

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

ЗАХАРОВА Екатерина Андреевна

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

03.02.01 – ботаника

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., проф.
Пименов Михаил Георгиевич

Москва – 2017

Оглавление	
Введение	4
Глава 1. История изучения рода <i>Carum</i> и близких к нему родов	10
Глава 2. Номенклатурный анализ видов, в разное время описанных в роде <i>Carum</i>	20
Глава 3. Материалы и методы	21
3.1 Материалы.....	21
3.2. Методы морфологических исследований.....	22
3.3. Методы молекулярного исследования.....	23
3.4. Создание карт ареалов видов.....	26
Глава 4. Результаты.....	27
4.1 Общая характеристика и анализ морфологических признаков видов <i>Carum</i> <i>s. l.</i>	27
4.2 Характеристика и анализ изученных нуклеотидных последовательностей видов рода <i>Carum s. l.</i>	48
4.3 Анализ экологических особенностей и географического распространения видов рода <i>Carum s. l.</i>	63
Глава 5. Обсуждение результатов. Критический анализ и таксономический обзор видов рода <i>Carum</i> в широком его понимании	72
5.1 <i>Carum s. str.</i>	77
5.1.1 <i>Carum carvi</i>	84
5.1.2 <i>Carum caucasicum</i>	88
5.1.3 <i>Carum grossheimii</i>	90
5.1.4 <i>Carum meifolium</i>	91
5.1.5 <i>Carum porphyrocoleon</i>	93
5.2 <i>Carum komarovii</i>	94
5.3 <i>Carum depressum</i>	99
5.4 <i>Carum piovanii</i>	101
5.5 <i>Carum verticillatum</i>	103
5.6 <i>Carum diversifolium</i>	105
5.7 <i>Carum buriaticum</i>	109
5.8 <i>Carum heldreichii</i> , <i>Carum flexuosum</i> , <i>Carum meoides</i> и <i>Carum rupicola</i>	113
5.8.1 <i>Carum flexuosum</i>	114
5.8.2 <i>Carum heldreichii</i>	116
5.8.3 <i>Carum meoides</i>	118

5.8.4 <i>Carum rupicola</i>	119
5.9 <i>Carum appuanum</i> и <i>Carum graecum</i>	121
5.9.1 <i>Carum appuanum</i>	123
5.9.2 <i>Carum graecum</i>	125
5.10 <i>Carum atlanticum</i>	126
5.11 <i>Carum jahandiezii</i> и <i>Carum lacuum</i>	128
5.11.1 <i>Carum jahandiezii</i>	129
5.11.2 <i>Carum lacuum</i>	131
5.12 <i>C. iminouakense</i> и <i>C. proliferum</i>	132
5.12.1 <i>C. iminouakense</i>	132
5.12.2 <i>C. proliferum</i>	133
5.13 <i>Carum asinorum</i>	134
5.14 Species incertae sedis.....	135
Заключение.....	136
Выводы.....	138
Список литературы.....	140
Приложение 1. Каталог названий видов рода <i>Carum</i> и их современная трактовка	154
Приложение 2. Список образцов исследованных молекулярными методами видов <i>Carum</i> и других таксонов семейства Umbelliferae подсемейства Apioideae.....	168

Введение

Актуальность темы

Род *Carum* L. – один из сложных в таксономическом отношении родов подсемейства *Apiodeae* 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, применяется в пищевой, кондитерской и ликероводочной промышленности, в парфюмерии и в домашней кулинарии (Klan, 1948; Кошечев, 1980; Соболевская и др., 1973; Мелкумян, 1974; Лекарственные препараты, 1979). В восточной медицине и ветеринарии используется *C. burjaticum* Turcz. (Блинова, Куваев, 1965; Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики, 1985). Другие виды *Carum* представляют собой перспективные таксоны для поисков новых биологически-активных соединений.

C. carvi является важным компонентом естественных фитоценозов и кормовой базы пастбищ, особенно горных (Ларин и др., 1956; Деца, 1966).

