

На правах рукописи

ЗАХАРОВА Екатерина Андреевна

**КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *CARUM* L.
(*UMBELLIFERAE*) В СВЕТЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И
МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ**

03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2017

Работа выполнена на Биологическом факультете ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Научный руководитель: **Пименов Михаил Георгиевич**
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник, профессор
Ботанического сада МГУ

Официальные оппоненты: **Гельтман Дмитрий Викторович**
доктор биологических наук
директор Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН

Силаева Татьяна Борисовна
доктор биологических наук,
профессор кафедры ботаники, физиологии и экологии растений
ФГБОУ ВПО «Национальный исследовательский Мордовский
государственный университет имени Н.П. Огарёва»

Ведущая организация: ФГАОУ НИ Томский государственный
университет

Защита состоится 21 декабря 2017 г. на заседании диссертационного совета Д 002.028.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН) по адресу: 127279 Москва, Ботаническая ул., д.4, конференц- зал. Факс: 8-499-977-91-72.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГБС РАН и на сайте www.gbsad.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

Ю.К. Виноградова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Род *Carum* L. – один из сложных в таксономическом отношении родов подсемейства *Apioideae* семейства *Umbelliferae* (*Apiaceae*). Он распространен в Евразии и Северной Африке, *Carum carvi* L. также встречается в Северной Америке как заносное растение и широко культивируется во многих странах.

Род *Carum* имеет важное народно-хозяйственное значение. Вид *C. carvi* L. (тмин обыкновенный) является одним из самых широко применяемых полезных видов зонтичных. Он давно введен в культуру и возделывается как эфирномасличное и лекарственное растение во многих странах мира, в том числе и в России (Клан, 1948; Кошеев, 1980; Соболевская и др., 1973; Мелкумян, 1974; Лекарственные препараты, 1979). В восточной медицине и ветеринарии используется *C. burjaticum* Turcz. (Блинова, Куваев, 1965).

Положение рода *Carum* в семействе и его объем неоднократно пересматривались. Это связано с тем, что в основу классификаций разных авторов положены разные признаки, которые эти авторы считали наиболее важными для систематики зонтичных.

В настоящее время в роде принято выделять от 20–25 видов (система О. Drude (1897–98), сохраняющая свое значение и до настоящего времени, или монография Н. Wolff (1927), где род был обработан наиболее подробно) до 30 видов (Pimenov, Leonov, 1993).

Современная монографическая обработка рода *Carum* отсутствует, последняя критическая ревизия рода в полном объеме была проведена Н. Wolff (1927). После этой работы только отдельные виды рода подвергались критическому анализу (Пименов, 1977, 1978; Клюйков, 1985, 1986; Barclay, Watson 1998; Пименов, Клюйков, 2002 и др.). В прошлом веке и в начале нынешнего века описаны новые виды (Maire, 1928; Litardière, Maire, 1931; Quezel, 1953; Emberger, 1935; Chiovenda, 1940; Шишкин, 1948; Карягин, 1944; Hartvig, Strid 1987; Tan, Iatrou, 2001), которые не интегрированы в систему Н. Wolff (1927). Имеются современные обработки видов рода для отдельных регионов (Tutin, 1968; Pignatii, 1982; Hartvig, 1986; Gómez, 2003; Pu Fading, Watson,

2005; Ibn Tattou, 2007; Dobignard, Chatelain, 2011; Пименов, Остроумова, 2012).

По результатам молекулярных анализов род *Carum* полифилетичен (Degtjareva & al., 2009; Papini & al., 2007; Downie & al., 2010). В этих работах изучено только 4–5 видов этого рода. Таким образом, актуальным представляется критический пересмотр видового состава рода *Carum* в максимально полном объеме, выявление в нем групп близких видов, уточнение географического распространения его представителей, а также определение четких границ между *Carum* и близкими к нему родами.

Цели и задачи исследования. Основная цель работы – таксономическая ревизия видов рода *Carum*. В связи с этим были поставлены следующие задачи: 1) собрать все номенклатурные данные о видах, когда-либо относившихся к роду *Carum*, с их критическим анализом; 2) изучить морфологию генеративных и вегетативных органов видов, традиционно относимых к роду *Carum*, и сближаемых с ними таксонов; 3) исследовать анатомическое строение плодов и черешков листьев видов *Carum* s.l.; 4) создать сопоставимые морфолого-анатомические описания всех признаваемых в последних таксономических ревизиях видов рода *Carum*; 5) исследовать филогенетические отношения видов, традиционно относимых к роду *Carum*, и сближаемых с ними таксонов с помощью молекулярных методов; 6) на основе комплексного изучения видов уточнить видовой состав рода *Carum*; 7) проанализировать экологические особенности и географическое распространение видов, традиционно относимых к роду *Carum*, и построить карты их ареалов.

Научная новизна. Впервые проведено сравнительно-морфологическое исследование видов, традиционно относимых к роду *Carum*. Впервые проведено детальное изучение внутреннего строения плодов у 16 видов и черешков у 11 видов *Carum* s. l. Показана таксономическая значимость признаков числа секреторных канальцев в лепестках и наличия обкладки из клеток с одревесневшими стенками вокруг проводящих пучков в черешках листьев для отдельных групп видов *Carum* s.l. Определены нуклеотидные последовательности ITS1-2 яд-рДНК у 65 видов, а также последовательности ETS яд-рДНК у 45 видов и *psbA-trnH* хлДНК у 10 видов семейства Umbelliferae. Впервые проведен

молекулярный анализ последовательностей ETS яд-рДНК и *psbA-trnH* хлДНК для видов *Carum* s.l. Последовательности ITS яд-рДНК проанализированы в более полном объеме, для 19 видов рода *Carum* (ранее для 4–5).

