



УДК 582.572.226:581.96(571.151)

Новый вид рода *Fritillaria* (Liliaceae) с Алтая

А. И. Шмаков^{1,5*}, А. В. Анисимов^{1,6}, А. А. Кечайкин^{1,7}, В. И. Дорофеев^{2,8}, М. В. Скапцов^{1,9},
Г. А. Болботов^{3,10}, Д. Н. Шауло^{4,11}, Е. А. Жолнерова^{1,12}, В. Ф. Зайков^{1,13}, А. В. Ваганов^{1,14}, С. В. Смирнов^{1,15}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197022, Россия

³ Катон-Карагайский государственный национальный природный парк, ул. Жампеисова 16А, с. Катон-Карагай, 070908, Республика Казахстан

⁴ Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

⁵ E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

⁶ E-mail: anisimov_andrew_2001@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1015-7795>

⁷ E-mail: alekseichechaikin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0754-4698>

⁸ E-mail: vdorofeyev@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3642-197X>

⁹ E-mail: mr.skaptsov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4884-0768>

¹⁰ E-mail: g.bolbotov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0009-1458-1161>

¹¹ E-mail: dshaulo@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1835-8532>

¹² E-mail: zholnerova.liza@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3697-4811>

¹³ E-mail: vz1703@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1641-9458>

¹⁴ E-mail: vaganov_vav@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7584-5150>

¹⁵ E-mail: serg_sm@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9657-3959>

* Автор для переписки

Ключевые слова: молекулярная филогения, пыльцевой анализ, Республика Алтай, эндемизм, *Fritillaria katunica*.

Аннотация. Приводится описание нового вида *Fritillaria katunica* с территории Центрального Алтая, который по форме и окраске цветков наиболее близок к *F. tortifolia*, но отличается от него цветом пыльников (жёлтые, а не пурпурные). От *F. verticillata* и *F. leucantha* отличается внутренней окраской цветков. Кроме этого, от всех указанных видов *F. katunica* отличается формой листочков околоцветника. Распространение нового вида пока ограничено долинами рек Катунь и Чуя в пределах Республики Алтай (Россия). Представлены подробное таксономическое описание, географическое распространение, экология и оригинальные фотографии *F. katunica*. На основании молекулярных исследований проанализированы филогенетические связи нового вида, приведены морфологические данные его пыльцевых зёрен в сравнении с близкородственными таксонами.

New species of the genus *Fritillaria* (Liliaceae) from Altai

A. I. Shmakov¹, A. V. Anisimov¹, A. A. Kechaykin¹, V. I. Dorofeyev², M. V. Skaptsov¹, G. A. Bolbotov³,
D. N. Shaulo⁴, E. A. Zholnerova¹, V. F. Zaikov¹, A. V. Vaganov¹, S. V. Smirnov¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation² Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popova St., 2, St-Petersburg, 197022, Russian Federation³ Katon-Karagai State National Natural Park, 115, O. Bokeeva St., Katon-Karagai Village, 070908, Republic of Kazakhstan⁴ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya St., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: Altai Republic, endemism, *Fritillaria katunica*, molecular phylogeny, pollen analysis.

Summary. A description of a new species, *Fritillaria katunica*, from the Central Altai region is provided. It is most closely related to *F. tortifolia* in flower shape and coloration but differs in anthers color (yellow rather than purple). It differs from *F. verticillata* and *F. leucantha* in the internal flower coloration. Furthermore, *F. katunica* differs from all the above-mentioned species in the shape of its tepals. The distribution of the new species is currently limited to the Katun and Chuya river valleys within the Republic of Altai (Russia). A detailed taxonomic description, geographic distribution, ecology, and original photographs of *F. katunica* are presented. Molecular studies are used to analyze the phylogenetic relationships of the new species, and morphological data on its pollen grains are presented in comparison with closely related taxa.

Введение

Голарктический род *Fritillaria* L. из семейства Liliaceae Juss. по разным оценкам насчитывает от 100 до 170 видов, из которых лишь 4 произрастает на территории Алтайской горной страны (АГС): *F. meleagris* L., *F. meleagroides* Patr. ex Schult. f., *F. pallidiflora* Schrenk и *F. verticillata* Willd. (Anisimov et al., 2022). Недавно на основании морфологии цветка было предложено восстановление видовой самостоятельности *F. leucantha* Fisch. ex Graham (Shmakov et al., 2023) и обозначение его в качестве эндемика АГС (Bolbotov et al., 2024). Эти исследования дополнили флору данного региона еще одним представителем рода. Однако в ходе последующего более детального анализа собранных материалов, хранящихся в Гербарии ALTB, и литературных первоисточников, оказалось, что понимание *F. leucantha*, представленное в работе А. И. Шмакова и др. (Shmakov et al., 2023) не совсем верно интерпретировано.

Согласно авторам публикации (Shmakov et al., 2023: 9), цветки *F. leucantha* с внутренней стороны сплошь крапчатые. Хотя в цитируемом ими протологе (Graham, 1831) указано, что крапчатость наблюдается только в основании цветка. В журнале «Botanical Magazine» (Curtis, Hooker, 1831) нами обнаружена прекрасная цветная иллюстрация *F. leucantha*, где довольно чётко видно, что лишь основание листочка околоцветника усыпано мелкими пурпурными пятнами. Несомненно, данный рисунок является оригинальным, в точности отражает понимание этого вида автором и мог бы служить в качестве типового материала. Лектотипом же *F. leucantha* был

выбран образец, собранный П. И. Шангиным в Алтайском крае на «Слюдяной сопке» (горы Слюдянка) (Shmakov et al., 2023). Весной этого года нам удалось посетить *locus classicus* и найти несколько экземпляров *F. leucantha*. Все они имели крапчатость только в основании листочков околоцветника, что в полной мере соответствует протологу R. Graham (1831), а также изображению S. Curtis и W. Hooker (1831).

