	Данные авторов
<i>O. altaica</i> (Pall.) Pers.			
1. Тыва, хр. акад. Обручева, верховья р. Улуч-О (1) KRAS*	ALT1	B71	Данные авторов
2. Алтай, хребет Чихачева, р. Ярлы-Амры (2) MW*	ALT2	B72	Данные авторов
<i>O. ambigua</i> (Pall.) DC.			
1. Алтай, Северо-Чуйский хребет, долина р. Актру (1) МНА*	AMB	H13	Холина и др. 2016
<i>O. ammophila</i> Turcz.			
1. Красноярский край, г. Красноярск, Академгородок (1)	AMM	H14	Холина и др. 2016
<i>O. arctica</i> subsp. <i>taimyrensis</i> Jurtzev			
1. Юго-Восточный Таймыр, север Анабарского плато, р. Эричка (1) MW*	ATAIM1	B2	Данные авторов
2. Восточный Таймыр, окрестности слияния реки Б. Лесная Рассоха и Новая (1) MW*	ATAIM2	B3	Данные авторов
3. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана оз. Аян, р. Амнундакта (1) MW*	ATAIM3	B4	Данные авторов
4. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окрестности оз. Аян, р. Гулэма (1) MW*	ATAIM4	B5	Данные авторов
<i>O. argentata</i> (Pall.) Pers.			
1. Горный Алтай, окрестности с. Балыкча, долина р. Чулышман (1) МНА*	ARG	H15	Холина и др. 2016

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
<i>O. calcareorum</i> N. S. Pavlova			
1. О-в Сахалин, юг Восточно-Сахалинского хребта, г. Вайда (9) VLA*	CAL	B6 (=H16), B7–B9	Данные авторов; (Холина и др. 2016)
<i>O. campanulata</i> Vass.			
1. Красноярский край, окрестности с. Замятино (1) KRAS*	CAM1	H17	Холина и др. 2016
2. Алтай, окрестности г. Барнаул (9) VGBI*	CAM2	B10–B17	Данные авторов
<i>O. candicans</i> (Pall.) DC.			
1. Красноярский край, окрестности с. Погорелка (1) KRAS*	CAN	H20	Холина и др. 2016
<i>O. czezanowskii</i> Jurtzev			
1. Юго-Восточный Таймыр, Афанасьевские озера (1) MHA*	CZEK1	H21	Холина и др. 2016
2. Юго-Восточный Таймыр, р. Фомич у устья р. Талыгыр-Юрх (1) MW*	CZEK2	B2	Данные авторов
3. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, р. Эричка (1) MW*	CZEK3	B18	Данные авторов
4. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окрестности оз. Аян (2) MW*	CZEK4	B5, B19	Данные авторов
<i>O. darpirensis</i> Jurtzev et Khokhr.			
1. Республика Саха (Якутия), окрестности оз. Дарпир, руч. Бемяк (8) MAG*	DAR1	B20	Данные авторов
2. Магаданская обл., бассейн р. Омудевка, устье р. Харкиндя (8) MAG*	DAR2	B20	Данные авторов
3. Магаданская обл., долина р. Уочат (8) MAG*	DAR3	B20, B21	Данные авторов
4. Магаданская обл., верховья Таскана, руч. Веселый (1) MAG*	DAR4	B21	Данные авторов
<i>O. erecta</i> Kom.			
1. Камчатский край, Авачинский залив (16) MW*	EKAZ	H16, H17, H18	Козыренко и др. 2020
2. Камчатский край, влк. сопка Плоская (1) MW*	EKAP	H19	Козыренко и др. 2020
3. Камчатский край, влк. Авачинская сопка (1) MW*	EKAA	H17	Козыренко и др. 2020
4. Камчатский край, оз. Толмачева (1) MW*	EKAT	H20	Козыренко и др. 2020
<i>O. evenorum</i> Jurtzev et Khokhr.			
1. Камчатский край, окрестности пос. Эссо, перевал Гаргачан (3)	KAM	H7	Холина и др. 2019
2. Магаданская обл., окрестности г. Магадан, верховья р. Медвежка (3)	MEDV	H8, H9	Холина и др. 2019
3. Магаданская обл., о-в Недоразумения, берег Охотского моря (1)	EVE	H8	Холина и др. 2019
4. Магаданская обл., верховья р. Ола (11) UUN*	OLA	H10–H13	Холина и др. 2019

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
5. Магаданская обл., Ольское плато (13) UUN*	OPL	H13–H16	Холина и др. 2019
6. Магаданская область, мыс Атарган (8) UUN*	ATA	H15, H17–H20	Холина и др. 2019
7. Магаданская область, перевал Арманский (10) UUN*	ARM	H8, H21	Холина и др. 2019
<i>O. hidakamontana</i> Miyabe et Tatew.			
1. Курильские о-ва, о-в Шикотан, г. Шикотан (2)	HID	H24	Холина и др. 2016
<i>O. ircutensis</i> M. Pop.			
1. Бурятия, окрестности с. Аршан, берег р. Кынгарга (9) UUN*	IRCUT	B22–B25	Данные авторов
<i>O. itoana</i> Tatew.			
1. Курильские о-ва, о-в Итуруп, бух. Осенняя (1) МНА	ITO	H32	Холина и др. 2016
<i>O. kunashiriensis</i> Kitam.			
1. Курильские о-ва, о. Кунашир, мыс Ловцова (2)	KUN	H39	Козыренко и др. 2020
<i>O. kusnetzovii</i> Kryl. et Steinb.			
1. Хакасия, пос. Приисковый, р. Верка (1) KRAS*	KUSN	H26	Холина и др. 2016
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>tschukotcensis</i> Jurtzev			
1. Юго-Восточный Таймыр, окрестности с. Хатанга (1) MW*	LSUBAR	B26	Данные авторов
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>tschukotcensis</i> Jurtzev			
1. Чукотка, г. Рудная, р. Средний Пэнвэльвеем (7) MAG*	LEU1	B27–B32	Данные авторов
2. Магаданская обл., окрестности оз. Урультун (11)	LEU2	B33–B39	Данные авторов
3. Магаданская обл., окрестности оз. Малык, руч. Миссурно (12) MAG*	LEU3	B40–B43	Данные авторов
4. Магаданская обл., окрестности оз. Малык (11) MAG*	LEU4	B35, B36, B43–B50	Данные авторов
5. Чукотка, междуречье реки Рытгылвеем и Спокойная (1) MAG*	LEU5	B51	Данные авторов
6. Чукотка, р. Великая, истоки руч. Бурного (1) MAG*	LEU6	B51	Данные авторов
<i>O. litoralis</i> Kom.			
1. Камчатский край, северо-восточная часть п-ова Камчатка (1) VLA*	LKAM	H10	Козыренко и др. 2020
2. Камчатский край, окрестности Крутоберегово, оз. Нерпичье (1) VLA*	LKAN	H10	Козыренко и др. 2020
<i>O. maydelliana</i> Trautv.			
1. Камчатский край (материковая часть), р. Пенжина (11) VLA*	MAYD1	B73–B76	Данные авторов

