

УДК 575.22:582.736

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ *Oxytropis strobilacea*, *Oxytropis adamsiana*, *Oxytropis vassilczenkoi* РЯДА *Strobilacei* СЕКЦИИ *Orobia* (Fabaceae) АЗИАТСКОЙ РОССИИ

© 2023 г. А. Б. Холина^{*,@}, Е. В. Артюкова^{*}, В. В. Якубов^{*}, М. Г. Хорева^{**}, О. А. Мочалова^{**}, Д. В. Санданов^{***}, И. Ю. Селютина^{****}

^{*} Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
Дальневосточного отделения РАН, Владивосток, 690022 Россия

^{**} Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения РАН, Магадан, 685000 Россия

^{***} Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ, 670047 Россия

^{****} Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, Новосибирск, 630090 Россия

@E-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 09.02.2022 г.

После доработки 28.06.2022 г.

Принята к публикации 28.06.2022 г.

Генетическое разнообразие и дивергенция близкородственных видов *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* ряда *Strobilacei* секции *Orobia* (Fabaceae) Азиатской России изучены по данным нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК, а также ITS рДНК. Большинство популяций характеризуются средним и высоким уровнем генетического разнообразия хпДНК (*h* варьирует от 0.600 до 1.000). Выявлено 65 хлоротипов, общих хлоротипов у таксонов не обнаружено, что подтверждает статус *O. vassilczenkoi* как самостоятельного вида. У *O. strobilacea* выявлены две филетические линии, что указывает на интенсивно идущие процессы диверсификации. Один из семи риботипов ITS обнаружен у трех видов, что обусловлено их общим происхождением и относительно недавней дивергенцией.

Ключевые слова: Fabaceae, *Oxytropis*, *Orobia*, генетическое разнообразие, дивергенция, хлоропластная ДНК, ITS

DOI: 10.31857/S1026347023010067, **EDN:** IKXFCQ

Секция *Orobia* Bunge, самая крупная секция рода *Oxytropis* DC., включает ~110 видов в Европе, Азии и Америке (Мальшев, 2008а). В Азиатской России секция представлена 75 видами и подвидами (Мальшев, 2012). Во “Флоре СССР” (Васильченко и др., 1948) секция *Orobia* разделена авторами на пять многовидовых рядов: *Sordidae* Vass., *Uralensis* Vass., *Ambiguae* Vass., *Longirostrae* Vass., *Songoricae* Vass. В 2005 г. Князев (Князев, 2005) на основе тщательной типификации и пересмотра видов, относящихся к ряду *Uralensis*, предложил внести изменения в систематику секции *Orobia*. С учетом комплекса морфологических признаков он выделил семь сибирских видов родства *O. uralensis* (L.) DC. (*O. adamsiana* (Trautv.) Jurtzev, *O. vassilczenkoi* Jurtzev, *O. ambigua* (Pall.) DC., *O. arctica* R. Br., *O. wolgodensis* Кнжасев, *O. karga* Saposhn., *O. subnuntans* (Jurtz.) Jurtz.) и *O. strobilacea* Bunge, как типовой вид, в самостоятельный ряд – ser. *Strobilacei* Кнжасев.

Среди представителей ряда *Strobilacei* *O. strobilacea* является наиболее широко распространен-

ным горно-степным видом – его ареал охватывает Северо-Восточный Казахстан, Южную Сибирь, Северную Монголию и Китайский Алтай (Мальшев, 2008а), вид распространен в островных степях Алтая, юга Красноярского края и Тувы, в степях Приангарья, Бурятии, Забайкалья, встречается на юге Дальнего Востока в бассейнах рек Зеи и Алдана (Павлова, 1989; Пешкова, 2001), северный предел ареала – около 56° с.ш. Это очень полиморфный вид, у которого варьируют такие морфологические признаки, как степень опушения, длина цветоносов, прицветников и др. Для *O. strobilacea* известны разные варианты числа хромосом $2n = 16, 32, 48, 64$, что может быть проявлением расовой дифференциации у вида с широким ареалом, а также при обитании в нескольких высотных поясах гор (Мальшев, 2008а, 2008б).

К северу ряд *Strobilacei* представлен двумя видами близкого родства: *O. adamsiana* – на Становом нагорье, Таймыре и в бассейне рек Лены (в нижнем течении), Яны и Индигирки; *O. vassilczenkoi* – восточнее р. Колымы на Чукотском п-

ове и Корякском нагорье (Юрцев, 1986; Павлова, 1989; Пешкова, 2001; Малышев, 2008а). Как самостоятельные виды *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* впервые описаны Юрцевым в 1959 г. (Юрцев, 1959), ранее их относили к *O. strobilacea*. *O. adamsiana* представляет аркто-гипоарктическую и высокогорную расу от *O. strobilacea*, это тетраплоид с $2n = 32$ (многие места), а для популяции на хр. Удокан установлено $2n = 48$ (Малышев, 2008а). Анадыро-чукотский эндемик *O. vassilczenkoi* ($2n = 32$) тесно примыкает к *O. adamsiana*, но по ряду признаков существенно от него отличается и представляет собой наиболее обособившуюся арктическую расу родства *O. uralensis* (Юрцев, 1959, 1986; Малышев, 2008а). Однако существует мнение (Кожевников, 1980), что *O. vassilczenkoi* не является самостоятельным видом, а представляет собой подвид — *O. adamsiana* ssp. *vassilczenkoi* (Jurtz.) Ju. Kozhev. Фенетический анализ видов секции *Orobia* (Малышев, 2008б) показал относительную близость *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* и обособленность *O. strobilacea*. Так, на дендрограмме различий, построенной по данным анализа 47 качественных морфологических признаков, последний вид относился к ветви, значительно отдаленной от ветви с *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* (Малышев, 2008б).

Реконструкция филогенетических связей видов рода *Oxytropis*, среди которых были случайно выбранные одиночные образцы *O. strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi*, по данным секвенирования маркеров ядерного и хлоропластного геномов (Холина и др., 2016; Shavvon *et al.*, 2017) показала, что взаимоотношения видов даже на уровне секций не были разрешены.

