

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 575.22:582.852:58.009

### Т.Г. КУЛАГИНА

научный сотрудник сектора сохранения и восстановления  
растительных ресурсов  
Центральный ботанический сад НАН Беларуси,  
г. Минск  
E-mail: [T.Shlapakova@cbg.org.by](mailto:T.Shlapakova@cbg.org.by)



Статья поступила 29.09.2025 г.

### ВЫЯВЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РОДСТВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TURBINICARPUS* BUXB. & BACKEB. (CACTACEAE) С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МОЛЕКУЛЯРНЫХ IPBS-МАРКЕРОВ

**Цель** – определить генетическое родство представителей рода *Turbinicarpus* Buxb. & Backeb. на основе кластерного анализа.

**Материалы и методы.** Молекулярно-генетический анализ с использованием iPBS-маркеров, кластерный анализ генетических дендрограмм, сравнительный анализ генетических и морфологических дендрограмм.

**Результаты.** Кластерный анализ видов рода *Turbinicarpus* показал сложные взаимосвязи между ними и позволил выделить три основных кластера, включающие по 2, 6 и 33 вида соответственно. Особое внимание следует уделить третьему кластеру, который содержит наибольшее количество видов, включая ранее неидентифицированный таксон, генетически близкий к *T. tapdragoga*. Сравнение полученных генетических и морфологических дендрограмм показывает как сходство, так и различия с данными других исследователей, что подчеркивает сложность систематики этого рода и необходимость проведения дополнительных исследований.

**Заключение.** Проведенные исследования дополняют ранее известные сведения о генетическом родстве видов рода *Turbinicarpus* и подчеркивают значимость комплексного подхода к анализу систематики и эволюции видов, а также необходимость учета различных факторов.

**Ключевые слова:** кластерный анализ, родство видов, дендрограмма, кактусовые.

**KULAGINA T.G.**, Scientific Employee of the Sector of the Conservation and Restoration of Plant Resources  
Central Botanical Garden National Academy of Sciences of Belarus, Minsk

### IDENTIFICATION OF GENETIC RELATIVENESS OF REPRESENTATIVES OF THE GENUS *TURBINICARPUS* (CACTACEAE) USING MOLECULAR IPBS MARKERS

**Objective.** To determine the genetic relationships among representatives of the genus *Turbinicarpus* Buxb. Backeb. based on cluster analysis.

**Materials and Methods.** Molecular-genetic analysis using iPBS markers, cluster analysis of genetic dendrograms, and comparative analysis of genetic and morphological dendrograms.

**Results.** The cluster analysis of *Turbinicarpus* species revealed complex interrelationships among them and identified three main clusters, consisting of 2, 6, and 33 species, respectively. Special attention should be given to the third cluster, which contains the largest number of species, including a previously unidentified taxon that is genetically close to *T. mandragora*. The comparison of the obtained genetic and morphological dendrograms shows both similarities and differences with data from other researchers, highlighting the complexity of the systematics of this genus and the need for further studies.

**Conclusion.** The conducted research complements previously known information about the genetic relationships among *Turbinicarpus* species and emphasizes the importance of a comprehensive approach to analyzing the systematics and evolution of species, as well as the necessity of considering various factors.

**Keywords:** cluster analysis, species relationships, dendrogram, cacti.

### Научная новизна статьи

Впервые в Беларуси был проведен кластерный анализ некоторых видов рода *Turbinicarpus*, который позволил выделить три основных кластера и углубить понимание их таксономии. В ходе исследования также были выявлены потенциальные связи неопределенного вида *T.sp.* с *T. mandragora*. Кроме того, был проведен сравнительный анализ дендрограмм на основе генетических маркеров iPBS и морфологических данных семян, который показал ожидаемые расхождения между этими подходами. В качестве объяснений этих различий были предложены экологические факторы и необходимость расширения выборки образцов. Полученные результаты могут быть использованы для систематики и охраны видов *Turbinicarpus*, что, в свою очередь, расширяет знания о роде и создает основу для будущих исследований.

### What this paper adds

For the first time in Belarus, a cluster analysis of some species of the genus *Turbinicarpus* was conducted, which allowed for the identification of three main clusters and a deeper understanding of their taxonomy. The study also revealed potential connections between the uncertain species *T.sp.* and *T. mandragora*. Additionally, a comparative analysis of dendrograms based on iPBS genetic markers and seed morphological data was performed, which showed expected discrepancies between these approaches. Ecological factors and the need for an expanded sample size were proposed as explanations for these differences. The results obtained can be used for the systematics and conservation of *Turbinicarpus* species, thereby broadening knowledge of the genus and providing a foundation for future research.