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

В ранний период развития систематики зонтичных многочисленные виды были отнесены именно к роду *Carum* на основании габитуального сходства с *C. carvi* и довольно простой структуры плодов, главным образом, характеризующихся гладкими с поверхности мерикарпиями вальковатой формы с почти равными ребрами и одиночными ложбинными секреторными канальцами. Так, в международной базе IPNI (International Plant Name Index, 2012) приведено более 200 названий видов зонтичных флоры мира, описанных или перенесенных в *Carum* различными авторами. В разное время многие из этих видов были перенесены в другие роды или выделены в новые роды на основании более глубокого изучения морфологии (Boissier, 1872; Drude, 1897–98; Коровин, 1927; Wolff, 1927; Handel-Mazzetti, 1933; Ключиков, 1985, 1986a).

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; Ключиков, 1985, 1986; Barclay, Watson 1998; Пименов, Ключиков, 2002 и др.). В прошлом веке и в начале нынешнего века были 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).

W. D. J. Koch, (1824), A. P. De Candolle (1830), G. Bentham, J. D. Hooker (1867), E. Boissier (1872), O. Drude, (1897-98), Н. Wolff (1927) и М.-Т. Cerceau-Larrival (1962) в своих работах относили род *Carum* к трибе *Ammineae*. Б. М. Козо-Полянский (Koso-Poljansky, 1916) – к трибе *Careae*. Согласно классификации подсемейства *Apiioideae* Downie & al. (2010), основанной на анализе последовательностей хлоропластной ДНК и участка ITS ядерной рибосомной ДНК, род *Carum* распадается на две группы, одна включает типовой вид и входит в трибу *Careae*, другая – в трибу *Pyramidoptereae*.

По результатам молекулярных анализов род *Carum* полифилетичен (Degtjareva & al., 2009; Papini & al., 2007; Downie & al., 2010). Однако, 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, традиционно относимых к роду *Carum*.

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 было 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 внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) ядерной рибосомной ДНК у 65 видов семейства Umbelliferae, а также последовательности внешнего транскрибируемого спейсера ETS ядерной рибосомной ДНК у 45 видов и спейсера *psbA-trnH* хлоропластной ДНК у 10 видов семейства Umbelliferae. Впервые проведен молекулярный анализ последовательностей ETS яд-рДНК и *psbA-trnH* хлДНК для видов, традиционно относимых к роду *Carum*. Последовательности ITS яд-рДНК проанализированы в более полном объеме, для 19 видов рода *Carum* (ранее для 4–5).

Сделаны некоторые таксономические преобразования, так *C. komarovii* Karjagin был перенесен в род *Aegopodium* L., *C. piovanii* Chiov. – в род *Afroligusticum* C. Norman и *C. depressum* Hartvig & Kit Tan – в род *Hellenocarum* H. Wolff. Восстановлена самостоятельность давно описанного и практически забытого рода *Trocdaris* Raf. (*T. verticillatum* (L.) Raf. = *Carum verticillatum* (L.) W.D.J.Koch). *Carum diversifolium* (DC.) C.B.Clarke отнесен к синонимам *Trachyspermum roxburghianum* (DC.) H. Wolff. *Carum 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. Такие виды, как *C. asinorum* Litard & Maire, *C. jahandiezii* Litard & Maire, *C. lacuum* Emb., *C. komarovii* Karjagin, *C. grossheimii* Schischk. и *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch., включены в Красный список Международного союза охраны природы и природных ресурсов, 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* 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. Морфологические и молекулярные данные свидетельствуют о значительной дивергенции видов *C. buriaticum* Turcz., *C. heldreichii* Boiss., *C. flexuosum* (Ten.) Nyman, *C. meoides* (Griseb.) Halácsy, *C. rupicola* Hartvig & Strid, *C. appuanum* (Viv.) Grande, *C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. asinorum* Litard & Maire, *C. iminouakense* Quezel, *C. proliferum* Maire, *C. atlanticum* (Coss.) Litard & Maire, *C. jahandiezii* Litard & Maire, *C. lacuum* Emb., *C. komarovii* Karjagin, *C. piovanii* Chiov., *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch., *C. diversifolium* (DC.) C.B. Clarke и *C. depressum* Hartvig & Kit Tan 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.

Благодарности

Я глубоко благодарна своему научному руководителю Михаилу Георгиевичу Пименову за постановку задачи исследования, ценные советы и постоянное внимание к работе. За консультации и ценные советы выражаю искреннюю благодарность сотрудникам Ботанического сада МГУ Евгению Васильевичу Ключкову, Татьяне Александровне Остроумовой и сотруднику Биологического факультета МГУ (каф. высших растений) Татьяне Евгеньевне Краминой.