Ревизия гербарных образцов из бассейна рек Катунь и Чуя, внимательное изучение их морфологии в природе и в условиях интродукции привели нас к очевидному выводу, что растения с полностью крапчатыми внутри цветками не относятся к типичному *F. leucantha*. Молекулярно-филогенетические данные и анализ пылевых зёрен подтвердили нашу точку зрения об их обособленности. На основании вышеизложенного нами описывается новый для науки вид *F. katunica* и приводятся дополняющие описание результаты, полученные в ходе собственных исследований.

Материалы и методы

Материалами для исследования послужили гербарные и живые образцы, хранящиеся в гербарии ALTB и коллекциях ЮСБС, материалы генбанка NCBI видов рода *Fritillaria* (табл. 1). Экстракция ДНК осуществлялась с помощью коммерческого набора DiamondDNA по инструкции производителя (ООО «Научно-производственная фирма «Алтайбиотех»», г. Барнаул). В ходе исследования был секвенирован ITS ядерный фрагмент ДНК с использованием праймеров ITS-for (5'-CGTAACAAGGTTTCCGTAG-3')

и ITS-rew (5' GGAATCCTTGTAAGTTTCTTT-3') (Kutsev et al., 2014). Полимеразную цепную реакцию проводили в 50 мкл реакционной смеси с помощью набора для проведения ПЦР Биомастер HS Taq ПЦР-Color 2x (ООО «Биолабмикс», г. Новосибирск) в следующем составе на один образец: 25 мкл готовой PCR-смеси, 21 мкл H₂O, по 1 мкл 10 mM соответствующих праймеров, 2 мкл тотальной ДНК. Протокол амплификации: 95 °C (3 мин); 35 циклов: 95 °C (20 с), 57 °C (30 с), 72 °C (30 с); 72 °C (5 мин). Очистку продуктов амплификации осуществляли с помощью спин-микроколонок (Диаэм, Россия). Секвенирование проводили методом Сэнгера с помощью секвенатора ABI PRISM 3500 XL. Полученные нуклеотидные последовательности были выровнены с помощью алгоритма ClustalW в программе MEGA X (Kumar et al., 2024). Филогенетические схемы строились с использованием моделей максимального правдоподобия (ML) и байесовской интерференции (BI). Для BI-анализа в качестве

наиболее подходящей модели была выбрана модель GTR+G с использованием информационного критерия Акаике (AIC) в программе jModelTest2 (Darriba et al., 2012). Для BI-анализа использовали MrBayes v.3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) в программе Geneious Prime 2022.2.2 с 5 миллионами генераций цепей Маркова (случайные деревья выбирались каждые 1000 генераций). Первые 25 % деревьев исключались из анализа. Топология строилась с использованием MrBayes. Для ML-анализа использовали программу raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2020). Устойчивость узлов деревьев оценивали, применяя бутстрэп-анализ по 1000 репликам, и при помощи расчёта апостериорных вероятностей. Для визуализации дерева использовался веб-сервис iTOL (Letunic, Bork, 2024). Полученные последовательности были загружены в генбанк NCBI (табл. 1 / Table 1).

Изучение морфологии пыльца проводилось на материале, отобранном в гербарии Юж-

Таблица 1. Исследованные образцы *Fritillaria* / **Table 1.** The studied samples of *Fritillaria*

Вид/рабочий номер	Место сбора	№ Генбанка	Источник
<i>Fritillaria katunica</i> (Fri3)	Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, долина р. Чуя ниже устья р. Бельгибаш, прав. берег. 50°21'08.74" с. ш. 87°24'44.07" в. д.	PX661649	Наши данные
<i>F. katunica</i> (Fri5)	Россия, Республика Алтай, Чемальский р-н, долина р. Катунь в 1 км выше устья р. Бельтертук, прав. берег. 50°56'56.80" с. ш. 86°17'34.25" в. д.	PX661648	Наши данные
<i>F. katunica</i> (Fri36)	Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, 7 км юго-зап. с. Инегень. 50°15'24.46" с. ш. 86°41'11.88" в. д.	PX661647	Наши данные
<i>F. leucanhtha</i> (Fri002)	Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская область, Калбинский хребет, массив Айыртау. 49°45'21.72" с. ш. 82°02'31.81" в. д.	PX661646	Наши данные
<i>F. meleagris</i> (Fri1)	Россия, Алтайский край, Солонешенский р-н, долина р. Солонешная близ устья р. Теплый, прав. берег. 51°43'26.37" с. ш. 84°27'09.00" в. д.	PX661652	Наши данные
<i>F. meleagris</i> (Fri4)	Россия, Республика Алтай, Шебалинский р-н, долина р. Сарлык в нижнем течении, прав. берег. 51°06'25.06" с. ш. 85°36'31.10" в. д.	PX661651	Наши данные
<i>F. meleagris</i> (Fri41)	Россия, Республика Алтай, Шебалинский р-н, долина р. Сема близ устья руч. Кысмаин. 51°10'05.59" с. ш. 85°34'52.03" в. д.	PX661650	Наши данные
<i>F. palidiflora</i> (Fri37)	Барнаул. Южно-Сибирский ботанический сад. В культуре.	PX651186	Наши данные
<i>F. tortifolia</i>	China; Xinjiang; Tuoli	KP712004	NCBI
<i>F. verticillata</i>	China; Xinjiang; Emin	KP712007	NCBI
<i>F. walujewii</i>	China; Xinjiang; Tian shan	KP712008	NCBI
<i>F. yuminensis</i>	Emin County, Xinjiang, China	HM045472	Gao et al. (2012)

но-Сибирского ботанического сада (ALTB). Всего отобрано 6 образцов, представляющих 3 вида. Сведения об исследуемых образцах приведены ниже:

1. *F. leucantha*: «Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская область, Уланский р-н, массив Айыртау, 49°45'20.60" с. ш. 82°02'26.48" в. д., Н = 524 м над ур. м. 17 IV 2022. Г. А. Болботов».

