

doi 10.18699/vjgb-26-22

Молекулярно-генетическая изменчивость по ISSR-маркерам у *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae) в горах Средней Азии и Южной Сибири

Д.А. Кривенко  , О.А. Чернышева¹, И.Н. Кубан , Е.В. Жмудь , И.В. Горбенко¹, А.А. Ачимова ,
О.Ю. Васильева², О.В. Дорогина ^{2,4}

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

² Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Алтайский филиал Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук «Горно-Алтайский ботанический сад», Камлак, Республика Алтай, Россия

⁴ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

 krivenko.irk@gmail.com

Аннотация. Исследована генетическая структура по пяти ISSR-маркерам у 44 особей в выборках из восьми ценопопуляций (ЦП) *Caragana jubata* (Pall.) Poir. в горных условиях Центральной Азии – на Западном Памире и Внутреннем Тянь-Шане (Кыргызстан) и в Южной Сибири – на Алтае (Республика Алтай), Западном (Республика Тыва) и Восточном (Республика Бурятия) Саяне. Вид изучен в диапазоне географических расстояний, составляющих более 2.5 тыс. км и в диапазоне абсолютных высот 1570–3680 м. *Caragana jubata* занесена в Красные книги восьми субъектов Российской Федерации. Цель настоящей работы – выявление генетического разнообразия и гетерогенности в ЦП *C. jubata* в зависимости от их географической и высотной приуроченности в горах Центральной Азии и Южной Сибири. Исследования показали, что в ненарушенных местонахождениях изученные ЦП этого вида характеризовались высокими параметрами численности особей и занимали площадь более 100 м². Практически в каждой изученной нами выборке из ЦП *C. jubata* (кроме представителей из ЦП7) обнаружено наличие генотипов, содержащих уникальные фрагменты ДНК. Наибольшая доля (75 %) таких генотипов установлена в выборке из ЦП3 (Внутренний Тянь-Шань, хр. Тескей-Ала-Тоо, абсолютная высота 2550 м). Нами не найдено уникальных фрагментов в генотипах у особей из исследованной выборки в ЦП7 (Западный Саян, Республика Тыва). Возможная причина – антропогенное воздействие на растения в данном местонахождении. Выявленное преобладание внутривокупляционной генетической изменчивости над межпопуляционной в выборках из восьми изученных ЦП *C. jubata* может свидетельствовать об устойчивости представителей этого вида в пределах исследованных нами частей ареала.

Ключевые слова: карагана гривастая; уязвимый вид; ценопопуляция; генетический полиморфизм; параметры генетического разнообразия

Для цитирования: Кривенко Д.А., Чернышева О.А., Кубан И.Н., Жмудь Е.В., Горбенко И.В., Ачимова А.А., Васильева О.Ю., Дорогина О.В. Молекулярно-генетическая изменчивость по ISSR-маркерам у *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae) в горах Средней Азии и Южной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(2):194-204. doi 10.18699/vjgb-26-22.

Финансирование. Работа выполнена на средства, полученные при финансировании государственных заданий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов», номер государственной регистрации: АААА-А21-121011290025-2 и Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН «Изучение состава и динамики фиторазнообразия Байкальской Сибири в оригинальной информационно-аналитической среде», номер государственной регистрации: 125020905982-9, а также при финансовой поддержке проекта Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № FSUS-2024-002.

Molecular genetic variability in coenopopulations of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae) in the mountains of Central Asia and Southern Siberia revealed using ISSR-markers

D.A. Krivenko  , O.A. Chernysheva¹, I.N. Kuban , E.V. Zhmud , I.V. Gorbenko¹, A.A. Achimova ,
O.Yu. Vasilyeva², O.V. Dorogina ^{2,4}

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

² Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ Altai Branch of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences "Gorno-Altai Botanical Garden", Kamlak, Republic of Altai, Russia

⁴ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 krivenko.irk@gmail.com

Abstract. The genetic structure was studied using five ISSR markers in 44 individuals of samples obtained from eight coenopopulations (CPs) of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. in the mountainous conditions of Central Asia – in the Western Pamirs and Inner Tien Shan (Kyrgyzstan) and in Southern Siberia – in Altai (Republic of Altai), Western (Republic of Tyva) and Eastern (Republic of Buryatia) Sayan. We studied the species in a range of geographical distances of more than 2,500 km and in the range of absolute altitudes of 1,570–3,680 m. *Caragana jubata* is listed in the Red Data Books of eight subjects of the Russian Federation. The species population is declining, including due to anthropogenic impact. The aim of the current work is to identify genetic diversity and heterogeneity in *C. jubata* coenopopulations depending on their geographic and altitudinal confinement in the mountains of Central Asia and Southern Siberia. It was shown that in undisturbed locations, the studied CPs of this species were characterized by a high number of individuals and by the occupied area of more than 100 m². Almost every sample from the *C. jubata* CP studied by us (except for representatives from CP7) contained genotypes possessing unique DNA fragments. The highest proportion of such genotypes (75 %) was found in the sample from CP3 (Inner Tien Shan, Teskey-Ala-Too Ridge, absolute altitude 2,550 m). We did not find unique fragments in the genotypes of individuals from the studied sample of CP7 (Western Sayan, Republic of Tuva). Anthropogenic impact on plants at this location is a possible reason for that. The revealed predominance of intrapopulation genetic variability over interpopulation genetic variability in samples from eight *C. jubata* CPs studied by us may indicate the stability of representatives of this species within the parts of the range studied by us.

Key words: camel's tail caragana; vulnerable species; coenopopulations; genetic polymorphism; genetic diversity parameters

For citation: Krivenko D.A., Chernysheva O.A., Kuban I.N., Zhmud E.V., Gorbenko I.V., Achimova A.A., Vasilyeva O.Yu., Dorogina O.V. Molecular genetic variability in coenopopulations of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae) in the mountains of Central Asia and Southern Siberia revealed using ISSR-markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(2):194-204. doi 10.18699/vjgb-26-22

Введение

Caragana jubata (Pall.) Poir. (карагана гривастая, или верблюжий хвост) – неогеновый (миоцен-плиоценовый) реликт, обособившийся от ближайших родственных видов более 4.8 млн лет назад (Zhang M.-L. et al., 2016). Это ключий однодомный, с обоеполыми цветками кустарник 0.3–2.5 м высотой. Светолюбивый, преимущественно высокогорный вид, мезопсихрофит, произрастает в лесном (от 1100 до 3000 м над уровнем моря – на Становом Нагорье и Тянь-Шане соответственно) и высокогорном поясах (до 4,700 м над уровнем моря – на Тибетском нагорье), в арктической тундре (до 500 м над уровнем моря – в Хараулахских горах), на каменистых россыпях и скалах, по берегам рек, под пологом разреженных лесов (Коропачинский, Встовская, 2012; Чурюлина, 2021; Ооржак и др., 2024). Современный ареал этого реликтового вида – паназиатский, дизъюнктивный: от Тибетского нагорья, Гималаев, Тянь-Шаня, Алтая, Саян и Станового нагорья до Хараулахских гор и Колымского нагорья (Churiulina, Vocharnikov, 2019). Оптимальными являются условия в верхней части пояса еловых лесов в Центральном Тянь-Шане, где растения хорошо облиственны, обильно плодоносят и достигают в высоту 2.0–2.5 м (Лысова, 1967).

Вид *C. jubata* занесен в Красные книги восьми субъектов Российской Федерации. В Красных книгах: Республики Алтай (2017), Магаданской области (2019) и Красноярского края (2022) ему присвоена 3 (R) категория статуса редкости – редкий вид с реликтовым дизъюнктивным ареалом; в Республиках Бурятия (2023) и Саха (Якутия) (2017), Иркутской области (2020), Забайкальском (2017) и Хабаровском (2019) краях – 2 (VU) категория статуса редкости – вид, сокращающийся в численности, в том числе в результате чрезмерного использования человеком.

