

УДК 582.572.7:632.111

М. О. Троїцький¹, Т. Б. Троїцька², Ю. В. Буйдін³, Н. О. Мірошніченко⁴,
О. О. Михайленко⁵

¹ТОВ Науково-дослідний центр "АФІНА ПАЛЛАДА", вул. Шосейна, 111А, м. Миколаїв, 54000, Україна

²Миколаївський обласний еколого-натуралістичний центр учнівської молоді,
просп. Героїв України, 1, м. Миколаїв, 54025, Україна

³Національний ботанічний сад імені Н. Н. Гришка Національної академії наук України,
вул. Тимірязєвська, 1, м. Київ, 01014, Україна

⁴Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Інститут високих технологій,
просп. Академіка Глушкова, 4, м. Київ, 03022, Україна

⁵Національний фармацевтичний університет Міністерства охорони здоров'я України,
вул. Пушкінська, 53, м. Харків, 61002, Україна

Класифікації роду *Iris* L. на біологічному та молекулярному рівні як основа для сучасних філогенетичних досліджень

Анотація

Мета. Проаналізувати та узагальнити дані літературних джерел щодо стану класифікації та систематики рослин роду *Iris* родини *Iridaceae*.

Результати та їх обговорення. Рід *Iris* L. – один із найбільших за кількістю видів рід з родини *Iridaceae* Juss, яка об'єднує 1800 видів 80 родів. Попри те, що ці рослини дуже поширені як декоративні, наразі не існує єдиної класифікації як для садових, так і для дикорослих видів роду *Iris*. Запропоновано різні класифікації і системи ірисів, основна відмінність між якими пов'язана з розумінням обсягу роду. Таксономія роду зазнала різних змін у минулому столітті, особливо в останні десятиліття після початку застосування молекулярних методів. Наведена робота стосується аналізу сучасних даних літератури щодо наявних класифікацій рослин роду *Iris*, відповідності між таксономічними дослідженнями та результатами останніх молекулярних досліджень. Викладені дані узагальнюють традиційні класифікації за Г. І. Родіоненком та В. Mathew, а також описують сучасні досягнення у вивченні цього роду з використанням функціональних геномних досліджень, із залученням молекулярних маркерів в ірисах.

Висновки. Проаналізовані та узагальнені в статті дані можуть бути корисні для розв'язання питань систематики, філогенії, генетики і практичних завдань селекції рослин роду *Iris* та, крім того, сприятимуть більш належному використанню сировини ірисів у практичній фармації.

Ключові слова: рід *Iris*; *Iridaceae*; класифікація; філогенетика; молекулярний аналіз

М. О. Troitskiy¹, Т. В. Troitska², Yu. V. Buydin³, N. O. Miroshnichenko⁴, O. O. Mykhailenko⁵

¹Research Center "AFINA PALLADA", 111A, Shosseynaya str., Mykolaiv, 54000, Ukraine

²Mykolaiv Regional Ecological and Naturalistic Center for Students Youth, 1, Heroiv Ukrainy Ave., Mykolaiv, 54025, Ukraine

³M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, 1, Timiryazevska str., Kyiv, 01014, Ukraine

⁴Taras Shevchenko National University of Kyiv, Institute of High Technologies, 4, Akademika Hlushkova Ave., Kyiv, 03022, Ukraine

⁵National University of Pharmacy of the Ministry of Health of Ukraine, 53, Pushkinska str., Kharkiv, 61002, Ukraine

Classifications of *Iris* L. genus at the biological and molecular levels as a basis for modern phylogenetic studies

Abstract

Aim. To analyze and summarize literature data on the state of classification and taxonomy of *Iris* genus plants of *Iridaceae* family.

Results and discussion. The genus *Iris* L. is one of the largest species of *Iridaceae* Juss family, which includes 1,800 species of 80 genera. Despite the fact that the plants are very common as ornamental ones, there is currently no single classification

for both horticultural and wild species of *Iris* genus. Various classifications and systems of irises have been proposed, the main difference between them is related to the understanding of the genus scope. The taxonomy of *Iris* genus underwent dramatic changes in the last century, especially in recent decades after the introduction of molecular methods. This paper deals with the analysis of current literature data on the existing classifications of *Iris* genus plants, the correspondence between taxonomic studies and the results of recent molecular studies. The data presented summarize the traditional classifications according to G. I. Rodionenko and B. Matthew, and also describe modern achievements in phylogenetic studies of this genus using functional genomic studies, involving molecular markers in irises.

