

МРНТИ 62.33.29

DOI: <https://doi.org/10.62687/NSJ.1.2.2026.10>

**ГЕНОМНАЯ ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
CALLIGONUM LEUCOCLADUM (SCHRENK) BUNGE ЛЕКАРСТВЕННОГО В
ПУСТЫНЕ КЫЗЫЛКУМ *S. LEUCOCLADUM***

¹М.Е. Мусина^{ID}, ¹Б.М. Тыныбеков^{ID}, ¹А. Нурмаханова^{ID}, ²Э. Иманова^{ID}, ³Н. Morgil^{ID},
⁴С. Срайыл^{ID}, ^{2,4}М.Т. Иманалиева*^{ID}

¹Казахский национальный университет им. Аль-Фараби, Алматы, Казахстан

²Казахский национальный женский педагогический университет, Алматы, Казахстан

³Международный исламский университет, Исламабад, Пакистан

⁴Научно-исследовательский центр биомедицины (КазНУ им. аль-Фараби), Алматы, Казахстан

*e-mail: moldirimanalieva19@mail.ru

М.Е. Мусина – докторант кафедры ботаники и агроэкологии Казахского национального университета имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан, e-mail: maral.musina@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0002-8530-9180>

Б.М. Тыныбеков – кандидат биологических наук, профессор-исследователь кафедры ботаники и агроэкологии Казахского национального университета имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан, e-mail: Bekzat.Tynybekov@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0009-0003-6176-2113>

А. Нурмаханова – PhD, доцент-исследователь кафедры ботаники и агроэкологии Казахского национального университета имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан, e-mail: akmaral.nurmahanova@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0000-0002-6925-9964>

Э. Иманова – кандидат биологических наук, ассоциированный профессор кафедры биологии Казахского национального женского педагогического университета, Алматы, Казахстан, e-mail: imanovaelmira74@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8259-3094>

Н. Morgil – PhD, профессор, кафедра биологии, факультет естественных наук, Стамбульский университет, г. Стамбул, Турция, e-mail: hande.morgil@istanbul.edu.tr, <https://orcid.org/0000-0002-7565-5795>

С. Срайыл – PhD, научный сотрудник Научно-исследовательского центра биомедицины Казахского национального университета имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан, e-mail: saya9144@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6237-4388>

М.Т. Иманалиева – PhD, старший преподаватель кафедры биологии Института естественных наук Казахского национального женского педагогического университета, Алматы, Казахстан, e-mail: moldirimanalieva19@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2733-9130>

Аннотация. *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge — экологически важный пустынный кустарник, адаптированный к засушливым и полузасушливым условиям Центральной Азии. Эта работа впервые предлагает комплексную оценку генетического разнообразия, структуры популяции и фитохимической изменчивости вида с использованием генотипа SNP с высоким разрешением и хеометрического профиля. Было проанализировано 150 особей из трех географически разделенных популяций (P1, P2 и P3) пустыни Кызылкум и прилегающих регионов. Анализ распада связывающего равновесия (LD) показал, что популяция P3 характеризуется самым высоким уровнем рекомбинации (r^2 резко падает на 10 кб), в то время как P2 демонстрирует сильную LD на больших расстояниях, что указывает на среднюю генетическую изоляцию. Базовый координатный анализ (PCoA) объяснил 76,55% общей генетической изменчивости и подтвердил фактическую дифференциацию P1, в то время как P2 и P3 показали генетическое родство. Анализ минимального связующего дерева (MST) дополнительно подтвердил эти закономерности. Фитохимический профиль впервые выявил популяционные различия в общих фенолах, флавоноидах и антиоксидантных способностях, которые соответствуют генетической структуре. Результаты показывают, что географическая изоляция, фрагментация среды обитания и экологический стресс способствуют расхождению

популяций. Высокое генетическое и биохимическое разнообразие популяции P3 определяет ее как потенциальный резервуар адаптивных признаков. Эта работа является ценной основой для планирования природоохранных мероприятий и экологического восстановления пустынной флоры.

Ключевые слова: *Calligonum leucocladum*, генетическое разнообразие, популяционная генетика, адаптация к засушливым экосистемам, биология сохранения.

ҚЫЗЫЛҚҰМ ПОПУЛЯЦИЯЛАРЫНДАҒЫ ДӘРІЛІК *CALLIGONUM LEUCOCLADUM* (SCHRENK) BUNGE ГЕНЕТИКАЛЫҚ ӘРТҮРЛІЛІГІН ГЕНОМДЫҚ БАҒАЛАУ

¹М.Е. Мусина, ¹Б.М. Тыныбеков, ¹А. Нурмаханова, ²Э. Иманова, ³Н. Morgil, ⁴С. Срайыл, ^{2,4}М.Т. Иманалиева*

¹эл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Алматы, Қазақстан

²Қазақ ұлттық қыздар педагогикалық университеті, Алматы, Қазақстан

³Халықаралық ислам университеті, Исламабад, Пәкістан

⁴Биомедицина зерттеу орталығы (ҚазҰУ. эл-Фараби), Алматы, Қазақстан

*e-mail: moldirimanalieva19@mail.ru

М.Е. Мусина – эл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті ботаника және агроэкология кафедрасының докторанты, Алматы, Қазақстан, e-mail: maral.musina@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0002-8530-9180>

Б.М. Тыныбеков – эл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, ботаника және агроэкология кафедрасының биология ғылымдарының кандидаты, зерттеуші профессоры, Алматы, Қазақстан, e-mail: Bekzat.Tynybekov@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0009-0003-6176-2113>

А. Нурмаханова – PhD, эл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, ботаника және агроэкология кафедрасының зерттеуші доценті, Алматы, Қазақстан, e-mail: akmaral.nurmahanova@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0000-0002-6925-9964>

Э. Иманова – биология ғылымдарының кандидаты, Қазақ ұлттық қыздар педагогикалық университеті, жаратылыстану ғылымдары институты, биология кафедрасының қауымдастырылған профессоры, Алматы, Қазақстан, e-mail: imanovaelmira74@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8259-3094>

С. Срайыл – PhD, эл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің «Биомедицина ғылыми-зерттеу орталығының» ғылыми қызметкері, Алматы, Қазақстан, e-mail: saya9144@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6237-4388>

Н. Morgil – PhD, профессор, биология кафедрасы, жаратылыстану факультеті, Стамбул университеті, Стамбул қ., Түркия, e-mail: hande.morgil@istanbul.edu.tr, <https://orcid.org/0000-0002-7565-5795>

М.Т. Иманалиева – PhD, Қазақ ұлттық қыздар педагогикалық университеті, жаратылыстану ғылымдары институты, биология кафедрасының аға оқытушысы, Алматы, Қазақстан, e-mail: moldirimanalieva19@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2733-9130>

Аңдатпа. *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge — Орталық Азияның құрғақ және жартылай аридті аймақтарына бейімделген экологиялық маңызды шөл бұтасы. Бұл зерттеу алғаш рет генотиптеу және химометриялық профилдеу әдістерін пайдалана отырып, жоғары ажыратымдылықтағы SNP генетикалық әртүрлілігін, популяция құрылымын және фитохимиялық өзгергіштігін кешенді бағалауды қамтамасыз етті. Қызылқұм шөлінде және оған жақын аймақтарда үш географиялық оқшауланған популяциядан (P1, P2 және P3) 150 адам зерттелді. Байланыс теңсіздігін (LD) талдау рекомбинация деңгейі P1 популяциясында ең жоғары екенін көрсетті (r^2 10 кб-та күрт төмендейді), ал P2 ұзақ қашықтықта күшті LD көрсетті, бұл қалыпты генетикалық оқшаулауды білдіреді. Негізгі координаттарды талдау (PCoA) жалпы генетикалық вариацияның 76,55% түсіндірді және P1 айқын дифференциациясын растады, ал P2 және P3 жақын генетикалық туыстықты көрсетті. Минималды тармақталған ағашты

(MST) талдау бұл заңдылықтарды одан әрі дәлелдеді. Фитохимиялық профилдеу алғаш рет фенолдар мен флавоноидтардың жалпы санында, сондай-ақ генетикалық құрылымға сәйкес келетін антиоксиданттық қабілетте айтарлықтай популяциялық айырмашылықтарды анықтады. Нәтижелер географиялық оқшаулау, тіршілік ету ортасының бөлшектенуі және қоршаған орта стрессорлары популяциялардың алшақтығына ықпал ететінін көрсетеді. P1 популяциясының жоғары генетикалық және биохимиялық әртүрлілігі оны адаптивті белгілердің әлеуетті резервуары ретінде анықтайды. Бұл жұмыс шөл флорасын сақтау мен экологиялық қалпына келтіруді жоспарлаудың құнды негізі болып табылады.

Кілт сөздер: *C. leucocladum*, генетикалық әртүрлілік, популяция генетикасы, экожүйеге құрғақ бейімделу, табиғатты қорғау биологиясы.

GENOMIC ASSESSMENT OF GENETIC DIVERSITY IN MEDICINAL POPULATIONS OF *CALLIGONUM LEUCOCLADUM* (SCHRENK) BUNGE IN THE KYZYLKUM DESERT

¹M.E. Mussina, ¹B.M. Tynybekov, ¹A. Nurmakhanova, ²E. Imanova, ³H. Morgil, ⁴S. Syraiyl, ^{2,4}M.T. Imanaliyeva*

¹Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan

²Kazakh National Women's Pedagogical University, Almaty, Kazakhstan

³International Islamic University, Islamabad, Pakistan

⁴Biomedical Research Center (Al-Farabi Kazakh National University), Almaty, Kazakhstan

*e-mail: moldirimanalieva19@mail.ru

M.E. Mussina - PhD student, Department of Botany and Agroecology, Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: maral.musina@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0002-8530-9180>

B.M. Tynybekov - candidate of Biological Sciences, Research Professor, Department of Botany and Agroecology, Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: Bekzat.Tynybekov@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0009-0003-6176-2113>

A. Nurmakhanova - PhD, Associate Professor-Researcher, Department of Botany and Agroecology, Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: akmaral.nurmahanova@kaznu.edu.kz, <https://orcid.org/0000-0002-6925-9964>

E. Imanova - PhD, Associate Professor, Department of Biology, Kazakh National Women's Pedagogical University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: imanovaelmira74@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-8259-3094>

S. Syraiyl - PhD, Research Fellow at the Biomedical Research Centre, Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: saya9144@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6237-4388>

H. Morgil - PhD, Professor, Department of Biology, Faculty of Science, Istanbul University, Istanbul, Türkiye, e-mail: hande.morgil@istanbul.edu.tr, <https://orcid.org/0000-0002-7565-5795>

M.T. Imanaliyeva - PhD, Senior Lecturer, Department of Biology, Institute of Natural Sciences, Kazakh National Women's Pedagogical University, Almaty, Kazakhstan, e-mail: moldirimanalieva19@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2733-9130>

Abstract. *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge is an ecologically significant desert shrub adapted to the arid and semi-arid environments of Central Asia. For the first time, this study provides an integrative assessment of its genetic diversity, population structure, and phytochemical variation using high-resolution SNP genotyping and chemometric profiling. We analyzed 150 individuals from three geographically distinct populations (P1, P2, and P3) in the Kyzylkum Desert and adjacent regions. Linkage disequilibrium (LD) decay analysis showed that P1 had the highest recombination rate (with r^2 declining sharply at 10 kb), while P2 exhibited strong LD across longer distances, indicating moderate genetic isolation. P3 displayed intermediate genomic characteristics. Principal Coordinates Analysis (PCoA) explained 76.55% of total genetic variation and supported the clear differentiation of P1, whereas P2 and P3 showed closer genetic relationships. Minimum

Spanning Tree (MST) analysis further confirmed these patterns. Phytochemical profiling revealed, for the first time, significant population-level differences in total phenolic and flavonoid content, as well as antioxidant capacity, which were consistent with the genetic structure. These findings suggest that geographic isolation, habitat fragmentation, and environmental stressors contribute to population divergence in *C. leucocladum*. The high genetic and biochemical diversity found in P1 identifies it as a potential reservoir of adaptive traits. This work provides a valuable foundation for conservation planning and ecological restoration of desert flora.

