

doi 10.18699/vjgb-26-16

Морфологический и молекулярно-генетический анализ полиморфизма рода *Iris* L. в Республике Башкортостан и Оренбургской области

Э.А. Аухадиева¹, А.Г. Блинов², Е.И. Вшивцева^{2, 4} , З.Х. Шигапов³, А.Р. Ишбирдин⁵, Я.М. Голованов³, А.В. Крюкова³

¹ Уфимский научно-исследовательский институт медицины труда и экологии человека, Уфа, Россия

² Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

³ Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

⁴ Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

⁵ Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия

 evsivceva4@gmail.com

Аннотация. *Iris* L. (Iridaceae Juss.) – это космополитный род, включающий от 200 до 340 видов, распространенных по всему Северному полушарию. Хотя *Iris* является самой разнообразной группой в семействе Iridaceae, существует множество неопределенностей относительно его таксономического состава и систематики. Цель настоящего исследования – поиск молекулярных маркеров и таксономически значимых морфологических признаков генеративной и вегетативной сферы и оценка их информативности для выявления филогенетического родства представителей рода *Iris*. Образцы ирисов взяты из природных популяций Республики Башкортостан и Оренбургской области, а также получены из ботанических садов Санкт-Петербурга, Бонна, Байройта и Брно. В результате построения структуры изменчивости морфометрических показателей 11 видов найдено 10 таксономических индикаторов, общих для анализируемых таксонов и характеризующихся относительно низкими общей и согласованной изменчивостью: длина и ширина наружных долей околоцветника, длина и ширина внутренних долей околоцветника, длина тычиночной нити, пыльника и пестика, ширина плода, а также длина и ширина семени. Установлены нуклеотидные последовательности *trnL-trnF* фрагментов хлоропластной ДНК для 13 образцов четырех видов дикорастущей флоры Республики Башкортостан и Оренбургской области: *Iris pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link., *I. pseudacorus* L., *I. sibirica* L. Полученные последовательности были использованы для построения филогенетического дерева совместно с *trnL-trnF* последовательностями еще семи видов ирисов, извлеченных из базы данных. На филогенетическом древе формируется пять групп (кластеров): 1) *I. pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link; 2) *I. pseudacorus* L., *I. setosa* Pall. ex Link; 3) *I. lactea* Pall.; 4) *I. sibirica* L., *I. sanguinea* Hornem.; 5) *I. spuria* L., *I. xanthospuria* Mathew & Baytop., *I. foetidissima* L., *I. sintenisii* Janka. Выявленные кластеры по составу входящих в них видов практически полностью совпадают с кластерами, обнаруженными при морфологическом анализе. Для подтверждения полученных результатов проведен филогенетический анализ интересующих видов еще на двух хлоропластных последовательностях, доступных в базе данных: *matK* и *trnS-trnG*. Кластеризация исследованных видов на *trnS-trnG* и *matK* полностью совпадает с кластеризацией на *trnL-trnF*. Таким образом, можно констатировать, что выявленные для родового комплекса *Iris* морфологические признаки демонстрируют значимую диагностическую ценность при проведении таксономических исследований.
Ключевые слова: *Iris*; таксономия; таксономические индикаторы; нуклеотидные последовательности; *trnL-trnF* последовательность хлоропластной ДНК; филогенетическое древо

Для цитирования: Аухадиева Э.А., Блинов А.Г., Вшивцева Е.И., Шигапов З.Х., Ишбирдин А.Р., Голованов Я.М., Крюкова А.В. Морфологический и молекулярно-генетический анализ полиморфизма рода *Iris* L. в Республике Башкортостан и Оренбургской области. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(1):146-156. doi 10.18699/vjgb-26-16

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке государственного бюджетного проекта FWNR-2022-0016.

Morphological and molecular genetic analysis of the genus *Iris* L. polymorphism in the Republic of Bashkortostan and the Orenburg Region

E.A. Aukhadieva¹, A.G. Blinov², E.I. Vshivtseva^{2, 4} , Z.Kh. Shigapov³, A.R. Ishbirdin⁵, Ya.M. Golovanov³, A.V. Kryukova³

¹ Ufa Research Institute of Occupational Health and Human Ecology, Ufa, Russia

² Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

³ South-Ural Botanical Garden-Institute – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

⁴ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

⁵ Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia

 evsivceva4@gmail.com

Abstract. *Iris* is a cosmopolitan genus comprising 200 to 340 species distributed throughout the Northern Hemisphere. Although *Iris* is the most diverse group in the family Iridaceae, there are many uncertainties regarding its taxonomic composition and systematics. The aim of this study was to search for taxonomically significant morphological characters of the generative and vegetative spheres and molecular markers with subsequent assessment of their informativeness in identifying phylogenetic relationships and compliance with the most relevant modern classification systems of the genus *Iris*. As a result of constructing the structure of variability of morphometric parameters of 11 species, 10 taxonomic indicators were identified that were common to the analyzed taxa and were characterized by relatively low total and coordinated variability: length and width of the outer perianth lobes, length and width of the inner perianth lobes, length of the filament, anther and pistil, fruit width, as well as seed length and width. Nucleotide sequences of *trnL-trnF* fragments of chloroplast DNA were established for 13 samples of four species of wild flora of the Republic of Bashkortostan and the Orenburg Region: *Iris pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link., *I. pseudacorus* L., *I. sibirica* L. The obtained sequences were used to construct a phylogenetic tree together with *trnL-trnF* sequences of seven more iris species extracted from the database. The tree contained five clusters: (1) *I. pumila*, *I. scariosa*; (2) *I. pseudacorus*, *I. setosa* Pall. ex Link.; (3) *I. lactea* Pall.; (4) *I. sibirica*, *I. sanguinea* Hornem.; (5) *I. spuria* L., *I. xanthospuria* Mathew & Baytop., *I. foetidissima* L., *I. sintenisii* Janka. By the composition of their species, the identified clusters almost completely coincided with the clusters found during the morphological analysis. To confirm the obtained results, a phylogenetic analysis of the species of interest was performed on two more chloroplast sequences available in the database: *matK* and *trnS-trnG*. Clustering of the studied species on *trnS-trnG* and *matK* completely coincided with clustering on *trnL-trnF*. Thus, we can state that the morphological features identified for the *Iris* generic complex work in the taxonomic direction. The analysis also showed that *I. scariosa* from natural populations of the Republic of Bashkortostan and the Orenburg Region were identified correctly.

Key words: *Iris*; taxonomy; taxonomic indicators; nucleotide sequences; *trnL-trnF* chloroplast DNA sequence; phylogenetic tree

For citation: Aukhadieva E.A., Blinov A.G., Vshivtseva E.I., Shigapov Z.Kh., Ishbirdin A.R., Golovanov Ya.M., Kryukova A.V. Morphological and molecular genetic analysis of the genus *Iris* L. polymorphism in the Republic of Bashkortostan and the Orenburg Region. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(1):146-156. doi 10.18699/vjgb-26-16

Введение

Род *Iris* L. – самый крупный и космополитный в семействе Iridaceae, распространен в основном в умеренных зонах Северного полушария, включает от 200 до 340 видов (Dorofeeva, Zhurbenko, 2020). Несмотря на огромный прогресс в изучении рода *Iris*, все еще существует множество неопределенностей относительно его таксономического состава и систематики. Родовые границы ирисов спорны, и последние данные, по-видимому, говорят в пользу гораздо более узких границ (Crespo et al., 2015; Boltentkov et al., 2020). К тому же состав исследуемого рода периодически дополняется новыми описанными видами (Zhao, 1992; Mitic, 2002; Alexeeva, 2013), что чаще связано с морфологической изменчивостью и, как следствие, неоднократным описанием видов с широким ареалом (Болтенков и др., 2018).

