УДК 582.572.226(571.15)

DOI: 10.14258/pbssm.2020007

К систематике семейства Liliaceae Juss. Алтайской горной страны To the taxonomy of the family Liliaceae Juss. in Altai Mountain Country

Жолнерова Е. А., Ваганов А. В.

Zholnerova E. A., Vaganov A. V.

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: zholnerova.liza@mail.ru
Altai State University, Barnaul, Russia.

Реферат. В работе представлен сравнительно-морфологический анализ отличительных признаков представителей семейства Liliaceae Juss., произрастающих на территории Алтайской горной страны по материалам Гербариев ALTB и YALT, а также цифровых коллекций NS (NSK), MW, FRU, E, CAS, В и G. На основании анализа литературных источников, гербарных фондов и исследований представителей в природной среде выявлены основные морфологические признаки видов, родов и семейства в целом. Околоцветник у представителей семейства Liliaceae простой, венчиковидный, из 6, реже 4 или 8, свободных или сросшихся одинаковых листочков. Тычинок шесть, реже восемь. Завязь верхняя, обычно трехгнездная. Для представителей рода Streptopus Michaux. с корневищным типом подземных органов характерны плоские прикорневые листья и всегда наличие соцветий, плод – ягода. Для некоторых видов рода Gagea Salib. характерно наличие мелких луковичек, кроме одной-двух главных (Lilium L., Fritillaria L., Tulipa L., Erythronium L. и Lloydia Salisb. ex Rchb.). Окраска венчика различна: от белой и желтой до красной и фиолетовой. Желтый цвет лепестков наиболее распространен, белые формы встречаются реже. Для рода Lilium L. характерно прикрепление пыльников к нитям серединой и наличие крапинок и пятнышек на венчике, в то время как у представителей остальных родов пыльники прикрепляются основанием. Характерные пятна или шахматный рисунок также отмечены у рода Fritillaria L.

Ключевые слова. Алтайская горная страна, гербарий, лилейные, морфологические признаки, сравнительноморфологический анализ, *Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*. *Lilium*, Liliaceae, *Lloydia*, *Streptopus*, *Tulipa*.

Summary. The work presents a comparative morphological analysis of the distinctive characteristics of the Liliaceae Juss. family representatives, growing in the Altai Mountain Country based on the materials of Herbaria ALTB and YALT, as well as digital collections NS (NSK), MW, FRU, E, CAS, B and G. Based on the analysis of literary sources, herbarium specimens and studies of representatives in the environment the main morphological characteristics of species, genera and family as a whole have been identified. For representatives of the genus Streptopus Michaux. with the rhizome type of underground organs, flat basal leaves and always the presence of inflorescences are common, the fruit is a berry. For some species of the genus Gagea Salib. small bulbs are typical, except for one-two-headed (Lilium L., Fritillaria L., Tulipa L., Erythronium L. and Lloydia Salisb. ex Rchb.). The color of the corolla is different: from white and yellow to red and purple. Yellow color of the petals is most common, white forms are less common. The genus Lilium L. is characterized by the attachment of anthers to the threads in the middle and the presence of specks and specks on the corolla, while in the representatives of the remaining genera the anthers are attached with a base. Indicative spots or a checkerboard pattern are also noted in the genus Fritillaria L.

Key words. Altai Mountain Country, comparative morphological analysis, Erythronium, Fritillaria, Gagea, herbarium Lilium, Liliaceae, morphological features, Lloydia, Streptopus, Tulipa.

Введение. Среди систематиков до настоящего времени существуют разногласия в понимании объема и состава семейства Liliaceae Juss., окончательно не доказаны родственные связи между родами, спорными также являются статусы отдельных таксономических групп: триб, секций, видов и т. д. (Hutchinson, 1973; Schulze, 1980a, b; Dahlgren et al., 1982, 1985; Тахтаджян, 1982, 1987). Однако даже в самом широком его понимании, семейство занимает центральное место в основании системы однодольных, а всестороннее изучение его представителей имеет огромное значение для решения проблемы происхождения однодольных и в целом цветковых растений (Мохаммад, 2005).