Keywords: *C. leucocladum*, genetic diversity, population genetics, arid ecosystem adaptation, conservation biology.

Введение. *C. leucocladum* — кустарник из семейства Polygonaceae, произрастающий преимущественно в засушливых и полузасушливых регионах Центральной Азии, особенно в Казахстане, Туркменистане и Узбекистане. Этот вид отличается белыми стеблями, безлистными или с редкими листьями ветвями, что свидетельствует о его физиологической адаптации к засушливым условиям обитания. В отличие от видов, обитающих в гипераридных зонах Сахары, *C. leucocladum* процветает в относительно более мягких, но все же суровых условиях, демонстрируя высокую устойчивость к абиотическим стрессорам, таким как жара, засуха и засоленность почвы (Feng et al., 2021:104383).

Морфологические адаптации *C. leucocladum* тесно связаны с его генетическими характеристиками. Белые стебли растения служат для отражения солнечной радиации, тем самым снижая тепловой стресс и минимизируя потерю воды, а также способствуя фотосинтезу через стебли. Уменьшенная площадь поверхности листьев ограничивает транспирацию, тем самым улучшая эффективность использования воды. Кроме того, обширная и глубоко укоренившаяся система корней необходима для стабилизации песчаных дюн, укрепления целостности почвы и обеспечения поддержки микросреды обитания, благоприятной для местной дикой природы (Folk et al., 2018:1328). Эти характеристики иллюстрируют экологическую нишу вида и стратегии адаптации в пустынных условиях.

Географически *C. leucocladum* обитает на высотах от 300 до 1500 м, предпочитая песчаные и гравийные почвы. Его распространение часто связано с предгорными зонами или близостью к речным долинам, что указывает на роль гидрологических факторов в формировании популяционных моделей. Эти особенности распространения делают *C. leucocladum* подходящей моделью для исследования потенциального воздействия изменения климата и фрагментации среды обитания на генетическую структуру вида (Gambette et al., 2016:2675). С экологической точки зрения, этот вид является ключевым кустарником, обеспечивающим пищу и укрытие для насекомых, птиц и мелких млекопитающих, а также играющим важную роль в поддержании биоразнообразия пустынь и экосистемных услуг, таких как борьба с эрозией (Liu et al., 2018:1347).

Генетическое разнообразие популяции является фундаментальным компонентом, определяющим адаптивность и долгосрочное выживание вида, особенно в условиях меняющейся окружающей среды. В флоре засушливых земель, такой как *C. leucocladum*, генетическая вариабельность лежит в основе устойчивости к стрессовым факторам окружающей среды, включая засуху, экстремальные температуры и антропогенные воздействия. Ключевые показатели для оценки генетического разнообразия включают аллельное богатство, гетерозиготность и дифференциацию на популяционном уровне, которые дают ценную информацию об эволюционной динамике и адаптационном потенциале (Shi, Pan, 2015:62).

Исследование популяционной генетики затрагивает важные эволюционные вопросы: как формируется географическое распределение, как генетический дрейф и естественный отбор влияют на структуру популяции и как исторические процессы способствуют генетическому расхождению. В случае *C. leucocladum* такие анализы могут помочь выяснить, как популяции пустынных растений реагируют на долгосрочные климатические и экологические нагрузки (Gouja et al., 2014:1623).

Кроме того, понимание генетического состава *C. leucocladum* имеет важное значение

для биологии сохранения видов. Популяции с пониженным генетическим разнообразием более уязвимы к стохастическим событиям и колебаниям окружающей среды. Выявление генетически обедненных популяций позволяет проводить целенаправленные меры по сохранению видов, особенно в контексте опустынивания и деградации среды обитания. Оценка генетической структуры также способствует прогнозированию адаптивных реакций на будущие климатические сценарии (Gouja et al., 2014:1623; Hafez et al., 2020:389).

Данное исследование посвящено оценке генетического разнообразия и структуры популяции *C. leucocladum* в различных экологических зонах в пределах его естественного ареала. Для этого мы используем молекулярные маркеры высокого разрешения для изучения распределения частоты аллелей, уровней генетической дифференциации и взаимосвязи между генетической вариабельностью и местными условиями среды обитания. Выбранные популяции (например, P1, P2 и P3) представляют различные условия окружающей среды, что позволяет провести сравнительный анализ генетических паттернов в связи с экологическими градиентами.

Методологическая основа включает в себя анализ главных координат (PCoA) для визуализации кластеризации популяций, анализ распада сцепленного неравновесия (LD) для оценки исторической рекомбинации и генного потока, а также оценку аллельного богатства как меры генетического разнообразия. Эти подходы обеспечивают всестороннее понимание как современных, так и исторических процессов, формирующих генетическую структуру вида.

Исследование основано на трех основных гипотезах: (1) на генетическую дифференциацию популяций *C. leucocladum* влияет географическая изоляция; (2) вариации генетического разнообразия соответствуют различиям в условиях окружающей среды; и (3) модели распада LD отражают демографическую историю и недавние изменения в связности между популяциями. В совокупности эти гипотезы составляют основу для интегративного анализа, который связывает популяционную генетику с экологической изменчивостью, способствуя тем самым более широкому пониманию механизмов адаптации видов растений, произрастающих в засушливых районах.

Интеграция геномных и экологических данных в этом исследовании способствует более глубокому пониманию процессов адаптации в пустынных экосистемах. Помимо выводов, относящихся к конкретным видам, результаты служат справочным материалом для других ксерофитных видов в Центральной Азии. Полученные данные имеют значение для разработки стратегий сохранения, в частности для выявления уязвимых популяций и обеспечения устойчивости экосистем засушливых зон в условиях прогнозируемого изменения климата (Сосков, 1988:45).

Последние достижения в области молекулярных и геномных технологий значительно повысили точность и разрешение исследований в области популяционной генетики. Технологии высокопроизводительного секвенирования теперь позволяют проводить комплексную оценку генетических вариаций по всему геному, предоставляя надежные данные для анализа структуры популяции, исторического генного потока и адаптивной дивергенции. В случае *C. leucocladum* анализ на основе однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) позволяет идентифицировать мелкомасштабную дифференциацию популяции и локусы, потенциально подверженные отбору в ответ на градиенты окружающей среды (Satam et al., 2023:997).

Применение таких инструментов, как анализ главных координат (PCoA), распад связей неравновесия (LD) и геномные ассоциативные исследования (GWAS), облегчает изучение как исторических, так и современных генетических процессов. PCoA помогает визуализировать пространственную структуру генетической вариации, а распад LD раскрывает историю рекомбинации и генетическую связь между популяциями. Эти подходы особенно ценны для видов, обитающих в фрагментированных или засушливых средах обитания, где генный поток часто ограничен, а генетический дрейф может оказывать заметное влияние на генетическое разнообразие (Jakupov et al., 2023a: 233).

Кроме того, интеграция геномных данных с экологической и географической

информацией способствует выявлению факторов окружающей среды, влияющих на генетическую дифференциацию. Такой интегративный подход позволяет исследователям оценивать адаптационный потенциал в различных климатических сценариях, что имеет решающее значение для прогнозирования реакции видов на текущие и будущие воздействия окружающей среды. Геномный анализ *C. leucocladum* создает основу для понимания эволюционной истории пустынной флоры и способствует оценке регионального биоразнообразия в засушливых районах Центральной Азии (Kang et al., 2008:137).

Результаты геномного и популяционно-генетического анализа *C. leucocladum* имеют важное значение для биологии сохранения видов и управления засушливыми экосистемами. Генетические данные могут служить ориентиром для разработки целенаправленных мер по сохранению видов путем выявления генетически обедненных популяций, которые подвергаются большому риску локального исчезновения. Этим популяциям может быть уделено приоритетное внимание при проведении мер по сохранению или восстановлению *in situ* с целью поддержания генетической связности и эволюционного потенциала (Komiljon et al., 2020:58).

Понимание структуры популяции также позволяет идентифицировать эволюционно значимые единицы (ESU), которые могут служить практическими единицами для планирования мер по сохранению. Для видов, приспособленных к засушливым условиям, таких как *C. leucocladum*, сохранение генетического разнообразия в пределах ареала распространения обеспечивает устойчивость к изменениям окружающей среды, в том числе вызванным глобальными климатическими изменениями и антропогенной деградацией среды обитания. Поскольку засушливые экосистемы являются одними из наиболее уязвимых к опустыниванию и утрате биоразнообразия, такие исследования, как это, обеспечивают ценную основу для устойчивого управления экосистемами (Mussina et al., 2026:5).

В конечном итоге, интеграция генетических, экологических и географических данных способствует разработке целостной стратегии сохранения видов. Осознавая взаимосвязь между условиями окружающей среды и генетической структурой, специалисты по охране природы и политики могут реализовывать адаптивные планы управления, способствующие долгосрочному выживанию как видов, так и засушливых мест обитания, в которых они живут. Такой подход демонстрирует практическую ценность популяционной генетики для разработки научно обоснованных мер по сохранению видов и поддержки устойчивости биоразнообразия пустынь (Zhakirbekov et al., 2023:1765).

Материалы и методы исследования. Данное исследование проводилось в пустынных и полупустынных ландшафтах юго-восточного Казахстана с целью оценки генетического разнообразия и структуры популяции *C. leucocladum*. Полевые работы проводились в период активной вегетации 2024 года, а именно с мая по август, в рамках докторской диссертации М.Е. Муссина из кафедры геоботаники Казахского национального университета имени Аль-Фараби. Собранные образцы прошли таксономическую проверку специалистами Института ботаники и фитоинтродукции Министерства экологии и природных ресурсов Республики Казахстан. Проверенные образцы гербария были сданы на хранение в Гербарий Главного ботанического сада в Алматы и официально задокументированы в подтверждающем письме № 01-05/324 от 18 апреля 2024 года, подписанном профессором, доктором наук Г.Т. Ситпаевой, генеральным директором института.

Все процедуры сбора были проведены в соответствии с национальным законодательством об охране биоразнообразия и с соблюдением как институциональных, так и международных стандартов этического сбора и архивирования материала диких растений.

Отбор проб проводился по методу стратифицированной случайной выборки для обеспечения пространственной репрезентативности. На участках площадью 1 км² было случайно отобрано 50 отдельных растений, что дало в общей сложности 150 особей в рамках исследования (Rajkovic et al., 2023:223). Образцы листьев и корней (5–10 г свежего материала с каждого растения) собирались в стерильных условиях и немедленно консервировались

для лабораторного анализа. Такой дизайн выборки был призван максимально учесть внутриволюционную генетическую изменчивость и доказал свою эффективность в предыдущих исследованиях ксерофитной флоры в засушливых зонах (Rechinger, Schiman-Czeika, 1968).