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
2. Камчатский край (материковая часть), хр. Каменный (11) VLA*	MAYD2	B77, B78	Данные авторов
3. Чукотка, г. Рудная, р. Средний Пэнвэльве-ем (6) MAG*	MAYD3	B79, B80	Данные авторов
4. Чукотка, окрестности оз. Тытыль (северная часть) (8) MAG*	MAYD4	B79, B81	Данные авторов
5. Чукотка, южный берег оз. Тытыль (8) MAG*	MAYD5	B79	Данные авторов
6. Чукотка, окрестности аэропорта г. Анадырь (пос. Угольные Копи) (10) MAG*	MAYD6	B82	Данные авторов
7. Чукотка, левый берег р. Курупка (5) MAG*	MAYD7	B83	Данные авторов
8. Чукотка, перевал между реками Гетлянен и Марич (7) MAG*	MAYD8	B83, B84	Данные авторов
9. Восточная часть Чукотского п-ова, оз. Коолень (1) LE*	MAYD9	H27	Холина и др. 2016
<i>O. nivea</i> Bunge			
1. Алтай, хр. Чихачева, оз. Длинное (1) NSK*	NIV	B52	Данные авторов
<i>O. ochotensis</i> Bunge			
1. Камчатский край, влк. Ключевская сопка (10)	OKAK	H1–H3	Козыренко и др. 2020
2. Камчатский край, влк. сопка Плоская (14) VLA*	OKAP	H1, H2	Козыренко и др. 2020
3. Камчатский край, влк. Авачинская сопка (14) VLA*	OKAA	H4–H7	Козыренко и др. 2020
4. Камчатский край, окрестности г. Усть-Камчатск, склон горы Увальная (1) VLA*	OKAU	H8	Козыренко и др. 2020
5. Камчатский край, среднее течение р. Радуга (1) VLA*	OKAR	H9	Козыренко и др. 2020
6. Камчатский край, горы Камчатского мыса, истоки р. Угловая (1) VLA*	OKAM	H10	Козыренко и др. 2020
7. Магаданская обл., окрестности пос. Оротук (10) MAG*	OMAO	H11	Козыренко и др. 2020
8. Магаданская обл., окрестности пос. Буркандья (3) MAG*	OMAB	H12, H13	Козыренко и др. 2020
9. Магаданская обл., окрестности пос. Штурмовой (1) MAG*	OMAS	H14	Козыренко и др. 2020
10. Магаданская обл., окрестности пос. Мадаун, гора Лебединая (1) MAG*	OMAM	H15	Козыренко и др. 2020
<i>O. popoviana</i> Peschkova			
1. Бурятия, окрестности с. Бараты (9) UUH*	POP1	B53–B56	Данные авторов
2. Бурятия, окрестности с. Ягодное (8) UUH*	POP2	B53, B57	Данные авторов

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
<i>O. recognita</i> Bunge			
1. Алтай, левобережье р. Джазатор (10) NSK*	RECOG1	B85–B89	Данные авторов
2. Алтай, плато Укок (8) NSK*	RECOG2	B87, B90–B96	Данные авторов
<i>O. retusa</i> Matsum.			
1. Курильские о-ва, о-в Парамушир, бухта Шелехова (2)	RET1	H30, H31	Холина и др. 2016
2. Курильские о-ва, о-в Матуа (2)	RET2	B58	Данные авторов
<i>O. ruthenica</i> Vass.			
1. Приморский край, о. Русский, мыс Тобизина (17) VBG1*	RRUT	H21	Козыренко и др. 2020
2. Приморский край, о. Русский, мыс Вятлина (17) VLA*	RRUV	H21–H23	Козыренко и др. 2020
3. Приморский край, о. Попова, бух. Пограничная (14) VBG1*	RPOP	H23, H24	Козыренко и др. 2020
4. Приморский край, о. Путятина, западный берег (19) VBG1*	RPUZ	H25–H29	Козыренко и др. 2020
5. Приморский край, о. Путятина, восточный берег (13) VBG1*	RPUV	H27, H30	Козыренко и др. 2020
6. Приморский край, окрестности пос. Амгу (6) VBG1*	RAMG	H31, H32	Козыренко и др. 2020
7. Приморский край, окрестности пос. Врангель, мыс Каменского (13)	RVRA	H32–H38	Козыренко и др. 2020
<i>O. sachalinensis</i> Miyabe et Tatew.			
1. О. Сахалин, п-ов Шмидта, р. Талики (1)	SACH	H34	Холина и др. 2016
<i>O. sajanensis</i> Jurtzev			
1. Бурятия, окрестности с. Монды (9) UUH*	SAJAN	B23, B25, B97–B99	Данные авторов
<i>O. sordida</i> (Willd.) Pers.			
1. Бурятия, окрестности с. Ина (8) UUH*	SORD1	H1–H5	Холина и др. 2019
2. Юго-Восточный Таймыр, среднее течение р. Полигай (1) MW*	SORD2	B100	Данные авторов
3. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, устье р. Котуйкан (1) MW*	SORD3	B101	Данные авторов
<i>O. sordida</i> subsp. <i>arctolenensis</i> Jurtzev			
1. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, р. Эричка (1) MW*	SARCT	B59	Данные авторов
<i>O. sordida</i> subsp. <i>schamurinii</i> Jurtzev			
1. Чукотка, о-в Врангеля, бух. Сомнительная (2) MAG*	SSCHA	H22, H23	Холина и др. 2019
<i>O. strobilacea</i> Bunge			
1. Бурятия, окрестности с. Заиграево (5) UUH*	STR1	U1–U3	Холина и др. 2023
2. Бурятия, окрестности с. Комсомольское (10) UUH*	STR2	U1–U7	Холина и др. 2023

Вид, местонахождение популяции (число образцов) Species, place of growth (sample number)	Код популяции Population code	Гаплотип Haplotype	Источник Source
3. Бурятия, окрестности с. Майск (15) УУН*	STR3	U8–U18	Холина и др. 2023
4. Бурятия, Джергинский заповедник, ур. Укшаки (5) УУН*	STR4	U19–U23	Холина и др. 2023
5. Бурятия, окрестности с. Торы (6) УУН*	STR5	U24–U26	Холина и др. 2023
6. Бурятия, окрестности с. Монды, берег р. Аерхан (3) УУН*	STR6	U27–U29	Холина и др. 2023
7. Бурятия, окрестности с. Зун-Мурино (11) УУН*	STR7	U26, U27, U30–U36	Холина и др. 2023
<i>O. sulphurea</i> (Fisch. ex DC.) Ledeb.			
1. Казахстан, хр. Рассыпной Белок (1) NSK*	SULPH	B102	Данные авторов
<i>O. suprajensis</i>** Kuvajev et Sonnikova			
1. Красноярский край, Саяно-Шушенский заповедник (1) KRAS*	SUPR1	H42	Холина и др. 2016
2. Красноярский край, долина Саянского водохранилища (1) KRAS*	SUPR2	H42	Холина и др. 2016
<i>O. sylvatica</i> (Pall.) DC.			
1. Бурятия, окрестности с. Удинск (12) УУН*	SYLVAT	B60–B62 (=S1–S3), B63–B65	Данные авторов; (Холина и др. 2018)
<i>O. tichomirovii</i> Jurtzev			
1. Восточный Таймыр, г. Тарелка, р. Нижняя Жданиха (1) MW*	TICH	B66	Данные авторов
<i>O. todomoshiriensis</i> Miyabe et Miyake			
1. Южный Сахалин, о. Монерон (1) LE*	TODOM	H43	Холина и др. 2016
<i>O. vassilczenkoi</i> Jurtzev			
1. Магаданская обл., окрестности пос. Тал-Юрях, долина р. Аркагала (14) MAG*	VAS1	U48–U52	Холина и др. 2023
2. Магаданская обл., долина р. Правые Имляки (1) MAG*	VAS2	U51 (=H46)	Холина и др. 2023 (Холина и др. 2016)
3. Чукотка, пойма р. Ярковеем (9) MAG*	VAS3	U51, U53–U57	Холина и др. 2023
4. Камчатский край, хр. Ветвейский, г. Сейна-нав (13) VLA*	VAS4	U58–U65	Холина и др. 2023

Примечание. *Акроним гербария: KRAS – Гербарий КГПУ, Красноярск; LE – Гербарий высших растений БИН РАН, Санкт-Петербург; MAG – Гербарий ИБПС ДВО РАН, Магадан; MHA – Гербарий ГБС РАН, Москва; MW – Гербарий МГУ, Москва; NS – Гербарий им. И. М. Красноборова ЦСБС СО РАН, Новосибирск; NSK – Гербарий им. М. Г. Попова ЦСБС СО РАН, Новосибирск; UUDE – Научный Гербарий БГУ, Улан-Удэ; УУН – Гербарий ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ; VBG1 – Гербарий БСИ ДВО РАН, Владивосток; VLA – Биоресурсная коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (рег. номер 2797657), Владивосток.

Note. * Herbarium acronyms: KRAS – Herbarium of Krasnoyarsk State Pedagogical University (KSPU), Krasnoyarsk; LE – Herbarium of Higher Plants, Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (BIN RAS), St. Petersburg; MAG – Herbarium of the Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (IBPN FEB RAS), Magadan; MHA – Herbarium of the Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences (MBG RAS), Moscow; MW – Herbarium of Moscow State University, Moscow; NS – I. M. Krasnoborov Herbarium, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (CSBG SB RAS), Novosibirsk; NSK – M. G. Popov Herbarium, CSBG SB RAS,

Novosibirsk; UUDE – Scientific Herbarium of Buryat State University (BSU), Ulan-Ude; UUH – Herbarium of the Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (IGEB SB RAS), Ulan-Ude; VBG – Herbarium of the Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (BGI FEB RAS), Vladivostok; VLA – Bioresource Collection of the Federal Scientific Center of East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS (reg. no. 2797657), Vladivostok.

