

УДК 575.22: 582.736

ЭНДЕМИЧНЫЕ ВИДЫ *Oxytropis* СЕКЦИИ *Orobia* (Fabaceae) АЗИАТСКОЙ РОССИИ: ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА

© 2025 г. А. Б. Холина¹*, Е. В. Артюкова¹, Д. В. Санданов², М. Г. Хорева³, О. А. Мочалова³, Е. А. Андриянова³, В. В. Якубов¹, М. Н. Колдаева⁴, И. Ю. Селютина⁵

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения
Российской академии наук, Улан-Удэ, 670047 Россия

³Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, 685000 Россия

⁴Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, 690022 Россия

⁵Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 18.03.2025 г.

После доработки 20.05.2025 г.

Принята к публикации 26.05.2025 г.

На основе анализа нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК проведено изучение генетического разнообразия и демографической динамики эндемичных видов секции *Orobia* рода *Oxytropis* в двух центрах видообразования: Южная Сибирь и северо-восток Азии. Из 34 изученных популяций эндемичных видов пять были мономорфными, такие популяции встречались только у видов северо-востока Азии, 18 популяций (52.9%) характеризовались высоким гаплотипическим разнообразием (h от 0.600 до 1.000) и 24 популяции (70.6%) – низким нуклеотидным разнообразием (π от 0.0001 до 0.0029). Реконструкция демографических историй 16 популяций эндемиков показала, что только четыре популяции имели бимодальное распределение нуклеотидных различий, согласующееся с моделью демографического равновесия, для всех других обнаружено унимодальное распределение, согласующееся с моделью расширяющейся популяции. Выявлены две популяции эндемичных видов *O. leucantha* subsp. *tshukotcensis* и *O. popoviana* (в Магаданской области и Бурятии соответственно) с высоким уровнем генетического разнообразия, находящиеся в состоянии популяционной стабильности. Они располагаются, вероятно, на территории древних рефугиумов и представляют особый интерес с точки зрения сохранения генофонда видов.

Ключевые слова: Fabaceae, *Oxytropis*, *Orobia*, генетическое разнообразие, демографическая история, хлоропластная ДНК.

DOI: 10.31857/S0016675825100074

Для крупного полиморфного рода *Oxytropis* DC. (Fabaceae) на северо-востоке Азии характерно активное протекание процессов видообразования, в частности в результате прогрессирующей экологической дифференциации [1–3]. На территории Азиатской России существуют очаги разнообразия видов рода, которые одновременно являются центрами интенсивного видообразования, к ним относятся, во-первых, горы и горно-степные районы Южной Сибири; во-вторых, прибрежные и

горные районы северной части Дальнего Востока России (северо-восток Азии) [2, 4]. Диверсификация видов в Южной Сибири может быть обусловлена гетерогенностью рельефа, когда высокое экологическое разнообразие и мозаичность условий горных экосистем приводят к возникновению близкорасположенных популяций видов *Oxytropis* с разными экологическими требованиями, а также способствуют изоляции отдельных местообитаний. Активное видообразование на северо-востоке

Азии может быть связано с особенностями существования видов *Oxytropis* в экстремальных условиях (морские побережья, высокогорья, пионерные стадии зарастания вулканов), что приводит к интенсификации формообразовательных процессов. При этом возникновение новых форм нередко происходит на основе полиплоидизации и интрогрессивной гибридизации и сопровождается быстрой адаптивной радиацией молодых видов [2, 3]. Все эти процессы характерны и для видов *Oxytropis* секции *Orobia* Bunge – наиболее крупной и сложной в таксономическом отношении.

Секция *Orobia* включает около 110 видов в Европе, Азии и Америке; в Азиатской России распространены 58 таксонов, из них 37 видов и подвидов являются эндемичными [3]. Эндемичные виды часто существуют в форме малых изолированных популяций и составляют наиболее уязвимую часть региональной флоры. Многие эндемичные виды секции *Orobia* внесены в региональные Красные книги [5–13] как уязвимые, редкие или исчезающие растения, а два вида – *O. nivea* Bunge и *O. todomoshiriensis* Miyabe et Miyake – в Красную книгу РФ [14] (табл. 1). Кроме того, некоторые широко распространенные виды *Oxytropis* секции *Orobia* активно уничтожаются вследствие их декоративной, лекарственной [15–17] и кормовой [18, 19] значимости. Очевидно, что охрана и восстановление численности популяций требуется не только для уязвимых, редких и исчезающих эндемиков, но и для широко распространенных видов. Одним из необходимых условий сохранения и поддержания разнообразия растений является исследование генетических процессов в природных популяциях. Это может обеспечить научную основу для разработки мер по сохранению разнообразия (например, введение в культуру редких и исчезающих видов), создания альтернативных источников лекарственного сырья, а также для реинтродукции этих видов в природные экосистемы.

Ранее нами были изучены эндемичные виды *Oxytropis* Байкальской Сибири [20] и ряд видов секции *Orobia* [21–24]. Для анализа нуклеотидного полиморфизма были использованы межгенные спейсеры *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК (хпДНК), которые показали эффективность для оценки генетических ресурсов, демографической истории популяций и реконструкции филогенетических связей. В настоящей работе проанализирован большой дополнительный материал для 32 эндемичных видов и подвидов секции *Orobia* (по [3]), включая *O. sylvatica*, который приводится как эндемик Северной Азии в Красных книгах Иркутской области [8] и Забайкальского края [10].

Целью исследования является изучение генетического разнообразия и демографической динамики эндемичных видов *Oxytropis* секции *Orobia*

Азиатской России по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH* + *trnL-trnF* + *trnS-trnG* хпДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили 617 растений из 112 природных местонахождений 42 видов и подвидов *Oxytropis* секции *Orobia* (табл. 1). Названия таксонов и секций приведены согласно обработке Л.И. Малышева [3], за исключением *O. ruthenica* Vass. [25]. Места хранения ваучерных образцов указаны в табл. 1. Общий ареал секции *Orobia* в Азиатской России (рис. 1) приведен по данным Д.В. Санданова с соавт. [26], ареалы исследованных видов секции *Orobia* приведены в [27]. Большинство эндемичных видов характеризуются небольшим размером ареала, что связано с их узкой экологической приуроченностью, включающей субстратную специфичность, требования к освещенности, увлажнению и др. Больше половины видов (18 из 32) являются узколокальными эндемиками, такие как *O. calcareorum*, *O. hidakamontana*, *O. kunashiriensis*, *O. todomoshiriensis*, для двух последних видов отмечено только одно или два местонахождения. Ряд эндемичных видов имеют дизъюнктивные ареалы различной площади, например обширные ареалы у *O. adamsiana*, *O. evenorum*, *O. ochotensis* и небольшие – у *O. arctica* subsp. *taimyrensis*, *O. campanulata*, *O. candicans*, *O. tichomirovii*. Для сравнительного анализа в исследование включены популяции 10 собранных в ходе исследования распространенных видов секции *Orobia* (табл. 1), ареалы которых выходят за пределы территории исследования. Размеры ареалов этих видов также варьируют – от распространенного *O. sajanensis*, ареал которого ограничен Восточной Сибирью и Северной Монголией, до широко распространенного *O. strobilacea*, ареал которого охватывает Северо-Восточный Казахстан, Южную Сибирь, Дальний Восток, Северную Монголию и Китайский Алтай, северный предел ареала этого вида – около 56° с.ш.

Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* приведены в нашей предыдущей работе [28]. Индивидуальные препараты тотальной ДНК выделены из листьев растений с помощью СТАВ-буфера по методике [29] с небольшими модификациями [30]. Амплификацию *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* проводили с использованием универсальных праймеров и рекомендованных реакционных условий [31, 32]. Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США), редактировали с помощью пакета программ Staden Package v1.5 [33], затем выравнивали в SeaView v4.7 [34] и объединяли в DnaSP v5.0 [35]. Матрицу объединенных последовательностей трех регионов

Таблица 1. Исследуемые популяции 42 видов и подвидов *Oxytropis* секции *Orobia*, место произрастания, размер выборки, коды популяций и гаплотипы

