

УДК 575.23:582.579.2 (571.1/5):519.87

В.М. Доронькин
К.С. Байков**V. Doronkin**
K. Baikov**МОДЕЛИРОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА
IRIS (IRIDACEAE) ПО МЕТОДУ SYNAP****MODELING PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF SIBERIAN SPECIES OF THE
GENUS *IRIS* (IRIDACEAE) USING SYNAP METHOD**

Впервые для 24 видов и подвидов рода *Iris* L. (Iridaceae), распространенных в Сибири, выполнен анализ филогенетических связей с использованием современных компьютерных технологий. По комплексу наиболее важных таксономических признаков в данной группе составлены 42 элементарных эволюционных вектора. При использовании различных эволюционных моделей, получены схемы филогенетических связей. На основе экспертной оценки полученных результатов более вероятной для сибирских ирисов признана модель, включающая активное видообразование и адаптивную радиацию. По совокупности выбранных признаков наиболее близки к общей предковой форме виды подрода *Limniris*. Виды из подрода *Tenuifoliae* (секции *Tenuifoliae* и *Ventricosae*) характеризуются набором эволюционно продвинутых признаков и занимают промежуточное положение между базальной группой и наиболее специализированными видами из подродов *Xyridion* и *Iris*, представленных в Сибири многочисленными таксонами. Положение видов на схеме подтверждает корректность таксономической классификации рода, его современное деление на подроды и секции (Родионенко, 1961; Доронькин, 1990; Mathew, 1990). Состав подрода *Limniris* требует дальнейшего уточнения. Выявленный характер филогенетических отношений сибирских касатиков дает возможность скорректировать состав групп близкородственных видов и основные направления их дифференциации, оценить адаптационные возможности редких и исчезающих видов.

Род касатик (*Iris* L.) в Сибири представлен 22 видами и 2 подвидами (Доронькин, 1987). Анализ филогенетических связей для сибирских видов и подвидов этого рода выполнен по методу SYNAP (Байков, 1996, 1999 и др.) с использованием последней версии компьютерной программы SYNAP ver. 4.20 (Baikov, Zverev, 2000). При анализе были использованы вектор-признаки, описанные в таблице 1. Их набор отражает основные этапы дифференциации сибирских касатиков, а направление векторов согласовано с эволюционными тенденциями, характерными для данной группы. Векторы 5 и 6 были временно исключены из анализа.

Характеристика видов по указанным векторам приведена в таблице 2, где виды упорядочены по возрастанию индекса потенциальной филогенетической связи (ИПС – INDEX) (точкой обозначен исходный признак элементарного эволюционного вектора, единицей – новый). С учетом морфологических и эколого-географических особенностей сибирских касатиков (Доронькин, 1987) из набора эволюционных моделей, реализованных в программе SYNAP, выбрана модель, в которой приоритет отдан возникновению новых признаков в сочетании с

политомией, значение реверсии – минус 1. Здесь и далее латинское написание названий видов и подвидов сокращено до первых трех знаков (*Iris biglumis* – big; *bloudowii* – blo; *ensata* – ens; *glaucescens* – gla; *halophilla* – hal; *humilis* – hum; *ivanovae* – iva; *lactea* – lac; *laevigata* – lae; *loczyi* – loc; *ludwigii* – lud; *pallasii* – pal; *pseudacorus* – pse; *ruthenica* s. str. – rut; *ruthenica* subsp. *brevituba* – bre; *sanguinea* – san; *setosa* s. str. – set; *setosa* subsp. *interior* – int; *sibirica* – sib; *tenuifolia* – ten; *tigridia* – tig; *uniflora* – uni; *ventricosa* – ven).

Пошаговый протокол анализа, впервые реализованный в программе SYNAP, позволяет описать всю процедуру сравнения видов между собой и качественно (по всему комплексу признаков) оценить их филогенетические связи не только с близкородственными видами, но и всеми остальными видами исследуемой группы (табл. 3). На 1 и 2 шагах вводятся и сравниваются между собой наиболее примитивные члены исследуемой группы – *Iris ensata* и *I. laevigata* – с минимальным значением индекса потенциальной филогенетической связи (ИПС=7). Их ближайший общий гипотетический предок (медиана) *m01* характеризуется четырьмя новыми признаками: **1** (показывает производный характер группы сибирских касатиков по сравнению с предковой восточноазиатской группой, куда относятся, по всей вероятности, и сравниваемые виды), **2** (наружные доли околоцветника на внутренней стороне с продольной полоской из волосков или сосочков), **10** (корневище тонкое) и **20** (длина трубки околоцветника короче длины отгиба). Далее с ними сравнивается *I. sibirica* (ИПС=8). Наилучший показатель связи имеет медиана *m02*, для которой характерен, помимо ранее возникших, новый признак **34** (экина пыльцевых зерен мелкосетчатая). Другие медианы, соединяющие *I. sibirica* с *I. ensata*, *I. laevigata* и *m01*, не отличаются новыми признаками от *m01*. Новые признаки **1**, **2**, **10** и **20**, характерные как для *I. sibirica*, так и для пары *I. ensata* – *I. laevigata*, свидетельствуют о том, что полоска из волосков или сосочков на внутренней стороне наружных долей околоцветника и тонкое корневище возникли раньше многих других признаков в исследуемой группе, возможно, у общего восточноазиатского предка (или группы предковых видов). Впоследствии произошли реверсии по этим признакам у отдельных видов (на рисунке они обозначены буквой r).