Сделаны некоторые таксономические преобразования. *C. komarovii* Karjagin перенесен в род *Aegopodium* L., *C. piovanii* Chiov. – в род *Afrologisticum* C. Norman и *C. depressum* Hartvig & Kit Tan – в род *Hellenocarum* H. Wolff. Восстановлена самостоятельность рода *Trocdaris* Raf. (*T. verticillatum* (L.) Raf. = *C. verticillatum* (L.) W.D.J.Koch). *C. diversifolium* (DC.) C.B. Clarke отнесен к синонимам *Trachyspermum roxburghianum* (DC.) H. Wolff. *C. pollyphyllum* Boiss. & Balansa отнесен в синонимику *C. carvi*.

Теоретическая и практическая ценность работы. Настоящее исследование затрагивает одну из фундаментальных проблем современной систематики растений – соотношение морфологической и молекулярной эволюции, поскольку между морфологическими и молекулярными данными в деталях трактовки близости конкретных видов наблюдается довольно значительная инконгруэнтность. Полученные морфологические и молекулярные данные показывают полифилию *Carum*, одного из крупных родов семейства Зонтичных Старого Света. Одновременно, результаты исследования вносят вклад в общетеоретические проблемы систематики, касающиеся монофилетических и парафилетических таксонов.

Многие из изученных видов *Carum* s. l. являются редкими эндемичными растениями. *C. asinorum*, *C. jahandiezii*, *C. lacium*, *C. komarovii*, *C. grosshemii* и *C. verticillatum* включены в Красный список МСОП (Rhazi, Grillas, Rhazi, 2010; Lansdown, 2011; Gagnidze, Shetekauri, 2014; Tamanyan, Ali-Zade, 2014). Данные о морфологических особенностях этих видов могут быть полезными для организации мер по охране этих таксонов.

Полученные данные о группах близкородственных видов позволят в дальнейшем максимально эффективно организовывать поиск новых биологически-активных соединений.

Положения, выносимые на защиту:

1. Род *Carum* в традиционном его понимании является полифилетическим.

2. Наиболее близкородственными типовому виду рода, *C. carvi*, являются *C. caucasicum*, *C. meifolium*, *C. grossheimii* и *C. porphyrocoleon*. Эти 5 видов представляют собой группу *Carum* s.str., являющуюся с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном.

3. Морфологические и молекулярные данные свидетельствуют о значительной дивергенции видов *C. buriaticum*, *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides*, *C. rupicola*, *C. appuanum*, *C. graecum*, *C. asinorum*, *C. iminouakense*, *C. proliferum*, *C. atlanticum*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum*, *C. komarovii*, *C. pivonii*, *C. verticillatum*, *C. diversifolium* и *C. depressum* от типового вида *C. carvi* и его близких родичей. Это позволяет пересмотреть их систематику и, в частности, их родовую принадлежность.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на следующих конференциях: международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 2007); международном симпозиуме «VI. International Symposium on Apiales» (Москва, 2008); международной конференции «XII Московское совещание по филогении растений» (Москва, 2010); международном симпозиуме «VIII. International Symposium on Apiales» (Стамбул, 2014)

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 2 – статьи в журналах из списка ВАК, 4 – статьи в международных рецензируемых журналах, 4 – материалы и тезисы докладов конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и двух приложений. Список литературы включает 202 работы, из них 159 на иностранных языках. Общий объем диссертации – 184 страницы. Диссертация включает 7 таблиц и 33 рисунка.

Благодарности. Я глубоко благодарна своему научному руководителю М. Г. Пименову за постановку задачи исследования, ценные советы и постоянное внимание к работе. Особую благодарность хотелось бы выразить Г. В. Дегтяревой, без помощи которой проведение молекулярных исследований было бы невозможно. За консультации и ценные советы выражаю искреннюю благодарность Е. В. Ключкову, Т. А. Остроумовой, Д. Д. Соколову, Т. Е. Краминой, О. В. Юрцевой. Особую

признательность хочу высказать У. А. Украинской, С. Е. Петровой, Ф. Конти за помощь в сборе материала для исследования. За помощь в оформлении благодарю Е. Е. Мжельскую. Я глубоко благодарна моим родителям, А. В. Захарову и Н. И. Захаровой, за моральную поддержку и стимулирование моей работы над диссертацией.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения рода *Carum* и близких к нему родов

Род *Carum* был установлен С. Linnaeus (1753) как монотипный, с единственным видом *C. carvi* L., который естественно и считается его номенклатурным типом. В главе в хронологическом порядке представлены разные взгляды на объем рода *Carum*, его внутривидовые отношения, положение в семействе и состав близких родов. В диссертации отражены все наиболее важные работы по систематике семейства Umbelliferae (Hoffmann, 1814; Koch, 1824; De Candolle, 1830; Taush, 1834; Bentham, Hooker, 1867; Boissier, 1872; Baillon, 1879; Drude, 1897–98; Calestani, 1905; Koso-Poljansky, 1916; Wolff, 1927).

Koch, (1824), De Candolle (1830), Bentham, Hooker (1867), Boissier (1872), Drude, (1897–98), Wolff (1927) и Cerceau-Larrival (1962) в своих работах относили род *Carum* к трибе *Ammineae*. Козо-Полянский (Koso-Poljansky, 1916) – к трибе *Careae*, Пименов и Леонов (Pimenov, Leonov, 1993) – к *Apiaceae*. Согласно классификации подсемейства Apioideae Downie & al. (2010), основанной на анализе последовательностей хлДНК и участка ITS яд-рДНК, род *Carum* распадается на две группы, одна вместе с типовым видом попадает в трибу *Careae*, другая – в *Pyramidoptereae*.

Hoffmann (1814) и Linnaeus (1753) включали в род *Carum* только один вид *C. carvi*. De Candolle (1830) – 4 вида. Boissier (1872), Drude (1897–98) и Wolff (1927) включали в род 20–25 видов. Пименов и Леонов (Pimenov, Leonov, 1993) – 30 видов.

