

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВИДОВ *Oxytropis* СЕКЦИИ *Arctobia* СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ ПО ДАННЫМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ МЕЖГЕННЫХ СПЕЙСЕРОВ ХЛОРОПЛАСТНОГО И ITS ЯДЕРНОГО ГЕНОМОВ

© 2020 г. А. Б. Холина¹*, М. М. Козыренко¹, Е. В. Артюкова¹, В. В. Якубов¹,
М. Г. Хорева², Е. А. Андриянова², О. А. Мочалова²

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

²Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Магадан, 685000 Россия

*e-mail: kholina@biosoil.ru

Поступила в редакцию 21.01.2020 г.

После доработки 15.04.2020 г.

Принята к публикации 09.06.2020 г.

Три межгенных спейсера (*psbA–trnH*, *trnL–trnF*, *trnS–trnG*) хлоропластной ДНК (хпДНК) и внутренний транскрибируемый спейсер ядерной рибосомальной ДНК (ITS рДНК) использованы для изучения генетического разнообразия и филогенетических отношений видов *Oxytropis czukotica*, *O. exserta*, *O. gorodkovii*, *O. kamtschatica*, *O. mertensiana*, *O. nigrescens*, *O. pumilio*, *O. revoluta* и *O. susumanica* секции *Arctobia* рода *Oxytropis*. По данным хпДНК большинство популяций характеризуются низким и средним гаплотипическим (*h* изменяется от 0.154 до 0.583) и низким нуклеотидным (*π* изменяется от 0.0002 до 0.0050) разнообразием. Анализ генеалогических связей хлоротипов показал четкое разделение исследуемых таксонов и генетическую близость *O. nigrescens* с *O. susumanica* и *O. kamtschatica* с *O. exserta*, последние два наиболее дивергированы от всех других. У *O. czukotica* выявлено три риботипа ITS рДНК, у *O. nigrescens* и *O. susumanica* — один общий риботип, у всех остальных — по одному индивидуальному риботипу. По данным нуклеотидного полиморфизма маркеров двух геномов подтвержден видовой статус таксонов *O. czukotica*, *O. gorodkovii* и *O. pumilio*. Мы предполагаем, что *O. susumanica* является внутривидовым таксоном *O. nigrescens*. Выявленные генетическое сходство и различия *O. revoluta*, *O. exserta*, *O. kamtschatica* и их филогенетические связи не соответствуют делению секции *Arctobia* на подсекции, поэтому необходимы дополнительные комплексные исследования.

Ключевые слова: *Oxytropis*, *Arctobia*, генетическое разнообразие, филогенетические связи, хлоропластная ДНК, ITS.

DOI: 10.31857/S0016675820120097

Метаарктическая амфиберингийская секция *Arctobia* Bunge подрода *Oxytropis* рода *Oxytropis* DC. включает 16 видов и подвидов на севере Азии и в Северной Америке [1–7]. Впервые описание секции, включающей виды *O. nigrescens* (Pall.) Fisch., *O. pumilio* (Pall.) Ledeb. и *O. arctobia* Bunge, представил Бунге [8]. Позднее Юрцев [2] провел ревизию секции и разделил ее на пять подсекций — *Arctobia*, *Kamtschaticae*, *Revolutae*, *Podocarpae* и *Mertensiana* [2, 3, 5]. Наиболее сложной с таксономической точки зрения среди них является самая крупная подсекция *Arctobia* с центральным видом *O. nigrescens*, который вместе с группой близких к нему видов *O. czukotica* Jurtz., *O. gorodkovii* Jurtz., *O. pumilio* и *O. bryophila* (Greene) Jurtz. составляет

комплекс *O. nigrescens* s. l. [3, 5, 7]. Высокая фенотипическая пластичность видов комплекса приводит к тому, что границы между ними не всегда четко определены, поэтому у исследователей существуют противоречия в оценке ранга этих таксонов. Так, большинство американских исследователей от Барнеби [1] до Уэлша [4] относят все североамериканские растения комплекса *O. nigrescens* s. l. к *O. nigrescens*; шведский ботаник Хультен [9] — к *O. nigrescens* с тремя подвидами (subsp. *bryophila*, *pygmaea*, *arctobia*) и при этом отмечает, что их статус требует уточнения. Юрцев [3, 5], авторы проекта “Панарктическая флора” [7] и другие ботаники [6, 10] принимают все таксоны комплекса в ранге близких видов, так как

они имеют ряд различий в морфологии и плоидности. Кроме того, Юрцев отмечает [3, 5], что большинство видов имеют парапатрические ареалы: *O. nigrescens* s. str. — от Енисея до Колымы, *O. czukotica* — от Колымы до Берингова пролива, *O. gorodkovii* — в районе Берингова пролива и далее на восток, *O. pumilio* — на п-ове Камчатка и северных и средних Курилах, *O. bryophila* — в основном на территории Юкона и Аляске. Малышев в более поздней работе [11] приводит, следуя Хультену [9], *O. czukotica* как синоним *O. pumilio*. Проведенный комплексный анализ морфологических признаков, анатомии семян и полиморфизма нуклеотидных последовательностей маркеров ядерного (*CNGC5*, *LE* и *TRPT*) и хлоропластного (*matK*) геномов видов секции *Arctobia* Северной Америки [12] показал наличие двух видов из комплекса *O. nigrescens* s. l. — *O. gorodkovii* и *O. bryophila*. Автор приводит *O. czukotica* как синоним *O. bryophila*. Однако разрешающая способность использованных в этой работе молекулярных маркеров была слабой.

Для реконструкции филогенетических отношений видов *Oxytropis* были также использованы внутренний транскрибируемый спейсер ядерной рибосомальной ДНК (ITS рДНК) [13], ITS рДНК + *matK* хлоропластной ДНК (хпДНК) [14] и ITS рДНК + *trnL-trnF* хпДНК [15], однако это не привело к разрешению взаимоотношений видов даже на уровне секций. Нами проведен ряд исследований, основанных на сравнительном анализе нуклеотидного полиморфизма межгенных спейсеров *psbA-trnH* + *trnL-trnF* + *trnS-trnG* хпДНК, по результатам которых подтверждена видовая самостоятельность *O. czukotica* [16], изучены генетическое разнообразие и популяционная структура редких и эндемичных видов рода *Oxytropis* — *O. chankaensis* Jurtz. [17], *O. triphylla* (Pall.) Pers., *O. bargusinensis* Peschkova и *O. interposita* Sipl. [18], *O. glandulosa* Turcz. [19], пяти видов секции *Orobia* Bunge [20], реконструированы филогенетические связи внутри секций *Xerobia* Bunge [21] и *Verticillares* DC. [22]. Выявлены значительные различия в хлоропластном и ядерном (ITS рДНК) геномах *O. ruthenica* Vass. и *O. kunashiriensis* Kitam. секции *Orobia*, которые подтверждают самостоятельность этих видов, и установлено, что *O. erecta* Kom. и *O. litoralis* Kom. этой же секции представляют собой локальные фенотипы широко распространенного полиплоидного вида *O. ochotensis* Bunge [20]. Анализ генеалогических связей гаплотипов выявил четко обособленные эволюционные линии у *O. glandulosa* [19] и у *O. ruthenica* [20], что может указывать на активно идущие микроэволюционные процессы и/или наличие криптических видов.