**Введение.** Кактусовые (Cactaeae) – монофилетическая триба, насчитывающая почти 400 видов [1, 2]. Среди них есть виды с шаровидной, шаровидно-приплюснутой, цилиндрической и колончатой формой роста [3]. Их распространение простирается от США до Колумбии и Венесуэлы, но особенно широко эти растения представлены в Мексике, где наблюдается диверсификация генеалогической линии [2, 4]. Одним из наиболее примечательных родов по количеству видов, морфологическому разнообразию и редкости является *Turbinicarpus* Vuxb. & Backeb. (Cactaeae, Sactaceae, Sactoideae) [5]. Термин *Turbinicarpus* s.l. был предложен И. Буксбаумом и К. Бакебергом [6] для включения растений небольшого размера, в основном шаровидных или цилиндрических, бугорчатых с изменчивым количеством шипов, ареолами, расположенными на верхушках бугорков,

белыми или розовыми цветками с короткой трубкой, околоплодником голым или редко с несколькими мелкими верхними чешуйками, плодом в виде верхушечной растрескивающейся ягоды и семенами длиной 1,0-1,9 мм, черными и бородавчато-шероховатыми [5, 7, 8, 9, 2]. Тридцать или более таксонов (видов и подвидов) были выделены в род *Turbinicarpus* согласно трем таксономическим синтезам [9, 10, 11]. Несколько новых видов были описаны позже, и некоторые другие таксоны были перенесены в другие роды на основе морфологических сравнений. *Turbinicarpus* s.l. был разделен К. Бакебергом [12], который предложил *Gymnocactus* Backeb. «для разделения видов с колючками в основном более тонкими и преимущественно более светлыми, бугорками тонкими, в основном фиолетовыми, в остальном розовыми или белыми цветками и голым пери-

карпелем и плодом» [13]. Однако Ч. Гласс и Р. Фостер [5] отметили, что различия между *Turbincarpus* и *Gymnocactus* неубедительны. Тем не менее, в настоящее время под названием *Gymnocactus* существуют 22 таксономические комбинации [10]. Род *Rapicactus* Buxb. & Oehme был предложен [14] для отделения от *Gymnocactus* тех видов, которые имеют толстые корни с шейкообразной перетяжкой наверху. Детальное таксономическое исследование, проведенное Й. Люти [15, 16], показало, что группа *T. mandragora* объединяет таксоны, разделяющие однородные, стекловидно-беловатые и игольчатые колючки, семена с частично выпуклой «куполообразной или конической или сосковидной» оболочкой и рассоединенными рубчиком и микропиле, что впоследствии выделило ее в отдельный род *Rapicactus* [17]. Распознавание и определение *Turbincarpus* были крайне нестабильны. Некоторые виды и подвиды были перенесены в другие роды, такие как *Neolloydia* Britton & Rose [18], *Toumeyia* Britton & Rose [19], которые рассматривались как часть *Sclerocactus* Britton & Rose [11], и *Pediocactus* Britton & Rose [20]. В недавних исследованиях, посвященных кактусам, *Turbincarpus* s.l. рассматривался как полифилетическая группа, в которой клада из пяти таксонов является сестринской для *Acharagma* (N.P.Taylor) Glass, тогда как вторая клада, состоящая из трех таксонов, является сестринской для более крупной клады, которая объединяет *Strombocactus* Britton & Rose и *Ariocarpus* Scheidw, и третья клада, состоящая из остатков рода *Turbincarpus* [2]. Однако таксономия *Turbincarpus* s.l. консервативна, что способствует стабильности номенклатуры [11] за счет признания предполагаемой полифилетической группы.

Учитывая редкость представителей рода *Turbincarpus*, необходимость их сохранения в условиях *ex situ* (в том числе в коллекциях Центрального ботанического сада НАН Беларуси), а также сложную систематику этого рода, целью данной работы является проведение кластерного анализа некоторых представителей рода *Turbincarpus* с использованием молекулярно-генетических методов.

**Материалы и методы.** Растительный материал, использованный в молекулярно-генетических исследованиях, представлен следующими видами рода *Turbincarpus* из