На 4 шаге *I. pseudacorus* (ИПС=10) с помощью медианы *m03* соединяется с *I. sibirica*. Эта медиана характеризуется новыми признаками **19** (длина трубки околоцветника меньше длины завязи) и **42** (поверхность дна ячеек экины мелкобугорчатая), но предполагает реверсию по вектору **10** (корневище толстое, горизонтальное → корневище тонкое). Вторым видом с ИПС, равным 10, – *I. ruthenica* s. str. – наиболее близок к *I. laevigata*, с которым соединяется посредством медианы *m04*. Для нее характерны новые признаки **11** (стебель не превышает длину листьев) и признак **42**, который возникает параллельно и независимо от *I. ensata* и *I. sibirica*. Для соединения *I. ruthenica* с *I. laevigata* необходима реверсия по вектору **20**, поскольку у него длина трубки околоцветника превышает отгиб. Короткая трубка околоцветника характерна для подавляющего большинства сибирских ирисов, и, возможно, ее следует считать исходной, а удлиненную

Таблица 1

Список вектор-признаков для анализа филогенетических связей

1. Касатики Сибири.
2. Наружные доли околоцветника голые → с бородкой.
3. Листья 7–10 мм шир. → 2.5–5 мм шир.
4. Листья 2.5–5 мм шир. → узколинейные, 1–2 мм шир.
7. Волокна отмерших листовых влагалищ неокрашенные → волокна отмерших листовых влагалищ медно-желтые.
8. Волокна отмерших листовых влагалищ неокрашенные → темно-коричневые.
9. Корневище тонкое, растение плотнoderновинное → корневище тонкое, растение рыхлодерновинное.
10. Корневище толстое, горизонтальное → тонкое, горизонтальное.
11. Длина стебля превышает длину листьев → не превышает; стебель более 10 см выс.
12. Стебель более 10 см выс. → 5–7 см выс.
13. Стебли разветвленные → простые.
14. Стебель выполненный → полый.
15. Околоцветники синие → желтые.
16. Околоцветники синие, без пятен → синие, с пятнами.
17. Внутренние доли околоцветника развиты → не развиты (шипики).
18. Длина трубки равна длине завязи → превышает длину завязи.
19. Длина трубки равна длине завязи → меньше длины завязи.
20. Длина трубки равна или длинее отгиба → короче.
21. Нектар изливается внутрь трубки, не выступая на поверхности → проступает на наружной поверхности.
22. Наружные доли околоцветника лопатчатые → бандуровидные.
23. Наружные доли околоцветника наверху закругленные → выемчатые.
24. Спаты невздутые → вздутые.
25. Спаты вздутые, с незаметным жилкованием → с сетчатым жилкованием.
26. Спаты травянистые → пергаментные.
27. Коробочка трехгранная → шестигранная.
28. Коробочка шестигранная, грани не сближены → попарно сближены.
29. Коробочка без носика → с носиком.
30. Коробочки раскрываются вверх расходящимися створками → боковой щелью (центральная плацента разрывается).
31. Семена без придатков → с придатками.
32. Пыльцевые зерна однобороздные, сплюснуто-шаровидные → шаровидные.
33. Пыльцевые зерна шаровидные однобороздные → безбороздные (с ругами).
34. Экина мелкоямчатая или мелкоячеистая → мелкосетчатая.
35. Экина мелкосетчатая → сетчатая.
36. Экина сетчатая → крупносетчатая (ячейки до 10 мкм).
37. Экина крупносетчатая → прерывисто-сетчатая.
38. Экина прерывисто-сетчатая → стерженьковая.
39. Экина стерженьковая → шиповатая.
40. Экина сетчатая → крупносетчатая (ячейки более 15 мкм).
41. Мембрана гладкая → с включениями.
42. Поверхность дна ячеек гладкая → мелкобугорчатая.
43. Поверхность дна ячеек мелкобугорчатая → бугорчатая.
44. Поверхность дна ячеек бугорчатая → с мелкими сосочками.

Таблица 2

Оптимизированная матрица данных. Создана по методу SYNAP ver. 4.20

Векторы:	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 3 3 3 3 3 3 3 3 3 4 4 4 4 4 4	INDEX
Объекты	1 2 3 4 7 8 9 0 1 1 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 1 2 3 4	
ens	111...1.....1.....1.....1.....	7
lae	11.....11.....11.....1.....	7
sib	11.....1...1...11.....1.....1..	8
pse	11.....1...11.....111...1.1..	10
rut	111...111.1....1.....1.....1..	10
set	11.....1...1...1.11.....11.....1..	10
bre	111...111.1....11.....1.....1..	11
san	11.....11..1...11.....11.....11..	11
lud	1.1...11111...1...1.....1.....11..	13
uni	111...111.1....1.1...1.1...1.....1..	13
int	11.....1...1...1.11.....111...1.111	14
ven	111...11.1....1.....111...1...11.....11..	15
big	111...11.1....111...11.1...11.....11..	16
hal	11.....1.1.1...1.1...1111...11.....111.	16
lac	111...11.1....11.....11.1...111...1.1..	16
gla	1.....1.1.1...1.....1...1111.11111...11.	17
tig	1.1...11.11.1...1...1...11.11111...1..	17
blo	1.....111.1.1...1...1111.1111.11.....1..	18
loc	11111.1111...1....1.1...1...1.111...1.1..	19
pal	111.11.11.1....111...11.1...111...1.1..	19
pot	1.1...1111.1..1.....11.1111.1111...1..	19
ten	111111.1111...1....1...1...1...111...1.1..	19
hum	1.1...111.1.1...1...1.11.1111.111...1.1..	20
iva	1.11...11.11.1...1...1...11.111111111111...1..	24

трубку рассматривать как новый признак.