В главе обсуждаются работы, касающиеся отдельных таксонов родственных *Carum*.

В главе представлен обзор наиболее крупных флористических сводок разных регионов Мира, дающий информацию о

распространении и числе видов рода *Carum* в разных странах и регионах.

В конце главы приведены данные об изучении некоторых важных для систематики семейства Зонтичных признаков для рода *Carum*.

Глава 2. Номенклатурный анализ видов, в разное время описанных в роде *Carum*

В международной базе данных IPNI (International Plant Name Index, 2012) приводится 247 названий видов зонтичных флоры мира, описанных или перенесенных в *Carum* различными авторами. Из них 221 является синонимами названий других принятых видов или опубликовано в противоречии с положениями ныне действующего Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, 2012).

В настоящее время в роде может рассматриваться и принимается большинством авторов 27 видов, а именно, *C. appuanum* (Viv.) Grande, *C. asinorum* Litard & Maire, *C. atlanticum* (Coss.) Litard & Maire, *C. buriaticum* Turcz., *C. carvi* L., *C. caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., *C. depressum* Hartvig & Kit Tan, *C. diversifolium* (DC.) C.B. Clarke, *C. flexuosum* (Ten.) Nyman, *C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. grossheimii* Schischk., *C. heldreichii* Boiss., *C. hispanicum* Mill., *C. iminouakense* Quezel, *C. jahandiezii* Litard & Maire, *C. komarovii* Karjagin, *C. lacuum* Emb., *C. meifolium* (M. Bieb.) Boiss., *C. meoides* (Griseb.) Halácsy, *C. multiradiatum* (K.Koch) M.Hiroe, *C. pachypodium* P.Candargy, *C. pivonii* Chiov., *C. polyphyllum* Boiss. & Balansa, *C. porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow, *C. proliferum* Maire, *C. rupicola* Hartvig & Strid и *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch. Именно в таком объеме род *Carum* стал предметом критического анализа в данной работе.

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Материалы

Материалами для изучения послужили гербарные образцы из мировых гербарных коллекций (MW, MHA, LE, IRK, MPU, P, K, B, MSB, M, G, E, FI, TAU, LD, UPS, C, RAB и ISTE) и образцы, собранные автором в природе в экспедиционных поездках на Северный Кавказ, в Грецию, Италию и Марокко, а также данные литературы.

В работе исследовано 24 вида из рода *Carum*. Для трех загадочных видов *C. pachypodium*, *C. hispanicum* и *C. multiradiatum* гербарный материал оказался неизвестным или недоступным.

С помощью молекулярных методов изучено 164 вида семейства Umbelliferae подсемейства Apioidae из 64 родов, включая 19 видов из рода *Carum*.

3.2. Методы морфологических исследований

Для сравнительно-морфологического анализа отобраны признаки, которые традиционно считаются таксономически значимыми для семейства Зонтичных (Kljuykov & al., 2004).

Морфолого-анатомические исследования выполнялись с помощью микроскопов Olympus SZ61, Olympus BX41, Биомед-2.

Анатомия плодов и черешков изучалась на временных препаратах поперечных срезов, приготовленных по методике, описанной в опубликованных работах автора и автора с соавторами (Захарова, 2015; Zakharova, 2010; Zakharova, Degtareva, Pimenov, 2012; Zakharova & al., 2014; Zakharova & al., 2016).

3.3. Методы молекулярного исследования

Молекулярный анализ проводился главным образом с использованием участка ITS яд-рДНК. Для уточнения таксономического положения *Carum depressum* дополнительно проанализированы последовательности ETS яд-рДНК и *psbA-trnH*.

Выделение ДНК, амплификацию ДНК, секвенирование проводили согласно методикам, описанным в работах Valiejo-Roman & al. (2002); Logacheva & al.(2010) и Zakharova & al. (2016).

Полученные нами последовательности объединены с последовательностями этих же участков представителей семейства Umbelliferae, хранящимися в базе данных GenBank.

Для разных участков проанализированы разные наборы данных. Проанализировано 192 последовательности ITS из 64 родов, из них самостоятельно получено 90 последовательностей; 45 самостоятельно полученных последовательностей ETS из 19 родов и 46 последовательностей *psbA-trnH* из 19 родов, из которых 10 получены нами. Внешней группой для исследуемых таксонов выбран вид *Physospermum cornubiense*.

Филогенетический анализ проводили с применением метода максимальной экономии и метода Байеса. Анализ молекулярных данных проведен с помощью программ BioEdit (Hall, 1999), PAUP*

4.0b8 (Swofford, 2003), ModelTest (Posada, Crandal, 1998) и MrBayes 3.2.6 (Ronquist & al., 2012). Графический вывод деревьев осуществляли программой TreeView (Page, 1996).

3.4 Создание карт ареалов видов

Карты ареалов составлены точечным способом.

Глава 4. Результаты

4.1 Общая характеристика и анализ морфологических признаков видов *Carum* s. l.

В данном разделе приведены сведения о жизненных формах, морфологическом строении вегетативных и генеративных органов изученных видов *Carum* s. l., об анатомическом строении черешков прикорневых листьев и плодов.

В соответствии с классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962), все виды *Carum* следует разделить на 5 групп. Большинство видов *Carum* принадлежат к двум группам: многолетним или двулетним монокарпическим травам или стержнекорневым поликарпическим травам.

По строению подземных органов виды рода *Carum* могут быть разделены на 5 групп.

Стебли у изученных видов *Carum* отличаются по высоте.