Conclusions. The data analyzed and summarized in the article can be useful for solving issues of taxonomy, phylogeny, genetics and practical problems of selection of plants of *Iris* genus; in addition, they will contribute to a more appropriate use of the *Iris* raw material in practical pharmacy.

Keywords: *Iris* genus; *Iridaceae*; classification; phylogenetics; molecular analysis

Citation: Troitskyi, M. O.; Troitska, T. B.; Buydin, Yu. V.; Miroshnichenko, N. O.; Mykhailenko O. O. Classifications of *Iris* L. genus at the biological and molecular levels as a basis for modern phylogenetic studies. *Journal of Organic and Pharmaceutical Chemistry* 2021, 19 (4), 12–19.

<https://doi.org/10.24959/ophcj.21.247544>

Received: 3 November 2021; **Revised:** 17 November 2021; **Accepted:** 18 November 2021

Copyright © 2021, M. O. Troitskyi, T. B. Troitska, Yu. V. Buydin, N. O. Miroshnichenko, O. O. Mykhailenko. This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>).

Funding: The work is a part of researches of M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine on the topic «Estimation of adaptive stability of flower-ornamental plants as a basis of enrichment of cultures of phytocenoses of Ukraine» (the state registration No. 352КДР, research period 2019–2023) and National University of Pharmacy of the Ministry of Health of Ukraine on the topic «Pharmacognostic researches of medicinal plant raw materials and development of phytotherapeutic agents based on it» (the state registration No. 0114U000946; the research period 2016 – 2021).

Conflict of interests: the authors have no conflict of interests to declare.

■ Вступ

Питання ефективної ідентифікації видів біологічних об'єктів, а також відстеження їх філогенетичних відносин викликали інтерес протягом усіх етапів розвитку біологічної науки. Перші спроби використати методи класифікації та групування організмів за певними ознаками і властивостями зроблено ще *Carl Linnaeus* у працях із систематики рослин. Проте його методика була надто штучною і не враховувала безлічі ще не відомих та не відкритих чинників, вплив яких став зрозумілим значно пізніше.

Можливість відрізнити представників близьких видів завжди ускладнювалася високим поліморфізмом всередині кожного з них. Не меншу проблему викликає існування високої міжвидової морфологічної подібності, як у випадку видів-двійників.

На шляху виявлення цих зв'язків та їх фактичного підтвердження постає декілька проблем. По-перше, як саме потрібно описувати той чи інший об'єкт? Наявність декількох варіантів з різними характеристиками часто погіршує ситуацію з відбором найбільш вагомих, зменшуючи можливість відшукати біологічно виправданий варіант. По-друге, які саме фактори можна вважати «вагомими», чи є вони універсальними для кожного з організмів?

Загалом, для виокремлення систематичних груп та відтворення еволюційного вектора між ними потрібно виділити ще одну галузь та явище,

які лежать в основі подальшого розвитку еволюційних моделей усього живого. Насамперед це поняття філогенезу (філогенії), яке було введено ще *Ernst Haeckel*; саме він уперше спробував відобразити всі взаємозв'язки у вигляді типової для нашого часу схеми – дендрограми.

Отже, основним завданням сучасної філогенетики є уточнення та підтвердження (верифікація) наявних еволюційних гіпотез, конструювання найбільш імовірних філогенетичних зв'язків між ще не дослідженими групами організмів, а також подальше вдосконалення методик аналізу та моделювання схем філогенії. Найбільш проблемним питанням є біологічна достовірність отриманих прогнозів та схем, що підтверджує необхідність синтезу морфологічних і молекулярних факторів еволюції для конкретного виду [1–3].

Іриси є надзвичайно важливою рослиною з погляду не тільки декоративного квіткарства та загальних досліджень селекційних методів. Слутуючи моделлю для гібридологічних і філогенетичних досліджень, як у рамках таксону, так і з огляду на відсутність загальноприйнятої моделі еволюції ірисів, вони є гарною базою для більш конкретизованих досліджень тих чи інших видів, що мають на меті створення прототипу розвитку всього роду загалом. З цього випливає і більш специфічне питання еволюції окремих гілок таксону, наприклад, гігрофітів та ксерофітів – підтвердження пріоритетного розвитку лише однієї з них чи поступовий

процес адаптації роду до всіх наявних умов, незалежно від часу розходження.

Репрезентований нижче літературний скринінг є першим етапом дослідження, основним завданням якого постає побудова молекулярно-філогенетичного дерева окремих видів роду *Iris* за допомогою сучасного цитометричного та цитоморфологічного аналізу і методів біоінформатики й обчислювальної біології.