2. *F. katunica*: «Республика Алтай, Онгудайский р-н, 7 км юго-западнее с. Инегень, склон восточной экспозиции, заросли караганы. 50°15'24.46" с. ш. 86°41'11.88" в. д. Н = 1130 м над ур. м. ШШК 198. 12 V 2022. А. И. Шмаков, А. В. Анисимов, И. А. Шестаков, В. С. Тенигин».

3. *F. verticillata*: «Казахстан, Восточно-Казахстанская область, Урджанский р-н, хр. Тарбагатай, 10 км на север от с. Алексеевка, 47°19' с. ш. 81°33' в. д. Щебнисто-каменистые закустаренные склоны. 13 V 2001. С. Смирнов, Д. Герман, Е. Антонюк».

Исследование проводилось на базе Института водных и экологических проблем (ФГБУН ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) с использованием сканирующего электронного микроскопа Hitachi S 3400 N (Hitachi High Technologies Corp.), а также на базе Томского государственного университета (ФГАОУ ВО НИ ТГУ, г. Томск) с помощью сканирующего электронного микроскопа SEC SNE-4500M. Пыльцевые зёрна наносились на двусторонний скотч, закреплённый на металлических столиках диаметром 10 мм. Затем поверхность спор покрывалась сплавом золота и палладия в вакуумной установке для напыления Emitech SC 7620/QT S. Сканирование проводили с увеличением от $\times 250$ (общий вид) до $\times 10\,000$ (изучение поверхности). Анализ морфологии пыльцевых зёрен (табл. 3) включал измерение полярной оси (P), экваториального диаметра (E), размер ячеек (люмен) (в мкм) с определением среднего значения для 20 повторений и подсчета соотношения P/E. Измерения проведены в программе PhotoM версии 1.2. Описание формы пыльцы было основано на классификации Эрдтмана (Erdtman, 1952).

Результаты и обсуждение

Описание нового вида

Fritillaria katunica A. Anisimov et Shmakov, sp. nov.

Description. Bulb ovoid, 1–3 cm in diameter, consists of 2–3 thickened scales, covered with a dense

brown dry shell. Stem glabrous, 30–50(–90) cm. Leaves 6–15 cm long, 0.2–0.9 cm wide, bright green or slightly glaucous; middle stem leaves somewhat crowded; lower stem leaves 5–8(12) cm long, 0.6–1.5 cm wide, opposite, less often whorled, 3 in number, broadly linear or broadly lanceolate, without a noticeable midrib. Other leaves linear, whorled, 3–6(7), almost flat above, with a pronounced midrib below, turning into a thin long tendril at the apex, which serves as a support. Bracts 3(4), narrowly linear, the apex also with a long tendril at the apex. Flowers (3.5–5 cm long, 2–3 cm wide) solitary or 2, rarely 4, axillary or apical, drooping, bell-shaped, white, slightly yellow-green on the outside at the base, and mosaically covered with small purple spots inside, starting from the apex, crowded with purple spots at the base or the base covered with a solid purple spot; pedicel 2.5–3 cm. Tepals with green, calloused, pubescent apex, three outer ones narrowly elliptic, 3.5–5 cm long and 1.2–1.8 cm wide, three inner ones obovate and wider, 3.5–5 cm long and 2–2.5 cm wide; all convex on the outside at the base, and on the inner side at the base each has a green rounded nectary. Stamens 6, each 1.8–2.1 cm long; filaments straight, 1.2–1.5 cm long and 0.1–0.2 cm wide, glabrous, white, narrowing at the end; anthers yellow, 0.5–0.7 cm long and 0.1–0.2 cm wide, erect, twice as short as the filaments. Pistil longer than the stamens, 2.5–3 cm long; stigma trifoliate; style straight, 1.5–1.7 cm long and 0.1 cm wide, twice as long as anthers, slightly greenish; ovary green, with six prominent, almost even longitudinal cylindrical ribs. Capsule hexagonal, broadly winged, 2–2.8 cm long and 2–3 cm wide; wings about 5 mm wide.

Holotype: “Russia, Republic of Altai, Chemsalsky District, Katun River valley above the mouth of the Beltertuyuk River, right bank, southern slope, bush thickets, 50°57'23.99"N, 86°17'25.71"E, Н = 540 m a. s. l., SHAZ No. 1. 7 V 2024. A. I. Shmakov, A. V. Anisimov, V. F. Zaikov” (ALTB1100080900 – Fig. 1; iso – ALTB1100083010, ALTB1100084363, ALTB1100079556, ALTB1100080916, ALTB1100083026, ALTB1100080908, ALTB1100080869, ALTB1100079548, ALTB1100079573, ALTB1100083018, ALTB1100083645).

Paratypes: “Russia, Republic of Altai, Ongudaysky District, 7 km southwest of the village of Inegen, slope of eastern exposure, thickets of Caragana, 50°15'24.46"N, 86°41'11.88"E, Н = 1130 m a. s. l., ShShK No. 198. 21 V 2022. A. I. Shmakov, A. V. Anisimov, I. A. Shestakov, V. S. Teginin” (ALTB1100083017, ALTB1100083009, ALTB1100083001, ALTB1100082952, ALTB1100079705, ALTB1100083025, ALTB1100082993); “Russia,



Рис. 1. Голотип *Fritillaria katunica* A. Anisimov et Shmakov, sp. nov. / **Fig. 1.** Holotype of *Fritillaria katunica* A. Anisimov et Shmakov, sp. nov.