Лимитирующими факторами распространения *C. jubata* могут служить изолированность популяций друг от друга и их низкая численность, а также требовательность к основ-

ному составу пород из-за произрастания преимущественно на известняках и карбонатных песчаниках. Кроме этого, угрозу популяциям этого вида создают экзогенные геоморфологические процессы – оползни и наводнения (Семенова, 2007; Коропачинский, Встовская, 2012). *C. jubata* широко используется в народной медицине Восточной Сибири, что приводит к бессистемным заготовкам сырья и вырубке кустарника для лекарственных целей, так как заготовки проводятся круглый год и растения заготавливаются целиком, включая корневую систему. Выпас скота также ведет к истощению природных популяций (Семенова, 2007; Парыгин, Худогонова, 2017; Чурюлина и др., 2020).

По данным исследования состава биологически активных веществ и фармакологической активности водного извлечения надземной части, доминирующая фракция биологически активных веществ *C. jubata* – полифенольные соединения (флавоноиды), преимущественно моно- и дигликозиды, являющиеся производными О-гидроксилированных флавонолов. Обнаружены антиоксидантная активность водных извлечений в условиях *in vitro*, их гепатопротекторная, противовирусная, противовоспалительная и ранозаживляющая активность, и при этом отмечено отсутствие токсичности. Поэтому водные извлечения рекомендованы для лечения заболеваний кожи и слизистых оболочек, связанных с бактериальными воспалительными процессами (Kakorin et al., 2020).

Отвары и спиртовые извлечения надземной части *C. jubata* также обладают гепатопротекторным, противоопухолевым, противовоспалительным и противовирусным свойствами (Kakorin и др., 2018; Kakorin et al., 2018). Этанольный экстракт *C. jubata* применяется в традиционной китайской медицине для лечения гипертонии. В эксперименте у крыс он уменьшал размер инфаркта и сокращал отек мозга и улучшал неврологические показатели при индуцированном ишемическом инсульте (Wang et al., 2020; Zhao et al., 2023). Метанольные экстракты корней

проявили цитотоксическую активность против клеточных линий гепатоцеллюлярного рака (Yang et al., 2015).

Исследования генетической структуры популяций *C. jubata* крайне немногочисленны. Так, изучена внутривидовая дифференциация и филогеография этого вида на основе исследований секвенирования ядерных и хлоропластных маркеров у образцов с Тибета, Тянь-Шаня, Восточного Саяна и северо-восточного побережья Охотского моря (Zhang et al., 2016; Hantemirova et al., 2024). С помощью SSR-маркеров изучено влияние высотных градиентов на генетическую структуру альпийских растений *C. jubata* (Yao et al., 2025). Литературные источники по вопросам исследования закономерностей изменчивости по ISSR-маркерам в ценопопуляциях (ЦП) из географически удаленных местонахождений на разных абсолютных высотах, влияющих на генетическую дифференциацию ЦП *C. jubata*, нами не найдены.

В обзоре T. Ohsawa и I. Yuji (2008) обобщены данные, посвященные влиянию абсолютных высот произрастания травянистых многолетников и представителей дендрофлоры на внутривидовый полиморфизм с использованием нейтральных молекулярных маркеров в региональных масштабах (порядка 1–10 км). Более крупные масштабы (> 102 км) они не рассматривали, поскольку большие горизонтальные расстояния, по мнению авторов, влияют на генетическую изменчивость не меньше, чем ограниченные вертикальные расстояния. Для оценки генетического полиморфизма были использованы изоферменты RAPD или SSR. Согласно выводам T. Ohsawa и I. Yuji, конкретный локус или аллель в определенном локусе может показывать четкую дифференциацию между популяциями на разных высотах в результате естественного отбора.

Показано, что в исследованиях генетической гетерогенности ЦП разных видов растений вдоль высотных градиентов генетическое разнообразие внутри ЦП варьируется по одному из четырех паттернов внутривидовой генетической изменчивости, обычно представленных ожидаемой гетерозиготностью: $L < M > H$, $L > M > H$, $L < M < N$ или $L = M = H$, где L, M и H представляют собой низкие, средние и большие высоты соответственно. В частности, в ряде работ продемонстрировано (Oyama et al., 1993; Yifru et al., 2006), что ЦП на промежуточных высотах имели более высокий уровень генетического разнообразия, чем расположенные в местообитаниях выше или ниже, так как географически центральные популяции, по мнению авторов, находятся в оптимальных условиях среды, тогда как периферийные популяции – в субоптимальных ситуациях. Например, у *Arabis serrata* Franch. & Sav. (резуха пыльчатая) на градиенте абсолютных высот 1440–2400 м и *Triticum turgidum* subsp. *durum* (Desf.) Husn. (пшеница твердая) – 1500–3300 м, наиболее высокую внутривидовую изменчивость наблюдали в средней части высотного диапазона по локусам ферментов и 29 nSSR-локусам соответственно.

X. Zhang с коллегами (2006) обнаружили, что высокогетерогенные условия окружающей среды, налагаемые

высотными градиентами, могут влиять на нейтральные участки, тесно связанные с участком генома, находящимся под отбором. Даже в случаях, когда дифференциации не обнаружено, внутривидовая генетическая изменчивость часто изменяется вдоль высотных градиентов.

Выявление статуса генетической изменчивости в зависимости от абсолютной высоты позволит определить дальнейшее направление исследований. В частности, эффективность отбора наиболее устойчивых форм при введении *C. jubata* в культуру существенно повысится при использовании материала для размножения у особей из наиболее генетически гетерогенных ЦП. Поэтому крайне важно исследовать генетическое разнообразие и структуру популяций дикорастущих уязвимых видов растений для их наиболее рационального применения (Liu et al., 2024; Yao et al., 2025).

Цель настоящей работы – выявить генетическое разнообразие и гетерогенность в ценопопуляциях *C. jubata* в зависимости от их географической и высотной приуроченности в горах Центральной Азии и Южной Сибири.

Материалы и методы

Материал для исследований собран нами в 2015, 2023–2024 гг. в ЦП из пяти регионов, расположенных в горных условиях: в Кыргызстане (Западный Памир – ЦП1, ЦП2 и Внутренний Тянь-Шань – ЦП3) и в трех субъектах Российской Федерации (Южная Сибирь): Республика Алтай (ЦП4), Тыва (ЦП5–ЦП7) и Бурятия (ЦП8) на высотах 1575–3680 м над уровнем моря (рис. 1, Приложение 1)¹.

Для проведения генетического анализа собраны листья с 5–6 особей в каждой ЦП. ДНК выделена из листьев стандартными методами на основе цетилтриметиламмония бромидом (ЦТАБ) (Набиева и др., 2020). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) проведена на амплификаторе C1000 Touch (Bio-Rad, США) в объеме 25 мкл. Реакционная смесь содержала: 1.5 ед. Taq ДНК-полимеразы («Медиген», Россия); 2.7 mM MgCl₂; 0.8 mM ISSR-праймер (Medigen); раствор ДНК – 2 мкл; вода mQ H₂O – 2 мкл. Программа амплификации состояла из этапа денатурации ДНК в течение 90 с при 94 °C и 35 циклов, каждый из которых включал 40 с при 94 °C, 45 с – отжиг праймера и 90 с при 72 °C. Заключительный этап элонгации нуклеотидной цепи длился 5 мин при 72 °C.

Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили в 1.5 % агарозном геле в 1x TAE буфере при напряжении 4 В/см. Для оценки длины ПЦР-продуктов использован ДНК-маркер 100 bp DNA Ladder (no stain) (BIORON GmbH, Германия).

Всего нами протестировано пять ISSR-праймеров, которые показали наибольшую эффективность в работе с редкими видами растений (Жмудь и др., 2023; Dorogina et al., 2023; Zhmud et al., 2024): HB12 ((CAC)₃GC), UBC834 ((AG)₈YT), UBC856 ((AC)₈YA), UBC857 ((AC)₈YG) и UBC881 ((GGTG)₃). Из них выбран UBC857, оказавшийся наиболее информативным (рис. 2, Приложение 2).

¹ Приложения 1 и 2 см. по адресу:

<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx13.pdf>

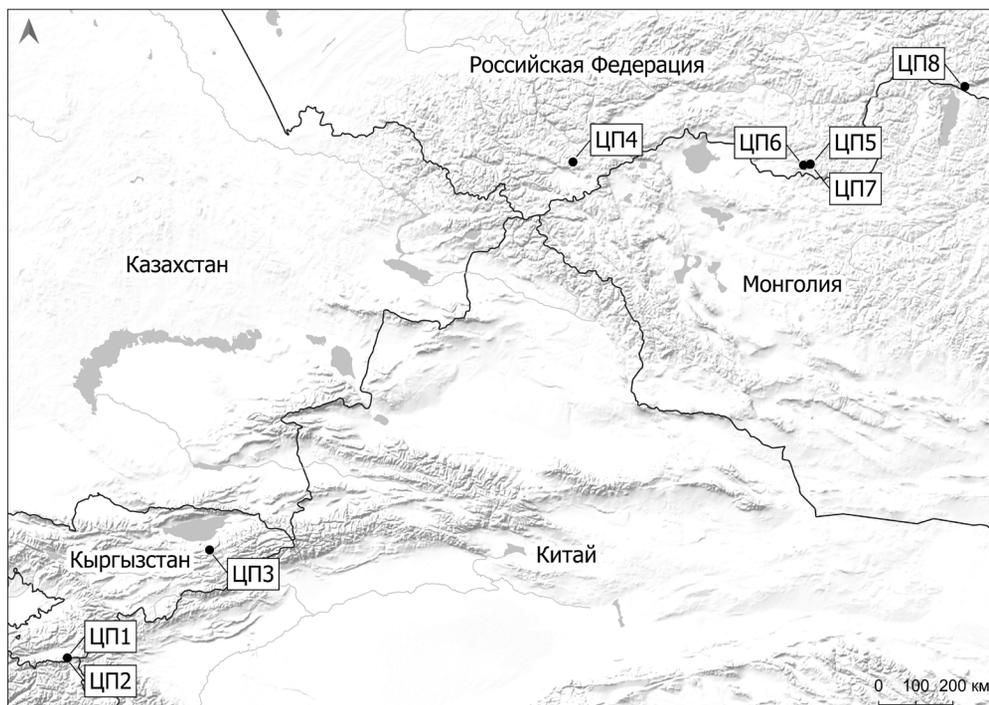


Рис. 1. Местонахождения исследованных особей *C. jubata* в Кыргызстане (ЦП1–ЦП3) и Российской Федерации: в Республиках Алтай (ЦП4), Тыва (ЦП5–ЦП7) и Бурятия (ЦП8).

Первичный анализ результатов исследования выполнен с использованием программного пакета и специализированного макроса GenAlEx6.1 для MS-Excel (Smouse et al., 2017). Дальнейшие анализ и визуализация результатов проведены с помощью среды для программирования R (R Core Team, 2024). Подготовку данных осуществляли с применением пакета ‘tidyverse’ (Wickham et al., 2019). Для построения дендрограммы задействовали дистанции Хэмминга и метод UPGMA, визуализация дерева проведена с помощью пакета ‘ggtree’ (Xu et al., 2022). Анализ соответствия выполнен с применением пакета ‘adegenet’ (Jombart, 2008) и использован для дополнительной визуализации генетической структуры исследованных ЦП. Этот анализ, подобно анализу главных компонент, позволяет снизить размерность данных и визуализировать их, однако предназначен для категориальных данных, использует хи-квадрат расстояния и больше подходит для генетических данных, где важны относительные частоты аллелей.

Анализ изоляции расстоянием проводили согласно методу, описанному L.S. Nørgaard с коллегами (2017), анализ изоляции высотой – по методу М.-М. Shi с коллегами (2011). Оба анализа выполнены с применением пакета ‘adegenet’ (Jombart, 2008), в качестве генетических дистанций использовали дистанции Жаккара, представление графиков выполняли с помощью пакета ‘ggpubr’ (Kassambara, 2023). Изоляция расстоянием – это феномен, описывающий паттерны генетических вариаций популяций, возникающие по причине пространственной ограниченности потока генов, и который определяется как снижение генетической схожести популяций с увеличением

географических дистанций между ними (Wright, 1940). Изоляция высотой – подобный феномен, в котором в качестве пространственной компоненты используются разности высот популяций.

Результаты

Исследования показали, что изученные нами ЦП *C. jubata* характеризуются высокими параметрами численности особей и занимают площадь более 100 м² (см. Приложение 1). Так, в ЦП1 и ЦП2 выявлено более 200 особей, в ЦП3–ЦП6 – от 20 до 50. В основном они обитали в ненарушенных местонахождениях с высоким проективным покрытием травостоя, более 50%. Исключение составила ЦП7, немногочисленные особи из которой (около 10 экземпляров) были подвержены антропогенному воздействию из-за прокладки дороги в ее местонахождении. В данной ЦП надземная часть особей выглядела поврежденной, и у них отсутствовали сформированные генеративные органы; также в этом местонахождении было невысокое покрытие травостоя (см. Приложение 1).

Молекулярно-генетические исследования в выборках из ЦП *C. jubata* показали, что число генотипов, содержащих уникальные фрагменты в исследованной выборке из всех ЦП, составило 18, а повторяющихся вариантов – 9 (табл. 1). В каждой из семи исследованных ЦП (ЦП1–ЦП6, ЦП8), кроме ЦП7, обнаружены генотипы с уникальными фрагментами, которые не отмечены у особей в других исследованных ЦП (см. табл. 1). В выборке у особей из ЦП7 выявлено только два варианта генотипов, идентичных вариантам генотипов особей 4.3 и 8.2, из ЦП4 и ЦП8 соответственно (см. табл. 1 и рис. 2).

Таблица 1. Аллели повторяющихся и обладающих уникальными фрагментами генотипов у особей из исследованных ЦП *C. jubata*

№ п/п	№ особи	Аллель	№ п/п	№ особи	Аллель
Варианты генотипов с уникальными фрагментами			22	3.2	–
1	1.4	011111011	23	3.3	–
2	1.6	010010011	24	1.3	010111011 (2)
3	2.2	010001011	25	1.5	–
4	2.3	000111011	26	1.1	010110011 (2)
5	2.4	001111111	27	2.1	–
6	3.4	110110010	28	5.3	010000100 (3)
7	3.5	110000010	29	5.4	–
8	3.6	000100111	30	5.5	–
9	4.1	010110100	31	4.2	010111100 (2)
10	4.4	000001100	32	5.6	–
11	4.5	011100100	33	7.1	110000000 (5)
12	5.1	110111000	34	7.2	–
13	5.2	110000100	35	7.3	–
14	6.1	001111000	36	7.5	–
15	6.6	010111100	37	8.2	–
16	8.3	010110000	38	6.2	010000100 (2)
17	8.4	110110000	39	6.3	–
18	8.5	110010000	40	6.4	010111000 (2)
Варианты генотипов с повторяющимися фрагментами (число)			41	8.1	–
19	1.2	010000011 (5)	42	4.3	010000000 (3)
20	2.5	–	43	6.5	–
21	3.1	–	44	7.4	–

Примечание. 1 – наличие или 0 – отсутствие аллелей.