Особую благодарность хотелось бы выразить Галине Викторовне Дегтяревой, без помощи которой проведение молекулярных исследований было бы невозможно, а также сотрудникам Института Физико-Химической биологии имени А.Н. Белозерского Кармэн Мануэльевне Вальехо-Роман и Тагиру Халафовичу Самигуллину.

Отдельно хотелось бы выразить благодарность Дмитрию Дмитриевичу Соколову за внимательное изучение работы и ценные советы.

Я благодарю Ольгу Витальевну Юрцеву за интерес и внимание к настоящему исследованию, ценные замечания и советы, которые помогли улучшить текст работы.

Огромная благодарность Ульяне Алексеевне Украинской и Светлане Евгеньевне Петровой, которые были спутниками в экспедиционных поездках и помогали в сборе материала. Благодарю сотрудника национального парка «Gran Sasso and Laga mountains» Фабио Конти (Fabio Conti) за радушный прием и помощь в сборе материала.

Выражаю свою благодарность кураторам и сотрудникам гербария Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW), гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге (LE), гербария Главного ботанического сада им. Н. Н. Цицина РАН в Москве (MHA), гербария Сибирского Института физиологии и биохимии растений в Иркутске (IRK), гербария Ботанического института Университета г. Монпелье (MPU), гербария Национального музея естественной истории в Париже (P), гербария Королевского ботанического сада Кью (K), гербария Ботанического музея Берлин – Далем (B), гербария Ботанического сада в Женеве (G), гербария Королевского ботанического сада Эдинбурга (E), гербария

Музея естественной истории Флорентийского университета (FI), гербария Мюнхенского университета Людвига-Максимилиана (MSB), гербария Ботанического сада в Мюнхене (M), гербария Университета Аристотеля в Салониках (TAU), гербария Ботанического музея Лундского университета (LD), гербария Музея эволюции Уппсальского университета (UPS), гербария Ботанического сада Университета Копенгагена (C), гербария Исследовательского института Университета Мохаммеда V Агдаля в Рабате (RAB) и гербария Фармацевтического факультета Стамбульского университета (ISTE) за предоставление материалов для исследования.

За моральную поддержку и помощь в оформлении благодарю сотрудника Ботанического сада МГУ Елену Евгеньевну Мжельскую.

Я глубоко благодарна моим родителям, Андрею Владимировичу Захарову и Нине Ивановне Захаровой, за моральную поддержку и стимулирование моей работы над диссертацией.

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. Положение в семействе и объем этого рода неоднократно пересматривались. Далее в хронологическом порядке представлены разные взгляды на объем рода *Carum*, его внутриродовые отношения, положение в семействе и состав близких родов.

В монографии «Genera Plantarum Umbelliferarum» G. F. Hoffmann (1814) также как С. Linnaeus включал в род *Carum* только один вид *C. carvi*.

W. D. J. Koch (1824) относил род *Carum* к трибе *Ammineae* и приводил в нем три вида, *C. carvi* L., *C. bulbocastanum* W. D. J. Koch и *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch.

A. P. De Candolle (1824), G. Bentham, J. D. Hooker (1867), E. Boissier (1872), O. Drude, (1897-98), H. Wolff (1927) и М.-Т. Cerceau-Larrival (1962) в своих работах также относили род *Carum* к трибе *Ammineae*.

A. P. De Candolle (1830) включал в *Carum* 4 европейских вида. Он впервые провел внутриродовую классификацию и выделил две секции: *Carvi* и *Bulbocastanum*. У видов первой секции листочки обертки отсутствуют, а листочки оберточки либо отсутствуют, либо их несколько. В эту секцию A. P. De Candolle включил *C. carvi* и *C. rigidulum* (Viv.) W. D. J. Koch. У видов второй секции (*C. bulbocastanum* W. D. J. Koch. и *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch.) обертка и оберточка многолистные.

В классификации I. F. Taush (1834), который первый предложил в семействе Зонтичных деление триб на подтрибы, род *Carum* рассматривается в подтрибе *Ammineae* вместе с еще 35 родами.