Для Азиатской России Малышев [6] приводит девять видов секции *Arctobia* — *O. bryophila*, *O. czukotica*, *O. exserta* Jurtz., *O. gorodkovii*, *O. kamtschatica* Hult., *O. mertensiana* Turcz., *O. nigrescens*, *O. pumilio*,

O. revoluta Ledeb. Кроме них он упоминает еще три таксона — *O. siegismundii* N.S. Pavlova, *O. susumanica* Jurtz. и *O. czerskii* Jurtz., первый не имеет широкого ареала (только в Корякии, верховье р. Айнын на севере Пенжинской губы), второй и третий встречены лишь однажды (Сусуманский район Магаданской обл. и хребет Черского в верховье р. Индигирка соответственно), поэтому эти таксоны нуждаются в дополнительном изучении для признания самостоятельными видами. Большинство видов секции диплоиды: у *O. exserta*, *O. mertensiana*, *O. nigrescens*, *O. pumilio* и *O. revoluta* $2n = 16$; у *O. czukotica* и *O. gorodkovii* $2n = 16$ и $2n = 32$, у *O. kamtschatica* $2n = 16$ и $2n = 96$ [6]; для *O. bryophila*, *O. siegismundii*, *O. susumanica* и *O. czerskii* — данных нет.

Целью настоящей работы является изучение генетического разнообразия, популяционной структуры и реконструкция филогенетических отношений видов *Oxytropis* секции *Arctobia* северо-востока Азии по данным полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* хпДНК и ITS рДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили 170 растений видов *O. czukotica* (86 образцов), *O. exserta* (13), *O. gorodkovii* (3), *O. kamtschatica* (9), *O. mertensiana* (22), *O. nigrescens* (3), *O. pumilio* (17), *O. revoluta* (11) и *O. susumanica* (6) секции *Arctobia* подрода *Oxytropis* из 26 природных местонахождений (рис. 1). В данной работе нами использована таксономическая классификация секции *Arctobia* по Малышеву [6]. Размер выборки, код популяции и географические координаты даны в табл. 1.

Методы выделения ДНК, амплификации и секвенирования межгенных спейсеров *psbA-trnH*, *trnL-trnF* и *trnS-trnG* приведены в наших предыдущих работах [16, 18, 19]. Нуклеотидные последовательности прямых и обратных цепей определяли на генетическом анализаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США), затем редактировали и собирали с помощью пакета программ Staden Package 1.5 [23]. Для каждого образца последовательности регионов выравнивали в программе SeaView 4.7 [24]. Матрицу объединенных последовательностей использовали для расчета числа гаплотипов, гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (для популяций с числом образцов пять и более), и анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) в пакете программ Arlequin 3.5 [25]. Статистическую значимость (P) оценивали на основе 1023 пермутаций. Степень дивергенции на основе нуклеотидных замен (D_{xy}) определяли в программе DnaSP 5.0 [26]. Генеалогические связи гаплотипов хпДНК анализировали методом медианного связывания (Median-Joining, MJ) в программе Network 5.0 [27], кодируя каждую де-

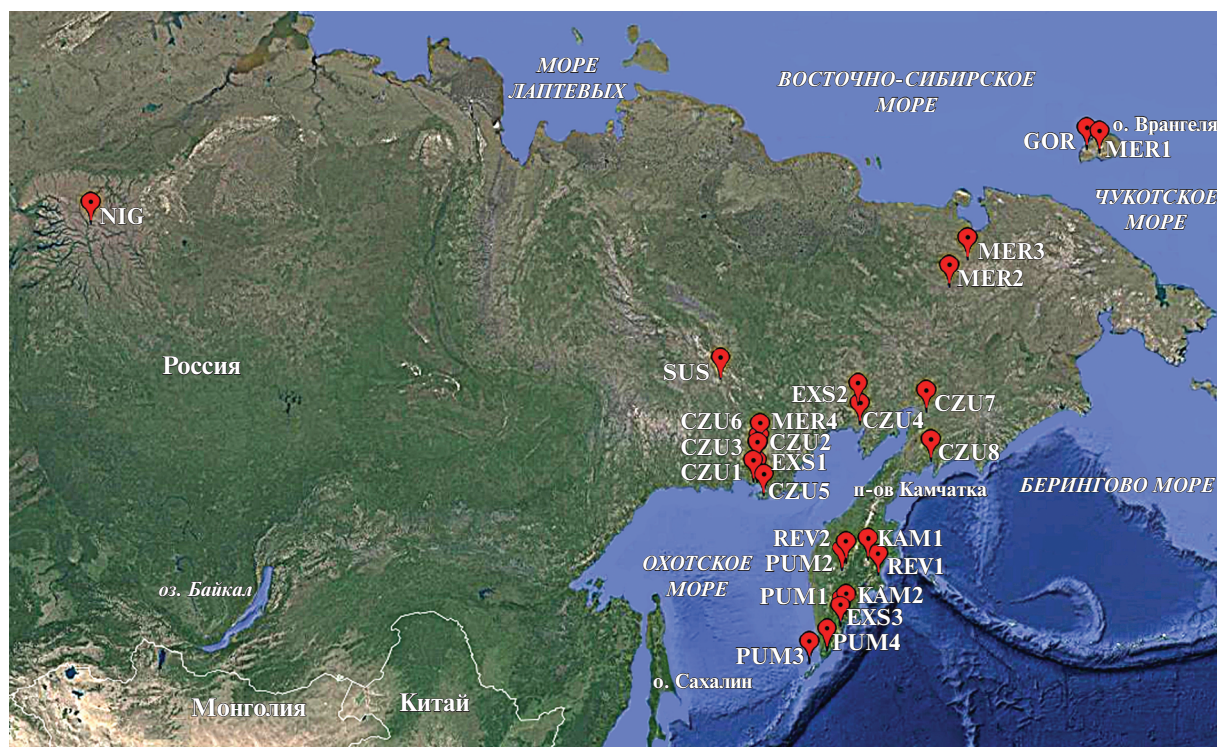


Рис. 1. Карта-схема с указанием мест сбора растений секции *Arctobia*. Код популяции см. табл. 1.

