

УДК 575.22:582.736

## ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ *Oxytropis* СЕКЦИИ *Verticillares* В ЦЕНТРЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ СЕКЦИИ

© 2024 г. А. Б. Холина<sup>1,\*</sup>, Е. В. Артюкова<sup>1</sup>, Д. В. Санданов<sup>2</sup><sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия<sup>2</sup>Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, Улан-Удэ, 670047 Россия

\*e-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 07.07.2023 г.

После доработки 23.08.2023 г.

Принята к публикации 28.08.2023 г.

На основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК проведено изучение генетического разнообразия и филогенетических связей видов рода *Oxytropis* секции *Verticillares* в центре происхождения секции (Байкальская Сибирь и прилегающие районы Южной Сибири, Монголии и Китая). Кроме того, впервые проведена реконструкция филогенетических связей видов секции *Verticillares* данной территории на основе анализа ITS ядерной рибосомальной ДНК. В статье обобщен новый материал по исследуемой теме, получены данные для ряда неизученных ранее видов и популяций. Для 84.4% популяций 11 видов гаплотипическое разнообразие было высоким (от 0.700 до 1.000). В большинстве популяций (71.9%) обнаружено сочетание высокого уровня гаплотипического и низкого уровня нуклеотидного разнообразия. Выявленные в генеалогической сети хлоротипов три гаплогруппы указывают, что существуют разные эволюционные пути входящих в эти группы видов: дивергенция генетически обособленных таксонов в зоне симпатрии предположительно на основе экологической специализации; неполное расхождение филетических линий с сохранением предкового полиморфизма в сочетании с гибридизацией слабо дивергировавших таксонов; аллопатрическая дивергенция и полиплоидизация. Данные анализа маркеров хлоропластного и ядерного геномов свидетельствуют о быстрой адаптивной радиации видов *Oxytropis* секции *Verticillares*.

**Ключевые слова:** Fabaceae, *Oxytropis*, *Verticillares*, генетическое разнообразие, дивергенция, филогенетические связи, хлоропластная ДНК, ITS.

DOI: 10.31857/S0016675824020022 EDN: ESYEJI

Род *Oxytropis* DC. семейства Fabaceae включает от 310 [1] до 450 видов [2], произрастающих в основном на территории Азии. Предполагается, что род появился в ходе эволюции древних видов рода *Astragalus* L. на границе миоцена–плиоцена около 5.6 млн лет назад в горах Южной Сибири [3, 4]. В дальнейшем возникли вторичные центры видообразования, крупнейшим из которых стала Байкальская Сибирь, где на базе мигрантов из Западной Сибири сформировался комплекс новых видов [3].

Байкальская Сибирь расположена на юге Восточной Сибири, прилегает к оз. Байкал и охватывает Прибайкалье, Западное Забайкалье, восточную часть Восточного Саяна и Витимское плоскогорье [5]. Байкальский очаг видообразования характеризуется уникальностью и богатством видового состава флоры, что обусловлено орографией и особенностями климата данного

региона, а также его буферным положением между Северной и Центральной Азией [6, 7]. Именно Байкальская Сибирь с прилегающими к ней территориями Северной Монголии и Китая считается родиной видов *Oxytropis* секции *Verticillares* DC. (= *Baicalia* Bunge) [8] и основной ареной эволюции секции [9]. Существование двух наименований секции связано с тем, что вначале ботаники не употребляли термин “секция”, поэтому Декандоль в 1825 г. выделил виды с мутовчатым расположением листочков в особую группу (*Verticillares*) [10]. Монограф рода *Oxytropis* Александр Бунге [11] разделил группу *Verticillares* DC. на две естественные секции *Baicalia* Bunge, к которой были отнесены непахучие, лишенные железок растения, и *Polyadena* Bunge – пахучие растения с множеством железок. Ранг секции придал группе *Verticillares* М. Г. Попов [12], дав секции, ради исторической справедливости, название *Verticillares* DC. взамен *Baicalia* [10].

С учетом экологии и современного распространения видов секции было высказано предположение, что обособление ее относится к началу плейстоцена, т.е. около 2.5 млн лет назад [8].

Секция *Verticillares* содержит около 50 видов, в том числе 25 – в Азиатской России [13], 23 – в Сибири [14], 22 – в Монголии [15], 15 – в Китае [1]. Для видов этой секции характерно два основных центра распространения: 1) Южная Сибирь, Монголия и Северо-Восточный Китай; 2) Азиатская Арктика, ареалы арктических видов в большей степени разобщены [16]. Секция состоит из 17 подсекций, 10 из которых являются монотипными [9, 10, 17]. Большое количество подсекций для совокупности из 50 видов указывает на высокую филогенетическую дифференциацию [10]. Проведенный фенетический анализ видов на основе 54 диагностических морфологических признаков выявил частичное несоответствие распределению видов между подсекциями, а также ряд других противоречий [10].

В центре происхождения секции, в Байкальской Сибири, произрастает 13 видов: *Oxytropis bargusinensis* Peschkova, *O. heterotricha* Turcz., *O. interposita* Sipl., *O. lanata* (Pall.) DC., *O. lasiopoda* Bunge, *O. myriophylla* (Pall.) DC., *O. oxyphylla* (Pall.) DC., *O. oxyphyloides* M. Pop., *O. prostrata* (Pall.) DC., *O. selengensis* Bunge, *O. stukovii* Palibin, *O. tompudae* M. Pop., *O. turczaninovii* Jurtzev [7]. Из них *O. heterotricha* и *O. oxyphyloides* относятся к горному комплексу видов, *O. tompudae* – к лесному, *O. interposita* – к аazonальному, а все остальные – к степному [7]. Для 9 из 13 видов известны данные по числам хромосом [13, 18, 19]. Большая часть видов в месте происхождения секции имеют диплоидное число хромосом ( $2n = 16$ ), как и родственные им виды секции *Verticillares* из прилегающих районов Южной Сибири, Монголии и Китая, тогда как арктические виды из подсекции *Inaequiseptatae* Jurtz. являются полиплоидами ( $2n = 32, 48, 64$ ) (табл. 1), что косвенно указывает на большую древность видов Байкальской Сибири [13]. Для *O. turczaninovii* отмечен кариологический полиморфизм, в природных популяциях встречаются диплоидные и полиплоидные расы ( $2n = 16, 32$ ) [13, 18].

Виды *O. stukovii* и *O. tompudae* являются редкими видами с узкой экологической приуроченностью и занесены в “Красную книгу Забайкальского края” (2017), последний вид, а также *O. bargusinensis* и *O. oxyphyloides* являют-

ся эндемиками Байкальской Сибири и занесены в “Красную книгу Иркутской области” (2020). *O. lanata* имеет довольно обширный, но дизъюнктивный ареал, вид экологически приурочен к песчаным местообитаниям, разрушение которых несет угрозу существованию популяций, поэтому он включен в “Красную книгу Забайкальского края” (2017).

Для изучения генетической изменчивости, популяционной структуры, дивергенции видов и филогенетических связей широко используют молекулярные маркеры ядерного и хлоропластного геномов. Реконструкция филогенетических отношений видов *Oxytropis*, среди которых были виды секции *Verticillares*, по данным секвенирования ITS региона (ITS1–5.8S рРНК–ITS2) рибосомного оперона ядерной ДНК (рДНК) [20, 21] и ITS рДНК + *trnL–trnF* хлоропластной ДНК (хпДНК) [4] показала, что взаимоотношения видов даже на уровне секций остались неразрешенными. Проведенные нами ранее исследования видов рода *Oxytropis* с использованием межгенных спейсеров (intergenic spacer, IGS) *psbA–trnH* + *trnL–trnF* + *trnS–trnG* хпДНК показали, что южно-сибирские виды секции *Verticillares* формируют в сети гаплотипов обособленную монофилетическую группу [22]. Для ряда видов секции *Verticillares* степной флоры Байкальской Сибири [23] получены данные о степени дивергенции их хлоропластных геномов. Кроме того, достаточно подробно изучены генетическое разнообразие и структура популяций лекарственных видов *O. lanata*, *O. myriophylla* и *O. oxyphylla* Байкальской Сибири [24].

