

**Комплексный анализ семейства Liliaceae Juss.  
на территории Алтайской горной страны:  
таксономия, экология, ареалогия и филогения**

**Comprehensive analysis of the family Liliaceae Juss.  
on the territory of the Altai Mountain Country:  
taxonomy, ecology, arealogy and phylogeny**

Жолнерова Е. А., Ваганов А. В.

Zholnerova E. A., Vaganov A. V.

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

**Реферат.** На основе проведенных исследований, камеральных работ и опубликованных ранее данных составлен комплексный анализ семейства Liliaceae Juss. для территории Алтайской горной страны, который позволил разносторонне выявить все возможные особенности видов семейства. С помощью материалов ген. банка NCBI, на основе фрагментов «rbcL» и «trnL-trnF» получены филогенетические деревья, проведен модульный эволюционный анализ с использованием данных внешней морфологии. Экологический и ареалогический анализы, в свою очередь, предоставили возможность уточнить данные о современном распространении представителей семейства по изучаемой территории. Ареалогический анализ показал преобладание азиатской группы, представители которой относятся преимущественно к североазиатскому и сибирско-среднеазиатскому ареалу. Поясно-зональный анализ семейства показал, что большая часть видов принадлежит к горно-равнинной эколого-географической группе.

**Ключевые слова.** Алтайская горная страна, ДНК, морфология, систематика, филогения, экология, Liliaceae Juss.

**Summary.** A comprehensive analysis of the family Liliaceae Juss. was compiled on the basis of the conducted studies, office work and previously published data for the territory of the Altai Mountain Country, which made it possible to diversify all possible features of the species of the family. Using the materials of the NCBI, based on the fragments «rbcL» and «trnL-trnF», phylogenetic trees were obtained, a modular evolutionary analysis was carried out using external morphology data. Ecological and arealogical analyzes, in turn, provided an opportunity to refine data on the modern distribution of the family members in the study area. Arealogical analysis showed the predominance of the Asian group, whose representatives belong mainly to the North Asian and Siberian-Central Asian areas. Belt-zonal analysis of the family showed that most of the species belong to the mountainous-plain ecological-geographical group.

**Key words.** Altai Mountain Country, DNA, ecology, Liliaceae Juss., morphology, phylogeny, taxonomy.

**Введение.** Хозяйственная деятельность человека стремительно сокращает численность популяций охраняемых видов. Ранее при оценке доли редких и эндемичных видов семейства осуществлён анализ десяти национальных и региональных Красных книг, входящих территориально в состав АГС (Жолнерова и др., 2020). Было установлено, что среди Liliaceae почти половина имеют охранный статус на изучаемой территории. Зачастую в более недоступных для человека местах состояние популяций вполне стабильно, что говорит о высоких рекреационных нагрузках вблизи населённых пунктов. Необходимо разносторонне изучить виды, их точные ареалы, экологическую приуроченность, филогенетические особенности, чтобы выявить факторы, приводящие к сокращению популяций.

**Материалы и методы.** В целях осуществления комплексного анализа проведены камеральные работы, включающие в себя оцифровку материалов Гербария АЛТВ, а также инвентаризацию коллекций АЛТВ, NS (NSK), MW, E, CAS, PE, B и G. На основании данных ген. банка NCBI (URL: <https://www>.

ncbi.nlm.nih.gov) получены последовательности ДНК таксонов по фрагментам «rbcL» и «trnL-trnF» для представителей семейства Liliaceae Алтайской горной страны (табл. 1, 2).

Таблица 1

Последовательности ДНК таксонов для представителей семейства Liliaceae по гену «rbcL»