лецию или вставку, независимо от их размера, как единичное мутационное событие. В качестве внешней группы использовали полученные нами ранее [18] нуклеотидные последовательности межгенных спейсеров *psbA–trnH*, *trnL–trnF*, *trnS–trnG* хпДНК (номера в GenBank LT856572, LT856585, LT856598 соответственно) *O. glabra* секции *Mesogaea* Bunge подрода *Phacoxytropis* Bunge.

Регион ITS рДНК амплифицирован у 87 образцов: *O. czukotica* (33 образца), *O. exserta* (10), *O. gorodkovii* (3), *O. kamischatica* (6), *O. mertensiana* (10), *O. nigrescens* (2), *O. pumilio* (13), *O. revoluta* (6) и *O. susumanica* (4), представляющих все выявленные в данной работе гаплотипы хпДНК, с праймерами ITS1 и ITS4, в реакционных условиях и температурном режиме, приведенных в работе [28]. Редактирование, сборку, выравнивание и анализ последовательностей ITS проводили с помощью программ, приведенных выше. Филогенетический анализ последовательностей проводили методом максимальной экономии (Maximum Parsimony, MP), используя эвристический поиск оптимальной топологии, в пакете программ RAUP 4.0b10 [29]. Достоверность порядка ветвления оценивали с помощью бутстреп-анализа 1000 альтернативных деревьев (Bootstrap Percentage, BP, %). В качестве внешней группы использовали последовательность *O. glabra* из GenBank (номер LC213354).

Работа проводилась с использованием оборудования ЦКП “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Межгенные спейсеры *psbA–trnH*, *trnL–trnF* и *trnS–trnG* хпДНК были успешно амплифицированы и секвенированы для всех 170 образцов девяти таксонов. Нуклеотидные последовательности характеризуются относительно низкой нуклеотидной изменчивостью и разной длиной вследствие присутствия моно- и динуклеотидных повторов, коротких (от 4 до 7 нуклеотидов) и довольно протяженных (до 188 нуклеотидов) инделей. Общая длина объединенных последовательностей трех регионов составила 2579 сайтов (1–472, 473–1259 и 1260–2579 соответственно), из них 2192 мономорфных, 367 сайтов приходятся на индели и 20 вариабельных. 18 нуклеотидных замен (позиции 214, 389, 509, 702, 1160, 1314, 1437, 1534, 1680, 1947, 2008, 2012, 2024, 2025, 2027, 2215, 2403 и 2411) информативны согласно методу максимальной экономии, две замены (позиции 1919 и 2176) единичные.

Большинство популяций характеризуются низким и средним гаплотипическим разнообразием (h изменяется от 0.154 до 0.583), кроме CZU5 ($h = 0.743$) и CZU6 ($h = 0.700$) *O. czukotica*, SUS

Таблица 1. Исследуемые популяции видов *Oxynotris* секции *Arctobia* и параметры генетического разнообразия по данным хлДНК

Вид, местонахождение (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код	Гаплотип (число образцов)	Разнообразие	
				(стандартное отклонение) гаплотипическое	нуклеотидное
<i>O. szukoi</i>					
Магаданская обл., окр. г. Магадана, р. Медвежка (13)	59.58°, 150.86°	CZU1	A1 (12), A2 (1)	0.154 (0.126)	0.0004 (0.0003)
Магаданская обл., Хасынский р-н, гора Нух (15)	60.36°, 151.32°	CZU2	A3 (11), A4 (1), A5 (2), A6 (1)	0.467 (0.148)	0.0023 (0.0013)
Магаданская обл., Хасынский р-н, Сопка 1200 (7)	60.32°, 151.25°	CZU3	A7 (5), A8 (2)	0.476 (0.171)	0.0012 (0.0008)
Магаданская обл., Северо-Эвенский р-н, восточнее р. М. Вархалам (7)	61.95°, 159.96°	CZU4	A9 (3), A10 (4)	0.571 (0.119)	0.0002 (0.0002)
Магаданская обл., Ольский р-н, п-ов Кони, мыс Алеина (17)	58.97°, 151.81°	CZU5	A11 (2), A12 (1), A13 (4), A14 (8), A15 (1), A16 (1)	0.743 (0.089)	0.0011 (0.0007)
Магаданская обл., Хасынский р-н, гора Медвежья (5)	61.13°, 151.47°	CZU6	A6 (1), A7 (3), A17 (1)	0.700 (0.218)	0.0050 (0.0032)
Камчатский край, Пенжинский р-н, нижнее течение р. Пенжины (14)	62.44°, 165.63°	CZU7	A7 (9), A18 (3), A19 (2)	0.560 (0.124)	0.0003 (0.0002)
Камчатский край, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики (8)	60.44°, 166.03°	CZU8	A19 (7), A20 (1)	0.250 (0.180)	0.0012 (0.0008)
<i>O. exserta</i>					
Магаданская обл., Ольский р-н, окр. пос. Нюкля (7)	59.57°, 151.23°	EXS1	A21 (5), A22 (1), A23 (1)	0.524 (0.209)	0.0020 (0.0013)
Магаданская обл., Северо-Эвенский р-н, верхнее течение р. Гижига (2)	62.72°, 159.83°	EXS2	A21 (1), A24 (1)	—	—
Камчатка, Елизовский р-н, влк. Вилучинская сопка (4)	52.71°, 158.28°	EXS3	A25 (1), A26 (3)	—	—
<i>O. gorodkovii</i>					
Чукотка, о. Врангеля, бух. Сомнительная (3)	71.15°, 179.29°	GOR	A27 (1), A28 (1), A29 (1)	—	—
<i>O. kamschatica</i>					
Камчатка, влк. Ключевская сопка (4)	56.06°, 160.62°	KAM1	A30 (1), A31 (3)	—	—
Камчатка, влк. Авачинская сопка (5)	53.26°, 158.84°	KAM2	A32 (5)	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)