Вид, число хромосом [источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
Эндемичные виды				
<i>O. adamsiana</i> (Trautv.) Jurtzev, 2n = 32, 48 [3]				
1. Центральный Таймыр, горы и предгорья Бырранга, бух. Ледяная оз. Таймыр (1) MW*	74.48824°, 99.6955°	ADAM1	U37	[23]
2. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окр. оз. Аян (3) MW*	68.99894°, 94.49041°	ADAM2	U37	[23]
3. Юго-Восточный Таймыр, р. Фомич. Северный берег оз. Бессточного (1) MW*	71.67283°, 108.30425°	ADAM3	U38	[23]
4. Юго-Восточный Таймыр, р. Котуй в р-не устья р. Медвежьей (1) MHA*	71.59456°, 102.66325°	ADAM4	U39 (=H11)	[23], ([55])
5. Буяргия, окр. пос. Уакит, левобережье р. Уакит (10) NSK*, UUDE*	55.56461°, 113.60958°	ADAM5	U40–U47	[23]
<i>O. ajanensis</i> subsp. <i>semiglobosa</i>** (Jurtzev) N.S. Pavlova, 2n = 16 [3]				
1. Центральная Чуколка, правобережье р. Кувет, руч. Волчок (1) LE*	68.76065°, 177.98252°	AJAN1	H35	[55]
2. Магаданская обл., окр. Атарганской косы (9) MAG*	59.54362°, 151.50457°	AJAN2	B1	н/и
<i>O. amrophila</i>** Turcz., 2n = 16 [56]				
1. Красноярский край, г. Красноярск, Академгородок (1)	55.98333°, 92.74406°	AMM	H14	[55]
<i>O. arctica</i> subsp. <i>taimyrensis</i> Jurtzev (= <i>O. karga</i> Saposhn. ex Polozh.), 2n = 64 [3]				
1. Юго-Восточный Таймыр, север Анабарского плато, р. Эричка (1) MW*	71.22725°, 103.284453°	ATAIM1	B2	
2. Восточный Таймыр, окр. слияния рр. Большой Лесной Рассохи и Новой (1) MW*	72.62114°, 101.28875°	ATAIM2	B3	
3. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, оз. Аян в устье р. Амнундакты (1) MW*	69.06297°, 94.16686°	ATAIM3	B4	н/и
4. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окр. оз. Аян, каньон р. Гулэмы (1) MW*	68.95331°, 94.13617°	ATAIM4	B5	
<i>O. calcareorum</i>** N.S. Pavlova, 2n = 32 [57]				
1. О-в Сахалин, юг Восточно-Сахалинского хребта, г. Вайда (9) VLA*	49.88538°, 143.45667°	CAL	B6 (=H16), B7–B9	н/и ([55])
<i>O. campanulata</i> Vass., 2n = 32, 32 + B [3], 2n = 16 [56]				
1. Красноярский край, окр. с. Замятино (1) KRAS*	56.19333°, 92.85365°	CAM1	H17	[55]
2. Алтай, окр. г. Барнаула (9) VGBI*	53.26053°, 83.68011°	CAM2	B10–B17	н/и
<i>O. sandicans</i>** (Pall.) DC., 2n = 16 [3]				
1. Красноярский край, окр. с. Погорелка (1) KRAS*	56.34971°, 92.98437°	CAN	H20	[55]

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом [Источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с. ш., в. д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
<i>O. szechuanensis</i> ** Jurtzev , 2n – нет данных				
1. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, Афанасьевские озера (1) МНА*, MW*	71.62900°, 106.34550°	CZEK1	H21	[55]
2. Юго-Восточный Таймыр, р. Фомич у устья р. Талыгыр-Юрях (1) MW*	71.67456°, 108.37317°	CZEK2	B2	н/и
3. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, р. Эричка (1) MW*	71.28881°, 103.23794°	CZEK3	B18	
4. Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окр. оз. Аян (2) MW*	69.06089°, 94.18775°	CZEK4	B5, B19	
<i>O. darpirensis</i> ** Jurtzev et Khokhr. , 2n – нет данных				
1. Республика Саха (Якутия), окр. оз. Дарпир около устья руч. Беляк (8) MAG*	64.18142°, 148.04129°	DAR1	B20	н/и
2. Магаданская обл., бассейн р. Омuleвки, устье р. Харкиндя (8) MAG*	64.29319°, 148.59421°	DAR2	B20	
3. Магаданская обл., долина р. Уочат (8) MAG*	63.89886°, 148.43036°	DAR3	B20, B21	
4. Магаданская обл., верховья Таскана, руч. Веселый (1) MAG*	63.55620°, 149.39584°	DAR4	B21	
<i>O. erecta</i> Kom., 2n = 48 [3]				
1. Камчатский край, Авачинский залив (16) MW*	52.98920°, 158.84728°	EKAZ	H16, H17, H18	[22]
2. Камчатский край, влк. сопка Плоская (1) MW*	56.05140°, 160.28545°	EKAP	H19	[22]
3. Камчатский край, Авачинская сопка, окр. г. Петропавловска-Камчатского (1) MW*	53.21607°, 158.66132°	EKAA	H17	[22]
4. Камчатский край, оз. Толмачева (1) MW*	52.61761°, 157.71090°	EKAT	H20	[22]
<i>O. evenorum</i> Jurtzev et A. Khokhr. , 2n = 48, 96 [3], 2n = 32 [58]				
1. Камчатский край, окр. пос. Эссо, перевал Гаргачан (3)	55.87080°, 158.66225°	KAM	H7	[21]
2. Магаданская обл., окр. г. Магадана, верховья р. Медвежки (3)	59.70552°, 150.68691°	MEDV	H8, H9	[21]
3. Магаданская обл., о-в Недоразумения, побережье Охотского моря (1)	59.58750°, 150.40515°	EVE	H8	[21]
4. Магаданская обл., верховья р. Олы (11) UUN*	60.62826°, 151.28889°	OLA	H10–H13	[21]
5. Магаданская обл., Ольское плато (13) UUN*	60.62886°, 151.25697°	OPL	H13–H16	[21]
6. Магаданская обл., мыс Атарган (8) UUN*	59.53871°, 151.50345°	ATA	H15, H17–H20	[21]
7. Магаданская обл., перевал Арманский (10) UUN*	59.70555°, 150.68643°	ARM	H8, H21	[21]
<i>O. hidakamontana</i> Miyabe et Tatew. , 2n = 16 [3], 2n = 64 [57]				

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом [источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
1. Курильские о-ва, о-в Шикотан, г. Шикотан (2)	43.86958°, 146.85635°	H1D	H24	[55]
<i>O. ircutensis</i> M. Pop., 2n = 32 [3]				
1. Бурятия, окр. с. Аршан, берег р. Кынгарга (9) УУН*	51.91568°, 102.42701°	IRCUТ	B22–B25	н/и
<i>O. itoana</i>** Tatew. (= <i>O. rishiriensis</i> Matsum. subsp. <i>itoana</i> (Tatew.) Worosch.), 2n – нет данных				
1. Курильские о-ва, о-в Итуруп, бух. Осенняя (1) МНА*	45.10248°, 147.697931°	ITO	H32	[55]
<i>O. kamashiriensis</i> Kitam., 2n – нет данных				
1. Курильские о-ва, о. Кунашир, мыс Ловцова (2)	44.45182°, 146.56990°	KUN	H39	[22]
<i>O. kusnetzovii</i> Kryl. et Steinb., 2n = 32, 48 [3]				
1. Хакасия, пос. Приисковский, р. Верка (1) KRAS*	54.63820°, 88.72302°	KUSN	H26	[55]
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>subarctica</i> Jurtzev, 2n = 48, 96 [3]				
1. Юго-Восточный Таймыр, окр. с. Хатанга (1) MW*	71.96753°, 102.43335°	LSUBAR	B26	н/и
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>tschukotcensis</i> Jurtzev, 2n = 48, 64, 96 [3]				
1. Чукотка, г. Рудная, р. Средний Пэнвэльвеем (7) MAG*	66.85869°, 168.62474°	LEU1	B27–B32	
2. Магаданская обл., окр. оз. Урульгун (11)	63.80838°, 148.23867°	LEU2	B33–B39	
3. Магаданская обл., окр. пос. Буркандья и оз. Малый, руч. Мисеурио (12) MAG*	63.46700°, 147.80216°	LEU3	B40–B43	н/и
4. Магаданская обл., окр. оз. Малый (11) MAG*	63.50987°, 147.83722°	LEU4	B35, B36, B43–B50	
5. Чукотка, междуречье рр. Рыгтылвеем и Спокойной (1) MAG*	62.81164°, 175.43947°	LEU5	B51	
6. Чукотка, р. Великая, истоки руч. Бурного (1) MAG*	63.40874°, 173.91426°	LEU6	B51	
<i>O. litoralis</i> Kom., 2n – нет данных				
1. Камчатский край, северо-восточная часть п-ова Камчатка (1) VLA*	56.183024°, 162.685323°	LKAM	H10	[22]
2. Камчатский край, окр. Крутоберегово, оз. Нерпичье (1) VLA*	56.329578°, 162.752581°	LKAN	H10	[22]
<i>O. nivea</i>*** Bunge, 2n – нет данных				
1. Алтай, хр. Чихачева, оз. Длинное (1) NSK*	50.22603°, 89.27478°	NIV	B52	н/и