коллекции Центрального ботанического сада НАН Беларуси: *T. schmiedickeanus* subsp. *klinkerianus* (Backeb. & W. Jacobsen) Glass & R.A. Foster, *T. schmiedickeanus* subsp. *klinkerianus* "lilinkeuiduus", *T. lophophoroides* (Werderm.) Buxb. & Backeb., *T. lophophoroides* f. *roseiflorus*, *T. pseudomacroechele* subsp. *lausseri* (Diers & G. Frank) Glass, *T. schmiedickeanus* subsp. *andersonii* Mosco, *T. schmiedickeanus* subsp. *flaviflorus* (G. Frank & A.B. Lau) Glass & R.A. Foster, *T. graminispinus* Matusz., *T. hoferi* Lüthy & A.B. Lau, *T. jauernigii* G. Frank, *T. pseudopectinatus* (Backeb.) Glass & R.A. Foster, *T. pseudopectinatus* var. *albiflorus*, *T. pseudopectinatus* var. *rubriflorus*, *T. valdeziensis* (Møller) Glass & R.A. Foster, *T. valdeziensis* var. *albiflorus*, *T. zaragozae* (Glass & R.A. Foster) Glass & Hofer, *T. schmiedickeanus* subsp. *bonatzii* (G. Frank) Panar., *T. schwarzii* (Shurly) Backeb., *T. schwarzii* var. *rubriflorus* Gerhart Frank, *T. spacellatus*, *T. × mombbergeri* Riha, *T. gielsdorfianus* (Werderm.) John & Riha, *T. schmiedickeanus* subsp. *gracilis* (Glass & R.A. Foster) Glass., *T. saueri* subsp. *knuthianus* (Boed.) Lüthy, *T. saueri* subsp. *nelissae*, *T. pseudomacroechele* subsp. *minimum* (G. Frank) Lüthy & A. Hofer, *T. pseudomacroechele* subsp. *lausseri* (Diers & G. Frank) Glass, *T. schmiedickeanus* subsp. *macrochele* (Werderm.) N.P. Taylor, *T. macrochele* var. *kupackii*, *T. macrochele* v. *frailensis*, *T. polaskii* Backeb., *T. pseudomacroechele* (Backeb.) Buxb. & Backeb., *T. pseudomacroechele* var. *alenae*, *T. schmiedickeanus* subsp. *dickisoniae* (Glass & R.A. Foster) N.P. Taylor, *T. swoboda* Diers & Esteves, *T. saueri* subsp. *ysabelae* (Schlange) Lüthy., *T. saueri* (Boed.) John & Riha, *T. saueri* subsp. *gonzalezii*, *T. beguinii* var. *senilis* f. *nobile*, *T. mandragora* (Frič ex A. Berger) A.D. Zimmerman, *T. alonsoi* Glass & S. Arias, *T. laui* Glass & R.A. Foster, *T. roseiflorus* Backeb.

Для выделения ДНК использовали годовалые сеянцы, выращенные в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси. Семена кактусов высевали в субстрат, в качестве которого использовали следующую смесь: 18 частей промытого кварцевого песка, 9 частей биогумуса, 1,5 части угольной крошки. Субстрат для посева простерилизован при температуре 180°C в течение 120 минут. Предварительно замоченные семена раскладывали на поверхности субстрата и помещали в шкаф для проращивания. Температуру под-

держивали на уровне 25–30°C. Влажностный режим создавали ежедневными опрыскиваниями.

С помощью набора реагентов «ДНК-Экстран-3» для растений проводили выделение ДНК. Качество и количество выделенной ДНК проверяли с помощью NanoPhotometer Pearl Implen GmbH (Мюнхен, Германия). В исследовании использовали 30 iPBS праймеров (таблица 1) [21]. ПЦР проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 25–50 нг ДНК, 5 мкл готовой смеси для ПЦР ScreenMix (Евроген), 1 мМ праймера для 12–13 п.н. праймеров или 0,6 мМ для 18 п.н. праймеров, и воды. Программа ПЦР состояла из: 1 цикла при 95°C в течение 5 мин.; 38 циклов при 95°C в течение 15 с, отжиг проводили при температуре 50,0–55,4°C (в зависимости от праймера) в течение 60 с., элонгация 68°C в течение 90 с. Финальная элонгация проводилась при 72°C в течение 8 мин. Амплификацию проводили в программируемом терморегуляторе C1000 Touch Thermal Cycler (MJ Research Inc., Bio-Rad Laboratories, США). Электрофорез выполняли 5,5 часа при напряжении 65 V в 2% агарозном геле. Окрашивание геля проводили бромидом этидия в течение 30 мин. и визуализировали с использованием системы UV Imager Gel Doc XR + (Bio-Rad, США). Полученные в результате молекулярно-генетических исследований изображения

электрофорезов (рисунок 1) использовали для определяли подходящих праймеров.

#### Результаты и их обсуждение.

Для выявления генетической дифференциации представителей рода *Turbincarpus* подходящими оказались 5 маркеров (2232, 2374, 2237, 2375, 2389) из 30 используемых. Для отобранных iPBS маркеров установлены такие показатели, как количество локусов и мера информационного полиморфизма (PIC) (таблица 2).

Для этих праймеров всего было получено 636 локусов. Так как значения меры информационного полиморфизма (PIC) выше 0,19, то данные маркеры можно использовать в исследовании по определению генетического родства представителей рода *Turbincarpus*.