Таблица 1. Окончание

Вид, местонахождение (число образцов)	Координаты с.ш., в.д.	Код	Гаплотип (число образцов)	Разнообразие (стандартное отклонение)	
				гаплотипическое	нуклеотидное
<i>O. mertensiana</i>					
Чукотка, о. Врангеля, бух. Сомнительная (2)	71.06°, 179.63°	MER1	A33 (1), A34 (1)	—	—
Чукотка, Билибинский р-н, окр. оз. Липчиквыг- тын (9)	67.00°, 167.58°	MER2	A34 (7), A35 (2),	0.389 (0.164)	0.0003 (0.0003)
Чукотка, Билибинский р-н, р. Малый Анюй (10)	67.90°, 169.14°	MER3	A35 (10)	0.000 (0.000)	0.0000 (0.0000)
Магаданская обл., Хасынский р-н, Ольское плато, верховье р. Ола (1)	60.63°, 151.37°	MER4	A33 (1)	—	—
<i>O. nigrescens</i>					
Красноярский край, плато Путорана, окр. оз. Аян (3)	69.01°, 94.25°	NIG	A36 (1), A37 (1), A38 (1)		
<i>O. pumilio</i>					
Камчатка, влк. Авачинская сопка (9)	53.12°, 158.47°	PUM1	A39 (6), A40 (1), A41 (1), A42 (1)	0.583 (0.183)	0.0005 (0.0004)
Камчатка, окр. пос. Эссо, Козыревский хребет (4)	55.53°, 158.47°	PUM2	A43 (1), A44 (1), A45 (1), A46 (1)	—	—
Курильский архипелаг, о-в Атласова, влк. Алаид (3)	50.86°, 155.56°	PUM3	A47 (3)	—	—
Камчатка, влк. Ильинский (1)	51.50°, 157.20°	PUM4	A48 (1)	—	—
<i>O. revoluta</i>					
Камчатка, Толбачинский дол, р-н горы Высокой (3)	55.30°, 161.51°	REV1	A49 (3)	—	—
Камчатка, окр. пос. Эссо, Козыревский хребет (8)	55.88°, 158.80°	REV2	A50 (7), A51 (1)	0.250 (0.180)	0.0002 (0.0002)
<i>O. susumanica</i>					
Магаданская обл., Сусуманский р-н, з. Момонтай (6)	63.72°, 148.12°	SUS	A52 (3), A53 (1), A54 (1), A55(1)	0.800 (0.172)	0.0006 (0.0005)

Таблица 2. Распределение генетической изменчивости между группами *Oxytropis* секции *Arctobia* по данным хпДНК

Группировка	Источник изменчивости	<i>D.f.</i>	Изменчивость, %	Индексы фиксации
<i>O. czukotica</i>	Между популяциями	7	75.50	$F_{ST} = 0.75503^*$
	Внутри популяций	78	24.50	
<i>O. exserta</i>	Между популяциями	2	70.31	$F_{ST} = 0.70314^{**}$
	Внутри популяций	10	29.69	
<i>O. kamtschatica</i>	Между популяциями	1	84.64	$F_{ST} = 0.84642^{***}$
	Внутри популяций	7	15.36	
<i>O. mertensiana</i>	Между популяциями	3	69.97	$F_{ST} = 0.69973^{**}$
	Внутри популяций	18	30.03	
<i>O. pumilio</i>	Между популяциями	3	97.62	$F_{ST} = 0.97624^*$
	Внутри популяций	13	2.38	
<i>O. revoluta</i>	Между популяциями	1	93.86	$F_{ST} = 0.93857^{***}$
	Внутри популяций	9	6.14	
<i>O. nigrescens</i> и <i>O. susumanica</i>	Между популяциями	1	91.41	$F_{ST} = 0.91413^{***}$
	Внутри популяций	7	8.59	
<i>O. exserta</i> и <i>O. kamtschatica</i>	Между группами	1	54.03	$F_{CT} = 0.54029$ ns
	Между популяциями внутри групп	3	34.06	$F_{SC} = 0.74085^*$
	Внутри популяций	17	11.91	$F_{ST} = 0.88087^*$
Девять исследуемых видов	Между группами	8	80.73	$F_{CT} = 0.80735^*$
	Между популяциями внутри групп	17	17.00	$F_{SC} = 0.88218^*$
	Внутри популяций	144	2.27	$F_{ST} = 0.97730^*$

Примечание. *D.f.* — степени свободы; * $P = 0.0000$; ** $0.0009 < P < 0.001$; *** $0.003 < P < 0.01$; ns — незначимое. Уровень значимости определен на основе 1023 пермутаций.

($h = 0.800$) *O. susumanica*, и низким нуклеотидным (π изменяется от 0.0002 до 0.0050) разнообразием (табл. 1). Популяции КАМ2 *O. kamtschatica* и МЕР3 *O. mertensiana* оказались мономорфными. Дивергенция нуклеотидных последовательностей (D_{xy}) между популяциями каждого из видов *O. kamtschatica*, *O. mertensiana* и *O. revoluta* отсутствует. У *O. czukotica* наибольшие значения D_{xy} (среднее число нуклеотидных различий (число фиксированных различий) и среднее число нуклеотидных замен на один сайт) определены между парами популяций CZU1–CZU6 и CZU5–CZU6 (1.600 (1) и 0.00067 соответственно), у *O. exserta* — 3.286 (3) и 0.00132 между EXS1–EXS3, у *O. pumilio* — 1.250 (1) и 0.00056 между PUM2 и каждой из популяций PUM1, PUM3 и PUM4. Согласно результатам AMOVA (табл. 2), у каждого из видов *O. czukotica*, *O. exserta* и *O. kamtschatica* основная доля всей генетической изменчивости (70–85%) приходится на межпопуляционные различия, которые

достигают 94% у *O. revoluta* и более 97% у *O. pumilio*. Иерархический AMOVA девяти исследуемых видов показал высокую дифференциацию между видами — более 80% изменчивости объясняется межвидовыми различиями (табл. 2). В табл. 3 приведены значения дивергенции нуклеотидных последовательностей между видами. Максимальная дивергенция определена между парами, образованными каждым из видов *O. kamtschatica* и *O. exserta* со всеми другими, минимальная — между *O. nigrescens* и *O. susumanica*.

Анализ 170 последовательностей объединенной матрицы выявил 55 гаплотипов (хлоротипов), из них 30 (54.5%) уникальные (табл. 1). Последовательности трех регионов хпДНК каждого хлоротипа депонированы в GenBank (LR742876–LR743040). *O. czukotica* принадлежит 20 хлоротипов (A1–A20), *O. exserta* — 6 (A21–A26), *O. gorodkovii* — 3 (A27–A29), *O. kamtschatica* — 3 (A30–A32), *O. mertensiana* — 3 (A33–A35), *O. nigrescens* —

Таблица 3. Нуклеотидная дивергенция между видами *Oxytropis* секции *Arctobia* по данным хпДНК