Классификационные схемы рода *Iris* традиционно опираются на сравнительный анализ анатомо-морфологических и цитогенетических признаков (Доронькин, Красников, 1984; Mathew, 1989; Макаревич и др., 2001), дополняемый в последнее время данными молекулярно-биологических и биохимических исследований (Дорогина и др., 2012; Weber et al., 2020). Сложность заключается в том, что среди систематиков одинаково распространено как широкое, так и узкое понимание рода *Iris*. Единой, общепринятой классификации рода не существует, а наиболее популярные классификационные схемы (Родионенко, 1961; Mathew, 1989; Доронькин, 2006) различаются положением не только отдельных видов, но и более крупных систематических единиц – подродов и секций. Попытки разрешить противоречия с помощью современных методов зачастую дают неоднозначные результаты. Так, молекулярный RAPD-анализ И.Ф. Макаревич с коллегами (2001) показал большее соответствие системе Г.И. Родионенко (1961) в установлении филогенетических связей.

Исследования сибирских видов выявили неожиданные группировки: представители *Xyridion* и *I. sibirica* (*Limniris*) объединились в одну группу, тогда как *I. lactea* и *I. setosa* (*Limniris*) сформировали группу с представителями подрода *Iris*. Эти данные вступают в противоречие с существующими схемами, особенно в отношении полиморфного подрода *Limniris*. Отсутствие консенсуса по составу рода *Iris* среди современных исследователей требует проведения дальнейших комплексных исследований с целью уточнения филогенетических взаимоотношений видов, входящих в состав этого рода.

В литературе имеются публикации по использованию в биологии оценки структуры морфологической изменчивости для классификации морфологических признаков некоторых видов растений и животных по соотношению общей и согласованной изменчивости. Предложена классификация, объединяющая индикаторные признаки в четыре группы: эколого-биологические системные, биологические, генетические (таксономические) и экологические индикаторы (Ростова, 2002; Ишбирдин и др., 2005).

Эколого-биологические системные индикаторы характеризуются высокой общей и согласованной изменчивостью, сильной зависимостью от условий среды и способностью вызывать согласованные изменения всей морфосистемы организма (число бутонов, длина побега у *Cephalanthera rubra*, длина листовой пластинки у *Triticum aestivum* L.).

Биологические индикаторы обладают умеренной зависимостью от среды, низкой общей и высокой согласованной изменчивостью, определяют морфоструктуру растения (например, высоту побега, параметры листа у *C. rubra*, число метамеров вегетативной части годичного побега у *Helianthus annuus*).

Генетические (таксономические) индикаторы отличаются низкой общей и согласованной изменчивостью, высокой автономностью и слабой зависимостью от внешних усло-

вий (например, число листьев у *C. rubra*), являются наиболее информативными для таксономических исследований.

Экологические индикаторы проявляют сильное, относительно независимое варьирование, и их изменения слабо согласованы с общей системой организма, но они чувствительны даже к незначительным внешним воздействиям (например, число неразвитых цветков, признаки ветвления у *Rhinanthus* L.). Для таких видов, как *H. annuus* L., *C. rubra* L., *Panicum miliaceum* L. и ряда других цветковых растений, данные признаки уже обнаружены, для родового комплекса *Iris* корреляционный анализ морфологических признаков с целью выявления индикаторов проведен впервые.

Для установления филогенетических взаимоотношений видов рода *Iris* успешно применяются полиморфизмы ДНК в некодирующих регионах хлоропластного генома (Pleines et al., 2009). Среди наиболее часто используемых участков хлДНК – интрон *trnL* и межгенный спейсер *trnL-trnF*, а также другие вариабельные участки хлоропластного генома: межгенный спейсер *atpB-rbcL*, *trnS-trnG* и *trnH-psbA* (Козыренко и др., 2009; Болтенков и др., 2016).

Цель настоящей работы – поиск таксономически значимых морфологических признаков генеративной и вегетативной сферы и молекулярных маркеров с последующей оценкой их информативности при выявлении филогенетического родства и соответствия наиболее актуальным современным классификационным системам рода *Iris*.

Материалы и методы

Растительный материал. Объектами морфологических исследований были дикорастущие представители видов рода *Iris* (*I. pseudacorus* L., *I. sibirica* L., *I. pumila* L., *I. scariosa* Willd. ex Link), собранные в природных популяциях Республики Башкортостан и Оренбургской области и интродуцированные на коллекционном участке Южно-Уральского ботанического сада-института Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук в период 2019–2021 гг., а также виды, выращенные из семенного материала, полученного по делектусам из ботанических садов Санкт-Петербурга (*I. lactea* Pall., *I. setosa* Pall., *I. halophila* Pall.), Бонна (*I. sanguinea* Hornem., *I. spuria* L.), Байройта (*I. cartholiniae* Fomin) и Брно (*I. graminea* L.). Список исследованных видов, места сбора и географические координаты указаны в табл. 1.

В связи с большим количеством дискуссионных вопросов относительно таксономии видов рода *Iris* L. в настоящей работе мы ориентировались на классификации трех авторов: В. Mathew (1989), Г.И. Родионенко (1961, 2013) и В.М. Доронькина (2006).

Морфологический анализ. Морфометрические показатели были учтены у 25 растений каждого вида. Для оценки изменчивости проводили анализ следующих параметров: высота генеративного побега, длина и ширина листа, длина и ширина долей околоцветника, длина репродуктивных элементов (пестика и тычинки) – в фазе массового цветения, а также длина и ширина плодов и семян – после полного их созревания. Замеры морфометрических показателей побегов, цветков и плодов выполнены с помощью

линейки, семян – с применением микроскопа Levenhuk DTX 90 (Голубев, 1962). Стандартную статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программ MS Excel 2010 и IBM SPSS Statistics 21 (Зайцев, 1984; Доспехов, 1985). Рассчитывали средние арифметические значения, ошибку среднего арифметического значения, среднеквадратичное отклонение. Для оценки внутривидовой изменчивости морфологических признаков вычисляли коэффициент вариации (CV, %) (Зайцев, 1990).

Выполнено сравнение биометрических показателей растений на предмет статистической значимости их различий за 2019–2021 гг. вегетации. Величины исследуемых показателей были проверены на нормальность распределения по критерию Колмогорова–Смирнова. Для сравнения независимых выборок с нормальным распределением использован однофакторный дисперсионный анализ, а для выборок, не подчиняющихся закону нормального распределения, – критерий Краскела–Уоллиса. Анализ показал, что для всех исследуемых параметров различие незначимо при уровне значимости $W = 5\%$, что позволяет провести оценку структуры изменчивости морфологических признаков и классифицировать их по группам.

Структура изменчивости признаков построена по методу Н.С. Ростовской (2002) с применением программ MS Excel 2010 и IBM SPSS Statistics 21. Морфологические признаки скоординированы в пространстве общей (коэффициент вариации признака) и согласованной (усредненный по признаку «квадрат коэффициента корреляции») изменчивости. По индикаторной роли признаки распределены в три группы: таксономические (генетические), биологические и эколого-биологические системные.