Полученные изображения электрофореза использовали для построения бинарной матрицы, где каждый присутствующий или отсутствующий локус обозначали «1» или «0» соответственно. Программный пакет GenALEx 6.5 для MS Excel использовали при расчете генетического разнообразия изучаемых видов. Построение дендрограммы (рисунок 2) выполняли с помощью свободной программной среды вычислений с открытым исходным кодом R методом минимума дисперсии Уорда (Ward). В качестве расстояний между объектами при формировании кластеров использовали евклидово расстояние.

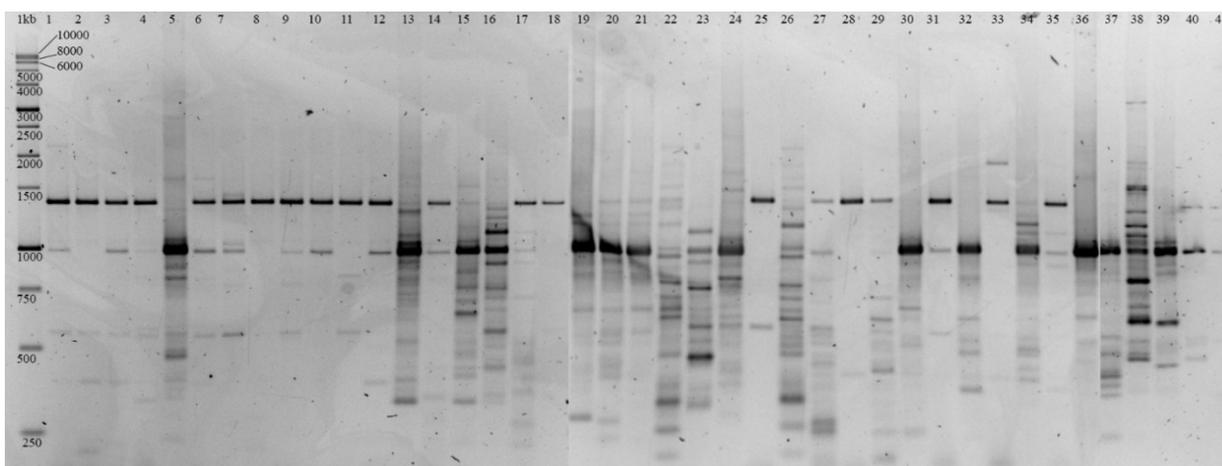


Рисунок 1. – Результаты ПЦР с использованием 2389 iPBS. Первая дорожка – маркер молекулярного веса 1Кб. Дорожки 1–41 – исследуемые виды.

Таблица 1. – Праймеры, используемые в исследовании

Название праймера	Оптимальная температура отжига Ta (°C)	Последовательность (5' – 3')
2389	50.0	ACATCCTTCCCA
2373	51.0	GAAC TTGCTCCGATGCCA
2277	52.0	GGCGATGATACCA
2376	52.0	TAGATGGCACCA
2375	49.4	TCGCATCAACCA
2377	48.0	ACGAAGGGACCA
2378	53.0	GGTCCTCATCCA
2383	53.6	GCATGGCCTCCA
2374	53.5	CCCAGCAAACCA
2095	53.7	GCTCGGATACCA
2083	54.6	CTTCTAGCGCCA
2237	55.0	CCCCTACCTGGCGTGCCA
2239	51.0	ACCTAGGCTCGGATGCCA
2272	55.0	GGCTCAGATGCCA
2077	55.1	CTCACGATGCCA
2390	52.4	GCAACAACCCCA
2273	52.4	GCTCATCATGCCA
2394	56.5	GAGCCTAGGCCA
2220	57.0	ACCTGGCTCATGATGCCA
2242	57.0	GCCCCATGGTGGGCGCCA
2076	55.4	GCTCCGATGCCA
2271	60.0	GGCTCGGATGCCA
2415	61.0	CATCGTAGGTGGGCGCCA
2078	63.6	GCGGAGTCGCCA
2399	63.0	AAACTGGCAACGGCGCCA
2080	63.3	CAGACGGCGCCA
2081	63.6	GCAACGGCGCCA
2270	65.0	ACCTGGCGTGCCA
2079	65.2	AGGTGGGCGCCA
2232	53.4	AGAGAGGCTCGGATACCA

Таблица 2. – Характеристика отобранных iPBS-маркеров и оптимальные температуры отжига праймеров после оптимизации

Праймер	Оптимальная температура отжига Ta (°C)	Последовательность (5' – 3')	Количество локусов	Мера информационного полиморфизма (PIC)
2232	55,4	AGAGAGGCTCGGATACCA	124	0,20
2374	53,5	CCCAGCAAACCA	137	0,15
2237	55,0	CCCCTACCTGGCGTGCCA	136	0,15
2375	52,5	TCGCATCAACCA	121	0,12
2389	50,0	ACATCCTTCCCA	118	0,13

Представленные данные показывают, что изученные виды рода *Turbincarpus* можно разделить на 3 основных кластера с несколь-

кими подкластерами. К кластеру №1 относятся 2 вида из изучаемого рода: *T. saueri* и *T. pseudomacrochele*.

