

Фенотипическая изменчивость окраски цветка *Erythronium sibiricum* у горы Филаретка (Республика Алтай)

Phenotypic variability of flower color of *Erythronium sibiricum* near Mount Filaretka (Altai Republic)

Седельникова Л. Л.

Sedelnikova L. L.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск. E-mail: lusedelnikova@yandex.ru
Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

Реферат. В результате маршрутного обследования подножья горы Филаретка в Усть-Коксинском районе Горного Алтая в 2018, 2022, 2024 гг. обнаружено и описано фенотипическое разнообразие окраски и формы цветка *Erythronium sibiricum*. В природных условиях данного местообитания определена изменчивость окраски цветка от лиловой, как у исходного вида, до светло-розовой, темно-розовой, сиреневой, светло- и темно сиреневой, белой. Отмечена изменчивость окраски пятна на лепестках: белой, лимонно-желтой, светло-бордовой, красной. Установлено, что возрастной состав ценопопуляции молодой, левосторонний и в среднем (на 1 м²) состоит из 89 % ювенильно-виргинильных растений и 11 % генеративных. Высказано предположение о гибридном происхождении описанных фенотипов и их генетической связи с евразийскими и североамериканскими видами рода *Erythronium*, что в дальнейшем требует молекулярного обоснования.

Ключевые слова. Горный Алтай, изменчивость, окраска, фенотипы, Филаретка, цветок, *Erythronium sibiricum*.

Summary. A field survey of the foothills of Mountain Filaretka in the Ust-Koksinsky District of the Altai Mountains in 2018, 2022, and 2024 revealed and described phenotypic diversity in flower color and shape of *Erythronium sibiricum*. Flower color variability in the natural conditions of this habitat ranged from lilac, as in the original species, to light pink, dark pink, lilac, light and dark lilac, and white. Variability in petal spot color was noted: white, lemon yellow, light burgundy, and red. It was established that the age composition of the cenopopulation is young, left-sided and on average (per 1 m²) consists of 89 % juvenile-virginile plants and 11 % generative plants. It has been suggested that the described phenotypes have a hybrid origin and a genetic link with Eurasian and North American species of the genus *Erythronium*, which requires further a molecular justification.

Key words. Altai Mountains, color, *Erythronium sibiricum*, flower, phenotypes, Philaret, variability.

Введение. Начало 21-го столетия открыло широкие возможности морфо-генетических исследований таксонов из различных родов, в частности *Erythronium* L. – кандык, эритрониум (сем. Liliaceae Juss.). Ранее описано, что в пределах Европы и Азии произрастает четыре вида из рода *Erythronium*: кандык кавказский (*Erythronium caucasicum* Woronow), к. собачий зуб (*E. dens-canis* L.), к. японский (*E. japonicum* Decne), к. сибирский (*E. sibiricum* (Fisch. et C. A. Mey.) Kryn.). Кандык сибирский был единственным видом, произрастающим в Западной и Восточной Сибири, Казахстане, Монголии, в Алтае-Саянском горном регионе (Конспект флоры..., 2012). Однако, за последние годы при использовании теста на генетическое различие видов обнаружено, что в Южной Сибири обитает четыре вида кандыка: *E. sibiricum*, *E. sajanense* Stepanov et Stassova – к. саянский, *E. sulevii* (Rukšans) Stepanov – к. Сулева, *E. krylovii* Stepanov – к. Крылова (Степанов, Стасова, 2011; Bartha et al., 2015; Кучма и др. 2023). Тем самым род *Erythronium* в настоящий период включает 34 вида, а не 29, как отмечалось ранее, к которому отнесены еще североамериканские виды – *E. umbilicatum* C. R. Park et Hardin – к. пуповидный, *E. elegans* Hammond et Chambers – к. изящный, *E. quiaultense* G. A. Allen – к. квиайлский (Parks, Hardin, 1968; Allen, 2001, 2008; Clennett, 2014; The Plant List, 2024). Зарубежные исследования затрагивают широкий аспект изучения не только морфологических, но и молекулярных данных для уточнения таксономии и филогенетического древа *Erythronium* (Allen et al., 2003; Clennett et al., 2012; Bartha et al., 2015). Эти воз-

возможности обозначили генетические отличия видов *Erythronium*, обитающих в Южной Сибири (Кучма и др. 2023).