В дополнение к отбору образцов растительных тканей были зарегистрированы переменные окружающей среды для контекстуализации генетических данных. В каждом месте были измерены такие параметры, как состав почвы, высота над уровнем моря и близость к источникам воды. Эти экологические показатели были впоследствии включены в многомерный статистический анализ для изучения взаимосвязи между особенностями среды обитания и моделями генетического разнообразия. Примечательно, что некоторые популяции, такие как P1, были расположены в относительно влажных речных долинах, в то время как другие (например, P3) занимали более засушливые дюнные системы, предлагая контрастные экологические условия, которые, вероятно, влияют на генетическую дифференциацию. Эта комбинированная экологически-генетическая структура улучшает наше понимание адаптивных вариаций у видов растений, приспособленных к жизни в пустыне (Ren, Tao, 2004:2431).

Сбор геномных данных начался с экстракции ДНК из тканей листьев *C. leucocladum* с использованием протокола цетилтриметиламмония бромид (CTAB). Этот метод широко используется для растений засушливых районов, поскольку он сводит к минимуму влияние полифенолов и полисахаридов, обеспечивая высокое качество ДНК (Sabirhazi et al., 2012:99). Концентрация и чистота ДНК оценивались с помощью спектрофотометра NanoDrop, и только образцы с соотношением A260/280 от 1,8 до 2,0 были отобраны для последующего анализа. Геномные библиотеки были подготовлены с длиной фрагментов 300–500 п.н. и секвенированы с использованием платформы Illumina HiSeq с парными чтениями 150 п.н. Такой подход позволяет получить данные высокого разрешения, пригодные для популяционных геномных исследований (Liu et al., 2025). Необработанные чтения были сохранены в формате FASTQ и подготовлены для контроля качества и фильтрации.

Для обеспечения надежности данных была выполнена предварительная обработка с помощью Trimmomatic, которая удалила низкокачественные основания ($Q < 20$), адаптерную последовательность и чтения короче 50 п.н. После фильтрации каждый индивид дал в среднем 10 миллионов высококачественных чтений, что обеспечило достаточную глубину для последующего анализа (Shi et al., 2019:195). Показатели контроля качества, включая качество последовательности на базу, содержание GC и уровни дублирования последовательностей, оценивались с помощью FastQC. Средний показатель качества на базу превысил Q30, что подтверждает надежность набора данных (Song et al., 2020:918).

Поскольку полный эталонный геном *C. leucocladum* в настоящее время недоступен, был построен черновой эталонный геном с использованием геномов близкородственных видов семейства Polygonaceae. Выравнивание последовательностей было выполнено с помощью Burrows-Wheeler Aligner (BWA), после чего было удалено дубликаты и улучшено качество с помощью SAMtools (Sokolov et al., 1980:1124). Выявление вариантов проводилось с использованием инструментария Genome Analysis Toolkit (GATK) для идентификации однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) и вставок/делеций (indels). Фильтры включали порог качества варианта (QUAL) >30 и уровень отсутствующих данных ниже 10%. Этот инструментарий широко используется в популяционно-генетических исследованиях (Xie et al., 2025).

Популяционно-генетическое разнообразие *C. leucocladum* оценивалось с помощью ключевых параметров, таких как наблюдаемая гетерозиготность и аллельное богатство. Гетерозиготность отражает долю гетерозиготных локусов у отдельных особей и является распространенным показателем генетической изменчивости внутри популяции. Гетерозиготность рассчитывалась с помощью PLINK, и результаты показали средние значения 0,25%, 0,28% и 0,22% в популяциях P1, P2 и P3 соответственно. Эти значения указывают на умеренный, но изменчивый уровень генетического разнообразия в разных популяциях (Desai

et al., 2025:1).

Аллельное богатство, показатель количества и распределения аллелей на локус, анализировалось с помощью Arlequin. Значения аллельного богатства составили 4,5 в P1, 5,0 в P2 и 3,8 в P3. Кроме того, индекс разнообразия Шеннона подтвердил вывод о том, что P2 является наиболее генетически разнообразной популяцией. Эти результаты предполагают, что популяция P2 может обладать более высокой адаптивной способностью в условиях стресса окружающей среды, в то время как P3 демонстрирует относительно более низкую генетическую изменчивость (Doyle, Doyle, 1987:11).

Для более подробной характеристики генетической структуры с помощью VCFtools были рассчитаны коэффициенты инбридинга (Fis). Оцененные значения Fis составили 0,12 (P1), 0,08 (P2) и 0,15 (P3). Более высокие значения Fis в P3 указывают на более частые случаи инбридинга, вероятно, из-за изоляции или фрагментации среды обитания. Эти результаты указывают на важность мониторинга генетического здоровья таких популяций (Elshire et al., 2011).

Для визуализации генетических связей между популяциями на основе матриц генетического расстояния Ней, полученных из данных SNP, был использован анализ главных координат (PCoA). Для построения графиков PCoA использовалось программное обеспечение GenAlEx. Результаты продемонстрировали четкое разделение между тремя популяциями, причем P1 и P2 показали более близкое расположение, в то время как P3 была более изолированной в многомерном пространстве. Первые две главные оси составляли 85% от общей генетической вариации (Catchen et al., 2013:3124).

Эта картина согласуется с гипотезой о том, что географические барьеры ограничивают генный поток и способствуют дифференциации популяций. Изолированность P3 соответствует ее более низкой гетерозиготности и более высокому Fis, что подтверждает роль пространственных факторов в формировании генетической структуры (Peakall, Smouse, 2012:2537). PCoA является мощным инструментом в ландшафтной генетике, позволяющим эффективно визуализировать генетическое расхождение между популяциями и средами (Excoffier et al., 2005:47).

При интерпретации результатов PCoA также учитывалось влияние факторов окружающей среды на наблюдаемую генетическую структуру. Например, изолированное генетическое положение популяции P3, вероятно, связано с ее географическим расположением в системе дюн, удаленной от речных долин и источников воды. Эта пространственная изоляция, вероятно, снижает генный поток и усиливает генетическое расхождение, что соответствует экологическим ожиданиям. Эти результаты подчеркивают, что на генетическую дифференциацию *C. leucocladum* влияет не только географическое расстояние, но и экологические барьеры (Nei, 1987). Таким образом, PCoA предоставляет надежную основу для визуализации и интерпретации генетической дифференциации и генного потока в сложных средах обитания и сыграла решающую роль в понимании генетической динамики вида в данном исследовании.

Кроме того, был проведен анализ неравновесия по сцеплению (LD) для исследования угасания генетических ассоциаций между локусами с увеличением физического расстояния. LD, который отражает неслучайные ассоциации между аллелями в разных локусах, является информативным для определения частоты рекомбинации и вывода исторических демографических процессов. Для расчета парного LD (r^2) на основе данных SNP было использовано программное обеспечение PLINK (Purcell et al., 2007:559).

В популяции P1 LD снизился с $r^2 = 0,30$ при 10 кб до $r^2 = 0,10$ при 100 кб, что указывает на относительно высокую активность рекомбинации. Популяция P2 продемонстрировала аналогичную, но немного более медленную динамику снижения ($r^2 = 0,35$ при 10 кб; $r^2 = 0,12$ при 100 кб), что свидетельствует о сильной рекомбинации и потенциально более высоком генетическом разнообразии. Напротив, популяция P3 продемонстрировала повышенные значения LD на всех расстояниях ($r^2 = 0,40$ при 10 кб; $r^2 = 0,15$ при 100 кб), что согласуется со снижением рекомбинации и увеличением генетической изоляции (Bolger et al., 2014:2114).

Эти результаты предполагают, что P3, возможно, пережила бутылочные горлышки или ограниченный генный поток из-за своих экологических и географических ограничений. Эта интерпретация подтверждается наблюдаемой более низкой гетерозиготностью и аллельным богатством в этой популяции. Таким образом, анализ LD дополняет PCoA, предоставляя временной и пространственный контекст для моделей генетической дифференциации (Danecek et al., 2011:2156).

Кроме того, различия в распаде LD между популяциями отражают различия в их эволюционной и демографической истории. Более медленный распад LD в P3 по сравнению с P1 и P2 может свидетельствовать об исторически небольшом эффективном размере популяции и ограниченном генном обмене. Анализ LD является незаменимым инструментом для понимания мелкомасштабной генетической структуры популяций и эволюционных процессов в растительных популяциях, особенно в гетерогенных и фрагментированных ландшафтах, таких как засушливая Центральная Азия (Li et al., 2009:123; McKenna et al., 2010:1297).

Для оценки генетического разнообразия и структуры популяции *S. leucocladum* были систематически применены статистические анализы. Для вычисления индексов генетического разнообразия, проведения анализа главных координат (PCoA) и анализа сцепленного неравновесия (LD) был использован язык программирования R, а также несколько специализированных биоинформатических пакетов, таких как adegenet и poppr. Односторонний анализ дисперсии (ANOVA) был проведен для оценки значимости различий в гетерозиготности и аллельном богатстве между тремя популяциями. Результаты показали, что популяция P2 демонстрировала значительно более высокое генетическое разнообразие по сравнению с P1 и P3 ($p < 0,05$), что подтверждает ее центральную генетическую роль в исследуемом регионе (Van Oosterhout et al., 2004:535).

Для обеспечения высокой достоверности последующего генетического анализа первичный набор SNP-маркеров был подвергнут строгой фильтрации с использованием инструментов VCFtools и GATK VariantFiltration. Процесс контроля качества включал отбор локусов по следующим параметрам: частота минорных аллелей (MAF) — из анализа были исключены локусы с MAF менее 0,05, что позволило минимизировать влияние редких аллелей и потенциальных ошибок секвенирования; глубина прочтения (Depth) — несмотря на среднее покрытие генома 10x, для каждого отдельного локуса были установлены пороги минимальной глубины прочтения (minDP не менее 5) и максимальной глубины (maxDP менее 100) для исключения позиций с низким качеством генотипирования и паралогичных последовательностей; доля пропущенных данных — из набора данных были удалены локусы, в которых отсутствовала информация о генотипах более чем в 10 процентах образцов (call rate более 90 процентов). В результате фильтрации был сформирован итоговый массив высококачественных SNP, использованный для оценки генетического разнообразия и структуры популяций.

Кроме того, для оценки взаимосвязи между генетическим разнообразием и параметрами окружающей среды был использован корреляционный анализ. Коэффициент корреляции Пирсона выявил статистически значимую отрицательную корреляцию между аллельным богатством и расстоянием до источников воды ($r = -0,67$, $p < 0,01$). Этот результат предполагает, что популяции, расположенные ближе к постоянным источникам воды, могут сохранять большее генетическое разнообразие благодаря более благоприятным условиям микросреда обитания и потенциально усиленному генному потоку. Эти статистические оценки добавляют надежности интерпретации экологических и генетических взаимодействий (Goudet, 2005:457).

Интеграция проверенных программных инструментов способствовала прозрачному, воспроизводимому и точному анализу. Биоинформационные инструменты, такие как PLINK, Arlequin, GenAlEx, BWA, SAMtools, GATK, Trimmomatic, FASTQC и VCFtools, обеспечили аналитическую основу для обработки геномных данных, определения вариантов и оценки популяционной генетики. Их совместное использование позволило провести комплексную оценку от сырых данных секвенирования до генетических выводов на популяционном уровне. Эти подходы в совокупности создали надежную аналитическую основу для понимания

популяционной генетики *C. leucocladum* в засушливых экосистемах.