Третий вид с ИПС, равным 10, – *I. setosa* s. str. – согласно протоколу, ближе всего к *I. sibirica*. Соединяющая их медиана *m05* характеризуется новым признаком **14** (стебель полый).

При шаге 7 сравнивается *I. ruthenica* subsp. *brevituba* (ИПС=11) со всеми ранее введенными видами и медианами. По максимальному значению индекса потенциальной филогенетической связи (ИПС=10) он соединяется с *I. ruthenica* s. str. через ближайшего общего предка – медиану *m06*. Эта медиана характеризуется набором из четырех новых признаков: **3** (листья средней ширины, 2,5–5 мм), **9** (растения рыхлодерновинные), **13** (стебли неветвящиеся, простые), **31** (семена с придатками). Варианты соединения *I. ruthenica* subsp. *brevituba* с *I. laevigata* и ближайшим общим предком *I. laevigata* и *I. ruthenica* subsp. *ruthenica* имеют более низкий показатель ИПС=6.

На шаге 8 анализируются связи *I. sanguinea* (ИПС=11), который ближе всего к *I. setosa* s. str. (ИПС=9, без реверсий). Медиана *m07* имеет один новый признак **35** (экзина пыльцевых зерен сетчатая), который формируется на основе возникшего ранее признака **34**.

На шаге 9 для *I. ludwigii* (ИПС=13) выявлена наиболее сильная связь с

медианой *m06* – ближайшим общим предком *I. ruthenica* s. str. и subsp. *brevituba*. Для медианы *m08* характерны новые признаки, выявленные ранее для медианы *m06*, поэтому момент их возникновения смещается на более ранний этап, ближе к основанию схемы: **3**, **9** и **13**. Медиана *m06* отличается от *m08* только новым признаком **31**. На данном этапе построения схемы реверсии появляются практически во всех вариантах сравнения, особенно по векторам **2** (наружные доли околоцветника голые → на внутренней стороне с продольной полоской из волосков или сосочков) и **20** (длина трубки равна или длиннее отгиба → короче длины отгиба околоцветника). Это обусловлено тем, что *I. ludwigii* не имеет новых признаков по этим векторам, что подчеркивает его своеобразие и таксономическую обособленность.

На шаге 10 сравнение происходит *I. uniflora* (ИПС=13) соединяется с *I. ruthenica* s. str. Медиана *m09* характеризуется только одним новым признаком **18** (длина трубки околоцветника превышает длину завязи), реверсий нет.

На шаге 11 в качестве лучшего варианта соединения *I. setosa* subsp. *interior* (ИПС=14) выбран *I. pseudacorus* (медиана *m10*). Медиана *m10* имеет новые признаки **35** (экзина пыльцевых зерен сетчатая; возникает параллельно и независимо от медианы *m07*), **36** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками до 10 мкм, формируется на основе сетчатой) и **40** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками более 15 мкм), реверсий нет.

На шаге 12 анализируются филогенетические отношения *I. ventricosa* (ИПС=15). Посредством медианы *m11* (ИПС=9, с двумя реверсиями) он соединяется с *I. ludwigii*. Их ближайший общий предок характеризуется новыми признаками **18** (длина трубки околоцветника превышает длину завязи; возникает параллельно и независимо от *m09*), **29** (коробочка с носиком), **34** (экзина пыльцевых зерен мелкосетчатая) и **41** (мембрана пыльцевых зерен с включениями). Реверсии затрагивают два вектора: **9** (возврат к исходному признаку – растения плотнoderновинные) и **20** (возврат к исходному признаку – длина трубки околоцветника равна или длиннее отгиба).

На шаге 13 *I. biglumis* (ИПС=16) через медиану *m12* соединяется с выявленной ранее медианой *m11*. В результате момент возникновения новых признаков **29** (коробочки с носиком) и **34** (экзина пыльцевых зерен мелкосетчатая) перемещается ближе к основанию схемы. Данное соединение требует реверсии по вектору **9** (растения плотнoderновинные → рыхлoderновинные).

На шаге 14 *I. halophila* (ИПС=16) обнаруживает максимальное сходство с *I. biglumis*. Их ближайший общий предок (медиана *m13*) характеризуется возникновением новых признаков **26** (спаты пергаментные), **27** (коробочка шестигранная), **35** (экзина пыльцевых зерен сетчатая), **43** (поверхность дна ячеек пыльцевых зерен бугорчатая). Несмотря на общее высокое значение ИПС=9, соединение через медиану *m13* предполагает три реверсии по векторам **3** (возврат к исходно широким листьям 7–10 мм шириной), **9** (возврат от рыхлoderновинных к плотнoderновинным растениям) и **10** (обратный переход от тонкого корневища к толстому, горизонтальному).

Таблица 3

Пошаговый протокол моделирования филогенеза. Создан по методу SYNAP ver. 4.20.