■ Результати та їх обговорення

Основні біологічні класифікації роду *Iris* L.

Рід *Iris* (*Iris* L.) – найбільший за кількістю видів та різноманітням рід родини *Ірисових* (*Iridaceae* Juss.) порядку *Холодкоцвітних* (*Asparagales*). Поширення видів роду *Iris* обмежується Північною півкулею, проте тут рід опанував величезний за територією ареал. Види є в межах Євразії – від тропічного Китаю на півдні до заполярної тундри Якутії на півночі. Відповідно, у напрямку зі сходу на захід ареал роду охоплює територію від тихоокеанського узбережжя Далекого Сходу до Середземномор'я.

Такою ж широкою амплітудою характеризується поширення роду *Iris* у Північній Америці. На цьому континенті види роду є від північних берегів Великих озер до дельти Міссісіпі (штат Луїзіана) та від атлантичного до тихоокеанського узбережжя (штат Каліфорнія).

Характерно, що, опанувавши таку величезну за площею і різноманітну за екологічними умовами зростання територію, всі види роду *Iris* залишилися трав'янистими багаторічниками із запасальними підземними органами у вигляді кореневища.

Станом на 2008 рік в “Index Kewensis” зареєстровано 343 види роду *Iris* [4].

Види роду *Iris* сьогодні належать до найпоширеніших та найпопулярніших квітничково-декоративних культур. Наразі кількість офіційно зареєстрованих сортів ірисів наближається до 100000 [5].

З кореневищ *I. pallida*, *I. florentina*, *I. germanica* отримують ефірну олію, кореневища цих та інших ірисів використовують у медицині як потогінний, відхаркувальний і послаблювальний засіб. Останнім часом зростає інтерес фармакологів і фармацевтів до видів роду *Iris* як джерела біологічно активних речовин, насамперед із класу флавоноїдів, ізофлавоноїдів та ксантонів [6].

Перші згадки у ботанічній літературі про іриси з'являються у Венському кодексі Діоско-

рида у VI ст. Як у Діоскорида, так і у наступних авторів, наприклад, у “Herbal” (1551) авторства *William Turner*, про іриси йдеться як про лікарські рослини. Як декоративні ці рослини вперше згадуються в роботах *Carolus Clusius* (1576), якому було відомо 12 видів ірисів.

Carl Linnaeus уперше класифікував рід *Iris* (“Species Plantarum”, 1753), описавши 18 видів (зокрема *I. pumila* L.), які він розділив на дві групи – Борідкових (*Barbatae*) та Безборідкових (*Imberbis*). *Peter Simon Pallas* (1771) видовий склад ірисів збільшив на три види. Першу монографію з роду *Iris* було написано *Carl Thunberg* (1782), учнем *Carl Linnaeus*. Йому вже було відомо 43 види роду, що їх він, услід за вчителем, розділяв на Борідкові та Безборідкові.

Одна з перших класифікацій ірисів належить *Roemer* та *Shultes* (1817), відповідно до якої було виокремлено три групи: *Corollis barbatis* – види з квітками, що мають на оцвітині борідку; *Minis imberbibus* – види з оцвіткою без борідки; *Minus cognitae* – усі інші види ірисів.

Наступною монографічною працею з означеної проблеми стала наукова робота чеського ботаніка *Ignaz Friedrich Tausch* (1823). Це була перша спроба застосування в системі роду великої кількості таких ознак, як характер підземних органів, форма листків, особливості будови оцвітини, форма приймочки, а також ознаки коробочок та насіння. *Tausch* уперше виокремив у роді 6 секцій: *Pogiris*, *Lophiris*, *Limniris*, *Xyridion*, *Spathula*, *Xiphion*. Система *Tausch* виявилась доволі вдалою, нею послуговувались до кінця XIX ст.

Підсумовуючи результати аналізу літературних джерел, можемо констатувати, що за останні два сторіччя система роду *Iris* зазнала 11 ревізій. На сьогодні «законний» статус мають як система роду *Г. І. Родіоненка* (1961) (без урахування останніх змін), так і система *В. Mathew* (1981) [4].

1961 року з'явилась перша в СРСР монографія, створена професором *Г. І. Родіоненком*, який використовує чотириступеневу ієрархію надвидових таксонів роду *Iris*, але повністю виключає цибулинні та бульбоцибулинні види. Він відновлює роди *Xyphion* та *Juno*, а також виокремлює новий рід *Iridodiction* *Rodion*. Як справжні іриси *Г. І. Родіоненко* розглядає не більше 200 видів [7].