Настоящая работа является продолжением изучения генетического разнообразия, популяционной структуры и оценке степени дивергенции близкородственных видов рода *Oxytropis* (Kholina *et al.*, 2018, 2021; Холина и др., 2019, 2020, 2021а, 2021б; Козыренко и др. 2020). Целью исследования является изучение генетического разнообразия и дивергенции видов *O. strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* ряда *Strobilacei* секции *Orobia* Азиатской России для уточнения таксономического статуса *O. vassilczenkoi*, а также реконструкция их филогенетических связей по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей IGS *psbA-trnH* + *trnL-trnF* + *trnS-trnG* хпДНК и ITS рДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили 108 растений: *O. strobilacea* (55 образцов), *O. adamsiana* (16) и *O. vassilczenkoi* (37) из 16 природных местонахождений (табл. 1, рис. 1). Названия видов и секций приведены согласно обработке Малышева (2008а).

Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования IGS *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* приведены в наших предыдущих работах (Kholina *et al.*, 2018; Холина и др., 2021б). Регион ITS рДНК амплифицирован с праймерами ITS1 и ITS4 в реакционных условиях и температурном режиме, приведенных в работе (Mir *et al.*, 2010). Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (“Applied Biosystems”, США) в ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Последовательности четырех регионов ДНК собирали и редактировали с помощью пакета программ Staden Package v1.5 (Bonfeld *et al.*, 1995), затем выравнивали в программе SeaView v4.7 (Gouy *et al.*, 2010).

Матрицу объединенных последовательностей трех IGS хпДНК использовали для расчета гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (для популяций с числом образцов пять и более), степени дивергенции (D_{xy}) между популяциями/видами на основе нуклеотидных замен, анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) с помощью пакетов программ Arlequin v3.5 (Excoffier, Lischer, 2010) и DnaSP v5 (Librado, Rozas, 2009). Статистическую значимость (P) индексов фиксации (Φ_{ST}) оценивали на основе 1023 пермутаций. Гаплотипы хпДНК и ITS были идентифицированы в DnaSP v5.

Сеть гаплотипов строили в программе Network v5.0 (Bandelt *et al.*, 1999), кодируя каждую делецию/вставку, независимо от ее размера, как одно мутационное событие. Для гаплотипов хпДНК использован алгоритм медианного соединения (Median Joining, MJ), а для гаплотипов ITS — уменьшения медианы (Reduced Median, RM). В качестве внешней группы использовали полученные нами ранее для *O. glabra* (Lam.) DC. секции *Mesogaea* Bunge (Холина и др., 2018, 2021б) нуклеотидные последовательности *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG* хпДНК (номера доступа в GenBank LT856572, LT856585, LT856598 соответственно) и ITS рДНК (LR898464).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нуклеотидные последовательности IGS *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК 108 образцов изучаемых видов характеризуются низкой нуклеотидной изменчивостью и разной длиной вследствие присутствия коротких (4–10 нуклеотидов) инделей, моно- и динуклеотидных повторов. Длина объединенных последовательностей трех регионов после выравнивания составила 2440 сайтов. Выявлено 17 нуклеотидных замен, из них 12 информативны согласно методу максимальной экономии. Видоспецифичных молекулярных маркеров нет.

Таблица 1. Исследуемые популяции *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* и параметры генетического разнообразия по данным хпДНК

Местонахождение популяции (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код	Хлоротип	Разнообразие (стандартная ошибка)	
				гаплотипическое	нуклеотидное
<i>O. strobilacea</i>					
Республика Бурятия, Заиграевский р-н, окр. с. Заиграево (5)	N 51.87514°, E 108.24616°	STR1	U1–U3	0.800 (0.164)	0.0009 (0.0007)
Республика Бурятия, Еравнинский р-н, окр. с. Комсомольское (10)	N 52.478983°, E 111.086773°	STR2	U1–U7	0.867 (0.107)	0.0016 (0.0010)
Республика Бурятия, Курумканский р-н, окр. с. Майск (15)	N 54.61287°, E 110.77431°	STR3	U8–U18	0.952 (0.040)	0.0032 (0.0018)
Республика Бурятия, Курумканский р-н, Джергинский заповедник, урочище Укшаки (5)	N 55.203529°, E 111.448749°	STR4	U19–U23	1.000 (0.127)	0.0042 (0.0027)
Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Торы (6)	N 51.76222°, E 102.95333°	STR5	U24–U26	0.600 (0.215)	0.0013 (0.0009)
Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Монды (3)	N 51.69750°, E 100.86746°	STR6	U27–U29	–	–
Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. с. Зун-Мурино (11)	N 51.74499°, E 102.86646°	STR7	U26, U27, U30–U36	0.964 (0.051)	0.0025 (0.0015)
В целом для вида (55)				0.977 (0.009)	0.0049 (0.0025)
<i>O. adamsiana</i>					
Центральный Таймыр, горы Бырранга, у северного берега бух. Ледяная оз. Таймыр (1)	N 74.48824°, E 99.6955°	ADAM1	U37	–	–
Юго-Западный Таймыр, плато Путорана, окр. южной оконечности оз. Аян (3)	N 68.99894°, E 94.49041°	ADAM2	U37	–	–
Юго-Восточный Таймыр, среднее течение р. Фомич, северный берег оз. Бессточное (1)	N 71.67283°, E 108.30425°	ADAM3	U38	–	–
Юго-Восточный Таймыр, среднее течение р. Котуй в р-не устья р. Медвежья (1)	N 71.594564°, E 102.663249°	ADAM4	U39 (=H11*)	–	–
Республика Бурятия, Баунтовский р-н, окр. пос. Уакит, левый берег р. Уакит (10)	N 55.56461°, E 113.60958°	ADAM5	U40–U47	0.956 (0.059)	0.0047 (0.0027)
В целом для вида (16)				0.933 (0.048)	0.0056 (0.0030)
<i>O. vassilczenkoi</i>					
Магаданская обл., Сусуманский р-н, окр. Тал-Юряха, долина р. Аркагала (14)	N 63.33147°, E 146.66242°	VAS1	U48–U52	0.769 (0.083)	0.0005 (0.0004)
Магаданская обл., Северо-Эвенский р-н, долина р. Правые Имляки (1)	N 65.096498°, E 160.104725°	VAS2	U51 (=H46*)	–	–
Чукотка, Билибинский р-н, пойма р. Ярковеем (9)	N 66.93205°, E 167.00095°	VAS3	U51, U53–U57	0.917 (0.073)	0.0013 (0.0009)
Камчатский край, Олюторский р-н, Ветвейский хр. в окр. г. Сейнав (13)	N 61.00551°, E 166.04596°	VAS4	U58–U65	0.897 (0.067)	0.0017 (0.0010)
В целом для вида (37)				0.935 (0.021)	0.0039 (0.0021)

Примечание. * хлоротипы, выявленные нами ранее (Холина и др., 2016), номера доступа нуклеотидных последовательностей IGS *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК в GenBank/ENA/EMBL-EBI: H11 – LN898575, LN898537, LN898649; H46 – LN898519, LN898531, LN898643 соответственно.