Вид	<i>O. czukotica</i>	<i>O. exserta</i>	<i>O. gorodkovii</i>	<i>O. kamtschatica</i>	<i>O. mertensiana</i>	<i>O. nigrescens</i>	<i>O. pumilio</i>	<i>O. revoluta</i>	<i>O. susumanica</i>
<i>O. czukotica</i>	—	9.549 (8)	3.395 (2)	11.395 (10)	2.395 (1)	2.729 (1)	2.506 (0)	2.395 (1)	3.372 (1)
<i>O. exserta</i>	0.00402	—	8.154 (8)	6.462 (5)	9.154 (9)	9.487 (9)	9.330 (8)	9.154 (9)	10.154 (10)
<i>O. gorodkovii</i>	0.00142	0.00342	—	10.000 (10)	3.000 (3)	3.333 (3)	2.176 (1)	3.000 (3)	4.000 (4)
<i>O. kamtschatica</i>	0.00480	0.00260	0.00420	—	11.000 (11)	11.333 (11)	11.176 (10)	11.000 (11)	12.000 (12)
<i>O. mertensiana</i>	0.00100	0.00386	0.00126	0.00463	—	2.333 (2)	3.176 (2)	2.000 (2)	3.000 (3)
<i>O. nigrescens</i>	0.00114	0.00399	0.00139	0.00476	0.00098	—	3.510 (2)	2.333 (2)	1.333 (1)
<i>O. pumilio</i>	0.00112	0.00421	0.00098	0.00504	0.00143	0.00158	—	3.176 (2)	4.176 (3)
<i>O. revoluta</i>	0.00100	0.00384	0.00125	0.00461	0.00084	0.00097	0.00143	—	3.000 (3)
<i>O. susumanica</i>	0.00141	0.00426	0.00167	0.00504	0.00126	0.00056	0.00187	0.00125	—

Примечание. Выше диагонали — среднее число нуклеотидных различий (число фиксированных различий), ниже диагонали — среднее число нуклеотидных замен на один сайт.

3 (A36–A38), *O. pumilio* — 10 (A39–A48), *O. revoluta* — 3 (A49–A51), *O. susumanica* — 4 (A52–A55). Общих хлоротипов у таксонов не обнаружено (табл. 1). В медианной сети генеалогических связей (рис. 2,а) хлоротипы формируют семь гаплогрупп (I–VII). Гаплогруппы I, II, V, VI, VII образованы хлоротипами согласно видовой принадлежности, гаплогруппа III объединяет хлоротипы *O. nigrescens* и *O. susumanica*, гаплогруппа IV — *O. kamtschatica* и *O. exserta*. Каждая из двух последних гаплогрупп имеет маркерные нуклеотидные замены и индели: III — С в позиции 1160 объединенной матрицы; IV — 6 нуклеотидных замен (G в позициях 509 и 2024, T в позициях 1437 и 1680, A в позиции 2012 и C в позиции 2025) и пять инделей, из них четыре коротких (от 1 до 7 нуклеотидов) и один длинный (до 100 нуклеотидов). В этих гаплогруппах хлоротипы формируют группы согласно таксономической принадлежности. Так, группы хлоротипов *O. nigrescens* и *O. susumanica* разделены восемью мутационными шагами, а *O. kamtschatica* и *O. exserta* — семью мутационными шагами. По результатам AMOVA (табл. 2), основная доля генетической изменчивости приходится на изменчивость между *O. nigrescens* и *O. susumanica* (более 91%). Иерархический AMOVA групп гаплотипов *O. kamtschatica* и *O. exserta* показал, что около 34% приходится на межпопуляционную компоненту внутри вида и около 12% — на внутривидовую, а 54% изменчивости обусловлены различиями между видами, но эти различия статистически незначимые (табл. 2). Гаплогруппа IV наиболее генетически удалена от всех других гаплогрупп, что обусловлено высокой нуклеотидной дивергенцией

O. exserta и *O. kamtschatica* от всех других видов (табл. 3). Например, от самого близкого хлоротипа A6 *O. czukotica* ее отделяют 20 мутационных шагов и пять инделей (рис. 2,а).

Выявлены видоспецифичные молекулярные маркеры у *O. revoluta* (A в позиции 214), *O. gorodkovii* (T в позиции 721), *O. mertensiana* (A в позиции 2411 и три коротких (4–6 нуклеотидов) инделя), *O. kamtschatica* (G в позициях 1314 и 2048, A в позициях 2073 и 2075, C в позиции 1534 и делеция трех нуклеотидов), *O. exserta* (T в позициях 2048, 2073, 2075 и вставка трех нуклеотидов). Таксоны *O. nigrescens* и *O. susumanica* имеют, как мы отмечали выше, одну общую замену. У *O. czukotica* и *O. pumilio* видоспецифичных маркеров нет, но необходимо отметить, что у последнего обнаружены специфичные для отдельных популяций маркеры. Так, в PUM1 обнаружена вставка семи нуклеотидов (AAGTATT, позиции 400–406), в PUM2 — нуклеотидная замена (C в позиции 828, у всех других A), в PUM1, PUM3 и PUM4 — делеция 188 нуклеотидов (позиции 707–894). В медианной сети распределение хлоротипов у *O. pumilio* соответствует популяционной принадлежности, а у *O. czukotica* — нет (рис. 2,а). Таким образом, анализ генеалогических связей хлоротипов выявил четкое разделение девяти видов *Oxytropis* секции *Arctobia* и показал генетическую близость *O. nigrescens* с *O. susumanica* и *O. kamtschatica* с *O. exserta*.

Нуклеотидные последовательности ITS рДНК получены у 87 образцов, представляющих все выявленные в данном исследовании гаплотипы хпДНК. Длина ITS составила 603 пн, кроме пред-