№	Таксон	rbcL GB Acc. NR / число баз пар (base pair)	Ваучер
1	<i>Alstroemeria pelegrina</i> L.	AJ554229.1 / 971 bp	Vinnersten 117
2	<i>Fritillaria dagana</i> Turcz. ex Trautv.	LM992938.1 / 1064 bp	N/A, isolate 37856
3	<i>Fritillaria meleagris</i> L.	AY395537.1 / 1375 bp	
4	<i>Fritillaria meleagroides</i> Patrin ex Schultes et Schultes fil.	LM992967.1 / 1098 bp	N/A, isolate 24371
5	<i>Gagea bulbifera</i> (Pall.) Salisb.	KM085490.1 / 1226 bp	Thu-E Bot. Exp. 35713
6	<i>Gagea minima</i> (L.) Ker Gawl.	KM085497.1 / 1226 bp	Jaakko Nurmi 99-2
7	<i>Gagea serotina</i> (L.) Ker Gawl.	KM360860.1 / 1408 bp	
8	<i>Lilium pensylvanicum</i> Ker-Gawler	KM085513.1 / 1226 bp	J. K. Hong 054
9	<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Misch.	KP711945.1 / 1098 bp	EM003
10	<i>Lilium pumilum</i> Redoute.	KM085514.1 / 1226 bp	E. S. Jeon s. n.
11	<i>Tulipa heteropetala</i> Ledeb.	KM085530.1 / 1226 bp	M. W. Chase 23828
12	<i>Tulipa uniflora</i> (L.) Bess. ex Baker	KM085540.1 / 1226 bp	M. W. Chase 751
13	<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	AF275992.1 / 1253 bp	
14	<i>Streptopus streptopoides</i> (Ledeb.) Frye et Rigg	KM085574.1 / 1226 bp	T. Kobayashi 44148

Таблица 2

Последовательности ДНК таксонов для представителей семейства Liliaceae по гену «trnL-trnF»

№	Taxon	trnL-trnF GB Acc. NR / base pair	Voucher
1	<i>Alstroemeria pelegrina</i> L.	AJ551332.1 / 1043 bp	Vinnersten 117, UPS
2	<i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl.	NC_035681.1 / 151034 bp	plastid, complete genome
3	<i>Gagea ancestralis</i> Levichev	FR690249.1 / 201 bp	144/10DNA Levichev (LE)
4	<i>Gagea bulbifera</i> (Pall.) Salisb.	FR690235.1 / 189 bp	HAL:107952
5	<i>Gagea filiformis</i> (Ledeb.) Kunth	LN874740.1 / 202 bp	HAL118058
6	<i>Gagea fragifera</i> (Villars) E. Bayer et G. López	AM283103.1 / 295 bp	12693 (CLU)
7	<i>Gagea granulosa</i> Turcz.	LN874752.1 / 202 bp	HAL118047
8	<i>Gagea minima</i> (L.) Ker Gawl.	AM283109.1 / 251 bp	12698 (CLU)
9	<i>Gagea nakaiana</i> Kitag.	AM110256.1 / 266 bp	Gn#17 Levichev (LE)
10	<i>Gagea serotina</i> (L.) Ker Gawl.	EU912319.1 / 746 bp	Jones s. n. (K) (Kew 1004)
11	<i>Gagea shmakoviana</i> Levichev	AM265520.1 / 272 bp	Gs#23 Levichev (LE)
12	<i>Gagea stipitata</i> Merckl. ex Bunge	AM265519.1 / 245 bp	Gs#49 Levichev (LE)
13	<i>Gagea xiphoidea</i> Levichev	FR690141.1 / 201 bp	HAL:108478
14	<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Misch.	KP850988.1 / 721 bp	Em003
15	<i>Lilium pumilum</i> Redoute.	EU597215.1 / 843 bp	isolate=»SH1»
16	<i>Tulipa uniflora</i> (L.) Bess. ex Baker	HF953004.1 / 801 bp	K:Chase 751

Наши исследования 37 таксонов по 15 признакам (Жолнерова, Ваганов, 2020) легли в основу таблицы, обработанной в программе Mesquite (URL: <https://www.mesquiteproject.org>). Далее признаки внешней морфологии были спроецированы на филогенетические деревья, чтобы установить закономерности в эволюции таксонов в семействе. Филогенетические деревья были экспортированы в формате PDF и графически проиллюстрированы в Paint.net.

Ареалогические группы выявлены согласно принципам, изложенным в работах А. В. Куминовой (1960), И. М. Красноборова (1976) и др. (табл. 3). Для определения ареалов нами были использованы «Флора Сибири» (1987), «Определитель растений Алтайского края» (2003) и конспект нашей группы (Жолнерова и др., 2020). Экологический анализ проведён согласно классификации экологических групп по отношению к увлажнению А. В. Куминовой (1960). В основу анализа поясско-зональной структуры положен подход А. С. Ревушкина (1988).

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 (URL: <http://www.ipni.org>).

**Результаты.** На основе проведенных исследований, камеральных работ и опубликованных ранее данных составлен комплексный анализ семейства Liliaceae Juss. для территории Алтайской горной страны, который позволил разносторонне выявить все возможные особенности видов семейства. В частности, ареалогический анализ показал преобладание Азиатской группы – 51,35 %, что составляет 19 видов, представители которых относятся преимущественно к североазиатскому и сибирско-среднеазиатскому ареалу (табл. 3).