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом [источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
<i>O. ochotensis</i> Bunge, 2n = 64 [3]				
1. Камчатский край, влк. Ключевская сопка (10)	56.03389°, 160.18849°	ОКАК	H1–H3	[22]
2. Камчатский край, влк. сопка Плоская (14) VLA*	55.95479°, 160.40705°	ОКАР	H1, H2	[22]
3. Камчатский край, влк. Авачинская сопка (14) VLA*	53.20745°, 158.79925°	ОКАА	H4–H7	[22]
4. Камчатский край, окр. г. Усть-Камчатка, склон горы Увальная (1) VLA*	56.24313°, 162.79575°	ОКАУ	H8	[22]
5. Камчатский край, среднее течение р. Радуги (1) VLA*	56.65913°, 161.89511°	ОКАР	H9	[22]
6. Камчатский край, горы Камчатского мыса, истоки р. Угловой (1) VLA*	56.16866°, 162.84108°	ОКАМ	H10	[22]
7. Магаданская обл., окр. пос. Оротук (10) MAG*	62.16069°, 148.82526°	ОМАО	H11	[22]
8. Магаданская обл., окр. пос. Буркандья (3) MAG*	63.41688°, 147.64938°	ОМАВ	H12, H13	[22]
9. Магаданская обл., окр. пос. Штурмовой (1) MAG*	62.74906°, 149.87879°	ОМАС	H14	[22]
10. Магаданская обл., окр. пос. Мадаун, гора Лебединая (1) MAG*	60.62673°, 150.95026°	ОМАМ	H15	[22]
<i>O. poroviana</i>** Peschkova, 2n = 16 [59], 2n = 32 [60]				
1. Бурятия, окр. с. Бараты (9) UUN*	51.28442°, 106.35136°	POP1	B53–B56	н/и
2. Бурятия, окр. с. Ягодное (8) UUN*	51.37951°, 106.47345°	POP2	B53, B57	н/и
<i>O. retusa</i>** Matsum., 2n = 16 [3]				
1. Курильские о-ва, о-в Парамушир, бухта Шелехова (2)	50.36799°, 155.63203°	RET1	H30, H31	[55]
2. Курильские о-ва, о-в Матуа (2)	48.08200°, 153.25402°	RET2	B58	н/и
<i>O. ruthenica</i> Vass., 2n = 16 [3]				
1. Приморский край, о. Русский, мыс Тобизина (17) VBGI*	42.94547°, 131.87088°	RRUT	H21	[22]
2. Приморский край, о. Русский, мыс Вяглина (17) VLA*	42.97027°, 131.90563°	RRUV	H21–H23	[22]
3. Приморский край, о. Попова, бух. Пограничная (14) VBGI*	42.94917°, 131.73245°	RPOP	H23, H24	[22]
4. Приморский край, о. Путятина, западный берег (19) VBGI*	42.85023°, 132.43753°	RPUZ	H25–H29	[22]
5. Приморский край, о. Путятина, восточный берег (13) VBGI*	42.87255°, 132.41589°	RPUV	H27, H30	[22]
6. Приморский край, окр. пос. Амгу (6) VBGI*	45.84587°, 137.65308°	RAMG	H31, H32	[22]
7. Приморский край, окр. пос. Врангель, мыс Каменского (13)	42.76308°, 133.05125°	RVRA	H32–H38	[22]
<i>O. sachalinensis</i>** Miyabe et Tatew., 2n = 16 [3]				
1. О-в Сахалин, п-ов Шмидта, р. Талики (1)	54.27862°, 142.80762°	SACH	H34	[55]

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом [Источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
<i>O. sordida</i> subsp. <i>arctolenensis</i> Jurtzev, 2n – нет данных				
1. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, нижнее течение р. Эриечки (1) MW*	71.28831°, 103.23975°	SARCT	B59	н/и
<i>O. sordida</i> subsp. <i>schaturninii</i> Jurtzev, 2n = 96 [3]				
1. Чуколка, о-в Врангеля, бух. Сомнительная (2) MAG*	70.97850°, 179.58535°	SSCHA	H22, H23	[21]
<i>O. suprajenssejensis</i> ** Kuvajev et Sonnikova, 2n – нет данных				
1. Красноярский край, Западный Саян, Саяно-Шушенский заповедник (1) KRAS*	52.04916°, 91.96597°	SUPR1	H42	[55]
2. Красноярский край, долина Саянского водохранилища (1) KRAS*	52.55235°, 91.71194°	SUPR2	H42	[55]
<i>O. sylvatica</i> ** (Pall.) DC., 2n = 16, 32 [3]				
1. Бурятия, окр. с. Удинск (12) UUN*	52.117079°, 109.133596°	SYLVAT	B60–B62 (=S1–S3), B63–B65	н/и ([20])
<i>O. tichomirovi</i> ** Jurtzev, 2n = 16 [3]				
1. Восточный Таймыр, г. Тарелка, верховья р. Нижней Жданихи (1) MW*	71.93409°, 103.95653°	TICH	B66	н/и
<i>O. todomoshirensis</i> *** Miyabe et Miyake, 2n > 64 [3]				
1. Южный Сахалин, о. Монерон (1) LE*	46.24855°, 141.25276°	TODOM	H43	[55]
<i>O. vassilzenkoi</i> Jurtzev, 2n = 32 [3]				
1. Магаданская обл., окр. пос. Тал-Юрях, долина р. Аркагала (14) MAG*	65.096498°, 160.104725°	VAS1	U48–U52	[23]
2. Магаданская обл., долина р. Правые Имялки (1) MAG*	65.096498°, 160.104725°	VAS2	U51 (=H46)	[23], ([55])
3. Чуколка, пойма р. Ярковеем (9) MAG*	66.93205°, 167.00095°	VAS3	U51, U53–U57	[23]
4. Камчатский край (материковая часть), хр. Ветвейский, г. Сейнав (13) VLA*	61.00551°, 166.04596°	VAS4	U58–U65	[23]
Распространенные виды				
<i>O. alpina</i> Bunge, 2n = 16, 32 [3]				
1. Алтай, долина р. Тархата (1) MHA*	49.77161°, 88.44811°	ALP1	H12	[55]
2. Алтай, плато Укок, правобережье р. Жумалы (7) NSK*	50.29831°, 96.41817°	ALP2	B67–B70	н/и
<i>O. altaica</i> (Pall.) Pers., 2n = 16 [3]				

Таблица 1. Продолжение

Вид, число хромосом [источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Гаплотип	Источник
1. Тыва, хр. акад. Обручева, верховья р. Улуч-О (1) KRAS*	52.27694°, 94.72392°	ALT1	B71	н/и
2. Алтай, хребет Чихачева, р. Ярлы-Амры (2) MW*	50.33603°, 87.75967°	ALT2	B72	н/и
<i>O. ambigua</i> (Pall.) DC., 2n = 32 [3]				
1. Алтай, Северо-Чуйский хребет, долина р. Актру (1) МНА*	50.07566°, 87.76436°	AMB	H13	[55]
<i>O. argentata</i> (Pall.) Pers., 2n = 16 [3]				
1. Горный Алтай, окр. с. Балыкча, долина р. Чулышман (1) МНА*	50.46097°, 89.80448°	ARG	H15	[55]
<i>O. maydeliana</i> Trautv., 2n = 96 [3]				
1. Камчатский край (материковая часть), нижнее течение р. Пенжины (11) VLA*	62.52045°, 166.03990°	MAYD1	B73–B76	
2. Камчатский край (материковая часть), окр. Манил, Каменный хребет (11) VLA*	62.61783°, 165.43117°	MAYD2	B77, B78	н/и
3. Чукотка, г. Рудная, р. Средний Пэнвэльвеем (6) MAG*	67.36339°, 169.45861°	MAYD3	B79, B80	
4. Чукотка, окр. оз. Тыгиль (северная часть) (8) MAG*	67.38228°, 169.45964°	MAYD4	B79, B81	
5. Чукотка, южный берег оз. Тыгиль (8) MAG*	67.28477°, 169.32884°	MAYD5	B79	
6. Чукотка, окр. аэропорта г. Анадыря (пос. Угольные Копи) (10) MAG*	64.69954°, 177.78900°	MAYD6	B82	
7. Чукотка, левый берег р. Курупки (5) MAG*	64.66430°, –174.20883°	MAYD7	B83	
8. Чукотка, перевал между рр. Геглянен и Марич (7) MAG*	65.08189°, –172.68447°	MAYD8	B83, B84	
9. Восточная часть Чукотского п-ова, оз. Коолень (1) LE*	65.95014°, –171.12440°	MAYD9	H27	[55]
<i>O. recognita</i> Bunge, 2n = 32 [3]				
1. Алтай, левобережье р. Джазатгор (10) NSK*	49.63292°, 87.87214°	RECOG1	B85–B89	н/и
2. Алтай, плато Укок (8) NSK*	49.49742°, 88.13044°	RECOG2	B87, B90–B96	н/и
<i>O. sajanensis</i> Jurtzev, 2n – нет данных				
1. Бурятия, окр. с. Монды (9) UUN*	51.68250°, 100.93895°	SAJAN	B23, B25, B97–B99	н/и
<i>O. sordida</i> (Willd.) Pers., 2n = 48, 64 [3]				

Таблица 1. Окончание

Вид, число хромосом [источник], место произрастания (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код популяции	Галлотип	Источник
1. Бурятия, окр. с. Ина (8) UUN*	53.73205°, 110.24701°	SORD1	H1–H5	[21]
2. Юго-Восточный Таймыр, среднее течение р. Полигай (1) MW*	72.48247°, 109.72975°	SORD2	B100	
3. Юго-Восточный Таймыр, Анабарское плато, устье р. Котуйкан (1) MW*	70.57503°, 103.55227°	SORD3	B101	н/и
<i>O. strobilacea</i> Bunge, 2n = 16, 32, 48, 64 [3]				
1. Бурятия, окр. с. Заиграево (5) UUN*	51.87514°, 108.24616°	STR1	U1–U3	[23]
2. Бурятия, окр. с. Комсомольское (10) UUN*	52.47898°, 111.08677°	STR2	U1–U7	[23]
3. Бурятия, окр. с. Майск (15) UUN*	54.61287°, 110.77431°	STR3	U8–U18	[23]
4. Бурятия, Джергинский заповедник, ур. Укшаки (5) UUN*	55.20353°, 111.44875°	STR4	U19–U23	[23]
5. Бурятия, окр. с. Торы (6) UUN*	51.76222°, 102.95333°	STR5	U24–U26	[23]
6. Бурятия, окр. с. Монды, берег р. Аерхан (3) UUN*	51.69750°, 100.86746°	STR6	U27–U29	[23]
7. Бурятия, окр. с. Зун-Мурино (11) UUN*	51.74499°, 102.86646°	STR7	U26, U27, U30–U36	[23]
<i>O. sulphurea</i> (Fisch. ex DC.) Ledeb., 2n = 32 [60]				
1. Казахстан, хр. Рассыпной Белок (1) NSK*	50.16142°, 83.78697°	SULPH	B102	н/и

Примечание. Жирным шрифтом выделены популяции, изученные в настоящем исследовании (н/и). *Акроним гербария: KRAS – Гербарий КГПУ, Красноярск; LE – Гербарий высших растений БИН РАН, Санкт-Петербург; MAG – Гербарий ИБПС ДВО РАН, Магадан; MNA – Гербарий ГБС РАН, Москва; MW – Гербарий МГУ, Москва; NS – Гербарий им. И.М. Краснородова ЦСБС СО РАН, Новосибирск; NSK – Гербарий им. М.Г. Попова ЦСБС СО РАН, Новосибирск; UUDE – Научный Гербарий БГУ, Улан-Удэ; UUN – Гербарий ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ; VBG1 – Гербарий БСИ ДВО РАН, Владивосток; VLA – Биоресурсная коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (рег. номер 2797657), Владивосток; ** – вид занесен в региональные Красные книги; *** – вид занесен в Красную книгу РФ.