Выделение суммарной ДНК, ПЦР амплификация и установление нуклеотидных последовательностей и филогенетический анализ. Выделение суммарной ДНК производили с помощью набора DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Германия) согласно протоколу производителя. Для выделения ДНК использовали 50–100 мг высушенных листьев, полученных с растений каждого образца. Количество и качество выделенной ДНК определяли с помощью спектрофотометра NanoDrop2000 (Thermo Scientific, США) и электрофоретического разделения в 1 % агарозном геле, содержащем бромистый этидий (0.5 мг/мл) в 1хТАЕ.

ПЦР-амплификацию осуществляли, как описано в работе (Makarevich et al., 2003), с праймерами, специфичными для *trnL/trnF* последовательностям хлоропластных генов: *trnL* (5'-CGAAATCGGTAGACGCTACG-3'); *trnF* (5'-ATTTGAACTGGTGACACGAG-3').

Реакцию проводили в объеме 20 мкл с использованием BioMaster LR HS-PCR-Color (“Biolabmix”, Россия) в присутствии 10 пмоль каждого праймера и 30 нг суммарной ДНК. Полученные ПЦР-фрагменты разделяли в 1 % агарозном геле и выделяли из геля с помощью QIAquick Gel Extraction Kit (QIAGEN), а затем секвенировали. Реакции секвенирования выполняли с использованием 200 нг ДНК фрагмента и набора BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Thermo Scientific) на генетическом анали-

Таблица 1. Образцы ирисов, собранных в природных популяциях, места и географические координаты сборов

Вид	Место сбора материала	Географические координаты
<i>I. pseudacorus</i>	Россия, Республика Башкортостан, Кушнаренковский район, д. Ильмурзино	54.952323 с. ш., 55.811026 в. д.
	Россия, Республика Башкортостан, Кушнаренковский район, д. Тарабердино	55.092243 с. ш., 55.418299 в. д.
	Россия, Республика Башкортостан, Демский район г. Уфы, д. Романовка	54.736672 с. ш., 55.834274 в. д.
<i>I. sibirica</i>	Россия, Республика Башкортостан, г. Бирск	55.454523 с. ш., 55.537686 в. д.
	Россия, Республика Башкортостан, г. Агидель	55.844276 с. ш., 53.935868 в. д.
<i>I. scariosa</i>	Россия, Республика Башкортостан, Хайбуллинский район, Таштугайские горы	51.910798 с. ш., 58.494056 в. д.
	Россия, Оренбургская область, Кувандыкский район, д. Рамазаново	51.526943 с. ш., 57.446162 в. д.
	Россия, Оренбургская область, Светлинский район, пос. Тобольский	51.430173 с. ш., 61.164358 в. д.
<i>I. pumila</i> (желтые цветки)	Россия, Республика Башкортостан, Куюргазинский район, д. Лена	52.802508 с. ш., 55.603231 в. д.
<i>I. pumila</i> (синие цветки)	Россия, Республика Башкортостан, Куюргазинский район, д. Лена	52.802508 с. ш., 55.603231 в. д.
<i>I. pumila</i> (желтые цветки)	Россия, Республика Башкортостан, Куюргазинский район, с. Якшимбетово	52.578021 с. ш., 55.654848 в. д.
<i>I. pumila</i> (синие цветки)	Россия, Республика Башкортостан, Куюргазинский район, с. Якшимбетово	52.578021 с. ш., 55.654848 в. д.
<i>I. pumila</i> (желтые цветки)	Россия, Оренбургская область, Переволоцкий район, с. Рычковка	51.721765 с. ш., 54.523130 в. д.

затаре ABI 3130XL (Applied Biosystems, США) в Центре геномики СО РАН (<http://www.niboch.nsc.ru/doku.php/corefacility>). Нуклеотидные последовательности фрагментов *trnL-trnF* хлоропластной ДНК представлены в GenBank (№ PV335670–PV335682).

Для выполнения филогенетического анализа были использованы *trnL-trnF* последовательности хлоропластной ДНК ирисов, извлеченные из базы данных GenBank и полученные в настоящей работе. Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с использованием программы MAFFT v7.312 (Kato, Standley, 2013). Выбор модели нуклеотидных замен осуществлялся с помощью Байесовского информационного критерия. Построение филогенетического дерева выполняли по методу максимального правдоподобия с использованием модели Джукса–Кантора в программе IQ-tree (Trifunopoulos et al., 2016). Достоверность построенного дерева проверяли методом Bootstrap с количеством повторений, равным 1000.

Результаты

Анализ морфометрических параметров

Морфологические данные проанализированы за три года исследований. Проведено сравнение биометрических показателей на предмет статистической значимости их различий по годам. Анализ показал, что для всех исследуемых

параметров различие незначимо при уровне значимости $W = 5 \%$, что позволяет провести оценку структуры изменчивости морфологических признаков по соотношению общей и согласованной изменчивости и классифицировать их по группам. Обобщенные морфометрические параметры исследуемых видов приведены в табл. 2.

Анализ варибельности морфометрических параметров видов рода *Iris* выявил следующие закономерности:

1. Наибольший уровень изменчивости характерен для длины листовой пластинки (CV достигает 20.7 %) и высоты генеративных побегов (CV до 16.7 %).
2. Наиболее стабильные показатели – ширина внутренних долей околоцветника (CV = 2.2–5.3 %) и длина пестика (CV = 0.8–3.4 %), демонстрирующие наименьший разброс значений коэффициента вариации.
3. В характеристиках плодов и семян наблюдаются более высокая варибельность длины плода (CV до 9.4 %), по сравнению с его шириной (CV до 5.8 %), и умеренная изменчивость размеров семян (CV в диапазоне 0.9–5.9 %).

Морфологические признаки скоординированы в пространстве общей (коэффициент вариации признака) и согласованной (усредненный по признаку «квадрат коэффициента корреляции») изменчивости. Составлены графики по структуре изменчивости морфологических признаков. На рис. 1 в качестве примера показана структура изменчивости для *I. pseudacorus*. Структуры изменчивости для

Таблица 2. Обобщенные морфометрические параметры видов рода *Iris* (2019–2021 гг.)

Параметр	Диапазоны значений (min–max)	Коэффициенты вариации (CV, %)
Надземные побеги		
Высота генеративного побега, см	9.0–97.5	8.5–16.7
Длина листа, см	7.1–97.2	6.8–20.7
Ширина листа, см	0.5–1.9	4.1–10.9
Цветок		
Длина наружных долей, см	4.0–6.1	1.4–4.2
Ширина наружных долей, см	1.1–3.3	0.8–6.0
Длина внутренних долей, см	1.0–5.1	1.6–6.7
Ширина внутренних долей, см	0.2–2.2	2.2–5.3
Длина тычиночной нити, см	1.1–1.6	1.4–3.8
Длина пыльника, см	1.1–2.0	1.2–5.0
Длина пестика, см	2.8–4.4	0.8–3.4
Плоды и семена		
Длина плода, см	3.3–6.3	3.1–9.4
Ширина плода, см	1.0–2.1	0.7–5.8
Длина семени, см	0.4–0.8	0.9–4.5
Ширина семени, см	0.2–0.8	1.2–5.9

I. sibirica, *I. sanguinea*, *I. setosa*, *I. halophila*, *I. graminea*, *I. carthaliniae*, *I. spuria*, *I. pumila*, *I. scariosa*, *I. lactea* приведены в Приложении¹.