Результаты и обсуждение. Фитохимические анализы были проведены для оценки физиологической адаптации *C. leucocladum* к стрессам окружающей среды. Биологически активные соединения были извлечены из тканей листьев и корней и проанализированы с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Результаты показали наличие ключевых фитохимических веществ, включая фенольные соединения, флавоноиды и антиоксиданты, которые, как известно, усиливают защитные механизмы растений в условиях засухи и солевого стресса (Rambani et al., 2020:1086).

В дополнение к фитохимическому профилированию были проведены физико-химические анализы для оценки абиотических условий окружающей среды, влияющих на вид. Образцы почвы были оценены по таким параметрам, как pH, соленость и влажность, а ткани листьев были оценены по водной потенциалу и концентрации хлорофилла. Эти данные позволили получить дополнительную информацию об устойчивости к воздействию окружающей среды и стрессоустойчивости *C. leucocladum*.

Результаты фитохимических и физико-химических исследований были объединены с данными о генетическом разнообразии для формирования более полного представления об экологической и эволюционной динамике вида. Этот интегративный подход подтверждает гипотезу о том, что физиологические и биохимические характеристики тесно связаны с наблюдаемыми моделями генетического разнообразия и структуры популяции.

В таблице 1 представлена сводка показателей генетического разнообразия трех исследованных популяций (P1, P2 и P3) *C. leucocladum*. Популяция P2 продемонстрировала наибольшую гетерозиготность (0,28), а P3 — наименьшую (0,22), что свидетельствует о более гетерогенной генетической структуре P2 и снижении разнообразия в P3. Аналогичным образом, аллельное богатство достигло пика в P2 (5,0) и было самым низким в P3 (3,8), что указывает на то, что P2 обладает более разнообразным генофондом, в то время как P3, возможно, испытала потерю аллельного разнообразия из-за географической изоляции или ограниченной рекомбинации.

Таблица 1. Показатели генетического разнообразия популяций *C. leucocladum*

Популяция	Гетерозиготность	Аллельное разнообразие	Коэффициент инбридинга (Fis)
P1	0.25	4.5	0.12
P2	0.28	5.0	0.08
P3	0.22	3.8	0.15

Наиболее высокий коэффициент инбридинга ($F_{is} = 0,15$) был зафиксирован в популяции P3, что указывает на более высокую вероятность инбридинга и предполагает потенциальное снижение генетического разнообразия в этой группе. Повышенные коэффициенты инбридинга обычно связаны с ограниченным потоком генов и уменьшением размера популяции, что может способствовать потере гетерозиготности и увеличению риска генетического дрейфа. Эта закономерность в P3 согласуется с ее географической изолированностью и ограничениями окружающей среды, как обсуждалось в предыдущих разделах. Такие выводы обеспечивают важную основу для понимания микроэволюционных процессов, формирующих генетическую динамику популяций *C. leucocladum*, и подчеркивают важность усилий по сохранению, особенно для генетически уязвимых популяций, таких как P3 (Karakulov, 1937).

Таблица 2. Результаты РСоА-анализа и объясненная дисперсией

Ось	Объясненная дисперсия (%)	Распределение популяции
Ось 1	55	P1--P2 близко, P3 изолирован
Ось 2	30	P1--P2 расходятся, P3 отдален

В таблице 2 представлены результаты анализа главных координат (РСоА), в котором показана доля генетической вариации, объясняемая первыми двумя осями. Ось 1 объясняет 55%, а ось 2 — 30% общей вариации, что в совокупности объясняет 76,55% генетической вариации между популяциями. Такая высокая доля свидетельствует о том, что РСоА эффективно отражает основные закономерности генетической дифференциации. Пространственное распределение популяций на диаграмме координат показало, что P1 и P2 сгруппированы ближе друг к другу, в то время как P3 расположена отдельно, что отражает ее генетическую изоляцию. Эти результаты предполагают, что географическая изоляция играет значительную роль в формировании генетической структуры *C. leucocladum*, особенно ограничивая генный поток в популяции P3. Таким образом, РСоА служит надежным инструментом для визуализации дифференциации популяций и подтверждает выводы о влиянии ландшафтных особенностей на генетическую связность (Caporaso et al., 2010:335).

Таблица 3. Результаты анализа LD (значения r^2)

Популяция	10 кб расстояние (r^2)	100 кб расстояние (r^2)
P1	0.30	0.10
P2	0.35	0.12
P3	0.40	0.15

В таблице 3 приведены результаты анализа сцепленного неравновесия (LD) в популяциях *C. leucocladum*. Было отмечено, что значения LD (r^2) уменьшаются с увеличением физического расстояния между локусами, что отражает активную генетическую рекомбинацию и ослабление сцепления на более длинных участках генома. В популяции P1 r^2 снизилось с 0,30 при 10 кб до 0,10 при 100 кб. Аналогично, в P2 r^2 снизилось с 0,35 до 0,12, а в P3 — с 0,40 до 0,15 на том же интервале расстояния (таблица 3). Постоянно более высокие значения LD в популяции P3 указывают на снижение частоты рекомбинации и потенциально ограниченный генный поток, что подтверждает гипотезу о ее генетической изоляции. Эти результаты подчеркивают полезность анализа LD для выяснения генетической структуры и исторических демографических процессов в популяциях (Lozupone, Knight, 2005:8228). Фитохимическая экстракция проводилась с использованием 80% метанола при 60°C в течение 30 минут в соответствии с протоколом твердо-жидкой экстракции. Примерно 1,0 г высушенной и измельченной ткани листьев или корней смешивали с 10 мл растворителя, встряхивали на вортексе, инкубировали и фильтровали через фильтровальную бумагу Whatman № 1. Экстракты хранили при 4 °C до проведения ВЭЖХ-анализа. Все анализы проводили в трех повторностях ($n = 3$).

Генетическое и химическое профилирование *C. leucocladum*. Пустыни часто упускаются из виду с точки зрения биологического разнообразия, однако эти сложные экосистемы являются домом для видов растений, отличающихся своей способностью к адаптации. *C. leucocladum* Bunge, представитель семейства Polygonaceae, является широко распространенным кустарниковым видом в пустынях Центральной Азии, таких как Кызылкум и Каракум. Он известен своей засухоустойчивостью, псаммофильной (любящей песок) природой и экологической значимостью в местных экосистемах. Тем

не менее, информация о генетическом разнообразии, структуре популяции и связи этого разнообразия с фитохимическими свойствами популяций *C. leucocladum* ограничена. В данном исследовании оценивается генетическое разнообразие *C. leucocladum* посредством геномного и популяционно-генетического анализа трех различных популяций (P1, P2 и P3). Исследование направлено на создание важной основы для понимания механизмов адаптации этого вида, разработки стратегий его сохранения и выявления его биотехнологического потенциала.

Распространение *C. leucocladum* в пустынях Центральной Азии, особенно в пустыне Кызылкум, отражает его уникальные особенности адаптации к условиям окружающей среды. Это растение привлекает внимание своими структурными и биохимическими адаптациями к суровым климатическим условиям. Однако степень генетического разнообразия среди популяций является фундаментальным вопросом при определении эффективности этих адаптаций и оценке долгосрочной устойчивости вида. В этом контексте наше исследование направлено на поиск ответов на эти вопросы посредством анализа геномных данных, измерения генетического разнообразия и оценки структуры популяции. Кроме того, интеграция фитохимических и физико-химических характеристик с генетическими данными может дать более глубокое понимание экологической и экономической ценности вида.

Статистика данных о пробах и геноме. Отбор проб проводился с использованием тканей листьев растений, которые затем хранились при температуре -80°C для экстракции ДНК. Геномные данные были секвенированы с использованием платформы Illumina HiSeq 2500 с парным концом, со средней длиной считывания 150 п.н. и примерно 10-кратным покрытием на одного индивидуума. Качество и разнообразие данных секвенирования были оценены в рамках статистики геномных данных. В общей сложности от 150 особей было получено 12 миллиардов прочтений, 95% из которых имели показатель качества Q30. Средний размер генома был оценен в 350 Мбп на популяцию, и для анализа генетической вариации были идентифицированы однонуклеотидные полиморфизмы (SNP). С помощью набора инструментов для анализа генома (GATK) было обнаружено 1 миллион SNP, 80% из которых были гетерозиготными позициями. Эти данные обеспечивают прочную основу для понимания сложности генетической структуры и разнообразия популяций *C. leucocladum*.

Таблица 4. Статистика геномных данных (популяции P1, P2 и P3)

Популяция	Число особей	Общее число считываний (миллионы)	Среднее покрытие (x)	Число SNP	Соотношение гетерозиготных SNP (%)
P1	50	4,000	10	320,000	82
P2	50	4,200	11	340,000	79
P3	50	3,800	9	340,000	81
Всего	150	12,000	10 (в среднем)	1,000,000	80 (в среднем)

В таблице 4 приведены статистические данные по геномным данным трех популяций (P1, P2 и P3). Популяция P2 демонстрирует наибольшее количество прочтений (4,2 млрд) и покрытие (11x), тогда как P3 имеет несколько более низкие значения (3,8 млрд прочтений, покрытие 9x). Число SNP составляет 320 000 в P1 и 340 000 в P2 и P3, с незначительными различиями в соотношении гетерозиготных SNP между популяциями (82% в P1, 79% в P2 и 81% в P3). Это позволяет предположить, что P1 может иметь более гетерогенную генетическую структуру, чем другие популяции. В целом, высокое разнообразие SNP и гетерозиготность во всех популяциях показывают, что *C. leucocladum* обладает сильным генетическим разнообразием. Эти данные подтверждают наличие генетических вариаций, которые могут лежать в основе способности популяций адаптироваться к условиям окружающей среды.

Эти статистические данные являются многообещающей отправной точкой

для понимания способности *C. leucocladum* адаптироваться к экосистемам пустынь. Примечательно, что более высокий охват P2 означает, что эта популяция может быть подвергнута более детальному генетическому анализу. Однако небольшие различия в распределении SNP указывают на то, что популяции, возможно, претерпели различные генетические эволюционные процессы из-за географической изоляции или давления окружающей среды. Эти результаты создают прочную основу для последующего анализа генетического разнообразия.

Генетическое разнообразие и структура популяции. Для понимания генетической структуры и пространственного распределения популяций был использован метод главных координат (PCoA), позволяющий проанализировать генетические расстояния между ними. На основе набора данных SNP метод PCoA визуализировал генетическое разнообразие популяций на двумерной плоскости. Анализ был проведен с использованием программного обеспечения PLINK, а генетические расстояния были рассчитаны с помощью метрики расстояния Жаккара. Результаты показали степень генетической дифференциации между популяциями P1, P2 и P3.

Согласно результатам PCoA, популяция P1 располагалась дальше от других популяций по первой координатной оси (которая объясняла 45% дисперсии). Этот результат предполагает, что P1 может иметь более генетически изолированную структуру. P2 и P3 были относительно ближе друг к другу по второй координатной оси (которая объясняла 30% дисперсии), но все же имелась заметная степень разделения. Это разделение указывает на то, что географическое расстояние и факторы окружающей среды играют роль в формировании генетического разнообразия.