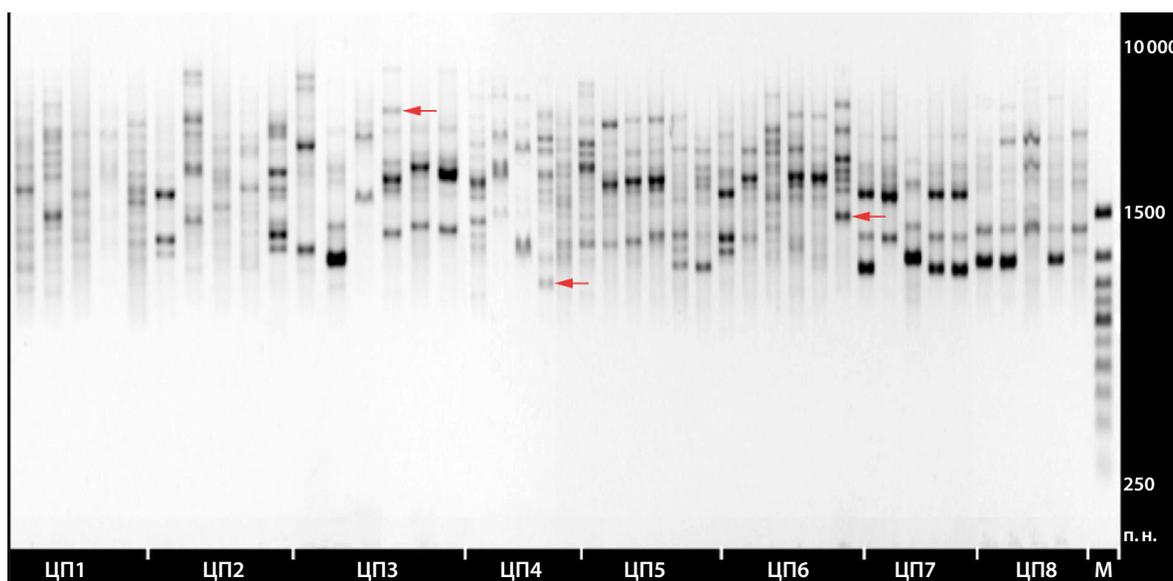


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации фрагментов ДНК с праймером UBC857 в выборках из ЦП *C. jubata*.

ЦП1–ЦП8 – номера ЦП; М – маркер молекулярного веса; стрелками обозначены уникальные фрагменты генотипов.

Таблица 2. Параметры генетического разнообразия в выборках из ЦП *C. jubata*

ЦП	<i>N</i>	<i>N_a</i>	<i>N_e</i>	<i>H_e</i>	<i>uH_e</i>	<i>P</i> , %	<i>N_u/N_g</i>	<i>N_r</i>	Доля <i>N_u</i> , %
ЦП1	6	1.22 ± 0.28*	1.31 ± 0.14	0.17 ± 0.07	0.19 ± 0.08	44.4	2/5**	3	40
ЦП2	5	1.56 ± 0.24	1.44 ± 0.14	0.25 ± 0.07	0.28 ± 0.08	66.7	3/5	2	60
ЦП3	6	1.44 ± 0.29	1.35 ± 0.13	0.21 ± 0.07	0.23 ± 0.07	66.7	3/4	1	75
ЦП4	5	1.33 ± 0.33	1.46 ± 0.14	0.26 ± 0.07	0.29 ± 0.08	66.7	3/5	2	60
ЦП5	6	1.22 ± 0.32	1.29 ± 0.11	0.19 ± 0.06	0.20 ± 0.07	55.6	2/4	2	50
ЦП6	6	1.33 ± 0.33	1.44 ± 0.13	0.26 ± 0.07	0.28 ± 0.08	66.7	2/5	3	40
ЦП7	5	0.33 ± 0.24	1.11 ± 0.11	0.06 ± 0.05	0.06 ± 0.06	11.1	0/2	0	0
ЦП8	5	1.00 ± 0.33	1.33 ± 0.15	0.18 ± 0.08	0.20 ± 0.09	44.4	3/5	2	60

* Среднее значение ± стандартная ошибка; *N* – число образцов; *N_a* – число аллелей; *N_e* – число эффективных аллелей; *H_e* – ожидаемая гетерозиготность; *uH_e* – объективная ожидаемая гетерозиготность; *P* – доля полиморфных локусов; *N_u/N_g* – соотношение числа генотипов с уникальными фрагментами к числу вариантов генотипов в ЦП; *N_r* – число вариантов повторяющихся генотипов в каждой ЦП.

** В знаменателе приводится общее число вариантов генотипов в выборках из ЦП.

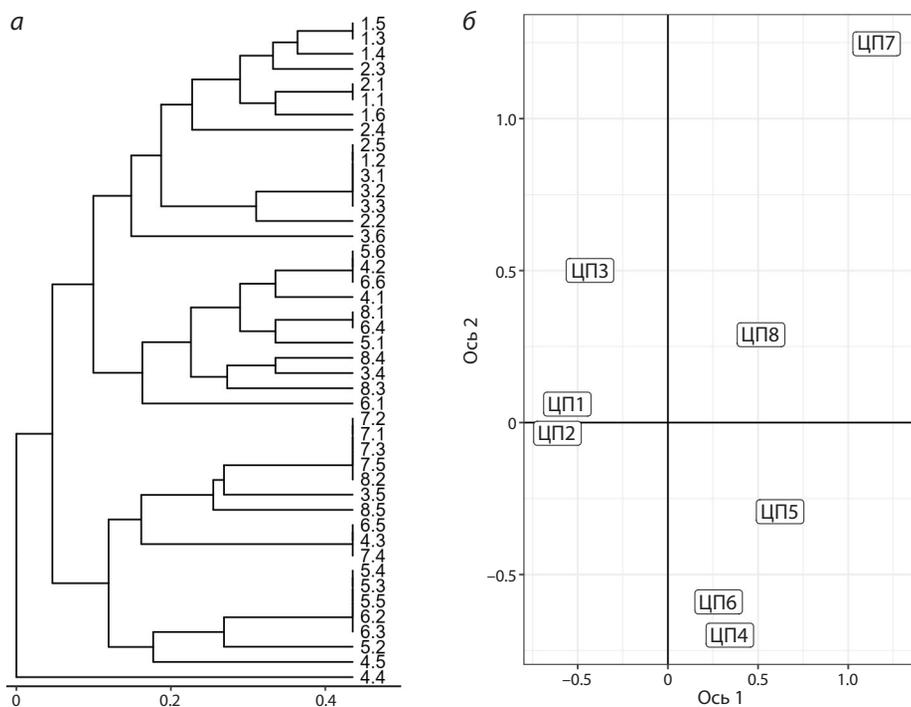


Рис. 3. Распределение *C. jubata* в группы ЦП по сходству генетической структуры.

a – дендрограмма UPGMA, построенная на основе данных по ISSR-спектрам с праймером UBC857; *b* – результат анализа соответствия. ЦП1 – особи 1.1–1.6; ЦП2 – особи 2.1–2.5; ЦП3 – особи 3.1–3.6; ЦП4 – особи 4.1–4.5; ЦП5 – особи 5.1–5.6; ЦП6 – особи 6.1–6.6; ЦП7 – особи 7.1–7.5; ЦП8 – особи 8.1–8.5.