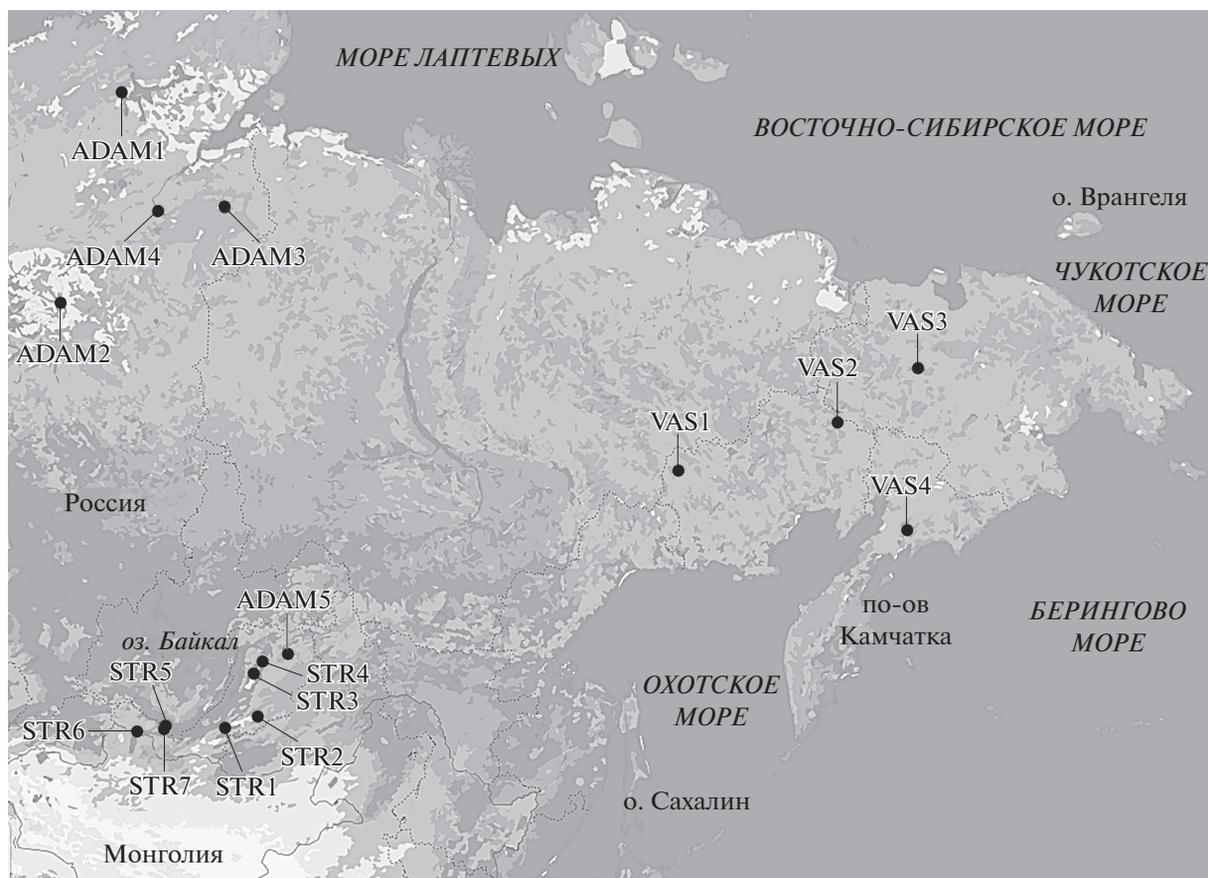


Рис. 1. Карта–схема с указанием места сбора растений видов *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* из 16 природных местонахождений. Код популяции см. табл. 1.

Все исследуемые популяции (с числом образцов пять и более) трех видов характеризуются высоким гаплотипическим (h изменяется от 0.600 до 1.000) и низким и средним нуклеотидным (π изменяется от 0.0005 до 0.0047) разнообразием, мономорфных популяций нет (табл. 1). Дивергенция нуклеотидных последовательностей (D_{xy}) является одним из показателей степени генетической разобщенности популяций/видов. У *O. strobilacea* наибольшие значения D_{xy} определены между популяциями STR1 и STR2, с одной стороны, и всеми другими, с другой (табл. 2). У *O. adamsiana* наибольшие различия (0.00167) выявлены между популяциями ADAM1–ADAM3 и между ADAM2–ADAM3. У *O. vassilczenkoi* только популяция VAS4 значительно удалена (0.00205) от всех других, между которыми нуклеотидная дивергенция отсутствует (табл. 2). Согласно результатам AMOVA (табл. 3), у *O. strobilacea* и у *O. adamsiana* генетическая изменчивость распределена почти в равных долях между и внутри популяций, а у *O. vassilczenkoi* около 78% всей генетической изменчивости приходится на межпопуляционные различия. Нуклеотидная дивергенция между видами *O. strobilacea* и *O. adamsiana*, а также между *O. strobilacea* и *O. vassilczenkoi*

составила 0.00170 для каждой пары, а между *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* – 0.00091, но эти межвидовые значения D_{xy} соответствуют межпопуляционному уровню (табл. 2). Иерархический AMOVA (табл. 3) показал низкую межвидовую дифференциацию – менее 28% изменчивости приходится на межвидовые различия.