Таблица 3

Распределение видов семейства Liliaceae по ареалогическим группам

Группа, тип ареала		Количество видов	%
	Голарктическая	3	8,11
	Голарктический дизъюнктивный	3	8,11
	Евроазиатская	6	16,22
Европейско-	азиатский дизъюнктивный	3	8,11
	сибирско-азиатский дизъюнктивный	3	8,11
	Азиатская	19	51,35
	Собственно азиатский	1	2,70
	Среднеазиатский	1	2,70
	Североазиатский дизъюнктивный	6	16,22
Сибирско-	азиатский	2	5,41
	среднеазиатский	6	16,22
	восточноазиатский	1	2,70
	дальневосточный	1	2,70
	монгольский	1	2,70
	Эндемичная и субэндемичная	9	24,32
	Южно-сибирский	1	2,70
	Собственно алтайский	5	13,51
Алтае-	джунгарский	1	2,70
	западно-саянский	2	5,41

Установлены следующие группы ареалов:

Голарктическая группа – виды, распространённые в умеренных широтах Северного полушария (*Gagea serotina*, *Streptopus amplexifolius*, *S. streptopoides*).

Евроазиатская группа – виды, преимущественно распространённые в Европе и Центральной Азии (*Gagea bulbifera*, *G. granulosa*, *G. minima*, *Lilium pilosiusculum*, *Fritillaria meleagris*, *F. meleagroides*).

Азиатская группа – виды, широко распространённые в северной и центральной частях Азии (*Gagea albertii*, *G. altaica*, *G. fragifera*, *G. fedtschenkoana*, *G. filiformis*, *G. hiensis*, *G. longiscapa*, *G. nakaina*,

*G. pauciflora*, *G. stipitata*, *Lilium buschianum*, *L. pensylvanicum*, *L. pumilum*, *F. verticillata*, *Tulipa altaica*, *T. heteropetala*, *T. patens*, *T. uniflora*, *E. sibiricum*).

Эндемичная и субэндемичная группа, куда входят: Алтае-Саянская группа – виды, распространенные одновременно как в горах Алтая, так и Саяна и собственно Алтайская группа – виды распространены только на территории Алтая (*G. ancestralis*, *G. goljakovii*, *G. kuraensis*, *G. schmakoviana*, *G. stepposa*, *G. xiphoidea*, *Fritillaria dagana*, *F. sonnikovae*, *E. sulevii*).

Ранее было выявлено, что на территории АГС семейство Liliaceae представлено 37 видами из 6 родов (Жолнерова и др., 2020). Согласно последним данным, вид *Erythronium sulevii* (Rukšāns) Stepanov (Степанов, Стасова, 2011; Govaerts et al., 2021) входит в территорию АГС, а вид *Fritillaria ruthenica* Wikst. исключен из конспекта. Таким образом, наибольшее число видов семейства представлено травянистыми луковичными растениями рода *Gagea* – 54,05 % от общего числа видов (табл. 4). Наименее представлены рода *Erythronium* и *Streptopus* по 5,41 % соответственно.

Таблица 4

Таксономический спектр семейства Liliaceae для территории АГС

Род	Кол-во видов	%
<i>Gagea</i> Salib.	20	54,05
<i>Fritillaria</i> L.	5	13,51
<i>Lilium</i> L.	4	10,81
<i>Tulipa</i> L.	4	10,81
<i>Streptopus</i> Michaux.	2	5,41
<i>Erythronium</i> L.	2	5,41

Согласно классификации экологических групп по отношению к увлажнению А.В. Куминовой (1960) большинство представителей семейства относится к мезоксерофитам и мезофитам, произрастающим в условиях умеренного увлажнения. Это объясняется приуроченностью видов к горностепным, луговым местообитаниям, в меньшей степени – к степным. Также были выделены эколого-географические группы, представленные в табл. 5.

Таблица 5

Распределение видов семейства Liliaceae по эколого-географическим группам

Эколого-географическая группа, п/группа		Кол-во видов	%
Высокогорная		1	2,70
Горная	Горно-лесная	4	10,81
	Горно-степная	8	21,62
Горно-равнинная	Лесная	11	29,73
	Степная	13	35,14

Высокогорная группа – растения, встречающиеся выше верхней границы леса (*Gagea serotina*).