В «Genera plantarum» (Bentham, Hooker, 1867) к роду *Carum* было отнесено 50 видов. Авторы придерживались широкой трактовки родов. Они включили в состав *Carum* ряд других родов – *Petroselinum* Hill, *Zizia* W. D. J. Koch., *Trachyspermum* Link, *Ptychotis* W. D. J. Koch, *Bunium* L., *Elwendia* Boiss., *Geocarium* Coss., *Chamarea* Eckl. & Zeyh. и др.

Большой вклад в изучение рода *Carum* внес E. Boissier, который в разное время описал много новых видов в этом роде. Например, впервые им описаны балканские виды *C. graecum* Boiss. & Heldr. (Boissier, 1846), *C. heldreichii* Boiss. и *C. rupestre* Boiss. & Heldr. (Boissier, 1856), признаваемые как самостоятельные и в настоящее время.

Во «Flora orientalis» E. Boissier (1872) приводил в роде *Carum* 23 вида, которые были сгруппированы им в две секции: (*Eu*)*carum* и *Bunium*, выделенные на основании особенностей подземных органов. У видов секции (*Eu*)*carum* подземные органы веретеновидные вертикальные, а у видов секции *Bunium* подземные органы

клубневидные, почти округлые. К секции (*Eu*)*carum* E. Boissier относил следующие виды: *C. lomatacarum* Boiss., *C. carvi* L., *C. meifolium* (M. Bieb.) Boiss., *C. leucocoleon* Boiss., *C. caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., *C. polyphyllum* Boiss., *C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. heldreichii* Boiss., *C. rupestre* Boiss. & Heldr. и *C. multiflorum* (Sibth. & Sm.) Boiss. В секцию *Bunium* он поместил *C. daucooides* Boiss., *C. elegans* Fenzl, *C. persicum* Boiss., *C. rectangulum* Boiss. et Hausskn., *C. microcarpum* Boiss., *C. bourgaei* Boiss., *C. cylindricum* Boiss. et Hohen., *C. ferulifolium* (Desf.) Boiss., *C. pestalozzae* (Boiss.) Boiss., *C. strictum* (Griseb.) Boiss., *C. cornigerum* Boiss. & Hausskn., *C. avromanum* Boiss. & Hausskn., *C. elwendia* Boiss. (*Elwendia caroides* Boiss.) В настоящее время большинство видов секции *Bunium* относятся к отдельному роду *Bunium* или к выделенному из него роду *Elwendia*.

В работе Н. Baillon (1879) *Carum* являлся центральным родом в трибе *Careae*, к которой он относил еще 32 рода, которые считал близкими к *Carum*.

В предложенной в конце XIX века системе семейства Зонтичных О. Drude (1897–98), сохраняющей свое значение и до настоящего времени, род *Carum* располагался в подтрибе *Carinae* трибы *Ammineae* и включал 22 вида. О. Drude (1897–98) относил к роду *Carum* ряд таксонов из родов *Bunium*, *Edosmia* Nutt. & A. Gray, *Selinopsis* Coss. & Durieu, *Lomatocarum* Fish. & C. A. Mey. Он разработал оригинальную систему рода *Carum*, разделив его на 5 секций: *Tuberifera* Drude, *Fusiformia* Drude, *Plurivittata* Drude, *Ochroleuca* Drude и *Pansilia* Griseb. В секцию *Tuberifera* он помещал многолетние растения с вытянутыми или округлыми клубневидными корнями, с листьями, имеющими волосовидные или линейные доли, с одиночными секреторными каналцами в ложбинках зрелых плодов, а также с белыми или красноватыми лепестками. К этой секции были отнесены один западноевропейский вид *C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch. и два американских вида *C. gairdneri* (Hook. & Arn.) A. Gray и *C. kelloggii* A. Gray. К секции *Fusiformia* были отнесены двулетние травы с прямыми веретеновидными корнями, с многократно-перистыми листьями, имеющими линейно-ланцетные доли, с одиночными ложбиночными секреторными каналцами и белыми лепестками. Сюда были включены виды из Северной и Центральной Европы, Испании, Италии, Ирана, регионов Кавказа, Тибета и Сибири: *C. carvi*, *C. alpinum* (M. Bieb.) Benth., *C. meifolium*, *C. caucasicum*, *C. rigidulum* (Viv.) W. D. J. Koch, *C. montanum* (Coss. & Dureiu) Benth. & Hook., *C. foetidum* (Coss. & Dureiu) Benth. & Hook., *C. chaerophylloides* Regel. & Schmalh., *C. atrosanguineum* Kar. & Kir., *C. heterophyllum* Regel. & Schmalh., *C. elegans* Fenzl, а также *C. capense* (Thunb.) Sond. К третьей секции О. Drude относил травянистые многолетние растения с вертикальным корневищем,