Число вариантов генотипов у особей *C. jubata* в исследованных ЦП варьировало в диапазоне от 2 до 5 (табл. 2). Доля генотипов с уникальными фрагментами в исследованных выборках из ЦП варьировала от их отсутствия (в ЦП7) до 75 % (в ЦП3) (см. табл. 2 и рис. 2). Она рассчитана как отношение числа уникальных генотипов, содержащих уникальные фрагменты, к общему числу вариантов генотипов в каждой ЦП. Представители из ЦП3 произрастали в высокогорных условиях на абсолютной высоте 2550 м, т. е. занимали промежуточное географическое и высотное положение между памирскими и южносибирскими ЦП (см. Приложение 1).

Согласно данным анализа AMOVA, у образцов из восьми исследованных ЦП *C. jubata* межпопуляционная генетическая изменчивость более чем в 1.5 раза ниже внутривидовой, 38 и 62 % соответственно.

Проведенное исследование, согласно кластерному анализу, показало наличие двух наиболее генетически отдаленных друг от друга групп особей – это выборки из ЦП1–ЦП2 и ЦП5–ЦП8. Они характеризуются невысоким генетическим сходством, что представлено на диаграмме распределения особей *C. jubata*, согласно их генотипическим особенностям (рис. 3), и находятся в разных кладах. Соответственно со сходством генотипов

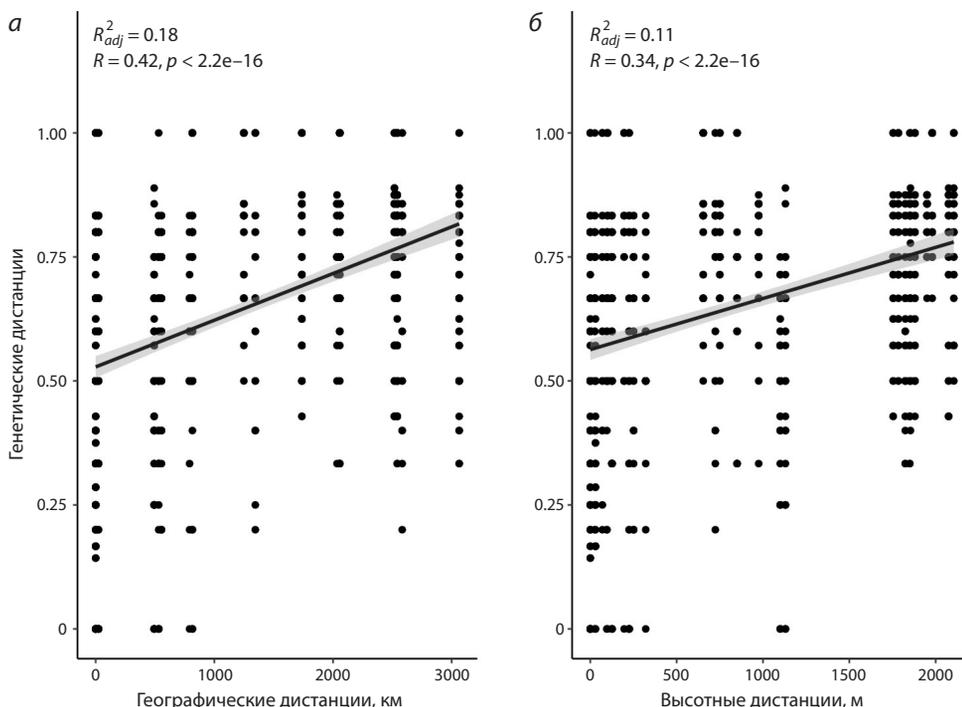


Рис. 4. Корреляции генетических дистанций ЦП *C. jubata* с географической удаленностью (а) и относительными высотами (б) их местонахождений.

Каждая точка представляет собой сравнение двух индивидуумов, характеризующееся генетической дистанцией (Y) и географической/высотной дистанцией (X).

исследованные особи *C. jubata* подразделены на два основных кластера, в основном в соответствии с их географической приуроченностью (см. рис. 3, а).

Согласно кластерному анализу, в верхней части сосредоточены преимущественно особи из горных районов Западного Памира и Внутреннего Тянь-Шаня (ЦП1–ЦП3). В эту же группу вошла часть южносибирских особей выборок из ЦП4–ЦП6 и ЦП8. В нижней части обособлены, как правило, южносибирские особи (ЦП4–ЦП8). Представители из ЦП7 располагаются отдельно, самыми близкими к ним являются группы особей из южносибирских ЦП. В пользу данного распределения также говорят результаты проведенного анализа соответствия (см. рис. 3, б).

По полученным нами данным, особи в крайних в географическом отношении ЦП произрастали на расстоянии более 2.5 тыс. км друг от друга. В результате проведенного статистического анализа данных в выборках из исследованных ЦП нами выявлены достоверные корреляции генетических дистанций с географическими и высотными, что свидетельствует об изоляции расстоянием и высотой, т. е. с увеличением географической и высотной удаленности в выборках у особей из данных ЦП возрастают и их генетические дистанции (рис. 4).

Обсуждение

Результаты секвенирования геномов представителей рода *Caragana* Fabr. показали, что центр его происхождения находится на Тибетском нагорье (Zhang M.-L. et al., 2016). В ксеротермический период плейстоцена *C. jubata* проник по

горным системам на запад и север. Это подтверждается, в частности, данными его современного распространения, которое связано с горными районами: восточной частью Тибетского нагорья, северо-востоком Гималаев, Центральным и Южным Тянь-Шанем, Саянами и Становым нагорьем (Churiulina, Vocharnikov, 2019).

Нами проведены исследования *C. jubata* в выборках из ЦП, произраставших также в широком географическом диапазоне. Их местонахождения расположены в пяти горных регионах Центральной Азии – на Западном Памире, Внутреннем Тянь-Шане и в Южной Сибири – на Алтае, Западном и Восточном Саяне. Исследованы ЦП *C. jubata* на градиенте абсолютных высот, составляющем более 2 тыс. м (см. Приложение 1) и в пределах географических расстояний более 2.5 тыс. км. Такие широкие географический и высотный диапазоны произрастания *C. jubata* соответствуют современному представлению, согласно которому у представителей *C. jubata* отмечена высокая экологическая неоднородность (Таловина, 2019).

В исследованном диапазоне высот более 2 тыс. м и расстояний 2.5 тыс. км в выборках у 44 представителей этого вида нами обнаружено 18 вариантов генотипов, обладающих уникальными фрагментами, что является достаточно высоким показателем для редкого вида растения. Ценность генетического разнообразия заключается в том, что вариация гена, нейтральная в настоящее время, может быть адаптивной впоследствии, при изменении условий среды (de Lafontaine et al., 2018). Популяция с более высоким генетическим разнообразием в таких условиях окружаю-

щей среды с большей вероятностью адаптируется к новой среде, чем популяция с меньшим разнообразием. Таким образом, сохранение генетического разнообразия вида может существенно повысить его шансы на выживание в течение продолжительного времени (Chung et al., 2023).

В горных условиях популяции растений, произрастающие на больших абсолютных высотах, зацветают позже, и период их цветения короче по сравнению с популяциями тех же видов, произрастающих на меньших абсолютных высотах (Reisch et al., 2005). Простое объяснение различий генетических вариаций среди популяций, расположенных на одинаковой высоте, но разделенных горным рельефом, заключается в затруднении разрастания их диаспор (Taberlet et al., 1998). Исследование с использованием палеоботанических и генетических данных для *Fagus sylvatica* L. (бук европейский) показало, что горные цепи в Европе не были географическими барьерами для этого вида, а, скорее, способствовали его распространению. Его расселение, напротив, было затруднено благодаря наличию больших равнин или долин (Magri et al., 2006). Из этого авторы пришли к выводу, что равнинные ландшафты могут стать препятствием для распространения диаспор, в том числе высокогорных видов.