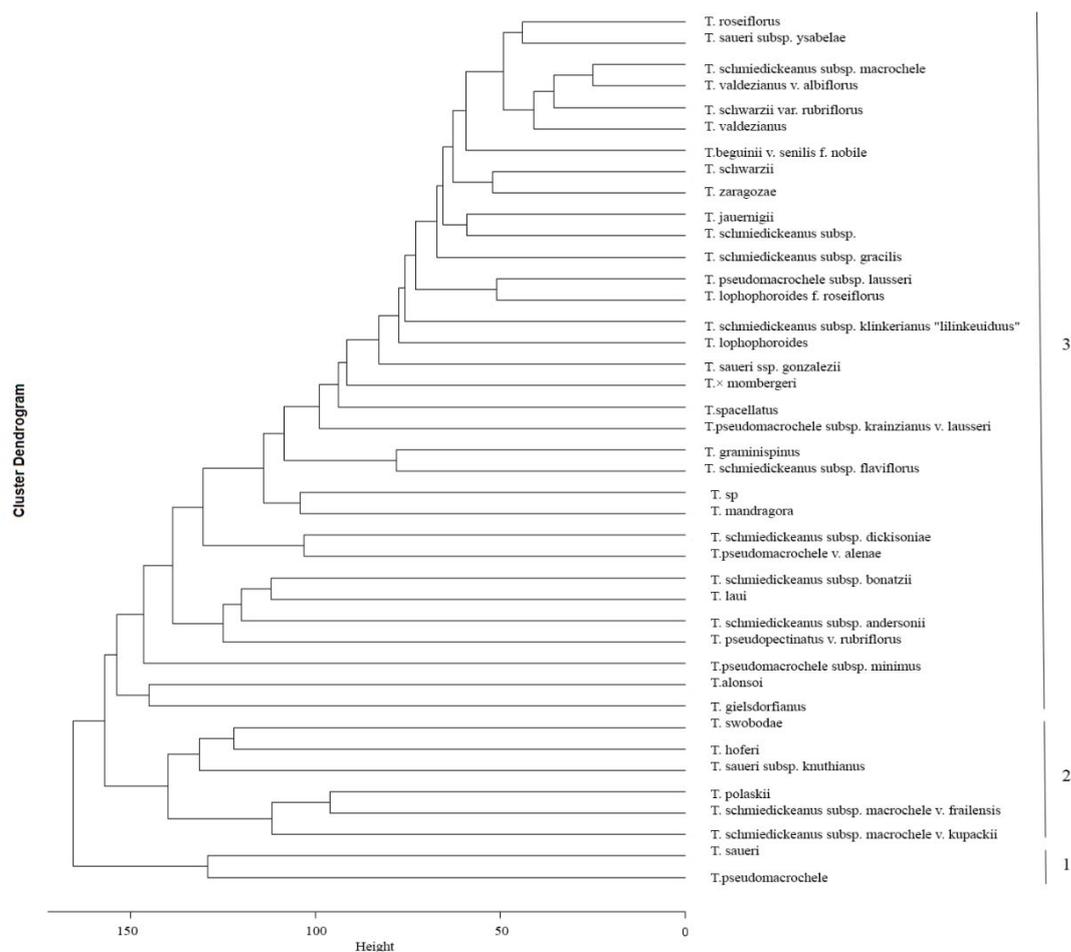


Рисунок 2. – Дендрограмма генетического родства видов рода *Turbinicarpus*: 1 – кластер №1, 2 – кластер №2, 3 – кластер №3

Последний из них, согласно данным М. Васкес-Санчес, Д. Санчеса, Т. Террасас, А. де ла Роса-Тилапа и С. Ариаса, полученных методом секвенирования фрагмента *rbcL*, выделяется в отдельный род *Kadenicarpus*.

В кластер №2 объединяются 6 таксонов (*T. swoboda*, *T. hoferi*, *T. saueri* subsp. *knuthianus*, *T. polaskii*, *T. macrochele* var. *kupackii*, *T. macrochele* var. *frailensis*), имеющих морфологические различия, что не соответствует их генетическому родству.