Republic of Altai, Chemsalsky District, Katun River valley, 1 km above the mouth of the Beltertuyuk River, right bank, steppe slope, thickets of bushes and rocks, 50°56'56.80"N, 86°17'34.25"E, H = 545–630 m a. s. l., KVK No. 477. 18 VI 2021. A. I. Shmakov, A. V. Anisimov" (ALTB1100087439, ALTB1100087692, ALTB1100083161); "Russia, Republic of Altai, Ulagansky District, Chuya River valley below the mouth of the Belgibash River, right bank, steppe slope of southern exposure with thickets of shrubs and kurums, 50°21'08.74"N, 87°24'44.07"E, H = 1170 m a. s. l., KVK No. 438. 12 VI 2021. A. I. Shmakov, A. V. Anisimov" (ALTB1100083952, ALTB1100087431, ALTB1100086239, ALTB1100083332, ALTB1100087447).

Ecology. Shrubbed mountain slopes at altitudes of 500–1500 m a. s. l.

Affinity. This species differs from *Fritillaria verticillata* and *F. leucantha* in the internal color of the flowers and from *F. tortifolia* in the color of the anthers (yellow, not purple) (Fig. 2, Table 2). In addition, it differs from all the above species in the shape of the perianth leaflets (Fig. 3, Table 2).

Etymology. The species name is given according to its location in the Katun River valley (Altai).

Описание. Луковица яйцевидная, 1–3 см в диам., состоит из 2–3 утолщенных чешуй и покрыта плотной бурой сухой оболочкой. Стебель голый 30–50(–90) см. Листья 6–15 см дл., 0,2–0,9 см шир., ярко-зеленые или слегка сизые, средние стеблевые несколько скучены; нижние стеблевые листья 5–8(12) см дл., 0,6–1,5 см шир. супротивные, реже мутовчатые в числе 3, широколинейные или широколанцетные, без заметной срединной жилки. Остальные листья линейные, мутовчатые в числе 3–6(7), сверху почти плоские, снизу с выраженной срединной жилкой, на вершине переходящие в тонкий длинный усик, выполняющий функцию крепления к опоре. Прицветников 3(4), узколинейные, на верхушке также с длинным уси-

ком. Цветки одиночные или в числе 2, реже 4, 3,5–5 см дл. и 2–3 см шир., пазушные или верхушечные, поникающие, колокольчатые, белые, у основания снаружи слегка желто-зеленые, а внутри начиная от верхушки мозаично покрыты мелкими пурпурными пятнами, у основания густо усыпаны пурпурными пятнами или основание покрыто сплошным пурпурным пятном; цветоножка 2,5–3 см. Листочки околоцветника с зеленой, мозолистой, опушенной верхушкой, три внешние узкоэллиптические 3,5–5 см дл. и 1,2–1,8 см шир., три внутренних обратнойцевидные и более широкие 3,5–5 см дл. и 2–2,5 см шир.; снаружи все выпуклые возле основания, а с внутренней стороны у основания каждый имеет зеленую округлую нектарную ямку. Тычинок 6, каждая 1,8–2,1 см дл.; тычиночные нити прямые, 1,2–1,5 см дл. и 0,1–0,2 см шир., голые, белые и на концах сужающиеся; пыльники желтые, 0,5–0,7 см дл. и 0,1–0,2 см шир., прямостоячие, в два раза короче нитей. Пестик длиннее тычинок (2,5–3 см дл.); рыльце тройчатое; столбик прямой, 1,5–1,7 см дл. и 0,1 см шир., вдвое длиннее пыльников, слегка зеленоватый; завязь зеленая, с шестью выступающими, почти ровными продольными вальковатыми ребрами. Коробочка шестигранная, ширококрылая, 2–2,8 см длиной и 2–3 см шириной; крылья около 5 мм ширины.

Голотип: «Россия, Республика Алтай, Чемальский р-н, долина р. Катунь выше устья р. Бельтертук, прав. берег, южный склон, заросли кустарников, 50°57'23.99" с. ш. 86°17'25.71" в. д., H = 540 м над ур. м., ШАЗ № 1. 7 V 2024. А. И. Шмаков, А. В. Анисимов, В. Ф. Зайков» (ALTB1100080900 – рис. 1; изо – ALTB1100083010, ALTB1100084363, ALTB1100079556, ALTB1100080916, ALTB1100083026, ALTB1100080908, ALTB1100080869, ALTB1100079548, ALTB1100079573, ALTB1100083018, ALTB1100083645).

Паратипы: «Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, 7 км юго-зап. с. Инегень,



Рис. 2. Внешний вид цветков видов *Fritillaria*: 1 – *Fritillaria verticillata*; 2 – *F. tortifolia*; 3 – *F. leucantha*; 4 – *F. katunica* / **Fig. 2.** Flowers of *Fritillaria* species: 1 – *Fritillaria verticillata*; 2 – *F. tortifolia*; 3 – *F. leucantha*; 4 – *F. katunica*.

склон вост. экспозиции, заросли караганы, 50°15'24.46" с. ш. 86°41'11.88" в. д., Н = 1130 м над ур. м., ИШК № 198. 21 V 2022. А. И. Шмаков, А. В. Анисимов, И. А. Шестаков, В. С. Тенигин» (ALTB1100083017, ALTB1100083009, ALTB1100083001, ALTB1100082952, ALTB1100079705, ALTB1100083025, ALTB1100082993); «Россия, Республика Алтай, Чемальский р-н, долина р. Катунь в 1 км выше устья р. Бельтертук, прав. берег, остепненный склон, заросли кустарников и скалы, 50°56'56.80" с. ш. 86°17'34.25" в. д., Н = 545–630 м над ур. м., КВК № 477. 18 VI 2021. А. И. Шмаков, А. В. Анисимов» (ALTB1100087439, ALTB1100087692, ALTB1100083161); «Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, долина р. Чуя ниже устья р. Бельгибаш, прав. берег, остепненный склон южной экспозиции с зарослями кустарников и курумами, 50°21'08.74" с. ш. 87°24'44.07" в. д., Н = 1170 м над ур. м., КВК № 438. 12 VI 2021. А. И. Шмаков, А. В. Ани-

симов» (ALTB1100083952, ALTB1100087431, ALTB1100086239, ALTB1100083332, ALTB1100087447).