Почти у всех изученных видов розеточные листья с дважды-трижды-перисторассеченной листовой пластинкой на черешках с влагалищем. Листовые пластинки у них отличаются очертанием, наличием черешочков у сегментов первого порядка, рассечением и очертанием сегментов первого порядка и конечных сегментов. Черешки листьев изученных представителей рода *Carum* имеют много сходных признаков анатомического строения (рис. 1). Различия выявились по следующим признакам: форме адаксиальной стороны; наличию или отсутствию внутренней полости; характеру обкладки проводящих пучков; числу периферических проводящих пучков; степени одревеснения оболочек клеток колленхимы колонок.

Число лучей зонтика у разных видов варьирует. Представители изученных видов отличаются числом листочков обертки и оберточка (от 0–1–3 до 12).

Изученные виды отличаются по окраске и числу секреторных канальцев в лепестках.

Плоды изученных нами видов *Carum* представляют собой типичные для большинства зонтичных вислоплодники из двух односемянных мерикарпиев с карпофором. Они отличаются по форме, степени разделения карпофора, форме подстолбий и стилодий, форме мерикарпиев на поперечном срезе, форме ребер, ширине комиссуры, составу мезокарпа, числу ложбиночных и комиссуральных секреторных канальцев, форме и размеру клеток эндокарпа и степени одревеснения оболочек их клеток (рис. 2).

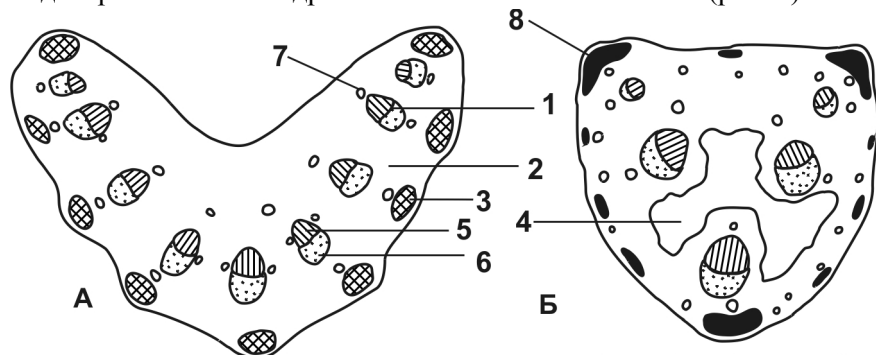


Рисунок 1. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Carum carvi* (А) и *C. graecum* (Б). 1 – проводящий пучок, 2 – основная паренхима, 3 – колленхима, 4 – полость, 5 – ксилема, 6 – флоэма, 7 – секреторный каналец, 8 – клетки с одревесневшими оболочками. Масштабная линейка 1 мм.

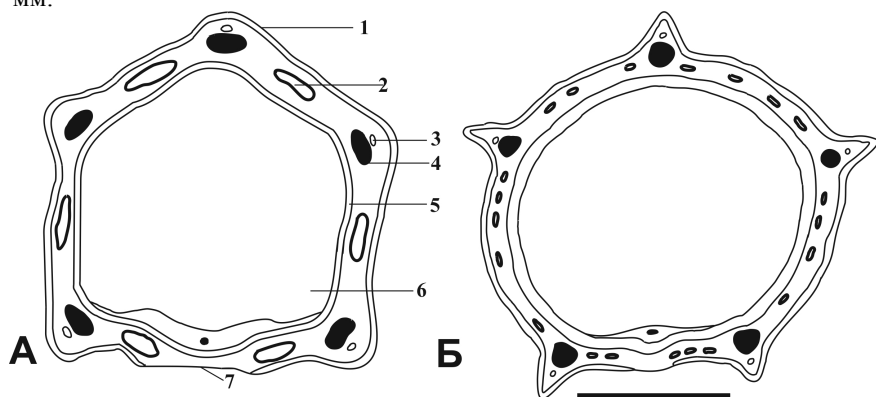


Рисунок 2. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов *Carum carvi* (А) и *C. komarovii* (Б). 1 – экзокарп, 2 – секреторный каналец, 3 – реберный секреторный каналец, 4 – проводящий пучок, 5 – эндокарп, 6 – эндосперм, 7 – комиссура. Масштабная линейка 1 мм.

4.2 Характеристика и анализ изученных нуклеотидных последовательностей видов рода *Carum* s.l.

В этом разделе приведена характеристика и результаты анализа изученных нуклеотидных последовательностей ITS, ETS и *psbA-trnH* для видов рода *Carum* s.l.

Анализ последовательностей ITS яд-рДНК

Топологии деревьев, построенных методом максимальной экономии и с помощью байесовского анализа, в общих чертах не содержат противоречий. Все таксоны Umbelliferae делятся на шесть крупных клад. Согласно результатам нашего молекулярного анализа последовательностей ITS яд-рДНК, изученные виды рода *Carum* можно разделить на десять групп (табл. 1), которые на деревьях распределены по пяти разнымкладам, включающим также представителей других родов (рис. 3).

Анализ последовательностей спейсера ETS яд-рДНК

На деревьях, построенных в результате анализа ETS яд-рДНК, все виды распадаются на 2 крупные клады. Клада I включает шесть видов из рода *Carum*. Клада II включает два вида, *C. carvi* и *C. caucasicum*. Эта клада соответствует кладе А на деревьях, построенных в результате анализа маркеров ITS1 и ITS2, но включает меньшее число таксонов.

Анализ последовательностей спейсера *psbA-trnH* хпДНК

У деревьев, построенных в результате анализа хлоропластного маркера (*psbA-trnH*), в целом менее разрешенная топология, чем у деревьев, построенных в результате анализа ядерных маркеров (ITS, ETS). Все виды распадаются на 2 крупные клады. Клада I включает *C. carvi* и еще 3 вида рода *Carum*. Клада II включает 4 вида *Carum*.

4.3 Анализ экологических особенностей и географического распространения видов рода *Carum* s.l.

В этом разделе представлены точечные карты ареалов видов *Carum* s. l. Выделено 7 групп видов по типам ареалов.