Среди них *E. sibiricum* всесторонне изучается в природных ценопопуляциях и введен в культуру во многих регионах Сибири (Степанов, Стасова, 2014; Стадникова, Климов, 2018; Филиппова и др., 2020; Климова, 2021; Куприянов, Манаков, 2021; Прокопьев и др., 2021). О фенотипической изменчивости формы и окраски цветка *E. sibiricum* в Кемеровской и Новосибирской областях известно из работ Г. В. Скакунова (1977) и Л. Л. Седельниковой (2018, 2021). Морфологические признаки растений, как известно, трансформируются, проявляясь в различных эколого-географических местах произрастания таксонов, что проявляется на внутривидовом уровне.

Цель данной работы – оценить изменчивость фенотипических признаков окраски цветка и возрастной состав *Erythronium sibiricum* в местообитании у подножья горы Филаретка в Горном Алтае.

Материалы и методы. Работа состояла в маршрутном обследовании подножья горы Филаретка (Филаретова гора) в Усть-Коксинском районе Республики Алтай. Исследования проводили в 2018 г., 2022 г., 2024 г. в природных условиях произрастания *E. sibiricum* в Уймонской долине у подножья горы Филаретка, возвышающейся возле сел Мульта и Замульта. Её высота 1783 м над ур. м., координаты: 50°145'387"N, 85°987'540"E (Mount Filaretka, 2025). Возрастные состояния и морфометрические замеры у растений делали на пяти пробных площадках (ПП) размером 1 м², расположенных друг от друга на расстоянии 3–5 м, заложенных в пределах ценопопуляции (ЦП), общая площадь которой составляла 400–550 м². Биологический возраст растений определяли по ранее установленным признакам для *E. sibiricum* (Седельникова, 2002, 2018).

Результаты. Анализ возрастного состояния растений в пяти ПП показал, что ЦП *E. sibiricum* в основном состоит из особей прегенеративного возрастного состояния (табл. 2), продолжительность которого, как известно (Седельникова, 2002) составляет 5 лет. Установлено, что на одной ПП произрастают разновозрастные растения, в среднем ювенильно-виргинильных от 21 до 43 шт. и генеративных 3–6 шт. Что составляло 27 % растений ювенильного состояния (j), 62 % – виргинильного (v), 11 % – генеративного (g) (рис. 1а). Растений сенильного состояния не отмечено. Исходя из этого определено, что ЦП *E. sibiricum* в данном местонахождении – молодая, левосторонняя. Очевидно, в дальнейшем, это приведет к увеличению обильности генеративных особей и, возможно, возникновению новых фенотипов.

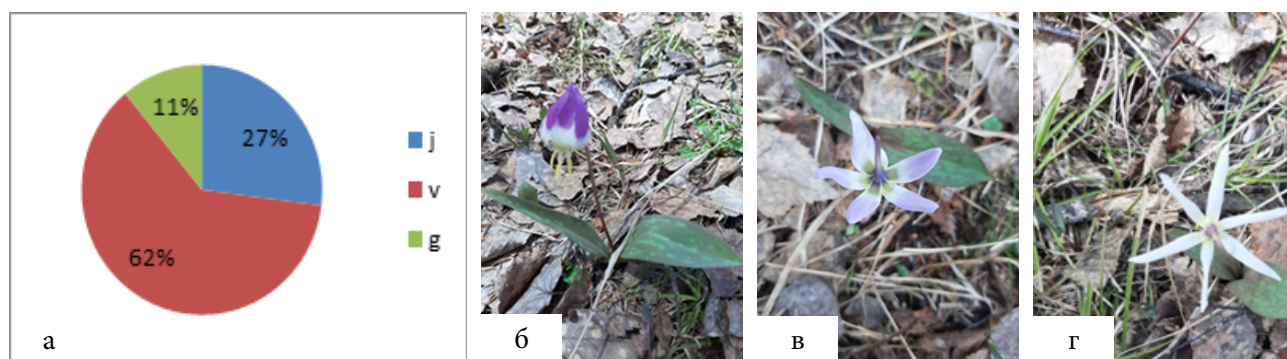


Рис. 1. Распределение разновозрастных растений (а) *Erythronium sibiricum* на 1 м² в ценопопуляции у подножья горы Филаретка (j – ювенильные, v – виргинильные, g – генеративные), фенотипы (б–г).