Анализ 108 последовательностей выявил 65 гаплотипов (хлоротипов) (U1–U65, табл. 1), последовательности которых депонированы в DDBJ/ENA/Genbank-INSDC под номерами OV260579–OV260641, OV260679–OV260741, OV260768–OV260830 для *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* соответственно. *O. strobilacea* принадлежит 36 хлоротипов (U1–U36), *O. adamsiana* – 11 (U37–U47), *O. vassilczenkoi* – 18 (U48–U65), общих хлоротипов у таксонов не обнаружено. В медианной сети генеалогических связей можно выделить три гаплогруппы (рис. 2а), которые расходятся от гипотетического хлоротипа (не обнаруженный в нашем исследовании или вымерший предковый) и разделены 7–10 мутационными шагами. Две гаплогруппы образуют хлоротипы *O. strobilacea*: гаплогруппа I – U1–U7 (популяции STR1 и STR2); гаплогруппа II – U8–U36 (STR3–STR7). Гаплогруппу III формируют

Таблица 2. Нуклеотидная дивергенция между популяциями видов *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilzenkoi* по данным хлДНК

Популяция	STR1	STR2	STR3	STR4	STR5	STR6	STR7	ADAM1	ADAM2	ADAM3	ADAM4	ADAM5	VAS1	VAS2	VAS3	VAS4
STR1	—	0.90 (0)	3.93 (3)	4.40 (3)	4.63 (3)	2.80 (2)	3.16 (2)	3.80 (3)	3.80 (3)	5.80 (5)	3.80 (3)	6.20 (5)	5.80 (5)	5.80 (5)	5.80 (5)	4.72 (3)
STR2	0.038	—	3.63 (3)	4.10 (3)	4.33 (3)	2.50 (2)	2.86 (2)	3.50 (3)	3.50 (3)	3.50 (3)	3.50 (3)	5.90(5)	5.50 (5)	5.50 (5)	5.50 (5)	4.42 (3)
STR3	0.164	0.152	—	0.71 (0)	0.97 (0)	1.13 (1)	0.77 (0)	2.13 (2)	2.13 (2)	4.33 (4)	2.13 (2)	4.53 (4)	4.13 (4)	4.13 (4)	4.13 (4)	3.06 (2)
STR4	0.184	0.171	0.030	—	—	1.60 (1)	1.24 (0)	2.60 (2)	2.60 (2)	4.00 (4)	2.60 (2)	5.00 (4)	4.60 (4)	4.60 (4)	4.60 (4)	3.52 (2)
STR5	0.193	0.181	0.040	0.060	—	1.83 (1)	1.43 (0)	2.83 (2)	2.83 (2)	4.83 (4)	2.13 (2)	5.23 (4)	4.83 (4)	4.83 (4)	4.83 (4)	3.76 (2)
STR6	0.117	0.104	0.047	0.067	0.077	—	0.36 (0)	1.00 (1)	1.00 (1)	3.00 (3)	1.00 (1)	3.00 (3)	3.00 (3)	3.00 (3)	3.00 (3)	1.92 (1)
STR7	0.132	0.120	0.032	0.052	0.061	0.015	—	1.36 (1)	1.64 (1)	3.36 (3)	1.36 (1)	3.76 (3)	3.36 (3)	3.36 (3)	3.36 (3)	2.29 (1)
ADAM1	0.159	0.147	0.089	0.109	0.119	0.042	0.057	—	3.60 (3)	4.00 (4)	0.00(0)	3.60 (3)	4.00 (4)	4.00 (4)	4.00 (4)	0.92 (0)
ADAM2	0.159	0.147	0.089	0.109	0.119	0.042	0.057	0.151	—	4.00 (4)	0.00 (0)	3.60 (3)	4.00 (4)	4.00 (4)	4.00 (4)	0.92 (0)
ADAM3	0.242	0.230	0.173	0.192	0.202	0.125	0.140	0.167	0.167	—	4.00 (4)	0.40 (0)	0.00 (0)	0.00 (0)	0.00 (0)	4.92 (4)
ADAM4	0.159	0.147	0.089	0.109	0.089	0.042	0.057	0.000	0.000	0.167	—	3.60 (3)	4.00 (4)	4.00 (4)	4.00 (4)	0.92 (0)
ADAM5	0.260	0.247	0.190	0.210	0.219	0.142	0.158	0.151	0.151	0.017	0.151	—	0.40 (0)	0.40 (0)	0.40 (0)	4.52 (3)
VAS1	0.242	0.230	0.173	0.192	0.202	0.125	0.140	0.167	0.167	0.000	0.167	0.017	—	0.00 (0)	0.00 (0)	4.92 (4)
VAS2	0.242	0.230	0.173	0.192	0.202	0.125	0.140	0.167	0.167	0.000	0.167	0.017	0.000	—	0.00 (0)	4.92 (4)
VAS3	0.242	0.230	0.173	0.192	0.202	0.125	0.140	0.167	0.167	0.000	0.167	0.017	0.000	0.000	—	4.92 (4)
VAS4	0.197	0.185	0.128	0.147	0.157	0.080	0.095	0.039	0.039	0.205	0.039	0.189	0.205	0.205	0.205	—

Примечание. Выше диагонали — среднее число нуклеотидных различий (число фиксированных различий), ниже диагонали — среднее число нуклеотидных замен на один сайт $\times 10^{-2}$. Код популяции см. табл. 1.

Таблица 3. Распределение генетической изменчивости (AMOVA) у видов *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* по данным хпДНК

Источник дисперсии	Генетические различия (%) между		
	группами	популяциями внутри групп	особями в популяции
Популяции видов <i>Oxytropis</i>			
Одна группа: (все популяции <i>O. strobilacea</i>)	—	54.35*	45.65
Одна группа: (все популяции <i>O. adamsiana</i>)	—	43.34**	56.66
Одна группа: (все популяции <i>O. vassilczenkoi</i>)	—	77.57*	22.43
Три группы: (все популяции <i>O. strobilacea</i>), (все популяции <i>O. adamsiana</i>), (все популяции <i>O. vassilczenkoi</i>)	27.50*	45.16*	27.33*
Гаплогруппы, выявленные в Network анализе			
Три группы: (I), (II), (III)	35.86*	37.64*	26.50*
Две группы: (I), (II)	47.34**	20.41*	32.25*
Две группы: (I), (III)	45.88**	36.87*	17.26*
Две группы: (I и II), (III)	27.09**	46.45*	26.46*
Две группы: (II), (III)	26.94**	43.43*	29.63*

Примечание. * $P < 0.0001$; ** $0.0009 < P < 0.05$. Уровень значимости определен на основе 1023 пермутаций.