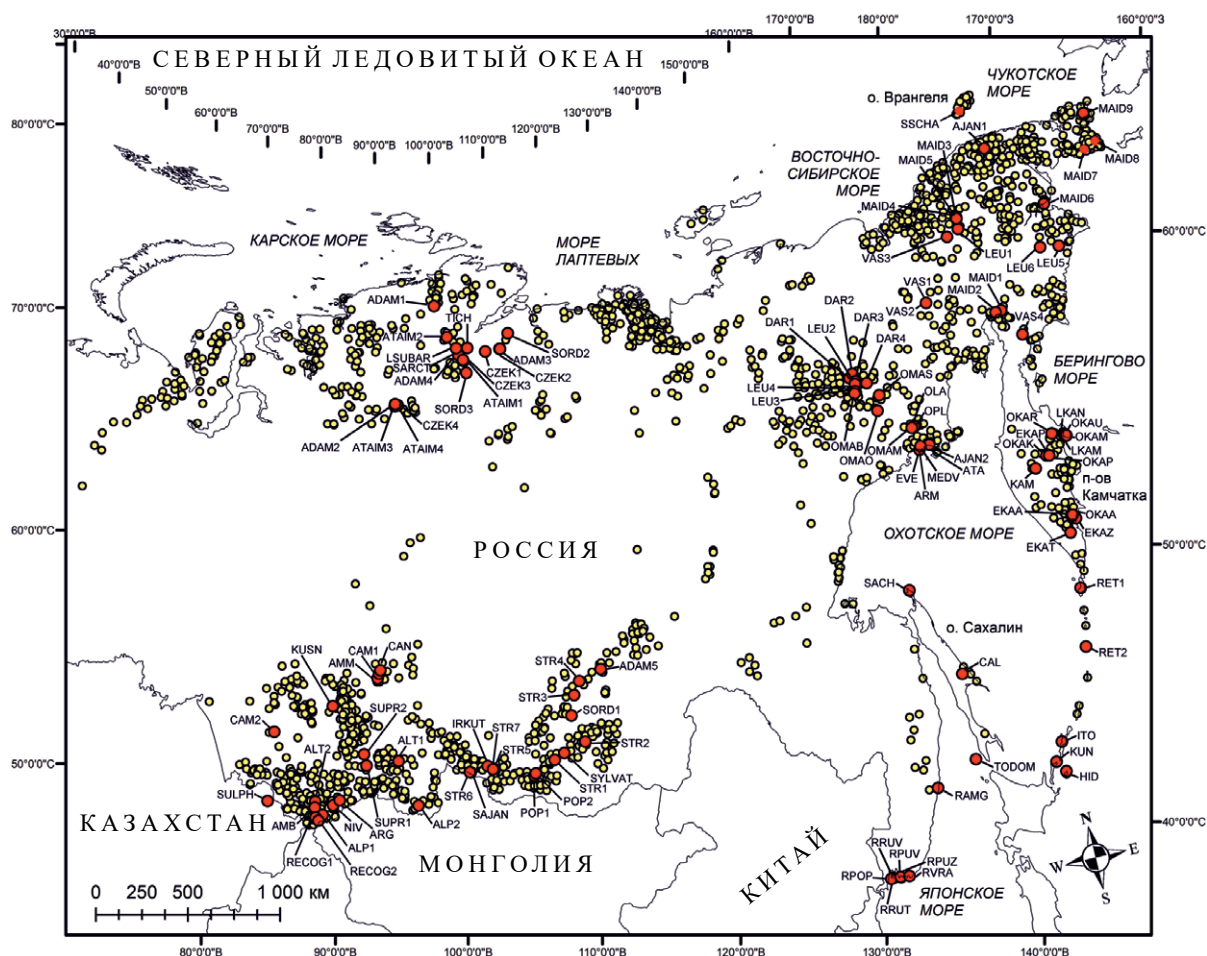


Рис. 1. Изученные популяции (красные точки) видов *Oxytropis* секции *Orobia* (см. табл. 1). Желтые точки обозначают известные популяции представителей секции по данным Д.В. Санданова с соавт. [26].

хпДНК использовали для расчета числа гаплотипов, гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (для популяций с числом образцов пять и более), показателей популяционной стабильности – тестов D Таджиджи (Tajima's D) [36] и F_s Фу (Fu's F_s) [37], для анализа распределения парных нуклеотидных различий (mismatch distribution) в программах Arlequin v3.5 [38] и DnaSP [35].

Гаплотипическое разнообразие считалось низким при значениях от 0.100 до 0.359, средним – от 0.360 до 0.599, высоким – от 0.600 до 1.000; нуклеотидное разнообразие считалось низким при значениях от 0.0001 до 0.0029, средним – от 0.0030 до 0.0054, высоким – от 0.0055 до 0.0080.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Получены нуклеотидные последовательности каждого из регионов *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК для 253 новых образцов *Oxytropis*

секции *Orobia*. Длина объединенной матрицы после выравнивания составила 2465 сайтов, из них 99 с пробелами в выравнивании или отсутствующими данными, 2323 мономорфных и 43 варибельных: 33 нуклеотидные замены были информативными согласно методу максимальной экономии и 10 – единичными. Нуклеотидные замены, индельные вариации и длина мононуклеотидных (поли-Т и поли-А мотивы) и динуклеотидных (АТ-мотив) повторов выявили 102 гаплотипа (В1–В102, табл. 1). Последовательности гаплотипов депонированы в международной базе данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) под номерами доступа PV138255–PV138265 и PV165627–PV165717 (*psbA-trnH*); PV185528–PV185629 (*trnL-trnF*); PV216598–PV216699 (*trnS-trnG*).

Параметры генетической изменчивости для 53 популяций 20 видов секции *Orobia* (34 популяции 14 эндемичных видов и 19 популяций шести распространенных видов) представлены в табл. 2, где виды распределены с учетом их произрастания в одном из центров активного видообразования:

Таблица 2. Генетическое разнообразие популяций видов *Oxytropis* секции *Orobia* в двух центрах видообразования по данным хпДНК

Вид	Код популяции	Генетическое разнообразие	
		гаплотипическое (SD)	нуклеотидное (SD)
Эндемичные виды			
Северо-восток Азии			
<i>O. ajanensis</i> subsp. <i>semiglobosa</i>	AJAN2	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
<i>O. calcareorum</i>	CAL	0.583 (0.183)	0.0006 (0.0005)
<i>O. darpirensis</i>	DAR1	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	DAR2	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	DAR3	0.536 (0.123)	0.0004 (0.0004)
<i>O. erecta</i>	EKAZ	0.425 (0.133)	0.0009 (0.0006)
<i>O. evenorum</i>	OLA	0.800 (0.075)	0.0010 (0.0007)
	OPL	0.679 (0.088)	0.0004 (0.0003)
	ATA	0.857 (0.108)	0.0015 (0.0010)
	ARM	0.356 (0.159)	0.0001 (0.0002)
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>tshukotcensis</i>	LEU1	0.952 (0.095)	0.0011 (0.0007)
	LEU2	0.891 (0.074)	0.0011 (0.0007)
	LEU3	0.697 (0.090)	0.0012 (0.0008)
	LEU4	0.982 (0.046)	0.0052 (0.0029)
<i>O. ochotensis</i>	OKAK	0.378 (0.181)	0.0009 (0.0006)
	OKAP	0.385 (0.132)	0.0006 (0.0005)
	OKAA	0.495 (0.151)	0.0008 (0.0006)
	OMAO	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
<i>O. ruthenica</i>	RRUT	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	RRUV	0.228 (0.129)	0.0002 (0.0002)
	RPOP	0.363 (0.130)	0.0002 (0.0002)
	RPUZ	0.637 (0.104)	0.0011 (0.0007)
	RPUV	0.154 (0.126)	0.0004 (0.0003)
	RAMG	0.600 (0.129)	0.0002 (0.0002)
	RVRA	0.872 (0.067)	0.0016 (0.0010)
<i>O. vassilzenkoi</i>	VAS1	0.769 (0.083)	0.0005 (0.0004)
	VAS3	0.917 (0.073)	0.0013 (0.0009)
	VAS4	0.897 (0.067)	0.0017 (0.0010)
Южная Сибирь			
<i>O. adamsiana</i>	ADAM5	0.956 (0.059)	0.0047 (0.0027)
<i>O. campanulata</i>	CAM2	0.972 (0.064)	0.0048 (0.0027)
<i>O. ircutensis</i>	IRCUT	0.694 (0.147)	0.0003 (0.0003)
<i>O. popoviana</i>	POP1	0.778 (0.110)	0.0030 (0.0018)
	POP2	0.250 (0.180)	0.0001 (0.0001)
<i>O. sylvatica</i>	SYLVAT	0.939 (0.048)	0.0059 (0.0032)