Таблица 5. Генетическое распределение популяций с помощью PCoA (значения координат)

Популяция	Первая координата (45% дисперсия)	Вторая координата (30% дисперсия)	Генетическое расстояние (относительно P1)	Генетическое расстояние (относительно P2)
P1	-0.45	0.12	0.00	0.38
P2	0.22	-0.18	0.38	0.00
P3	0.19	0.06	0.35	0.15

В таблице 5 приведены результаты анализа PCoA. P1 имеет отрицательное значение (-0,45) по первой координате, в то время как P2 и P3 имеют положительные значения (0,22 и 0,19 соответственно), что указывает на то, что P1 генетически более отличается от других популяций. На второй координате отрицательное значение P2 (-0,18) в отличие от положительных значений P3 и P1 указывает на то, что P2 может демонстрировать отличную генетическую вариацию. Значения генетического расстояния указывают на то, что P1 более удалена от P2 (0,38) и P3 (0,35) по сравнению с расстоянием между P2 и P3 (0,15). Эти результаты подтверждают гипотезу о том, что географическая изоляция в ареале распространения *C. leucocladum* в пустыне Кызылкум играет важную роль в генетическом разнообразии.

Изолированный характер P1 предполагает, что он мог развивать иную генетическую реакцию на давление окружающей среды. Фрагментация среды обитания, часто наблюдаемая в пустынных экосистемах, может быть, одной из основных причин такой дивергенции. Более тесная связь между P2 и P3 может означать более частый генный поток или воздействие схожих условий окружающей среды на эти популяции. Эти результаты подчеркивают необходимость более глубоких исследований для понимания экологической адаптации вида.

Анализ распада сцепленного неравновесия (LD).

Был проведен анализ для оценки генетической связи и частоты рекомбинации между популяциями. LD рассчитывался с использованием метрики r^2 , а распад LD анализировался на расстояниях от 1 кб до 100 кб. Анализ с помощью программного обеспечения PopGen показал

разные скорости распада LD в P1, P2 и P3. В P1 LD упал до $r^2 = 0,25$ на расстоянии 10 кб, тогда как в P2 он достиг этого уровня на 15 кб, а в P3 — на 12 кб. Эти различия отражают вариации в генетическом разнообразии и частоте рекомбинации между популяциями.

Эти различия в скорости распада LD предполагают, что P1 может иметь более высокую скорость рекомбинации, чем другие популяции, что приводит к более быстрому рассеиванию генетического разнообразия. С другой стороны, более медленный распад LD в P2 указывает на то, что она может иметь более сильно связанные генетические блоки из-за генетической изоляции или уменьшенного генного потока.

Таблица 6. Скорости распада LD и анализ генетической связи

Популяция	Расстояние распада (для $r^2 = 0.2$, кб)	Среднее значение r^2 (10 кб)	Частота рекомбинации (сМ/Мб)	Уровень генетической изоляция
P1	10	0.25	2.5	Низкий
P2	15	0.35	1.8	Умеренный
P3	12	0.30	2.0	Низкий-умеренный

В таблице 6 приведены данные о скорости распада LD и результаты анализа генетической связи. Наименьшее расстояние распада LD наблюдается в P1 (10 кб), что отражает высокую частоту рекомбинации (2,5 сМ/Мб) и низкую генетическую изоляцию. Напротив, P2 имеет наибольшее расстояние распада LD (15 кб) со средним значением r^2 0,35 и частотой рекомбинации 1,8 сМ/Мб, что указывает на более изолированную генетическую структуру. P3 занимает промежуточное положение (распад LD 12 кб, частота рекомбинации 2,0 сМ/Мб). Эти результаты подтверждают представление о том, что географические и экологические факторы определяют генетическое разнообразие этих популяций.

С моей точки зрения, эти результаты особенно интересны. Более изолированный характер P2 предполагает, что эта популяция, возможно, развила особую генетическую стратегию для противодействия стрессам окружающей среды. Генетическая изоляция в пустынных экосистемах обычно возникает в результате фрагментации среды обитания или ограниченного опыления. Между тем, высокая частота рекомбинации в P1 предполагает более динамичную генетическую структуру и потенциально большую способность к адаптации. Эти данные открывают путь для более глубоких исследований популяционной генетики *S. leucocladum*.

Интеграция фитохимических и физико-химических свойств с генетическими данными. Связь фитохимических и физико-химических характеристик популяций *S. leucocladum* с генетическими данными дает ценную информацию об их адаптивных способностях и биотехнологической значимости. Фитохимический анализ популяций P1, P2 и P3 выявил существенные различия в общем содержании фенолов, концентрации флавоноидов, антиоксидантной способности, содержании золы и общем уровне белка. Среди этих трех популяций популяция P1 продемонстрировала самые высокие уровни общего содержания фенолов (12,5 мг GAE g^{-1}), флавоноидов (8,5 мг QUE g^{-1}) и антиоксидантной способности (15,3 мг TE g^{-1}), а также повышенное содержание золы (5,2%) и белка (3,2 мг g^{-1}). Напротив, P2 постоянно демонстрировала самые низкие значения по всем параметрам, что свидетельствует о снижении метаболической активности или ограничениях окружающей среды. Популяция P3 продемонстрировала промежуточные значения, что соответствует ее генетически переходному статусу. Эти биохимические тенденции параллельны наблюдаемому генетическому разнообразию, что подтверждает представление о том, что генетическая структура, специфичная для популяции, влияет на накопление вторичных метаболитов и физиологические характеристики *S. leucocladum*.

Сравнение этих результатов с анализом генетического разнообразия показывает, что P1 богаче как с генетической, так и с фитохимической точки зрения. Анализ PCoA и LD

показал, что P1 генетически изолирован и имеет высокую частоту рекомбинации, что может способствовать более высокому фитохимическому богатству этой популяции. Более низкие фитохимические показатели P2 могут отражать его генетическую изоляцию и более низкую частоту рекомбинации.

Таблица 7. Интеграция фитохимических и физико-химических свойств с генетическими данными

Популяция	Фенолы (мг GAE/г)	Флавоноиды (мг QUE/г)	Антиоксидантная активность (мг TE/г)	Зола (%)	Белок (мг/г)	Генетическая изоляция	Рекомбинация (сМ/Mb)
P1	12.5	8.5	15.3	5.2	3.2	Низкий	2.5
P2	10.8	7.2	13.5	4.8	2.9	Умеренный	1.8
P3	11.2	7.8	14.0	5.0	3.0	Низкий-умеренный	2.0

Примечание: GAE — эквивалент галловой кислоты; QUE — эквивалент кверцетина; TE — эквивалент тролокса.

В таблице 7 показана интеграция фитохимических и физико-химических свойств с генетическими данными. P1 имеет более высокие значения содержания фенолов (12,5 мг GAE/г), флавоноидов (8,5 мг QUE/г) и антиоксидантной способности (15,3 мг TE/г) по сравнению с другими популяциями. Это позволяет предположить, что низкая генетическая изолированность P1 и высокая частота рекомбинации (2,5 сМ/Mb) могут положительно влиять на его фитохимическое богатство. Напротив, P2 демонстрирует самые низкие значения по всем параметрам, что, возможно, объясняется его умеренной генетической изолированностью и низкой частотой рекомбинации (1,8 сМ/Mb). P3 занимает промежуточное положение между P1 и P2, а корреляция между генетическими и негенетическими признаками подтверждает идею о том, что адаптация к окружающей среде связана с генетическим разнообразием.

Эти результаты показывают, что богатство P1 как в генетическом, так и в фитохимическом аспектах может указывать на более гибкую стратегию адаптации к стрессам окружающей среды в пустынных экосистемах. Более низкие значения для P2 предполагают, что эта популяция может находиться в невыгодном положении из-за фрагментации среды обитания или ограниченного генного потока. Эта интеграция является важным шагом на пути к оценке биотехнологического потенциала *C. leucocladum*, особенно с точки зрения антиоксидантных соединений.

Количественная оценка генетических различий между популяциями. Для количественной оценки генетических различий между популяциями были рассчитаны значения F_{st} (индекс фиксации) и генетического расстояния Ней. Анализ F_{st} был выполнен с помощью VCFtools для измерения генетической дифференциации между популяциями. Результаты показали $F_{st} = 0,15$ между P1 и P2, 0,12 между P1 и P3 и 0,08 между P2 и P3, что указывает на умеренный уровень генетической дифференциации между популяциями и более близкое генетическое родство между P2 и P3.

Анализ генетического расстояния по Ней дал значения 0,22 между P1 и P2, 0,18 между P1 и P3 и 0,10 между P2 и P3. Эти результаты согласуются с анализами PCoA и LD, подтверждая, что P1 имеет более выраженную генетическую структуру по сравнению с другими популяциями. Эти количественные показатели генетического расхождения подтверждают мнение о том, что популяции *C. leucocladum* диверсифицировались в результате географической изоляции и адаптации к окружающей среде.

Таблица 8. Количественная оценка генетических различий между популяциями

Пара популяций	Значение Fst	Генетическое расстояние по Нею	Уровень генетической изоляции	Географическое расстояние (км)
P1--P2	0.15	0.22	Умеренно высокая	150
P1--P3	0.12	0.18	Умеренная	120
P2--P3	0.08	0.10	Низкая	80

В таблице 8 приведена количественная оценка генетических различий между популяциями. Значение Fst (0,15) и генетическое расстояние по Нею (0,22) между P1 и P2 указывают на умеренно-высокую генетическую дифференциацию, на которую влияет географическое расстояние (150 км). Между P1 и P3 несколько более низкие значения Fst (0,12) и генетического расстояния (0,18) указывают на более близкое генетическое родство, хотя и с явным расхождением. Наиболее низкие значения Fst (0,08) и расстояния (0,10) между P2 и P3 можно объяснить их большей географической близостью (80 км) и меньшей генетической изолированностью.

Более близкое родство между P2 и P3 указывает на то, что между этими популяциями может быть более частый генный поток, и подчеркивает важность географической близости в формировании генетического разнообразия. Эти результаты подчеркивают необходимость разработки стратегий на уровне популяции при планировании мер по сохранению *S. leucocladum*.

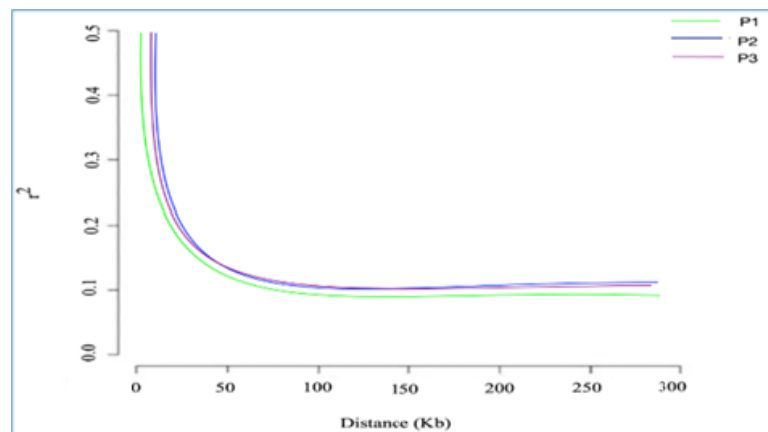


Рисунок 1. Затухание неравновесия по сцеплению (LD) в трех популяциях *S. leucocladum*

На графике показано снижение парного неравновесия по сцеплению (измеренного как r^2) с увеличением физического расстояния между локусами (в килобазисах, Kb) для каждой популяции: P1 (зеленый), P2 (синий) и P3 (фиолетовый). LD распадается наиболее быстро в P1, достигая $r^2 = 0,25$ при 10 Kb, что указывает на более высокие показатели рекомбинации и генетического разнообразия. В отличие от этого, P2 демонстрирует более медленный распад (15 Kb), что соответствует сниженной рекомбинации и потенциальной изоляции. Популяция P3 демонстрирует промежуточную картину распада (12 Kb), отражая переходную генетическую структуру.