Глава 5. Обсуждение результатов. Критический анализ и таксономический обзор видов рода *Carum* в широком его понимании

Синтез всех имеющихся в настоящее время данных позволяет предложить рабочее разделение видов *Carum* s. l. на 13 групп родства. В главе представлено подробное обсуждение этих групп и их отношений с таксонами, которые оказались наиболее

близкородственными той или иной группе видов из рода *Carum* в результате молекулярного анализа. Для каждого вида приведены данные протолога, синонимы, данные типификации для принятых названий и синонимов, составленные по единому набору признаков описания, хромосомные числа, данные по распространению.

1. *Carum s.str.*

К группе ближайших к *Carum carvi* видов (*Carum s. str.*), помимо типового вида *C. carvi*, широко распространенного в Евразии и заносного в Северной Америке, принадлежат еще 4 вида – *C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. meifolium* и *C. porphyrocoleon*, распространенные на Кавказе и в Передней Азии. Эта группа, в каком бы ранге она не принималась, представляет собой *Carum s. str.* Важные морфолого-анатомические характеристики этой группы представлены в табл. 2.

На деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS (рис. 3), в одной кладе вместе с видами *Carum s. str.* объединяются таксоны, довольно сильно отличающиеся от них по морфологии (*Grammosciadium*, *Fuernrohria* и *Chamaesciadium*) (рис. 3). Различия по наиболее значимым морфолого-анатомическим признакам показаны в табл. 2.

В настоящее время трудно оценить взаимоотношения между видами *Carum s. str.* и видами *Grammosciadium*, *Chamaesciadium* и *Fuernrohria*, так как морфологические данные не согласуются с молекулярными данными. Группу *Carum s. str.* нельзя считать монофилетической, и следует признать с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном.

В синонимику *C. carvi* впервые отнесен вид *C. polyphyllum*, который ранее рассматривался как независимый.

2. *Carum komarovii*

Согласно полученным данным по анализу последовательностей ITS яд-рДНК редкий закавказский вид *C. komarovii* оказался ближе к представителям рода *Aegopodium*, что нашло подтверждения в морфологии лепестков (лепестки с несколькими секреторными канальцами) и внутреннем строении мерикарпиев (секреторные канальцы по 3–5 в ложбинках и 4–6 на комиссуре, крупные квадратные или прямоугольные клетки эндокарпа). *C. komarovii* перенесен в род *Aegopodium* (*Aegopodium komarovii* (Karjagin) Pimenov & Zakharova (Zakharova, Degtjareva, Pimenov, 2012)).

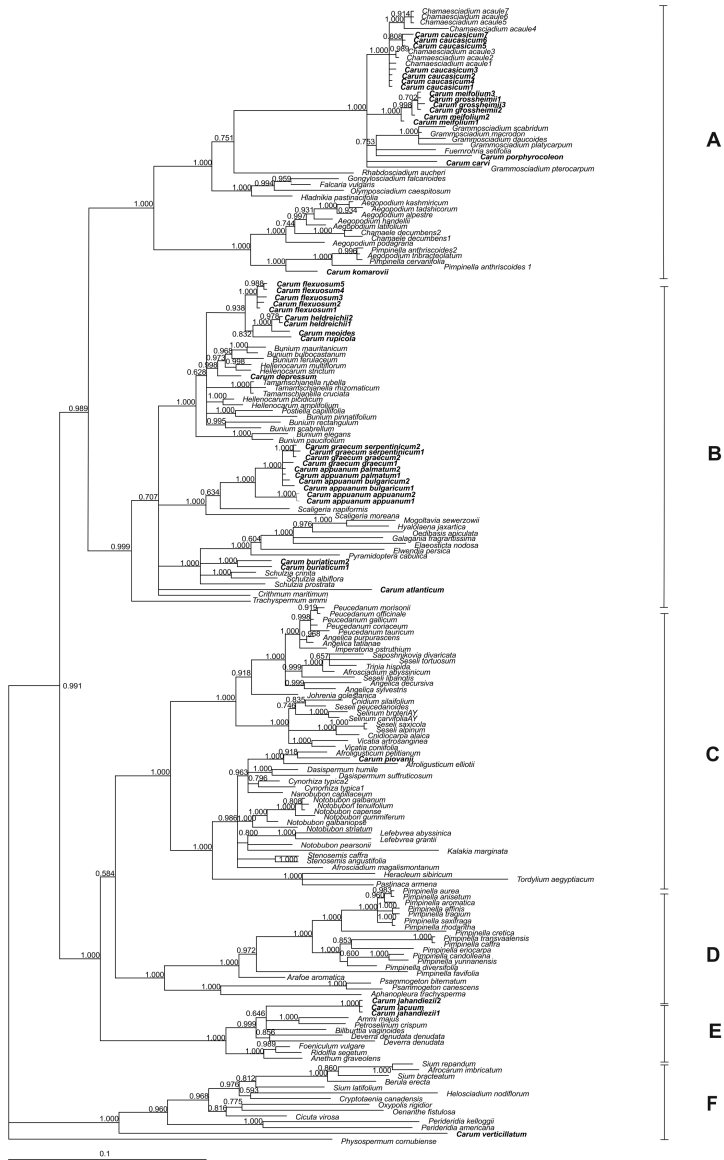


Рисунок 3. Консенсусное дерево, полученное методом Байеса по данным анализа участков ITS 1 и ITS 2. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности.

Таблица 1. Группы видов *Carum*, показавшие филогенетическое сходство согласно результатам анализа последовательностей ITS яд-рДНК.