Gagea Salisb. – один из родов большого разнообразия видов семейства Liliaceae (Peterson et al., 2008). Род насчитывает около 250–300 видов. Для территории Алтайской горной станы приводится 19 видов, относящихся к 4 секциям (Шерин, Шмаков, 2011). Малые размеры, невыразительные признаки при существенном габитуальном описании таксонов рода Gagea, всегда вызывали затруднения при диагностике и построении определительных ключей. Однако для большинства представителей рода характерна возрастная морфологическая изменчивость, которая в связи с ранними сроками вегетации затрудняет диагностику (Левичев, 2003). Больше десяти новых видов этого рода, описанные И. Г. Левичевым, встречаются в Казахстане, особенно в горах Тянь-Шань на Западе страны (Иващенко, 2005).

К роду *Gagea* близок род *Lloydia* Salisb. ex Rchb., насчитывающий примерно 20 видов. Большинство видов встречается в Восточной Азии (семь видов в Китае), несколько — в Восточном Средиземноморье. Ареал ллойдии поздней (*Lloydia serotina* (L.) Reichenb) охватывает территорию от гор Уэльса в Англии, горы Евразии до запада Северной Америки и Арктическую провинцию (Тахтаджян, 1982).

Первое упоминание в научных трудах XVI в. о роде *Fritillaria* L. связано сразу с несколькими видами рябчиков из разных территорий. Через полвека список увеличился уже до трех десятков. На данный момент род *Fritillaria* представлен 179 таксонами, многие из которых имеют подвиды и формы (Бекназарова, 2014). На территории России и сопредельных государств, по последним данным, встречается 25 видов рода *Fritillaria* (Черепанов, 1995). Род преимущественно распространен в умеренных и субтропических широтах Северного полушария.

Большой интерес представляет род *Erythronium* L. Впервые сводка о роде дана К. Линнеем, где описан первый вид — *E. dens-canis* L. (Linnaei, 1840). В мире насчитывается 29 видов, большинство из них произрастает в Северной Америке, Юго-Западной Европе, на Кавказе, в Японии. На территории России и сопредельных государств отмечены четыре вида (*E. caucasicum* Woronow, *E. dens-canis* L., *E. japonicum* Decne., *E. sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl.). *E. sibiricum* — эндемичный вид Алтае-Саянской горной страны и Монголии. Обитает в Западной и Восточной Сибири в кедровых, елово-пихтовых, березово-осиновых лесах, по опушкам, лугам и травянистым склонам гор и оврагов, во влажных местах, вблизи рек и озер, до субальпийского и альпийского пояса, мезофит (Седельникова, Кукушкина, 2013). В природе отмечен полиморфизм по фенотипическим признакам и белоцветковые формы.

Род *Lilium* L. насчитывает 105 видов, произрастающих, в основном, в зоне умеренного климата Северного полушария. В России и сопредельных государствах (в пределах бывшего СССР) произрастает 20 видов (Кульшан, Болотова, 2013).

Род *Tulipa* L., по сведениям различных авторов, составляет 100–160 видов. Ареал рода имеет огромную протяженность с запада на восток: от Португалии и северных районов Африки через весь евразийский континент до южных островов Японии (Баранова, 1999). Наибольшее число видов рода *Tulipa* сосредоточено в Средней Азии, Иране, Афганистане, и большинство являются эндемиками, что свидетельствует о том, что здесь находится один из центров видообразования рода. Места обитания тюльпанов приурочены главным образом к районам с жарким и сухим летом, относительно холодной зимой и небольшим количеством осадков весной и осенью. Все тюльпаны – весенние эфемероиды (Диденко 2008).

Род *Streptopus* Michaux. включает в себя 11 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария. Для территории Алтайской горной страны характерны лишь 2 вида: *S. amplexifolius* (L.) DC. и *S. streptopoides* (Ledeb.) Frye et Rigg.

Материалы и методы. В ходе исследования были проведены камеральные работы, включающие в себя изучение различных источников литературы и обработку гербарного материала по территории Алтайской горной страны. Представители родов *Lilium*, *Gagea* и *Erytronium* автор исследования наблюдала в природной обстановке на территории Западного Алтая, были произведены сборы в фонд Гербария АLТВ и фотофиксация красиво цветущих представителей. Названия таксонов и состав семейства в работе приведен в соответствии с современной системой APG IV (Chase et al., 2016). Указание авторов таксонов уставлено согласно сведениям из базы данных IPNI (www.ipni.org). При изучении гербарного материала использовался сравнительно-морфологический метод.