(рис. 1) приведены по данным Д. В. Санданова с соавторами (Sandanov et al. 2021, 2022).

Препараты тотальной ДНК выделены из листьев растений с помощью СТАВ-буфера по методике (Генная ... 1991) с небольшими модификациями (Артюкова и др. 2004). Амплификацию трёх регионов хлДНК *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

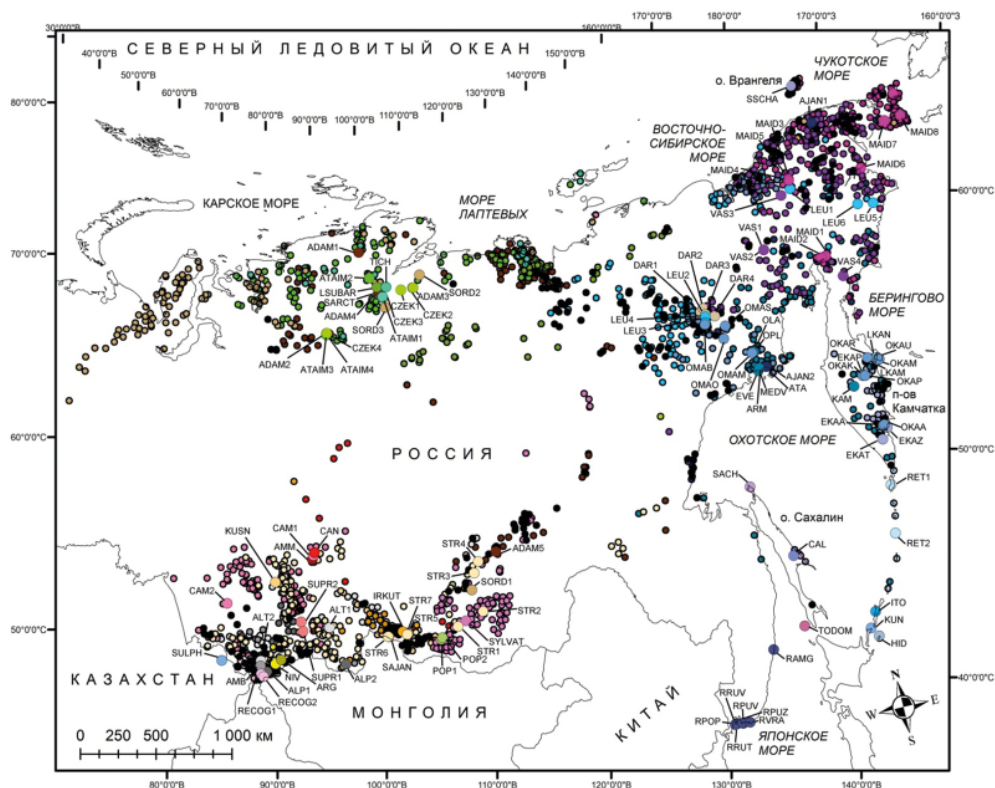


Рис. 1. Распространение видов секции *Orobia* в Азиатской России по данным Санданова с соавторами (Sandanov et al. 2021, 2022). Местонахождения видов отмечены кружками: виды, исследованные в данной работе, окрашены соответственно цветовой гамме гаплотипов этих видов на рис. 3, места сбора растений обозначены кружками большего размера; не включённые в работу виды обозначены черными кружками. Часть точек, обозначающих места сбора растений, перекрывается, что связано с близким расположением популяций. Коды популяций см. в таблице.

Fig. 1. Distribution of species of the section *Orobia* in Asian Russia according to Sandanov et al. (2021, 2022). Species locations are marked with circles: those studied in this work are colored according to the haplotype color scheme shown in Fig. 3, with collection sites indicated by larger circles; species not included in this study are shown as black circles. Some points indicating collection sites overlap due to the close proximity of populations. Population codes are listed in Table.

на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, USA), затем редактировали и собирали с помощью пакета программ Staden Package 1.5 (Bonfeld et al. 1995). Для каждого образца последовательности регионов выравнивали в программе SeaView 4.7 (Gouy et al. 2010) и объединяли в DnaSP v. 5.0 (Librado, Rozas 2009). Выявленные гаплотипы были депонированы в DDBJ/ENA/Genbank – INSDC, номера доступа приведены в соответствующих работах (Холина и др. 2016, 2018, 2019, 2023; Козыренко и др. 2020). Для филогенетических анализов использовали матрицу объединённых последовательностей гаплотипов трёх регионов хпДНК, из которой был удален полиморфизм длин моно- и динуклеотидного повторов. Филогенетический анализ последовательностей проводили методами максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) и максимальной экономии (Maximum Parsimony, MP) с помощью пакета программ RAUP v. 4.0b10 (Swofford 2003). Для ML и MP анализов применяли эвристический поиск оптимальной топологии. Оптимальную модель эволюции нуклеотидных последовательностей для ML анализа выбирали в программе Modeltest v. 3.06 (Posada, Crandall 1998) с использованием иерархических тестов. Статистическую достоверность порядка ветвления оценивали с помощью бутстреп-анализа 1000 альтернативных деревьев (Bootstrap Percentage, BP,%). Значения BP менее 50% не рассматривались и не указаны на рисунке. Генеалогические связи гаплотипов анализировали методом медианного соединения (Median-Joining, MJ) в программе Network v. 5.0 (Bandelt et al. 1999), кодируя каждую делецию или вставку, независимо от их размера, как единичное мутационное событие. В качестве внешней группы использовали полученные нами ранее для *O. glabra* (Lam.) DC. секции *Mesogaea* Bunge подрода *Phacoxytropis* Bunge (Козыренко и др. 2020) нуклеотидные последовательности *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG* хпДНК (номера доступа в GenBank LT856572, LT856585, LT856598 соответственно). Выбор данного вида обусловлен тем, что виды секции *Mesogaea*, включая *O. glabra*, по морфологическим признакам и экологии наиболее близки предковой форме, происходящей от древних видов рода *Astragalus* (Положий 1965, 2003).

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

Результаты

В результате изучения генетического разнообразия 617 растений 42 видов и подвидов *Oxytropis* секции *Orobia* по данным нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК выявлено 237 гаплотипов (таблица). Из них 12 гаплотипов были идентичны для нескольких видов: 1) U37 *O. adamsiana* и B19 *O. czeakanowskii*; 2) U39 *O. adamsiana*, B5 у *O. arctica* subsp. *taiyrensis* и *O. czeakanowskii*; 3) B2 у *O. arctica* subsp. *taiyrensis* и *O. czeakanowskii*; 4) H20 *O. candicans* и U14 *O. strobilacea*; 5) B23 у *O. ircutensis* и *O. sajanensis*; 6) B25 у *O. ircutensis* и *O. sajanensis*; 7) H10 у *O. litoralis* и *O. ochotensis*; 8) B52 *O. nivea* и H12 *O. alpina*; 9) H31 у *O. retusa* и H31 *O. ruthenica*; 10) H21 *O. ruthenica* и U8 *O. strobilacea*; 11) B61 (=S2) *O. sylvatica* и U1 *O. strobilacea*; 12) B65 *O. sylvatica* и U3 *O. strobilacea*. Для филогенетических анализов из объединённой матрицы 237 гаплотипов был удалён полиморфизм длин моно- и динуклеотидного повторов. В результате получилось 79 гаплотипов (они пронумерованы в данной работе, как H1–H79 и приведены только на рис. 2, 3), из них 15 были общими для нескольких видов: 10 гаплотипов (H7, H10, H13, H29, H32, H43, H50, H53–H55) – для двух видов, H1 – для трех, H2 и H17 – для четырех, H18 – для пяти, H19 – для шести видов.