Экология. Закустаренные склоны гор на высотах 500–1500 м над ур. м.

Родство. Данный вид отличается от *F. verticillata* и *F. leucantha* внутренней окраской цветков, а от *F. tortifolia* цветом пыльников (жёлтые, а не пурпурные) (рис. 2, табл. 2). Кроме этого, от всех указанных видов отличается формой листочков околоцветника (рис. 3, табл. 2).

Этимология. Видовое название дано по месту нахождения в долине реки Катунь (Алтай).

Молекулярно-филогенетический анализ

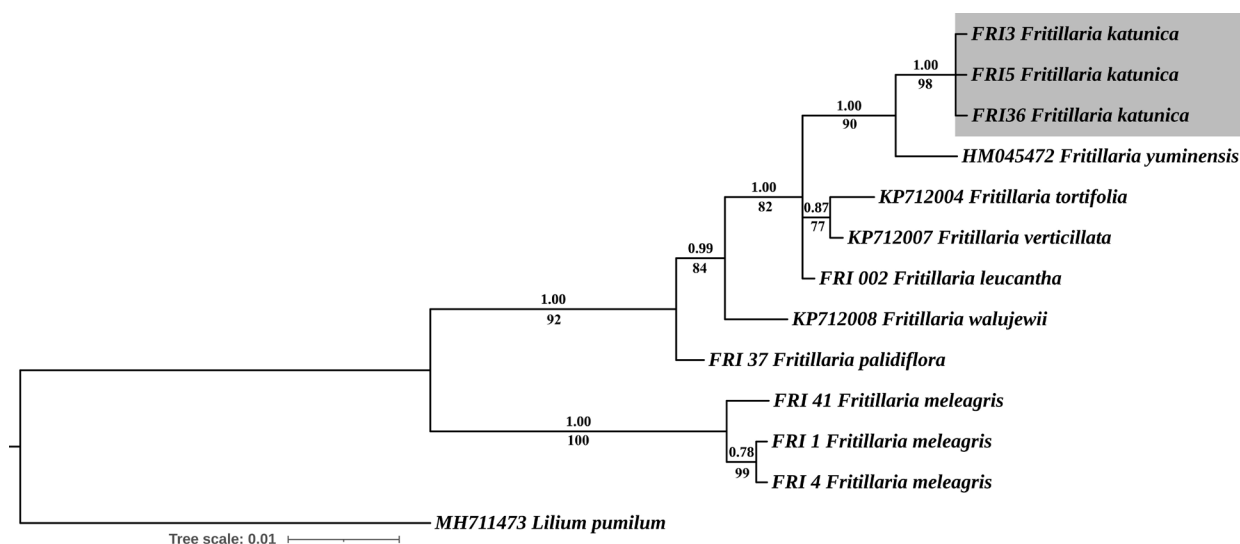
Филогенетическое дерево (рис. 4), построенное на основе ITS фрагмента ядерной ДНК, разделилось на две крупные ветви. Первая включает образцы вида *F. meleagris*. Вторая ветвь объединяет ряд близких видов. Первым обособли-



Рис. 3. Околоцветники видов *Fritillaria*: 1 – общий вид (слева направо: *F. verticillata*; *F. leucantha*; *F. katunica*); формы листочков, рылец и тычинок: 2 – *F. verticillata*; 3 – *F. leucantha*; 4 – *F. katunica* / **Fig. 3.** Perianths of *Fritillaria* species: 1 – general view (from left to right: *F. verticillata*, *F. leucantha*, *F. katunica*); shapes of leaflets, stigmas and stamens: 2 – *F. verticillata*; 3 – *F. leucantha*; 4 – *F. katunica*.

Таблица 2. Диагностические признаки околоцветника и пыльников *Fritillaria verticillata*, *F. tortifolia*, *F. leucantha* и *F. katunica* / **Table 2.** Diagnostic characters of perianths and anthers of *Fritillaria verticillata*, *F. tortifolia*, *F. leucantha*, and *F. katunica*.

Признаки	<i>F. verticillata</i>	<i>F. tortifolia</i>	<i>F. leucantha</i>	<i>F. katunica</i>
Околоцветники внутри	не мозаичные	начиная от верхушки, мозаично покрыты мелкими пурпурными пятнами, у основания густо усыпаны пурпурными пятнами	только у основания усыпаны мелкими пурпурными пятнами	начиная от верхушки, мозаично покрыты мелкими пурпурными пятнами, у основания густо усыпаны пурпурными пятнами
Строение листочков наружного круга околоцветника	обратно узко-ланцетные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети	обратно-ланцетные с островатой верхушкой; их большая ширина располагается по середине	широко-ланцетные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети	обратно-ланцетные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в нижней трети
Строение листочков внутреннего круга околоцветника	обратно-яйцевидные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети	узко обратно-яйцевидные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети	широко обратно-яйцевидные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети	обратно-яйцевидные со скругленной верхушкой; их большая ширина располагается в верхней трети
Пыльники	жёлтые	пурпурные	жёлтые	жёлтые

**Рис. 4.** Филогенетическое дерево нового вида и родственных видов *Fritillaria*. Байесовская апостериорная вероятность (PP) и поддержка максимального правдоподобия (ML) показаны над и под ветвями соответственно / **Fig. 4.** Phylogenetic tree of the studied *Fritillaria* species, based on ITS fragments of nrDNA. Bayesian posterior probability (PP) and maximum likelihood (ML) supports are shown above and below the branches, respectively.