Горная (монтанная): горно-лесные виды – обитающие в лесном и в высокогорных поясах (*Erythronium sibiricum*, *E. sulevii*, *Lilium pilosiusculum*, *Streptopus streptopoides*); горно-степные виды – обитающие в степном и в высокогорном поясах (*Gagea albertii*, *G. altaica*, *G. fedtschenkoana*, *G. stipitata*, *F. verticillata*, *F. sonnikovae*, *Tulipa heteropetala*, *T. uniflora*). Горно-равнинная: лесные виды, ареал которых охватывает лесной пояс и лесную зону (*G. schmakoviana*, *G. hiensis*, *G. longiscapa*, *G. nakaina*, *G. minima*, *G. granulosa*, *Lilium pensylvanicum*, *L. pumilum*, *Fritillaria dagana*, *F. meleagris*, *Streptopus amplexifolius*); степные виды, приуроченные в своём распространении к степному поясу и степной зоне (*Gagea pauciflora*, *G. bulbifera*, *G. ancestralis*, *G. filiformis*, *G. goljakovii*, *G. kuraensis*, *G. stepposa*, *G. xiphoidea*, *G. fragifera*, *Tulipa altaica*, *T. patens*, *Fritillaria meleagroides*, *Lilium buschianum*).

Поясно-зональный анализ семейства Liliaceae показал, что большая часть растений принадлежит к горно-равнинной эколого-географической группе. Лесные виды составляют 30 % от общего числа, а степные – 35 %.

Семейство Liliaceae, в широком смысле, охватывает большое количество различных групп родов, следовательно, является весьма полифилетическим. Это привело ботаников к более узкой монофилетической концепции. Работа выполнена с учётом, что единственный циркумполярный род, бывший *Lloydia*, теперь включен в *Gagea* (Peruzzi et al., 2009). Вместе с тем, многолетние исследования семейства показали, что тенденция эволюции Liliaceae не следовала одному направлению, а различалась для каждого рода (Du et al., 2017), что обуславливает актуальность и сложность исследования. Модульный эволюционный анализ полных 15 внешних признаков представителей семейства Liliaceae (Жолнерова, Ваганов, 2020) представлен на филогенетических деревьях, полученных на основе фрагментов «rbcL» и «trnL-trnF» (рис. 4).