все хлоротипы *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* (U37–U65), в которой их распределение не соответствует ни популяционной, ни таксономической принадлежности, что указывает на генетическую однородность данной группы (рис. 2а). В гаплогруппах I и II соседние хлоротипы связаны, в основном, 1–2 мутационными переходами, в то время как в гаплогруппе III некоторые хлоротипы удалены друг от друга на 4–8 мутационных шагов (рис. 2а). Наличие альтернативных связей (петлевые структуры в сети) между хлоротипами в гаплогруппах II и III (рис. 2а) не позволяет однозначно установить взаимоотношения между популяциями каждого из видов. Только гаплогруппа I, включающая хлоротипы U1–U7 популяций STR1 и STR2 *O. strobilacea*, имеет специфические маркеры: две замены – А в позициях 1468 и 2130 общей матрицы, у всех других G и T соответственно, и вставка четырех нуклеотидов (TTTA, позиции 257–260), отсутствующая у всех других. Иерархический AMOVA показал, что ~36% изменчивости обусловлено различиями между тремя гаплогруппами (табл. 3). Однако необходимо отметить, что генетические различия между гаплогруппой I и гаплогруппами II и III в 1.7 раза выше таковых между гаплогруппами II и III (табл. 3), что свидетельствует о значительной генетической обособленности гаплогруппы I.

Таким образом, филогенетический анализ генеалогических связей хлоротипов и выявленные специфические молекулярные маркеры показывают, что у трех близкородственных видов ряда *Strobilacei* секции *Orobia* рода *Oxytropis* существует три эволюционные ветви/линии хпДНК: 1) *O. strobilacea* (популяции STR1 и STR2); 2) *O. strobilacea* (популяции STR3–STR7); 3) *O. adamsiana*–*O. vassilczenkoi*.

Регион ITS рДНК амплифицирован у 71 образца: *O. strobilacea* (40 образцов), *O. adamsiana* (14) и *O. vassilczenkoi* (17), представляющих все выявленные в данной работе гаплотипы хпДНК. 19 образцов с внутригеномной изменчивостью были исключены из дальнейшего анализа. Нуклеотидные последовательности ITS 52 образцов характеризуются одинаковой длиной (603 п.н.) и низкой нуклеотидной изменчивостью: 597 сайтов были мономорфными и шесть вариabельными и информативными согласно методу максимальной экономии. Четыре замены (позиции 119, 122, 166, 227) обнаружено в ITS1 и две (позиции 466, 564) – в ITS2. Выявлено семь гаплотипов (риботипов), которые депонированы в DDBJ/ENA/Genbank-INS-DC под номерами доступа OV257425–OV257433. *O. strobilacea* принадлежат три риботипа (RU1–RU3), *O. adamsiana* – два риботипа (RU3 и RU4), *O. vassilczenkoi* – четыре риботипа (RU3, RU5–RU7). Риботип RU3 является общим для всех трех видов, он наиболее распространен у *O. strobilacea* (27 образцов), у *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* представлен в 9 и одном образцах соответственно. Медианная сеть генеалогических связей риботипов имеет звездчатую структуру (рис. 2б), в центре которой расположен риботип RU3, связанный одним мутационными переходами с другими риботипами (рис. 2б). Следует отметить, что у *O. strobilacea* риботип RU1 определен только в образцах популяции STR1, а RU2 – только в STR2.