Реконструкция филогенетических отношений видов секции *Orobia* показала, что деревья, построенные разными методами, не отличаются по топологии. На МР-дереве (рис. 2) взаимоотношения между большинством таксонов являются неразрешёнными. Однако имеется 11 статистически поддержанных групп (BP>50%), из которых пять групп с высоким (BP>90%) или умеренным уровнем поддержки (BP>70%): группа 1 включает гаплотипы четырех видов Южной Сибири *O. kusnetzovii*, *O. ambigua*, *O. recognita* и *O. sulphurea* (91/92 – индексы бутстрепа для МР и ML, соответственно); группа 2 – гаплотипы двух видов с п-ова Таймыр *O. arctica subsp. taimyrensis* и *O. tichomirovii* (85/90); группа 3 – все гаплотипы *O. maydelliana* (86/87); группа 4 – гаплотипы *O. popoviana* (74/77); группа 5 – гаплотипы видов *O. itoana* и *O. kunashiriensis* с Курильских о-вов (73/73).

Для уточнения филогенетических отношений между видами *Oxytropis* секции *Orobia* была построена медианная сеть генеалогических связей гаплотипов (рис. 3), в которой соседние гаплотипы связаны, в основном, 1–2 мутационными переходами. В сети можно выделить восемь «звёздчатых» структур с одним из гаплотипов (H2, H13, H17–H19, H28, H50 и H78) в центре, а в нижней части – гаплогруппу, включающую только гаплотипы близкородственных видов северо-востока Азии. Большинство видов в этой гаплогруппе Б. А. Юрцев (Юрцев, Хохряков 1977; Юрцев 1986) относил к комплексу *O. campestris* (L.) DC. sensu lato: *O. maydelliana* (H61–H65), *O. evenorum* (H19, H21–H23), *O. darpirensis* (H18), *O. ochotensis* (H18, H19, H33–H37) и виды родства последнего – *O. erecta* (H18–H20) и *O. litoralis* (H18), а также близкий к этому комплексу *O. vassilczenkoi* (H2, H18, H19, H57). Следует отметить, что внутри этой гаплогруппы только гаплотипы *O. maydelliana* образуют чётко обособленную ветвь в соответствии с таксономической принадлежностью (рис. 3). Отчётливой географической закономерности в распределении гаплотипов в сети не обнаружено. Одиннадцать статистически поддержанных групп гаплотипов, выявленных в МР и ML анализах (рис. 2), в медианной сети расположены на концах ветвей (рис. 3).

Обсуждение

У ряда представителей семейства Fabaceae отмечен процесс быстрой радиации молодых видов или так называемое «взрывное» видообразование, в результате которого сразу несколько видов отделяются от общего предка и, несмотря на чёткие морфологические различия, могут мало различаться генетически. На филогенетических деревьях, полученных с использованием маркёров ядерного и хлоропластного геномов, это выражается в виде политомии, как это было показано для видов *Hedysarum* L. крупной подсекции *Crinifera* (Boiss.) B. Fedtsch. секции *Multicaulia* (Boiss.) B. Fedtsch. (Juramurodov et al. 2023), видов *Pultenaea* Sm. (Orthia et al. 2005), видов *Sophora* L. секции *Edwardsia* Salisb. (Shepherd, Heenan 2017), видов *Astragalus* секций *Caprini* DC. (Riahi et al. 2011) и *Hymenostegis* Bunge (Bagheri et al. 2017), а также для ряда видов *Oxytropis* (Холина и др. 2016; Shavvon et al. 2017) и в настоящей работе у видов секции *Orobia*. В большинстве этих случаев «взрывное» видообразование, приводящее к быстрым изменениям морфологических признаков, которые не в равной степени сопровождаются изменениями в области нейтральных маркёров, происходит в условиях активного орогенеза. Это сопровождается географической изоляцией и значительной дифференциацией микросред в местах обитания новых видов (Hughes, Atchison 2015; Shavvon et al. 2017; Juramurodov et al. 2023). С другой стороны, диверсификация видов, населяющих степи, расположенные в предгорных депрессиях, впадинах, межгорных котловинах, в значительной степени

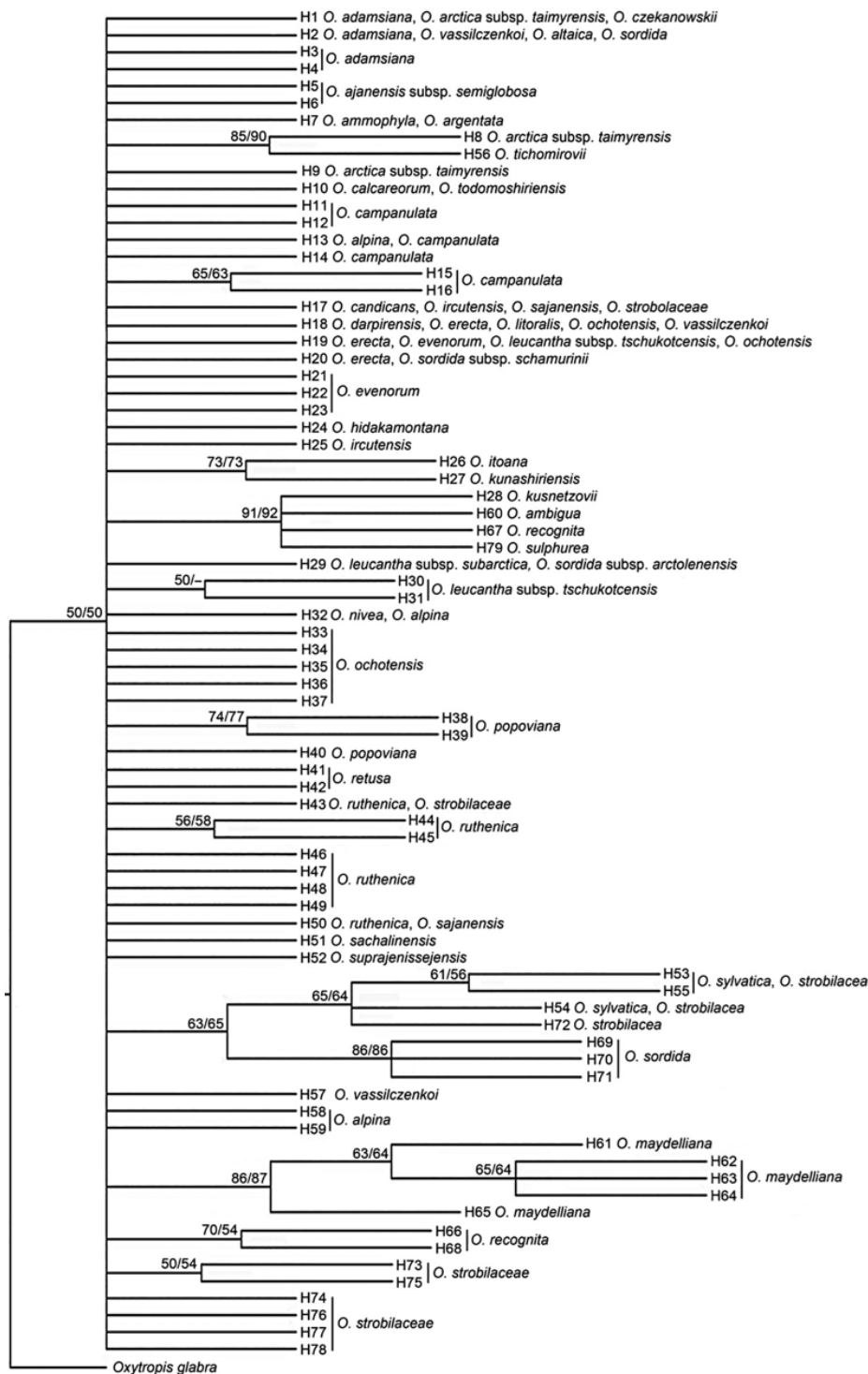


Рис. 2. МР-дерево филогенетических связей гаплотипов видов *Oxytropis* секции *Orobia*. Числами над ветвью обозначены значения индекса бутстрепа, рассчитанные МР/МЛ методами (> 50%).

Fig. 2. The MP tree of the phylogenetic relationships of the haplotypes of the *Oxytropis* section *Orobia*. The numbers above the branches indicate the bootstrap indices calculated by the MP/ML methods (>50%).