Исключены комбинации с относительно низкими значениями
индекса филогенетической связи

Шаг	Объекты		00000001111111112222222222333333333344444	INDEX
			123478901234567890123456789012345678901234	
1	ens		111...1.....1.....1...1.....	7
2	lae		11...11.....11.....1..	7
	lae/ens	m01	NN...N.....N.....	4
3	sib		11...1...1...11.....1...1..	8
	sib/ens	m02	SS...S.....S.....N.....	5
	sib/lae		SS...S.....S.....N..	5
	sib/m01		NN...N.....N.....	4
4	pse		11...1...1...11.....111...1.1..	10
	pse/sib	m03	SS...X.....NS.....S.....N..	5 r
	pse/m01		NN...N.....N.....	3
	pse/m02		SS...X.....S.....N.....	3
	pse/ens		SS...X.....S.....S.....	3
	pse/lae		SS...X.....S.....N.....	3
5	rut		111...111.1...1.....1.....1..	10
	rut/lae	m04	SS...SN.....X.....N.....	4 r
	rut/m01		NN...N.....	3
	rut/m02		SS...S.....X.....	2
	rut/m03		SS...S.....X.....X.....N..	2
	rut/ens		SSN...S.....X.....X.....	2
	rut/sib		SS...S.....XX.....X.....S..	1
	rut/pse		SS...S.....XX.....X.....S..	1
6	set		11...1...1...1.11.....11...1..	10
	set/sib	m05	SS...S...N...SS.....S.....S..	8
	set/pse		SS...S.....SS.....SN.....S..	8
	set/m03		SS...S.....NS.....S.....N..	7
7	bre		111...111.1...11.....1.....1..	11
	bre/rut	m06	SSN...NSS.N...S.....N.....S..	10
	bre/m04		SS...SN.....S.....N.....	6
	bre/lae		SS...SS.....S.....S.....	6
8	san		11...11...1...11.....11...11..	11
	san/set	m07	SS...S...S...SS.....SN.....S..	9
	san/pse		SS...S.....SS.....SN.....S..	8
	san/m05		SS...S...N...SS.....S.....S..	8
	san/sib		SS...S...S...SS.....S.....S..	8
	san/m03		SS...S.....NS.....S.....N..	7
9	lud		1.1...11111...1...1.....1...1...11..	13
	lud/m06	m08	SXN...NSS.N...X.....S.....	5 r
	lud/rut		SXS...SSS.S...N.X.....X.....S..	5
	lud/bre		SXS...SSS.S...X.....X.....S..	4
10	uni		111...111.1...1.1...1.1...1...1..	13
	uni/rut	m09	SSS...SSS.S...N.S.....S.....S..	11
	uni/m06		SSS...SSS.S...S.....N.....S..	10
	uni/bre		SSS...SSS.S...S.....S.....S..	10
	uni/lud		SSS...SSS.S...N.S.....S.....	10
	uni/m08		SSN...NSS.N...S.....S.....	9
11	int		11...1...1...1.11.....111...1.111	14
	int/pse	m10	SS...S.....SS.....SNN...N.S..	10
	int/set		SS...S...S...N.SS.....SS.....S..	10
	int/san		SS...S...S...SS.....SS.....S..	9
	int/m07		SS...S...S...SS.....SN.....S..	9
12	ven		111...11.1...1...111...1...11...11..	15
	ven/lud	m11	SSS...XSS.S...N.X.....N...N...NS..	9 r
	ven/uni		SSS...XSS.S...S.X...N.N...X.....S..	7
	ven/m08		SSN...SS.N...X.....S.....	6
13	big		111...11.1...111...11.1...11...11..	16
	big/m11	m12	SSS...XSS.S...S.....N...N...S..	9 r
	big/ven		SSS...XSS.S...X.....N.S...SN...XS..	8