Настоящее исследование посвящено изучению генетического разнообразия и уточнению филогенетических отношений видов секции *Verticillares* в целом. Для этого дополнительно собран большой материал для разных популяций и видов, произрастающих в Байкальской Сибири, также в анализ включены арктические виды секции из подсекций *Inaequiseptatae* Jurtz. и *Uniflorae* Jurtz. На основе ранее полученных данных [23, 25] из анализа исключен *O. interposita*, так как была показана существенная обособленность хлоропластного генома этого вида от видов секции *Verticillares* и генетическая близость *O. interposita* к видам секции *Polyadena* [25]. Цель настоящего исследования – изучить генетическое разнообразие видов *Oxytropis* секции *Verticillares* в центре происхождения секции и провести реконструкцию филогенетических связей на основе анализа нуклеотидного поли-

**Таблица 1.** Исследуемые популяции 19 видов *Oxytropis* секции *Verticillares*, место произрастания, размер выборки и коды

Вид, число хромосом (ссылка), место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш.; в.д.	Код популяции
<b>Виды Южной Сибири</b>		
Подсекция <i>Oxyphylliformes</i> Jurtz.		
<b><i>O. bargusinensis</i></b> , 2n – нет данных		
1. Республика Бурятия, долина р. Алла (15)	54°43'12"; 110°40'48"	BARKUR
2. Республика Бурятия, окр. с. Уржил (15)	54°3'36"; 110°21'36"	BARBAR
<b><i>O. ochrantha</i></b> , 2n = 16 [65]		
1. Китай, Внутренняя Монголия, южнее г. Шилин-Хот (5)	43°30'0"; 116°6'36"	OCHR
<b><i>O. oxyphylla</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Забайкальский край, окр. оз. Ножий (5)	50°47'24"; 114°47'24"	OXY1
2. Республика Бурятия, окр. с. Новоселенгинск (16)	51°4'12"; 106°36'0"	OXY2
3. Республика Бурятия, окр. с. Комсомольское (8)	52°28'48"; 111°5'24"	OXY3
4. Монголия, Булганский аймак, окр. сомона Рашаант (5)	47°24'36"; 103°39'36"	OXY4
5. Республика Бурятия, окр. с. Малый Куналей (10)	50°36'36"; 107°49'48"	OXY5
6. Республика Бурятия, окр. с. Монды (10)	51°41'24"; 100°54'0"	OXY6
7. Забайкальский край, окр. с. Домна (11)	51°49'48"; 113°5'24"	OXY7
8. Иркутская обл., окр. с. Узуры (10)	53°49'48"; 107°5'24"	OXY8
<b><i>O. pumila</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Республика Алтай, Чуйская степь (1)	49°30'0"; 88°19'48"	PUM
<b><i>O. reverdattoi</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Республика Хакасия, окр. с. Весеннее (1)	54°34'48"; 90°40'48"	REVER1
2. Республика Хакасия, окр. с. Борец (1)	54°28'12"; 90°21'36"	REVER2
<b><i>O. selengensis</i></b> , 2n = 32 [13]		
1. Республика Бурятия, окр. с. Унэгэтэй (18)	52°10'12"; 108°36'0"	SEL
<b><i>O. tompudae</i></b> , 2n – нет данных		
1. Республика Бурятия, окр. с. Майск (8)	54°36'0"; 110°46'48"	TOMP
<b><i>O. turczaninovi</i></b> , 2n = 16, 32 [13, 18]		
1. Республика Бурятия, окр. с. Дырестуй (5)	50°38'24"; 106°0'36"	TURCZ1
2. Республика Бурятия, окр. с. Удинск (9)	52°7'12"; 109°9'0"	TURCZ2
Подсекция <i>Salinae</i> Jurtz.		
<b><i>O. mongolica</i></b> , 2n – нет данных		
1. Республика Тува, западный берег оз. Хадан (1)	51°19'12"; 94°28'48"	MONG
<b><i>O. prostrata</i></b> , 2n – нет данных		
1. Забайкальский край, окр. оз. Зун Торей (12)	50°7'48"; 115°42'36"	PROST1
2. Забайкальский край, окр. оз. Барун Торей (10)	50°0'0"; 115°43'12"	PROST2
3. Забайкальский край, окр. оз. Кункур (8)	50°42'36"; 114°53'24"	PROST3
<b><i>O. stukovii</i></b> , 2n = 16 [19]		
1. Забайкальский край, окр. оз. Ножий (4)	50°48'36"; 114°50'24"	STUK1
2. Забайкальский край, окр. оз. Кункур (10)	50°42'36"; 114°53'24"	STUK2
Подсекция <i>Lanatae</i> Jurtz.		
<b><i>O. lanata</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Республика Бурятия, окр. с. Унэгэтэй (20)	52°10'12"; 108°36'0"	LAN1
2. Республика Бурятия, окр. с. Уржил (15)	54°3'36"; 110°21'36"	LAN2
3. Монголия, Центральный аймак, окр. сомона Аргалант (5)	47°49'48"; 105°52'48"	LAN3
4. Иркутская область, о-в Ольхон, Нюргонская бухта (10)	53°16'48"; 107°34'48"	LAN4
5. Республика Бурятия, окр. с. Тунка (11)	51°44'24"; 102°27'36"	LAN5
Подсекция <i>Myriophyllae</i> Jurtz.		
<b><i>O. myriophylla</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Забайкальский край, окр. с. Цугол (5)	51°1'12"; 115°36'0"	MYR1

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом (ссылка), место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш.; в.д.	Код популяции
2. Республика Бурятия, окр. с. Удинск (21)	52°7'12"; 109°9'0"	MYR2
3. Республика Бурятия, окр. с. Комсомольское (8)	52°28'48"; 11°5'24"	MYR3
4. Республика Бурятия, окр. с. Мухор-Кондуй (6)	52°29'24"; 113°17'24"	MYR4
5. Республика Бурятия, окр. с. Бичура (8)	50°37'48"; 107°40'12"	MYR5
6. Забайкальский край, окр. с. Соктуй-Милозан (6)	50°37'48"; 117°40'12"	MYR6
Подсекция <i>Gobicola</i> (Bunge) Malysch.		
<b><i>O. gracillima</i></b> , 2n = 16 [65]		
1. Монголия, Центральный аймак, окр. сомона Аргалант (5)	47°49'48"; 105°52'48"	GRAC
<b>Арктические виды</b>		
Подсекция <i>Inaequiseptatae</i> Jurtz.		
<b><i>O. scheludjakovae</i></b> , 2n = 16, 32, 48 [13]		
1. Магаданская обл., дорога на пос. Меренга. МНА* (1)	62°3'36"; 156°4'48"	SCHEL1
2. Магаданская обл., г. Замковая. МАГ* (1)	63°21'0"; 152°37'48"	SCHEL2
3. Якутия, г. Якутск, Ботсад СВФУ (1)	62°0'36"; 129°42'0"	SCHEL3
<b><i>O. schmorgunoviae</i></b> , 2n = 48 [13]		
1. Магаданская обл., 70 км ниже Сеймчана, левый берег Колымы. МАГ* (1)	62°37'48"; 151°7'48"	SCHMOR
<b><i>O. sverdrupii</i></b> , 2n = 48 [13]		
1. Западная Чукотка, о-в Айон, р. Утатгыр. LE* (1)	69°53'24"; 168°1'12"	SVERD
<b><i>O. wrangelii</i></b> , 2n = 64 [13]		
1. Магаданская область, окр. залива Крагина. МАГ* (1)	69°47'24"; 174°46'12"	WRANG1
2. Чукотский автономный округ, о. Врангеля, бух. Сомнительная. МАГ* (2)	71°6'0"; -179°37'12"	WRANG2
3. Чукотский автономный округ, о. Врангеля, р. Гусиная. МАГ* (1)	70°56'24"; -179°37'12"	WRANG3
Подсекция <i>Uniflorae</i> Jurtz.		
<b><i>O. putoranica</i></b> , 2n = 16 [13]		
1. Юго-западный Таймыр, плато Путорана, окр. оз. Аян. MW* (1)	69°20'24"; 93°33'36"	PUTOR

Примечание. Жирным шрифтом выделены популяции, изученные в настоящем исследовании.\* Акроним гербария: LE – Гербарий высших растений БИН РАН, Санкт-Петербург; МАГ – Гербарий ИБПС ДВО РАН, Магадан; МНА – Гербарий ГБС РАН, Москва; MW – Гербарий МГУ, Москва.

морфизма IGS *psbA-trnH* + *trnL-trnF* + *trnS-trnG* хпДНК и ITS рДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили 327 растений из 45 природных местонахождений 19 видов семи подсемейств секции *Verticillares* (табл. 1, рис. 1). Виды Южной Сибири и прилегающих территорий: подсемейство *Oxyphylliformes* Jurtz. – *O. bargusinensis* (30 образцов), *O. ochrantha* (5), *O. oxyphylla* (75), *O. pumila* (1), *O. reverdattoi* (2), *O. selengensis* (18), *O. tompudae* (8), *O. turczaninowii* (14); подсемейство *Salinae* Jurtz. – *O. mongolica* (1), *O. prostrata* (30), *O. stukovii* (14); подсемейство *Lanatae* Jurtz. – *O. lanata* (61); подсемейство *Myriophyllae* Jurtz. – *O. myriophylla* (54); подсемейство *Gobicola* (Bunge) Malysch. – *O. gracillima* (5); арктические виды: подсемейство *Inaequiseptatae* Jurtz. – *O. scheludjakovae* (3), *O. schmorgunoviae* (1), *O. sverdrupii* (1), *O. wrangelii* (4); подсемейство

*Uniflorae* Jurtz. – *O. putoranica* (1). Ряд популяций некоторых видов были исследованы нами ранее [22, 23]. Названия видов и подсемейств приведены согласно обработке Л.И. Малышева [10].

Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования IGS *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* приведены в наших предыдущих работах [26, 27]. Регион ITS рДНК амплифицирован с праймерами ITS1 и ITS4 в реакционных условиях и температурном режиме, приведенных в работе [28]. Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, USA) в ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Последовательности ДНК каждого региона собирали и редактировали с помощью пакета программ Staden Package v1.5 [29], затем выравнивали в SeaView v4.7 [30] и объединя-



Рис. 1. Карта с указанием мест сбора растений видов *Oxytropis* секции *Verticillares* из 45 природных мест произрастания. Коды популяций см. в табл. 1. Ареалы исследованных видов приведены в [66].