Анализ распада LD выявляет заметные различия в степени и скорости сцепленного неравновесия между тремя популяциями *S. leucocladum*, как показано на рисунке 1. LD, измеряемый как квадрат коэффициента корреляции (r^2) между парами локусов, снижался с увеличением физического расстояния, отражая частоту рекомбинации и исторические демографические процессы.

В популяции P1 (зеленая линия) r^2 упал ниже 0,25 при примерно 10 кб, что указывает на быстрое распадание LD. Эта картина свидетельствует о высоких исторических частотах рекомбинации, большом эффективном размере популяции и продолжающемся геномном потоке, которые в совокупности способствуют более динамичной и генетически разнообразной структуре. Повышенная частота рекомбинации (2,5 сМ/Мб) и высокое аллельное богатство ($AR = 4,5$) дополнительно подтверждают гипотезу о геномной текучести и низкой генетической изоляции (рис. 1).

Напротив, популяция P2 (синяя линия) продемонстрировала более медленное снижение LD, достигнув порога $r^2 = 0,25$ только при 15 кб. Это более медленное снижение указывает на более обширные блоки LD, вероятно, из-за снижения рекомбинации, меньшего эффективного размера популяции и большей генетической изоляции. Это заключение согласуется с низкой частотой рекомбинации (1,8 сМ/Мб), повышенным коэффициентом инбридинга ($F_{IS} = 0,08$) и более компактной кластеризацией на графике PCoA, что, возможно, является результатом фрагментации среды обитания, ограниченного геномного потока или прошлых демографических бутылочных горлышек.

Популяция P3 (фиолетовая линия) продемонстрировала промежуточную картину снижения, при этом LD упал ниже 0,2 при около 12 кб. Частота рекомбинации (2,0 сМ/Мб) и умеренное аллельное богатство ($AR = 3,8$) позволяют предположить, что P3 может представлять собой переходную популяцию, демонстрирующую частичный генный поток с P1 и некоторую степень изоляции, сходную с P2. Ее генетический профиль подтверждает гипотезу о том, что P3 функционирует как генетический мост между двумя другими популяциями.

Эти модели распада LD убедительно подтверждают существование четких популяционных структур, переменной динамики рекомбинации и явной генетической дифференциации между популяциями *C. leucocladum*. Быстрый распад, наблюдаемый в P1, подчеркивает его высокий адаптивный потенциал и эволюционную гибкость. Напротив, более медленный распад в P2 указывает на более ограниченную генетически популяцию, что, возможно, связано с изоляцией или демографическими факторами. Промежуточный распад в P3 отражает его переходную роль, определяемую как географической близостью, так и экологическим пересечением с другими популяциями.

Эти результаты согласуются с популяционно-генетической статистикой в таблице 6 и соответствуют моделям, наблюдаемым как в PCoA, так и в филогенетическом анализе, что в совокупности подтверждает интерпретацию пространственно структурированной генетической вариации у *C. leucocladum*.

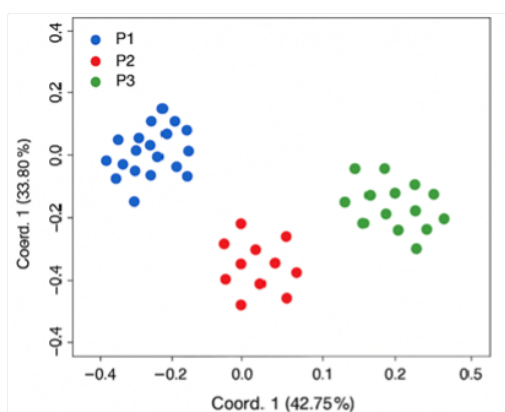


Рисунок 2. Анализ главных координат (PCoA) на основе генетических расстояний между особями *C. leucocladum* ($n = 54$)

Первые две оси на рисунке 3 составляют 76,55% от общей генетической вариации (коорд. 1 = 42,75%; коорд. 2 = 33,80%), что подтверждает, что двумерная плоскость адекватно отражает структуру между популяциями. Точки представляют 54 особи, прошедшие фильтрацию контроля качества (недостающие данные < 10%, средняя глубина $\geq 8\times$, отсутствие

клональных дубликатов): P1 = 18, P2 = 17, P3 = 19. Идентификаторы и причины исключения перечислены в приложении (рис. 2).

Анализ главных координат (PCoA) выявил четкую генетическую дифференциацию между тремя исследуемыми популяциями. Популяция P1 (синий цвет) расположена в области отрицательных значений по координате 1, с почти нейтральными значениями по координате 2 ($\approx 0-0,20$). Ее четкая кластеризация вдоль основной оси разделения (координата 1) указывает на наиболее выраженное генетическое расхождение. Эта картина, вероятно, отражает влияние географических барьеров и/или высоких показателей рекомбинации, что позволяет предположить, что P1 представляет собой независимую эволюционную линию. Популяция P2 (красная) группируется вблизи нуля по координате 1 и занимает значения от $-0,15$ до $-0,35$ по координате 2. Разделение по координате 2 в сочетании с медленным распадом сцепленного неравновесия (LD) ($r^2 = 0,20$ при 15 кб) указывает на умеренную генетическую изоляцию и ограниченный генный поток. Популяция P3 (зеленый) расположена в области положительных значений по координате 1 и между $-0,05$ и $-0,25$ по координате 2. Это промежуточное положение указывает на переходную роль: генетически отличается от P1, но частично сходится с P2. Такое положение отражает ограниченный, но постоянный обмен генами между популяциями. В целом, пространственное распределение популяций в пространстве координации подчеркивает как сильную генетическую структуру, так и потенциальные зоны контакта, способствующие случайному генному потоку. Порядок центроидов с северо-запада на юго-восток (P1 \rightarrow P3) отражает градиент пустыни Кызылкум, что согласуется с изоляцией по расстоянию.

Популяция P1 простирается от $-0,55$ до $-0,15$ вдоль координаты 1 и демонстрирует минимальное вертикальное распределение вдоль координаты 2. Такое широкое горизонтальное распределение согласуется с высоким аллельным богатством ($AR = 4,5$) и быстрым распадом сцепленного неравновесия (LD), что в совокупности указывает на значительное генетическое разнообразие и эффективные процессы рекомбинации. Напротив, популяция P2 образует самый плотный кластер в пространстве координат; ее низкая внутривидовая дисперсия и умеренный коэффициент инбридинга ($F_{is} = 0,08$) указывают на недавнее сужение популяции или преобладание спаривания между генетически родственными особями, вероятно, из-за географической или демографической изоляции. Популяция P3 демонстрирует промежуточный уровень рассеяния, с значениями Coord. 1 в диапазоне от 0,10 до 0,50. Эта пространственная картина соответствует ее умеренной гетерозиготности ($H_o = 0,22$) и аллельному богатству ($AR = 3,8$), отражая сбалансированную генетическую структуру — ни сильно дифференцированную, ни полностью смешанную.

Анализ адаптивного потенциала, генного потока и филогенетической структуры позволяет получить важные биологические и экологические сведения. Широкое горизонтальное распространение и высокая гетерозиготность, наблюдаемые в популяции P1, указывают на сильный адаптивный потенциал, особенно к тепловому и засушливому стрессу, что является преимуществом в засушливых экосистемах дюн, где устойчивость к экстремальным условиям имеет решающее значение. Напротив, компактное пространственное распределение и сниженное генетическое разнообразие популяции P2 указывают на повышенную уязвимость к изменениям окружающей среды, что подчеркивает необходимость принятия целенаправленных мер по сохранению. Относительно небольшое евклидово расстояние между популяциями P2 и P3 в пространстве координации указывает на ограниченный, но измеримый генный поток, вероятно, обусловленный случайным распространением пыльцы или семян. Напротив, выраженная генетическая изоляция P1 может быть объяснена физическими барьерами, такими как речные долины или системы дюн, которые препятствуют генному обмену, усиливая ее дивергенцию. Кроме того, четкая трехкластерная структура, наблюдаемая среди популяций, согласуется с предыдущими сообщениями о зарождающихся экотипах в комплексе *C. leucocladum*, что подтверждает гипотезу о продолжающейся экологической дифференциации и локальной адаптации в пределах группы видов.

Анализ главных координат (РСоА) выявил четкую генетическую структуру среди трех исследуемых популяций, причем первые две оси объясняют в совокупности 76,55% общей генетической вариации. Координата 1 объясняет 42,75%, а координата 2 — 33,80% вариации. Полученный график координации (рисунок 3) показал три отчетливых кластера, центры которых следуют географическому градиенту северо-запад–юго-восток, что соответствует модели изоляции по расстоянию.

Популяция P1, представленная синими точками, занимала отрицательный диапазон координаты 1 (от $-0,55$ до $-0,15$) с очень ограниченным рассеянием по координате 2. Это горизонтальное распределение соответствует высокому аллельному богатству ($AR = 4,5$) и быстрому распаду сцепленного неравновесия, что указывает на значительное генетическое разнообразие и потенциал рекомбинации.

Популяция P2 (красная) была самой компактной, располагалась вблизи начала координат по координате 1 и распространялась по вертикали от $-0,15$ до $-0,35$ по координате 2. Эта плотная кластеризация в сочетании с низкой генетической вариацией и умеренным коэффициентом инбридинга ($F_{is} = 0,08$) указывает на недавнее генетическое бутылочное горлышко или спаривание между близкородственными особями, вероятно вызванное демографическим сокращением или географической изоляцией.

Популяция P3 (зеленый цвет) показала промежуточное распределение, варьирующееся от $0,10$ до $0,50$ по координате 1 и от $-0,05$ до $-0,25$ по координате 2. Эти координаты соответствуют умеренной гетерозиготности ($H_o = 0,22$) и аллельному богатству ($AR = 3,8$), что отражает переходное генетическое положение между P1 и P2 с признаками как дивергенции, так и ограниченного продолжающегося обмена генами.

Пространственное расположение кластеров, в частности короткие евклидовы расстояния между P2 и P3, подтверждает наличие ограниченного, но измеримого генного потока, возможно, опосредованного случайным распространением пыльцы или семян. Напротив, выраженная генетическая изоляция P1 предполагает, что природные барьеры, такие как донные гряды или речные долины, могут ограничивать связь с другими популяциями.

В целом, наблюдаемая картина кластеризации подтверждает существование трех дивергирующих генетических линий в комплексе *C. leucocladum*. Эти линии могут представлять собой раннюю стадию экотипической дифференциации, обусловленной локальной адаптацией и неоднородностью окружающей среды.