В данной ЦП определен высокий уровень внутривидового полиморфизма (90–95 %) по окраске и форме цветка у растений *E. sibiricum*. Нами обнаружены растения с разными фенотипами по окраске листочков околоцветника: белоцветковые, светло-розовые, розовые, пурпурно-розовые, бледно-фиолетовые и темно-красновато-фиолетовые, сиреневые разных оттенков (рис. 2). Отмечено варьирование признака окраски и формы пятна, формы и размера долей околоцветника. С нижней стороны долей околоцветника также имеются отличия в окраске пятна: белой, переходящей в светло-желтый или лимонный цвет к основанию лепестка (рис. 1б), светло-зеленой, переходящей в темно-зеленый цвет к основанию лепестка (рис. 1в). Обнаружены цветки, где пять (рис. 2б) и восемь (рис. 2е) долей околоцветника вместо шести. Изменчивость количественных показателей долей околоцветника

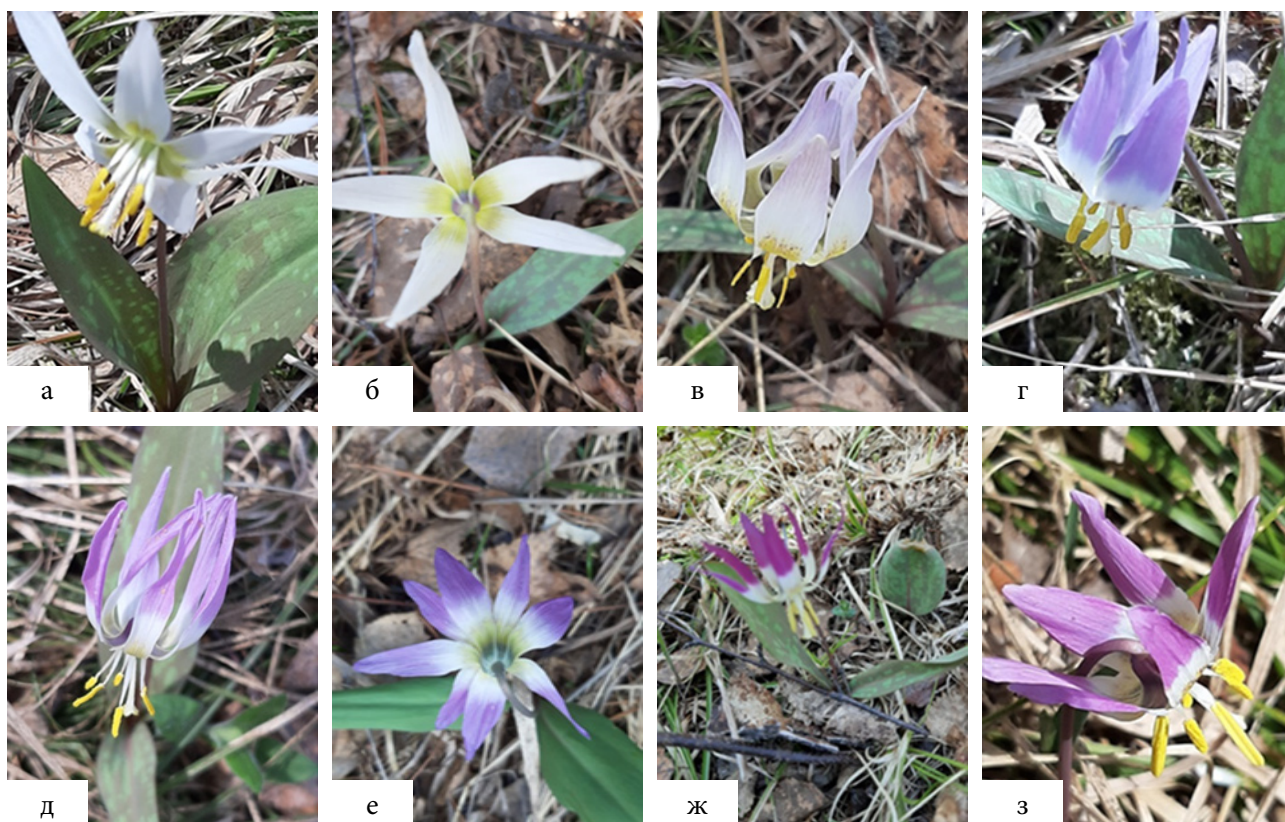


Рис. 2. Фенотипы *Erythronium sibiricum* в ценопопуляции у подножья г. Филаретки: белые (а, б), светло-сиреневые (в), сиреневые (г, д), сиреневые (е), розово-малиновые (ж, з).

выражена единично у отдельных особей, что возможно вызвано морфозами, которые возникают в период деления эпидермальных клеток, реагирующих на температурный фактор в период их формирования. У белоцветковых растений обнаружены на лепестках ярко-желтое пятно (рис. 1г) или светло-лимонное (рис. 2а). Листья генеративных особей имели окраску от светло-зеленой до темно-зеленой тональности. У отдельных растений наблюдали наличие бордовых антоциановых пятен, иногда по всей поверхности листа. Сравнение средних морфометрических показателей у растений разных фенотипов по окраске цветка (табл. 1) показало незначительную индивидуальную изменчивость в пределах размера диаметра цветка (1,9–2,7 см), длины долей околоцветника (1,9–2,3 см). Установлено, что длина второго листа у всех фенотипов больше в 1,4 раза, а ширина в 3,0 раза, чем у первого и первый лист ланцетовидной формы, второй – овально-округлой. Высота растений соответствовала 5,0–14,0 см, с минимальным значением у светло-сиреневых и максимальным у розовых особей.