ли в DnaSP v. 5.0 [31]. Матрицу объединенных последовательностей трех регионов хпДНК использовали для расчета числа гаплотипов, гаплотипического ( $h$ ) и нуклеотидного ( $\pi$ ) разнообразия (для популяций с числом образцов пять и более) в программе Arlequin v 3.5 [32]. Генеалогические сети гаплотипов строили в программе Network v5.0 [33] методом медианного соединения (Median-Joining, MJ), кодируя каждую делецию/вставку, независимо от ее размера, как одно мутационное событие. В качестве внешней группы использовали полученные нами ранее

для *O. glabra* (Lam.) DC. секции *Mesogaea* Bunge подрода *Phacoxytropis* Bunge [26, 34] нуклеотидные последовательности *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG* хпДНК (номера доступа в GenBank LT856572, LT856585, LT856598 соответственно) и ITS рДНК (LR898464).

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Для 151 образца популяций видов *O. ochrantha* (OCHR), *O. oxyphylla* (OXY5–OXY8), *O. reverdattoi* (REVER1, REVER2), *O. turczaninovii* (TURCZ1,

TURCZ2), *O. prostrata* (PROST1–PROST3), *O. stukovii* (STUK2), *O. lanata* (LAN4, LAN5), *O. myriophylla* (MYR4–MYR6), *O. scheludjakovae* (SCHEL2, SCHEL3), *O. wrangelii* (WRANG1–WRANG3) и *O. putoranica* (PUTOR) получены нуклеотидные последовательности IGS *psbA–trnH*, *trnL–trnF* и *trnS–trnG* хпДНК. В объединенную матрицу трех регионов были добавлены последовательности ранее выявленных гаплотипов (хлоротипов) видов секции *Verticillares* [22, 23]; длина объединенной матрицы после выравнивания составила 2546 сайтов. Обнаружено 46 полиморфных сайтов, из них 18 были информативны согласно методу максимальной экономии и 28 единичные. Выявлено 137 хлоротипов, из них 54 были новыми, последовательности которых депонированы в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC (табл. 2). Из 19 исследуемых видов только три имеют видоспецифические нуклеотидные замены и вставки: *O. lanata* – А в позиции 1223 общей матрицы (IGS *trnL–trnF*) и С в позиции 2228 (*trnS–trnG*); *O. ochrantha* – вставка пяти нуклеотидов (GTATT) в позиции 418–422 (*psbA–trnH*); *O. wrangelii* – вставка девяти нуклеотидов (GAAGAAAAT) в позиции 349–357 (*psbA–trnH*).

В табл. 2 представлены данные о генетическом разнообразии 32 популяций 11 видов секции *Verticillares*. Высокие значения гаплотипического разнообразия (от 0.700 до 1.000) обнаружены в 27 популяциях (84.4%), а низкие значения нуклеотидного разнообразия (от 0.0003 до 0.0029) – в 28 популяциях (87.5%). Сочетание высокого гаплотипического разнообразия и среднего нуклеотидного разнообразия выявлено в популяциях OXY3, OXY4, OXY8, GRAC, а среднего гаплотипического и низкого нуклеотидного разнообразия в популяциях OXY6, SEL, TURCZ2, LAN5 (по 12.5% соответственно). Только популяция LAN4 *O. lanata* с о-ва Ольхон Иркутской области характеризуется низким гаплотипическим разнообразием ( $h = 0.378$ ). Таким образом, большинство изученных популяций (23 популяции, 71.9%) видов секции *Verticillares* характеризуются высоким уровнем гаплотипического и низким уровнем нуклеотидного разнообразия.

Для выявления генеалогических связей между хлоротипами в объединенную матрицу были добавлены последовательности *O. glabra* (LT856572, LT856585, LT856598) в качестве внешней группы и удален полиморфизм длин моно- и динуклеотидных повторов. Выявлено 55 хлоротипов (Н1–Н55), из них только два (Н14 и Н36) были общими

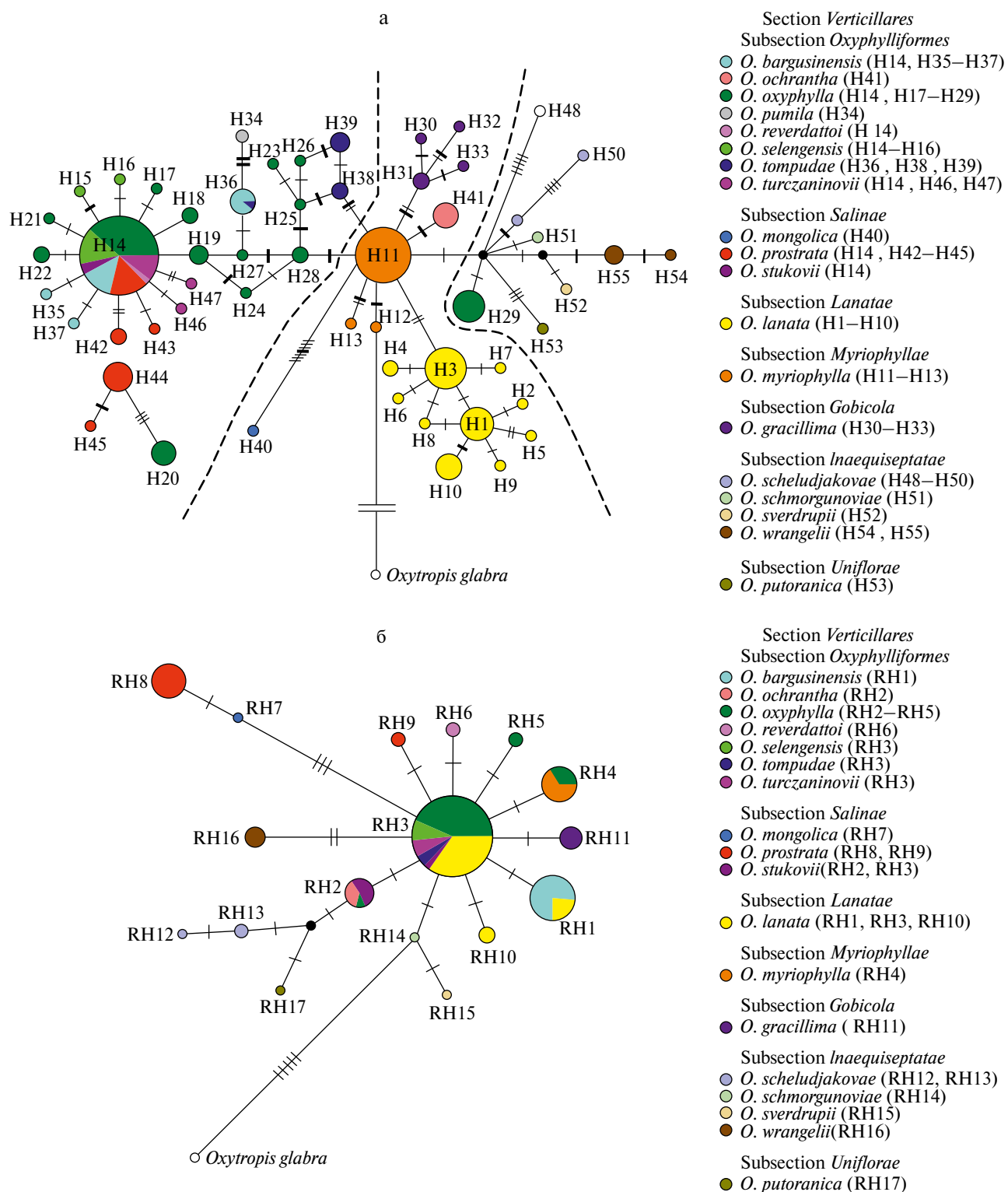
для нескольких видов: хлоротип Н14 обнаружен у семи видов (*O. oxyphylla*, *O. selengensis*, *O. stukovii*, *O. bargusinensis*, *O. reverdattoi*, *O. turczaninovii* и *O. prostrata*), а Н36 – у двух (*O. bargusinensis* и *O. tomputadae*). Отношения между хлоротипами показаны на рис. 2,а. Все хлоротипы 19 видов секции *Verticillares* связаны в единую сеть, в которой можно выделить три гаплогруппы (I, II, III), каждая из которых содержит “звездчатую” структуру с одним из хлоротипов в центре. Гаплогруппа I занимает центральное положение в сети, а гаплогруппы II и III – терминальные. Гаплогруппу I образуют хлоротипы четко обособленных видов *O. ochrantha*, *O. mongolica*, *O. lanata*, *O. gracillima* и *O. myriophylla* с хлоротипом Н11 последнего в центре. Кроме того, хлоротип Н12 *O. myriophylla* связан через много мутационных шагов с хлоротипом *O. glabra*. Гаплогруппа II включает хлоротипы близкородственных видов *O. bargusinensis*, *O. oxyphylla*, *O. pumila*, *O. reverdattoi*, *O. selengensis*, *O. tomputadae*, *O. turczaninovii*, *O. prostrata* и *O. stukovii* с общим для семи видов хлоротипом Н14 в центре. Гаплогруппа III объединяет хлоротип Н29 *O. oxyphylla* и все хлоротипы арктических видов: *O. scheludjakovae*, *O. schmorgunoviae*, *O. sverdrupii*, *O. putoranica* и *O. wrangelii*, которые произошли от центрального гипотетического (вымершего, либо не выявленного в данной выборке) хлоротипа (рис. 2,а). В гаплогруппах I и II выявлены альтернативные связи (петлевые структуры) между хлоротипами, что не позволяет однозначно установить взаимоотношения между популяциями каждого из видов. Кроме того, в гаплогруппах I и II, кроме *O. mongolica*, соседние хлоротипы связаны в основном, одним–двумя мутационными переходами, в то время как в гаплогруппе III некоторые хлоротипы удалены друг от друга на 4–5 мутационных шагов (рис. 2,а). Хлоротипы *O. oxyphylla* обнаружены в двух гаплогруппах: Н14–Н28 в составе гаплогруппы II и хлоротип Н29 популяции OXY8 (9 образцов из 10 исследуемых) в гаплогруппе III, что указывает на существование двух филетических линий. Четкой географической закономерности в распределении хлоротипов в гаплогруппах не обнаружено, за исключением обособленной группы хлоротипов арктических видов.