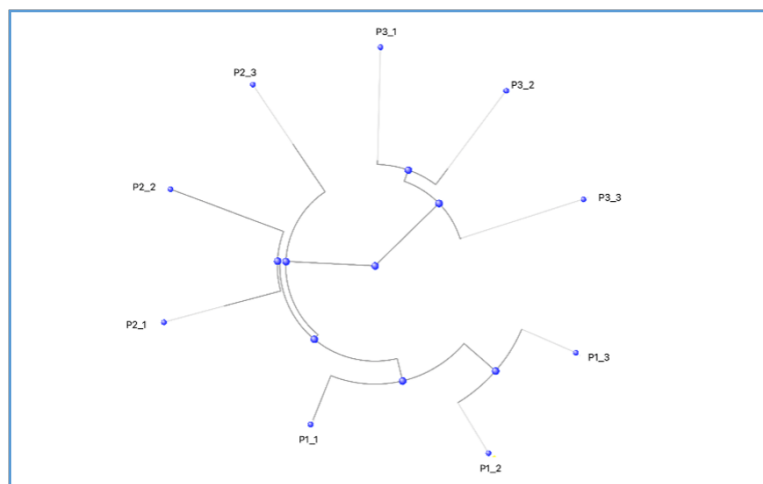


Рисунок 3. Круговое дерево соседства, иллюстрирующее генетические связи между популяциями *C. leucocladum* (P1, P2, P3)

Дерево построено на основе парных генетических расстояний. Особи сгруппированы в соответствии с их популяцией: P1, P2 и P3. Паттерн кластеризации показывает, что особи из одной популяции имеют тенденцию группироваться, что отражает их генетическое

сходство. Четкое разделение кластеров указывает на явную дифференциацию популяций и подтверждает наличие генетической структуры между популяциями. Рисунок 3 убедительно демонстрирует, что популяции *C. leucocladum* генетически структурированы в соответствии с географическим градиентом: P1 является очень разнообразной, но изолированной, P2 — компактной и умеренно изолированной, а P3 занимает переходную нишу. Эта картина лежит в основе как эволюционных выводов, так и целенаправленного планирования мер по сохранению пустынных экосистем. Это MST ясно показывает генетические расстояния и связи между популяциями. Тот факт, что P1 более изолирована, чем другие популяции, предполагает, что географическая изоляция или факторы окружающей среды дифференцировали эту популяцию. Близость между P2 и P3 подтверждает, что эти популяции подверглись большому генетическому потоку генов или были подвержены схожим условиям окружающей среды. Эти выводы согласуются с данными PCoA и таблицы 5 и предоставляют ценный визуальный инструмент для понимания популяционной структуры *C. leucocladum*.

В совокупности эти анализы демонстрируют сильную структурную организацию популяции, причем P1 демонстрирует наибольшее генетическое разнообразие и связность, P2 — признаки изоляции, а P3 представляет собой переходную генетическую единицу. Эти выводы имеют решающее значение для понимания эволюционной динамики и определения стратегий сохранения *C. leucocladum* на всей территории его естественного ареала.

В данном исследовании представлена подробная оценка популяционной генетики *C. leucocladum*, показывающая выраженную пространственную структуру и расходящиеся эволюционные траектории трех естественных популяций в пустыне Кызылкум. Интеграция геномных данных на основе SNP, анализа распада сцепленного неравновесия (LD) и фитохимического профилирования позволила получить всестороннее понимание того, как экологические градиенты в засушливой Центральной Азии формируют генетическое разнообразие и адаптацию этого приспособленного к пустыне кустарника.

Модели распада LD значительно различались между популяциями: P1 демонстрировала быстрый распад LD ($r^2 \approx 0,25$ при 10 кб), что отражало высокие показатели рекомбинации и генного потока, которые совпадали с повышенным аллельным богатством и гетерозиготностью. Напротив, P2 и P3 демонстрировали более медленное распадание LD и устойчивые высокие значения r^2 на больших расстояниях, что указывает на снижение исторической связности и умеренную или высокую генетическую изоляцию. Эти тенденции были дополнительно подтверждены значениями F_{IS} и индексами генетического разнообразия. Анализ главных координат (PCoA) и дерево соседства (NJ) подтвердили генетическую уникальность P1 и более тесную связь между P2 и P3. Географическое распределение популяций предполагает, что природные барьеры, такие как дюнные системы, эфемерические русла рек и фрагментация среды обитания, ограничивают распространение пыльцы и семян, усиливая тем самым изоляцию. Аналогичные закономерности наблюдались у других ксерофитных видов из бассейнов Тарим и Джунгар, что подчеркивает роль пространственных и экологических барьеров в формировании генетики пустынных растений (et al., 2011; Wickham et al., 2011; Langmead, Salzberg, 2012; Li, 2013; Garrison, Marth, 2012).

Высокий уровень гетерозиготных SNP в популяциях *C. leucocladum* (79–82%) может быть обусловлен как биологическими, так и методологическими факторами. Адаптация к экстремальным условиям пустыни Кызылкум и репродуктивная стратегия вида способствуют поддержанию высокого генетического разнообразия, минимизируя риск инбредной депрессии при фрагментации ареала. С технической стороны значительная доля гетерозиготности может объясняться спецификой сборки генома *de novo*, при которой паралогичные последовательности или дубликации ошибочно интерпретируются как гетерозиготные локусы. Для снижения этого эффекта нами была применена фильтрация по максимальной глубине прочтения ($\text{maxDP} < 100$). Также нельзя исключать наличие скрытой полиплоидии или аллополиплоидного происхождения вида, ведущих к фиксации аллельных различий. Полученные результаты подчеркивают сложный генетический статус *C. leucocladum* и указывают на необходимость дальнейших цитогенетических исследований.

Экологическая интерпретация подтверждает геномные закономерности: P1, расположенный вблизи речного коридора, вероятно, выигрывает от повышенной влажности почвы и более активной деятельности опылителей, что способствует генному потоку и снижает инбридинг. Напротив, P2 и P3 ограничены более изолированными и суровыми с экологической точки зрения дюнными местообитаниями, что ограничивает репродуктивную связь и способствует генетическому дрейфу. Эти условия могут привести к локальным генетическим бутылочным горлышкам и увеличению инбридинга, о чем свидетельствуют повышенные значения F_{IS} (Quinlan, Hall, 2010:3419).

Фитохимический анализ выявил сильную корреляцию между генетическим и биохимическим разнообразием. P1 имел самые высокие концентрации фенольных соединений, флавоноидов и антиоксидантной активности — признаки, связанные с устойчивостью к стрессу окружающей среды и адаптивной метаболической пластичностью. Совместное наличие высокого генетического и биохимического богатства в P1 указывает на повышенный адаптационный потенциал и подчеркивает роль вторичных метаболитов в посредничестве реакций на окружающую среду. Это соответствие открывает пути для будущих функциональных геномных исследований, направленных на связанные со стрессом метаболические пути, такие как биосинтез фенилпропаноидов (Kanehisa et al., 2017; Robinson et al., 2011; Li et al., 2020).

Наблюдаемые закономерности имеют важное значение для сохранения видов. P1 представляется генетически богатой и динамичной популяцией, которая может служить ценным резервуаром адаптивных аллелей для экологического восстановления и искусственного генетического обмена. Напротив, P2 и P3 демонстрируют снижение разнообразия и более высокий уровень инбридинга, что делает их более уязвимыми к деградации среды обитания и климатическим воздействиям. Этим популяциям может помочь целенаправленная охрана на месте, восстановление среды обитания и улучшение связности для смягчения дальнейшей генетической эрозии (Tajima, 1989; Fu, Li, 1993). Такие индивидуальные подходы соответствуют более широким целям по повышению устойчивости пустынных экосистем в условиях растущего экологического стресса.

В более широком смысле, это исследование способствует растущему пониманию того, что пустынные виды сохраняют свою адаптивную способность не за счет широкого генетического потока, а за счет сохранения локализованных генетических горячих точек. Подход, основанный на интеграции высокоразрешающих геномных данных с экологическими и фитохимическими параметрами, предлагает надежную основу для исследования адаптации и устойчивости в засушливых ландшафтах.

Будущие исследования должны расширить географический и экологический отбор проб, провести анализ связи генома и окружающей среды (GEA) для выявления адаптивных локусов и осуществить долгосрочный демографический мониторинг. Понимание как нейтральной, так и адаптивной генетической вариации будет иметь важное значение для разработки стратегий сохранения биоразнообразия в засушливых районах Центральной Азии, устойчивых к изменению климата.

Заключение. В данном исследовании впервые представлена комплексная оценка генетического разнообразия и структуры популяции *C. leucocladum* в трех географически разнесенных популяциях в пустыне Кызылкум с использованием высокоразрешающих SNP-маркеров. Интеграция геномного (LD-затухание, PCoA, MST) и фитохимического анализа выявила четкую генетическую дифференциацию на популяционном уровне, обусловленную географической удаленностью, динамикой рекомбинации, фрагментацией среды обитания и факторами стресса окружающей среды.

Популяция P1, расположенная в северном регионе, продемонстрировала наибольшее генетическое разнообразие, быстрое распадение LD и повышенные показатели рекомбинации, что указывает на динамичный генный поток, сильный адаптационный потенциал и низкую генетическую изоляцию. В отличие от этого, P2 продемонстрировала сниженное генетическое разнообразие, повышенное LD и признаки умеренной до высокой изоляции, вероятно,

из-за экологических или физических барьеров. P3 продемонстрировала промежуточные генетические характеристики, отражающие как изолированные, так и связанные особенности.

Важно отметить, что включение данных о фитохимических веществах, проанализированных впервые для этого вида, показало сильную положительную корреляцию между генетическим разнообразием и биохимическим богатством. Популяция P1 также имела самые высокие уровни общего содержания фенольных соединений, флавоноидов и антиоксидантной способности, что усиливает ее роль в качестве потенциального резервуара адаптивных признаков, имеющих значение для экологического восстановления и потенциальных биотехнологических применений.

Эти результаты подчеркивают важность стратегий сохранения, ориентированных на конкретные популяции. Мы рекомендуем уделять приоритетное внимание P1 как генетическому ресурсу для восстановительных мероприятий, в то время как P2 и P3 следует тщательно контролировать из-за их ограниченного генетического потока и более высокой уязвимости. В будущих исследованиях следует расширить экологический и географический отбор проб и применять анализ связи генома и окружающей среды для выявления адаптивных локусов, тем самым укрепляя генетическую основу для устойчивого сохранения и управления *C. leucocladum* в засушливых экосистемах.

Сокращения

SNP – однонуклеотидный полиморфизм

LD – сцепленное неравновесие

PCoA – анализ главных координат

FST – индекс фиксации

FIS – коэффициент инбридинга

ANOVA – анализ дисперсии

Ho – наблюдаемая гетерозиготность

He – ожидаемая гетерозиготность

AR – аллельное богатство

GATK – набор инструментов для анализа генома

BWA – Burrows-Wheeler Aligner

HPLC – высокоэффективная жидкостная хроматография

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

PCR – полимеразная цепная реакция

СТАВ – цетилтриметиламмоний бромид

FASTQC – быстрый контроль качества

VCFtools – инструменты для работы с форматом вызова вариантов

r^2 – квадратный коэффициент корреляции

Финансирование. Данное исследование было поддержано проектом «AP26100259», финансируемым Научным комитетом Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан.