Полиморфизм по окраске цветка у *E. sibiricum* очевидно вызван такими факторами как дихогамией и гетеростилией (Седельникова, 2018). Это способствовало перекрестному опылению, энтомофильно. Возможно и самоопыление за счет сближения репродуктивных органов в цветке в период цветения, что создает автогамное опыление. Широкий спектр внутривидового полиморфизма у *E. sibiricum* проявляется в генетическом разнообразии изменчивости окраски у растений. О гомологической изменчивости признаков в пределах родового комплекса у растений ранее писал Н. И. Вавилов (1935). Тем самым по окраске цветка отмечается однородность с видами, выделенными в Южной Сибири: *E. sulevii*, *E. krylovii* и северо-американскими видами, такими, как к. беловатый – *E. albidum* Nutt. (листочки околоцветника белые, реже розоватые), к. калифорнийский – *E. californicum* Purdy (кремово-белые), к. Гендерсона – *E. hendersonii* S. Wats. (светло-пурпурные), к. горный – *E. montanum* Wats. (розово-белые), к. завернутый – *E. revolutum* Smith, к. розоватый – *E. roseratum* Wolf. (розоватые). Связь флор Северной Америки и Евразии, как утверждал М. Г. Попов (1963), была «допустима через древнее соединение посредством Северной Атлантиды» (Седельникова, 2002, с. 45). Ледниковые циклы оказали влияние на географическую изоляцию видов рода *Erythronium* в формировании современного генетического разнообразия, на что также указывают авторы (Bartha et al., 2015).

Таблица 1. Средние морфометрические параметры (см) растений *Erythronium sibiricum* с разной цветовой окраской в 2024 г. у подножья г. Филаретка (Республика Алтай)

Окраска цветка	Высота растения	Диаметр цветка	Размер лепестка		Первый лист		Второй лист	
			Длина	Ширина	Длина	Ширина	Длина	Ширина
Белая	11.7±0.5	2.2–2.7	2.1±0.1	0.4±0.1	6.1±0.4	0.8±0.1	7.0±0.3	1.2±0.2
Светло-розовая	12.4±0.3	1.9–2.1	2.1±0.2	0.4±0.1	6.5±0.3	0.7±0.1	7.7±0.2	1.3±0.2
Розовая	14.0±0.6	2.0–2.2	1.9±0.2	0.5±0.2	5.9±0.5	0.6±0.2	6.0±0.1	1.2±0.2
Светло-сиреневая	7.9±0.2	2.3–2.4	1.9±0.2	0.4±0.1	5.4±0.3	0.8±0.1	6.3±0.3	1.8±0.2
Сиреневая	9.6±0.3	2.4–2.7	2.3±0.1	0.4±0.1	6.7±0.3	0.8±0.1	7.1±0.3	1.7±0.2