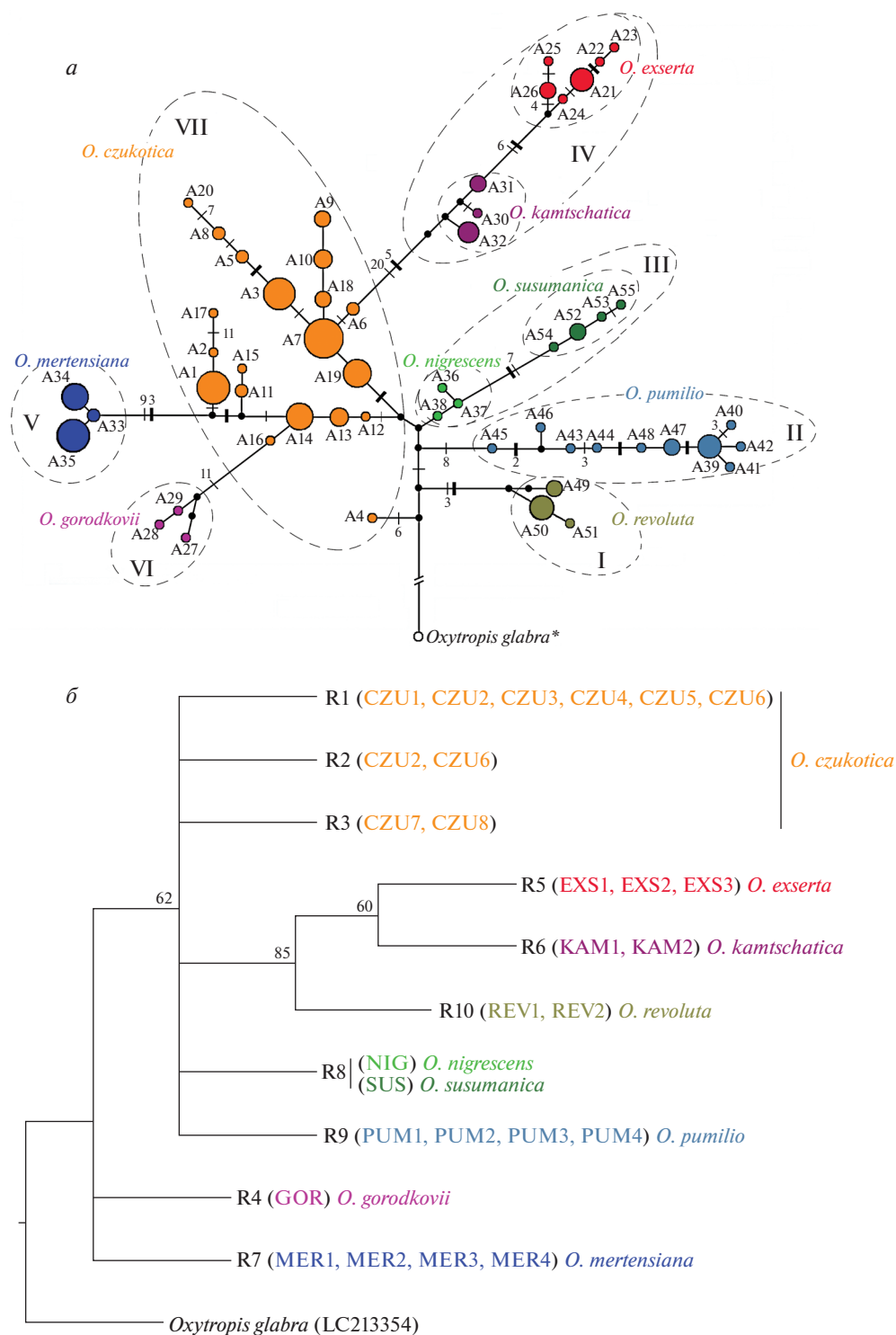


Рис. 2. Филогенетические связи видов *Oxytropis* секции *Arctobia*. *a* – генеалогическая сеть гаплотипов хпДНК (A1–A55), построенная методом медианного связывания. Размер окружностей отражает частоту встречаемости гаплотипов, маленькие черные кружки – медианные векторы, поперечные тонкие линии на ветвях – мутационные события, черные толстые линии – индели. Цифры около тонких и толстых линий – число полиморфных сайтов и инделей. Пунктирной линией обозначены гаплогруппы I–VII и группы гаплотипов видов, образующих одну гаплогруппу. * Мутации для *O. glabra*, используемой в качестве внешней группы, не указаны и не рассматриваются; *б* – филогенетическое дерево риботипов ITS рДНК (R1–R10), построенное методом максимальной экономии. Числами в узлах ветвления обозначены значения индекса бутстрепа (выше 50%). Код популяции см. табл. 1. В качестве внешней группы использована ITS последовательность *O. glabra* (номер в GenBank LC213354).

ставителей видов *O. exserta*, *O. kamtschatica* и *O. revoluta* (602 пн), в последовательностях которых выявлена делеция одного нуклеотида (G в позиции 173). Из 603 сайтов 11 были вариабельными и информативными согласно методу максимальной экономии: шесть замен (позиции 76, 103, 116, 119, 160, 200) в ITS1 и пять (позиции 418, 427, 458, 484, 555) в ITS2. Выявлено 10 гаплотипов (риботипов), последовательности которых депонированы в GenBank (MN784407–MN784416). *O. czukotica* принадлежит три риботипа (R1–R3), *O. nigrescens* и *O. susumanica* имеют один общий риботип (R8), у всех остальных видов по одному индивидуальному риботипу: *O. gorodkovii* – R4, *O. exserta* – R5, *O. kamtschatica* – R6, *O. mertensiana* – R7, *O. pumilio* – R9, *O. revoluta* – R10. В результате филогенетического анализа риботипов МР-методом получено пять одинаково экономных деревьев, строгий консенсус которых представлен на рис. 2,б (длина – 20 шагов, индекс соответствия CI = 0.8500; индекс гомоплазии HI = 0.1500; индекс удерживания RI = 0.7000). Риботипы видов секции *Arctobia* отличаются четырьмя маркерными заменами от риботипа *O. glabra* секции *Mesogaea*, однако монофилетичность секции *Arctobia* не имеет статистически значимой поддержки. Обособленное положение занимают риботипы R4 *O. gorodkovii* и R7 *O. mertensiana*. Риботипы остальных видов формируют слабо поддержанную кладу (BP 62%), в которой только риботипы R10 *O. revoluta*, R5 *O. exserta* и R6 *O. kamtschatica* образуют филогруппу с высокой поддержкой (BP 87%). Риботип *O. revoluta* является сестринским к слабо поддержанной группе (BP 60%) риботипов *O. exserta* и *O. kamtschatica*. Филогенетические связи риботипов R1–R3 *O. czukotica* и R9 *O. pumilio* между собой и всеми другими риботипами в этой кладе остались неразрешенными (рис. 2,б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный нами анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров *psbA–trnH* + *trnL–trnF* + *trnS–trnG* хпДНК выявил, что большинство популяций исследуемых видов секции *Arctobia* характеризуются низким и средним гаплотипическим и низким нуклеотидным разнообразием, две популяции были мономорфными (табл. 1).

Невысокий уровень генетического разнообразия может быть обусловлен взаимным влиянием ряда факторов, таких как экологическая приуроченность, колебания численности и связанный с этим дрейф генов, эволюционная история видов. Например, растения *O. czukotica* – ацидофилы, обитают на кислых горных породах, растения

O. gorodkovii – кальцефилы, характерны для карбонатных пород [2, 3], вследствие чего возникает фрагментированность популяции. Основная часть видов секции *Arctobia* обитает на территории, испытывавшей интенсивное оледенение в плейстоцене [3], поэтому они перенесли резкое сокращение и последующее восстановление популяций из малого числа основателей. Определенный нами высокий (от 70 до 98%) уровень межпопуляционной изменчивости у *O. czukotica*, *O. exserta*, *O. kamtschatica*, *O. revoluta* и *O. pumilio* как раз и объясняется изоляцией популяций в совокупности с дрейфом генов.