вается образец *F. pallidiflora*, затем *F. walujewii*. Далее мы наблюдаем разделение на несколько клад. Здесь обособленно от других находится *F. leucantha*, что подтверждает проведенное нами ранее исследование по восстановлению самостоятельности этого вида (Shmakov et al., 2023). В соседней кладе оказались образцы *F. verticillata* и *F. tortifolia*, близких, но морфологически хорошо отличимых по окраске околоцветника и тычинок. *Fritillaria katunica* расположился рядом с *F. yuminensis*, но в отдельных кладах, что говорит о самостоятельности первого. Таким образом, новый вид генетически ближе к *F. yuminensis*, чем к *F. verticillata*, *F. leucantha* и *F. tortifolia*.

Палинологический анализ

Из-за высокой изменчивости морфологических признаков и вероятной межвидовой гибридизации представителей рода *Fritillaria* остается ряд открытых систематических вопросов. Традиционных методов исследования растений оказывается недостаточно для четкой дифференциации таксонов, в связи с чем нередко используются сравнительные методы палинологического анализа. К настоящему времени морфология пыльцевых зерен видов рода с Кавказа, Турции, Ирана, Греции и Китая достаточно подробно исследована (Özler, Pehlivan, 2007; Masoumi 2012; Hosseini, 2018; Samaropoulou et al., 2021; Hao et al., 2023). Особое внимание в упомянутых работах уделяется строению экзины и соотношению обнаруженных признаков с результатами молекулярных исследований. Авторы перечисленных работ подтверждают высокую

диагностическую значимость размеров и форм зерен, типа апертур и скульптуры экзины для уточнения вопросов систематического положения представителей рода. В своих работах В. Н. Косенко (Kosenko, 1991, 1999) также отмечала ценность признаков скульптуры поверхности и распределение перфораций для разграничения сложных таксономических групп внутри рода. Широкий спектр вариации по таким параметрам, как соотношение полярной и экваториальной осей (P/E), по всей видимости, обусловлен выраженным полиморфизмом пыльцы *Fritillaria*.

Мы изучили морфологию пыльцы *F. leucantha*, *F. katunica*, *F. verticillata* с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). По результатам проведенных исследований составлены морфологические описания пыльцевых зерен этих видов (табл. 3 / Table 3; рис. 5, 6, 7). Далее представлены все размерные характеристики и полученные СЭМ-фотографии с последующим анализом данных.

Пыльцевые зерна исследуемых образцов одиночные, гетерополярные, билатерально-симметричные, с одиночной длинной бороздой. Для пыльцы *F. leucantha* характерна крупносетчатая скульптура экзины с двумя по размеру типами ячеек при сплошном строении стенок. У *F. katunica* сетчатая структура с равномерным распределением однородных ячеек. Структура экзины *F. verticillata* наиболее отличима. Её ячейки мельче остальных и образованы извилисто надломанными, дробными и, в сравнении с фронтальной величиной ячейки, более широкими стенками.

Исследование размерных характеристик пыльцевых зерен выявило значительные раз-

Таблица 3. Морфологические характеристики пыльцевых зёрен видов рода *Fritillaria* /

Table 3. Morphological features of pollen grains of *Fritillaria* species studied.

Вид	Полярная ось (мкм)	Экваториальная ось (мкм)	P/E	Размер люм (мкм)	Скульптура экзины	Типы зёрен	Форма зерна
<i>F. leucantha</i>	68,23	26,20	2,60	0,5–1,1 1,0–2,2	Крупно сетчатая со сплошными стенками ячеек	Однородные	Крайне удлиненная
<i>F. katunica</i>	54,47	32,06	1,70	0,7–1,8	Сетчатая со сплошными стенками ячеек	Однородные	Удлиненная
<i>F. verticillata</i>	42,71	29,62	1,44	0,8–1,3	Мелкосетчатая с дробными стенками ячеек	Однородные	Слабо удлиненная

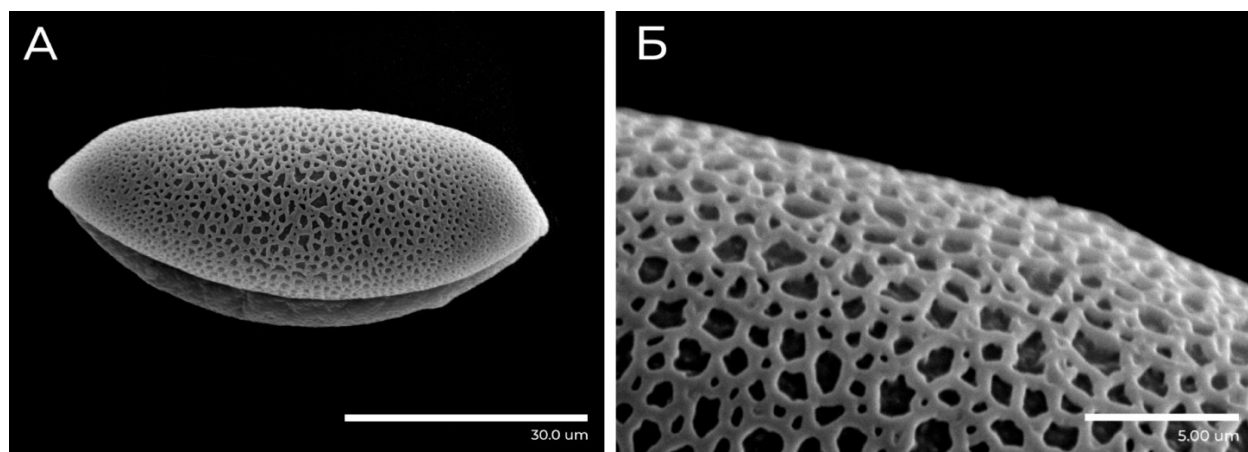


Рис. 5. СЭМ-фотографии пыльцевого зерна *Fritillaria leucantha*. Масштабная линейка: А – 30 мкм; Б – 5 мкм /
Fig. 5. SEM images of pollen grain of *Fritillaria leucantha*. Scale bar: A – 30 microns; Б – 5 microns.