Кластер №3 – самый многочисленный – включает 33 вида: *T. schmidickeanus* subsp. *klinkerianus*, *T. schmidickeanus* subsp. *klinkerianus* "lilinkeuidus", *T. lophophoroides*, *T. lophophoroides* f. *roseiflorus*, *T. pseudomacroleche* subsp. *lausseri* (*Kadenicarpus pseudomacroleche* subsp. *lausseri*), *T. schmidickeanus* subsp. *andersonii*, *T. schmidickeanus* subsp. *flaviflorus*, *T.*

*graminispinus*, *T. jauernigii*, *T. pseudopectinatus*, *T. pseudopectinatus* v. *albiflorus*, *T. pseudopectinatus* var. *rubriflorus*, *T. valdezianus*, *T. valdezianus* var. *albiflorus*, *T. zaragozae* (*Rapicactus zaragozae*), *T. schmidickeanus* subsp. *bonatzii*, *T. schwarzii*, *T. schwarzii* var. *rubriflorus*, *T. spacellatus*, *T. x mombergeri*, *T. gielsdorfianus*, *T. schmidickeanus* subsp. *gracilis*, *T. saueri* subsp. *nelissae*, *T. pseudomacroleche* subsp. *minimus* (*Kadenicarpus pseudomacroleche* subsp. *minimus*), *T. pseudomacroleche* subsp. *lausseri* (*Kadenicarpus pseudomacroleche* subsp. *lausseri*), *T. schmidickeanus* subsp. *macrochele*, *T. pseudomacroleche* var. *alenae* (*Kadenicarpus pseudomacroleche* var. *alenae*), *T. schmidickeanus* subsp. *dickisoniae*, *T. saueri* subsp. *ysabelae*, *T. saueri* subsp. *gonzalezii*, *T. beguinii* var. *senilis* f. *nobile* (*Rapicactus beguinii* var. *senilis* f. *nobile*), *T.*

*mandragora*(*Rapicactus mandragora*), *T. alonsoi*, *T. laui*, *T. roseiflorus*. В том числе *T.sp.* – видовая принадлежность которого не установлена. Полученная дендрограмма позволяет сделать предположение о видовой принадлежности этого образца, расположенного в одном подкластере с *T. mandragora* (*Rapicactus mandragora*), что может свидетельствовать о его принадлежности к этому таксону.

При сравнении дендрограммы, построенной на основании генетического (евклидового) расстояния, установленного с помощью iPBS маркеров с дендрограммой, построенной на основании консенсусной последовательности гена *gbcL* из международной базы данных NCBI BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) [22], выявлено, что только *T. zaragozae*, *T. beguinii* var. *senilis* f. *nobile*, *T. mandragora* находятся в одном кластере в обеих дендрограммах, что соответствует их систематическому положению.

При сравнении дендрограмм, построенных на основании генетических расстояний и морфологических признаков семян [23], были обнаружены единичные совпадения. Существует несколько возможных причин для этого. Во-первых, различия между генетическими расстояниями и морфологическими признаками могут быть обусловлены тем, что локусы, отвечающие за изучаемые морфологические характеристики, не связаны с используемыми iPBS маркерами. Во-вторых, количественные морфологические характеристики сильно зависят от условий среды и потому демонстрируют большую вариабельность в условиях *ex situ* (в том числе в коллекциях Центрального ботанического сада НАН Беларуси). В-третьих, для получения более точных данных рекомендуется использовать большее количество исследуемых образцов. В-четвертых, вероятность обнаружения корреляции между генетическими и морфологическими данными определяется числом примененных iPBS-маркеров и объемом морфологических показателей для сравнения. При этом нельзя исключать возможности неверной идентификации образцов, что объясняется сложностью систематики рода *Turbinicarpus*.

**Заключение.** Проведенный кластерный анализ видов рода *Turbinicarpus* продемонстрировал сложную структуру взаимосвязей

между ними, выделив три основных кластера с различным числом видов. Особое внимание следует уделить кластеру №3, который включает наибольшее количество видов и неопределенный таксон *T.sp.*, потенциально связанный с *T. mandragora*. Сравнение дендрограмм, основанных на генетических и морфологических данных, выявило расхождения, что подчеркивает сложность систематики данного рода и необходимость дальнейших исследований. Для более точного понимания взаимосвязей между генетическими и морфологическими признаками рекомендуется увеличить объем выборки, а также применить другие виды маркерных систем (SSR и AFLP). Результаты проведенных исследований подчеркивают важность комплексного подхода к изучению систематики и эволюции видов, а также необходимость учета различных факторов, влияющих на результаты исследований.