Продолжение таблицы 3

	big/m08		SSN...SS.N.....S.....S..	8
	big/san		SS.....SN.X...SS.....SS.....S..	8
	big/m10		SS.....S.....SS.....SN.....S..	8
14	hal		11.....1.1.1...1.1...1111...11...111	16
	hal/big	m13	SSX...XXS.S.....S.....NN.S...SN.....SN.	9 r
	hal/m11		SSX...XXS.S.....S.....S...S...NS..	6
	hal/ven		SSX...XXS.S...X.....N.S...SN...SS..	6
15	lac		111...11.1...11...11.1...111...1.1..	16
	lac/big	m14	SSS...SS.S.....NS.....SS.S...SS.....SX.	13 r
	lac/hal		SSS...SS.S.....S...SS.S...SS.....SX.	12
	lac/m13		SSS...XSS.S.....S.....NN.S...SN.....S..	12
16	gla		1.....1.1.1...1...1.1111.11111...11	17
	gla/hal	m15	SXX...XS.S.N...X...SX.S...SS.....SS.	5 r
	gla/m13		SXX...XXS.S.....X...N.S...SN.....SN.	4
	gla/ven		SXX...XXS.S.....S.....N.S...SN...XS.	4
	gla/m14		SXX...XS.S.....X...SX.S...SS.....SS.	4
	gla/lac		SXX...XS.S.....XX...SX.S...SSN...SS.	4
17	tig		1.1...11.11.1...1.1...11.11111.....1..	17
	tig/m13	m16	SXS...XSS.S.....S.....NN.S...X.....S..	7 r
	tig/gla		SXS...S.S.X...S.....SS.SNNN.XX.....SX.	7
	tig/m12		SXS...XSS.S.....S.....N.....S..	6
	tig/m08		SXN...SS.N.....S.....S.....S..	6
	tig/uni		SXS...XSS.S...X.S...N...S.....S..	6
	tig/m09		SXS...XSS.S.....S.....S.....S..	6
	tig/m06		SXS...XSS.S.....S.....N.....S..	6
	tig/m15		SXS...SS.S.....S...SS.S...XX.....SX.	6
	tig/bre		SXS...XSS.S.....S.....S.....S..	6
	tig/m14		SXS...SS.S.....S...SS.S...XX.....SX.	6
18	blo		1.....111.1.1...1...1111.1111.11.....1..	18
	blo/tig	m17	SXX...SSS.S.....S...SS.SNNN.S.....S..	12 r
	blo/gla		SXX...S.S.S...S...SS.SNNN.SS.....SX.	11
	blo/m13		SXX...SSS.S.....S...SS.S...SN.....S..	10
19	loc		11111.1111...1...1.1...1.111...1.1..	19
	loc/ven	m18	SSS...XSS.S...S...N.N.S...SN...XS..	11 r
	loc/lud		SSS...XSSNS...S.....S...S...XS..	9
	loc/lac		SSS...SS.S...XX...SX.S...SSN...N.SX.	9
	loc/gla		SSS...S.S.X.N.X...SX.S.N.SSN...SX.	9
20	pal		111.11.11.1...111...11.1...111...1.1..	19
	pal/lac	m19	SSS...SS.S...SS...SS.S...SSN...N.SX.	15 r
	pal/big		SSS...SS.S...SSN...SS.S...SS.....SX.	14
21	pot		1.1...1111.1.1...11.1111.1111...1..	19
	pot/gla	m20	SXS...S.S.S.N.X...SS.SNNN.SSNN...SX.	14 r
	pot/blo		S.S...XSS.S.N...X...SS.SSSS.SN...S..	13
22	ten		111111.1111...1...1.1...1...111...1.1..	19
	ten/loc	m21	SSSNN.SSNS...S...X.S.S...SSN...NXS..	15 r
	ten/pal		SSS.NN.SS.S...XX...SX.S...SSS...S.S..	12
	ten/lac		SSS...SS.S...XX...SX.S...SSS...S.S..	10
	ten/m18		SSS...XSS.S...S...N.S...SN...XS..	10
	ten/ven		SSS...SS.S...S...X.S.S...SS...XS..	10
23	hum		1.1...111.1.1...1...1.11.1111.111...1.1..	20
	hum/blo	m22	S.S...SSS.S.N...S...N.SS.SSSS.SN...S..	18
	hum/tig		S.S...SSS.S...S...SS.SSSS.S...S..	15
	hum/m17		SXS...SSS.S...S...SS.SNNN.S...S..	14
	hum/m20		SXS...S.S.S...S...SS.SNNN.SSN...SX.	14
24	iva		1.11...11.11.1...1.1...11.1111111111...1..	24
	iva/tig	m23	S.S...XSS.SN.N...S.N.SS.SSSNS...S..	17 r
	iva/m22		S.S...XSS.S...S...SS.SSSS.SN...S..	14
	iva/m20		SXS...S.S.X...S...SS.SNNN.SSNN...SX.	13
	iva/hum		S.S...XSS.S.X...S...X.SS.SSSS.SSN...S..	13