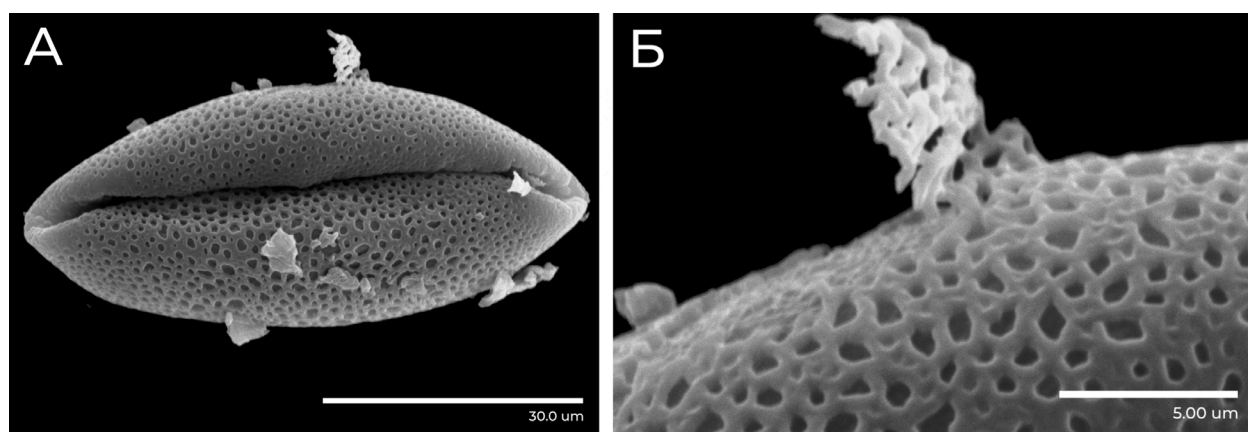


Рис. 6. СЭМ-фотографии пыльцевого зерна *Fritillaria katunica* A. Anisimov et Shmakov, **sp. nov.** Масштабная линейка: А – 30 мкм; Б – 5 мкм /
Fig. 6. SEM images of pollen grain of *Fritillaria katunica* A. Anisimov et Shmakov, **sp. nov.** Scale bar: A – 30 microns; Б – 5 microns.

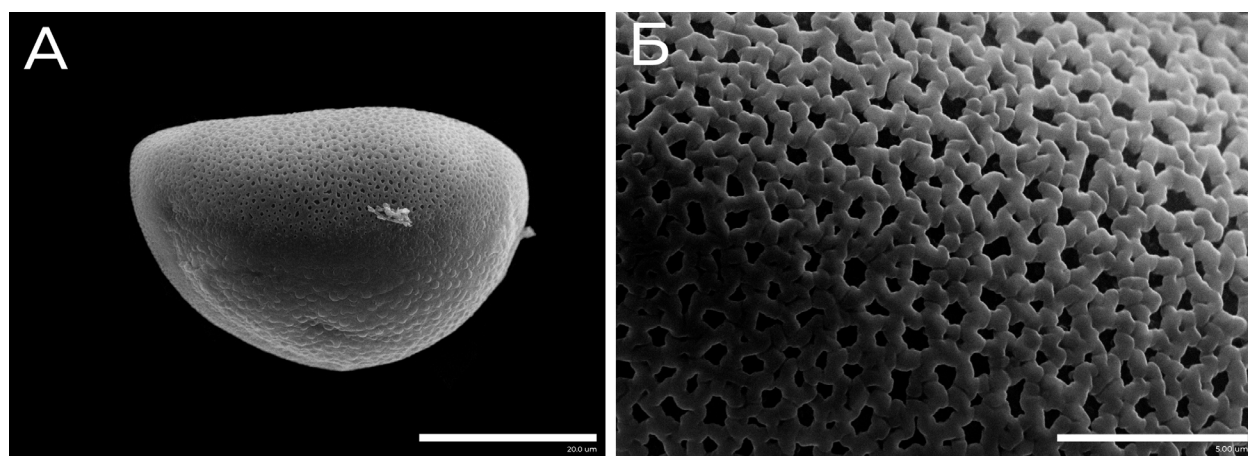


Рис. 7. СЭМ-фотографии пыльцевого зерна *Fritillaria verticillata*. Масштабная линейка: А – 30 мкм; Б – 5 мкм /
Fig. 7. SEM images of pollen grain of *Fritillaria verticillata*. Scale bar: A – 30 microns; Б – 5 microns.

личия между видами. Согласно классификации форм пыльцы по Эрдтману (Erdtman, 1952), основанной на соотношении полярной (P) и экваториальной (E) осей (P/E), сферические зерна (P/E примерно равен 1,0) характерны для энтомофильных видов, а удлинённые (P/E = 1,3–1,9) и крайне удлинённые (P/E \geq 2,0) формы преобладают у анемофильных растений, что связано с аэродинамической эффективностью. Предположительно, у ветроопыляемой *F. leucantha* (P/E = 2,6) крайне удлинённая форма минимизирует сопротивление воздуху. У *F. verticillata* (P/E = 1,44) форма пыльцы формально попадает в категорию удлинённой, но визуальный анализ SEM-фото и анализ дополненной классификации Эрдтмана (Punt et al., 2007) позволяет нам отнести пыльцевые зерна к слабо удлинённой форме. Полученные данные подтверждаются работой Косенко (Kosenko, 1999), где для *F. verticillata* указана субсферическая форма с тенденцией к слабому удлинению. Согласно размерным характеристикам *F. katunica* занимает промежуточное

положение между *F. leucantha* и *F. verticillata*, что доказывает самостоятельность нового вида.