У 1980–90-ті рр. XX ст. один із найвідоміших сучасних фахівців *Bryan Mathew* публікує нову систему роду (1981, 1990). Вона також базується на ієрархічній системі надвидових таксонів, але триступеневій – підрід, секція, серія.

До роду він відносить 262 види, зокрема 72 види із цибулинами та бульбоцибулинами. Система охоплює шість підродів: *Iris* (виокремлено 6 секцій: *Iris*, *Psammiris*, *Oncocyclus*, *Regelia*, *Hexagona*, *Pseudoregelia*); *Limniris* (2 секції: *Lophiris* та *Limniris*; остання своєю чергою складається із 16 рядів); *Nepalensis*; *Xiphion*; *Scorpiris*; *Hermodyloides* [8].

Головні відмінності між системами можна характеризувати так:

- *B. Mathew* відносить до роду цибулинні та бульбоцибулинні види, а *Г. І. Родіоненко* виокремлює їх в роди;

- систематичний статус груп *Xyridion* та *Limniris*, до яких належить більшість садових груп так званих «безборідкових ірисів», а також групи *Crossiris* (*Lophiris*), монографи розглядають з принципово різних позицій. Щодо останньої групи, то *B. Mathew* надає їй статусу секції *Lophiris* у складі підроду *Limniris*, а *Г. І. Родіоненко* відокремлює в підрід *Crossiris*;

- найзначніші розбіжності в авторів спостерігаються в питаннях щодо групи *Xyridion* (яка в садівничій класифікації отримала назву Спурія іриси (*Spuria*)). *Г. І. Родіоненко* надає їй статусу підроду (*Subgenus Xyridion* (Tausch) Spach em. Rodion.). *B. Mathew* взагалі спростовує назву «*Xyridion*», відносячи всі її види до серії *Spuriae* (Diels) Lawrence секції *Limniris* підроду *Limniris* (Tausch) Spach.

Отже, усі садові групи безборідкових ірисів отримують у системі *B. Mathew* рівнозначні таксономічні ранги; у системі *Г. І. Родіоненка* вони мають різні ранги таксономічної підпорядкованості, що за законами ботанічної номенклатури свідчить про різний ступінь філогенетичної спорідненості між ними.

Детальні схеми систем роду *Iris* за *Г. І. Родіоненком* та *B. Mathew* наведено в таблицях 1 та 2.

За кількістю видів рід *Iris* є найбільший у родині і з цим не має узгодженої класифікації на цей час. Уявлення щодо еволюційної

Таблиця 1. Система роду *Iris* L. за *Г. І. Родіоненком* (1961)

Підрід	Секція	Підсекція	Серія
I. Subgen <i>Limniris</i> (Tausch) Spach em. Rodion.	1. Sect. <i>Limniris</i>	a. Subsect. <i>Apogon</i> Benth. em. Rodion	Sibiricae Prismaticae Laevigatae Chinensis Californicae Hexagonae Longipetalae Tripetalae Vernae
		b. Subsect. <i>Ensatae</i> Diels	Ensatae
		c. Subsect. <i>Tenuifoliae</i> Diels em. Rodion.	Tenuifoliae Ventricosae
		d. Subsect. <i>Syriaceae</i> Diels	Syriacae
II. Subgen. <i>Xyridion</i> (Tausch) Spach em. Rodion.	1. Sect. <i>Xyridion</i>		Spuriae Gramineae
	2. Sect. <i>Spathula</i> Tausch em. Rodion.		Spathulae
III. Subgen. <i>Nepalensis</i> (Dykes) Lawr.			
IV. Subgen. <i>Pardanthopsis</i> (Hance) Baker			
V. Subgen. <i>Crossiris</i> Spach	1. Sect. <i>Crossiris</i>		Japonicae Tectores
	2. Sect. <i>Lopiris</i> Tausch em. Rodion.		Cristatae
	3. Sect. <i>Monospatha</i> Rodion.		
VI. Subgen. <i>Iris</i>	1. Sect. <i>Iris</i>		Pumilae Elatae
	2. <i>Hexapogon</i> (Bunge) Baker em. Rodion.	a. <i>Regelia</i> (Dykes) Rodion.	
		b. Subsect. <i>Pseudoregelia</i> (Dykes) Lawr.	
		c. Subsect. <i>Oncocyclus</i> (Siemss) Benth.	