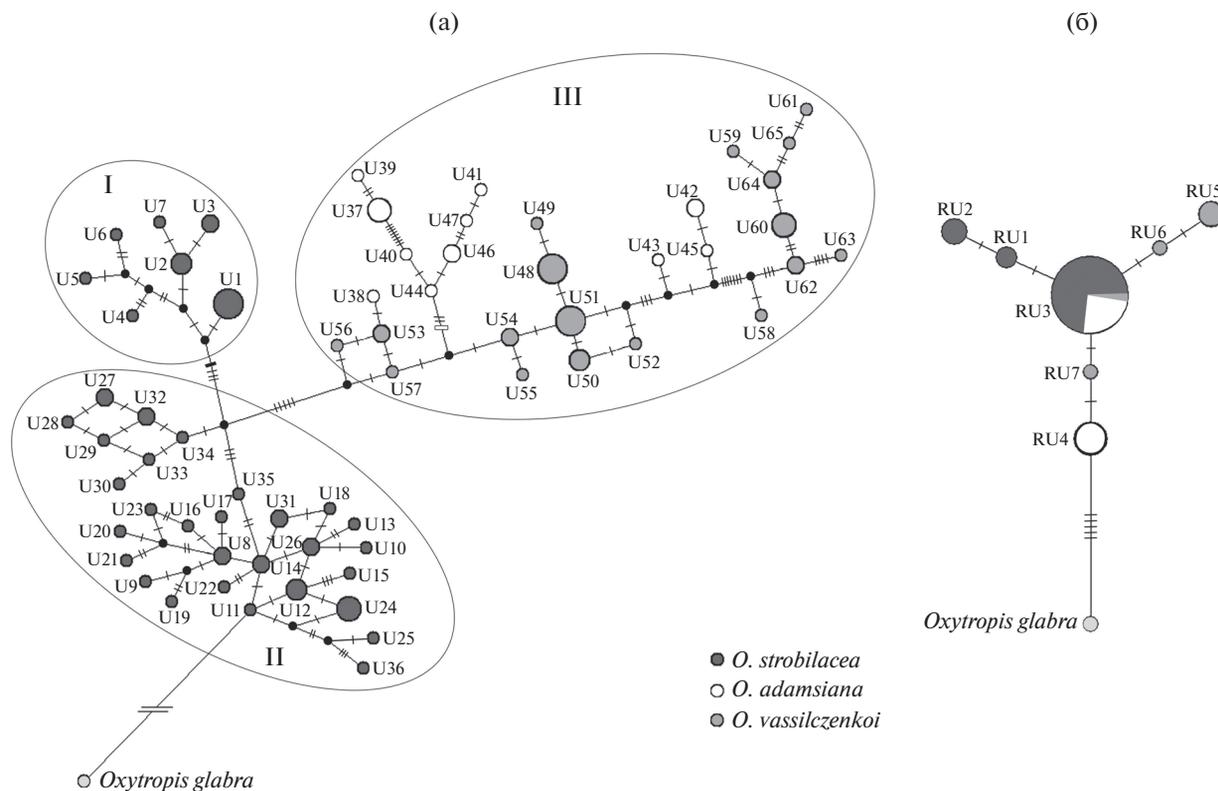


Рис. 2. Филогенетические связи видов *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi*: (а) – генеалогическая сеть хлоротипов хпДНК (U1–U65), построенная с помощью MJ-метода. Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплогрупп, маленькие черные кружки – гипотетические хлоротипы, поперечные тонкие пересекающие линии на ветвях – мутационные события, толстые черные и белые пересекающие линии – индели, вставки и делеции нуклеотидов соответственно. Сплошной линией обозначены гаплогруппы I–III. Мутации для *O. glabra*, используемого в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются; (б) – генеалогическая сеть риботипов ITS рДНК (RU1–RU7), построенная с помощью RM-метода. Размер окружностей отражает частоту встречаемости риботипов, поперечные тонкие пересекающие линии на ветвях – мутационные события.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей IGS *psbA–trnH* + *trnL–trnF* + *trnS–trnG* хпДНК у *O. strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* выявил высокий уровень генетического разнообразия (табл. 1). Установленные высокие показатели генетической изменчивости для *O. strobilacea* (табл. 1) в целом характерны для полиморфных видов с обширным ареалом. Так, у обитающего на севере Китая *O. diversifolia* E. Peter (Wang *et al.*, 2021) по данным нуклеотидного полиморфизма пяти IGS хпДНК (*trnT–psbD*, *petN–psbM*, *trnS–trnG*, *psbE–petL* и интрона *rpl16*) также выявлено высокое генетическое разнообразие ($h = 0.880$, $\pi = 0.0006$). Близкие значения параметров генетического разнообразия имели широко распространенные виды *O. oxyphylla* (Pall.) DC. и *O. lanata* (Pall.) DC. (Холина и др., 2019), которые, как и изученные популяции *O. strobilacea* и высокополиморфная популяция ADAM5 *O. adamsiana*, находятся в Байкальской Сибири – одном из центров видообразования и разнообразия

рода *Oxytropis* (Малышев, Пешкова, 1984; Положий, 2003). Байкальский очаг видообразования характеризуется уникальностью и богатством видового состава флоры, что обусловлено орографией и особенностями климата данного региона (Малышев, Пешкова, 1984; Намзалов, 2009). Вероятно, установленный уровень полиморфизма популяций *O. strobilacea* и *O. adamsiana* может быть связан с разнообразием эколого-ценотических условий произрастания, а также с соответствием этих условий экологическим потребностям видов.

В то же время для анadyро-чукотского эндемика *O. vassilczenkoi*, обитающего, в основном, в арктических широтах, высокий уровень гаплотипического разнообразия (табл. 1) является не совсем обычным. Известно, что для эндемичных видов в целом характерен невысокий уровень полиморфизма. Так, у *O. neimonggolica* C.W. Chang & Y.Z. Zhao, узлокального эндемичного вида, произрастающего на севере Китая, по данным изменчивости пяти IGS хпДНК в популяциях h изменялось от 0.250 до 0.679 (Wang *et al.*, 2021). Что

касается арктических видов, для изученных нами ранее видов *Oxytropis* секции *Arctobia* (Холина и др., 2020) и *Gloeocephala* (Kholina et al., 2022) характерно наличие мономорфных или слабополиморфных популяций, с высокой степенью дивергенции, что в значительной степени объясняется историей формирования ареалов видов. При наступлении ледников популяции резко сокращали площади и эффективную численность (эффект “бутылочного горлышка”), а при реколонизации постледниковых территорий популяции восстанавливались из сохранившихся рефугиумов (эффект “основателя”).

Допустимо предположить, что неожиданно высокий для арктического эндемика уровень генного разнообразия *O. vassilczenkoi* отчасти обусловлен его происхождением от высокополиморфного *O. strobilacea* и сохранением анцестрального полиморфизма. Подобный уровень изменчивости, связанный с поддержанием анцестрального полиморфизма, был обнаружен нами ранее (Kholina et al., 2021) в популяциях реликтового эндемичного вида *O. triphylla* (Pall.) Pers. (h от 0.800 до 1.000), а также в реликтовых популяциях *Astragalus onobrychis* L. (Plenk et al., 2020), в которых гаплотипическое разнообразие по данным полиморфизма *atp1-H*, *ucf1* и интрона *rpL16* хпДНК изменялось от 0.833 до 1.000. Кроме того, разнообразие гаплотипов в популяциях *O. vassilczenkoi*, особенно в популяции VAS4 (восемь гаплотипов в выборке из 13 растений, табл. 1), может указывать на существование рефугиумов на данной территории во время колебаний климата. Наконец, определенный вклад может вносить система размножения видов *Oxytropis* (половой тип репродукции и перекрестное опыление) и обмен генами между существующими популяциями.

Отсутствие нуклеотидной дивергенции между популяциями *O. vassilczenkoi* из Магаданской области (VAS1, VAS2) и с Чукотки (VAS3) указывает на то, что эти локальности являются частями одной региональной метапопуляции, между которыми происходит интенсивный обмен генами. Популяция VAS4 из Олюторского р-на Камчатского края значительно дивергирована от трех других ($D_{XY} = 0.00205$, табл. 2), и значения дивергенции даже превышают межвидовые ($D_{XY} = 0.00091, 0.00170$, табл. 2). Подобные высокие значения нуклеотидной дивергенции были определены между популяциями *O. ochotensis* Bunge из Магаданской области и Камчатки ($D_{XY} = 0.00167$), расстояние между которыми было около 800 км, а также между филетическими линиями хпДНК *O. ruthenica* Vass. (D_{XY} от 0.00188 до 0.00206) (Козыренко и др., 2020). Высокий уровень межпопуляционной дивергенции у *O. vassilczenkoi* (77.57%, табл. 3) связан, вероятнее всего, именно с изолированным положением популяции VAS4. Это отражено и в

медианной сети генеалогических связей хлоротипов (рис. 2а), в которой группа хлоротипов популяции VAS4 (U58–U65) занимает терминальную позицию на ветви, формирующей гаплогруппу III. Следует отметить, что только в популяции VAS4 были обнаружены риботипы RU6 и RU7 ITS рДНК, отсутствующие в остальных изученных популяциях.