В настоящем исследовании по индикаторной роли рассматриваемые признаки распределены в три группы: таксономические (генетические), биологические и эколого-биологические (см. рис. 1). В результате построения структуры изменчивости выявлено 10 таксономических индикаторов, общих для анализируемых таксонов и характеризующихся относительно низкими общей (CV = 0.8–6.0 %) и согласованной ($r_m^2 = 0.005–0.078$) изменчивостью: длина и ширина наружных долей околоцветника, длина и ширина внутренних долей околоцветника, длина тычиночной нити, пыльника и пестика, ширина плода, а также длина и ширина семени.

Для установления родства исследуемых представителей рода *Iris* проведен кластерный анализ (иерархическая классификация, метод Варда) и построена дендрограмма различия-сходства видов по выявленным диагностическим маркерам (рис. 2). Виды на дендрограмме формируют шесть кластеров:

1. *I. carthaliniae*, *I. halophila*, *I. spuria*, представители подрода *Xyridion* (Родионенко, 1961) или *Limniris* (Mathew, 1989);
2. *I. lactea*, подрод *Limniris* (Родионенко, 1961; Mathew, 1989) или *Eremiris* (Доронькин, 2006);
3. *I. sibirica*, *I. sanguinea*, подрод *Limniris*;
4. *I. pumila*, *I. scariosa*, подрод *Iris*;
5. *I. graminea*, подрод *Xyridion* или *Limniris*;
6. *I. pseudacorus*, *I. setosa*, подрод *Limniris*.

¹ Приложение см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx10.pdf>

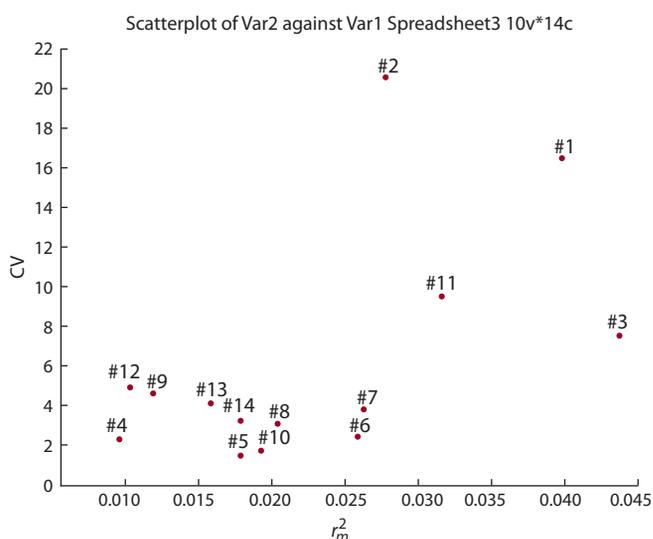


Рис. 1. Структура изменчивости морфологических признаков *I. pseudacorus*.

По оси абсцисс – согласованная изменчивость; по оси ординат – общая изменчивость. 1 – высота генеративного побега; 2 – длина листа; 3 – ширина листа; 4 – длина наружных долей околоцветника; 5 – ширина наружных долей околоцветника; 6 – длина внутренних долей околоцветника; 7 – ширина внутренних долей околоцветника; 8 – длина тычиночной нити; 9 – длина пыльника; 10 – длина пестика; 11 – длина плода; 12 – ширина плода; 13 – длина семени; 14 – ширина семени.

Молекулярно-филогенетический анализ видов рода *Iris*

В ходе проведенной работы установлены нуклеотидные последовательности *trnL-trnF* фрагментов хлоропластной ДНК для 13 образцов четырех видов ирисов: *I. pumila*, *I. pseudacorus*, *I. sibirica*, *I. scariosa*. Эти последовательности были использованы для построения филогенетиче-

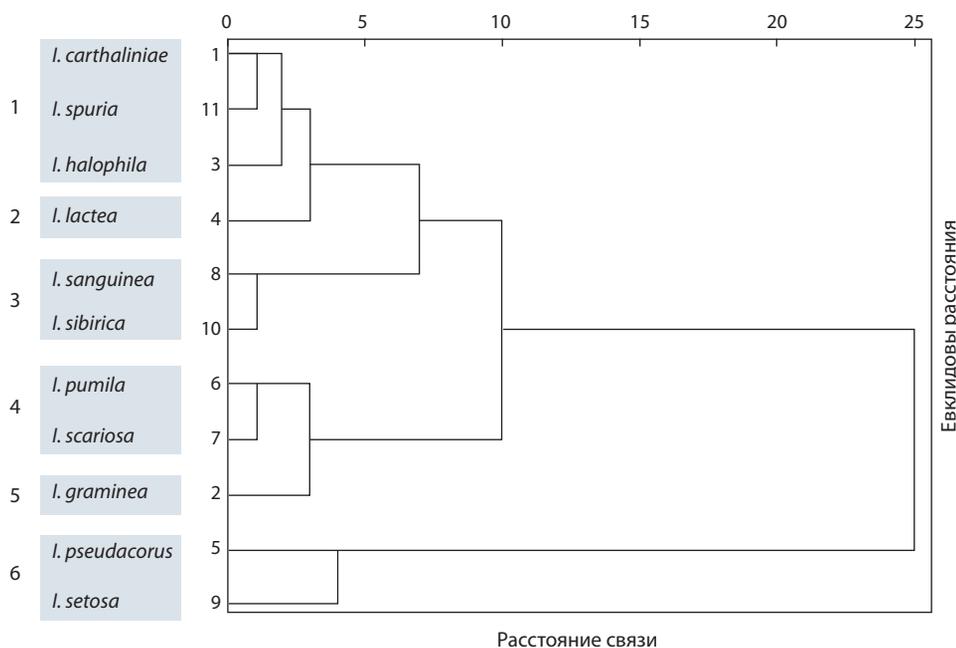


Рис. 2. Дендрогрaмма различия-сходства видов рода *Iris* по таксономическим индикаторам.

ского дерева совместно с *trnL-trnF* последовательностями еще семи видов ирисов, извлеченных из базы данных: *I. setosa*, *I. lactea*, *I. sanguinea*, *I. spuria*, *I. xanthosporia* Mathew & Baytop., *I. foetidissima* L., *I. sintenisii* Janka. Были проанализированы *trnL-trnF* последовательности из 63 образцов 11 видов. Полученное филогенетическое дерево представлено на рис. 3. Места сбора исследованных образцов ирисов отмечены на древе.

На древе присутствует пять кластеров:

1. *I. spuria*, *I. xanthosporia*, *I. sintenisii*, *I. foetidissima*;
2. *I. lactea*;
3. *I. sibirica* и *I. sanguinea*;
4. *I. pumila* и *I. scariosa*;
5. *I. pseudacorus* и *I. setosa*.

Данные кластеры по составу входящих в них видов практически полностью совпадают с кластерами, обнаруженными при морфологическом анализе (см. рис. 2).

Для подтверждения полученных результатов мы провели филогенетический анализ интересующих нас видов ирисов с использованием еще двух хлоропластных последовательностей, *matK* и *trnS-trnG*, доступных в базе данных NCBI. Дендрогрaмма, полученная с использованием последовательности *matK*, показала разделение образцов на пять групп, сходных с группировкой для последовательности *trnL-trnF* (рис. 4):

1. *I. spuria* и *I. halophila*;
2. *I. lactea*;
3. *I. sibirica* и *I. sanguinea*;
4. *I. pumila* и *I. scariosa*;
5. *I. pseudacorus* и *I. setosa*.