Внутривидовой полиморфизм выражен не только на границе ареала вида, но и в его пределах. Это, очевидно способствовало проявлению фенотипической изменчивости гибридного происхождения у *E. sibiricum* в ценопопуляции у подножья горы Филаретка. О гибридном происхождении восточно-североамериканского вида *E. umbilicatum* и западно-североамериканских видов *E. elegans*, *E. quiaultense* утверждают исследователи (Parks, Hardin, 1968; Allen 2001, 2008) и оно основано на молекулярном анализе, при котором установлены различия в их геномах. По данным (Allen et al., 2008) род *Erythronium* состоит из трех географически различных кластеров: западно-североамериканской, восточно-североамериканской, евразийской, причем в первой из них проявляется высокое морфологическое и молекулярное разнообразие и многие из ее видов гибридизируют, что ведет к видообразованию.

Обсуждение. Проведенный анализ позволил оценить разнообразие внутривидового полиморфизма по окраске и форме цветка у *E. sibiricum* у подножья горы Филаретка в Усть-Коксинском районе Горного Алтая. Впервые выделено и описано 18 фенотипов с окраской цветка у *E. sibiricum* с 5,0–5,1 бледно-фиолетовой (14 %), темно-красновато-фиолетовой (14 %), светло-сиреневой (26,4 %). Установлена высокая фенотипическая изменчивость растений в данном местопроисрастании (90–95 %). Проведено ранжирование растений по высоте генеративного побега: высокие (11,5–14,0 см), средние (7,5–10,5 см), низкие (5,0–5,1 см). Выделены фенотипы с узкими долями околоцветника (ширина 0,2–0,3 см), широкими (1,0–1,1 см) и большинство со средними размерами (0,4–0,7 см). Определено, что ценопопуляция *E. sibiricum* – левосторонняя, молодая, полночленная. Установлено, что на 1 м² численность разновозрастных особей высокая и в среднем составляет $39,8 \pm 7,5$ шт. Большинство из них ювенильно-виргинильных растений ($35,6 \pm 4,5$ шт.). Вероятно, с каждым годом в данной ценопопуляции постепенно будет повышаться численность генеративных растений, что, возможно, приведет к увеличению частоты проявления цветового спектра. Сохранение внутривидового полиморфизма *E. sibiricum* связано с необходимостью охраны данного местонахождения вдали от мест с антропогенной нагрузкой, что в дальнейшем обеспечит исследование описанных фенотипов на молекулярно-генетическом уровне.

Благодарности. Работа выполнена по Программе фундаментальных исследований по теме «Разработка научных основ и технологий оценки, сохранения и восстановления природного и культурного биоразнообразия, в том числе редких видов растений и их рационального использования» в рамках госзадания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № 126021617423-1.

ЛИТЕРАТУРА

- Вавилов Н. И.** Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. – 56 с.
- Климова О. А.** Оценка состояния ценопопуляций *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov на антропогенно нарушенных территориях Кузбасса // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2021. – Т. 20, № 1. – С. 234–236. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2021044>
- Конспект флоры Азиатской Сибири: Сосудистые растения** / под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: СО РАН, 2012. – 639 с.
- Куприянов О. А., Манаков, Ю. А.** Редкие и исчезающие растения на отвалах Кузбасса // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Материалы VI межд. науч. конф. (Кемерово, 5–7 октября 2021 г.). – Кемерово: ФИЦ УУХ СО РАН, 2021. – С. 60–64. https://doi.org/10.53650/9785902305606_60