Данные о месте хранении материала по представителям семейства Liliaceae выявлены в GBIF (Глобальная информационная система по биоразнообразию) по территории АГС по оригинальному полигону GeoJSON (Ваганов и др., 2019). Нами были исследованы коллекции Гербария ALTB (Алтайский государственный университет, Барнаул), Гербария YALT (Никитский ботанический сад, Никита, Крым) и Гербарий FRU (Институт биологии НАН Республики Кыргызстан), а также использованы изображения следующих научных депозитариев: NS (NSK) (Гербарий Центрального Сибирского ботанического сада, Гербарий им. М.Г. Попова), МW (Гербарий Московского государственного университета); Е (Гербарий Королевского ботанического сада Эдинбурга, Royal Botanic Garden Edinburgh Living Plant Collections), САЅ (Гербарий Калифорнийской академии наук, California Academy of Sciences), В (Гербарий Ботанического сада и ботанического музея Берлин–Далем, Herbarium Berolinense), G (Гербарий общей Женевской коллекции, Geneva Herbarium – General Collection).

Результаты. В результате исследования по территории Алтайской горной страны нами выявлены 38 представителей семейства Liliaceae из таких родов, как: *Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Lilium*, *Lloydia*, *Streptopus* и *Tulipa*.

В процессе сравнительно-морфологического анализа гербарного материала представителей семейства Liliaceae, литературных источников и личных наблюдений в природе нами определены следующие отличительные признаки: плод (коробочка или ягода); подземные органы (луковицы и клубнелуковицы, корневище); прикрепление пыльников к нитям серединой или основанием; наличие или отсутствие соцветия; цвет венчика (от белого до желтого и фиолетового); наличие крапинок и пятен на околоцветнике; форма луковицы (от яйцевидной до узкоконической); наличие 1–2 главных луковиц или присутствие множества мелких луковичек; мелкие луковички явно выражены или больше напоминают бугорки и чешуи; расположение луковичек в пазухе листа; расположение листьев; характеристика прикорневых листьев (дудчатые, плоские или желобчатые); стебли до соцветия облиственные или безлистные и наличие опушения на стебле. Полный анализ наличия морфологических признаков у каждого представителя семейства отражен в таблице.

Таблица Морфологические признаки представителей семейства Liliaceae Juss.

Вид	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Gagea alberti Regel	1	1	0	?	2	0	?	0	1	1	0	0	?	0	?
Gagea altaica Schischk. et Sumn.	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	?	?	0; 1
Gagea ancestralis Levichev	1	1	0	1	2	0	?	1	0	0	0	0	2	0	?
Gagea bulbifera (Pall.) Salisb.	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1
Gagea fragifera (Villars) E. Bayer et G. López	1	1	0	1	2	0	1; 2	1	0	0	0	0	1	0	0
Gagea fedschenkoana Pasch.	1	1	0	?	2	0	1; 2	1	0	0	0	0	3	0	0
Gagea filiformis (Ledeb.) Kunth	1	1	0	?	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0
Gagea goljakovii Levichev	1	1	0	?	2	0	?	0	1	1	0	0		0	
Gagea granulosa Turcz.	1	1	0	1	2	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0
Gagea hiensis Pascher	1	1	0	?	2	0	1	0	1	1	0	0	2	0	
Gagea kuraiensis Levichev	1	1	0	0	2	0	1	0	1	1	1	0	3	0	0
Gagea longiscapa Grossh.	1	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0
Gagea minima (L.) Ker Gawl.	1	1	0	?	2	0	?	1	0	0	0	0	2	0	?
Gagea nakaiana Kitag.	1	1	0	1	2	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0
Gagea pauciflora (Turcz. ex Trautv.) Ledeb.	1	1	0	?	2	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0
Gagea shmakoviana Levichev	1	1	0	1	2	0	?	0	1	1	0	0	?	0	0
Gagea stepposa L. Z. Shue	1	1	0	0	2	0	?	0	1	0	1	0	?	0	1
Gagea stipitata Merckl. ex Bunge	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	3	0	0

Таблица (окончание)