Группы видов <i>Carum</i>	Клада на молекулярных деревьях	Таксоны, оказавшиеся наиболее близкими
<i>C. carvi</i> , <i>C. caucasicum</i> , <i>C. grossheimii</i> , <i>C. meifolium</i> , <i>C. porphyrocoleon</i>	A	<i>Chamaesciadium</i> , <i>Grammosciadium</i> , <i>Fuernrohria</i>
<i>C. komarovii</i>	A	<i>Aegopodium</i> , <i>Chamaele</i> , <i>Pimpinella antriscoides</i>
<i>C. heldreichii</i> , <i>C. flexuosum</i> , <i>C. meoides</i> , <i>C. rupicola</i>	B	-
<i>C. appuanum</i> , <i>C. graecum</i>	B	<i>Scaligeria</i>
<i>C. depressum</i>	B	<i>Bunium</i> , <i>Hellenocarum</i>
<i>C. buriaticum</i>	B	<i>Elaeosticta</i> , <i>Hyalolaena</i> , <i>Galaganian</i> , <i>Oedibasis</i> , <i>Mogoltavia</i> , <i>Elwendia</i> , <i>Pyramidoptera</i> , <i>Schulzia</i>
<i>C. atlanticum</i>	B	-
<i>C. piovanii</i>	C	<i>Afroligusticum</i> , <i>Dasispermum</i> , <i>Cynorhiza</i> , <i>Nanobubon</i>
<i>C. jahandiezii</i> , <i>C. lacuum</i>	E	<i>Ammi</i> , <i>Petroselinum</i> , <i>Billburitia</i> , <i>Deverra</i> , <i>Foeniculum</i> , <i>Ridolfia</i> , <i>Anethum</i>
<i>C. verticillatum</i>	F	<i>Sium</i> , <i>Cicuta</i> , <i>Berula</i> , <i>Oenanthe</i> , <i>Afrocarum</i> , <i>Helosciadium</i> , <i>Perideridia</i> , <i>Cryptotaenia</i> , <i>Oxypolis</i>

Таблица 2. Таксономические признаки таксонов *Carum s. str.*, *Chamaesciadium*, *Grammosciadium* и *Fuernrohria*

Таксоны Признаки	<i>Carum s. str.</i>	<i>Chamaesciadium</i>	<i>Grammosciadium</i>	<i>Fuernrohria</i>
Жизненная форма	монокарпические малолетние травы, <i>C. caucasicum</i> поликарпик	монокарпические многолетние травы	монокарпические или поликарпические травы	поликарпические травы
Стебли	длинные, 10–90 см	укороченные, 2–10 см	длинные, 30–50 см	длинные, 25–90 см
Конечные сегменты	линейные, линейно-ланцетные, обратноклиновидные цельные или обратнойцевидные, надрезанные	линейные цельные или обратнойцевидные, надрезанные	нитевидные	нитевидные
Число листочков обертки	0–1–3 или 3–12	5–7	5–7	5–9
Число листочков оберточка	0 или 4–9	7–10	5–7	3–8
Листочки обертки и оберточка	линейные	линейные	перисторассеченные или цельные нитевидные	цельные нитевидные или иногда трехраздельные
Лепестки	белые	желтоватые	белые	Белые
Мерикарпии	эллиптические, яйцевидные или продолговатояйцевидные	эллиптические или яйцевидные	линейные или продолговатые	яйцевидные
Подстолбия	низкокониические	низкокониические	конические	низкокониические или почти плоские
Стилодии	загнутые на спинную	загнутые на спинную	прямые или загнутые на	расходящиеся

	сторону мерикарпиев, у <i>C. meifolium</i> расходящиеся или прямые	сторону мерикарпиев	спинную сторону мерикарпиев	
Секреторные каналцы в мезокарпе	одиночные в ложбинках, на комиссуре – 2	по 2–4 в ложбинках, на комиссуре – 4–8	по 1–3 в ложбинках, на комиссуре – 2	циклические
Комиссура	узкая	узкая	широкая	широкая
Состав мезокарпа	неодревесневшие паренхимные клетки	неодревесневшие паренхимные клетки	неодревесневшие паренхимные клетки или паренхимная ткань с группами склеренхимных клеток	из двух слоев: наружный слой – паренхимные клетки, внутренний – склеренхимные клетки

3. *Carum depressum*

Согласно полученным данным по последовательностям ITS, ETS и *psbA-trnH* *C. depressum*, произрастающий на ограниченной территории в Греции, близок к видам *Hellenocarum multiflorum* (типовой вид рода *Hellenocarum*) и *H. strictum*. *C. depressum* сходен с этими видами по жизненной форме (клубневой геофит), строению листьев и плодов. *C. depressum* перенесен в *Hellenocarum* (*Hellenocarum depressum* (Hartvig & Kit Tan) Kljuykov & Zakharova) (Zakharova & al., 2016).

4. *Carum piovanii*

Полученные результаты по анализу последовательностей ITS яд-рДНК показали сильную удаленность эфиопского вида *C. piovanii* от группы *Carum* s. str. и близость его к представителям африканского рода *Afrologisticum*. Данные сравнительного морфолого-анатомического анализа подтверждают значительную удаленность *C. piovanii* от группы *Carum* s. str. Виды *Afrologisticum* сходны с *C. piovanii* по некоторым особенностям строения плодов. Это сжатые со спинки на поперечном срезе мерикарпии с широкой комиссурой, различные по форме спинные (килевидные) и краевые (крыловидные) ребра мерикарпиев. *C. piovanii* перенесен в род

Afroligusticum. (*Afroligusticum piovanii* (Chiov.) Kljuykov & Zakharova (Zakharova & al., 2014)).

5. *Carum verticillatum*

C. verticillatum, произрастающий в Западной Европе и Северной Африке, морфологически значительно отличается от группы *Carum* s. str. по строению вегетативных органов, однако очень сходен с ним по строению плодов. *C. verticillatum* отличается от видов *Carum* s. str. мочковатой корневой системой с клубневидноутолщенными придаточными корнями, линейными практически сидячими листьями с более чем 20 парами пальчато-рассеченных сегментов первого порядка, наличием обкладки проводящих пучков из клеток с одревесневшими оболочками в черешках листьев. На молекулярных деревьях (рис. 3) *C. verticillatum* занимает базальное положение в кладе, включающей представителей трибы *Oenantheae*. В результате восстановлена самостоятельность давно описанного и практически забытого рода *Trocdaris* (*Trocdaris verticillatum*).