малочисленными или многочисленными обертками и оберточками, 2–3 секреторными каналцами в каждой ложбинке, а именно, три вида, *C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. heldreichii* Boiss. и *C. multiflorum* (Sibth.) Boiss., из Греции, Малой Азии и с Кипра. В секции *Ochroleuca*, которая характеризуется тремя секреторными каналцами в каждой ложбинке и светло-желтыми лепестками, был включен только один вид, *C. rupestre* Boiss. & Heldr. Для растений секции *Pansilia* характерно 3–4 секреторных каналца в каждой ложбинке. Сюда О. Drude отнес только один сомнительный, по его мнению, южноамериканский вид *C. pansil* (DC.) Griseb., сходный с *Ligusticum* L. и *Pimpinella* L.

V. Calestani (1905) разработал свою оригинальную систему для европейских Umbelliferae, в которой *Carum* рассматривается в составе рода *Apium* L. в подсемействе *Ferulineae*, трибе *Ligusticeae* и подтрибе *Apieae*. Помимо *Carum* в состав *Apium* он также включил роды *Petroselinum* Hill, *Ammi* L., *Reutera* Boiss., *Pimpinella* и *Aegopodium*.

Б. М. Козо-Полянский (Koso-Poljansky, 1916) принимал *Carum* в широком объеме в составе трибы *Careae* и подтрибы *Carinae*, перечисляя обширный список родов, которые, по его мнению, искусственно отделены от собственно *Carum*. Этот список включает многие роды, обычно признаваемые самостоятельными в современных публикациях. В системе Козо-Полянского (Koso-Poljansky, 1916) род разделен на 3 группы на основании признака наличия и числа ложбиночных секреторных каналцев: *Archicarum* (секреторных каналцев в ложбинке 3–много), *Mesocarum* (ложбиночные секреторные каналцы одиночные), *Neocarum* (секреторные каналцы в зрелых плодах отсутствуют).

Наиболее полно род был обработан Н. Wolff (1927), который также понимал его широко, включая виды, которые в настоящее время относят к другим родам (в частности, виды из родов *Bunium*, *Selinopsis*, *Seseli*). Н. Wolff считал *Carum* центральным родом в подтрибе *Carinae* и насчитывал в нем 20–25 видов. Н. Wolff предложил свою систему этого рода, в которой виды были сгруппированы в четыре секции: *Carvi* DC., *Plurivittata* Drude, *Selinopsis* Coss. & Durieu и *Meoides* Lange. К первым трем секциям он отнес двулетние растения с веретеновидными корнями или многолетние со шнуровидно-волокнистыми корнями, сухопутные и альпийские растения. В секции *Carvi* системы Н. Wolff (1927) находятся виды с одиночными ложбиночными каналцами и 2-4-перисторассеченными листьями, а именно, *C. buriaticum* Turcz., *C. carvi* L., *C. artrosanguineum* Kar. & Kir., *C. velenovskyi* Rohlena, *C. caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., *C. polyphyllum* Boiss., *C. leucocoleon* Boiss., *C. meifolium* (M. Bieb.) Boiss., *C. olympicum* Boiss., *C. alpinum* (M. Bieb.) Benth. & Hook. и