Таблица 2. Окончание

Вид	Код популяции	Генетическое разнообразие	
		гаплотипическое (SD)	нуклеотидное (SD)
Распространенные виды			
Северо-восток Азии			
<i>O. maydelliana</i>	MAYD1	0.491 (0.175)	0.0004 (0.0003)
	MAYD2	0.182 (0.144)	0.0001 (0.0001)
	MAYD3	0.333 (0.215)	0.0002 (0.0002)
	MAYD4	0.536 (0.123)	0.0004 (0.0004)
	MAYD5	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	MAYD6	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	MAYD7	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
	MAYD8	0.571 (0.119)	0.0002 (0.0002)
Южная Сибирь			
<i>O. alpina</i>	ALP2	0.809 (0.130)	0.0009 (0.0007)
<i>O. recognita</i>	RECOG1	0.822 (0.097)	0.0059 (0.0033)
	RECOG2	1.000 (0.062)	0.0020 (0.0013)
<i>O. sajanensis</i>	SAJAN	0.806 (0.120)	0.0014 (0.0010)
<i>O. sordida</i>	SORD	0.786 (0.151)	0.0008 (0.0006)
<i>O. strobilacea</i>	STR1	0.800 (0.164)	0.0009 (0.0007)
	STR2	0.867 (0.107)	0.0016 (0.0010)
	STR3	0.952 (0.040)	0.0032 (0.0018)
	STR4	1.000 (0.127)	0.0042 (0.0027)
	STR5	0.600 (0.215)	0.0013 (0.0009)
	STR7	0.964 (0.051)	0.0025 (0.0015)

Примечание. SD – стандартное отклонение. Коды популяций и источники см. в табл. 1. Жирным шрифтом выделены данные о генетическом разнообразии популяций, полученные в настоящем исследовании.

северо-востока Азии и Южной Сибири. Мономорфные популяции обнаружены только у видов северо-востока Азии: пять популяций у эндемичных видов, три – у распространенного вида *O. maydelliana* (табл. 2). Из 34 популяций эндемичных видов секции *Orobia* Азиатской России высоким гаплотипическим разнообразием характеризуются 18 популяций (52.9%), низким нуклеотидным разнообразием – 24 популяции (70.6%). Из 19 популяций распространенных видов высоким гаплотипическим разнообразием характеризуются 11 популяций (57.9%), низким нуклеотидным разнообразием – 13 популяций (68.4%).

Высокий уровень обоих показателей генетического разнообразия выявлен в двух популяциях из Южной Сибири: SYLVAT *O. sylvatica* (эндемик) и RECOG1 *O. recognita* (распространенный вид); низкий уровень обоих показателей – в трех популяциях двух эндемичных видов – RRUV и

RPUV *O. ruthenica* с о-ва Русский (северо-восток Азии) и POP2 *O. popoviana* (Южная Сибирь) и двух популяциях распространенного вида – MAYD2 и MAYD3 *O. maydelliana*. Сочетание высокого уровня гаплотипического разнообразия и низкого уровня нуклеотидного разнообразия выявлено в 12 популяциях (из них 11 из северо-востока Азии) эндемиков (35.3%) и в восьми популяциях распространенных видов Южной Сибири (42.1%).

Результаты тестов на нейтральность представлены в табл. 3. Интерпретация результатов тестов на нейтральность при нулевых, отрицательных и положительных значениях приведены согласно [36, 37, 39–41]. Нулевые значения теста Tajima's *D* установлены для 18 популяций эндемиков и шести популяций распространенного вида *O. maydelliana* с северо-востока Азии. Это означает, что наблюдаемая изменчивость близка к ожидаемой, и популяции развиваются в условиях

Таблица 3. Тесты на нейтральность/демографию популяций видов *Oxytropis* секции *Orobia* в двух центрах видообразования по данным хпДНК

Вид	Код популяции	Тесты на нейтральность	
		Tajima's D	Fu's F_s
Эндемичные виды			
Северо-восток Азии			
<i>O. ajanensis</i> subsp. <i>semiglobosa</i>	AJAN2	0.00000*	–
<i>O. calcareorum</i>	CAL	0.00000*	–0.20823*
<i>O. darpirensis</i>	DAR1	0.00000*	–
	DAR2	0.00000*	–
	DAR3	0.00000*	2.08349*
<i>O. erecta</i>	EKAZ	0.64998*	2.97993*
<i>O. evenorum</i>	OLA	–0.10001*	1.31278*
	OPL	–1.14915*	–0.51433*
	ATA	0.00000*	0.10080*
	ARM	0.00000*	0.41670*
<i>O. leucantha</i> subsp. <i>tshukotcensis</i>	LEU1	0.00000*	–2.61289**
	LEU2	0.00000*	–1.93713*
	LEU3	0.00000*	1.99626*
	LEU4	0.92078*	–1.63185*
<i>O. ochotensis</i>	OKAK	0.00000*	2.25165*
	OKAP	0.00000*	3.63909*
	OKAA	1.07960*	1.22076*
	OMAO	0.00000*	–
<i>O. ruthenica</i>	RRUT	0.00000*	–
	RRUV	–1.04864*	–0.12611*
	RPOP	0.00000*	0.64281*
	RPUZ	–0.77799*	1.47547*
	RPUV	–1.14915*	2.66362*
	RAMG	1.44510*	0.79518*
	RVRA	0.00000*	–0.39877*
<i>O. vassilczenkoi</i>	VAS1	0.00000*	–1.04897*
	VAS3	0.00000*	–0.99401*
	VAS4	–0.90920*	–1.19946*
Южная Сибирь			
<i>O. adamsiana</i>	ADAM5	1.30268*	–0.02226*
<i>O. campanulata</i>	CAM2	–0.58325*	–0.74490*
<i>O. ircutensis</i>	IRCUT	–1.08823*	–1.41744**
<i>O. popoviana</i>	POP1	–1.14944*	3.77552*
	POP2	–1.05482*	–0.18197*
<i>O. sylvatica</i>	SYLVAT	0.15307*	1.69031*

Таблица 3. Окончание

Вид	Код популяции	Тесты на нейтральность	
		Tajima's D	Fu's F_s
Северо-восток Азии			
<i>O. maydelliana</i>	MAYD1	0.00000*	-0.62653*
	MAYD2	0.00000*	-0.40988*
	MAYD3	-0.93302*	-0.00275*
	MAYD4	1.44880*	2.08349*
	MAYD5	0.00000*	—
	MAYD6	0.00000*	—
	MAYD7	0.00000*	—
	MAYD8	0.00000*	0.85642*
Южная Сибирь			
<i>O. alpina</i>	ALP2	-1.00623*	0.12551*
<i>O. recognita</i>	RECOG1	0.02595*	5.00515*
	RECOG2	-1.05482*	-3.95661**
<i>O. sajanensis</i>	SAJAN	0.19590*	0.38785*
<i>O. sordida</i>	SORD	-1.31009*	-1.35883*
<i>O. strobilacea</i>	STR1	0.24314*	0.80363*
	STR2	-0.65748*	-1.40218*
	STR3	-1.49051**	-1.74962*
	STR4	-1.04849*	-0.31199*
	STR5	-0.93302*	1.81381*
	STR7	1.18560*	-2.19056*

Примечание. «—» — показатель F_s не рассчитывается, если в выборке только один аллель; * P -value > 0.05; ** P -value < 0.05.

равновесия «мутация — дрейф». Отрицательные значения теста определены для 10 популяций эндемиков (шесть популяций из северо-востока Азии и четыре из Южной Сибири) и восьми популяций распространенных видов, что указывает на наличие большого количества редких аллелей и расширение популяций после недавнего падения численности. Положительными значениями теста характеризуются шесть популяций эндемиков (четыре популяции из северо-востока Азии и две из Южной Сибири) и пять популяций распространенных видов. Все тесты Tajima's D статистически незначимы ($P > 0.05$), за исключением популяции STR3 *O. strobilacea* (табл. 3).

Отрицательные значения теста Fu's F_s определены для 14 популяций эндемиков (10 с северо-востока Азии и четыре из Южной Сибири) и девяти популяций распространенных видов; положительные — для 15 популяций эндемиков (13 из северо-востока Азии и две из Южной Сибири) и семи популяций распространенных видов (табл. 3). Только в двух популяциях эндемиков

O. leucantha subsp. *tschukotcensis* и *O. irtutensis* (LEU1 и IRCUT соответственно) и одной популяции распространенного вида *O. recognita* (RECOG2) выявлены статистически значимые ($P < 0.05$) отрицательные значения теста Fu's F_s , что указывает на экспансию и увеличение численности популяций.