Показатели нуклеотидной дивергенции между популяциями *O. strobilacea* (табл. 2) в ряде случаев также превышают межвидовые значения, что указывает на активное протекание микроэволюционных процессов у данного вида. Об этом свидетельствует и формирование двух филетических линий хпДНК (рис. 2а), у одной из которых присутствуют специфические маркеры. Наличие у *O. strobilacea* двух обособленных филетических линий, уровень дифференциации между которыми превышает таковой между *O. strobilacea* и двумя остальными видами (табл. 3), достаточно неожиданно, учитывая компактное географическое расположение популяций *O. strobilacea* в Прибайкалье (рис. 1). Подобная диверсификация может быть обусловлена, в значительной мере, сложной топографией региона. Влияние топографии, как одного из ведущих факторов видообразования у растений, неоднократно было отмечено ранее (Blanco-Pastor et al., 2019; Mahmoudi Shamsabad et al., 2019) и нами (Kholina et al., 2018) для *O. glandulosa* Turcz. – узколокального эндемика, обитающего на восточном побережье оз. Байкал. У *O. glandulosa* были обнаружены две дивергентные филетические линии, каждая из которых имела специфические маркеры, что позволило нам предположить наличие криптического вида. Помимо влияния рельефа и изоляции популяций, определенный вклад в формирование филетических линий *O. glandulosa* внесло наличие хромосомных рас у этого вида, что характерно и для *O. strobilacea* ($2n = 16, 32, 48$ и 64) (Малышев, 2008а). Внутривидовая дивергенция, приводящая к появлению четко обособленных филетических линий, выявлена нами и для других видов *Oxytropis*: *O. ruthenica* (Козыренко и др., 2020), *O. anadyrensis*, *O. borealis* и *O. middendorffii* секции *Gloeocephala* (Kholina et al., 2022). По данным нуклеотидного полиморфизма пяти IGS хпДНК (Wang et al., 2021) у *Oxytropis leptophylla* (Pall.) DC., обитающего на севере Китая, выявлены две филетические линии, которые в генеалогической сети гаплотипов разделены 18 мутационными шагами, а на филогенетическом древе формируют разные обособленные ветви.

Невысокий уровень дифференциации, установленный между тремя близкими видами ряда *Strobilacei* (табл. 3), характерен и для других близкородственных видов *Oxytropis*, например, для пяти видов секции *Orobia* (35.2%) (Козыренко и др., 2020). Между близкими видами *Potentilla vulgarica* Juz. и *P. evermanniana* Fisch. ex Ledeb. по

данным нуклеотидного полиморфизма IGS *ndhC-trnV* и *psbA-trnH* (Schanzer *et al.*, 2020) генетические различия составляют 16.18% от общей изменчивости, а для четырех близких видов *Indigofera* L., обитающих в Восточной Азии, по данным *ndhJ-trnF* и *trnD-trnT* (Zhao *et al.*, 2017) на межвидовые различия приходится только 7.56% изменчивости, при этом у видов есть общие гаплотипы.

Что касается изменчивости ITS рДНК у трех видов ряда *Strobilacei*, всего обнаружено семь риботипов и из них один общий для всех, в сравнении с данными хпДНК – 65 хлоротипов и общих нет (рис. 2а, 2б). Подобная картина встречается у других видов растений (Hou *et al.*, 2017; Blanco-Pastor *et al.*, 2019; Козыренко и др., 2020). Так, для пяти видов рода *Dendrobium* Sw. было выявлено 34 хлоротипа по данным нуклеотидного полиморфизма IGS *accD-psaI*, *trnC-perN* и *rps15-ycf1* хпДНК и 25 риботипов ITS, из последних два наиболее распространенных были общими для разных видов (Hou *et al.*, 2017). Авторы объясняют наличие общих риботипов проявлением анцестрального полиморфизма предкового вида или существующим потоком генов, а также гибридизацией. В случае с видами ряда *Strobilacei* допустимо предположить вероятность гибридизации между *O. strobilacea* и *O. adamsiana* в зоне их симпатрии, однако по данным хпДНК эти виды генетически обособлены. Что касается *O. vassilczenkoi*, с учетом современного распространения видов, гибридизация между ним и остальными двумя видами маловероятна. Поэтому наличие общего риботипа у трех видов ряда *Strobilacei* в большей мере может быть связано именно с полиморфизмом предковой формы, быстрой адаптивной радиацией и неполным расхождением генеалогических линий. Ранее, при изучении шести видов *Oxytropis*, относящихся к трем разным под родам *Phacoxytropis*, *Tragacanthoxytropis* и *Oxytropis* рода *Oxytropis* (Холина и др., 2021б), нами было выявлено наличие у них общего риботипа. Это может быть обусловлено их общим происхождением и относительно недавней быстрой радиацией, отмеченной для рода *Oxytropis* (Shavvon *et al.*, 2017). Быстрая радиация видов в ряде случаев может сопровождаться быстрой изоляцией, как показано для видов *Indigofera* (Zhao *et al.*, 2017). На неполное расхождение филетических линий *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* указывает и распределение хлоротипов, не соответствующее их таксономической принадлежности (гаплогруппа III, рис. 2а), как это было выявлено нами ранее для четырех видов *Oxytropis* секции *Polyadena* (Холина и др., 2021а), а также для трех видов комплекса *Acanthophyllum squarrosum* (Mahmoudi Shamsabad *et al.*, 2019) и для 12 видов *Potentilla* (Schanzer *et al.*, 2020).

Формирование филогенетических связей под взаимным влиянием разных эволюционных процессов приводит к появлению сложной картины

взаимоотношений видов *Oxytropis* ряда *Strobilacei* секции *Orobia*, как проявления сетчатой эволюции, свойственной данному роду. Подобная картина была отмечена нами и во взаимоотношениях видов *Oxytropis* других секций (Холина и др., 2016, 2021а; Kholina *et al.*, 2021).

* * *

В изученных популяциях *O. strobilacea*, *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* ряда *Strobilacei* секции *Orobia* Азиатской России выявлен высокий уровень гаплотипического разнообразия, уровень нуклеотидного разнообразия варьирует от низкого до среднего. Наличие двух филетических линий *O. strobilacea* указывает на интенсивно идущие процессы диверсификации. Виды *O. adamsiana* и *O. vassilczenkoi* генетически обособлены от *O. strobilacea*, образуют единый генетический комплекс вследствие общего происхождения и неполного расхождения генеалогических линий, при этом отсутствие общих хлоротипов подтверждает статус *O. vassilczenkoi* как самостоятельного вида.