сомнительный, по его мнению, *C. colchicum* Lipsky. Виды из секции *Plurivittata* – это двулетние или многолетние растения с веретеновидными корнями, с немногочисленными листочками обертки и оберточка и с секреторными канальцами в ложбинках по 2, редко по 3-4. Виды этой секции подразделены на две подсекции по цвету лепестков. В подсекцию *Leucantha* H.Wolff входят растения с белыми лепестками (*C. graecum* Boiss. & Heldr., *C. heldreichii* Boiss., *C. adamovicii* Hal., *C. rigidulum* (Viv.) W.D., J.Koch), а в подсекцию *Ochroleuca* (Drude) H.Wolff – с желтоватыми лепестками (*C. flexuosum* (Ten.) Nym. и *C. meoides* (Griseb.) Halácsy). Секция *Selinopsis* характеризуется волокнистыми шнуровидными корнями, листьями трижды рассеченными с ланцетными конечными сегментами, отсутствием обертки, отсутствием оберточка или немногочисленными листочками оберточка, продолговатыми плодами, незаметными зубцами чашечки, утолщенными ребрами мерикарпиев, одиночными ложбиночными секреторными канальцами. Сюда включены два вида, один из которых *C. foetidum* (Coss. & Dureiu) Benth. & Hook. обитает в Алжире и на юге Испании, а другой – *C. montanum* (Coss. & Dureiu) Benth. & Hook. – эндемик из Алжира. К секции *Meoides* H.Wolff отнесены земноводные растения с мочковатой корневой системой с утолщенными корнями; листьями с многочисленными узкими сегментами; одиночными ложбиночными секреторными канальцами. Сюда относятся два вида, один из них – западноевропейский (*C. verticillatum* (L.) W. D. J. Koch.), другой – эндемик острова Лесбос (*C. pachypodium* Candargy). В своей работе H. Wolff также приводит список видов, которые, как он считал, обладают сомнительным положением в роде *Carum*: *C. inodorum* Siev., *C. saxicola* Albov, *C. tamerlanii* Lipsky, *C. sewerzowii* Regel, *C. bupleuroides* Schrenk, *C. diversifolium* (DC.) C. B. Clarke, *C. nothum* C. B. Clarke, *C. holopetalum* Maxim., *C. neurophyllum* (Maxim.) Franch. & Savat., *C. kuriense* Vierh. Множество видов было им исключено из рода *Carum*.

Исключенные из *Carum* два близких вида *C. multiflorum* (Sibth.) Boiss. и *C. lumpeanum* Dörfel. & Hayek были выделены H. Wolff (1927) в самостоятельный род *Hellenocarum* H. Wolff. Однако, в последующие годы XX века вплоть до 1973–1986 гг. род не был представлен во многих флористических сводках, поскольку его виды продолжали рассматривать в роде *Carum* (Rechinger, 1943; Tutin 1968; Hedge & Lamond, 1972; Osorio-Tafall, Seraphim, 1973; Meikle, 1977; Hartvig, 1986). L. Engstrand (1973) и Е.В. Ключков (1985), на основании детального анализа морфологических признаков, подтвердили самостоятельность рода *Hellenocarum*. Е. В. Ключков (1985) включает в этот род еще два вида *H. amplifolium* (Boiss. & Hausskn.) Kljuykov,

исключая *M. amplifolia* Boiss. из рода *Muretia*, и *H. strictum* (Griseb.) Kljuykov, исключая *Bunium strictum* Griseb. из рода *Bunium*. Несколько позднее К. Tan and F. Sorger (1986) описывают новый вид в роде *Hellenocarum*, *Hellenocarum pisidicum* Kit Tan.

В сводке по родам зонтичных “The genera of the Umbelliferae” (Pimenov, Leonov, 1993) род *Carum* относится к трибе *Apieae* и включает 30 видов.

В рассмотренных выше обработках рода *Carum* наиболее близкими к нему чаще всего считают такие роды, как *Ammi*, *Apium*, *Bunium*, *Aegopodium*, *Trinia*, *Sison*, *Petroselinum*, *Zizia*, *Ptychotis*, *Conopodium*, *Pimpinella*, *Falcaria*, *Froriepia*, *Cicuta*, *Ridolfia* и др.

За время, прошедшее после выхода в свет монографии Н. Wolff (1927), род *Carum* в полном объеме не был объектом критической ревизии, однако в разное время отдельные виды рода были перенесены в другие роды или выделены в новые на основании более глубокого изучения их морфологии. Многие авторы продолжали описывать в роде новые виды. Так, в разные годы после выхода обработки Wolff (1927) были описаны новые виды из Северной Африки (*Carum atlanticum* Litard & Maire (Maire, 1928), *Carum asinorum* Litard & Maire (1931), *Carum iminouakense* Quezel (1953) и *Carum lacuum* Emb. (1935)), из Эфиопии (*Carum piovanii* Chiov. (1940)), с Кавказа (*Carum grossheimii* Schischk. (1948), *Carum komarovii* Karjag (1944)), из Турции (*Carum rupicola* Hartvig & Strid (1987)) и из Греции (*Carum depressum* Hartvig & Kit Tan (Tan, Iatrou, 2001)).