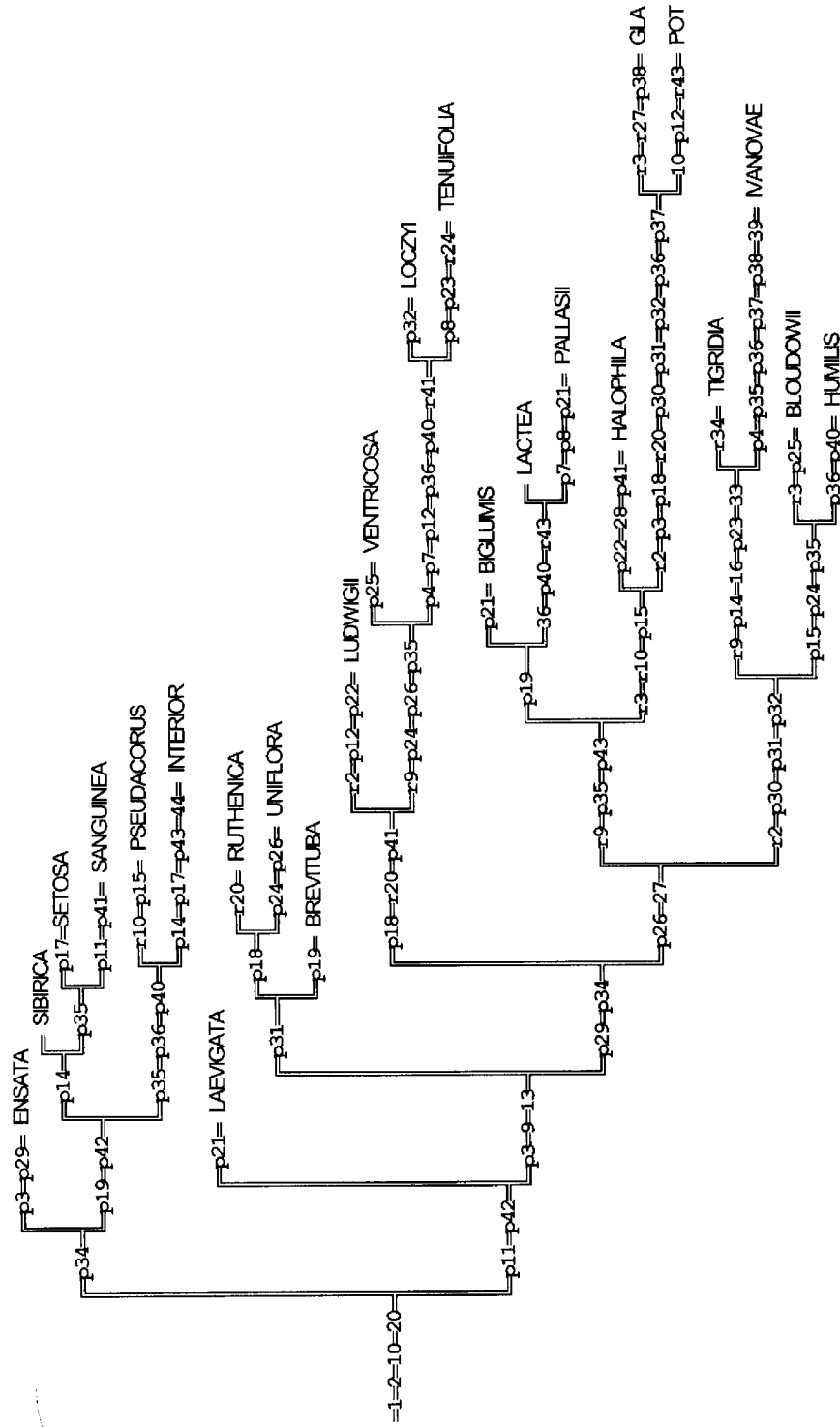


Рис. 1. Схема филогенетических связей сибирских касатиков. Число филогенетических событий: 115, из них уникальных – 13, параллелизмов (p) – 82, реверсий (r) – 20.

Далее *I. lactea* (ИПС=16) посредством медианы *m14* соединяется с *I. biglumis*. Данная медиана характеризуется возникновением одного нового признака **19** (длина трубки околоцветника меньше длины завязи; его возникновение было выявлено ранее для группы видов *I. sibirica*, *I. setosa* s. str. и subsp. *interior*, *I. sanguinea* и *I. pseudacorus*, а также параллельно и независимо для *I. ruthenica* ssp. *brevituba*). Данное соединение предполагает реверсию по вектору **43** (возврат к бугорчатой поверхности дна ячеек пыльцевых зерен).

На шаге 16 анализируются филогенетические связи *I. glaucescens* (ИПС=17). Соединением медианы *m15* он соединяется с *I. halophila*, которые объединяются по возникновению нового признака **15** (цветки желтые). Такое соединение предполагает реверсии по векторам **2** (возврат к голым наружным долям околоцветника), **3** (возврат к исходно широким листьям 7–10 мм шириной), **10** (обратный переход от тонкого корневища к толстому, горизонтальному), **20** (возврат к длинной трубке околоцветника), **27** (возврат к исходно трехгранной коробочке у *I. glaucescens*).

На шаге 17 через медиану *m16* соединяется *I. tigridia* (ИПС=17) с гипотетическим предком, медианой *m13*. Соответственно, момент возникновения двух новых признаков **26** (спаты пергаментные) и **27** (коробочки шестигранные) перемещается ближе к основанию схемы. Соединение *I. tigridia* с медианой *m16* требует реверсий по векторам **2** (возврат к исходно голым наружным долям околоцветника), **9** (возврат от рыхлодерновинных к плотнодерновинным растениям; подтверждение реверсии, выявленной на шаге 14) и **34** (возврат к мелкоямчатой экзине пыльцевых зерен).

На шаге 18 посредством медианы *m17* связываются *I. bloudowii* (ИПС=18) и *I. tigridia*. Здесь возникают три новых признака: **30** (коробочка раскрывается боковой щелью), **31** (семена с придатками), **32** (пыльцевые зерна шаровидные), а по двум векторам происходят реверсии: **2** (возврат к исходно голым наружным долям околоцветника; подтверждается реверсия, выявленная на шаге 17) и **3** (возврат к листьям 7–10 мм шир.).

На шаге 19 *I. loczyi* (ИПС=19) обнаруживает высокое филогенетическое родство с *I. ventricosa*. Для медианы *m18* характерно возникновение трех новых признаков: **24** (спаты вздутые), **26** (спаты пергаментные), **35** (экзина пыльцевых зерен сетчатая). Реверсии затрагивают два вектора: **9** (возврат от рыхлодерновинных к плотнодерновинным растениям) и **41** (возврат к исходно гладкой мембране пыльцевых зерен).

На шаге 20 наилучший показатель индекса потенциальной филогенетической связи (ИПС=15, одна реверсия) имеет медиана *m19*, которая соединяет *I. pallasii* (ИПС=19) с *I. lactea*. Здесь последовательно возникают два новых признака **36** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками до 10 мкм, формируется на основе сетчатой) и **40** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками 10–15 мкм). Реверсия происходит по вектору **43** (возврат к мелкобугорчатой поверхности дна ячеек пыльцевых зерен).

На шаге 21 для *I. potaninii* (ИПС=19) выявлено максимальное сходство с *I. glaucescens*. Медиана *m20* характеризуется возникновением шести новых

признаков: **18** (длина трубки околоцветника превышает длину завязи), **30** (коробочка раскрывается боковой щелью), **31** (семена с придатками), **32** (пыльцевые зерна шаровидные), **36** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая) и **37** (экзина пыльцевых зерен прерывисто-сетчатая). Реверсии происходят по векторам **2** (возврат к исходно голым наружным долям околоцветника), **20** (возврат к исходно длинной трубке околоцветника) и **43** (возврат к мелкобугорчатой поверхности дна ячеек пыльцевых зерен; происходит параллельно и независимо от линии *m14 – m19*).