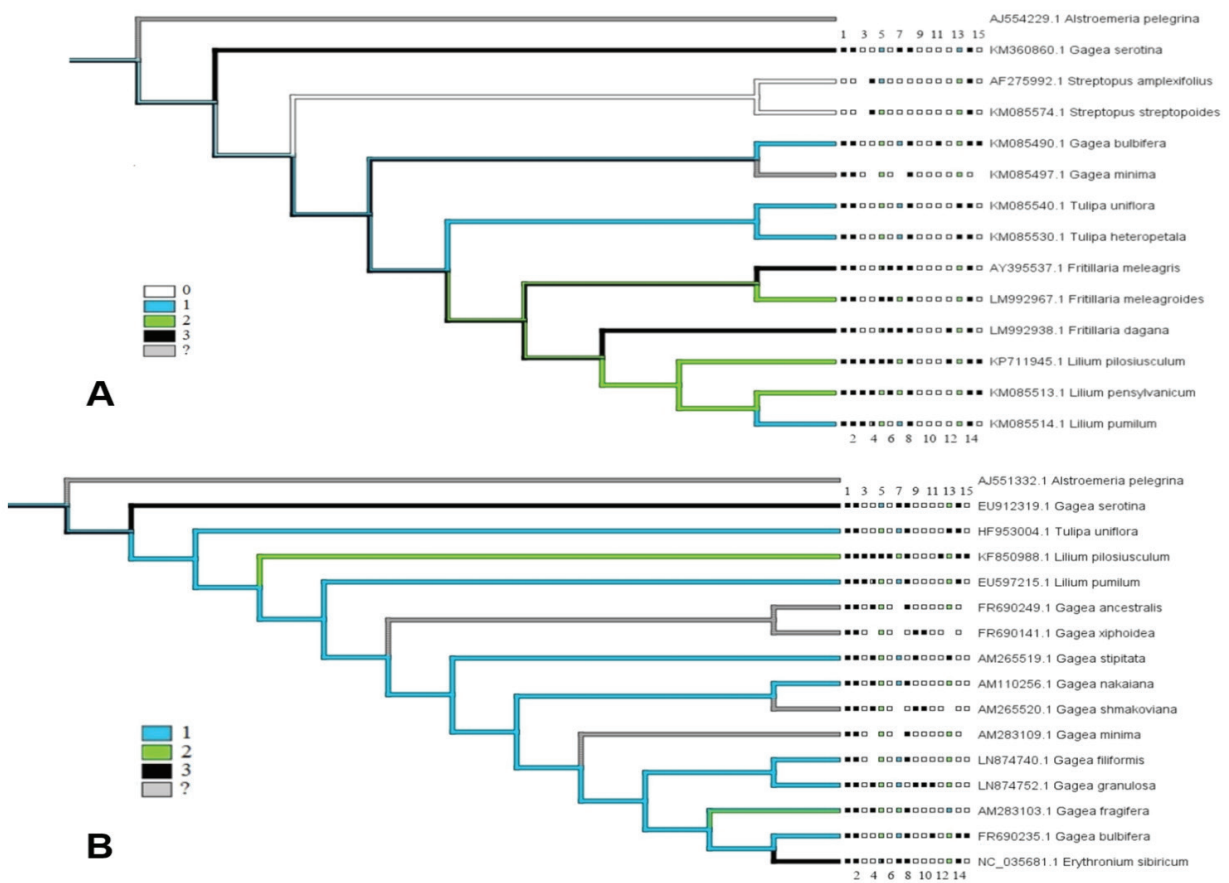


Рис. 4. Филогенетические деревья, построенные на основе фрагментов хлоропластной ДНК: А – «rbcL»; В – «trnL-trnF». Условные обозначения: плод (1): коробочка – 1, ягода – 0; подземные органы (2): луковицы и клубнелуковицы – 1, корневище – 0; прикрепление пыльников к нитям (3): серединой – 1, основанием – 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 – 0; 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; ? – признак не установлен (Жолнерова, Ваганов, 2020).

**Благодарности.** Работы по комплексному анализу выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема No FZMW-2020-0003), по инвентаризации коллекции и оцифровке гербария АЛТВ выполнены по проекту РФФИ No 19-44-220004\_p\_a.



ЛИТЕРАТУРА

- Жолнерова Е. А., Ваганов А. В.** К систематике семейства Liliaceae Juss. Алтайской горной страны // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. – Т. 19, № 1. – С. 33–38. DOI: 10.14258/pbssm.2020007
- Жолнерова Е. А., Ваганов А. В., Шмаков А. И.** Семейство Liliaceae Juss. во флоре Алтайской горной страны // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. – Т. 19, № 2. – С. 258–263. DOI: 10.14258/pbssm.2020115
- Куминова А. В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Сибирское Отделение Академии наук СССР, 1960. – 450 с.
- Красноборов И. М.** Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск: Наука, 1976. – 378 с.
- Определитель растений Алтайского края* / И. М. Красноборов, М. Н. Ломоносова, Д. Н. Шауло и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. – 634 с.
- Ревушкин А. С.** Высокогорная флора Алтая. – Томск: Томский университет, 1988. – 320 с.
- Степанов Н. В., Стасова В. В.** О новом таксоне рода кандык (*Erythronium* - Liliaceae) из Западного Саяна // Вестник КрасГАУ, 2011. – № 8(59). – С. 58–63.
- Флора Сибири. Araceae – Orchidaceae* / Сост. Н. В. Власова, В. М. Доронькин, Н. И. Золотухин и др. – Новосибирск: «Наука», 1987. – С. 49–110.
- 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, № 1. – P. 1–20.
- Du Yun-peng, Bi Yu, Zhang Ming-fang, Yang Feng-ping, Jia Gui-xia, Zhang Xiu-hai** Genome Size Diversity in *Lilium* (Liliaceae) is Correlated with Karyotype and Environmental Traits // Frontiers in Plant Science, 2017. – Vol. 8. – P. 1303. DOI: 10.3389/fpls.2017.01303
- Govaerts R., Nic Lughadha E., Black N., Turner R., Paton A.** The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity, 2021 – Vol. 8, № 215. DOI: 10.1038/s41597-021-00997-6
- IPNI: The International Plant Names Index.* 2020. URL: <http://www.ipni.org> (Accessed 04 April 2022).
- Maddison W., Maddison D.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.6. 2018. URL: <https://www.mesquiteproject.org> (Accessed 20 January 2022).
- National Center for Biotechnology Information.* URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov> (Accessed 01 February 2022).
- Peruzzi L., Leitch I. J., Caparelli K. F.** Chromosome diversity and evolution in Liliaceae // Annals of Botany, 2009. – № 103. – P. 459–475. DOI: 10.1093/aob/mcn230