Важно отметить работы, касающиеся отдельных таксонов родственных *Carum*.

М. Е. Mathias (1936), считая, что род *Perideridia* отличается от *Carum* и *Atenia* Hook. & Arn. (большинство авторов рассматривают его в составе *Carum*) по признакам внутреннего строения плода, предложила несколько новых комбинаций для таких названий, как *Carum howellii* Coult. & Rose, *Carum kelloggii* Gray *C. oreganum* S. Watson, а также предложила рассматривать *C. gairdneri* (Hook. & Arn.) A. Gray в качестве синонима *Perideridia gairdneri* (Hook. & Arn.) Mathias. Позднее Т. I. Chuang и L. Constance (1969) провели ревизию рода *Perideridia*, ими подробно были исследованы морфологические и анатомические особенности вегетативных и генеративных органов, проростки, пыльцевые зерна, хромосомные числа, распространение таксонов из этого рода. В результате *Carum lemmonii* Coult. & Rose и *Carum erythrorhizum* Piper были отнесены к *Perideridia*.

Самостоятельность рода *Selinopsis* Coss. & Dureiu по отношению к *Carum* была показана Е. В. Ключковым (1986). По его мнению, существенные различия *Selinopsis*

по отношению к *Carum* выявляются в особенностях ветвления соцветия и рассечения листьев.

C. artrosanguineum Kar. et Kir. был отнесен к роду *Vicatia* на основании существенных карпологических отличий его от *C. carvi* (Пименов, 1977).

Пименов (1978) считает также, что кавказские виды *C. alpinum* (M. Bieb.) Benth. & Hook. и *Carum saxicolum* Albov следует рассматривать в роде *Seseli*.

Е. В. Ключков (1986а) показал, что разновидность *Carum leucocoleum* Boiss. & Huet. var. *porphyrocoleon* Freyn & Sint. должна быть признана в качестве самостоятельного вида – *C. porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow.

Е. L. Barclay и М. F. Watson (1998) провели ревизию рода *Carum* с острова Сокотра. Ими были изучены все гербарные образцы, принадлежащие видам этого рода с Сокотры, детально исследована морфология и анатомия плодов, а также микроструктура поверхности плодов. В результате было показано, что все четыре эндемичных вида (*C. calcicolum* Balf. f., *C. kuriense* Vierh., *C. pimpinelloides* Balf. f. и *C. trichocarpum* Vierh.) следует отнести к роду *Trachyspermum* и рассматривать как один вид – *Trachyspermum pimpinelloides* (Balf. f.) H. Wolff.

В результате сравнительного морфологического анализа видов из Северного Китая *Carum bretschnideri* H. Wolff, *Carum sessilifolium* H. Wolff, *Carum wolffianum* Fedde ex H. Wolff и *Rupiphila tachiroei* (Franch. & Sav.) Pimenov & Lavrova было показано, что между этими видами нет существенных различий и все эти растения относятся к одному виду – *Rupiphila tachiroei* (Пименов, Ключков, 2002).

Рассмотренные выше классификации основаны на детальном изучении морфологических признаков.

В последнее время большое количество данных получено на основе молекулярных исследований, которые показали, что многие трибы и крупные роды зонтичных полифилетичны. Так, в работах Papini (2006), Papini & al. (2007) и Degtjareva & al. (2009) была показана полифилия рода *Carum*. Однако, в этих работах изучено только четыре вида этого рода. *Carum carvi* на молекулярно-филогенетическом дереве группируется с *Fuernrohria setifolia* K. Koch., а *Carum appuanum* (Viv.) Grande и *Carum heldreichii* Boiss. оказались более близкими к другим таксонам, чем к *C. carvi* (Papini, 2006, Papini & al., 2007 и Degtjareva & al., 2009). По данным Papini (2006), Papini & al. (2007) *C. carvi* близок также к *Chamaesciadium acaule* (M. Bieb.) Boiss. и видам *Grammosciadium* DC. В работе Degtjareva & al. (2009) на молекулярном дереве *Carum appuanum* (Viv.) Grande и *Carum heldreichii* Boiss. оказались в разных подкладах внутри одной большой клады, включающей таксоны из родов *Bunium*, *Hellenocarum*, *Postiella*,

Tamamschjanella и *Trachyspermum*, причем *C. appianum* соседствуют с видами *Scaligeria*, а *Carum heldreichii* – с видами *Tamamschjanella*, *Postiella capillifolia* и *Bunium pinnatifolium*.