Однако, как правило, редкие и эндемичные виды растений характеризуются значительно более низким генетическим разнообразием и, соответственно, более высокой гомозиготностью, чем виды, не являвшиеся таковыми (Hamabata et al., 2019). Генетическая гомогенизация популяций, особенно у редких видов растений, выражается в снижении гетерозиготности их особей. Популяции, лишённые генетической изменчивости, не способны эволюционировать в ответ на изменение условий окружающей среды и, таким образом, могут столкнуться с повышенным риском вымирания (Dorogina, Zhmud, 2020).

Кроме генотипов с уникальными фрагментами, у представителей *C. jubata* в исследованных ЦП нами обнаружено девять повторяющихся вариантов генотипов. Вариантами генотипов, аналогичными вариантам у особей из других ЦП, представлены особи из ЦП7. Отсутствие уникальных фрагментов в генотипах в выборке из данной ЦП может объясняться антропогенным воздействием на ее особи в местонахождении, где проводится прокладка автомобильной дороги. Подобную ситуацию мы отметили, например, у особей редкого в Сибири вида *Adonis villosa* Ledeb. (адонис пушистый), у 40 исследованных особей которого в шести ЦП в Республике Алтай выявлено только четыре варианта генотипов. В его местообитаниях также проводили дорожные работы и наблюдали повреждение растений и почвенного покрова (Zhmud et al., 2024).

Генетическая гомогенизация нами отмечена в местообитании одной из ЦП у редкого вида *Rhodiola rosea* L. (родиола розовая) в Республике Алтай, особи которой были повреждены из-за вытаптывания в месте летней стоянки и выпаса крупного рогатого скота (яков) (Dorogina et al., 2023). Возможно, сохранившиеся в ЦП7 особи *C. jubata* более устойчивы к повреждениям почвенного покрова, связанным в данном случае со строительными работами. Утрата генетического разнообразия особей в этой ЦП вну-

шает опасения относительно ее устойчивого существования и в дальнейшем может привести к ее полному исчезновению.

При проведении кластерного анализа распределения наиболее полиморфных компонентов при ISSR-маркировании исследованные ЦП распределены в разные группы в соответствии с их генетической структурой. Ранее мы уже отмечали, что местонахождения исследованных нами ЦП *C. jubata* отличаются в крайних точках более чем на 2.5 тыс. км. Обнаружена статистически подтвержденная тенденция увеличения генетических расстояний между представителями из разных ЦП по мере их пространственного удаления друг от друга.

Нами также обнаружена тенденция увеличения доли уникальных генотипов, содержащих уникальные фрагменты, в ЦП *C. jubata*, произраставшей в горных условиях Тянь-Шаня на абсолютной высоте 2550 м – в средней части исследованного нами высотного диапазона, по сравнению с памирскими и южносибирскими ЦП. Согласно данным Т. Ohsawa и I. Yuji (2008), такие популяции могут находиться в более благоприятных условиях среды, по сравнению с периферийными популяциями, произрастающими в субоптимальных ситуациях. По мнению этих авторов, изоляция горами играет важнейшую роль в диверсификации и эволюции видов.

Адаптация дикорастущих растений к стрессу при увеличении высоты произрастания – сложный процесс, который достигается за счет не только модификационной, но и генетической изменчивости (Сафаралихонов, Акназаров, 2021). Молекулярные исследования Р.К. Bhardwaj с коллегами (2013) показали, что у *C. jubata* обнаружено преобладание генов, кодирующих шапероны, и генов, участвующих в росте и развитии при низкой температуре, которая является одним из главных сигналов, действующих на растения в высокогорьях. Согласно этим исследованиям, такие гены экспрессируются у *C. jubata* в естественной среде обитания. Их гомологи у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (резушка Таля), *Glycine max* (L.) Merr. (соя культурная) и *Oryza sativa* L. (рис посевной) не демонстрируют схожей тенденции экспрессии генов при низкой температуре.

Конститутивная экспрессия и быстрая регуляция вышеуказанных генов предполагают способность *C. jubata* настраивать клеточный аппарат для поддержания роста и развития в своей экологической нише. Такая молекулярная и физиологическая пластичность позволяет *C. jubata* благополучно произрастать, в частности, в холодной высокогорной пустыне Гималаев (Bhardwaj et al., 2013). Обнаруженные нами тенденции дифференциации генетической структуры в исследованных ЦП *C. jubata*, вероятно, являются результатом адаптации представителей этого вида к различным эколого-географическим условиям.

По оценке Г.П. Семеновской (2007) *C. jubata* – среднеперспективный вид в условиях интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. Такие виды размножаются семенами или вегетативно, требуют определенного состава почв, полива, подбора участков с особыми условиями освещения, ежегодно цветут и плодоносят, но могут под-

мерзать, и в неблагоприятные годы их репродуктивная способность может быть ослаблена. Также *C. jubata* отнесен Г.П. Семеновым (2007) к долголетним растениям, так как продолжительность существования интродукционной популяции в местных условиях достигала 17 лет.

Обширный ареал этого вида и относительно высокое генетическое разнообразие позволяют предположить, что особи в выборках из большинства исследованных нами ЦП устойчивы и могут служить исходным материалом для создания перспективных интродукционных популяций.

Таким образом, при проведении статистического анализа генетической изменчивости выявлено достоверное влияние географической изоляции между генотипами, обусловленной большими расстояниями между исследованными ЦП *C. jubata*. Подтверждено также влияние высотной изоляции на генетические дистанции между особями разных ценопопуляций.

Заключение

Caragana jubata исследован нами в выборках из восьми ЦП, произраставших в широком диапазоне высот, составившем более 2.0 тыс. м (от 1570 до 3680 м), и географических расстояний (более 2.5 тыс. км) в горных условиях Памира, Тянь-Шаня и Южной Сибири. Проведенный ISSR-анализ полиморфных фрагментов ДНК позволил нам выявить тенденцию увеличения числа генотипов с уникальными фрагментами и доли полиморфных локусов у особей этого вида, произраставших в горах Тянь-Шаня на абсолютной высоте 2550 м, расположенной в серединной части исследованного высотного диапазона. Также нами обнаружена статистически подтвержденная тенденция увеличения генетических расстояний в выборках у представителей из разных ЦП по мере их пространственного удаления друг от друга.

Выявленное в результате исследований преобладание внутривидовой генетической изменчивости над межвидовой может свидетельствовать об устойчивости данных ЦП в пределах исследованных частей ареала этого вида и об их хороших адаптивных способностях. Исключение составили особи выборки из ЦП7 (Республика Тыва), подвергавшиеся антропогенному воздействию, в которой генотипы с уникальными фрагментами нами не обнаружены.