Нуклеотидные последовательности ITS рДНК 137 образцов, представляющие все выявленные в настоящем исследовании хлоротипы хпДНК всех исследуемых видов *Oxytropis*, кроме *O. pumila* – в связи с отсутствием материала, характеризуются одинаковой длиной

**Таблица 2.** Генетическое разнообразие популяций видов *Oxytropis* секции *Verticillares* и регистрационные номера нуклеотидных последовательностей *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC

Код популяции (ссылка)	Генетическое разнообразие		Номер доступа в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC		
	Гаплотипическое (SD)	Нуклеотидное (SD)	<i>psbA-trnH</i>	<i>trnL-trnF</i>	<i>trnS-trnG</i>
BARKUR [34]	0.762 (0.096)	0.0011 (0.0007)			
BARBAR [34]	0.895 (0.070)	0.0016 (0.0009)	LT856473–LT856488	LT856506–LT856521	LT856539–LT856554
<b>OCHR</b>	<b>0.700 (0.218)</b>	<b>0.0007 (0.0005)</b>	<b>OQ622432–Q622434</b>	<b>OQ604977–OQ604979</b>	<b>OQ605014–OQ605016</b>
OXY1 [23]	0.900 (0.161)	0.0007 (0.0005)			
OXY2 [23]	0.958 (0.036)	0.0023 (0.0013)			
OXY3 [23]	0.964 (0.077)	0.0045 (0.0026)			
OXY4 [23]	1.000 (0.177)	0.0042 (0.0029)	LT994867–LT994891;	LT994921–LT994945;	LT996010–LT996034;
<b>OXY5</b>	<b>0.956 (0.059)</b>	<b>0.0020 (0.0012)</b>	<b>OQ622410–OQ622431</b>	<b>OQ604955–OQ604976</b>	<b>OQ604992–OQ605013</b>
<b>OXY6</b>	<b>0.533 (0.180)</b>	<b>0.0005 (0.0004)</b>			
<b>OXY7</b>	<b>0.800 (0.114)</b>	<b>0.0006 (0.0005)</b>			
<b>OXY8</b>	<b>0.978 (0.054)</b>	<b>0.0035 (0.0020)</b>			
PUM [23]	–	–	MH174939	LT996251	LT996252
<b>REVER1</b>	–	–	<b>OQ622459; OQ622460</b>	<b>OQ604909; OQ604910</b>	<b>OQ604938; OQ604939</b>
<b>REVER2</b>	–	–			
SEL [23]	0.634 (0.127)	0.0009 (0.0006)	MH174937; LT996052– LT996057	LT996045–LT996051	LT996038–LT996044
TOMP [34]	0.893 (0.111)	0.0026 (0.0016)	LT856566–LT856571	LT856579–LT856584	LT856592–LT856597
<b>TURCZ1</b>	<b>0.700 (0.218)</b>	<b>0.0003 (0.0003)</b>	<b>OQ622437–OQ622441</b>	<b>OQ604887–OQ604891</b>	<b>OQ604916–OQ604920</b>
<b>TURCZ2</b>	<b>0.583 (0.183)</b>	<b>0.0006 (0.0005)</b>			
MONG [22]	–	–	LN898501	LN898613	LN898625
<b>PROST1</b>	<b>0.894 (0.063)</b>	<b>0.0014 (0.0009)</b>			
<b>PROST2</b>	<b>0.956 (0.059)</b>	<b>0.0020 (0.0012)</b>	<b>OQ622442–OQ622458</b>	<b>OQ604892–OQ604908</b>	<b>OQ604921–OQ604937</b>
<b>PROST3</b>	<b>0.964 (0.077)</b>	<b>0.0010 (0.0007)</b>			
STUK1 [23]	0.833 (0.222)	0.0005 (0.0005)	LT994892–LT994894	LT994946–LT994948	LT996035–LT996037
<b>STUK2</b>	<b>0.711 (0.117)</b>	<b>0.0004 (0.0003)</b>			
LAN1 [23]	0.895 (0.051)	0.0010 (0.0006)			
LAN2 [23]	0.895 (0.052)	0.0010 (0.0006)			
LAN3 [23]	0.900 (0.161)	0.0017 (0.0012)	LT994841–LT994858;	LT994895–LT994912;	LT994949–LT994966;
<b>LAN4</b>	<b>0.378 (0.181)</b>	<b>0.0003 (0.0002)</b>	<b>OQ622400–OQ622402</b>	<b>OQ604945–OQ604947</b>	<b>OQ604982–OQ604984</b>
<b>LAN5</b>	<b>0.545 (0.072)</b>	<b>0.0029 (0.0017)</b>			
MYR1 [23]	0.700 (0.218)	0.0003 (0.0003)			
MYR2 [23]	0.767 (0.057)	0.0007 (0.0005)			
MYR3 [23]	0.821 (0.101)	0.0008 (0.0005)	LT994859–LT994866;	LT994913–LT994920;	LT996002–LT996009;
<b>MYR4</b>	<b>0.867 (0.129)</b>	<b>0.0005 (0.0004)</b>	<b>OQ622403–OQ622409</b>	<b>OQ604948–OQ604954</b>	<b>OQ604985–OQ604991</b>
<b>MYR5</b>	<b>0.857 (0.108)</b>	<b>0.0014 (0.0009)</b>			
<b>MYR6</b>	<b>0.733 (0.155)</b>	<b>0.0006 (0.0005)</b>			
GRAC [23]	1.000 (0.126)	0.0042 (0.0027)	MH174938, LT996058– LT996061	LT996062–LT996066	LT996067–LT996071
SCHEL1 [22]	–	–			
SCHEL2	–	–	LN898574; <b>OQ622437;</b> <b>OQ622438</b>	LN898536; <b>OQ604980;</b> <b>OQ604981</b>	LN898648; <b>OQ605017;</b> <b>OQ605018</b>
SCHEL3	–	–			
SCHMOR	–	–	<b>OQ622461</b>	<b>OQ604911</b>	<b>OQ604940</b>
SVERD [22]	–	–	LN898508	LN898620	LN898632
WRANG1	–	–			
WRANG2	–	–	<b>OQ622463–OQ622465</b>	<b>OQ604913–OQ604915</b>	<b>OQ604942–OQ604944</b>
WRANG3	–	–			
PUTOR	–	–	<b>OQ622462</b>	<b>OQ604912</b>	<b>OQ604941</b>

Примечание. SD – стандартное отклонение. Жирным шрифтом выделены популяции, данные о генетическом разнообразии и номера доступа последовательностей, полученные в настоящем исследовании. (–) – расчет параметров генетического разнообразия не производился в связи с малой выборкой популяции (менее пяти образцов).



**Рис. 2.** Генеалогические связи гаплотипов видов *Oxytropis* секции *Verticillares*, построенные с помощью MJ-метода: а – генеалогическая сеть хлоритипов хпДНК (H1–H55); б – генеалогическая сеть риботипов ITS рДНК (RH1–RH17). Размер окружностей отражает частоту встречаемости хлоро- и риботипов, маленькие черные кружки – гипотетические хлоро- и риботипы, поперечные тонкие пересекающие линии на ветвях – мутационные события, толстые черные пересекающие линии – индели. Пунктирная линия разделяет сеть хлоритипов на гаплогруппы I, II, III. Мутации для *O. glabra*, используемого в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются.



(603 пн) и низкой/средней нуклеотидной изменчивостью. Размеры последовательностей ITS1, гена 5.8S рДНК и ITS2 составили 227, 164 и 212 пн соответственно. Из 603 сайтов 20 были вариабельными, из них 17 информативны согласно методу максимальной экономии: восемь замен (позиции 28, 73, 119, 122, 166, 175, 178, 223) в ITS1 и девять (позиции 405, 415, 427, 458, 485, 531, 538, 548, 549) в ITS2. В 137 последовательностях выявлено 17 риботипов (RH1–RH17), последовательности которых депонированы в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC (табл. 3). В сети генеалогических связей риботипов (рис. 2,б) можно выделить хорошо выраженную “звездчатую” структуру с риботипом RH3 в центре, который является общим для шести видов Южной Сибири: *O. lanata*, *O. oxyphylla*, *O. selengensis*, *O. turczaninovii*, *O. tomopudae* и *O. stukovii*. Кроме того, общие риботипы имеют виды: *O. lanata* и *O. bargusinensis* (RH1); *O. ochrantha*, *O. stukovii* и *O. oxyphylla* (RH2); *O. myriophylla* и *O. oxyphylla* (RH4). Все арктические виды секции *Verticillares* имеют индивидуальные риботипы (рис. 2,б).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Секция *Verticillares* представляет собой довольно четко обособленную группу видов рода *Oxytropis*. Она предположительно появилась на основе макромутанта, который оказался перспективным и дал начало новым таксонам [3]. Формирование новых видов происходило в регионе, рельеф которого характеризуется многообразием форм, включающих предгорные депрессии, плоские нагорья, горные хребты и межгорные котловины, флора которых образует “степные острова”. Наличие гетерогенного рельефа и различных климатических условий послужили основой для эволюционных преобразований видов этой группы, их диверсификации и возникновению сложных взаимоотношений, что и было показано ранее при изучении морфологического разнообразия видов секции *Verticillares* [9, 10].