Однако есть небольшие различия между деревьями, полученными с помощью *trnL-trnF* и *matK*. При использовании последовательностей *matK* и *trnL-trnF* не подтверждены видовые различия в парах *I. pumila/I. scariosa*,

I. sibirica/I. sanguinea и *I. halophila/I. spuria*. А виды *I. pseudacorus* и *I. setosa* достоверно отличались друг от друга. Если межпопуляционные различия *trnL-trnF* последовательностей обнаружены только у двух видов, *I. scariosa* и *I. setosa*, то в случае *matK* последовательностей такие различия присутствуют у большего количества видов: *I. setosa*, *I. pseudacorus*, *I. sibirica*, *I. sanguinea*, *I. lactea*. Возможно, они присутствуют и у видов *I. pumila* и *I. scariosa*, но в базе данных мы обнаружили только три последовательности гена *matK* этих видов.

Информации о *trnS-trnG* последовательностях в базе данных меньше, чем о двух предыдущих. На рис. 5 представлено дерево, построенное на *trnS-trnG* последовательностях. На нем присутствуют 4 из 5 кластеров, полученных на предыдущих деревьях: 1) *I. lactea*; 2) *I. sibirica* и *I. sanguinea*; 3) *I. pumila* и *I. scariosa*; 4) *I. pseudacorus* и *I. setosa*. Пятый кластер отсутствует, потому что *trnS-trnG* последовательностей *I. spuria* и *I. halophila* в базе данных нет. Детально останавливаться на анализе *trnS-trnG* дерева мы не будем по причине малочисленности образцов некоторых видов. Однако основной вывод очевиден: кластеризация исследованных видов на *trnS-trnG* полностью совпадает с таковой на *trnL-trnF*- и *matK*-деревьях.

Обсуждение

Морфометрические параметры

Сравнительный анализ морфометрических параметров исследуемых видов с литературными данными (Волкова, 2010) выявил высокую степень соответствия показателей надземной части у большинства видов, с незначительными отклонениями у некоторых видов. Обнаруженные отличия, предположительно, обусловлены спецификой условий культивирования, что подтверждается, в част-



Рис. 3. Филогенетическое древо, построенное на основе *trnL-trnF* последовательностей хлДНК ирисов с использованием метода ML.

Здесь и на рис. 4 и 5: места сборов и номера нуклеотидных последовательностей из базы данных GenBank отмечены на древе.

ности, влиянием амплитуды температур на изменчивость морфометрических параметров генеративного побега и листа у *I. pumila* из популяций Нижнего Поволжья и Южного Урала (Кашин и др., 2022).

По строению и морфометрии околоцветника виды разделены на условные группы: 1) с длинными узкими долями (*I. carthaliniae*, *I. halophila*, *I. spuria*, *I. graminea*, *I. lactea*); 2) с крупными наружными и редуцированными внутренними долями (*I. pseudacorus*, *I. setosa*); 3) с крупными широкими долями (*I. sibirica*, *I. sanguinea*); 4) с долями средних размеров (*I. pumila*, *I. scariosa*), что свидетельствует о высокой степени достоверности и обоснованности современных классификаций рода.

Сравнительный анализ морфометрических характеристик плодов и семян *Iris* из природных популяций Республики Башкортостан и Оренбургской области с литературными данными иных регионов (Алексеева, 2020) выявил умеренный географический полиморфизм. По размерам семян наиболее мелкие семена характерны для популяций *I. sibirica* (Саратовская область), *I. halophila* и *I. pumila*

(Волгоградская область); крупносемянная форма отмечена у *I. pseudacorus* (Приморский край). По параметрам плодов незначительное уменьшение наблюдается у *I. setosa*, *I. graminea*, *I. spuria* и *I. pumila* (Белгородская область). Обнаруженная незначительная вариабельность размеров, а также пигментации репродуктивных структур отражает микропопуляционную дифференциацию видов и локальные адаптивные реакции на условия произрастания, обеспечивающие их успешное воспроизводство в разнообразных условиях среды.

Коэффициент вариации морфологических признаков служит полезным инструментом для предварительной оценки стабильности морфологических характеристик, однако судить о таксономической значимости признаков исключительно по коэффициенту вариации неверно. Но таксономические решения должны основываться на синтезе морфологических, генетических и экологических данных. Для рода *Iris* это особенно актуально из-за его полиморфизма и склонности к гибридизации. Метод выявления таксономических признаков, предложенный

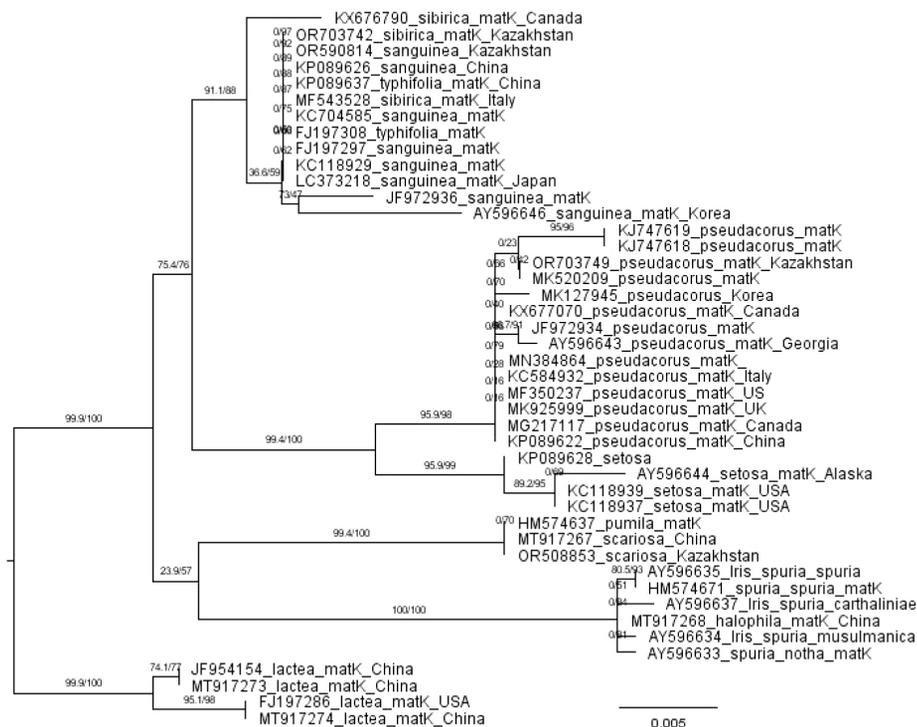


Рис. 4. Филогенетическое древо, построенное на основе *matK* последовательностей хлДНК ирисов с использованием метода ML.