Список литературы / References

Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. Сравнительный анализ генетического полиморфизма в популяциях *Rhaponicum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):149-159. doi 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159 [Zhמוד E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Yamtyrov M.B., Dorogina O.V. Comparative analysis of genetic polymorphism in *Rhaponicum carthamoides* (Asteraceae) populations by ISSR markers in the Altai Republic. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektzii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2023; 184(2):149-159. doi 10.30901/2227-8834-2023-2-149-159 (in Russian)]

Жмурин П.А., Бабенкова И.В., Теселкин Ю.О., Раменская Г.В., Демур Т.А., Кукес В.Г. Гепатопротекторная активность водного извлечения из побегов *Caragana jubata* (Pall.) Poir. на модели

острого гепатита, индуцированного ацетаминофеном у крыс. *Биомедицинская химия*. 2018;64(3):241-246. doi 10.18097/PBMC20186403241

[Kakorin P.A., Babenkova I.V., Teselkin Yu.O., Ramenskaya G.V., Demura T.A., Kukes V.G. Hepatoprotective activity of aqueous extract from *Caragana jubata* (Pall.) Poir. shoots in the model of acute hepatitis induced by acetaminophen in rats. *Biomeditsinskaya Khimiya*. 2018;64(3):241-246. doi 10.18097/PBMC20186403241 (in Russian)]

Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012 [Koropachinsky I.Yu., Vstovskaya T.N. Woody Plants of Asian Russia. Novosibirsk: Geo Publ., 2012 (in Russian)]

Красная книга Забайкальского края. Новосибирск: Дом мира, 2017 [The Red Book of Zabaykalskiy Krai. Novosibirsk: Dom Mira Publ., 2017 (in Russian)]

Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск: ООО «Горно-Алтайская типография», 2017 [The Red Book of Altay Republic. Plants. Gorno-Altaysk: Gorno-Altayskaya Tipografiya Publ., 2017 (in Russian)]

Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. М.: Изд-во «Реарт», 2017 [The Red Book of Sakha Republic (Yakutia). Vol. 1. Rare and Endangered Species of Plants and Fungi. Moscow: Reart Publ., 2017 (in Russian)]

Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Магадан: Охотник, 2019 [The Red Book of Magadan Oblast. Rare and Endangered Species of Animals, Plants and Fungi. Magadan: Okhotnik Publ., 2019 (in Russian)]

Красная книга Хабаровского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных. Воронеж: ООО «Мир», 2019 [The Red Book of Khabarovsk Krai. Rare and Endangered Species of Plants, Fungi, and Animals. Voronezh: Mir Publ., 2019 (in Russian)]

Красная книга Иркутской области. Улан-Удэ: ПАО «Республиканская типография», 2020 [The Red Book of Irkutsk Oblast. Ulan-Ude, 2020 (in Russian)]

Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Красноярск: СФУ, 2022 [The Red Book of Krasnoyarsk Krai. Vol. 2. Rare and Endangered Species of Plants and Fungi. Krasnoyarsk: Siberian Federal University, 2022 (in Russian)]

Красная книга Республики Бурятия. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Белгород: Константа, 2023 [The Red Book of Republic of Buryatia. Rare and Endangered Species of Plants and Fungi. Belgorod: Konstanta Publ., 2023 (in Russian)]

Лысова Н.В. Экология *Caragana jubata* (Pall.) Poir. в Центральном Тянь-Шане. *Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР*. 1967;64:64-67 [Lysova N.V. Ecology of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. in the Central Tien Shan. *Byulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada = Bulletin of the Moscow Botanical Garden of the Academy of Sciences*. 1967;64: 64-67 (in Russian)]

Набиева А.Ю., Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Дорогина О.В. Морфометрический и молекулярный анализ популяции *Cypripedium × ventricosum* (Orchidaceae) в Новосибирской области. *Ботанический журнал*. 2020;105(6):597-603. doi 10.31857/S0006813620060058 [Nabieva A.Yu., Zhמוד E.V., Kuban I.N., Dorogina O.V. Morphometric and molecular analysis of *Cypripedium × ventricosum*

- (Orchidaceae) population in the Novosibirsk Region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2020;105(6):597-603. doi 10.31857/S0006813620060058 (in Russian)]
- Оржак У.С., Лопсан-Ендан А.Б., Доржу-оол Ю.Н. Биолого-экологические и химические особенности *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *Вестник Тувинского государственного университета. Естественные и сельскохозяйственные науки*. 2024;1(5):16-24. doi 10.24411/2221-0458-2024-01-16-24
[Oorzhak U.S., Lopsan-Endan A.B., Dorzhu-ool Yu.N. Bioecological and chemical features of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *Vestnik Tuvinskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Estestvennye i Selskokozyajstvennye Nauki – Vestnik of Tuva State University. Natural and Agricultural Sciences*. 2024;1(5):16-24. doi 10.24411/2221-0458-2024-01-16-24 (in Russian)]
- Парыгин И.А., Худоногова Е.Г. Растительные сообщества *Caragana jubata* (Pallas) Poiret юго-западных районов Бурятии. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета*. 2017;4(24):26-33
[Parygin I.A., Khudonogova E.G. Plant communities of *Caragana jubata* (Pallas) Poiret of the southwestern regions of Buryatia. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta = Vestnik of Orenburg State Pedagogical University*. 2017;4(24):26-33 (in Russian)]
- Сафаралихоннов А.Б., Акназаров О.А. Действие экологических факторов высокогорья Памира на жизнедеятельность растений. Душанбе: Дониш, 2021
[Safaralikhonov A.B., Aknazarov O.A. The Effect of Environmental Factors of the Pamir Highlands on Plant Life. Dushanbe: Donish Publ., 2021 (in Russian)]
- Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007
[Semenova G.P. Rare and Endangered Species of Siberian Flora: Biology, Conservation. Novosibirsk: Geo Publ., 2007 (in Russian)]
- Таловина Г.В. Дикие родичи культурных растений Магаданской области: перспективы сохранения генофонда. *Vavilovia*. 2019;2(3):42-55. doi 10.30901/2658-3860-2019-3-42-55
[Talovina G.V. Crop Wild Relatives in the Magadan Province of Russia: Perspectives of Gene Pool Conservation. *Vavilovia*. 2019;2(3):42-55. doi 10.30901/2658-3860-2019-3-42-55 (in Russian)]
- Чурюлина А.Г. География редких видов (*Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Betula lanata* (Regel) V. Vassil.) и сообществ с их участием в горных биомах Байкальского региона: Автореф. ... канд. геогр. наук. М., 2021
[Churyulina A.G. Geography of rare species (*Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Betula lanata* (Regel) V. Vassil.) and communities with their participation in the mountain biomes of the Baikal region: Cand. Sci. (Geogr.) Dissertation. Moscow, 2021 (in Russian)]
- Чурюлина А.Г., Бочарников М.В., Огуреева Г.Н. География караганы гривастой (*Caragana jubata* (Pall.) Poir.) и ее фитоценогическая роль в растительном покрове гор. *Вестник Московского университета. Серия 5. География*. 2020;3:108-117
[Churyulina A.G., Bocharnikov M.V., Ogureeva G.N. Geography of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae) and its phytocenotic role in the mountain vegetation cover. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 5. Geografiya = Moscow University Bulletin. Series 5. Geography*. 2020;3:108-117 (in Russian)]
- Bhardwaj P.K., Kapoor R., Mala D., Bhagwat G., Acharya V., Singh A.K., Vats S.K., Ahuja P.S., Kumar S. Braving the attitude of altitude: *Caragana jubata* at work in cold desert of Himalaya. *Sci Rep*. 2013;3:1022. doi 10.1038/srep01022
- Chung M.Y., Mmerila J., Li J., Mao K., López-Pujo J., Tsumura Y., Chung M.G. Neutral and adaptive genetic diversity in plants: an overview. *Front Ecol Evol*. 2023;11:1116814. doi 10.3389/fevo.2023.1116814
- Churiulina A.G., Bocharnikov M.V. *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Fabaceae), distribution mapping of rare relict species. *Bot Pacifica*. 2019;8(2):111-114. doi 10.17581/bp.2019.08207
- de Lafontaine G., Napier J.D., Petit R.J., Hu F.S. Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*. 2018;99(7):1530-1546. doi 10.1002/ecy.2382
- Dorogina O.V., Zhmud E.V. Molecular-genetic methods in plant ecology. *Contemp Probl Ecol*. 2020;13(4):333-345. doi 10.1134/S1995425520040058
- Dorogina O.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Williams N., Lashchinskiy N.N., Zhmud E.V. Morphometric characteristics and genetic ISSR marker variability in *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) in different ecological and geographic conditions in the Altai Republic. *Int J Molec Sci*. 2023;24(10):15224. doi 10.3390/ijms242015224
- Hamabata T., Kinoshita G., Kurita K., Cao P.-L., Ito M., Murata J., Komaki Y., Isagi Y., Makino T. Endangered island endemic plants have vulnerable genomes. *Commun Biol*. 2019;2:244. doi 10.1038/s42003-019-0490-7
- Hantemirova E.V., Khoreva M.G., Bessonova V.A. Genetic and ecological differentiation of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *Bot Pacifica*. 2024;13(2):15-22. doi 10.17581/bp.2024.13204
- Jombart T. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*. 2008;24(11):1403-1405. doi 10.1093/bioinformatics/btn129
- Kakorin P.A., Tereshkina O.I., Ramenskaya G.V. Potential biological activity and chemical composition of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (review). *Pharm Chem J*. 2018;52(6):531-535. doi 10.1007/s11094-018-1854-x
- Kakorin P.A., Fateeva T.V., Tereshkina O.I., Perova I.B., Ramenskaya G.V., Sologova S.S., Eller K.I. Antimicrobial activity of lyophilized aqueous extract from *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *Pharm Chem J*. 2020;54(3):290-292. doi 10.1007/s11094-020-02193-z
- Kassambara A. ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. R package version 0.6.0. 2023. <https://rpkgs.datanovia.com/ggpubr/>
- Liu C., Wang J., Ko Y.-Z., Shiao M.-S., Wang Y., Sun J., Yuan Q., Wang L., Chiang Y.-C., Guo L. Genetic diversities in wild and cultivated populations of the two closely-related medicinal plants species, *Tripterygium wilfordii* and *T. hypoglaucom* (Celastraceae). *BMC Plant Biol*. 2024;24(1):195. doi 10.1186/s12870-024-04826-x
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latałowa M., Litt T., Paule L., Roure J.M., Tantau I., Van Der Knaap W.O., Petit R.J., De Beaulieu J.-L. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytol*. 2006;171(1):199-221. doi 10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x
- Nørgaard L.S., Mikkelsen D.M.G., Elmeros M., Chriél M., Madsen A.B., Nielsen J.L., Pertoldi C., Randi E., Fickel J., Brygida S., Ruiz-González A. Population genomics of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Denmark: insights into invasion history and population development. *Biol Invasions*. 2017;19(5):1637-1652. doi 10.1007/s10530-017-1385-5
- Ohsawa T., Yuji I. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Glob Ecol Biogeogr*. 2008;17(2):152-163. doi 10.1111/j.1466-8238.2007.00357.x
- Oyama K., Ito M., Yahara T., Ono M. Low genetic differentiation among populations of *Arabis serrata* (Brassicaceae) along an altitudinal gradient. *J Plant Res*. 1993;106(2):143-148. doi 10.1007/BF02344418
- R Core Team. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2024. <https://www.R-project.org/>
- Reisch C., Anke A., Röhl M. Molecular variation within and between ten populations of *Primula farinosa* (Primulaceae) along an altitudinal gradient in the northern Alps. *Basic Appl Ecol*. 2005;6(1):35-45. doi 10.1016/j.baae.2004.09.004
- Shi M.-M., Michalski S.G., Chen X.-Y., Durka W. Isolation by elevation: genetic structure at neutral and putatively non-neutral loci in a dominant tree of subtropical forests, *Castanopsis eyrie*. *PLoS One*. 2011;6(6):e21302. doi 10.1371/journal.pone.0021302