Для реконструкции демографических историй популяций проведен анализ распределения частот парных нуклеотидных различий между гаплотипами, используемый как тест на изменение численности, только для 16 популяций эндемиков (рис. 2, а) и 13 популяций распространенных видов (рис. 2, б), так как в остальных популяциях нуклеотидных замен нет. Бимодальный характер наблюдаемого распределения, соответствующий модели демографического равновесия, т. е. длительной популяционной стабильности (постоянный популяционный размер), выявлен в четырех популяциях (LEU4, ОКАА, RRUV, POP1) эндемичных видов и трех популяциях (MAYD4, RECOG1, SAYAN) распространенных видов. Во всех остальных популяциях кривые наблюдаемого распределения

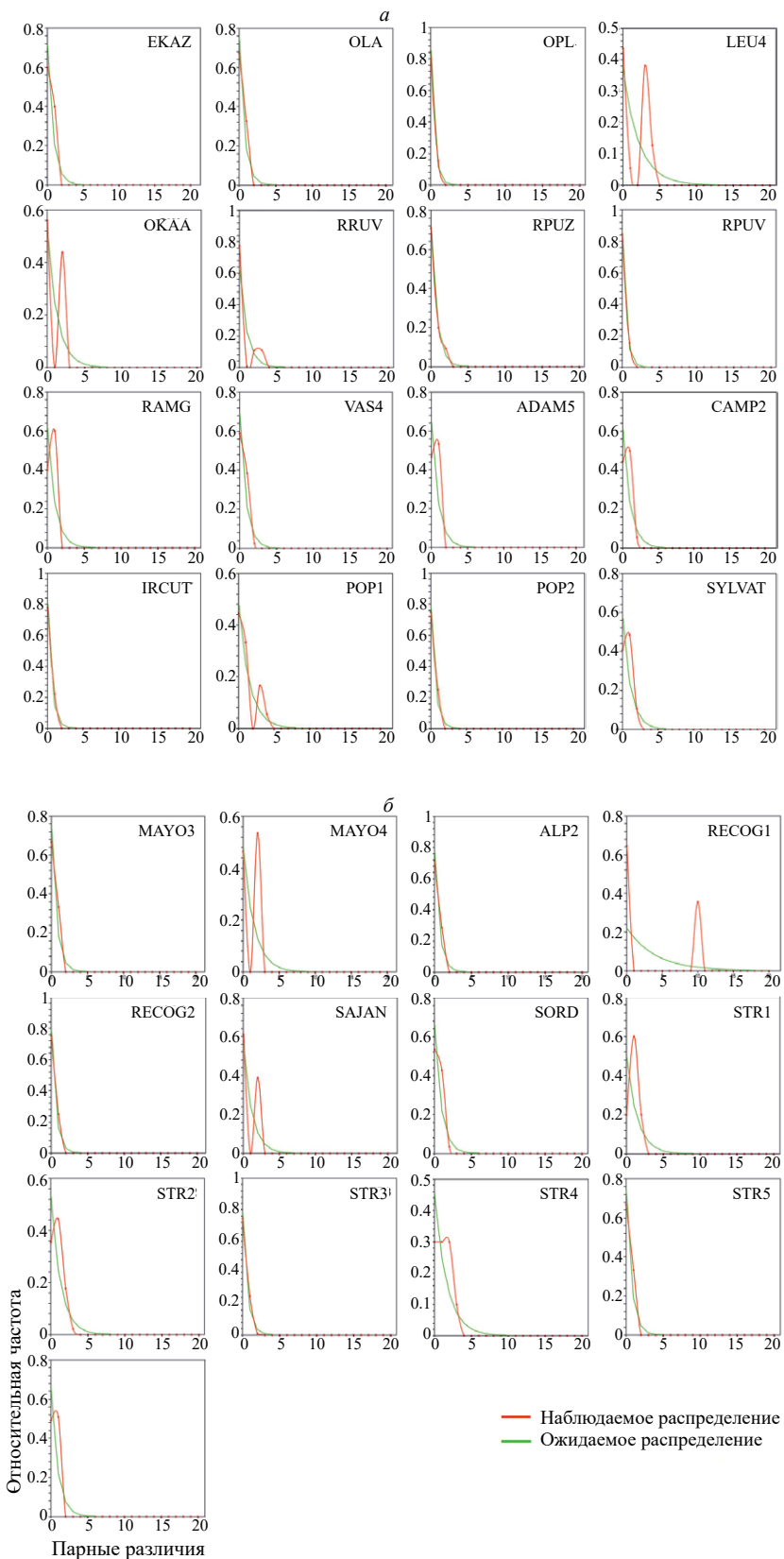


Рис. 2. Распределение числа парных нуклеотидных различий между гаплотипами межгенных спейсеров хпДНК в популяциях видов *Oxytropis* секции *Orobia*. а – эндемичные виды; б – распространенные виды. Коды популяций см. в табл. 1.

нуклеотидных различий совпадают или близки ожидаемому распределению при модели быстрого расширения ареала и имеют унимодальный характер, соответствующий расширяющейся популяции (рис. 2). Характер распределения нуклеотидных различий в популяциях IRCUT и RECOG2 согласуется со статистически значимыми отрицательными значениями теста F_u 's F_s на нейтральность, а в популяции STR3 – статистически значимым отрицательным значением теста Tajima's D (табл. 3), что указывает на перенесенные события расширения этих популяций.

Для девяти популяций эндемичных видов и девяти популяций распространенных видов, графики которых показали унимодальное распределение, на расширение популяций косвенно указывают также отрицательные значения одного или обоих тестов на нейтральность, несмотря на их статистическую незначимость (табл. 3). Исключением являются три популяции (EKAZ, SYLVAT и STR1), у которых при унимодальном характере кривой, что предполагает расширение популяции, оба теста на нейтральность были положительными и статистически незначимыми. Вероятно, в этих популяциях могло происходить локальное частичное расширение после некоторого снижения численности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ генетического разнообразия в популяциях видов секции *Orobia* в двух центрах видообразования показал (табл. 2), что мономорфные популяции встречались только на северо-востоке Азии, как у эндемиков, так и у распространенных видов. Гаплотипическое разнообразие было высоким у большинства сибирских популяций и только у половины популяций эндемиков северо-востока Азии. Нуклеотидное разнообразие было низким в популяциях всех видов северо-востока Азии, за исключением одной популяции *O. leucantha* subsp. *tshukotcensis*, а для большинства сибирских эндемиков был отмечен средний и высокий уровень. Подобная картина обнаружена в популяциях эндемичных видов *Oxytropis* из других секций, представленных в этих двух регионах (табл. 4), – мономорфные популяции отмечены только на северо-востоке Азии, и для всех популяций этого региона характерен низкий уровень нуклеотидного разнообразия; гаплотипическое разнообразие было высоким только у половины популяций эндемиков северо-востока Азии (53.3%), но у большинства сибирских популяций (78.6%). Три популяции из Южной Сибири (две *O. glandulosa* и *O. peschkovae*) характеризовались средним и высоким уровнем нуклеотидного разнообразия.

Высокие значения нуклеотидного разнообразия в популяциях Южной Сибири (табл. 2, 4)

указывают на более древний возраст сибирских видов. Так, у реликтовых видов с длительной эволюционной историей, в течение которой происходило накопление мутаций, выявлен высокий уровень нуклеотидного разнообразия [42, 43]. Кроме того, популяции сибирских видов расположены относительно близко к центру возникновения секции *Orobia*, а также к центру появления рода *Oxytropis* – Южная Сибирь, территория Алтае-Саянской флористической провинции [4]. В то же время юг Сибири является центром, где активно продолжают процессы видообразования на основе полиплоидизации и гибридизации. Из пяти изученных нами сибирских эндемиков три вида – *O. adamsiana*, *O. campanulata* и *O. ircutensis* являются полиплоидами, а у двух – *O. popoviana* и *O. sylvatica* есть хромосомные расы с $2n = 16$ и 32 (табл. 1). Многие виды *Oxytropis* этого региона, включая эндемичные, характеризуются высоким генетическим разнообразием [24, 44–46] (табл. 4). Процессы полиплоидизации свойственны также видам северо-востока Азии; в целом для изученных в настоящей работе 42 видов и подвидов секции *Orobia* данные о числе хромосом известны для 33 таксонов (табл. 1), из них только 9 являются диплоидами; из 24 полиплоидов для 11 таксонов установлено наличие хромосомных рас.

Известны данные о генетической изменчивости видов *Oxytropis*, произрастающих на севере Китая, во Внутренней Монголии – на территории, близкой к центру образования рода *Oxytropis*, полученные на основе пяти межгенных спейсеров хпДНК [47]. Так, в популяциях узколокального эндемичного вида *O. neimongolica* C.W. Chang & Y.Z. Zhao гаплотипическое разнообразие изменялось от 0.607 до 0.679, у *O. diversifolia* E. Peter – от 0.750 до 1.000, у *O. leptophylla* (Pall.) DC. – от 0.389 до 0.694, а уровень нуклеотидного разнообразия был низким у всех трех видов (от 0.00011 до 0.00218) [47]. По данным анализа SLAF-seq (Specific-Locus Amplified Fragment Sequencing) для 17 видов *Oxytropis* из Северного Китая [48], обитающих южнее исследованных нами популяций (к югу от 40° с.ш.), был также показан низкий уровень нуклеотидного разнообразия (от 0.000057 до 0.000121), по сравнению с диапазоном варьирования этого показателя для большинства популяций в очаге образования секции *Orobia* (0.0013–0.0059 (табл. 2)).