Вид	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Gagea xiphoidea Levichev	1	1	0	?	2	0	?	0	1	1	0	0	?	0	?
Lilium buschianum Lodd.	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0
Lilium pensylvanicum Ker-Gawler	1	1	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	2	1	1
Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz.	1	1	1	1	3	1	2	1	0	0	0	1	2	1	1
Lilium pumilum DC.	1	1	1	0; 1	2	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0
Fritillaria dagana Turcz. ex Trautv.	1	1	0	0	2; 3	1	3	1	0	0	0	1	2	1	0
Fritillaria meleagris L.	1	1	0	0	2; 3	1	3	1	0	0	0	0	2	1	0
Fritillaria meleagroides Patrin ex Schultes et Schultes fil.	1	1	0	0	3	1	2	1	0	0	0	0	2	1	0
Fritillaria ruthenica Wikstrom	1	1	0	0; 1	2	1	3	1	0	0	0	0	2	1	0
Fritillaria sonnikovae Schaulo et A. Erst	1	1	0	0	2	1	3	1	0	0	0	1	2	0	0
Fritillaria verticillata Willd.	1	1	0	0; 1	1	0	2	1	0	0	0	1	2	1	0
Tulipa altaica Pall. ex Spreng.	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	3	1	1
Tulipa heteropetala Ledeb.	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0
Tulipa patens Agardh. ex Schult. et Schult. fil.	1	1	0	0	1; 2	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0
Tulipa uniflora (L.) Bess. ex Baker	1	1	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0
Erythronium sibiricum (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl.	1	1	0	0	1; 3	0	3	1	0	0	0	0	2	1	0
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	1	1	0	0	1	0	3	1	0	0	0	0	1	1	0
Streptopus amplexifolius (L.) DC.	0	0	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0
Streptopus streptopoides (Ledeb.) Frye et Rigg	0	0	?	1	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0

Примеч.: Плод (1): коробочка -1, ягода -0; подземные органы (2): луковицы и клубнелуковицы -1, корневище -0; прикрепление пыльников к нитям (3): серединой -1, основанием -0; соцветие (4): имеется -1, не имеется -0; цвет венчика (5): белый -1, жёлтый -2, фиолетовый и его оттенки -3; крапинки и пятна на околоцветнике (6): имеются -1, не имеются; форма луковицы (7): яйцевидная -1, шаровидная -2, узкоконическая -3; главная луковица 1 или 2, многочисленных мелких луковичек нет (8): да -1, нет -0; наличие мелких луковичек (9): да -1, нет -0; мелкие луковички явно выражены (10): да -1, нет -0; мелкие луковички располагаются в пазухе листа (11): да -1, нет -0; листья в мутовках (12): да -1, нет -0; форма прикорневых листьев (13): дудчатые -1, плоские -2, желобчатые -3; стебли до соцветия облиственные (14): да -1, нет -0; стебель опушен (15): да -1, нет -0; -10; признак не установлен.

Обсуждение результатов. Для большинства представителей семейства Liliaceae характерны луковицы (*Tulipa*) или клубнелуковицы (*Lilium*), а также корневища (*Streptopus*). Стебель облиственный или безлистый. Цветки обоеполые, одиночные или многочисленные. Околоцветник обычно простой, венчиковидный, из 6, реже 4 или 8, свободных или сросшихся одинаковых листочков. Тычинок шесть, реже восемь. Завязь верхняя, обычно трехгнездная. Плод – коробочка (*Erythronium*, *Fritillaria*, *Gagea*, *Lilium*, *Lloydia*, *Tulipa*) или ягода (*Streptopus*).

Окраска венчика различна: от белой и желтой до красной и фиолетовой. Желтый цвет лепестков наиболее распространен, особенно характерен для рода *Gagea*. Белые формы встречаются реже, преимущественно у родов *Streptopus, Lloydia, Erythronium, Tulipa*. У родов *Lilium* и *Fritillaria* зачастую околоцветник с крапинками, полосками или пятнышками на внутренней стороне лепестков. Сегменты околоцветника также варьируют по размеру и форме в зависимости от рода.

Форма луковицы чаще яйцевидная или шаровидная. Узкоконическая форма характерна для Lloydia serotina, Erythronium sibiricum и для большинства видов рода Fritillaria. Основная группа

представителей имеют одну или две главных луковицы, за исключением некоторых видов рода *Gagea* (*G. alberti* Regel, *G. goljakovii* Levichev., *G. granulosa* Turcz., *G. hiensis* Pascher, *G. kuraiensis* Levichev, *G. shmakoviana* Levichev и др.) Гусинолуки различают также по расположению и форме мелких дочерних луковичек. Они могут быть явно выражены или представлять собой мелкие бугорчатые, редуцированные луковички (*G. stipitata* Merckl. ex Bunge, *G. stepposa* L. Z. Shue). Некоторые из луковичек могут располагаться в пазухе листа (*G. stepposa*, *G. bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. granulosa* и *G. stepposa*).