Авторы выражают благодарность И.Н. Поспелову и Е.Б. Поспеловой за предоставление образцов *O. adamsiana* с п-ова Таймыр.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильченко И.Т., Федченко Б.А., Шишкин Б.К. Род *Oxytropis* // Флора СССР. М.–Л.: Изд. АН СССР. 1948. Т. 13. С. 1–229.
- Князев М.С. Заметки по систематике и хорологии видов *Oxytropis* на Урале. V. Секция *Orobia* // Ботан. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 415–423.
- Кожевников Ю.П. Соотношение видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 361–367.
- Козыренко М.М., Холина А.Б., Артюкова Е.В., Колдаева М.Н., Якубов В.В., Прокопенко С.В. 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>
- Мальшев Л.И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. 2008а. Т. 11. № 4. С. 5–141.
- Мальшев Л.И. Фенетика и хорология остролодок секции *Orobia* Bunge (род *Oxytropis* DC., Fabaceae) в Азиатской России // Растительный мир Азиатской России. 2008б. № 1. С. 3–9.
- Мальшев Л.И. Род *Oxytropis* DC. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 237–248.
- Мальшев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 364 с.

- 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>
- Павлова Н.С. Остролодочник – *Oxytropis* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 236–280.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Новосибирск, 2001. 192 с.
- Положий А.В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 55–59.
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В., Андриянова Е.А. 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>
- 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>
- 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>
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Якубов В.В., Хорева М.Г., Андриянова Е.А., Мочалова О.А. 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>
- 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. 2021а. № 1. С. 19–29. <https://doi.org/10.1134/S1062359021010076>
- Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Колдаева М.Н., Санданов Д.В., Селютина И.Ю. Филогенетические связи видов Азиатской России подродов *Phacoxytropis* и *Tragacanthoxytropis* рода *Oxytropis* на основе полиморфизма маркеров хлоропластного и ядерного геномов // Генетика. 2021б. Т. 57. № 9. С. 1039–1053. <https://doi.org/10.31857/S0016675821090058>
- Юрцев Б.А. Материалы к систематике арктических остролодочников // Ботанические материалы Гербария БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. XIX. С. 233–273.
- Юрцев Б.А. *Oxytropis* DC. // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 9. Ч. 2. С. 61–146.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
- Blanco-Pastor J.L., Fernández-Mazuecos M., Coello A.J., Pastor J., Vargas P. Topography explains the distribution of genetic diversity in one of the most fragile European hotspots // Divers. Distrib. 2019. V. 25. P. 74–89. <https://doi.org/10.1111/ddi.12836>
- Bonfeld J.K., Smith K.F., Staden R. A new DNA sequence assembly program // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4992–4999.
- 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.
- 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>
- Hou B., Luo J., Zhang Y., Niu Zh., Xue Q., Ding X. Iteration expansion and regional evolution: phylogeography of *Dendrobium officinale* and four related taxa in southern China // Sci. Rep. 2017. V. 7. 43525. 13 p. <https://doi.org/10.1038/srep43525>
- Kholina A., Kozыренко M., Artyukova E., Sandanov D., Selyutina I., Chimitov D. 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>
- Kholina A., Kozыренко M., Artyukova E., Sandanov D., Selyutina I. 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>
- Kholina A., Kozыренко M., Artyukova E., Yakubov V., Khoreva M., Andrianova E., Mochalova O., Sandanov D. 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>
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
- 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>
- Mir B.A., Koul S., Kumar A., Kaul M.K., Soodan A.S., Raina S.N. 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.
- Plenk K., Willner W., Demina O.N., Höhn M., Kuzemko A., Vassilev K., Kropf M. Phylogeographic evidence for long-term persistence of the Eurasian steppe plant *Astragalus onobrychis* in the Pannonian region (eastern Central Europe) // Flora. 2020. V. 264. 151555. 10 p. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151555>

- 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. 1798. 29 p. <https://doi.org/10.3390/plants9121798>
- Shavvon R.S., Kazempour-Osaloo S., Maassoumi A.A., Moharrek F., Karaman Erkul S., Lemmon A., Lemmon E.M., Michalak I., Muellner-Riehl A.N., Favre A. 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>
- Wang H., Liu P.-L., Li J., Yang H., Li Q., Chang Zh.-Y. Why more leaflets? The role of natural selection in shaping the spatial pattern of leaf-shape variation in *Oxytropis diversifolia* (Fabaceae) and two close relatives // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. Article 681962. 17 p. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.681962>
- Zhao X.-L., Gao X.-F., Zhu Zh.-M., Gao Y.-D., Xu B. 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. 697. 13 p. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00613-x>

Genetic Divergence of Closely Related Species *Oxytropis strobilacea*, *Oxytropis adamsiana* and *Oxytropis vassilczenkoi* (Series *Strobilacei* of the Section *Orobia* Fabaceae) from Asian Russia

A. B. Kholina^{1,*}, E. V. Artyukova¹, V. V. Yakubov¹, M. G. Khoreva², O. A. Mochalova², D. V. Sandanov³, and I. Yu. Selyutina⁴

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, RAS, Stoletiya str., 159, Vladivostok, 690022 Russia

² Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the RAS, Portovaya str., 18, Magadan, 685000 Russia

³ Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, RAS, Sakhyanovoi str., 6, Ulan-Ude, 670047 Russia

⁴ Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, RAS, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090 Russia
*e-mail: kholina@biosoil.ru

The genetic diversity and divergence of closely related species *Oxytropis strobilacea*, *O. adamsiana*, and *O. vassilczenkoi* series *Strobilacei* of the section *Orobia* (Fabaceae) from Asian Russia were studied using the data of nucleotide polymorphism of the *psbA-trnH*, *trnL-trnF*, and *trnS-trnG* intergenic spacers of cpDNA, as well as the ITS nrDNA. Most populations are characterized by an average and high level of chloroplast genetic diversity (h varies from 0.600 to 1.000). 65 chlorotypes were identified, no shared chlorotypes were found in taxa, and that confirms the status of *O. vassilczenkoi* as a separate species. Two phyletic lineages were found for *O. strobilacea* that indicates an intensively proceeding diversification process. Among the seven identified ITS ribotypes, one ribotype was shared for all three species, probably, due to their common origin and relatively recent divergence.

Keywords: Fabaceae, *Oxytropis*, *Orobia*, genetic diversity, divergence, chloroplast DNA, ITS