В отношении эндемичных видов секции *Orobia* северо-востока Азии (табл. 2) очевидно, что наличие мономорфных популяций, низкий уровень нуклеотидного разнообразия во всех популяциях и невысокий уровень гаплотипического разнообразия для половины изученных популяций – все это обусловлено взаимным влиянием ряда факторов, среди которых ключевую роль играет, возможно, эволюционная история видов на территории, испытавшей интенсивное оледенение в плейстоцене,

Таблица 4. Генетическое разнообразие в популяциях эндемичных видов *Oxytropis* Азиатской России по данным хпДНК

Секция, вид (число исследованных популяций), источник	Число популяций ¹ (из них мономорфных)/ особей/ гаплотипов	Разнообразие ¹	
		гаплотипическое	нуклеотидное
Северо-восток Азии (7 видов, 15 популяций)			
Секция <i>Arctobia</i> Bunge			
<i>O. exserta</i> Jurtz. (3) [49]	1(0)/7/3	0.524	0.0020
<i>O. kamtschatica</i> Hult. (2) [49]	1(1)/5/1	0.000	0.0000
<i>O. pumilio</i> (Pall.) Ledeb. (4) [49]	1(0)/9/4	0.583	0.0005
Секция <i>Gloecephala</i> Bunge			
<i>O. vasskovskyi</i> Jurtz. (5) [61]	4(0)/35/12	0.524; 0.692; 0.822; 1.000	0.0003–0.0008
<i>O. anadyrensis</i> Vass. (4) [50]	2(1)/24/3	0.000; 0.143	0.0000; 0.0001
<i>O. trautvetteri</i> Meinsh. (1) [50]	1(1)/10/1	0.000	0.0000
Секция <i>Verticillares</i> DC.			
<i>O. chankaensis</i> Jurtz. (5) [62]	5(0)/63/7	0.604–0.758	0.0004–0.0005
Южная Сибирь (6 видов, 14 популяций)			
Секция <i>Polyadena</i> Bunge			
<i>O. glandulosa</i> Turcz. (4) [44]	4(0)/49/11	0.133; 0.356; 0.703; 0.911	0.0002 0.0006 0.0036 0.0059
Секция <i>Verticillares</i> DC.			
<i>O. bargusinensis</i> Peschkova (2) [20]	2(0)/30/16	0.762; 0.895	0.0018; 0.0022
<i>O. interposita</i> Sipl. (1) [20]	1(0)/14/5	0.769	0.0015
<i>O. tomputae</i> M. Pop. (1) [20, 46]	1(0)/6/6	0.893	0.0026
Секция <i>Xerobia</i> Bunge			
<i>O. peschkovae</i> M. Popov (2) [45]	2(0)/20/11	0.345; 0.972	0.0016; 0.0082
<i>O. triphylla</i> (Pall.) Pers. (7) [45]	4(0)/34/21	0.800–1.000	0.0018–0.0025

Примечание. ¹ – данные по генетическому разнообразию приведены для популяций с числом образцов 5 и более.

как это было показано нами ранее для видов *Oxytropis* секций *Arctobia* [49] и *Gloecephala* [50].

Сочетание высокого гаплотипического и низкого нуклеотидного разнообразия, выявленное для трети популяций эндемиков (35.3%) и почти половины популяций распространенных видов (42.1%), предполагает быстрый рост популяции из древней популяции с низким эффективным размером [51]. Следует отметить, что эти данные согласуются с результатами изучения демографических историй

пяти популяций эндемичных видов (OLA и OPL *O. evenorum*, RRUZ *O. ruthenica*, VAS4 *O. vassilczenkoi* и IRCUT *O. ircutensis*) и восьми популяций распространенных видов (табл. 2), диаграммы которых имеют унимодальный характер, указывающий на расширение популяции (рис. 2).

Анализ распределения частот парных нуклеотидных различий в 29 популяциях показал (рис. 2), что семь из них находились в состоянии демографического равновесия, или популяционной

стабильности. Среди последних есть популяции с высоким уровнем гаплотипического разнообразия – LEU4 и POP1 эндемичных видов *O. leucantha* subsp. *tshukotcensis* и *O. popoviana* соответственно, RECOG1 и SAYAN распространенных видов *O. recognita* и *O. sajanensis* соответственно и с низким уровнем гаплотипического разнообразия – островная популяция RRUV *O. ruthenica*. Незначимые результаты тестов на нейтральность для этих популяций предполагают отсутствие влияния демографической экспансии на генетическое разнообразие. Обе популяции эндемиков (LEU4 и POP1) обладают, помимо высокого гаплотипического (0.982 и 0.778 соответственно), повышенным уровнем нуклеотидного полиморфизма (0.0052 и 0.0030 соответственно). По данным анализа, это не обусловлено колебаниями размера ареала или ростом численности популяций, а может быть связано, вероятно, с изоляцией и расположением их на территории древних рефугиумов: в Магаданской области и Бурятии для *O. leucantha* subsp. *tshukotcensis* и *O. popoviana* соответственно. Известно, что данные территории не были покрыты сплошными ледяными щитами во время последнего оледенения, как в Бурятии [52], так и на северо-востоке Азии [53]. Поэтому эти популяции представляют особый интерес как резервы генетической изменчивости для соответствующих видов.

Данные анализа демографических историй других 22 исследуемых популяций (рис. 2, табл. 3) указывают на перенесенное в прошлом расширение. Для большинства эндемичных видов *Oxytropis* характерна узкая экологическая приуроченность к строго определенным условиям среды, поэтому в случае с эндемиками более вероятно перенесение исключительно демографической экспансии, тогда как популяции распространенных видов могли перенести как демографическое, так и пространственное расширение с высоким уровнем генного потока между соседними популяциями. Статистически значимые отрицательные значения теста F_s в двух популяциях эндемиков (LEU1 и IRCUT) и популяции распространенного вида (RECOG2) предполагают отклонение от нейтральности, а обнаруженное высокое гаплотипическое разнообразие может быть связано с устойчивым ростом численности.

Подобная картина демографической динамики была выявлена в большинстве изученных популяций видов *O. bargusinensis* Peschk., *O. gracillima* Bunge, *O. lanata* (Pall.) DC., *O. oxyphylla* (Pall.) DC., *O. selenensis* Bunge секции *Verticillares* Байкальской Сибири и прилегающей территории Монголии [20, 54], которые характеризовались демографическим расширением. Только четыре из 14 изученных популяций этих видов находились в состоянии популяционной стабильности и характеризовались высокими показателями генетического разнообразия,

что указывает на то, что они, вероятно, находились в изолированных рефугиумах, как и упомянутые выше популяции LEU1, IRCUT и RECOG2 видов секции *Orobia*.

Таким образом, изучение генетического разнообразия и демографических историй популяций эндемичных видов *Oxytropis* секции *Orobia* Азиатской России в двух крупнейших центрах видообразования (Южная Сибирь и северо-восток Азии) показало, что в обоих регионах протекают эволюционные изменения на внутривидовом уровне. Демографическая динамика большинства популяций, как эндемичных, так и распространенных видов, отражает процессы общей экспансии. Для видов Южной Сибири характерен более высокий уровень генетического разнообразия в сравнении с северо-востоком Азии. Обнаружены две популяции эндемичных видов *O. leucantha* subsp. *tshukotcensis* и *O. popoviana* (в Магаданской области и Бурятии соответственно) с высоким уровнем генетического разнообразия, находящиеся в состоянии популяционной стабильности, которые располагаются, вероятно, на территории древних рефугиумов и представляют особый интерес с точки зрения сохранения генофонда видов.

Авторы выражают благодарность И.Н. Поспелову и Е.Б. Поспеловой за предоставление образцов *Oxytropis* с п-ова Таймыр и М.В. Легченко за предоставление образцов из Гербария высших растений БИН РАН (LE), Санкт-Петербурга.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы №№ 124012400285-7, 121030900138-8, 123032000015-3, 122040800085-4, 121011290026-9).

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. Положий А.В. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // Уч. записки ТГУ. Биология и почвоведение. 1965. № 51. С. 18–38.
2. Юрцев Б.А. *Oxytropis* DC // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 9. Ч. 2. С. 61–146.
3. Малышев Л.И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. 2008. Т. 11. № 4. С. 5–141.
4. Положий А.В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 55–59.

5. Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2017. 267 с.
6. Красная книга Красноярского края. Т. 2: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск, 2022. 762 с.
7. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М.: Реарт, 2017. 412 с.
8. Красная книга Иркутской области. Улан-Удэ: ПАО «Республиканская типография», 2020. 552 с.
9. Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Белгород: Константа, 2023. 342 с.
10. Красная книга Забайкальского края. Растения. Новосибирск: ООО «Дом мира», 2017. 384 с.
11. Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Магадан: Охотник, 2019. 356 с.
12. Красная книга Камчатского края. Том. 2. Растения. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2018. 388 с.
13. Красная книга Сахалинской области. Растения и грибы. Кемерово: ООО «Технопринт», 2019. 351 с.
14. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М.: ВНИИ «Экология», 2024. 944 с.
15. *Повыдыш М.Н., Бобылева Н.С., Битюкова Н.В.* Сем. *Fabaceae* Lindl. // Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. Т. 3. С. 66–68.
16. *Li M.X., Lan Zh.H., Wei L.L. et al.* Phytochemical and biological studies of plants from the genus *Oxytropis* // *Rec. Nat. Prod.* 2012. V. 6. № 1. P. 1–20.
17. *Аркадьева Г.Е., Блинова К.Ф., Комарова М.Н.* К антибиотической оценке лекарственных растений тибетской медицины // *Раст. рес.* 1966. Т. 2. Вып. 2. С. 218–223.
18. *Павлова Н.С.* Бобовые полуострова Камчатка и их кормовая ценность // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. II науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2001. С. 33–35.
19. *Николин Е.Г., Кириллин Е.В., Охлопков И.М.* Продуктивность некоторых доминирующих кормовых травянистых растений о. Завьялова (Магаданская область) // *Природные ресурсы Арктики и Субарктики.* 2020. Т. 25. № 1. С. 46–84. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-8>
20. *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/S0016675818070056>
21. *Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В. и др.* Генетическое разнообразие и филогенетические связи *Oxytropis evenorum* (Fabaceae) по данным секвенирования межгенных спейсеров хлоропластной ДНК // *Вестник СВНЦ.* 2019. № 2. С. 117–125. <https://doi.org/10.1134/S0016675819060055>
22. *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/10.31857/S0016675820040049>
23. *Холина А.Б., Артюкова Е.В., Якубов В.В. и др.* Генетическая дивергенция близкородственных видов *Oxytropis strobilacea*, *Oxytropis adamsiana* и *Oxytropis vassilczenkoi* ряда *Strobilaceae* секции *Orobia* (Fabaceae) Азиатской России // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2023. Т. 50. № 1. С. 11–21. <https://doi.org/10.31857/S1026347023010067>
24. *Sandanov D.V., Kholina A.B., Kozыrenko M.M. et al.* Genetic diversity of *Oxytropis* species from the center of the genus origin: Insight from molecular studies // *Diversity.* 2023. V. 15. № 244. 20 p. <https://doi.org/10.3390/d15020244>
25. *Павлова Н.С.* Род 14. Остролодочник – *Oxytropis* DC. // *Сосудистые растения советского Дальнего Востока.* Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 236–280.
26. *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. 10: e78666.
27. *Sandanov D., Dugarova A., Brianskaia E. et al.* Occurrences of *Oxytropis* species on the territory of Asian Russia. Version 1.6. 2021. Inst. Gen. and Experim. Biol. of SB RAS. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/3vcw7y> accessed via GBIF.org on 2024-10-14
28. *Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В. и др.* Филогенетические связи видов Азиатской России подродов *Phacoxxytropis* 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>
29. *Генная инженерия.* М.: Мир, 1991. С. 241–245.
30. *Артюкова Е.В., Холина А.Б., Козыренко М.М., Журавлев Ю.Н.* Анализ генетической изменчивости редкого эндемичного вида *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) на основе RAPD маркеров // *Генетика.* 2004. Т. 40. № 7. С. 877–884.
31. *Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J.* Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // *Plant Mol. Biol.* 1991. V. 17. P. 1105–1109.

32. Shaw J., Lickey E.B., Beck J.T. et al. The tortoise and the hare II: Relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // *Am. J. Bot.* 2005. V. 92. P. 142–166. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.1.142>
33. Bonfeld J.K., Smith K.F., Staden R. A new DNA sequence assembly program // *Nucl. Acids Res.* 1995. V. 23. P. 4992–4999.
34. 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>
35. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics.* 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
36. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics.* 1989. V. 123. № 3. P. 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
37. Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics.* 1997. V. 147. № 2. P. 915–925. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
38. 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.
39. Vaculná L., Majeský L., Ali T. et al. Genetic structure of endangered species *Adenophora liliifolia* and footprints of postglacial recolonisation in Central Europe // *Conserv. Genet.* 2021. V. 22. P. 1069–1084. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01396-5>
40. Zhao L.-Y., Liu Y.-L., Shen Y. et al. Phylogeography of cultivated and wild *Ophiopogon japonicus* based on chloroplast DNA: Exploration of the origin and sustainable cultivation // *BMC Plant Biol.* 2023. V. 23. P. 242. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04247-2>
41. Wu M., Cheng Y., Jiang Ch. et al. Phylogeography of *Morrellia nana*: The Wumeng Mountains as a natural geographical isolation boundary on the Yunnan-Guizhou Plateau // *Ecol. Evol.* 2024. V. 14. e11566. <https://doi.org/10.1002/ece3.11566>
42. Kajtoch L., Cieslak E., Varga Z. et al. Phylogeographic patterns of steppe species in Eastern Central Europe: A review and the implications for conservation // *Biodivers. Conserv.* 2016. V. 25. P. 2309–2339. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1065-2>
43. Plenk K., Willner W., Demina O.N. et al. Phylogeographic evidence for long-term persistence of the Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* in the Pannonian region (eastern Central Europe) // *Flora.* 2020. V. 264. 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151555>
44. Kholina A., Kozyrenko M., Artyukova E. et al. Plastid DNA variation of the endemic species *Oxytropis glandulosa* Turcz. (Fabaceae) // *Turk. J. Bot.* 2018. V. 42. P. 38–50. <https://doi.org/10.3906/bot-1706-11>
45. 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>
46. Холина А.Б., Артюкова Е.В., Санданов Д.В. Пути эволюции видов *Oxytropis* секции *Verticillares* в центре происхождения секции // *Генетика.* 2024. Т. 60. № 2. С. 21–36. <https://doi.org/10.31857/S0016675824020022>
47. 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. 17 p. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>
48. 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. № 181. 16 p. <https://doi.org/10.3390/toxins14030181>
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. 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>
51. Avise J.C. *Phylogeography: The history and formation of species.* Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 2000. 441 p.
52. Еникеев Ф.И. Плейстоценовые оледенения Восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // *Геоморфология.* 2009. № 2. С. 33–49.
53. Глушкова О.Ю., Смирнов В.Н. Реконструкция масштабов и морфологических особенностей плейстоценовых оледенений на северо-востоке России // *Вестник СВНЦ.* 2021. № 2. С. 50–67. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-2-50-67>
54. 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>
55. 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 ну-

- клеотидных последовательностей межгенных спейсеров хлоропластного генома // Генетика. 2016. Т. 52. № 8. С. 895–909.
56. Leonova T.V., Barsukova I.N., Krivenko D.A. Fabaceae from the Republic of Khakassia, Russia // Bot. Pac. 2025. V. 14. № 1. P. 3–5.
<https://doi.org/10.17581/bp.2025.14101>
57. Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G., Kozhevnikova Z.V. Additions to chromosome numbers for vascular plants from Sakhalin and Kurile Islands (1) // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. 2009. № 3. P. 35–47.
58. Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Rudyka E.G. et al. Fabaceae. In: Marhold K. (ed.), IAPT/IOPB chromosome data 12 // Taxon. 2011. V. 60. № 6. P. 1792.
59. Krivenko D.A., Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G. et al. Fabaceae. In: Marhold K. (ed.), IAPT/IOPB chromosome data 11 // Taxon. 2011. V. 60. № 4. P. 1222.
60. Konichenko E.S., Selyutina I.Yu., Dorogina O.V. Fabaceae. In: Marhold K. (ed.), IAPT/IOPB chromosome data 14 // Taxon. 2012. V. 61. № 6. P. 1338–1339.
61. Холина А.Б., Артюкова Е.В., Хорева М.Г., Андриянова Е.А. Генетическое разнообразие восточно-сибирского эндемика *Oxytropis vasskovskyi* Jurtz. (Fabaceae) // Биота и среда природных территорий. 2024. Т. 12. № 3. С. 39–53.
https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_3_4
62. Artyukova E.V., Kozyrenko M.M., Kholina A.B., Zhuravlev Yu.N. High chloroplast haplotype diversity in the endemic legume *Oxytropis chankaensis* may result from independent polyploidization events // Genetica. 2011. V. 139. № 2. P. 221–232.
<https://doi.org/10.1007/s10709-010-9539-8>

Endemic *Oxytropis* Species of the Section *Orobia* (Fabaceae) in Asian Russia: Genetic Diversity and Demographic Dynamics

A. B. Kholina^{1, *}, E. V. Artyukova¹, D. V. Sandanov², M. G. Khoreva³, O. A. Mochalova³, E. A. Andrianova³, V. V. Yakubov¹, M. N. Koldaeva⁴, I. Yu. Selyutina⁵

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

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

³Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

⁴Botanical Garden-Institute, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690024 Russia

⁵Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Novosibirsk, 630090 Russia

*e-mail: kholina@biosoil.ru

Based on nucleotide polymorphism of cpDNA intergenic spacers *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG*, the genetic diversity and demographic dynamics of endemic *Oxytropis* species of the section *Orobia* were studied in two speciation centers: Southern Siberia and northeast Asia. Of the 34 studied populations of endemic species, five were monomorphic, such populations were found only in species from northeast Asia, 18 populations (52.9%) were characterized by high haplotype diversity (h varies 0.600 to 1.000) and 24 populations (70.6%) were characterized by low nucleotide diversity (π varies from 0.0001 to 0.0029). Reconstruction of the demographic histories of 16 populations of endemic species showed that only four populations had a bimodal mismatch distribution corresponding to the demographic equilibrium model, while all others showed a unimodal distribution corresponding to the expanding population model. Two populations of endemic species *O. leucantha* subsp. *tschukotcensis* and *O. popoviana* (in the Magadan Region and Buryatia, respectively) with a high level of genetic diversity in a state of population stability were identified. They are probably located on the territory of ancient refugia and are of particular interest from the point of view of preserving the gene pool of species.

Keywords: Fabaceae, *Oxytropis*, *Orobia*, genetic diversity, demographic history, chloroplast DNA.