6. *Carum diversifolium* из Непала, известный только по типовому образцу, отождествлен с *Trachyspermum roxburghianum*.

7. *Carum buriaticum*

C. buriaticum, распространенный в Южной Сибири, Монголии и Китае, отличается от группы *Carum* s.str по числу секреторных канальцев в лепестках, форме подстолбия и среднему размеру комиссуры мерикарпия плода. По результатам молекулярных исследований этот вид не проявляет близости к *Carum* s.str. и примыкает к группе геофильных зонтичных Средней Азии (*Elaeosticta*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Mogoltavia*, *Oedibasis* и *Elwendia*), а также к негеофильным видам *Pyromidoptera* и *Schulzia*. *C. buriaticum* значительно отличается по морфологическим признакам от этих родов, причем различия с каждым родом иные. Ни к одному из этих родов отнести *C. buriaticum* нельзя. Поэтому на данном этапе исследования таксономическое положение *C. buriaticum* в системе семейства Зонтичных остается неустановленным.

8. *Carum heldreichii*, *Carum flexuosum*, *Carum meoides* и *Carum rupicola*

Балканские виды *C. heldreichii* и *C. meoides*, апеннинский *C. flexuosum* и вид, встречающийся только в одной точке на юго-западе Турции, *C. rupicola* объединяются в одну субкладу на

молекулярных деревьях (рис. 3) и далеко располагаются от группы *Carum s. str.* Все четыре вида отличаются от видов группы *Carum s. str.* коническими подстолбьями, несколькими секреторными канальцами в ложбинках или почти циклическими секреторными канальцами в плодах. А виды *C. flexuosum* и *C. meoides* – также желтоватыми лепестками и наличием обкладки проводящих пучков из клеток с одревесневшими оболочками в черешках листьев. Полученные данные предполагают исключение этой группы видов из рода *Carum*.

9. *Carum appuanum* и *Carum graecum*

Эти виды на молекулярных деревьях (рис. 3) формируют самостоятельную кладу и далеко располагаются от видов *Carum s.str.* *C. appuanum* и *C. graecum* отличаются от других изученных видов *Carum* одревесневшими оболочками клеток колленхимы колонок в черешке листа (рис. 2). От группы видов *Carum s.str.* они отличаются коническими или узкоконическими подстолбьями и циклическими секреторными канальцами в плодах. Неожиданным результатом стало то, что в кладу с *C. appuanum* и *C. graecum* попадают виды средиземноморского рода *Scaligeria*. Виды рода *Scaligeria* морфологически значительно отличается от *C. appuanum* и *C. graecum*. В настоящее время сложно сделать какие-либо таксономические выводы, касающиеся *C. appuanum* и *C. graecum*.

10. *Carum atlanticum*

C. atlanticum, встречающийся в горах Высокого Атласа в Марокко, в составе клады В на деревьях (рис. 3), формирует самостоятельную линию эволюции и не группируется с другими таксонами. Он значительно отличается от группы видов *Carum s. str.* по морфологическим признакам, а особенно по карпологическим. У *C. atlanticum* плоды с короткими стилодиями и с сильно утолщенными ребрами, мезокарп практически целиком состоит из паренхимных клеток с одревесневшими оболочками с порами. Согласно полученным данным *C. atlanticum* следует исключить из рода *Carum*.

11. *Carum jahandiezii* и *Carum lacuum*

Два марокканских вида, *C. jahandiezii* и *C. lacuum*, на молекулярных деревьях (рис. 3) далеко располагаются от группы *Carum s. str.* и оказываются в кладе Е вместе с таксонами родственными *Petroselinum*, *Ammi* и *Foeniculum* (рис. 3). От видов

Carum s. str. они отличаются карпофором, разделенным только в верхней части; короткими стилодиями и числом секреторных канальцев в ложбинках (3–4). Полученные данные предполагают исключение этой группы видов из рода *Carum*.

12. *C. iminouakense* и *C. proliferum*

Эти виды значительно отличаются от видов *Carum* s. str. У *C. iminouakense* и *C. proliferum* в отличие от видов *Carum* s. str. центральный зонтик кажется практически сидячим из-за укороченного стебля, число лучей зонтика 20–40, их длина 5–30 см, плоды с заметными треугольными зубцами чашечки и коническими подстолбиями.

13. *Carum asinorum*

C. asinorum отличается от видов *Carum* s. str. жизненной формой (корневищный поликарпик) и числом секреторных канальцев в ложбинках в плодах (1–3).

Species incertae sedis

Это *C. hispanicum*, *C. pachypodium* и *C. multiradiatum*.

Заключение

В принятом до настоящего времени объеме, род *Carum* является не только полиморфным, но и полифилетическим.

В роде *Carum* в широком его понимании выделяется группа видов близких типовому виду, *C. carvi*. Эта группа, в каком бы ранге она не принималась, представляет собой таксон *Carum* s. str. Поскольку в соответствующую молекулярную кладу на филогенетических реконструкциях, построенных с использованием участков ITS1-2, по нашим данным входят также роды *Chamaesidium*, *Grammosciadium* и *Fuernrohrria* (рис.3), группу *Carum* s. str. следует признать с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном. Окончательное решение о взаимоотношениях этих таксонов и об объеме рода *Carum* L. s. str. требует дополнительных исследований с вовлечением других молекулярных маркеров.

18 изученных видов не являются близкородственными группе видов *Carum* s. str. и должны быть исключены из состава рода *Carum*. Только для 5 из этих видов удалось установить новый таксономический статус, а для других таксономическое положение остается не ясным и его установление требует дополнительных

исследований, захватывающей большие наборы видов, изучение которых не входило в задачи данной диссертации.