Полученные в настоящей работе результаты анализа видов секции *Verticillares* по данным хпДНК отражают высокий уровень разнообразия видов в очаге формирования секции и сложную картину их филогенетических связей. Так, из 32 изученных популяций нет ни одной монотипной популяции. Высокополиморфными являются популяции как довольно распространенных видов (*O. oxyphylla* и *O. lanata*), так

и узколокальных эндемиков (*O. bargusinensis* и *O. tomopudae*). Большинство изученных популяций (84.4%), кроме изолированной островной популяции LAN4 *O. lanata*, характеризуются высоким уровнем гаплотипического разнообразия (табл. 2), как и популяции видов *Oxytropis* секций *Polyadena* [25] и *Xerobia* [35] Байкальской Сибири (максимальные величины  $h = 0.911$  и  $h = 1.000$  соответственно). Нуклеотидное разнообразие в популяциях видов *O. ochrantha* и *O. myriophylla*, расположенных ближе к центру происхождения секции (Южная Сибирь), составило 0.0007 и 0.0003–0.0014 соответственно (табл. 2), в то время как в популяциях этих же видов, расположенных в Северном Китае ( $\approx 40$ – $41^\circ$  с.ш.), но южнее исследованных нами территорий, оказалось существенно ниже (0.000093 и 0.000095 соответственно) [36]. В целом невысокий уровень нуклеотидного разнообразия согласуется с низкой скоростью мутаций в хлоропластном геноме для рода *Oxytropis*, которая составляет  $8.9 \times 10^{-10}$  замен на сайт в год [37].

Сочетание высокого уровня гаплотипического и низкого уровня нуклеотидного разнообразия для большинства изученных популяций видов *Oxytropis* секции *Verticillares* характерно и для

**Таблица 3.** Риботипы ITS рДНК видов *Oxytropis* секции *Verticillares* и регистрационные номера нуклеотидных последовательностей в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC

Вид	Риботип	Номер доступа в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC
<i>O. bargusinensis</i>	RH1	OQ625437
<i>O. ochrantha</i>	RH2	OQ625441
<i>O. oxyphylla</i>	RH2, RH3, RH4, RH5	OQ625442–OQ625445
<i>O. reverdattoi</i>	RH6	OQ625452
<i>O. selengensis</i>	RH3	OQ625448
<i>O. tomopudae</i>	RH3	OQ625449
<i>O. turczaninovii</i>	RH3	OQ625450
<i>O. mongolica</i>	RH7	OQ625453
<i>O. prostrata</i>	RH8, RH9	OQ625454, OQ625455
<i>O. stukovii</i>	RH2, RH3	OQ625446, OQ625447
<i>O. lanata</i>	RH1, RH3, RH10	OQ625438–OQ625440
<i>O. myriophylla</i>	RH4	OQ625451
<i>O. gracillima</i>	RH11	OQ625456
<i>O. scheludjakovae</i>	RH12, RH13	OQ625457, OQ625458
<i>O. schmorgunoviae</i>	RH14	OQ625459
<i>O. sverdrupii</i>	RH15	OQ625460
<i>O. wrangelii</i>	RH16	OQ625461
<i>O. putoranica</i>	RH17	OQ625462

других ранее исследованных видов *Oxytropis* Южной Сибири [38] и для *O. diversifolia* ( $h = 0.880 \pm 0.074$ ;  $\pi = 0.00061 \pm 0.00020$ ) из Внутренней Монголии (Китай) [39]. Такое сочетание предполагает быстрый рост популяции от небольшого числа основателей, при этом временной интервал должен быть достаточным для восстановления гаплотипической изменчивости посредством мутаций, но недостаточным для накопления значительных нуклеотидных различий в последовательностях ДНК [40, 41].

На сложный характер филогенетических взаимоотношений изученных видов секции *Verticillares* указывает распределение хлоротипов в генеалогической сети (рис. 2,а). Хлоротипы пяти видов из пяти подсекций: *O. ochrantha* подсекции *Oxyphylliformes*, *O. mongolica* подсекции *Salinae*, *O. gracillima* подсекции *Gobicola*, *O. myriophylla* и *O. lanata* монотипных подсекций *Myriophyllae* и *Lanatae* соответственно, группируются в гаплогруппе I в соответствии с видовой принадлежностью, даже в случае совместного произрастания популяций видов *O. myriophylla* и *O. lanata* в одних и тех же местообитаниях с растениями видов гаплогруппы II (рис. 1; рис. 2,а). Ранее [23] была показана высокая степень генетической дифференциации *O. lanata*, *O. myriophylla*, *O. gracillima* и *O. mongolica* от остальных видов секции *Verticillares*. Высокие генетические дистанции между каждым из вышеперечисленных видов и другими видами секции, а также выявленные в настоящей работе видоспецифические нуклеотидные замены и вставки у *O. lanata* и *O. ochrantha* указывают на существенную дивергенцию их хлоропластных геномов. В основе такой дивергенции видов, произрастающих в зоне симпатрии, могут быть различные причины, но наиболее важной из них в данном случае является, по-видимому, экологическая специализация видов.

Б.А. Юрцев [9], обсуждая пути морфологической эволюции видов секции *Verticillares*, предполагал, что в основе эволюционных преобразований лежит приспособление к различным условиям обитания – к произрастанию в условиях высокогорий, на засоленных и щебнистых субстратах, а также к освоению песчаных субстратов. То, что экологическая дифференциация способствует генетической дивергенции, было неоднократно показано для ряда видов растений, обитателей сложных гетерогенных ландшафтов [42–47]. В ряде случаев генетическая дивергенция связана именно с субстратом [42,

45], как было выявлено, в том числе, и для представителей редких видов *Astragalus* – родственной группы для рода *Oxytropis*, произрастающих в межгорном регионе западной части Северной Америки, диверсификация которых была обусловлена взаимодействием особенностей демографии и эдафических факторов [44].

У *O. myriophylla* хлоротипы H11 и H12 являются, вероятно, предковыми для других видов секции, так как один из них занимает центральное положение в сети, а другой тесно связан с внешней группой. У этого вида более широкая экологическая амплитуда, чем у остальных видов гаплогруппы I, он встречается в каменистых степях, на степных склонах, в сосновых и березовых лесах, на песчаных участках [1, 13, 14], тогда как остальные виды гаплогруппы I – *O. ochrantha*, *O. mongolica*, *O. gracillima* и *O. lanata* приурочены к песчаным участкам степей и прибрежным пескам рек и озер, при этом *O. lanata* наиболее узкоспециализированный вид, псаммофит [1, 9, 13, 14]. Узкая субстратная специфичность была отмечена ранее для видов *Oxytropis*, в частности для видов секции *Arctobia*: растения *O. czukotica* Jurtz. ацидофилы и обитают на кислых горных породах, *O. gorodkovii* Jurtz. – кальцефилы и характерны для карбонатных пород [48]. Несмотря на их морфологическую близость (оба вида входят в комплекс *O. nigrescens* s.l. [48]), виды показали четкую генетическую обособленность по данным изменчивости хлоропластных и ядерных маркеров [49]. Таким образом, узкая специализация к обедненным песчаным почвам могла внести определенный вклад и в формирование обособленных филетических линий видов секции *Verticillares*, хлоротипы которых составляют гаплогруппу I в генеалогической сети.

Ядро гаплогруппы II (рис. 2,а) составляет самый распространенный хлоротип H14, что указывает на общее происхождение образующих ее видов. С наибольшей частотой H14 встречается в популяциях *O. oxyphylla*. Этот вид относится к числу древних малоспециализированных видов секции [8] и является типовым для самой крупной и древней в пределах секции *Verticillares* подсекции *Oxyphylliformes* [9, 17]. Кроме этого, H14 является общим для *O. stukovii*, *O. prostrata* и ряда видов, которые составляют цикл *O. oxyphylla* s. ampliss. (*O. reverdattoi*, *O. selengensis*, *O. turczaninovii* и *O. bargusinensis*, последний у Б.А. Юрцева [9, 17] приведен как “еще не описанная баргузинская раса”). К циклу *O. oxyphylla* s. ampliss. относится и *O. tompudae*,

имеющий общий хлоротип H36 с *O. bargusinensis*, а также два хлоротипа, образующих петлевою структуру с хлоротипами *O. oxyphylla* (рис. 2,а). Такая “звездообразная” топология предполагает быстрый поток генов в популяциях небольшого эффективного размера, которые не были разделены древними барьерами и испытали быстрое и недавнее расширение [40]. Полученные нами ранее демографические данные для некоторых популяций *O. oxyphylla* [24] свидетельствуют о возможной недавней демографической экспансии вида. Сочетание высокого уровня гаплотипического и низкого уровня нуклеотидного разнообразия, характерное для всех популяций видов секции, является также косвенным указанием на относительно недавнее и быстрое демографическое расширение (табл. 2).