Таблиця 2. Система роду *Iris* L. за В. Mathew (1981)

Підрид	Секція	Серія
1. <i>Iris</i> subgenus <i>Iris</i> (the bearded or pogon irises)	A. Section <i>Iris</i>	
	B. Section <i>Psammiris</i> (Spach) J. Taylor	
	C. Section <i>Oncocyclus</i> (Siemssen) Baker	
	D. Section <i>Regelia</i> Lynch	
	E. Section <i>Hexapogon</i> (Bunge) Baker	
	F. Section <i>Pseudoregelia</i> Dykes	
2. <i>Iris</i> subgenus <i>Limniris</i> (Tausch) Spach (the beardless irises)	Section <i>Lophiris</i> (Tausch) Tausch (the evansia irises)	
	Section <i>Limniris</i>	Series <i>Chinensis</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Vernae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Ruthenicae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Tripetalae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Sibiricae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Californicae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Longipetalae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Laevigatae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Hexagonae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Prismaticae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Spuriae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Foetidissimae</i> (Diels) Lawrence
		Series <i>Tenuifoliae</i> (Diels) Lawrence
Series <i>Ensatae</i> (Diels) Lawrence		
Series <i>Syriaceae</i> (Diels) Lawrence		
Series <i>Unguiculares</i> (Diels) Lawrence		
3. <i>Iris</i> subgenus <i>Nepalensis</i> (Dykes) Lawrence		
4. <i>Iris</i> subgenus <i>Xiphium</i> (Miller) Spach		
5. <i>Iris</i> subgenus <i>Scorpiris</i> Spach (the junio irises)		
6. <i>Iris</i> subgenus <i>Hermodyloides</i> Spach (the reticulate irises)		

історії роду також неоднозначні. Основними причинами відсутності класифікації є поліморфізм видів у природних умовах і велика роль гібридизації в еволюції роду загалом. Тому класифікації за Г. І. Родіоненком (1961) і В. Mathew (1989) визнано більшістю учених як найбільш коректні.

Спроби класифікації роду *Iris* за сучасними молекулярними даними

Певний час морфологічний спосіб класифікації був найважливішим, насамперед через відсутність реальних альтернатив. Учені намагалися віднайти еволюційний шлях деяких груп рослин і тварин, шукаючи спосіб виокремити так звані «предковий» вид, який слугував точкою відліку для всіх інших видів цього таксону. Згодом це питання розширилось до більш глобальних масштабів – виникає гіпотеза про пошук «абсолютного» пращура усіх тварин, який зміг би остаточно підтвердити еволюційну теорію *Charles Darwin*. Проте морфологічна характеристика могла запропонувати лише при-

близкий опис, не даючи конкретних відповідей щодо особливостей життєдіяльності та подальшого еволюційного руху в напрямі сучасних видів.

Відкриття в молекулярній біології та генетиці на початку ХХ століття стали ключовим моментом для наступного етапу розвитку еволюційної теорії та шляхів її дослідження. З'являються молекулярні напрями добре відомих наук і галузей, зокрема й молекулярна філогенетика. Вона оперує всіма можливими молекулами інформації, які здатні нести філогенетичний сигнал – подібність між різними організмами, а саме ДНК, РНК та білковими молекулами. Наявність цих речовин у більшій частині живого свідчить про можливу біохімічну гомологію, подібну до морфологічної.

Прогрес в інформаційних технологіях та їх впровадження в різні сфери науки дав можливість розвиватися таким напрямкам, як обчислювальна та модельна біологія, однією з галузей якої є біоінформатика – наука, завданням

якої є розробляння та використання комп'ютерних алгоритмів, потрібних для аналізу біологічних даних, як-от: послідовності ДНК/РНК, просторове моделювання білків, побудова філогенетичних зв'язків тощо. Молекулярна філогенетика стала на більш високий рівень розвитку, точність отриманих гіпотез легко перевіряється або спростовується морфологічними чинниками, даючи змогу провести ґрунтовне дослідження систематичної класифікації та походження того чи іншого таксону.

Системи роду *Iris*, що існують сьогодні, було побудовано із застосуванням методів «класичної» філогенетики – порівняння анатомо-морфологічних ознак, особливостей онтогенезу, а також цитогенетичного аналізу. Але поглиблене вивчення видів роду цими методами накопичило багато фактів, які, як це не парадоксально звучить, доводили неоднозначність та суперечливість як системи роду *Iris*, що існує, так і його філогенетичної історії. Дослідження засвідчили надзвичайно високу екологічну та генетичну пластичність ірисів, здатність до міжвидової гібридизації в природі та культурі, існування природних хромосомних рас всередині окремих видів [9–11].