На шаге 22 *I. tenuifolia* (ИПС=19) с помощью медианы *m21* связывается с *I. loczyi*. Здесь возникают новые признаки **4** (листья узколинейные, 1–2 мм шир.), **7** (волокна отмерших листовых влагалищ медно-желтые), **12** (стебли не более 5–7 см выс.), **36** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками до 10 мкм) и **40** (экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с ячейками более 15 мкм). Реверсии происходят по векторам **24** (возврат к исходно невздутым spatam) и **41** (возврат к исходно гладкой мембране пыльцевых зерен).

На шаге 23 для *I. humilis* (ИПС=20) выявлено максимальное сходство с *I. bloudowii*. Их ближайший общий предок, медиана *m22*, имеет ИПС=18, без реверсий. На данном фрагменте филогенетической схемы возникают три новых признака: **15** (цветки желтые), **24** (спаты вздутые), **35** (экзина пыльцевых зерен сетчатая).

На последнем шаге построения филогенетической схемы для *I. ivanovae* (ИПС=24) установлено максимальное родство с *I. tigridia*. Медиана *m23* характеризуется возникновением новых признаков **14** (стебель полый), **16** (цветки синие, с пятнами; характерен только для этой пары видов), **23** (наружные доли околоцветника выемчатые), **33** (пыльцевые зерна безбороздные, с ругами). Реверсия затрагивает вектор **9** (возврат к исходно плотнодерновинным растениям).

Анализ полученной схемы потенциальной филогенетической связи показал, что виды и подвиды в целом распределились по группам, которые соответствуют под родам и секциям системы рода, предложенной Г.И. Родионенко (1961) и уточненной для сибирских видов В.М. Доронькиным (1990).

Хорошо обособились пять неравных по величине групп. Первая и вторая группы представлены видами из подрода *Limniris* (Tausch) Spach: *I. ensata* Thunb., *I. sibirica* L., *I. sanguinea* Donn, *I. pseudacorus* L., *I. setosa* Pall. ex Link s. str., *I. setosa* subsp. *interior* (E. Anders.) Hult., *I. laevigata* Fisch. et Mey., *I. uniflora* Pall., *I. ruthenica* Ker-Gawl. s. str., *I. ruthenica* subsp. *brevituba* (Maxim.) V. Doronkin. Все эти таксоны представлены, в основном, мезофитными растениями.

I. laevigata и *I. ensata*, согласно полученной схеме, занимают обособленное положение и их таксономический статус требует дальнейшего изучения. О.А. Амехин (1984, 1985, 1988) по особенностям анатомического строения листьев установил, что *I. laevigata* занимает самостоятельное положение среди других видов данного рода. Наши результаты дополнительно подтверждают значительную обособленность *I. laevigata* от других современных видов рода. *I. ensata* находится у основания полученной схемы и может рассматриваться как вид, наиболее

сходный с анцестральным типом. У этого вида примитивное строение эскины пыльцевых зерен (Доронькин, 1998, 2000).

Виды второй группы (*I. uniflora*, *I. ruthenica* s. l.) принадлежат секции *Ioniris* (Spach) Rodion. Согласно полученной филогенетической схеме, таксономический ранг этой группы может быть пересмотрен и повышен до уровня подрода. Виды этой группы отличаются от всех остальных душистыми цветками (ослизняющимся при намокании ариллоидом семян). В данной группе наблюдается признаки ксерофитизации.

Первая и вторая группы располагаются близ основания схемы и образуют базальную группу. Эти виды принадлежат подроду *Limniris*, который является весьма гетерогенным. Для его представителей характерна гетеробатмия, то есть сочетание примитивных и высоко продвинутых признаков. Это подтверждается и результатами, полученными молекулярным методом с применением RAPD-PCR анализа (Макаревич и др., 2001).

Третья группа включает виды из двух подродов. У основания этой группы расположен *I. ludwigii* Maxim. из подрода *Xyridion* (Tausch) Spach. Этот вид является узколокальным эндемиком Средней Азии и в Сибири произрастает только в Алтайском крае (Доронькин, 1984). Его обособленное положение в системе рода (Доронькин, 1990) подтверждено настоящим анализом потенциальных филогенетических связей. В данной группе усиливаются проявления ксерофитизации. *I. ventricosa* Pall., *I. tenuifolia* Pall. и *I. loczyi* Kanitz – виды с узкими ксероморфными листьями, произрастают в опустыненных и горных степях Центральной Азии. Эти виды принадлежат подроду *Tenuifoliae* (Diels em. Rodion.) Doronkin (Доронькин, 1990), самостоятельность которого подтверждается полученной схемой. *I. ventricosa* из секции *Ventricosae* (Rodion.) Doronkin располагается обособленно от *I. tenuifolia* и *I. loczyi*, которые относятся к секции *Tenuifoliae*. Обособленность секции *Tenuifoliae* подтверждается комплексом новых признаков (рис. 1). Виды этой секции предлагается восстановить как самостоятельный род *Cryptobasis* Nevsky (Мавродиев, Алексеев, 2003).