- Smouse P.E., Banks S.C., Peakall R. Converting quadratic entropy to diversity: both animals and alleles are diverse, but some are more diverse than others. *PLoS One*. 2017;12(10):e0185499. doi 10.1371/journal.pone.0185499
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cosson J.-F. Comparative phylogeography and postglacial colonization route in Europe. *Mol Ecol*. 1998;7(4):453-464. doi 10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x
- Wang Q., Wu X., Yang X., Zhang Y., Wang L., Li X., Qiu Y. Comprehensive quality evaluation of *Lignum Caraganae* and rapid discrimination of *Caragana jubata* and *Caragana changduensis* based on characteristic compound fingerprints by HPLC-UV and HPLC-MS/MS coupled with chemometrics analysis. *Phytochem Anal*. 2020; 31(6):846-860. doi 10.1002/pca.2950
- Wickham H., Averick M., Bryan J., Chang W., McGowan L.D., François R., Grolemund G., ... Takahashi K., Vaughan D., Wilke C., Woo K., Yutani H. Welcome to the Tidyverse. *J Open Source Software*. 2019;4(43):1686. doi 10.21105/joss.01686
- Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation. *Am Nat*. 1940;74(752):232-248. doi 10.1086/280891
- Xu S., Li L., Luo X., Chen M., Tang W., Zhan L., Dai Z., Lam T.T., Guan Y., Yu G. *Ggtree*: a serialized data object for visualization of a phylogenetic tree and annotation data. *iMeta*. 2022;1(4):e56. doi 10.1002/imt2.56
- Yang X.-Z., Lyu J.-N., Xu C., Lin Q.-X., Yang J., Wang C., Song P. Cytotoxic chemical constituents from *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *J Yunnan Univ Nat Sci Ed*. 2015;37(1):134-139. doi 10.7540/j.ynu.20140364
- Yao N., Gao J., Wang L., Ma Z., Zhang J., Ma F., Xu T. Development of SSR molecular markers and analysis of genetic diversity in *Caragana jubata* (Pall.) Poir. *Genet Resour Crop Evol*. 2025;72(7): 8957-8972. doi 10.1007/s10722-025-02477-x
- Yifru T., Hammer K., Huang X.Q., Röder M.S. Regional patterns of microsatellite diversity in Ethiopian tetraploid wheat accessions. *Plant Breed*. 2006;125(2):125-130. doi 10.1111/j.1439-0523.2006.01147.x
- Zhang M.-L., Xiang X.-G., Xue J.-J., Sanderson S.C., Fritsch P.W. Himalayan uplift shaped biomes in Miocene temperate Asia: evidence from leguminous *Caragana*. *Sci Rep*. 2016;6:36528. doi 10.1038/srep36528
- Zhang X., Korpelainen H., Li C. Microsatellite variation of *Quercus aquifolioides* populations at varying altitudes in the Wolong natural reserve of China. *Silva Fenn*. 2006;40(3):407-415. doi 10.14214/sf.326
- Zhao D., Chen X., Wang R., Pang H., Wang J., Liu L. Determining the chemical profile of *Caragana jubata* (Pall.) Poir. by UPLC-QTOF-MS analysis and evaluating its anti-ischemic stroke effects. *J Ethnopharmacol*. 2023;309:116275. doi 10.1016/j.jep.2023.116275
- Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Papina O.N., Dorogina O.V. Variability of morphometric parameters in *Adonis villosa* Ledeb. (Ranunculaceae) and its genetic differentiation based on ISSR markers in the Altai Republic. *Contemp Probl Ecol*. 2024;17(4):557-565. doi 10.1134/S1995425524700355

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 12.03.2025. После доработки 06.10.2025. Принята к публикации 11.11.2025.