Тому подальше використання для філогенетичного аналізу та вдосконалення таксономічної структури роду визначає потребу в застосуванні методів молекулярної філогенетики.

Першою спробою класифікації роду *Iris* на основі відмінностей у структурі біополімерів були роботи *В. С. Шнеер* з використання імунохімічних методів у систематиці рослин [12, 13]. Ці дослідження довели, що види із запасальним органом цибулиною за серологічними показниками достовірно відрізняються від кореневищних видів роду *Iris*.

Нині серотаксономічні методи майже не застосовують. Із сучасних робіт можна зазначити лише дослідження [14]. На заміну їм прийшли методи, засновані безпосередньо на аналізі ДНК.

Так, *В. С. Шнеер* ще 1973 року, вивчаючи гомології ДНК видів роду *Iris*, виявила відмінність таксонів *Hermodactylus*, *Iridodictyum*, *Juno*, *Pardanthopsis* та *Xiphion* від роду *Iris*. Ці дослідження було продовжено *A. W. Meerow et al.* для серії *Hexagonae* роду *Iris* [15].

Детальний огляд молекулярних методів та їх використання у філогенетиці наведено в роботі *Т. В. Матвеевої зі співавторами* [2].

Як описано в цій роботі, за своєю природою молекулярні маркери, що їх використовують у подібних дослідженнях, можна поділити на

дві групи. До першої належать маркери, що базуються на поліморфізмі продуктів полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) або рестрикційних фрагментів. До другої групи належать продукти секвенування таксономічно значущих районів геному та окремих генів.

З-поміж праць, у яких для молекулярної систематики роду *Iris* було використано продукти ПЛР, варто виокремити дослідження *К. А. Головної* [16]. Із застосуванням як ПЛР-продуктів, так і рестрикційних фрагментів авторка виявила значні відмінності між під родами *Limniris* та *Iris*. Що ж до таксонів *Xyridion* і *Eremiris*, то результати однозначно не підтверджують їхній ранг роду, як вважав свого часу *Г. І. Родіоненко* [17–20].

Із впровадженням у практику філогенетичних досліджень роду *Iris* молекулярних маркерів другої групи почався своєрідний етап «розширення кордонів» роду за рахунок повторного віднесення до нього таксонів, виведених з його складу на основі морфобіологічних критеріїв.

З першою роботою *N. Tillie* до роду було повернено вид *Belcamnanda cinensis*, який отримав нову назву *Iris domestica* [21]. З найбільш відомих наступних робіт варто зазначити дослідження *С. А. Wilson* [22, 23], які поставили під сумнів як систему роду *B. Mathew* щодо монофілетичної структури підроду *Limniris*, так і погляди *Г. І. Родіоненка* на родовий ранг таксонів *Xyridion* та *Eremiris*.

Проте така структура роду *Iris*, яка охоплює види та їх групи, що надзвичайно сильно відрізняються між собою за морфобіологічними ознаками, екологічними умовами місцезростання, варіабельним каріотипом та здатністю до легкого утворення міжвидових гібридних форм, ускладнює практичну роботу з ним.

Як черговий етап переосмислення системи роду можна вважати працю *С. В. Мавродієва зі співавторами* [24]. Спираючись на аналіз великої кількості таксонів родини *Iridaceae* із застосуванням 6 систем молекулярних маркерів, автори обґрунтовують можливість розділення роду *Iris* на 23(!) таксони, більшість з яких збігається із прийнятими в практичному садівництві так званими «садовими групами». Автори висловлюють припущення, що поспішне укрупнення роду на основі лише молекулярних маркерів є наслідком відсутності надійного сучасного «таксономічного контексту», під яким розуміють коректний і стандартизований морфобіологічний (зокрема мікроморфологічний, цитоморфологічний та цитометричний) та цитогенетичний

аналіз, що дасть можливість застосовувати до його результатів біоінформаційні обчислення та їх безпосереднє поєднання із молекулярно-філогенетичним аналізом. Для майбутньої молекулярної характеристики роду *Iris*, крім того, можна використовувати мікросателітні маркери, доповнені комбінацією пластидних маркерів [25]. Вивчення філогенетичних взаємозв'язків різних видів ірисів є досить складним через надзвичайну морфоекологічну різноманітність, значне поширення роду, множинні гібридизації та конвергентні процеси еволюції в роді [26-28]. У цьому випадку застосування сучасних методів молекулярного аналізу філогенетичних зв'язків гетерогенних груп видів ірисів для розуміння еволюційної історії рослин роду *Iris* та з'ясування наявних суперечностей сучасних класифікацій є актуальним та перспективним.