Наличие общих хлоротипов у разных видов, обнаруженное только в гаплогруппе II, может быть обусловлено несколькими причинами, среди которых основными принято считать: 1) сохранение полиморфизма предковой формы; 2) неполное расхождение генеалогических линий (incomplete lineage sorting, ILS) во время и после видообразования; 3) интрогрессивная гибридизация между близкими видами [46, 50–55]. В ряде случаев наблюдается взаимное влияние этих факторов. Интрогрессия чаще всего выявляется в зоне симпатрии, в совместно расположенных популяциях разных видов. Отсутствие четкой географической закономерности в распределении хлоротипов в гаплогруппе II свидетельствует о неполной сортировке генеалогических линий [46, 54]. Это вполне вероятно, так как с учетом предполагаемого времени образования секции *Verticillares* около 2.5 млн лет назад [8] прошло недостаточно времени для полной дивергенции пластидных геномов видов цикла *O. oxyphylla* s. ampliss. Кроме того, наличие в сети внутреннего гаплотипа с множественными мутационными связями, в настоящей работе это H14 с 13-ю связями, высокой частотой и широким географическим распространением свидетельствует о присутствии анцестрального полиморфизма ([55] и ссылки в этой работе). При изучении закономерностей распространения этой группы видов было отмечено, что все они имеют узкие разобщенные ареалы, приуроченные к отдельным участкам горных территорий Южной Сибири [56], и являются потомками общего предкового вида, имевшего в криофильных ландшафтах миоцен–плиоцена сплошное зональное распространение [7]. Такая обширная экспансия могла привести к широкому закре-

плению предкового полиморфизма, прежде чем эти виды подверглись морфологической диверсификации. В настоящее время они существуют в форме небольших изолированных популяций [56]. Поэтому высока вероятность того, что наличие общего хлоротипа у нескольких видов секции связано в большей степени с сохранением предкового полиморфизма, а не с текущим обменом генами.

В то же время нельзя исключать и влияние гибридизации на эволюционные процессы у видов гаплогруппы II. Интрогрессия и гибридизация видов рода *Oxytropis*, включая виды секции *Verticillares*, были описаны ранее [9, 10, 12–14, 17]. Так, было указано на гибридное происхождение *O. bargusinensis*, *O. prostrata* и *O. tompudae*, а также на способность *O. oxyphylla* и *O. lanata* к гибридизации. Вероятно, что и появление полиплоидов в подсекции *Oxyphylliformes* (*O. selengensis* и кариологическая раса *O. turczaninovicii* с  $2n = 32$ ) является результатом гибридизации. Поэтому можно предположить, что как гибридизация, так и общий полиморфизм предковой формы могли играть важную роль в формировании эволюционных связей видов цикла *O. oxyphylla* s. ampliss., наблюдаемых в настоящее время (рис. 2,а). Таким образом, картина филогенетических связей хлоротипов видов в гаплогруппе II указывает на сложные процессы видообразования и последующей диверсификации видов цикла *O. oxyphylla* s. ampliss., а также *O. stukovii* и *O. prostrata*.

Подобная картина филогенетических связей, возникающая при взаимном влиянии анцестрального полиморфизма и гибридизации, и наблюдаемый при этом даже у узколокальных эндемиков высокий уровень разнообразия (как у *O. bargusinensis* и *O. tompudae* в настоящей работе) – все это было неоднократно представлено для групп близкородственных видов из различных топографически гетерогенных регионов, которые, как правило, являются очагами биоразнообразия. Например, для видов *Centaurea* (горы континентальной Греции) [50], трех видов альпийского дуба (регион Восточные Гималаи и горы Хэндуань) [51], для видов *Spiraea* (Цинхай-Тибетское нагорье) [52], для видов *Acanthophyllum* (Ирано-Туранская флористическая область) [53] и для изученных нами ранее видов *Oxytropis* секции *Xerobia* (Южная Сибирь и прилегающие территории) [35], из того же региона, что и виды секции *Verticillares*. Эта область (территория возникновения и основного распространения видов секции *Verticillares*) также

практически совпадает с одним из важнейших узлов флористического разнообразия – это так называемый Селенгинско-Даурский узел в Южной Сибири [57]. Очевидно, что *O. oxyphylla*, *O. reverdattoi*, *O. selengensis*, *O. turczaninovi*, *O. bargusinensis*, *O. tomputadae*, *O. stukovii*, *O. prostrata* и *O. pumila*, хлоротипы которых образуют гаплогруппу II, имеют самостоятельный видовой статус, но генетически очень близки друг к другу, что свидетельствует об относительной молодости этой группы и активно текущих микроэволюционных процессах в центре образования секции.

Хлоротипы пяти арктических видов, которые являются эндемиками с узкой экологической амплитудой: *O. scheludjakovae*, *O. schmorgunoviae*, *O. sverdrupii* и *O. wrangelii* подсекции *Inaequiseptatae* и *O. putoranica* подсекции *Uniflorae*, образуют гаплогруппу III (рис. 2,а). Два последних как редкие виды включены в “Красную книгу Чукотского автономного округа” (2008) и в “Красную книгу Красноярского края” (2022) соответственно; *O. sverdrupii* как узкоареальный эндемик, обитающий только на о-ве Айон, включен в “Красную книгу Российской Федерации” (2008). Эти виды пространственно изолированы от группы южно-сибирских видов секции, и их хлоротипы генетически обособлены как друг от друга, так и от хлоротипов остальных видов, что свидетельствует о независимой эволюции арктических таксонов с ограниченным потоком генов между ними. Исключением в этой гаплогруппе является хлоротип H29 *O. oxyphylla*, составляющий вторую филетическую линию, появление которой может быть вызвано конвергентной эволюцией. Из-за того, что анализ арктических видов выполнен на малом количестве гербарных образцов, сложно сделать какие-либо заключения по этой группе, но стоит отметить некоторые особенности. Ранее Б.А. Юрцев [48], характеризуя морфоэкологическую дифференциацию видов подсекции *Inaequiseptatae*, выделил морфологический и эволюционный ряд от *O. schmorgunoviae* (эндемик степных сообществ бассейна Колымы и Западной Чукотки) через *O. sverdrupii* (эндемик о-ва Айон, обитатель сухих тундр) к *O. wrangelii* (эндемик о-ва Врангеля и востока Чукотского п-ова, обитатель сухих и среднеувлажненных тундр). Направлением эволюции в этом ряду является освоение более влажных местообитаний одновременно с адаптацией к более холодному климату, при этом *O. schmorgunoviae* и *O. sverdrupii* – гексаплоиды ( $2n = 48$ ), а у *O. wrangelii* число хромо-

сом увеличивается до  $2n = 64$ . В генеалогической сети (рис. 2,а) хлоротипы этих видов (H51 *O. schmorgunoviae*, H52 *O. sverdrupii*, H54 и H55 *O. wrangelii*) расположены в такой же последовательности от гипотетического центрального хлоротипа этой гаплогруппы. Возможно, что такое расположение хлоротипов отчасти обусловлено экологической специализацией этих видов, как и обособление хлоротипа H53 *O. putoranica*, эндемика плато Путорана и гор Бырранга на Таймыре, кальцефила, обитателя щебнистых горных тундр на обдуваемых участках и известняках [48]. Интересно расположение хлоротипов из трех популяций *O. scheludjakovae*, настолько генетически обособленных друг от друга, что количество мутационных шагов между их хлоротипами превышает таковое между хлоротипами некоторых видов секции (рис. 2,а). Вероятно, это может быть связано с аллопатрической дивергенцией в удаленных изолированных популяциях. У *O. scheludjakovae* было отмечено [13] наличие кариологических рас с числом хромосом 16, 32 и 48, однако эти данные получены для популяций, довольно удаленных от изученных нами, но можно допустить, что процессы полиплоидизации также оказали свое влияние на глубокую внутривидовую дивергенцию *O. scheludjakovae*. Анализ генеалогических связей хлоротипов видов *Oxytropis* [22] показал близость *O. scheludjakovae* и *O. sverdrupii* к видам секции *Orobia*, что согласуется с мнением Юрцева [48] о способности к гибридизации видов секции *Orobia* и подсекции *Inaequiseptatae* секции *Verticillares*. Возможно, что появление полиплоидных рас *O. scheludjakovae* произошло вследствие гибридизации. Таким образом, можно предположить, что эволюционные процессы в группе арктических видов, чьи хлоротипы объединены в гаплогруппе III, происходят на основе экологической специализации, аллопатрической дивергенции и гибридизации с образованием полиплоидных рас и видов, однако для обоснованных выводов нужны исследования на расширенной выборке популяций и видов этой группы.

В генеалогической сети риботипов (рис. 2,б), как и в сети хлоротипов, наблюдается “звездчатая” структура – свидетельство общей экспансии, в центре которой находится риботип RH3 с 11-ю мутационными связями. Это доминантный и потенциальный предковый риботип общий для 6 южно-сибирских таксонов, включая *O. lanata*, хлоротипы которого хорошо дивергированы от хлоротипов других видов гаплогруппы II

(рис. 2,а). Такое “звездчатое” расположение риботипов, как было сказано ранее, обусловлено общим происхождением видов секции *Verticillares*, их относительно недавней дивергенцией, сохранением анцестрального полиморфизма и неполным расхождением филетических линий, а также гибридизацией между таксонами со слабыми репродуктивными барьерами в зоне симпатрии. Кроме того, “звездчатая” структура может указывать на быструю адаптивную радиацию входящих в нее таксонов. Ранее на основе ядерных и хлоропластных маркеров было установлено, что быстрая радиация характерна для рода *Oxytropis* [4], как и других родов сем. Fabaceae: *Lupinus* [58], *Astragalus* [59], *Sophora* [60], *Indigofera* [61] и др. Наличие общего риботипа также было показано нами для шести видов *Oxytropis*, относящихся к трем разным под родам *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* рода *Oxytropis* [26]. Риботипы арктических видов обособлены и не имеют общих риботипов с южно-сибирскими видами, что указывает на их относительно раннюю дивергенцию от этой группы.