Виды четвертой и пятой групп наиболее специализированы по комплексу исследованных признаков. В современной системе рода они принадлежат трем подродам: *Eremiris* Spach, *Xyridion* и *Iris*. Три близкородственных вида – *I. biglumis* Vahl, *I. lactea* Pall., *I. pallasii* Fisch. из подрода *Eremiris* образуют единую группу (секция *Haloiris* Doronkin). *I. halophilla* Pall. из подрода *Xyridion* занимает промежуточное положение между предыдущей группой и парой видов *I. glaucescens* Bunge (секция *Iris* подрода *Iris*) и *I. potaninii* Maxim. (секция *Psammiris* (Spach) Taylor подрода *Iris*).

В пятой группе *I. tigridia* Bunge и *I. ivanovae* Doronkin (секция *Pseudoregelia* Dykes) расположились рядом. К ним примыкают пара видов из секции *Psammiris*: *I. bloudowii* Ledeb. и *I. humilis* Georgi. Эти виды, особенно *I. ivanovae*, наиболее эволюционно продвинуты по комплексу морфологических признаков. Полученная схема филогенетических отношений видов по морфологическим признакам подтверждает самостоятельность вида *I. ivanovae*, который по

комплексу новых признаков заметно отличается от близкородственного *I. tigridia*.

Расположение таксонов вдоль общей шкалы продвинутости, согласно суммарному значению индекса потенциальной связи, отражает специализацию видов по выбранному набору признаков.

В целом взаимное расположение видов и подвидов на филогенетической схеме сходна с современной таксономической классификацией рода, основанной на морфологических признаках (Родионенко, 1961; Доронькин, 1990). Наиболее неоднородным по составу является подрод *Limniris*, который, по всей вероятности, необходимо разделить на самостоятельные отдельные подроды. Полученные новые данные позволяют установить положение видов и подвидов в под родах и секциях, пересмотреть ранг отдельных таксонов, уточнить основные этапы морфологической дифференциации видов рода на территории Сибири.

Исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ 01-04-49140, 04-04-49810.

ЛИТЕРАТУРА

Амехин О.А. Анатомические особенности листа группы ирисов секции *Limniris* Tausch // I Всерос. конф. по анатомии растений (Ленинград, октябрь 1984 г.). – Л., 1984. – С. 5.

Амехин О.А. О систематическом положении *Iris ensata* Thunb. // Тр. 7-й конф. мол. ученых БИН АН СССР (Ленинград, апрель, 1984 г.). – Л., 1985 / Деп. в ВИНТИ 10.09.85, № 6591-85.

Амехин О.А. Новый таксон рода *Iris* (Iridaceae) // Бот. журн., 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1599.

Байков К.С. SYNAP – новый алгоритм филогенетических построений // Журнал общей биологии, 1996. – Т. 57, № 2. – С. 165–176.

Байков К.С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. – Новосибирск, 1999. – 95 с.

Доронькин В.М. Семейство Iridaceae – Касатиковые // Флора Сибири. Agaceae – Orchidaceae. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 113–125.

Доронькин В.М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae) // Бот. журн., 1990. – Т. 75, № 3. – С. 409–416.

Доронькин В.М. Морфология пыльцевых зерен сибирских видов рода *Iris* (Iridaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков / Тезисы докл., представл. II (X) съезду Рус. бот. общ. (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Ботанический институт РАН, 1998. – Т. 1. – С. 29.

Мавродиёв Е.В., Алексеев Ю.Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (Iridaceae) в связи с его систематикой // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 10. – С. 50–55.

Макаревич И.Ф., Доронькин В.М., Щербик С.В., Блинов А.Г. Филогенетические взаимоотношения сибирских видов рода *Iris* L. (Iridaceae) // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, вып. 4. – С. 80–92.

Родионенко Г.И. Род Ирис – *Iris* L. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1961. – 216 с.

Mathew B. The *Iris*. – Portland: Oregon Timber Press, 1990. – 215 p.

Baikov K.S., Zverev A.A. A new version of SYNAP computer program for logical modeling of phylogeny // Proceedings of the Second Internat. conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure. V. 2. – Novosibirsk, 2000. – P. 115–117.

Doronkin V.M. Pollen morphology in species of genera *Iris* and *Pardanthopsis* (Iridaceae) // Abstracts 10th International Polynological Congress. June 24–30, 2000, Nanjing, China. – Nanjing, 2000. – P. 34.

SUMMARY

For the first time the analysis of phylogenetic relationships of 24 Siberian species and subspecies of the genus *Iris* L. (Iridaceae) was accomplished with the use of modern computer technologies. Using the complex of the most important taxonomic features in this group 42 elementary evolutionary vectors were formed. Using different evolutionary models, schemes of phylogenetic relationships were obtained. The experts' estimation shows that the most probable model for Siberian irises is the model including active formation of species and adaptive radiation. On the basis of characteristic features chosen the species of subgenus *Limniris* are the closest to the ancestor form. Species of subgenus *Tenuifoliae* (sect. *Tenuifoliae* and *Ventricosae*) are characterized by evolutionary advanced features and are intermediate between the basal group and the most specialized species of subgenera *Xyridion* and *Iris*, which are represented in Siberia by many taxa. The position of species on the scheme confirms the correctness of taxonomic classification of the genus, its modern division into subgenera and sections (Rodionenko, 1961; Doronkin, 1990; Mathew, 1990). The composition of subgenus *Limniris* needs further correction. Revealed character of phylogenetic relationships of Siberian irises makes it possible to correct the structure of groups of closely related species and main directions of their differentiations, estimate adaptational possibilities of rare and extincting species.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
г. Новосибирск

Получено 30.03.2004 г.