Отже, проблема побудови сучасної, повної та позбавленої протиріч таксономічної системи та філогенетичної історії роду *Iris* наразі не є розв'язаною. Тому подальші дослідження

в цьому напрямі із поєднанням молекулярних та морфобіологічних методів [29, 30] для верифікації результатів перших є надзвичайно доцільними й актуальними.

■ Висновки

Наведені дані щодо типології рослин роду *Iris* узагальнюють традиційні класифікації за Г. І. Родіоненком і В. Mathew та описують сучасні досягнення філогенетичного вивчення зазначеного роду з використанням функціональних геномних досліджень, із залученням молекулярних маркерів в ірисах. Усі сучасні дослідження спрямовані на те, щоб завершити інтенсивні екологічно-еволюційні дослідження цієї групи рослин. Отримані дані можуть бути корисні для розв'язання питань систематики, філогенії, генетики і практичних завдань селекції рослин роду *Iris* та, крім того, сприятимуть більш належному використанню сировини ірисів у практичній фармації.

■ References

- Gusarova, G. L. Issledovaniya po filogenetike i filogeografii rastenij [Research on phylogenetics and phlogeography of plants, in Russian]. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology* **2013**, 3, 85–108.
- Matveeva, T. V.; Pavlova, O. A.; Bogomaz, D. I.; Lutova, L. A.; Demkovich, A. E. Molecular markers for plant species identification and phylogenetics. *Ekologicheskaya genetika* **2011**, 9 (1), 32–43. <https://doi.org/10.17816/ecogen9132-43> [in Russian].
- Troitsky, A. V.; Ignatov, M. S.; Bobrova, V. K.; Milyutina, I. A. Contribution of genosystematics to present concepts of phylogeny and classification of bryophytes. *Biohimiya* **2007**, 72 (12), 1675–1689 [in Russian].
- Alexeyeva, N. B. Genus *Iris* L. (*Iridaceae*) in Russia. *Turczaninowia* **2008**, 11 (2), 5-68 [in Russian].
- Troitskii, M. O.; Buidin, Yu. V. Palinomorphological analysis of *Iris hybrida hort.* (Rodion.) cultivars plants. *Introduktsiia roslyn* **2018**, 2, 36–46 [in Ukrainian].
- Hutsalenko, K. V.; Masloid, T. V. Boridkovi irysy yak alternatyvne dzherelo flavonoidiv [Bearded irises as an alternative source of flavonoids, in Ukrainian]. In *Modern clinical pharmacology in pharmacotherapy and prevention of diseases based on evidence medicine*, Proceedings of the X Ukrainian Scientific Conference, Vinnytsia, Nov 7-8, 2019; Moroz, V. M., Yakovleva, O. O., Eds.; Nilan-Ldt: Vinnytsia, 2019; pp 60–61.
- Rodionenko, G. I. *Rod Iris – Iris* L. [Genus *Iris – Iris* L., in Russian]; USSR Academy of Sciences Publishing House: Leningrad, 1961.
- Mathew, B. *The Iris*, 2nd Ed.; B.T. Batsford: London, 1990.
- Parnikozha, I. Yu.; Troitska, T. B.; Troitskyi, M. O.; Kunakh, V. A. Stan populatsii *Iris pumila* L. z riznykh rehioniv Mykolaivshchyny [The state of the population *Iris pumila* L. from different regions of Mykolaiv region, in Ukrainian]. In *Proceedings of 2nd Scientific Readings in Memory of Serhiy Tarashchuk*, Mykolaiv, 6 Apr, 2011; Publishing house of Petro Mohyla Black Sea National University: Mykolaiv, 2011, pp 112–115.
- Wróblewska, A.; Brzosko, E.; Czarnańska, B.; Nowosielski, J. High levels of genetic diversity in populations of *Iris aphylla* L. (*Iridaceae*), an endangered species in Poland. *Botanical Journal of the Linnean Society* **2003**, 142 (1), 65–72. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00162.x>.
- Twardovska, M. O.; Andreev, I. O.; Kunakh V. A. Karyotypes of species of the genus *Iris* from the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal* **2014**, 71 (5), 581–589. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.05.581> [in Ukrainian].
- Schneyer, V. S. Immunochemical method of comparison of proteins as a tool in plant systematics. *Botanicheskij zhurnal* **1988**, 73 (8), 1073-1084 [in Russian].
- Schneyer, V. S. Serotaxonomical investigation of the genus *Iris* s. str. (*Iridaceae*). *Botanicheskij zhurnal* **1999**, 84 (9), 1073–1084 [in Russian].
- Dorogina, O. V.; Doronkin, V. M.; Selutina, 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].
- Meerow, A. W.; Gideon, M.; Kuhn, D. N.; Mopper, S.; Nakamura, K. The Genetic Mosaic of *Iris* Series *Hexagonae* in Florida: Inferences on the Holocene History of the Louisiana Irises and Anthropogenic Effects on Their Distribution. *International Journal of Plant Sciences* **2011**, 172 (8), 1026-1052. <https://doi.org/10.1086/661295>.
- Makarevitch, I.; Golovkina, K.; Scherbik, S.; Blinov, A. Phylogenetic Relationships of the Siberian *Iris* Species Inferred from Noncoding Chloroplast DNA Sequences. *International Journal of Plant Sciences* **2003**, 164 (2), 229–237. <https://doi.org/10.1086/346160>.
- Rodionenko, G. I. On the independence of the genus *Xyridion* (*Iridaceae*). *Botanicheskij zhurnal* **2005**, 90 (1), 55–59 [in Russian].
- Rodionenko, G. I. *Eremiris*, a new genus of the family *Iridaceae*. *Botanicheskij zhurnal* **2006**, 91 (11), 1707–1712 [in Russian].