#### Списокиспользованных источников

1. Hunt, D. R. The New Cactus Lexicon / D. R. Hunt, N. P Taylor, G. Charles ; International Cactaceae Systematics Group. – Milborne Port : Dh Books, 2013. – 527 p.
2. Vázquez-Sánchez, M. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe *Cacteae* (*Cactaceae*) / M. Vázquez-Sánchez, T. Terrazas, S. Arias, H. Ochoterená // Systematics and Biodiversity. – 2013. – Vol. 11, №1. – P. 103–116.
3. Vázquez-Sánchez, M. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu *Cacteae* (*Cactaceae*, *Cactoideae*) / M. Vázquez-Sánchez, T. Terrazas, S. Arias // Botanical Sciences. – 2012. – Vol. 90, – P. 97–108.
4. Hernández-Hernández, T. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World succulent biome / T. Hernández-Hernández, J. W. Brown, B. O. Schlumpberger, L. E. Eguiarte, S. Magallón // The New Phytologist. – 2014. – Vol. 202, – P. 1382–1397.
5. Glass, C. 1977. A revision of the genus *Turbinicarpus* (Backbg.) Buxb. & Backbg./ C. Glass, R. Foster // Cactus and Succulent Journal. – 1977 – Vol. 49, – P. 161–176.
6. Buxbaum, F. *Cactaceae*. Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft / F. Buxbaum, C. Backeberg; *Cactaceae*

- Jahrbücher der Deutschen Kakteengesellschaft E. V. – Glückstadt, 1937. – 27 p.
7. Bravo-Hollis, H. Las cactáceas de México / H. Bravo-Hollis, H. Sánchez-Mejorada // Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México. – 1991. – Vol. 2, – 404 p.
  8. Doweld, A. B. 1998. An outline of the phylogenetic system of classification of the tribe *Cactaeae* (*Cactoideae* – *Cactaceae*). I. System of the subtribes *Sclerocactinae* – *Bravocactinae* – *Turbinicarpinae*. / A. B. Doweld // Succulents. – Moscow – 1998. – Vol.1, – P. 15–30.
  9. Anderson, E. F. The Cactus Family. First Edition/ E. F. Anderson. – Portland, Or: Timber Press, Incorporated, 2001. – 776 p.
  10. Guzmán U, 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas / U. Guzmán, S. Arias, P. Dávila. – Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2003. – 315 p.
  11. Hunt, D. R. 2016. CITES *Cactaceae* checklist, 3rd edition. / D. R. Hunt. – Kew: Royal Botanic Gardens, 2016. – 315 p.
  12. Backeberg, C. *Cactaceae* Lindle. Systematic synopsis / C. Backeberg // Blätter für Kakteenforschung. – 1938. – Jahrg.5, Pt. – (unpaged).
  13. Backeberg, C. *Cactus* lexicon. Enumeratio diagnostica cactacearum / C. Backeberg, W. Haage, L. Glass. – London: Blandford Press, 1977. – 828 p.
  14. Buxbaum, F. 1942. *Cactaceae*. Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft / Buxbaum F, Oehme H. – Neudamm: Deutschen Kakteengesellschaft E. V., 1942. – 18–24 p.
  15. Lüthy, J.M. The *Turbinicarpus* mandragora complex / J.M. Lüthy // Bradleya. – 2001. – Vol. 19, – P. 19–54.
  16. Lüthy, J. M. Further comments on *Turbinicarpus* and a key to species / J.M. Lüthy // Cactaceae Systematics Initiatives. – 2002. – Vol. 14, – P. 21–25.
  17. Lüthy, J. M. *Rapicactus* Buxbaum & Oehme: revision of the genus / J.M. Lüthy // Cactus & Co. – 2003. – Vol. 7, – P. 4–43.
  18. Anderson, E. F. 1986. A revision of the genus *Neolloydia* B.&R. (*Cactaceae*) / E. F. Anderson // Bradleya. – 1986. – Vol. 4, – P. 1–28.
  19. Bravo-Hollis, H. 1956. A revision of the genus *Toumeyia* / H. Bravo-Hollis, W.T. Marshall // Saguaro Land Bulletin. – 1956. – Vol. 10, – P. 112–119.
  20. Halda, J. J. A new system of the genus *Pediocactus* Britton & Rose. / J. J. Halda // Acta Musei Richnoviensis Section Nature. – 1998. – Vol. 5, – P. 1–48.
  21. iPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation / R. Kalendar [et al.] // TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet. – 2010. – Vol. 121, № 8. – P. 1419–1430.
  22. Polyphyly of the iconic cactus genus *Turbinicarpus* (*Cactaceae*) and its generic circumscription / M. Vázquez-Sánchez [et al.] // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2019. – Vol. 190, – P. 405–420.
  23. Шлапакова, Т. Г. Морфологические особенности семян рода *Turbinicarpus* / Т. Г. Шлапакова, В. В. Титок // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2021. – Т. 66. – № 4. – С. 482–490.