В целом необходимо отметить, что количество выявленных хлоротипов (54) у 18 изученных видов секции *Verticillares* (*O. pumila* не учитываем из-за отсутствия риботипа) более чем в 3 раза превышает количество риботипов (17). Это характерно для видов *Oxytropis* других секций, например секция *Orobia* – 5 изученных видов, 39 хлоротипов и 6 риботипов [62], *Arctobia* – 9 видов, 55 хлоротипов и 10 риботипов [49], *Xerobia* – 7 видов, 69 хлоротипов и 2 риботипа [35]. Подобные различия также отмечены и у других видов растений [61, 63, 64]. Это несоответствие возникает, вероятно, в связи с уже упомянутыми процессами быстрой радиации и неполного расхождения филетических линий, а также из-за различных способов наследования хлоропластного и ядерного геномов (унипарентальное или бипарентальное наследование) и способов распространения (распространение только с помощью семян или с помощью пыльцы и семян). Наследуемый по одной родительской линии хлоропластный геном несет только половину эффективной численности популяции, по сравнению с ядерным геном ITS, который распространяется как через пыльцу, так и через семена, и поэтому процесс расхождения филетических линий у ядерной ДНК протекает дольше, чем у хлоропластной ДНК.

Проведенное на основе маркеров хлоропластного генома исследование видов секции *Verticillares* в очаге образования секции пока-

зало, что большинство изученных популяций характеризуются сочетанием высокого гаплотипического и низкого нуклеотидного разнообразия, что предполагает быстрый рост популяции от небольшого числа основателей. По характеру выявленных генеалогических связей между хлоротипами можно предположить наличие разных эволюционных путей для видов секции: 1) дивергенция хорошо генетически обособленных таксонов в зоне симпатрии предположительно на основе экологической специализации; 2) неполное расхождение филетических линий с сохранением предкового полиморфизма в сочетании с гибридизацией слабо дивергировавших таксонов; 3) аллопатрическая дивергенция и полиплоидизация. Полученные данные анализа маркеров хлоропластного и ядерного геномов свидетельствуют о быстрой адаптивной радиации видов секции *Verticillares*. Очевидно, что центр происхождения секции (Байкальская Сибирь и прилегающие районы Южной Сибири, Монголии и Китая) является в настоящее время центром активного видообразования и высокого генетического разнообразия. С учетом того, что секция *Verticillares* включает редкие, эндемичные и ценные лекарственные виды, настоящая работа может послужить основой для выявления центров генетического разнообразия, их сохранения и мониторинга состояния видов.

Авторы выражают благодарность И.Н. Поспелову и Е.Б. Поспеловой за предоставление образцов *O. putoranica* с п-ова Таймыр, М.В. Легченко за предоставление образцов из Гербария высших растений БИН РАН (LE), Санкт-Петербург, и М.Г. Хоревой за предоставление образцов из Гербария ИБПС ДВО РАН (MAG), Магадан.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема 124012400285-7).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zhu X., Welsh S. L., Ohashi H. *Oxytropis* // Flora of China. 2010. V. 10. P. 453–500. (<http://www.efloras.org>)
2. Малышев Л. И. Фенетика подродов и секций остролодок (род *Oxytropis* DC., Fabaceae) в связи с экологией и филогенией // Сиб. экол. журн. 2008. № 4. С. 571–576. <https://doi.org/10.1134/S1995425508040073>
3. Положий А. В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 55–59.
4. Shavvon R. S., Kazempour-Osaloo S., Maassoumi A. A. et al. Increasing phylogenetic support for explosively radiating taxa: The promise of high-throughput sequencing for *Oxytropis* (Fabaceae) // J. Syst. Evol. 2017. V. 55. № 4. P. 385–404. <https://doi.org/10.1111/jse.12269>
5. Тулохонов А. К. Байкал: природа и люди. Энциклопедический справочник. Улан-Удэ: ЭКОС, 2009. С. 580.
6. Намзалов Б. Б. Байкальский фитогеографический узел как новейший центр эндемизма Внутренней Азии // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16. № 4. С. 563–571. <https://doi.org/10.1134/S1995425509040079>
7. Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 364 с.
8. Положий А. В. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // Ученые записки ТГУ. Биология и почвоведение. 1965. № 51. С. 18–38.
9. Юрцев Б. А. Основные пути эволюции остролодочников секции *Vaicalia* Vge. // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 634–648.
10. Малышев Л. И. Фенетика в секции *Verticillares* рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 6. С. 793–807.
11. Bunge Al. Species generis *Oxytropis* DC. // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1874. Т. 22. № 1. 166 p.
12. Попов М. Г. *Oxytropis* DC. // Флора Средней Сибири. Т. 1. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1957. С. 336–352.
13. Малышев Л. И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. 2008 а. Т. 11. № 4. С. 5–141.
14. Положий А. В. *Oxytropis* DC. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 9. С. 74–151.
15. Улзийхутаг Н. Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар: Бемби Сан, 2003. 587 с.
16. Санданов Д. В. Современные подходы к моделированию разнообразия и пространственному распределению видов растений: перспективы их применения в России // Вестн. ТГУ. Биология. 2019. № 46. С. 82–114. <https://doi.org/10.17223/19988591/46/5>
17. Юрцев Б. А. Конспект системы секции *Vaicalia* Vge рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений. М.: Наука, 1964. С. 191–218
18. Krivenko D. A., Kotseruba V. V., Kazanovsky S. G. et al. Fabaceae // IAPT/IOPB chromosome data 11 / Ed. Marhold K. // Taxon. 2011. V. 60. № 4. P. 1222.
19. Konichenko E. S., Selyutina I. Yu., Dorogina O. V. *Oxytropis triphylla* // IAPT/IOPB chromosome data 14 / Ed. Marhold K. // Taxon. 2012. V. 61. № 6. P. 1338–1339.
20. Gao J., Lu P., Wang J.-N. et al. Molecular phylogeny of several species of *Oxytropis* DC. based on 5.8S rDNA/ITS sequence // Acta Agric. Bor. Sin. 2009. V. 24. № 6. P. 168–173. <https://doi.org/10.7668/hbnxb.2009.06.034>
21. Archambault A., Stromvik M. V. Evolutionary relationships in *Oxytropis* species, as estimated from the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) sequences point to multiple expansions into the Arctic // Botany. 2012. V. 90. № 8. P. 770–779. <https://doi.org/10.1139/B2012-023>
22. Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В. и др. Филогенетические взаимоотношения видов *Oxytropis* DC. subg. *Oxytropis* и *Phacoxytropis* (Fabaceae) Азиатской России на основе анализа нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров хлоропластного генома // Генетика. 2016. Т. 52. № 8. С. 895–909. <https://doi.org/10.1134/S1022795416060065>
23. Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Санданов Д. В. Дивергенция видов *Oxytropis* секции *Verticillares* (Fabaceae) степной флоры Байкальской Сибири на основе анализа хлоропластной ДНК // Генетика. 2019. Т. 55. № 6. С. 665–674. <https://doi.org/10.1134/S0016675819060055>
24. Холина А. Б., Позднякова Т. Э., Санданов Д. В. Составление популяций ценных лекарственных видов рода *Oxytropis* Байкальской Сибири по данным хлоропластной ДНК // Изв. СПбГАУ. 2022. № 3 (68). С. 20–31. <https://doi.org/10.24412/2078-1318-2022-3-20-31>
25. Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В., Позднякова Т. Э. Изменчивость хлоропластной ДНК видов *Oxytropis* секции *Polyadena* (Fabaceae) Азиатской России: популяционный анализ и филогенетические связи // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 1. С. 19–29. <https://doi.org/10.1134/S1062359021010076>
26. Холина А. Б., Козыренко М. М., Артюкова Е. В. и др. Филогенетические связи видов Азиатской России подродов *Phacoxytropis* и *Tragacanthoxytropis* рода *Oxytropis* на основе полиморфизма маркеров хлоропластного и ядерного геномов // Генетика. 2021. Т. 57. № 9. С. 1039–1053. <https://doi.org/10.31857/S0016675821090058>
27. Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E. et al. Phylogenetic relationships of *Oxytropis* section *Gloecephala* from Northeast Asia based on sequencing of the intergenic spacers of cpDNA and ITS nrDNA // Genetica. 2022. V. 150. P. 117–128. <https://doi.org/10.1007/s10709-022-00152-y>
28. Mir B. A., Koul S., Kumar A. et al. Intraspecific variation in the internal transcribed spacer (ITS) regions of rDNA in *Withania somnifera* (Linn.) Dunal // Indian J. Biotechnol. 2010. V. 9. P. 325–328.
29. Bonfeld J. K., Smith K. F., Staden R. A new DNA se-