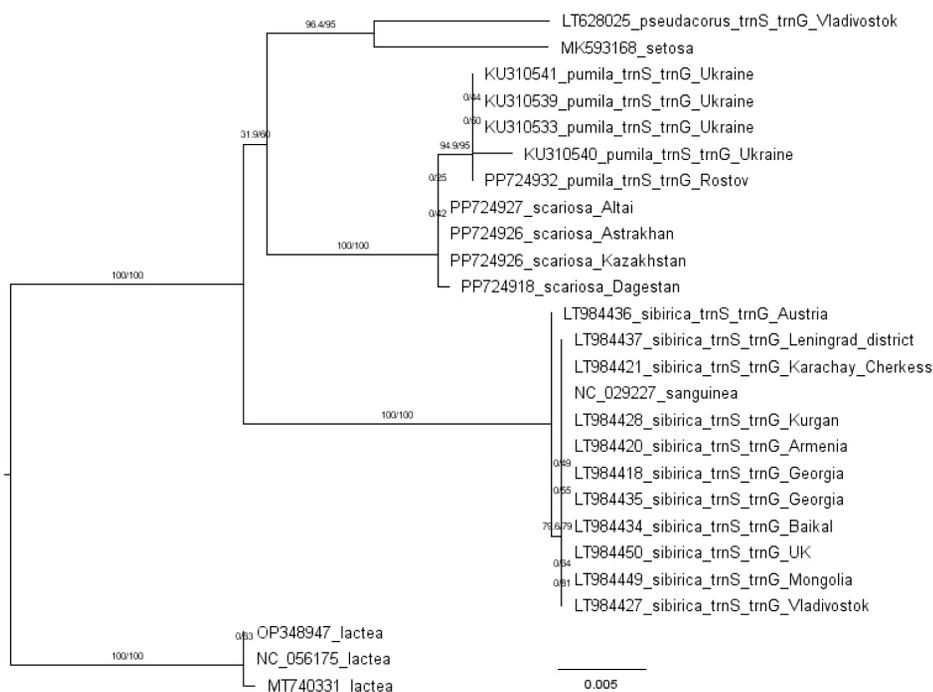


Рис. 5. Филогенетическое древо, построенное на основе *trnS-trnG* последовательностей хлДНК ирисов с использованием метода ML.

Н.С. Ростовской (2002), основан на анализе корреляционных плеяд – групп взаимосвязанных морфологических признаков, который находит устойчивые связи между признаками. Метод помогает отличить консервативные таксономические признаки от экологически зависимых.

Следует отметить, что *I. scariosa* характеризуется высокой изменчивостью морфологических признаков, особенно, как и близкородственный *I. pumila*, в окраске цветка. Вид описан с самой западной окраины своего основного ареала по экземпляру Палласа, собранному им восточнее

Волги. Встречается преимущественно в северо-западной части Прикаспийской низменности и Восточном Предкавказье; эндемичный прикаспийский европейско-кавказский вид (Красная книга..., 2024).

Таксономическое положение близких видов *I. scariosa* и *I. glaucescens* Bunge вызывает определенные трудности. Оба вида либо синонимизируются, либо рассматриваются в качестве отдельных видов (Цвелев, 1979; Алексеева, 2020), при этом приоритетным видом является *I. scariosa*. *I. glaucescens* описан в Средней Азии. Вид представлен немногочисленными популяциями, встречающимися в России на границе ареала на юге Западной Сибири. За пределами России он известен в Северо-Восточном Казахстане, в Северо-Западных районах Монголии и Китая (Алексеева, 2020). На Южном Урале наблюдается схожая тенденция: в Республике Башкортостан *I. scariosa* включен в региональную Красную книгу (Красная книга..., 2021–2024), а в соседней Челябинской области приводится *I. glaucescens* (Куликов, 2005). Таким образом, таксономическое разграничение этих близких видов вызывает трудности. В литературе имеются подтвержденные молекулярным, морфологическим и палиноморфологическим анализами данные, что *I. glaucescens*, а также *I. timofejewii* и *I. curvifolia* – синонимы *I. scariosa* (Boltenkov, Artyukova, 2024).

Как следует из дендрограммы различия-сходства видов по выявленным диагностическим маркерам наиболее тесная филогенетическая связь обнаруживается между парами видов: *I. carthaliniae* и *I. spuria*; *I. sibirica* и *I. sanguinea*; *I. pumila* и *I. scariosa*. Родство их очевидно и по габитусу растений. Так, пара *I. carthaliniae* и *I. spuria* – это высокорослые растения, имеют длинные корневища с утолщенными звеньями, мощные, ветвистые стебли, широкие мечевидные листья, многоцветковые соцветия (3–5 цветков). Пара *I. sibirica* и *I. sanguinea* – среднерослые ирисы, имеют короткие корневища с узкими звеньями, полые, слабоветвящиеся стебли, узкие линейные листья в прикорневых куртинах, малоцветковые соцветия (2–3 цветка). Пара *I. pumila* и *I. scariosa* – низкорослые растения с толстыми ползучими корневищами, несут очень короткие стебли, широколинейные или ланцетные листья в прикорневом пучке, крупные (относительно размера растения), немногочисленные цветки (1–2), расположенные близко к земле.

Молекулярно-филогенетический анализ видов рода *Iris*

Результаты морфологического анализа показали, что *I. sibirica* и *I. sanguinea* очень близки друг другу, этот факт был подтвержден результатами молекулярно-филогенетического анализа. Более того, согласно полученным данным, мы можем предположить, что *I. sibirica* и *I. sanguinea* являются одним видом, поскольку *trnL-trnF* последовательности всех проанализированных образцов этих видов идентичны, вне зависимости от места сбора. К такому выводу, проанализировав ряд морфологических признаков и используя молекулярно-филогенетические данные, ранее приходили и другие исследователи (Boltenkov et al., 2020).

Очень схожая ситуация во второй паре близкородственных видов – *I. pumila* и *I. scariosa*. У всех проанализированных образцов *I. pumila* как с желтыми, так и с фиолетовыми цветками *trnL-trnF* последовательности идентичны. Вид полихромен и характеризуется цветовым полиморфизмом, что определяется нормой реакции особей на условия внешней среды (Кашин и др., 2022), и вариации окраски долей околоцветника не связаны с молекулярно-генетическим полиморфизмом популяций.

У *I. scariosa* выявлено три варианта последовательностей. Первый вариант (из Республики Дагестан) абсолютно идентичен *trnL-trnF* последовательности *I. pumila*, что, скорее, указывает на то, что это *I. pumila*. Два других варианта отличаются от *I. pumila* заменой нескольких нуклеотидов. Вторым вариантом *I. scariosa* обнаружен у образцов из Республики Казахстан и Республики Алтай, а третий вариант – у образцов из Республики Башкортостан и Оренбургской области; последние два варианта отличаются друг от друга лишь одной нуклеотидной заменой. Таким образом, сравнительный анализ некодирующих последовательностей *trnL-trnF* района хлоропластной ДНК *I. scariosa* из природных популяций, а также анализ литературных данных демонстрируют, что в Республике Башкортостан и Оренбургской области данный вид надежно идентифицирован.

Совершенно другая ситуация в третьей паре родственных видов – *I. setosa* и *I. pseudacorus*. Прежде всего, это явно два разных, хотя и близкородственных, вида, что хорошо видно на филогенетическом древе и ранее было отмечено другими исследователями (Choi, Lee, 2024). А вот относительно внутривидовой вариативности эти виды различаются. Все исследованные образцы *I. pseudacorus* показывают идентичные *trnL-trnF* последовательности, а пять проанализированных образцов *I. setosa* продемонстрировали наличие в них двух типов *trnL-trnF* последовательностей, причем все образцы были взяты либо в Китае, либо в Корею. *I. setosa* гетерогенен и таксономически достаточно четко отграничен от других видов, в связи с чем из его состава выделены новые виды и внутривидовые таксоны (Илюшко и др., 2001). Н.Б. Алексеева (2013) пришла к выводу, что полиморфный комплекс *I. setosa* состоит из отличающихся по морфологии и экологии пяти видов. Конечно, в данном случае необходимо проанализировать больше фактического материала.