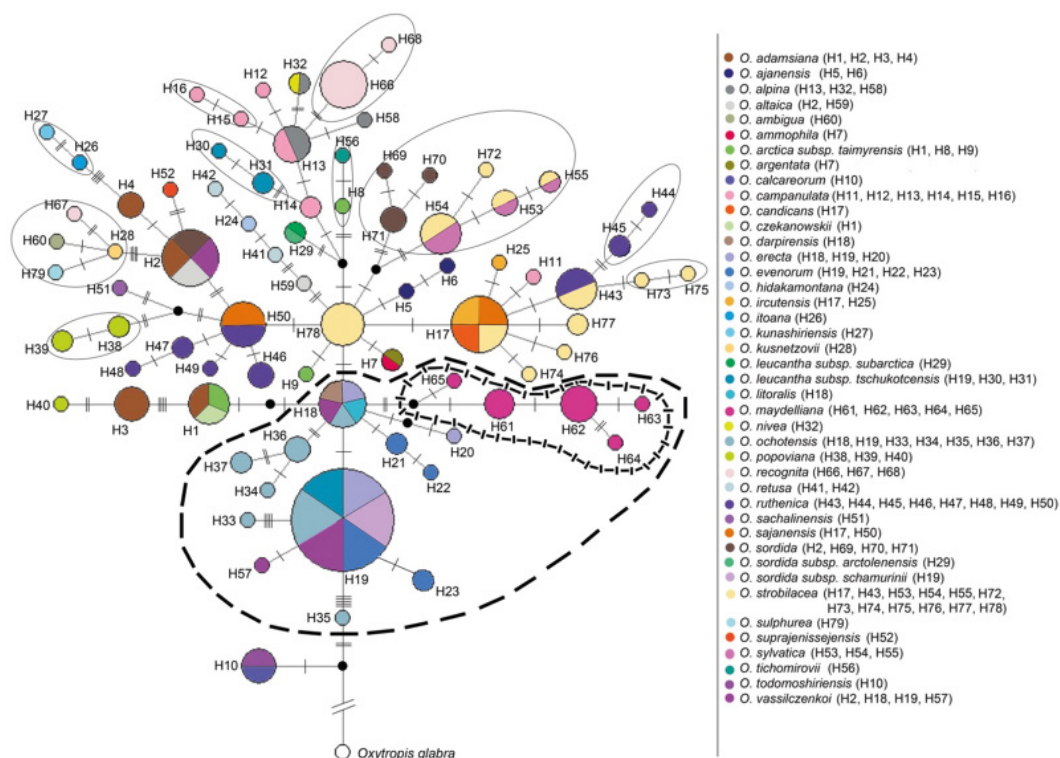


Рис. 3. Генеалогическая сеть гаплотипов видов *Oxytropis* секции *Orobia*, построенная с помощью МД-метода. Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, маленькие черные кружки – гипотетические гаплотипы, штрихи на ветвях обозначают мутационные события, разделяющие гаплотипы. Пунктирная линия выделяет гаплогруппу близкородственных видов северо-востока Азии, штрих-пунктирная линия – филетическую линию *O. maydelliana*, тонкими линиями обведены статистически поддерживаемые группы гаплотипов, выделенные в МР-анализе. Мутации для *O. glabra*, использованного в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.

Fig. 3. Genealogical network of haplotypes of *Oxytropis* section *Orobia* constructed using the MJ method. Circle size corresponds to haplotype frequency; small black circles represent hypothetical haplotypes; dashes on the branches indicate mutational events separating haplotypes. The dotted line highlights the haplogroup of closely related species from northeastern Asia; the dash-dotted line indicates the phyletic lineage of *O. maydelliana*; thin lines outline statistically supported haplotype groups identified in the MP analysis. Mutations for *O. glabra*, used as the outgroup, are not shown or considered.

обусловлена изменениями климата в ходе климатических циклов плейстоцена, когда степные местообитания неоднократно сокращались в ходе влажных периодов и затем снова расширялись в ксеротермные периоды плейстоцена (Пешкова 2001; Shavvon et al. 2017; Bagheri et al. 2017). При этом неоднократное разделение и изоляция популяций приводили к аллопатрическому видообразованию с последующим расширением ареала, когда климатические условия снова становились благоприятными. Вероятно, взаимное влияние этих основных факторов привело к быстрой радиации видов секции *Orobia*, как в очаге возникновения секции в период интенсивного горообразования на юге Сибири (Положий 1965, 2003; Пешкова 2001), так и во вторичных центрах видообразования – в гористых районах на северо-востоке Азии (Юрцев, 1986; Положий 2003; Yurtsev 1999).

Медианная сеть генеалогических связей гаплотипов (рис. 3), включающая восемь «звёздчатых» структур, может рассматриваться в качестве визуализации процесса взрывного видообразования. Примечательно, что и для других видов Южной Сибири, например, видов родов *Eranthis* Salisb. (Protopopova, Pavlichenko 2022) и *Fritillaria* Tourn. ex L. (Protopopova et al. 2023), сети генеалогических отношений риботипов, как и хлоротипов видов секции *Orobia*, представляют собой комплекс взаимосвязанных «звёздчатых» структур. Это, вероятно, также обусловлено быстрой радиацией видов, происходящей под влиянием процессов орогенеза в данном регионе в конце неогена – начале четвертичного периода. В базальной части сети наиболее близко к внешней группе расположен гаплотип Н10, общий для двух видов с о-ва Сахалин, *O. calcareorum* и *O. todomoshiriensis* (рис. 3). *Наиболее раннее обособление гаплотипа этих двух видов может быть связано с периодами соединения о-ва Сахалин с материком при понижении уровня моря в плейстоцене и последующего вступления Сахалина в островной режим* (Плетнев 2004). Оба вида являются узколокальными эндемиками: *O. calcareorum* – юга Восточно-Сахалинского хребта, *O. todomoshiriensis* – о-ва Монерон у юго-западной оконечности о-ва Сахалин, и расположены изолированно друг от друга, так что наличие общего гаплотипа, вероятно, связано с полиморфизмом анцестральной формы.

Занимающие центральное положение в сети гаплотипы Н18 с семью мутационными связями и Н78 с девятью мутационными связями, а также наиболее распространённый гаплотип Н19, общий для шести видов, вероятно, являются предковыми для других видов секции. Выделение гаплогруппы, включающей гаплотипы комплекса близкородственных видов северо-востока Азии, расположенной ближе к базальной части сети, чем гаплотипы видов Сибири, может отчасти вызвать сомнение в гипотезе о южно-сибирском происхождении видов *Oxytropis* (Положий 1965, 2003). Однако минимальное расстояние в один мутационный шаг между этой гаплогруппой и гаплотипом Н78 *O. strobilacea*, а также полученные нами ранее данные о филогенетических отношениях видов *Oxytropis* (Холина и др. 2016) опровергают эти сомнения. Так, в одной из наших работ (Холина и др. 2016, рис. 2) показано, что ветви, включающие гаплотипы сибирских видов (начиная от гаплотипа Н14) и видов северо-востока Азии (начиная от гаплотипа Н28), расходятся от общего гипотетического гаплотипа, при этом вторая ветвь несколько позже. Следует отметить, что в настоящей работе почти все входящие в выделенную гаплогруппу виды (рис. 3) являются полиплоидами с числом хромосом $2n = 32, 48, 64, 96$ (Малышев 2008а), что говорит об их более позднем происхождении, так как считается (Юрцев 1986), что полиплоидные виды более молодые, а диплоидные – более древние. По мнению Б. А. Юрцева (1986), родственные виды *O. adamsiana* (его гаплотипы Н1 и Н3 примыкают к гаплогруппе) и *O. vassilczenkoi* (его гаплотипы Н18 и Н19 входят в гаплогруппу) вместе с рядом дальневосточных остролодочников, чьи гаплотипы составляют гаплогруппу, имели общего предка – горное растение северо-восточной Азии, сформировавшееся во время позднего неогена в связи с похолоданием климата и тектоническими поднятиями.

Особый случай представляет собой *O. strobilacea*. Это полиморфный широко распространённый вид с высокой вариабельностью морфологических признаков, для которого известно наличие ряда хромосомных рас с числом хромосом $2n = 16, 32, 48, 64$ (Малышев 2008а, б). Предполагается, что *O. strobilacea* был распространённым растением плейстоценовой степи, простирающейся от предгорий Среднего и Северного Урала на западе до бассейна Лены на востоке (Пешкова 2001). Наши

исследования показали, что этот вид имеет максимальное число (12) гаплотипов, включая один (H78) из центральных гаплотипов с девятью мутационными связями, и пять общих гаплотипов с пятью другими видами (рис. 3). Это позволяет предположить, что *O. strobilacea* является наиболее близким видом к предковой форме секции *Orobia*, от которой произошли многие виды секции.