- quence assembly program // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4992–4999.
30. Gouy M., Guindon S., Gascuel O. SeaView version 4: A multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building // Mol. Biol. Evol. 2010. V. 27. P. 221–224.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>
  31. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
  32. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite v3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. P. 564–567.
  33. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
  34. Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В. Современное состояние популяций эндемичных видов *Oxytropis* Байкальской Сибири и их филогенетические связи по данным секвенирования маркеров хлоропластной ДНК // Генетика. 2018. Т. 54. № 7. С. 795–806.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795418070050>
  35. Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E. et al. Genetic diversity of *Oxytropis* section *Xerobia* (Fabaceae) in one of the centres of speciation // Genetica. 2021. V. 149. № 2. P. 89–101.  
<https://doi.org/10.1007/s10709-021-00115-9>
  36. Guo C., Zhang L., Zhao Q. et al. Host-species variation and environment influence endophyte symbiosis and mycotoxin levels in Chinese *Oxytropis* species // Toxins. 2022. V. 14.  
<https://doi.org/10.3390/toxins14030181>
  37. Wojciechowski M.F. *Astragalus* (Fabaceae): A molecular phylogenetic perspective // Brittonia. 2005. V. 57. P. 382–396.
  38. Sandanov D.V., Kholina A.B., Kozyrenko M.M. et al. Genetic diversity of *Oxytropis* species from the center of the genus origin: insight from molecular studies // Diversity. 2023. V. 15.  
<https://doi.org/10.3390/d15020244>
  39. Wang H., Liu P.-L., Li J. et al. Why more leaflets? The role of natural selection in shaping the spatial pattern of leaf-shape variation in *Oxytropis diversifolia* (Fabaceae) and two close relatives // Front. Plant Sci. 2021. V. 12.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>
  40. Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 2000. 441 p.
  41. Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Инф. Вест. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.
  42. Moore A.J., Merges D., Kadereit J.W. The origin of the serpentine endemic *Minuartia laricifolia* subsp. *ophiolitica* by vicariance and competitive exclusion // Mol. Ecol. 2013. V. 22. P. 2218–2231.  
<https://doi.org/10.1111/mec.12266>
  43. Cortés A.J., Garzón L.N., Valencia Jh.B., Madriñán S. On the causes of rapid diversification in the Páramos: isolation by ecology and genomic divergence in *Espeletia* // Front. Plant Sci. 2018. V. 9.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01700>
  44. Jones M.R., Winkler D.E., Massatti R. The demographic and ecological factors shaping diversification among rare *Astragalus* species // Divers. Distrib. 2021. P. 1–15.  
<https://doi.org/10.1111/ddi.13288>
  45. Sampson J., Byrne M. Genetic differentiation among subspecies of *Banksia nivea* (Proteaceae) associated with expansion and habitat specialization // Diversity. 2022. V. 14.  
<https://doi.org/10.3390/d14020098>
  46. Yang Zh., Ma W.-X., He X. et al. Species divergence and phylogeography of *Corylus heterophylla* Fisch complex (Betulaceae): inferred from molecular, climatic and morphological data // Mol. Phylogenet. Evol. 2022. V. 168.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107413>
  47. Özüdoğru B., Karacaoğlu Ç., Akaydin G. et al. Ecological specialization promotes diversity and diversification in the Eastern Mediterranean genus *Ricotia* (Brassicaceae) // J. Syst. Evol. 2022. V. 60. P. 331–343.  
<https://doi.org/10.1101/2020.08.30.274670>
  48. Юрцев Б.А. *Oxytropis* DC. // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 9. Ч. 2. С. 61–146.
  49. Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В. и др. Филогенетические отношения видов *Oxytropis* секции *Arctobia* северо-востока Азии по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластного и ITS ядерного геномов // Генетика. 2020. Т. 56. № 12. С. 1386–1397.  
<https://doi.org/10.1134/S1022795420120091>
  50. Lopez-Vinyallonga S., Lopez-Pujol J., Constantinidis Th. et al. Mountains and refuges: Genetic structure and evolutionary history in closely related, endemic *Centaurea* in continental Greece // Mol. Phylogenet. Evol. 2015. V. 92. P. 243–254.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.06.018>
  51. Feng L., Zheng Q.-J., Qian Z.-Q. et al. Genetic structure and evolutionary history of three alpine sclerophyllous oaks in East Himalaya-Hengduan Mountains and adjacent regions // Front. Plant Sci. 2016. V. 7.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01688>
  52. Khan G., Zhang F., Gao Q. et al. Spiroides shrubs on Qinghai-Tibetan Plateau: Multilocus phylogeography and palaeodistributional reconstruction of *Spiraea alpina* and *S. mongolica* (Rosaceae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2018. V. 123. P. 137–148.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.02.009>
  53. Mahmoudi Shamsabad M., Assadi M., Parducci L. Phylogeography and population genetics of *Acanthophyllum squarrosum* complex (Caryophyllaceae) in the Irano-Turanian region // Syst. Biodivers. 2019. V. 17. № 4. P. 412–421.  
<https://doi.org/10.1080/14772000.2019.1590476>
  54. Schanzer I.A., Fedorova A.V., Shelepova O.V., Suleymanova G.F. 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. 2020. V. 9.

- <https://doi.org/10.3390/plants9121798>
55. Li Y., Wang L., Zhang X. et al. Extensive sharing of chloroplast haplotypes among East Asian *Cerris* oaks: The imprints of shared ancestral polymorphism and introgression // *Ecol. Evol.* 2022. V. 12. <https://doi.org/10.1002/ece3.9142>
  56. Sandanov D.V., Dugarova A.S., Brianskaia E.P. et al. Diversity and distribution of *Oxytropis* DC. (Fabaceae) species in Asian Russia // *Biodivers. Data J.* 2022. V. 10. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e78666>
  57. Намзалов Б.Б. Важнейшие узлы биоразнообразия и фитогеографические феномены горных степей Южной Сибири // *Аридные экосистемы.* 2021. Т. 27. № 3 (88). С. 24–36. doi: 10.1134/S2079096121030100
  58. Drummond C.S., Eastwood R.J., Miotto S.T.S., Hughes C.E. Multiple continental radiations and correlates of diversification in *Lupinus* (Leguminosae): Testing for key innovation with incomplete taxon sampling // *Syst. Biol.* 2012. V. 61 (3). P. 443–460. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr126>
  59. Bagheri A., Maassoumi A.A., Rahiminejad M.R. et al. Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section *Hymenostegis*: An analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae // *Sci. Rep.* 2017. № 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14614-3>
  60. Shepherd L.D., Heenan P.B. Evidence for both long-distance dispersal and isolation in the Southern Oceans: Molecular phylogeny of *Sophora* sect *Edwardsia* (Fabaceae) // *N. Z.J. Bot.* 2017. V. 55. № 3. P. 334–346. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2017.1353527>
  61. Zhao X.L., Gao X.F., Zhu Zh.M. et al. The demographic response of a deciduous shrub (the *Indigofera bungeana* complex, Fabaceae) to the Pleistocene climate changes in East Asia // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00613-x>
  62. Козыренко М.М., Холина А.Б., Артюкова Е.В. и др. Молекулярно-филогенетическая характеристика эндемичных дальневосточных близкородственных видов секции *Orobia* рода *Oxytropis* (Fabaceae) // *Генетика.* 2020. Т. 56. № 4. С. 421–432. <https://doi.org/10.1134/S1022795420040043>
  63. Hou B., Luo J., Zhang Y. et al. Iteration expansion and regional evolution: Phylogeography of *Dendrobium officinale* and four related taxa in southern China // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. <https://doi.org/10.1038/srep43525>
  64. Zheng H.-Y., Guo X.-L., Price M. et al. Effects of mountain uplift and climatic oscillations on phylogeography and species divergence of *Chamaesium* (Apiaceae) // *Front. Plant Sci.* 2021. V. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.673200>
  65. Zhang S.Z., Ma Y.C., Li M.X. Cytotaxonomical studies on 14 species of *Oxytropis* DC. from Neimenggu // *Acta Sci. Nat. Univ. Neimenggu.* 1994. V. 25. P. 64–72.
  66. Sandanov D.V., Dugarova A.S., Brianskaia E.P. et al. Diversity and distribution of *Oxytropis* DC. (Fabaceae) species in Asian Russia // *Biodivers. Data J.* 2022. V. 10. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e78666>

## THE EVOLUTIONARY PATHWAYS OF *Oxytropis* SPECIES OF THE SECTION *Verticillares* AT THE CENTER OF THE SECTION ORIGIN

A. B. Kholina<sup>1,\*</sup>, E. V. Artyukova<sup>1</sup>, D. V. Sandanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

<sup>3</sup>Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, 670047 Russia

\*e-mail: kholina@biosoil.ru

Genetic diversity and phylogenetic relationships of *Oxytropis* species from the section *Verticillares* were studied based on nucleotide polymorphism of cpDNA intergenic spacers *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG* at the center of the section origin (Baikal Siberia and adjacent territories of South Siberia, Mongolia, and China). Moreover, at the first time the reconstruction of phylogenetic relationships of species from section *Verticillares* based on the analysis of ITS nrDNA has been performed. The paper summarizes new samples and new data for unstudied species and populations. 84.4% populations of 11 species are characterized by a high level of chloroplast haplotype diversity (*h* varies from 0.700 to 1.000). The majority of populations (71.9%) have high haplotype diversity with low nucleotide diversity. Three haplogroups revealed in the genealogical network of chlorotypes indicate that there are different evolutionary pathways of the species included in these groups: divergence of genetically isolated taxa in the zone of sympatry presumably on the base of ecological specialization; incomplete lineage sorting with preserving of ancestral polymorphism in combination with hybridization of weakly diversified taxa; allopatric divergence and polyploidization. Analysis of markers of chloroplast and nuclear genomes testify the rapid adaptive radiation of *Oxytropis* section *Verticillares*.

**Keywords:** genetic diversity, phylogenetic relationships, chloroplast DNA, ITS nrDNA, Fabaceae, *Oxytropis*, *Verticillares*.