Благодарности

Работа выполнена в рамках реализации Государственного задания по теме № FZMW-2023-0008 «Роль полиплоидии и гибридизации в видообразовании на примере модельных родов сосудистых растений Северной Евразии в биогеографическом аспекте», а также программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» (проект «ДНК-маркеры хозяйственно ценных, редких и исчезающих видов растений») – Е. А. Жолнерова и по теме БИН РАН: «Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы» (рег. № АААА-А19-1190031290052-1) – В. И. Дорофеев. Выражаем благодарность за содействие в проведении палинологических исследований Института водных и экологических проблем (ФГБУН ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) и Томскому государственному университету (ФГАОУ ВО НИ ТГУ, г. Томск).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Anisimov A. V., Dorofeyev V. I., Shmakov A. I. 2022. A synopsis of the genus *Fritillaria* L. (Liliaceae) of the former USSR. *Flora and Vegetation of Altai* 14: 5–20. [In Russian] (Анисимов А. В., Дорофеев В. И., Шмаков А. И. Конспект рода *Fritillaria* L. (Liliaceae) бывшего СССР // Флора и растительность Алтая, 2022. Т. 14. С. 5–20). URL: <https://journal.asu.ru/flora/article/view/12485>
- Bolbotov G. A., German D. A., Gudkova P. D., Shmakov A. I., Anisimov A. V., Golyakov P. V., Smirnov S. V., Kechaykin A. A. 2024. New records in the flora of Siberia and Kazakhstan. *Turczaninowia* 27, 1: 114–123. [In Russian] (Болботов Г. А., Герман Д. А., Гудкова П. Д., Шмаков А. И., Анисимов А. В., Голяков П. В., Смирнов С. В., Кечайкин А. А. Новые находки во флоре Сибири и Казахстана // *Turczaninowia*, 2024. Т. 27, № 1. С. 114–123). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.1.15>
- Curtis S., Hooker W. 1831. *Fritillaria leucantha*. *Bot. Mag.* 58: Tab. 3083.
- Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9: 772.
- Edler D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D. 2020. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution* 12(2): 373–377. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13512>
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms*. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 pp.
- Gao Y. D., Hohenegger M., Harris A., Zhou S.-D., He X.-J., Wan J. 2012. A new species in the genus *Nomocharis* Franchet (Liliaceae): evidence that brings the genus *Nomocharis* into *Lilium*. *Plant Syst Evol.* 298: 69–85. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0524-1>
- Graham R. 1831. Description of several new or rare plants which have lately flowered in the neighbourhood of Edinburgh, and chiefly in the Royal Botanic Garden. *Edinburgh New Philos. J.* 11: 186–193.
- Hao L., Fan Y., Teixeira da Silva J. A., Yu X. 2023. Pollen morphology of 16 species of *Fritillaria* L. and its taxonomic implications. *Maeyo Int. J. Sci. Technol.* 17(2): 123–137.
- Hosseini S. 2018. Pollen morphology of some *Fritillaria* L. species (Liliaceae) from Iran. *Pak. J. Bot.* 50(6): 2311–2315.
- Kosenko V. N. 1991. Pollen morphology of the genus *Fritillaria* (Liliaceae). *Bot. Zhurn.* 76(9): 1201–1209. [In Russian] (Косенко В. Н. Морфология пыльцы рода *Fritillaria* (Liliaceae) // Бот. жур., 1991. Т. 76, № 9. С. 1201–1209).
- Kosenko V. N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae. *Grana* 38(2–3): 250–255. <https://doi.org/10.1080/001731300750044672>
- Kumar S., Stecher G., Suleski M., Sanderford M., Sharma S., Tamura K. 2024. Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 12 for adaptive and green computing. *Molec. Biol. Evol.* 41, 12: 1–9. <https://doi.org/10.1101/2024.12.10.627672>

- Kutsev M. G., Uvarova O. V., Sinitsyna T. A.** 2014. Set of synthetic oligonucleotides for amplification and sequencing ITS1-5.8s-ITS2 2 of vascular plant. Russian patent No. RU 258063 C1. Bul. No. 25. [In Russian] (**Куцев М. Г., Уварова О. В., Синицына Т. А.** Набор синтетических олигонуклеотидов для амплификации и секвенирования ITS1-5.8s-ITS2 сосудистых растений // Патент № RU 258063 C1. Бюл. № 25).
- Letunic I., Bork P.** 2024. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool. *Nucleic Acids Res. Jul.* 5(52) (W1): W78–W82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae268>. PMID: 38613393; PMCID: PMC11223838.
- Masoumi S. M.** 2012. Exine ultrastructure of *Fritillaria* (Liliaceae Juss.). *JBASR* 2(2): 1101–1106.
- Özler H., Pehlivan S.** 2007. Comparison of pollen morphological structures of some taxa belonging to *Asparagus* L. and *Fritillaria* L. (Liliaceae) from Turkey. *Bangladesh J. Bot.* 36(2): 111–120.
- Punt W., Hoen P. P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A.** 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143(1–2): 1–81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Ronquist F., Huelsenbeck J. P.** 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19(12): 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Samaropoulou S., Bareka P., Bouranis D. L., Kamari G.** 2021. Studies on the pollen morphology of *Fritillaria* (Liliaceae) taxa from Greece. *Plant Biosyst.* 156(2): 1–12. <https://doi.org/10.1080/11263504.2021.1985000>
- Shmakov A. I., Dorofeyev V. I., Kechaykin A. A., Anisimov A. V., Skaptsov M. V., Shauro D. N., Smirnov S. V.** 2023. Taxonomic history, restoration of species independence and typification of *Fritillaria leucantha* (Liliaceae). *Turczaninowia* 26, 4: 8–12. [In Russian] (**Шмаков А. И., Дорофеев В. И., Кечайкин А. А., Анисимов А. В., Скапцов М. В., Шауро Д. Н., Смирнов С. В.** Таксономическая история, восстановление видовой самостоятельности и типификация *Fritillaria leucantha* (Liliaceae) // *Turczaninowia*, 2023. Т. 26, № 4. С. 8–12). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.4.2>