В популяциях *O. czukotica* уровень гаплотипического разнообразия изменяется от низкого до высокого (табл. 1). У этого преимущественно тетраплоидного вида (в 28 местообитаниях на Чукотке, о-ве Врангеля и Колымском нагорье $2n = 32$ [30] и только на горе Продолговатая и вулкане Ключевская сопка Камчатского края $2n = 16$ [31]) отмечен высокий уровень морфологической изменчивости [3]. Большинство полиплоидных видов характеризуются более высоким уровнем генетического полиморфизма и, как следствие, большей устойчивостью к суровым условиям существования и повышенной способностью к адаптациям [32]. Вероятно, в результате полиплоидизации *O. czukotica* оказался достаточно устойчивым к климатическим флуктуациям плейстоцена [33], распространился на огромной территории и сохранил уровень полиморфизма предкового вида. Распределение хлоротипов у *O. czukotica*, не соответствующее популяционной принадлежности (рис. 2,а), обусловлено, скорее всего, непрерывным потоком генов между популяциями через цепь промежуточных локальных местообитаний. Филогенетические взаимоотношения риботипов ITS рДНК *O. czukotica* как внутривидовые, так и с другими видами секции остались неразрешенными (рис. 2,б). Это может быть связано с тем, что обычно процесс расхождения линий ядерной ДНК протекает дольше из-за ее бипарентального наследования и большей эффективной численности популяции [34].

Таксоны *O. nigrescens* и *O. susumanica* имеют разные хлоротипы (A36–A38 и A52–A55 соответственно) и общий риботип R8 (табл. 1, рис. 2) и являются потомками одной анцестральной формы. Учитывая минимальную нуклеотидную дивергенцию (табл. 3) и присутствие одной и той же маркерной нуклеотидной замены (C в позиции 1160), можно предположить, что узколокальный эндемик *O. susumanica* является внутривидовым таксоном широкоареального *O. nigrescens*. На основе морфологических признаков Малышев [6] считал *O. susumanica* aberrантом *O. nigrescens*. Для уточнения таксономического статуса *O. susumanica* необходимы дополнительные морфологиче-

ские и генетические исследования расширенной выборки.

Четкое расхождение хлоротипов *O. nigrescens*, *O. czukotica*, *O. gorodkovii* и *O. pumilio* комплекса *O. nigrescens* s. l. северо-востока Азии (рис. 2,а), отсутствие общих хлоротипов, выявленные специфичные для отдельных популяций маркеры у *O. pumilio* и видоспецифичные у *O. nigrescens* и *O. gorodkovii*, наличие у всех индивидуальных риботипов ITS рДНК — все в целом согласуется с мнением ряда ботаников [3, 5–7, 10] о видовой самостоятельности таксонов *O. gorodkovii*, *O. pumilio* и *O. czukotica* и с результатами наших предыдущих молекулярно-генетических исследований [16].

Выявленное распределение в медианной сети хлоротипов *O. revoluta*, *O. exserta* и *O. kamtschatica* (рис. 2,а) не соответствует делению секции *Arctobia* на подсекции: первые два относятся к подсекции *Revolutae*, последний — к подсекции *Kamtschaticae* [2, 3]. Однако и ранее отмечалось, что по степени обособленности *O. revoluta* и *O. exserta* могли бы трактоваться как два монотипных ряда [2], что виды *O. exserta* и *O. kamtschatica* морфологически очень близки и часто неотличимы в фазе цветения [3]. Проведенное нами сравнение морфологических признаков, приведенных Павловой [10], показало, что по многим из них *O. exserta* более близка к *O. kamtschatica*, чем к *O. revoluta*. Так, растения *O. exserta* и *O. kamtschatica* — высотой до 15–20 см, с характерным обильным опушением, многоцветковыми соцветиями (до 5–6 цветков) и опушенными белыми волосками бобами с широкой брюшной перегородкой. Растения *O. revoluta* — высотой до 10 см, слабоопушенные или почти голые, с малоцветковыми соцветиями (2–3 цветка) и опушенными черными или рыжеватыми волосками бобами с узкой брюшной перегородкой. Выявленная высокая нуклеотидная дивергенция хпДНК *O. exserta* и *O. kamtschatica* от всех других видов (табл. 3), а также общие маркерные нуклеотидные замены и индели, объединение в одну гаплогруппу при сохранении видовой самостоятельности (рис. 2,а) и близость риботипов ITS рДНК (рис. 2,б) — все в совокупности указывает на необходимость пересмотра деления секции *Arctobia* на подсекции. Кроме того, риботип *O. revoluta* образует одну статистически высокоподдержанную филогруппу с риботипами *O. exserta* и *O. kamtschatica*, но обособляется раньше (рис. 2,б). Это противоречит представлениям Юрцева [2, 5], который полагал, что *O. kamtschatica* является наиболее близким видом к предковому типу секции *Arctobia* и *O. revoluta* произошла от *O. exserta*. Полученные нами данные свидетельствуют, что *O. kamtschatica* и *O. exserta* являются более молодыми видами, а *O. czukotica*, *O. pumilio* и *O. revoluta* — более древними.

Таким образом, данные, полученные на основе полиморфизма маркеров хлоропластного и ядерного геномов, согласуются с существующим мнением о видовом статусе таксонов *O. czukotica*, *O. gorodkovii* и *O. pumilio*. Очевидна необходимость пересмотра деления секции *Arctobia* на подсекции, а также проведения дополнительных исследований *O. susumanica* на основе комплексного анализа морфологических и генетических данных расширенной выборки растений для точного установления статуса этого таксона.

Авторы выражают благодарность И.Н. Поспелову и Е.Б. Поспеловой за предоставление образцов *O. nigrescens* с плато Путорана.

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. Barneby R.C. A revision of the North American species of *Oxytropis* DC. // Proc. Calif. Acad. Sci. 1952. V. 27. № 4. P. 177–312.
2. Юрцев Б.А. Конспект системы и новые таксоны секции *Arctobia* рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 394–397.
3. Юрцев Б.А. *Oxytropis* DC. // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 9. Ч. 2. С. 61–146.
4. Welsh S.L. *Oxytropis* DC. Names, basionyms, types, and synonyms. Flora North America project // Great Basin Nat. 1991. V. 51. № 4. P. 377–396. <https://doi.org/10.2307/41712682>
5. Yurtsev B.A. Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis* // Norwegian Academy of Science and Letters. 1999. V. 38. P. 295–318.
6. Малышев Л.И. Разнообразие рода Остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России // Turczaninowia. 2008. Т. 11. № 4. С. 5–141.
7. Elven R., Murray D.M. Annotated checklist of the Panarctic Flora (PAF) vascular plants / Ed. Elven. R., 2011. Available from <http://www.nhm.uio.no/english/research/infrastructure/paf>.
8. Bunge Al. Species generis *Oxytropis* DC. // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1874. V. 22. № 1. 166 p.
9. Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring Territories. Stanford: Stanford Univ. Press, 1968. 1032 p.
10. Павлова Н.С. Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 236–280.
11. Малышев Л.И. Род *Oxytropis* DC. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 237–248.