Одной из особенностей быстрой радиации является наличие общих гаплотипов у разных видов, что характерно и для исследованных видов секции *Orobia*, имеющих 15 общих гаплотипов. Наличие общих гаплотипов может быть обусловлено несколькими причинами, включающими сохранившийся предковый полиморфизм, неполную сортировку генеалогических линий, гомоплазию и интрогрессивную гибридизацию, вызванную генетическим обменом после вторичного контакта между ранее изолированными видами, а также сочетанием нескольких из этих факторов (Xu et al. 2016; Segatto et al. 2017; Shepherd et al. 2017). Так, например, семь общих гаплотипов (H1, H17, H29, H32 и H53–H55) (рис. 3), выявленных в близко расположенных популяциях разных видов в зоне симпатрии, могут быть результатом интенсивных процессов гибридизации. Род *Oxytropis* относится к родам с высокой частотой естественной гибридизации (Малышев 2008а), и многие виды секции *Orobia* легко скрещиваются с другими видами, как внутри секции, так и с видами других секций (например, *O. adamsiana*, *O. strobilacea*, *O. sylvatica* и др.), или являются видами гибридного происхождения (*O. ircutensis* и др.). Пять общих для разных видов гаплотипов (H7, H10, H13, H43 и H50) обнаружены в пространственно-изолированных популяциях, разделённых многочисленными физическими барьерами. В этом случае наличие общих гаплотипов можно объяснить анцестральным полиморфизмом и неполной сортировкой генеалогических линий. Наконец, три наиболее распространённых гаплотипа (H2 общий для четырех, H18 – для пяти, H19 – для шести видов), вероятнее всего, обусловлены сочетанием ряда факторов, так как обнаружены, как в удалённых друг от друга, так и в симпатрических популяциях. Ряд исследователей (Абрамсон 2007; Schanzer et al. 2020; Yang et al. 2022) объясняют отсутствие географической закономерности в распределении хлоротипов неполной сортировкой генеалогических линий. Кроме того, как было показано для видов рода *Pultenaea* (Orthia et al. 2005), репродуктивные барьеры между видами являются слабыми, что приводит к скрещиванию не вполне разделившихся во время ранней радиации таксонов. Подобное явление могло происходить и с видами *Oxytropis* секции *Orobia*, для которых также характерны слабые репродуктивные барьеры. Помимо вышеназванных причин существования общих гаплотипов нельзя исключать и неверное понимание видовых границ. Например, общий гаплотип H18 у *O. erecta*, *O. litoralis* и *O. ochotensis* (рис. 3) объясняется тем, что *O. erecta* и *O. litoralis* представляют собой локальные фенотипы широко распространённого полиплоидного вида *O. ochotensis* (Козыренко и др. 2020).

Следует обратить внимание на то, что все гаплотипы из 11 статистически поддержанных групп на МР-дереве занимают терминальное положение в сети гаплотипов (рис. 3), а входящие в их число гаплотипы *O. maydelliana* образуют филетическую линию. Можно предположить, что исходное взрывное видообразование видов секции *Orobia* сменяется постепенной диверсификацией, на что указывают более молодые гаплотипы, расположенные на концевых веточках. Наличие обособленной филетической ветви гаплотипов *O. maydelliana*, отсутствие общих гаплотипов с *O. sordida* и значительная удалённость гаплотипов двух видов друг от друга, позволяют опровергнуть утверждение (Малышев 2008б) о конспецифичности

O. sordida и *O. maydelliana* и отклонить предложение о понижении таксономического ранга последнего до подвида. На генетическом уровне видовая самостоятельность *O. maydelliana* не вызывает сомнений, а сходство их морфологических признаков может быть проявлением конвергентной эволюции.

Ещё одним из подтверждений быстрой радиации видов секции *Orobia* может быть сравнение сетей генеалогических связей гаплотипов видов секции *Orobia* (рис. 3) и реликтовых видов *O. aciphylla* Ledeb. и *O. tragacanthoides* Fisch. древнего подрода *Tragacanthoxytropis* (рис. 4, цитируется по Kholina et al. 2025). У видов секции *Orobia* расстояние между гаплотипами в большинстве случаев составляет один мутационный шаг (рис. 3), тогда как у видов подрода *Tragacanthoxytropis* MJ-сеть имеет большую генеалогическую глубину, поскольку расстояния между гаплотипами в основном превышают три нуклеотидных замены, а максимальное расстояние между гаплотипами одной популяции у *O. aciphylla* и у *O. tragacanthoides* составляет 64 и 47 шагов, соответственно (рис. 4). Известно, что реликтовые виды растений, имеющие долгую эволюционную историю, нередко обладают высоким полиморфизмом хлоропластного генома за счёт накопления информативных мутаций (Kajtoch et al. 2016; Plenk et al. 2020). Это верно и для *O. aciphylla* и *O. tragacanthoides*, у которых произошло накопление множества мутаций за длительный период их существования.

Возникающая на основе разнонаправленных процессов диверсификации, гибридизации, появления полиплоидов, сложная картина филогенетических взаимоотношений видов секции *Orobia*, как проявление сетчатой эволюции, свойственной данному роду (Малышев 2008а), была отмечена нами для видов *Oxytropis* других секций (Kholina et al. 2021; Холина и др. 2024), а также показана для таких родов бобовых как *Astragalus* (Bartha et al. 2013) и *Sophora* (Shepherd, Heenan 2017). В ряде случаев, когда филогенетические отношения внутри группы видов оказываются неразрешёнными, как и для видов секции *Orobia*, возникает вопрос о неподходящем выборе молекулярных маркёров. Однако используемые нами маркёры хлоропластного генома показали хорошее разрешение для видов *Oxytropis* в менее сложных случаях, чем секция *Orobia* (Холина и др. 2020; Wang et al. 2021; Kholina et al. 2022). В то же время новейшие исследования молекулярной эволюции и филогенетических связей 85 видов бобовых (Qin et al. 2025) на основе секвенирования полного хлоропластного генома показали необычный результат, когда вид *Oxytropis falcata* Bunge неожиданно оказался в группе видов рода *Hedysarum*. Авторы предполагают, что несколько факторов могли быть причинами этого явления: наличие общего предка, потока генов, действие механизмов гибридизации и интрогрессии, а также, учитывая совместное произрастание изученных образцов *O. falcata* и видов *Hedysarum* в Тибете (Китай) в сходных экологических условиях, действие сопоставимого селекционного давления. В другом случае, при изучении комплекса видов *Ficus erecta* Thunb. (Moraceae) на основе полногеномного секвенирования показано (Wang et al. 2024), что многочисленные таксоны сливаются в единую, часто неразличимую группу в результате процессов гибридизации, полиплоидизации и морфологической конвергенции, что превращает десятки таксонов в один хаотичный генетический пул. Подобные процессы у видов секции *Orobia* приводят к тому, что они также представляют единый генетический пул, вне зависимости от типа маркёров, используемых для изучения видов. Вероятно, способом решения задачи изучения филогенетических отношений внутри таких сложных групп может быть мультидисциплинарный подход, предложенный для исследования комплексов близкородственных растений (Pinheiro et al. 2018), включающий морфометрию, цитогенетику, анатомию, эксперименты

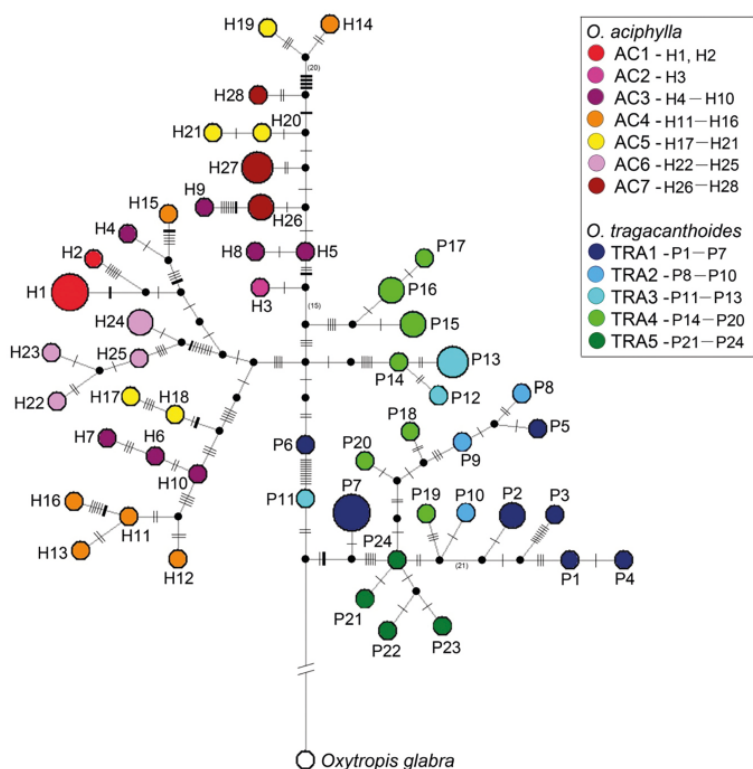


Рис. 4. Генеалогическая сеть гаплотипов *Oxytropis aciphylla* (H1–H28) и *O. tragacanthoides* (P1–P24), построенная с помощью MJ-метода (по Kholina et al. 2025). Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, маленькие черные кружки – медианные векторы; штрихи на ветвях и число в скобках обозначают мутационные события, разделяющие гаплотипы; черные толстые штрихи обозначают индели. Мутации для *O. glabra*, используемого в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.