Выводы

1. Данные молекулярного и морфологического анализов в целом не противоречат друг другу и показывают, что род *Carum* L. в традиционном его понимании является полифилетическим.

2. Наиболее близкородственными типовому виду рода, *Carum carvi* L., являются *C. caucasicum* (M.Bieb.) Boiss., *C. meifolium* (M.Bieb.) Boiss., *C. grossheimii* Schischk. и *C. porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow. Эти 5 видов представляют собой группу *Carum* s.str., являющуюся с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном.

3. Эндемичный для Закавказья вид *Carum komarovii* Karjagin оказался более близким к роду *Aegopodium* L., чем к группе, включающей тип рода *Carum* L. В рамках сопряженного молекулярного и морфологического исследования род *Aegopodium* был существенно расширен за счет включения в него не только *Carum komarovii*, но и закавказско-переднеазиатского вида *Pimpinella anthriscoides* Boiss. и японского монотипного рода *Chamaele* Miq.

4. Редкий эндемичный для Эфиопии вид *Carum piovanii* Chiov. отнесен к африканскому роду *Afroligusticum* C.Norman.

5. В рамках ревизии рода *Hellenocarum* H.Wolff. к нему отнесен вид *Carum depressum* Hartwig & Kit Tan, оказавшийся наиболее близким к типовому виду *Hellenocarum multiflorum* H. Wolff.

6. Восстановлена самостоятельность давно описанного и практически забытого монотипного западноевропейского и североафриканского рода *Trocdaris* Raf., установленного на базе *Carum verticillatum* (L.) W.D.J.Koch (*Trocdaris verticillatum* (L.) Raf.)).

7. Редкий вид, известный только из одного местонахождения в Непале *Carum diversifolium* (DC.) C.B.Clarke отождествлен с *Trachyspermum roxburghianum* (DC.) H. Wolff.

8. Установлена идентичность ливанского, известного только из классического местонахождения вида *Carum polyphyllum* Boiss. & Balansa с *C. carvi* L.

9. *Carum appuanum* (Viv.) Grande, *C. asinorum* Litard & Maire, *C. atlanticum* (Coss.) Litard & Maire, *C. buriaticum* Turcz., *C. flexuosum* (Ten.) Nyman, *C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. heldreichii* Boiss., *C. iminouakense* Quezel, *C. jahandiezii* Litard & Maire, *C. lacuum* Emb., *C. meoides* (Griseb.) Halácsy, *C. proliferum* Maire и *C. rupicola* Hartvig & Strid не являются близкородственными группами видов *Carum* s. str. и должны быть исключены из состава рода *Carum*. Эти виды образуют 7 групп родства.

10. Фитогеографический анализ показал приуроченность выделенных групп родства видов *Carum* s. l. к определенным регионам и в то же время наличие в одном фитохороне симпатрических представителей разных филетических линий. Это косвенно свидетельствует в пользу полифилии *Carum* в традиционной трактовке.

Список публикаций по теме диссертации.

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК и международных рецензируемых журналах, приравненных к ним:

1. Захарова Е. А. Каталог названий видов рода *Carum* L. (Umbelliferae) и их современная трактовка. //Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2013. Т. 118. Вып. 4. С. 45–54.

2. Захарова Е. А. Сравнительная анатомия черешков представителей *Carum* s. l. (Apiaceae). //Ботанический журнал. 2015. Т 100, №7. С. 676–687.

3. Zakharova E. A. Morphological evidence of polyphyletic nature of traditional *Carum* (Apiaceae — Apioideae). // Plant Diversity and Evolution. 2010. Vol.128, № 3-4. P. 409–421.

4. Zakharova E. A., Degtjareva G. V. et Pimenov M. G. Redefined generic limits of *Carum* (Umbelliferae, Apioideae) and new systematic placement of some of its taxa. // Willdenowia. 2012. Vol. 42, № 2. P. 149 – 168.

5. Zakharova E.A., Degtjareva G.V., Kljuykov E.V., Tilney P.M. The taxonomic affinity of *Carum piovanii* Chiov. and some *Bunium* species (Apiaceae). // South African Journal of Botany. 2014. Vol. 94. P. 122-128.

6. Zakharova E. A., Kljuykov E. V., Degtjareva G. V., Samigullin T. H., Ukrainskaya U. A., Downie S. R. A taxonomic study of the genus *Hellenocarum* H.Wolff (Umbelliferae-Apioideae) based on morphology,

fruit anatomy, and molecular data. // Turkish Journal of Botany. 2016. Vol. 40, №2. P. 176-193.

Тезисы и материалы конференций:

7. Захарова Е. А., Петрова С. Е. Морфолого-анатомический анализ *Carum komarovii* Karjag. и *Pimpinella anthriscoides* Boiss. (*Umbelliferae*) в связи с их систематикой. // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Мат. междунар. конф. (Владивосток, 18–21 сентября 2007 г.). 2007. С. 188–190.

8. Zakharova E. A. Morphological evidence of polyphyletic nature of traditional *Carum* (*Umbelliferae/Apioideae*). // The programme and proceedings of the 6th International Symposium on Apiales (Moscow, 2008, June 25th–27th). 2008. P. 156–159.

9. Захарова Е. А., Ключков Е. В. Таксономическое положение загадочного вида *Carum piovanii* Chiov. (*Umbelliferae*) из Эфиопии установлено. // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2 – 7 февраля 2010 г.). 2010. С. 131–134.

10. Zakharova E., Kljukov E., Degtjareva G., Ukrainskaya U. Taxonomical study of the genus *Hellenocarum* H.Wolff (*Umbelliferae-Apioideae*). // VIII International Apiales Symposium Istanbul Abstracts. 2014. P. 61.