Для рода *Lilium* характерно прикрепление пыльников к нитям серединой, в то время как у представителей остальных родов пыльники прикрепляются основанием. Стебли до соцветия чаще облиственные, за исключением некоторых видов рода *Gagea* и видом *Fritillaria sonnikovae* Schaulo et A. Erst. Прикорневые листья в большей степени плоские или желобчатые.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). – СПб.: Наука, 1999. - 229 с.

Бекназаров Х. А. Биологические особенности *Fritillaria eduardii* Regel в условиях Памирского ботанического сада // Известия академии наук республики Таджикистан. Отд. биолог. и медиц. наук. – Душанбе: Президиум Академии наук Республики Таджикистан, 2014. – № 2(186). – С. 23–30.

Ваганов А. В., Шмаков А. И., Гудкова П. Д. Глобальные данные о фиторазнообразии Алтайской горной страны, представленные в мировых научных депозитариях // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. научн. статьей по материалам XVIII междунар. научно-практич. конф. (20–23 мая 2019 г., Барнаул). – Барнаул: Издво АлтГУ, 2019. – С. 222–227. DOI: https://doi.org/10.14258/pbssm.2019045

Диденко Е. Н. Онтогенетические состояния видов *Tulipa* в Оренбургской области // Вестник Оренбургского гос. ун-та. – Оренбург, 2008. – № 87. – С. 39–44.

Иващенко А. А. Тюлпаны и другие луковичные растения Казахстана. – Алматы: ИД «Две Столицы». – 2005. – 192 с.

Кульшан З. П., Болотова Я. В. Опыт интродукции видов рода *Lilium* L. (Liliaceae) в Благовещенске (Амурская область) // Вестник ИРГСХА. – Благовещенск: Изд-во Иркутский гос. аграр. ун-т им. А. А. Ежевского (Молодежный), 2013. - № 55. - C. 74–79.

Левичев И. Г. Об бифациальном и унифациальном строениях листовой пластинки // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Русского бот. о-ва. – Барнаул, 2003. – Т. 2. – С. 72–74.

Мордак Е. В. Семейство лилейные (Liliaceae) // Жизнь растений. В 6-ти т. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1982. — С. 72—91.

Мохаммад М. С. Ультраструктура и ультраскульптура оболочки пыльцевых зерен представителей семейства Liliaceae Juss. в связи с вопросами их систематики. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2005. – 20 с.

Седельникова Л. Л., Кукушкина Т. А. Запасные вещества в вегетативных органах *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) // Растительный мир азиатской России. — Новосибирск: Изд-во Академическое издательство «Гео», 2013. — № 2 (12). — С. 115–118.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – С. 439.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Наука, «Мир и семья–95», 1995. – 990 с.

Шерин И. А., Шмаков А. И. Конспект видов рода *Gagea* Salisb. Алтайской горной страны // Известия Алтайского государственного университета, 2011. - №3/2 (71). – С. 69–73.

Chase M. W., Christenhusz M. J. M., Fay M. F., Byng J. W., Judd W. S., Soltis D. E., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis P. S., Stevens P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. - Vol. 181. - No. 1. - P.. 1-20.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T. The monocotyledons. A comparative study. – London; New-York: Akad. Press, 1982. – 378 pp.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the monocotyledons. – Berlin: Springer-Verlag, 1985. – 520 pp.

GBIF – Global Biodiversity Information Facility. URL: http://www.gbif.org (дата обращения 06.02.2020).

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. – Oxford, 1973. – 968 pp.

IPNI: The International Plant Names Index. 2020. URL: http://www.ipni.org (дата обращения 02.02.2020).

Linnaei C. Systema, genera, species plantarum. Codex botanicus Linnaenus. – Lipsiae, 1840. – Vol. 1. – 1102 pp.

Peterson A., Levichev I. G., Peterson J. Systematics of *Gagea* and *Lloydia* (Liliaceae) and infrageneric classification of Gagea based on molecular and morphological data // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008. – Pp. 446–465.

Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliefloren. V. Der Umfang der Alliaceae. – Wiss. Z. F. // Schiller Univ. Jena, 1980a. – Bd. 29. – Pp. 595–606.

Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliefloren. V. Der Umfang der Liliaceae. – Wiss. Z. F. // Schiller Univ. Jena, 1980b. – Bd. 29. – Pp. 607–636.