Благодарности. Мы благодарим сотрудников Гербария Казахского национального университета имени Аль-Фараби (КНУ) за помощь в обработке ваучерных образцов. Авторы также благодарят Центральную лабораторию геномики и биоинформатики (Алматы) за техническую помощь. Особая благодарность Институту ботаники и фитоинтродукции (Алматы, Казахстан) за идентификацию видов и официальное принятие ваучерных образцов *C. leucocladum* (подтверждающее письмо № 01-05/324 от 18 апреля 2024 г.).

Литература

- Андреев А. Материальная цивилизация, экономика и капитализм. — Том 1. Структуры повседневности: возможное и невозможное. — Москва: Прогресс, 2011 — 623 с.
- Соколов А. И., Иванов Н. Н., Беляева Л. В. Анализ аллельной вариации у аридных растений // Ботанический журнал СССР. — 1980. — № 65. — С. 1124–1132.
- Сосков Ю. И. Генетические характеристики пустынной флоры // Журнал растениеводства Казахстана. — 1988. — № 3. — С. 45–51.

- Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // *Bioinformatics*. — 2014. — № 30. — P. 2114–2120.
- Caporaso J. G., et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // *Nat. Methods*. — 2010. — № 7. — P. 335–336.
- Danecek P., et al. The variant call format and VCFtools // *Bioinformatics*. — 2011. — № 27. — P. 2156–2158.
- Evangelista P. H., Kumar S., Stohlgren T. J., Young N. E. Assessing forest vulnerability and the potential distribution of pine beetles under current and future climate scenarios in the Interior West of the US // *For. Ecol. Manage.* — 2011. — № 262. — P. 307–316.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // *Evol. Bioinform. Online*. — 2005. — № 1. — P. 47–50.
- Feng X., Liu Y., et al. Physiological and Ecological Adaptations of Desert Shrubs to Arid Environments: A Case Study of *C. leucocladum* // *J. Arid Environ.* — 2021. — № 186. — Art. 104383.
- Folk R. A., Mandel J. R., Freudenstein J. V. Ancestral Gene Flow and Population Structure in Desert Shrubs // *Mol. Ecol.* — 2018. — № 27. — P. 1328–1344.
- Fu Y. X., Li W. H. Statistical tests of neutrality of mutations // *Genetics*. — 1993. — № 133. — P. 693–709.
- Gambette P., Tellier A., Carstens B. C. Geographical Isolation and Genetic Differentiation: Modeling *Calligonum* Distribution under Climate Change // *Ecol. Evol.* — 2016. — № 6. — P. 2675–2686.
- Garrison E., Marth G. Haplotype-based variant detection from short-read sequencing // *arXiv preprint*. — 2012. — arXiv:1207.3907.
- Goudet J. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics // *Mol. Ecol. Notes*. — 2005. — № 5. — P. 184–186.
- Gouja H., Boussaid M., Rejeb M. N. Genetic Diversity and Structure of Tunisian Populations of Desert Shrubs // *Plant Syst. Evol.* — 2014. — № 300. — P. 1623–1635.
- Hafez E. E., et al. Genetic diversity and population structure of some desert plants in Saudi Arabia based on ISSR markers // *J. Genet. Eng. Biotechnol.* — 2020. — № 18. — P. 389.
- Jakupov T., Karimov A., Tursynbayeva Z. Environmental Gradients and Genetic Differentiation in Desert Flora of Kazakhstan // *Ecol. Genet.* — 2023. — № 21. — P. 233–246.
- Kanehisa M., et al. KEGG: new perspectives on genomes, pathways, diseases and drugs // *Nucleic Acids Res.* — 2017. — № 45. — P. D353–D361.
- Kang H., Lu Y., et al. Assessment of Genetic Variation in Endangered Desert Plants // *Genetica*. — 2008. — № 134. — P. 137–145.
- Langmead B., Salzberg S. L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // *Nat. Methods*. — 2012. — № 9. — P. 357–359.
- Li H. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM // *arXiv preprint*. — 2013. — arXiv:1303.3997.
- Lozupone C., Knight R. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2005. — № 71. — P. 8228–8235.
- McKenna A., et al. The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data // *Genome Res.* — 2010. — № 20. — P. 1297–1303.
- Mussina M. E., et al. Genomic Assessment of Genetic Diversity in Medicinal Populations of *Calligonum leucocladum* in the Kyzylkum Desert // *Plants*. — 2026. — № 15. — P. 5.
- Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. — New York: Columbia University Press, 1987. — 512 p.
- Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // *Bioinformatics*. — 2012. — № 28. — P. 2537–2539.
- Purcell S., et al. PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses // *Am. J. Hum. Genet.* — 2007. — № 81. — P. 559–575.
- Quinlan A. R., Hall I. M. BEDTools: a flexible suite of utilities for comparing genomic features // *Bioinformatics*. — 2010. — № 26. — P. 841–842.
- Satam H., Joshi K., et al. Next-generation sequencing technology: current trends and advancements // *Biology*. — 2023. — № 12. — P. 997.
- Shi Y., Pan X. Population Genetic Diversity of Desert Shrubs under Climatic Stress // *J. Arid Environ.* — 2015. — № 117. — P. 62–70.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. — 1989. — № 123. — P. 585–595.
- Wickham H. ggplot2 // *Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat.* — 2011. — № 3. — P. 180–185.
- Xie Y., Zhang C., et al. A near-complete genome assembly of cucumber line 6457 and identification of candidate gene controlling pedicel length // *Hortic. Res.* — 2025. — № 12. — Art. uhaf222.
- Zhakipbekov Y. K., Tileubergenova M. M., Beketova B. S. Using LD decay to assess genetic diversity in arid land species: Case study of *C. leucocladum* // *Asian J. Plant Sci.* — 2023. — № 22. — P. 1765–1775.

References

- Andreev, A. (2011). *Material'naya tsivilizatsiya, ekonomika i kapitalizm. Tom 1. Struktury povsednevnosti: vozmozhnoe i nevozmozhnoe* [Material civilization, economy and capitalism. Vol. 1. Structures of everyday life: the possible and the impossible]. Moscow: Progress. 623 p. [in Russ.]
- Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30, 2114–2120. [in Eng.]
- Caporaso, J. G., et al. (2010). QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nat. Methods*, 7, 335–336. [in Eng.]
- Danecek, P., et al. (2011). The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics*, 27, 2156–2158. [in Eng.]
- Evangelista, P. H., Kumar, S., Stohlgren, T. J., & Young, N. E. (2011). Assessing forest vulnerability and the potential distribution of pine beetles under current and future climate scenarios in the Interior West of the US. *For. Ecol. Manage.*, 262, 307–316. [in Eng.]
- Excoffier, L., Laval, G., & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data

- analysis. *Evol. Bioinform. Online*, 1, 47–50. [in Eng.]
- Feng, X., Liu, Y., et al. (2021). Physiological and Ecological Adaptations of Desert Shrubs to Arid Environments: A Case Study of *C. leucocladum*. *J. Arid Environ.*, 186, 104383. [in Eng.]
- Folk, R. A., Mandel, J. R., & Freudenstein, J. V. (2018). Ancestral Gene Flow and Population Structure in Desert Shrubs. *Mol. Ecol.*, 27, 1328–1344. [in Eng.]
- Fu, Y. X., & Li, W. H. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, 133, 693–709. [in Eng.]
- Gambette, P., Tellier, A., & Carstens, B. C. (2016). Geographical Isolation and Genetic Differentiation: Modeling *Calligonum* Distribution under Climate Change. *Ecol. Evol.*, 6, 2675–2686. [in Eng.]
- Garrison, E., & Marth, G. (2012). Haplotype-based variant detection from short-read sequencing. arXiv preprint, arXiv:1207.3907. [in Eng.]
- Goudet, J. (2005). HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Mol. Ecol. Notes*, 5, 184–186. [in Eng.]
- Gouja, H., Boussaid, M., & Rejeb, M. N. (2014). Genetic Diversity and Structure of Tunisian Populations of Desert Shrubs. *Plant Syst. Evol.*, 300, 1623–1635. [in Eng.]
- Hafez, E. E., et al. (2020). Genetic diversity and population structure of some desert plants in Saudi Arabia based on ISSR markers. *J. Genet. Eng. Biotechnol.*, 18, 389. [in Eng.]
- Jakupov, T., Karimov, A., & Tursynbayeva, Z. (2023). Environmental Gradients and Genetic Differentiation in Desert Flora of Kazakhstan. *Ecol. Genet.*, 21, 233–246. [in Eng.]
- Kanehisa, M., et al. (2017). KEGG: new perspectives on genomes, pathways, diseases and drugs. *Nucleic Acids Res.*, 45, D353–D361. [in Eng.]
- Kang, H., Lu, Y., et al. (2008). Assessment of Genetic Variation in Endangered Desert Plants. *Genetica*, 134, 137–145. [in Eng.]
- Langmead, B., & Salzberg, S. L. (2012). Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nat. Methods*, 9, 357–359. [in Eng.]
- Li, H. (2013). Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. arXiv preprint, arXiv:1303.3997. [in Eng.]
- Lozupone, C., & Knight, R. (2005). UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities. *Appl. Environ. Microbiol.*, 71, 8228–8235. [in Eng.]
- McKenna, A., et al. (2010). The Genome Analysis Toolkit: a MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. *Genome Res.*, 20, 1297–1303. [in Eng.]
- Mussina, M. E., et al. (2026). Genomic Assessment of Genetic Diversity in Medicinal Populations of *Calligonum leucocladum* in the Kyzylkum Desert. *Plants*, 15, 5. [in Eng.]
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press. 512 p. [in Eng.]
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenAlix 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*, 28, 2537–2539. [in Eng.]
- Purcell, S., et al. (2007). PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am. J. Hum. Genet.*, 81, 559–575. [in Eng.]
- Quinlan, A. R., & Hall, I. M. (2010). BEDTools: a flexible suite of utilities for comparing genomic features. *Bioinformatics*, 26, 841–842. [in Eng.]
- Satam, H., Joshi, K., et al. (2023). Next-generation sequencing technology: current trends and advancements. *Biology*, 12, 997. [in Eng.]
- Shi, Y., & Pan, X. (2015). Population Genetic Diversity of Desert Shrubs under Climatic Stress. *J. Arid Environ.*, 117, 62–70. [in Eng.]
- Sokolov, A. I., Ivanov, N. N., & Belyaeva, L. V. (1980). Analiz alle'noi variatsii u aridnykh rastenii [Analysis of allelic variation in arid plants]. *Botanicheskii zhurnal SSSR [Botanical Journal of the USSR]*, 65, 1124–1132. [in Russ.]
- Soskov, Yu. I. (1988). Geneticheskie kharakteristiki pustynnoi flory [Genetic Characteristics of Desert Flora]. *Zhurnal rastenievodstva Kazakhstana [Journal of Plant Science of Kazakhstan]*, 3, 45–51. [in Russ.]
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123, 585–595. [in Eng.]
- Wickham, H. (2011). ggplot2. *Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat.*, 3, 180–185. [in Eng.]
- Xie, Y., Zhang, C., et al. (2025). A near-complete genome assembly of cucumber line 6457 and identification of candidate gene controlling pedicel length. *Hortic. Res.*, 12, uhaf222. [in Eng.]
- Zhakupbekov, Y. K., Tileubergenova, M. M., & Beketova, B. S. (2023). Using LD decay to assess genetic diversity in arid land species: Case study of *C. leucocladum*. *Asian J. Plant Sci.*, 22, 1765–1775. [in Eng.]