Fig. 4. Genealogical network of haplotypes of *Oxytropis aciphylla* (H1–H28) and *O. tragacanthoides* (P1–P24) constructed using the MJ method (after Kholina et al. 2025). Circle size represents haplotype frequency; small black circles denote median vectors; dashes on the branches and numbers in parentheses indicate mutational events separating haplotypes; thick black dashes indicate indels. Mutations for *O. glabra*, used as the outgroup, are not shown or considered.

по скрещиванию и молекулярные маркёры. С учётом большого количества полиплоидов, для видов *Oxytropis* секции *Orobia*, вероятно, наиболее эффективным может быть совместное использование молекулярных маркёров и цитологических методов, как это было показано в ходе филогенетических и филогеографических исследований бобовых, в частности, *Astragalus onobrychis* (Plenk et al. 2020) и видов рода *Lotus* L. (Kramina et al. 2018).

Заключение

Основой быстрой радиации видов *Oxytropis* секции *Orobia*, вероятно, является их способность адаптироваться к ландшафтам с высокой физико-географической гетерогенностью (топографической, эдафической, гидрологической). Процессы

диверсификации видов секции совпадают с изменениями климата во время плиоцена и плейстоцена, флуктуации которого способствуют видообразованию как в различных горных системах, так и на территории межгорных степных ландшафтов. Характер генеалогических связей гаплотипов хпДНК видов секции *Orobia*, по нашему мнению, вполне соответствует гипотезе «взрывного» видообразования, результатом чего является формирование большого числа морфологических видов, которые представляют собой единый слабо дифференцированный генетический комплекс (пул). Вероятная обширная экспансия предковой формы секции *Orobia* привела к широкому закреплению анцестрального генетического полиморфизма, прежде чем началась морфологическая диверсификация видов, на что указывает наличие общих гаплотипов. В свою очередь, наличие общих гаплотипов указывает на неполное расхождение генеалогических линий из-за недостатка времени для дивергенции пластидных геномов. Межвидовая гибридизация размывает морфологические границы видов, а возникновение полиплоидных видов разного уровня плоидности обеспечивает жизнеспособность гибридного потомства. По результатам анализа полиморфизма межгенных спейсеров хпДНК опровергнуто утверждение о конспецифичности *O. sordida* и *O. maydelliana*. Сложная картина филогенетических взаимоотношений внутри секции *Orobia* требует применения комплексного подхода к ее изучению. В частности, имеется в виду использование цитологических методов из-за большого числа полиплоидных видов, проведение экспериментов по скрещиванию для оценки степени репродуктивной изоляции между видами, экологические исследования по влиянию среды обитания на вариации морфологических признаков, так как известно, что у растений, обитателей сложных гетерогенных ландшафтов, экологическая дифференциация может приводить к генетической дивергенции.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы №№ 124012400285-7, 121030900138-8, 123032000015-3, 122040800085-4).

Литература (References)

- Абрамсон Н. И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // *Информационный вестник ВОГУС*. Т. 11. № 2. С. 307–331. (Abramson N. I. 2007. Phylogeography: results, current challenges, and prospects. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 11(2): 307–331.)
- 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.)
- Генная инженерия растений. Лабораторное руководство. 1991. М.: Мир. С. 241–245. (Plant genetic transformation and gene expression. A laboratory manual. 1991. – М.: 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 и хорология остролодок секции *Orobia* Bunge (род *Oxytropis* DC., Fabaceae) в Азиатской России // *Растительный мир Азиатской России*. № 1. С. 3–9. (Malyshev L. I. 2008b. Phenetics and chorology of the section *Orobia* Bunge (genus *Oxytropis* DC., Fabaceae) in Asian Russia. *Flora and vegetation of Asian Russia* 1: 3–9. [In Russian].)
- Павлова Н. С. 1989. Остролодочник – *Oxytropis* DC. В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. – Л.: Наука. С. 236–280. (Pavlova N. S. 1989. *Oxytropis* DC. In: The vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 4. Leningrad: Nauka, pp. 236–280. [In Russian].)
- 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].)
- Плетнев С. П. 2004. Историко-геологическое развитие острова Сахалин. В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Ч. 1. – Владивосток: Дальнаука. С. 11–22. (Pletnev S. P. 2004. Geological development of Sakhalin Island. In: Flora and fauna of Sakhalin Island (Materials of International Sakhalin Island Project). Part 1. Vladivostok: Dalnauka, 11–22. [In Russian].)
- Положий А. В. 1965. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // *Ученые записки Томского Государственного университета. Биология и почвоведение*. № 51. С. 18–38. (Polozhiy A. V. 1965. Florogenetic analysis of the oxytropes of Central Siberia. *Uchenye Zapiski Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya i pochvovedenie* 51: 18–38. [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. 2024. Пути эволюции видов *Oxytropis* секции *Verticillares* в центре происхождения секции // *Генетика*. Т. 60. № 2. С. 21–36. <https://doi.org/10.31857/S0016675824020022> (Kholina A. B., Artyukova E. V., Sandanov D. V. 2024. The evolutionary pathways of *Oxytropis* species of the section *Verticillares* at the center of the section origin // *Russian Journal of Genetics* 60(2): 152–167. <https://doi.org/10.1134/S1022795424020078>)
- Холина А. Б., Артюкова Е. В., Якубов В. В., Хорева М. Г., Мочалова О. А., Санданов Д. В., Селютин И. Ю. 2023. Генетическая дивергенция близкородственных видов *Oxytropis strobilacea*, *Oxytropis adamsiana* и *Oxytropis vassilczenkoi* ряда *Strobilacei* секции *Orobia* (Fabaceae) Азиатской России // *Известия РАН. Серия биологическая*. Т. 50. № 1. С. 11–21. <https://doi.org/10.31857/S1026347023010067> (Kholina A. B., Artyukova E. V., Yakubov V. V., Khoreva M. G., Mochalova O. A., Sandanov D. V., Selyutina I. Yu. 2023. Genetic divergence of closely related species *Oxytropis strobilacea*, *Oxytropis adamsiana*, *Oxytropis vassilczenkoi* (series *Strobilacei* section *Orobia* (Fabaceae) from Asian Russia. *Biology Bulletin* 50(1): 8–18.) <https://doi.org/10.1134/S1062359023010065>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Андриянова Е. А., Санданов Д. В., Селютин И. Ю., Хорева М. Г. 2019. 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. 2021. 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. 2021. 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., 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., 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>
- Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Якубов В. В., Хорева М. Г., Андриянова Е. А., Мочалова О. А. 2020. Филогенетические отношения видов *Oxytropis* секции *Arctobia* северо-востока Азии по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного и ITS ядерного геномов // *Генетика*. Т. 56. № 12. С. 1386–1397. (Kholina A. B., Kozyrenko M. M., Artyukova E. V., Yakubov V. V., Khoreva M. G., Andrianova E. A., Mochalova O. A. 2020. Phylogenetic relationships of *Oxytropis* section *Arctobia* of Northeast Asia according to sequencing of the intergenic spacers of chloroplast and ITS genomes // *Russian Journal of Genetics* 56(12): 1424–1434.) <https://doi.org/10.1134/S1022795420120091>
- Юрцев Б. А. 1986. *Oxytropis* DC. В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 2. – Л.: Наука. С. 61–146. (Yurtsev B. A. 1986. *Oxytropis* DC. In: Arctic Flora of the Soviet Union. Vol. 9. part 2. Leningrad: Nauka, pp. 61–146. [In Russian].)
- Юрцев Б. А., Хохряков А. П. 1977. Два новых вида рода *Oxytropis* DC. (секция *Orobia* Bunge) из Северо-Восточной Азии // *Ботанический журнал*. Т. 62. № 11. С. 1620–1623. (Yurtsev B. A., Khokhryakov A. P. 1977. Two new species of the genus *Oxytropis* DC. (sect. *Orobia* Bunge) from Northeastern Asia. *Botanicheskii Zhurnal* 62(11): 1620–1623. [In Russian].)
- Якубов В. В., Чернягина О. А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 165 с. (Yakubov V. V., Chernyagina O. A. 2004. Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants). Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatpress, 165 pp. [In Russian].)
- Bagheri A., Maassoumi A. A., Rahiminejad M. R., Brassac J., Blattner F. R. 2017. Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section *Hymenostegis*: An analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae. *Scientific Reports* 7: 14033. 9 pp. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14614-3>
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16(1): 37–48.
- Bartha L., Dragos N., Molnar A., Sramko G. 2013. Molecular evidence for reticulate speciation in *Astragalus* (Fabaceae) as revealed by a case study from sect. *Dissitiflora*. *Botany* 91: 702–714. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0036>
- 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>
- 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>
- Hughes C. E., Atchison G. W. 2015. The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *The New Phytologist* 207: 275–282. <https://doi.org/10.1111/nph.13230>
- Juramurodov I., Makhmudjanov D., Liu P.-L., Jusupov Z., Nikitina E., Deng T., Tojibaev K., Sun H. 2023. Phylogenetic relationships and biogeography in *Hedysarum* (Hedysareae, Fabaceae) with a focus on Central Asian taxa. *Taxon* 72(6): 1262–1284. <https://doi.org/10.1002/tax.13105>
- 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: e19. <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>

- Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E., Yakubov V., Khoreva M., Andrianova E., Mochalova O., Sandanov D. 2022. Phylogenetic relationships of *Oxytropis* section *Gloecephala* from Northeast Asia based on sequencing of the intergenic spacers of cpDNA and ITS nrDNA. *Genetica* 150: 117–128. <https://doi.org/10.1007/s10709-022-00152-y>
- Kramina T. E., Meschersky I. G., Degtjareva G. V., Samigullin T. H., Belokon Yu. S., Schanzer I. A. 2018. Genetic variation in the *Lotus corniculatus* complex (Fabaceae) in northern Eurasia as inferred from nuclear microsatellites and plastid *trnL-trnF* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188(1): 87–116. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy042>
- Lavin M., Herendeen P. S., Wojciechowski M. F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary // *Systematic Biology* 54: 530–549. <https://doi.org/10.1080/10635150590947131>
- 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>
- Orthia L. A., Crisp M. D., Cook L. G., de Kok R. P. J. 2005. Bush pea: a rapid radiation with no support for monophyly of *Pultenaea* (Fabaceae: Mirbelieae). *Australian Systematic Botany* 18: 133–147. <https://doi.org/10.1071/SB04028>
- Pinheiro F., Dantas-Queiroz M. V., Palma-Silva C. 2018. Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of South American studies. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37(1): 54–80. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1471565>
- 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: e151555. <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>
- Protopopova M. V., Pavlichenko V. V. 2022. *Eranthis* Salisb. (Ranunculaceae) in South Siberia: insights into phylogeography and taxonomy. *Diversity* 14: e779. <https://doi.org/10.3390/d14100779>
- Protopopova M., Sandanov D., Pavlichenko V., Selyutina I., Stepanov N. 2023. The curious case of *Fritillaria sonnikovae* (Liliaceae) in South Siberia: new insights into its origin and phylogeny. *Diversity* 15: e193. <https://doi.org/10.3390/d15020193>
- Qin Q., Dong Y., Chen J., Wang B., Peng Yu., Zhang X.-P., Wang X., Zeng J., Zhong G., Zhang Sh., Du X. 2025. Comparative analysis of chloroplast genomes reveals molecular evolution and phylogenetic relationships within the Papilionoideae of Fabaceae. *Plant Biology* 25: e157. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06138-0>
- Riahi M., Zarre Sh., Maassoumi A. A., Kazempour Osaloo Sh., Wojciechowski M. F. 2011. Towards a phylogeny for *Astragalus* section *Caprini* (Fabaceae) and its allies based on nuclear and plastid DNA sequences. *Plant Systematic Evolution* 293: 119–133. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0417-3>
- Sandanov D., Dugarova A., Brianskaia E., Selyutina I., Makunina N., Dudov S., Chepinoga V., Wang Zh. 2021. Occurrences of *Oxytropis* species on the territory of Asian Russia. Version 1.6. Institute of General and Experimental Biology of SB RAS. <https://doi.org/10.15468/3vew7y>
- Sandanov D. V., Dugarova A. S., Brianskaia E. P., Selyutina I. Yu., Makunina N. I., Dudov S. V., Chepinoga V. V., Wang Zh. 2022. Diversity and distribution of *Oxytropis* DC. (Fabaceae) species in Asian Russia. *Biodiversity Data Journal* 10: e78666. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e78666>
- 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): e244. <https://doi.org/10.3390/d15020244>
- Schanzer I. A., Fedorova A. V., Shelepova O. V., Suleymanova G. F. 2020. Molecular phylogeny and phylogeography of *Potentilla multifida* L. agg. (Rosaceae) in Northern Eurasia with special focus on two rare and critically endangered endemic species, *P. vulgarica* and *P. eversmanniana*. *Plants* 9: e1798. <https://doi.org/10.3390/plants9121798>
- Segatto A. L. A., Reck-Kortmann M., Turchetto C., Freitas L. B. 2017. Multiple markers, niche modelling, and bioregions analyses to evaluate the genetic diversity of a plant species complex. *BMC Evolutionary Biology* 17: e234. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1084-y>
- Shavvon R. S., Kazempour-Osaloo S., Maassoumi A. A., Moharrek F., Karaman Erkul S., Lemmon A., Lemmon E. M., Michalak I., Muellner-Riehl A. N., Favre A. 2017. Increasing phylogenetic support for explosively radiating taxa: The promise of high-throughput sequencing for

- Oxytropis* (Fabaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 55(4): 385–404. <https://doi.org/10.1111/jse.12269>
- 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>
- Shepherd L. D., Heenan P. B.** 2017. Evidence for both long-distance dispersal and isolation in the Southern Oceans: molecular phylogeny of *Sophora* sect *Edwardsia* (Fabaceae). *New Zealand Journal of Botany* 55(3): 334–346. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2017.1353527>
- Shepherd L. D., Lange P. J., Perrie L. R., Heenan P. B.** 2017. Chloroplast phylogeography of New Zealand *Sophora* trees (Fabaceae): extensive hybridization and widespread Last Glacial Maximum survival. *Journal of Biogeography* 44: 1640–1651. <https://doi.org/10.1111/jbi.12963>
- Swofford D. L.** 2003. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). 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.
- Wang X., Liao S., Zhang Z., Zhang J., Mei L., Li H.** 2024. Hybridization, polyploidization, and morphological convergence make dozens of taxa into one chaotic genetic pool: a phylogenomic case of the *Ficus erecta* species complex (Moraceae). *Frontiers in Plant Science* 15: e1354812. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1354812>
- 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: e681962. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>
- Xu Z., Zhang M.-L., Cohen J. I.** 2016. Phylogeographic history of *Atraphaxis* plants in arid Northern China and the origin of *A. bracteata* in the Loess Plateau. *PLOS ONE* 11: e0163243. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163243>
- Yang Zh., Ma W.-X., He X., Zhao T.-T., Yang X.-H., Wang L.-J., Ma Q.-H., Liang L.-S., Wang G.-X.** 2022. Species divergence and phylogeography of *Corylus heterophylla* Fisch complex (Betulaceae): inferred from molecular, climatic and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 168: e107413. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107413>
- Yurtsev B. A.** 1999. Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis*. *Norwegian Academy of Science and Letters* 38: 295–318.
- Zhu X., Welsh S. L., Ohashi H.** 2010. *Oxytropis* In: Wu Z-Y et al. (eds.). *Flora of China*. 10: 453–500. (<http://www.efloras.org>)