Все пять *trnL-trnF* последовательностей *I. lactea* идентичны друг другу, независимо от их места произрастания. *Iris* Linnaeus ser. Lacteae Doronkin (Доронкин, 1990) включает виды, распространенные в умеренных азиатских регионах Северного полушария (Родионенко, 2006; Boltenkov, 2018). Первоначально *I. lactea* был отнесен в состав подрода *Limniris*, секция *Limniris* (Родионенко, 1961; Mathew, 1989), затем в состав подрода *Eremiris*, секция *Haloiris* (Доронкин, 2006). Впоследствии он стал рассматриваться в составе отдельного рода *Eremiris* (Родионенко, 2006), но это не согласуется с мнением С.А. Уилсона (2011), основанным на его молекулярно-генетических исследованиях. Долгое время считалось, что серия Lacteae

Doronkin представлена только одним полиморфным видом, однако молекулярные исследования подтвердили филогенетическое разветвление как минимум в трех линиях, соответствующих таксонам *I. lactea*, *I. oxypetala* и *I. tibetica* (Boltenkov et al., 2018).

Заключение

На основе проведенной оценки структуры морфологической изменчивости представителей рода *Iris* выявлено 10 таксономических индикаторов: длина и ширина наружных долей околоцветника, длина и ширина внутренних долей околоцветника, длина тычиночной нити, пыльника и пестика, ширина плода, а также длина и ширина семени.

Установление филогенетических взаимоотношений исследуемых видов по обнаруженным таксономическим индикаторам и проведенному молекулярно-филогенетическому анализу на основе *trnL-trnF*, *matK* и *trnS-trnG* хлоропластной ДНК позволило объединить исследованные виды ирисов в несколько филогенетических групп.

Таким образом, можно констатировать, что морфологический и молекулярно-филогенетический анализы показывают одинаковые результаты относительно анализа филогении исследованных видов рода *Iris*, из чего следует, что выявленные морфологические индикаторы вполне определенно демонстрируют таксономическую достоверность.

Список литературы / References

Алексеева Н.Б. О видах рода *Iris* L. (Iridaceae) из родства *Iris setosa* Pall. ex Link. *Turczaninowia*. 2013;16(2):13-29
[Alexeeva N.B. On the taxa of *Iris setosa* Pall. ex Link affinity (Iridaceae). *Turczaninowia*. 2013;16(2):13-29 (in Russian)]

Алексеева Н.Б. Ирисы – *Iris* L. (Iridaceae Juss.) России. СПб.: Пер- вый ИПХ, 2020
[Alexeeva N.B. *Iris* L. (Iridaceae Juss.) in the Russia. St. Petersburg, 2020 (in Russian)]

Болтенков Е.В., Артюкова Е.В., Козыренко М.М. Дивергенция видов серии *Lacteae* рода *Iris* (Iridaceae) в России и сопредельных странах на основе анализа хлоропластной ДНК. *Генетика*. 2016; 52(5):579-589. doi 10.7868/S0016675816040032
[Boltenkov E.V., Artyukova E.V., Kozyrenko M.M. Species divergence in *Iris* series *Lacteae* (Iridaceae) in Russia and adjacent countries based on chloroplast DNA sequence data. *Russ J Genet*. 2016; 52(5):507-516. doi 10.1134/S1022795416040037]

Болтенков Е.В., Артюкова Е.В., Козыренко М.М. Таксономическое исследование рода *Iris* (Iridaceae): морфологические и молекулярные данные. В: Ботаника в современном мире. Т. 1. Махачкала, 2018;13-16. Доступно: https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_RBO/XIV_RBO_Proceedings_T1.pdf
[Boltenkov E.V., Artyukova E.V., Kozyrenko M.M. A taxonomic study of the genus *Iris* (Iridaceae): morphological and molecular data. In: Botany in the Contemporary World. V. 1. Mahachkala, 2018;13-16. Available: https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_RBO/XIV_RBO_Proceedings_T1.pdf (in Russian)]

Волкова Г.А. Итоги интродукции природных видов рода *Iris* L. на европейском Севере. В: Ботанические сады. Проблемы интродукции. Томск, 2010;274:127-129
[Volkova G.A. The results of introduction of natural species of the *Iris* L. genus in northern Europe. In: Botanical Gardens: Issues of Introduction. Tomsk, 2010;274:127-129 (in Russian)]

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж, 1962

[Golubev V.N. Fundamentals of Biomorphology of Herbaceous Plants in the Central Forest-steppe. Voronezh, 1962 (in Russian)]

Дорогина О.В., Доронькин В.М., Селюткина И.Ю., Конищенко Е.С. Структура рода *Iris* L. (Iridaceae Juss.) азиатской России, выявленная SDS-электрофорезом запасных белков семян. *Turczaninowia*. 2012;15(4):76-81
[Dorogina O.V., Doronkin V.M., Selyutina I.Yu., Konichenko E.S. Structure of the genus *Iris* L. (Iridaceae Juss.) in Asiatic Russia, revealed by SDS-electrophoresis of seed storage proteins. *Turczaninowia*. 2012;15(4):76-81 (in Russian)]

Доронькин В.М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*. 1990;75(3):409-416
[Doronkin V.M. The synopsis of Siberian species of the genus *Iris* (Iridaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 1990;75(3):409-416 (in Russian)]

Доронькин В.М. Система рода *Iris* L. (Iridaceae Juss.) Азиатской России. В: Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее. Новосибирск, 2006;101-103
[Doronkin V.M. Taxonomy of the genus *Iris* L. (Iridaceae Juss.) in Asian Russia. In: Role of Botanical Gardens in the Preservation of Vegetation Diversity in Asian Russia: the Present and the Future. Novosibirsk, 2006;101-103 (in Russian)]

Доронькин В.М., Красников А.А. Цитотаксономическое исследование сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*. 1984;69(5):683-685
[Doronkin V.M., Krasnikov A.A. Cytotaxonomic studies in some Siberian species of the genus *Iris* (Iridaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 1984;69(5):683-685 (in Russian)]

Доронькин В.М., Байков К.С. Моделирование филогенетических связей сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae) по методу SYNAP. *Turczaninowia*. 2004;7(2):45-57
[Doronkin V.M., Baikov K.S. Modeling phylogenetic relationships of Siberian species of the genus *Iris* (Iridaceae) using SYNAP method. *Turczaninowia*. 2004;7(2):45-57 (in Russian)]

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1985
[Dospikhov B.A. Methodology of Field Experiments (with the Basics of Statistical Processing of Research Results). Moscow, 1985 (in Russian)]

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984
[Zaitsev G.N. Mathematical Statistics in Experimental Botany. Moscow, 1984 (in Russian)]

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990
[Zaitsev G.N. Mathematics in Experimental Botany. Moscow, 1990 (in Russian)]

Илюшко М.В., Каратавцев Ю.Ф., Журавлев Ю.Н. Изменчивость морфологических признаков *I. setosa* (Iridaceae) на российском Дальнем Востоке. *Ботанический журнал*. 2001;86(3):60-72
[Ilyushko M.V., Karatavcev Yu.F., Zhuravlev Yu.N. Variability of morphological characters of *I. setosa* (Iridaceae) in the Russian Far East. *Botanicheskii Zhurnal*. 2001;86(3):60-72 (in Russian)]

Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* L. (Rich) на территории Башкирского государственного заповедника. *Вестник Нижнегородского университета им. Н.И. Лобачевского*. 2005;1:85-98
[Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. Life strategies of the cenopopulation *Cephalanthera rubra* L. (Rich) on the territory of the Bashkir State Nature Reserve. *Vestnik of Lobachevsky University of Nizhni Novgorod*. 2005;1:85-98 (in Russian)]