- Кучма Е. А., Рябова К. К., Ямских И. У., Степанов Н. В., Куцев М. Г.** Морфологические и филогенетические различия видов р. *Erythronium* (Liliaceae) в Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2023. – Т. 22, № 1. – С. 189–192. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2023036>
- Попов М. Г.** Основы флорогенетики. – М.: АН СССР, 1963. – 135 с.
- Прокопьев А. С., Чернова О. Д., Катаева Т. Н.** Эколого-биологические особенности *Erythronium sibiricum* на юге Томской области // Наукосфера, 2021. – Т. 11 (2). – С. 5–10. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5730024>
- Скакунов Г. В.** Изменчивость кандыка сибирского в природе // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 76–87.
- Седельникова Л. Л.** Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
- Седельникова Л. Л.** Кандык сибирский. Биология, распространение, использование. – Новосибирск: ГЕО, 2018. – 103 с.
- Седельникова Л. Л.** Результаты исследования кандыка сибирского в Сибирском регионе // Субтропическое и декоративное цветоводство, 2021. – № 76. – С. 55–66. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2021-76-55-66>
- Стадникова К. В., Климов А. В.** Пространственная структура ценопопуляций *Erythronium sibiricum* бассейна реки Черновой Нарык (Кемеровская область) // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов: Материалы V межд. науч. конф. (г. Кемерово, 2–3 октября 2018 г.). – Кемерово: ФИЦ УУХ СО РАН, 2018. – С. 104–106.
- Степанов Н. В., Стасова В. В.** О новом таксоне рода кандык (*Erythronium* – Liliaceae) из Западного Саяна // Вестник КрасГАУ, 2011. – № 8. – С. 58–63.
- Степанов Н. В., Стасова В. В.** Анатомо-морфологические особенности сибирских кандыков *Erythronium sibiricum* и *Erythronium sajanense* // Вестник КрасГАУ, 2014. – № 8. – С. 68–77.
- Филиппова А. В., Степанюк Г. Я., Романова Н. Г., Ковригина Л. И., Тарасова И. В.** Особенности распространения и характеристика ценопопуляций кандыка сибирского в Кемеровской области // Фундаментальные и прикладные аспекты устойчивого развития ресурсных регионов. – Новокузнецк: ПУ, 2020. – С. 179–183.
- Allen G. A.** Hybrid speciation in *Erythronium* (Liliaceae): a new allotetraploid species from Washington State // Syst. Bot., 2001. – Vol. 26. – P. 263–272.
- Allen G. A.** The origins of polyploids in western North American fawn-lilies (*Erythronium*) // Home Botany, 2008. – Vol. 86. – P. 835–845.
- Allen G. A., Soltis D. E., Soltis P. S.** Phylogeny and biogeography of *Erythronium* (Liliaceae) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences // Syst. Bot., 2003. – Vol. 28. – P. 512–523.
- Bartha K., Stepanov N. V., Ruksans J., Bancue H. L., Keresztess L.** Non-monophyly of Sibirian *Erythronium* (Liliaceae) leads to the recognition of the formerly neglected *Erythronium sajanense* // Journal of Plant Research, 2015. – Vol. 128. – P. 721–729. <https://doi.org/10.1007/S10265-015-0734-7>
- Bartha L., Sramkó G., Volkova P. A., Surina B., Ivanov A. L., Banciu H. L.** Patterns of plastid DNA differentiation in *Erythronium* (Liliaceae) are consistent with allopatric lineage divergence in Europe across longitude and latitude // Plant Syst. Evol., 2015. – Vol. 301. – P. 1747–1758.
- Clennett J. C. B., Chase M. W., Forest F., Maurin O., Wilkin P.** Phylogenetic systematics of *Erythronium* (Liliaceae): morphological and molecular analyses // Botanical Journal of the Linnean Society, 2012. – Vol. 170. – P. 504–528.
- Clennett C.** The Genus *Erythronium*. – Royal Botanic Gardens: Kew Publishing, 2014. – 250 p.
- Mount Filaretka.* URL: (Accessed 19 June 2025).
- Parks C. R., Hardin J. W.** Yellow *Erythroniums* of the Eastern United States // Brittonia, 1963. – Vol. 15. – P. 245–259. <https://doi.org/10.2307.2805165>
- The Plant List.* URL: <http://www.theplantlist.org/> (Accessed 17 January 2024).