12. Meyers Z.J. A contribution to the taxonomy and phylogeny of *Oxytropis* section *Arctobia* (Fabaceae) in North America: Master Dissertation. Fairbanks, Alaska: Univ. Alaska Fairbanks, 2012. 155 p.
13. Archambault A., Strömvik M.V. Evolutionary relationships in *Oxytropis* species, as estimated from the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) sequences point to multiple expansions into the Arctic // Botany. 2012. V. 90. № 8. P. 770–779.
<https://doi.org/10.1139/B2012-023>
14. Tekpinar A., Karaman Erkul S., Aytac Z., Kaya Z. Phylogenetic relationships between *Oxytropis* DC. and *Astragalus* L. species native to an Old World diversity center inferred from nuclear ribosomal ITS and plastid *matK* gene sequences // Turk. J. Biol. 2016. V. 40. P. 250–263.
<https://doi.org/10.3906/biy-1502-5>
15. Shavvon R.S., Kazempour-Osaloo S., Maassoumi A.A. et al. Increasing phylogenetic support for explosively radiating taxa: The promise of high-throughput sequencing for *Oxytropis* (Fabaceae) // J. Syst. Evol. 2017. V. 55. № 4. P. 385–404.
<https://doi.org/10.1111/jse.12269>
16. Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В. и др. Филогенетические взаимоотношения видов *Oxytropis* DC. subg. *Oxytropis* и *Phacoxytropis* (Fabaceae) Азиатской России на основе анализа нуклеотидных последовательностей межгенных спейсеров хлоропластного генома // Генетика. 2016. Т. 52. № 8. С. 895–909.
17. Artyukova E.V., Kozыrenko 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.
18. 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.
19. Kholina A., Kozыrenko 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>
20. 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.
21. Холина А.Б., Козыренко М.М., Позднякова Т.Э. Генетическая изменчивость и филогенетические связи видов *Oxytropis* секции *Xerobia* (Fabaceae) степной флоры Прибайкалья // Изв. Санкт-Петербургского гос. аграрного ун-та. 2018. № 4(53). С. 38–45.
22. Холина А.Б., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Санданов Д.В. Дивергенция видов *Oxytropis* секции *Ver-*
ticillares (Fabaceae) степной флоры Байкальской Сибири на основе анализа хлоропластной ДНК // Генетика. 2019. Т. 55. № 6. С. 665–674.
23. Bonfeld J.K., Smith K.F., Staden R. A new DNA sequence assembly program // Nucl. Acids Res. 1995. V. 23. P. 4992–4999.
24. 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>
25. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. P. 564–567.
26. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 11. P. 1451–1452.
27. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-Joining Networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
28. Mir B.A., Koul S., Kumar A. et al. Intraspecific variation in the internal transcribed spacer (ITS) regions of rDNA in *Withania somnifera* (Linn.) Dunal // Indian J. Biotechnol. 2010. V. 9. P. 325–328.
29. Swofford D.L. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods): version 4.04. Sunderland: Sinauer Associate, 2003.
30. Жукова П.Г. Числа хромосом у некоторых видов семейства Fabaceae с северо-востока Азии // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 925–932.
31. Павлова Н.С., Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Таксономический обзор семейства Fabaceae, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. 1989. Вып. XXXVI. С. 20–47.
32. Weiss-Schneeweiss H., Emadzade K., Jang T.-S., Schneeweiss G.M. Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants // Cytogenet Genome Res. 2013. V. 140. P. 137–150.
<https://doi.org/10.1159/000351727>
33. Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1531–1542.
34. Jin D.-P., Lee J.-H., Xu B., Choi B.-H. Phylogeography of East Asian *Lespedeza buergeri* (Fabaceae) based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequence variations // J. Plant Res. 2016. V. 129. P. 793–805.
<https://doi.org/10.1007/s10265-016-0831-2>

Phylogenetic Relationships of *Oxytropis* Section *Arctobia* of Northeast Asia according to Sequencing of the Intergenic Spacers of Chloroplast and ITS of Nuclear Genomes

A. B. Kholina^{a, *}, M. M. Kozyrenko^a, E. V. Artyukova^a, V. V. Yakubov^a,
M. G. Khoreva^b, E. A. Andrianova^b, and O. A. Mochalova^b

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

^bInstitute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch
of the Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

*e-mail: kholina@biosoil.ru

Three intergenic spacers (*psbA-trnH*, *trnL-trnF*, *trnS-trnG*) of chloroplast DNA (cpDNA) and an internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA (ITS rDNA) were used to study the genetic diversity and phylogenetic relationships of the species *Oxytropis czukotica*, *O. exserta*, *O. gorodkovii*, *O. kamtschatica*, *O. mertensiana*, *O. nigrescens*, *O. pumilio*, *O. revoluta* and *O. susumanica* of the section *Arctobia* of the genus *Oxytropis*. According to cpDNA data, most populations are characterized by a low and medium haplotype (*h* varies from 0.154 to 0.583) and low nucleotide (π varies from 0.0002 to 0.0050) diversity. An analysis of the genealogical relationships of chlorotypes showed a clear separation of the studied taxa and the genetic proximity of *O. nigrescens* to *O. susumanica* and *O. kamtschatica* to *O. exserta*, the last two being the most diverged from all the others. In *O. czukotica*, three ITS rDNA ribotypes were detected, in *O. nigrescens* and *O. susumanica*, one common ribotype was found, and in all the others, one individual ribotype was identified for each species. According to the data of nucleotide polymorphism of markers of two genomes, the species status of *O. czukotica*, *O. gorodkovii*, and *O. pumilio* taxa was confirmed. We suggest that *O. susumanica* is an intraspecific taxon of *O. nigrescens*. The revealed genetic similarities and differences of *O. revoluta*, *O. exserta*, *O. kamtschatica* and their phylogenetic relationships do not correspond to the division of the *Arctobia* section into subsections; therefore, additional comprehensive studies are needed.

Keywords: *Oxytropis*, *Arctobia*, genetic diversity, phylogenetic relationships, chloroplast DNA, ITS.