Кашин А.С., Пархоменко А.С., Абрамова Л.М., Кондратьева А.О., Богослов А.В., Шилова И.В., Крюкова А.В. Морфологическая изменчивость *Iris pumila* (Iridaceae) в Нижнем Поволжье и на Южном Урале. *Ботанический журнал*. 2022;107(2):180-197. doi 10.31857/S0006813622020065
[Kashin A.S., Parkhomenko A.S., Abramova L.M., Kondratyeva A.O., Bogoslov A.V., Shilova I.V., Kryukova A.V. Morphological vari-

- ability of *Iris pumila* (Iridaceae) in the Lower Volga region and the South Urals. *Botanicheskii Zhurnal*. 2022;107(2):180-197. doi 10.31857/S0006813622020065 (in Russian)]
- Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Журавлев Ю.Н. Самостоятельность видов *Iris vorobievii* N.S. Pavlova, *Iris mandshurica* Maxim. и *Iris humilis* Georgi (Iridaceae): доказательство из ядерного и хлоропластного геномов. *Генетика*. 2009;45(11):1575-1584 [Kozyrenko M.M., Artyukova E.V., Zhuravlev Y.N. Independent species status of *Iris vorobievii* N.S. Pavlova, *Iris mandshurica* Maxim., and *Iris humilis* Georgi (Iridaceae): evidence from the nuclear and chloroplast genomes. *Russ J Genet*. 2009;45(11):1394-1402. doi 10.1134/S1022795409110143]
- Красная книга Республики Башкортостан. В 2 т. Уфа, 2021-2024 [Red Book of the Republic of Bashkortostan. Vols. 1 and 2. Ufa, 2021-2024 (in Russian)]
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М., 2024 [Red Book of the Russian Federation. Plants and Mushrooms. Moscow, 2024 (in Russian)]
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс, 2005 [Kulikov P.V. Synopsis of the Flora of the Chelyabinsk Region (Vascular Plants). Ekaterinburg-Miass, 2005 (in Russian)]
- Макаревич И.Ф., Доронкин В.М., Щербик С.В., Блинов А.Г. Филогенетические взаимоотношения сибирских видов рода *Iris* L. (Iridaceae), выявленные с помощью RAPD-PCR метода. *Turczaninowia*. 2001;4(4):80-92 [Makarevich I.F., Doronkin V.M., Shcherbik S.V., Blinov A.G. Application of RAPD-PCR method in the study of phylogenetic relationships between Siberian species of the genus *Iris* L. (Iridaceae). *Turczaninowia*. 2001;4(4):80-92 (in Russian)]
- Родионенко Г.И. Род Ирис – *Iris* L. М.; Л., 1961 [Rodionenko G.I. Genus *Iris*. Moscow; Leningrad, 1961 (in Russian)]
- Родионенко Г.И. *Eremiris* – новый род семейства Iridaceae. *Ботанический журнал*. 2006;91(11):1707-1712 [Rodionenko G.I. *Eremiris*, a new genus of the family Iridaceae. *Botanicheskii Zhurnal*. 2006;91(11):1707-1712 (in Russian)]
- Родионенко Г.И. Постигая тайны природы (Судьба моя – ирисы). СПб., 2013 [Rodionenko G.I. Understanding the Secrets of Nature (My Destiny is Irises). St. Petersburg, 2013 (in Russian)]
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002 [Rostova N.S. Correlations: Structure and Variability. St. Petersburg, 2002 (in Russian)]
- Цвелев Н.Н. Род Касатик – *Iris* L. В: Флора Европейской части СССР. Т. 4. 1979;299-307 [Tsvelev N.N. Genus *Iris* L. In: Flora of the European Part of the USSR. Vol. 4. 1979;299-307 (in Russian)]
- Alexeeva N.B. *Iris lokiae*, a new species of genus *Iris* (Iridaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2013;98(11):1415-1420 (in Russian)
- Boltenkov E.V. Taxonomic notes on *Iris* ser. *Lacteae* (Iridaceae) with typifications of fifteen names and one new combination. *Phytotaxa*. 2018;383(3):283-292. doi 10.11646/phytotaxa.383.3.5
- Boltenkov E.V., Artyukova E.V. Updated taxonomy of *Iris scariosa* (Iridaceae) inferred from morphological and chloroplast DNA sequence data with remarks on classification of *Iris* subg. *Iris*. *Plants*. 2024;13(17):2349. doi 10.3390/plants13172349
- Boltenkov E.V., Artyukova E.V., Kozyrenko M.M., Trias-Blasi A. *Iris tibetica*, a new combination in *I.* ser. *Lacteae* (Iridaceae) from China: evidence from morphological and chloroplast DNA analyses. *Phytotaxa*. 2018;338(3):223-240. doi 10.11646/phytotaxa.338.3.1
- Boltenkov E., Artyukova E., Kozyrenko M., Erst A., Trias-Blasi A. *Iris sanguinea* is conspecific with *I. sibirica* (Iridaceae) according to morphology and plastid DNA sequence data. *Peer J*. 2020;8:e10088. doi 10.7717/peerj.10088
- Choi T.-Y., Lee S.-R. Complete plastid genome of *Iris orchioides* and comparative analysis with 19 *Iris* plastomes. *PLoS One*. 2024;19(4): e0301346. doi 10.1371/journal.pone.0301346
- Crespo M.B., Martínez-Azorín M., Mavrodiev E.V. Can a rainbow consist of a single colour? A new comprehensive generic arrangement of the '*Iris sensu latissimo*' clade (Iridaceae), congruent with morphology and molecular data. *Phytotaxa*. 2015;232(1):1-78. doi 10.11646/phytotaxa.232.1.1
- Dorofeeva M.M., Zhurbenko P.M. Comparative study of ovule structure and development in some species of *Iris* subgenus *Limniris* (Iridaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2020;105(1):15-31. doi 10.31857/S0006813620010068
- Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol Evol*. 2013;30(4):772-780. doi 10.1093/molbev/mst010
- Makarevich I., Golovnina K., Scherbik S., Blinov A. Phylogenetic relationships of the Siberian *Iris* species inferred from noncoding chloroplast DNA sequences. *Int J Plant Sci*. 2003;164(2):229-237. doi 10.1086/346160
- Mathew B. The Iris. Portland, 1989
- Mitic B. *Iris adriatica* (Iridaceae), a new species from Dalmatia (Croatia). *Phyton*. 2002;42(2):305-314
- Pleines T., Jakob S.S., Blattner F.R. Application of non-coding DNA regions in intraspecific analyses. *Plant Syst Evol*. 2009;282:281-294. doi 10.1007/s00606-008-0036-9
- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., Haeseler A., Minh B.Q. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Res*. 2016;44(W1):W232-W235. doi 10.1093/nar/gkw256
- Weber T., Jakše J., Sladonja B., Hruševar D., Landeka N., Brana S., Bohanec B., Milović M., Vladović D., Mitić B., Poljuha D. Molecular study of selected taxonomically critical taxa of the genus *Iris* L. from the broader Alpine-Dinaric area. *Plants*. 2020;9(9):1229. doi 10.3390/plants9091229
- Wilson C.A. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data. *Taxon*. 2011;60(1):27-35. doi 10.1002/tax.601004
- Zhao Y.T. A new species of *Iris* from China. *J Syst Evol*. 1992;30(2): 181-182

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.04.2025. После доработки 10.08.2025. Принята к публикации 09.09.2025.