#### References

1. Hunt D.R., Taylor N.P, Charles G. The New Cactus Lexicon. International Cactaceae Systematics Group. Milborne Port, Dh Books, 2013, 527 p.
2. Vázquez-Sánchez M., Terrazas T., Arias S. H. Ochoterena Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe *Cactaeae* (*Cactaceae*). Systematics and Biodiversity. 2013. Vol. 11, no.1, pp. 103–116.
3. Vázquez-Sánchez M., Terrazas T., Arias S. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu *Cactaeae* (*Cactaceae*, *Cactoideae*). Botanical Sciences. 2012. Vol. 90, pp. 97–108.
4. Hernández-Hernández T., Brown J.W., Schlumpberger B.O., Eguiarte L.E., Magalón S. Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World succulent biome. The New Phytologist. 2014. Vol. 202, pp. 1382–1397.
5. Glass C., Foster R. A revision of the genus *Turbinicarpus* (Backbg.) Buxb. & Backbg. Cactus and Succulent Journal. 1977. Vol. 49, pp. 161–176.
6. Buxbaum F., Backeberg C. *Cactaceae*. Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft. Cactaceae Jahrbücher der

- Deutschen Kakteengesellschaft E. V. Glückstadt, 1937, 27 p.
7. Bravo-Hollis H., Sánchez-Mejorada H. Las cactáceas de México. Mexico City, Universidad Nacional Autónoma de México. 1991. Vol. 2, 404 p.
  8. Doweld A.B. 1998. An outline of the phylogenetic system of classification of the tribe *Cactaeae* (*Cactoideae* – *Cactaceae*). I. System of the *subtribes* *Sclerocactinae* – *Bravocactinae* - *Turbiniacarpinae*. Succulents. Moscow 1998. Vol.1, pp. 15–30.
  9. Anderson E.F. The Cactus Family. First Edition. Portland, Or, Timber Press, Incorporated, 2001, 776 p.
  10. Guzmán U., Arias S., Dávila P. Catálogo de cactáceas mexicanas. Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2003, 315 p.
  11. Hunt D.R. 2016. CITES *Cactaceae* checklist, 3rd edition. Kew, Royal Botanic Gardens, 2016, 315 p.
  12. Backeberg C. *Cactaceae* Lindle. Systematic synopsis. Blätter für Kakteenforschung. 1938. Jahrg.5, Pt. (unpaged).
  13. Backeberg C., Haage W., Glass L.. *Cactus* lexicon. Enumeratio diagnostica cactacearum London, Blandford Press, 1977, 828 p.
  14. Buxbaum F., Oehme H. *Cactaceae*. Jahrbücher der Deutschen Kakteen-Gesellschaft. Neudamm, Deutschen Kakteengesellschaft E. V., 1942, pp.18–24.
  15. Lüthy J.M. The *Turbiniacarpus* mandragora complex. Bradleya. 2001. Vol. 19, pp. 19–54.
  16. Lüthy J. M. Further comments on *Turbiniacarpus* and a key to species. Cactaceae Systematics Initiatives. 2002. Vol. 14, pp. 21–25.
  17. Lüthy J.M. *Rapicactus* Buxbaum & Oehme: revision of the genus. Cactus & Co. 2003. Vol. 7, pp. 4–43.
  18. Anderson E.F. A revision of the genus *Nelloydia* B.&R. (*Cactaceae*). Bradleya. 1986. Vol. 4, pp. 1–28.
  19. Bravo-Hollis H., Marshall W.T. A revision of the genus *Toumeyia*. Saguaro Land Bulletin. 1956. Vol. 10, pp. 112–119.
  20. Halda J. J. A new system of the genus *Pediocactus* Britton & Rose. Acta Musei Richnoviensis Section Nature. 1998. Vol. 5, pp. 1–48.
  21. Kalendar R. et al. iPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation. TAG Theor. Appl. Genet. Theor. Angew. Genet. 2010. Vol. 121, no.8, pp. 1419–1430.
  22. Vázquez-Sánchez M. et al. Polyphyly of the iconic cactus genus *Turbiniacarpus* (*Cactaceae*) and its generic circumscription. Botanical Journal of the Linnean Society. 2019. Vol. 190, pp. 405–420.
  23. Shlapakova T.G., Titok V.V. Morfologicheskie osobennosti semyan roda *Turbiniacarpus* [Morphological features of seeds of the genus *Turbiniacarpus*]. *Vesci Natsyonal'noj akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnyh navuk* [News of the National Academy of Sciences of Belarus. Series of biological sciences.], 2021. Vol. 66, no 4, pp. 482–490. (In Russian)

Received 29.09.2025