19. Rodionenko, G. I. On the independence of the genus *Limniris* (Iridaceae). *Botanicheskij zhurnal* **2007**, *92* (4), 547–554 [in Russian].
20. Rodionenko, G. I. A new system of the genus *Iris* (Iridaceae). *Botanicheskij zhurnal* **2009**, *94* (3), 423–435 [in Russian].
21. Tillie, N.; Chase, M. W.; Hall, T. Molecular studies in the genus *Iris* L.: a preliminary study. *Annali di Botanica* **2000**, *58*, 105–112.
22. Wilson, C. A. Patterns of evolution in characters that define *Iris* subgenera and sections. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* **2006**, *22* (1), 425–433. <https://doi.org/10.5642/aliso.20062201.34>.
23. Wilson, C. A. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data. *TAXON* **2011**, *60* (1), 27–35. <https://doi.org/10.1002/tax.601004>.
24. Mavrodiev, E. V.; Martínez-Azorín, M.; Dranishnikov, P.; Crespo, M. B. At Least 23 Genera Instead of One: The Case of *Iris* L. s.l. (Iridaceae). *PLOS ONE* **2014**, *9* (8), e106459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106459>.
25. 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. <https://doi.org/10.3390/plants9091229>.
26. Makarevicz, I. F.; Doronkin, V. M.; Sherbik, S. W.; 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].
27. 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. *PeerJ* **2020**, *8*, e10088. <https://doi.org/10.7717/peerj.10088>.
28. Boltenkov, E. V.; Artyukova, E. V.; Trias-Blasi, A. Taxonomic Composition of *Iris* Subser. *Chrysographes* (Iridaceae) Inferred from Chloroplast DNA and Morphological Analyses. *Plants* **2021**, *10* (11), 2232. <https://doi.org/10.3390/plants10112232>.
29. Guo, J.; Wilson, C. A.; Gemmill, C. E. C. Molecular Phylogeny of Crested *Iris* Based on Five Plastid Markers (Iridaceae). *Systematic Botany* **2013**, *38* (4), 987–995.
30. Al-Gabbiesh Al-Gabbiesh, A. H.; Hassawi, D. S.; Afifi, F. U. Determination of genetic diversity among *Iris* species using random amplified polymorphic DNA analysis. *Biotechnology* **2006**, *5* (2), 173–179. <https://doi.org/10.3923/biotech.2006.173.179>.

Authors information:

Mykhailo O. Troitskyi, Researcher in Agrochemistry and Soil Sciences, Research Center "AFINA PALLADA", Mykolaiv
Taisiya B. Troitska, Director of the Ecological and Naturalistic Center, Mykolaiv Regional Ecological and Naturalistic Center for Students Youth.

Yurii V. Buydin, Ph.D. in Botany, Head of the Department of Ornamental Plants, M. M. Gryshko National Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine.

Nikita O. Miroshnichenko, student of Taras Shevchenko National University of Kyiv, Institute of High Technologies.

Olha O. Mykhailenko (*corresponding author*), Ph.D. in Pharmacy, Associate Professor of the Pharmaceutical Chemistry Department, National University of Pharmacy of the Ministry of Health of Ukraine; <https://orcid.org/0000-0003-3822-8409>; e-mail for correspondence: mykhailenko.farm@gmail.com; tel. +380 50 9277385.