Согласно классификации подсемейства *Apioideae* Downie & al. (2010), основанной на анализе последовательностей хлоропластной ДНК и участка ITS ядерной рибосомной ДНК, род *Carum* распадается на две группы, одна вместе с типовым видом попадает в трибу *Careae*, другая – в трибу *Pyramidoptereae*. Но представленная в работе Downie & al. (2010) классификация триб *Apioideae* во многом спорна. В ней присутствует смешение триб (большинство которых установлено по морфологическим признакам) и клад (элементов кладистического анализа молекулярных данных). Первые часто расширяются в результате полученных данных молекулярного анализа и поэтому теряют морфологическое своеобразие. А описанные в качестве новых триб молекулярные клады не имеют морфологической характеристики и диагностики.

Ниже представлен обзор наиболее крупных флористических сводок разных регионов Мира, дающий информацию о распространении и числе видов рода *Carum* в разных странах и регионах.

Во «Флоре СССР» Б. К. Шишкиным (1950) приведено 11 видов рода *Carum*, распространенных в европейской и азиатских частях СССР. Б. К. Шишкин (1950) все виды *Carum* флоры СССР рассматривает в одной секции *Carvi* DC. (соответствует секции *Fusiformia* Drude), в которой он выделяет 6 рядов. К ряду *Carea* Schischk. относятся *C. carvi* и *C. porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow, у которых обертка и оберточка отсутствуют. В ряду *Alpina* Schischk. у растений оберточка имеется, обертка отсутствует, лучи зонтика шероховатые; сюда относятся два вида, *C. alpinum* и *C. saxicolum* Albov. К третьему ряду *Komaroviana* Schischk. относится только один эндемичный кавказский вид – *Carum komarovii* Karjag. К четвертому – высокогорные растения Кавказа с оберткой и оберточкой, принадлежащие видам – *C. caucasicum*, *C. meifolium* и *Carum grossheimii* Schischk. К пятому ряду *Atrosanguinea* Schischk. – вид *C. artrosanguineum* Kar. & Kir., встречающейся в горах Средней Азии и Сибири. В шестом ряду *Buriatica* Schischk. также один вид – *C. buriaticum*.

Во втором издании «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма С. Г. Тамамшан (1967) привела 8 видов рода *Carum*, для каждого вида составлено описание, указано распространение и имеется точечная карта ареала для данной территории.

Во «Flora Europaea» Т. G. Tutin (1968) включил 5 видов *Carum* с описаниями и распространением по странам Европы.

Во Флоре Италии (Pignatii, 1982) приводится 5 видов. В работе E. Ferrarini (1987) проанализировано распространение и экология видов *Carum*, встречающихся в Италии, и представлены точечные карты ареалов трех видов *C. appianum*, *C. heldreichii* и *C. multiflorum*.

Флористическая обработка «Mountain Flora of Greece» (Hartvig, 1986) включает 6 видов *Carum*, для каждого из которых даны описание, распространение и материалы протологов.

Во флоре Испании (Gómez, 2003) приведено только 3 вида *Carum*, во флоре Турции (Hedge, Lamond, 1972) – 5 видов *Carum*, во флоре Китая (Pu Fading, Watson, 2005) – 4 вида *Carum*.

Во Флоре Ливана и Сирии (Mouterde, 1970) указан только один загадочный вид из Сирии, *C. polyphyllum*, известный по одному – двум сборам.

В последней флористической обработке по Марокко (Ibn Tattou, 2007) – 8 видов *Carum*, большинство из которых эндемики (6) этой страны.

В работе «Index synonymique de la Flore d'Afrique du Nord» (Dobignard, Chatelain, 2011) для всей Северной Африки указывается 8 видов *Carum*, причем из них 7 дикорастущих видов встречаются в Марокко. *C. carvi* отмечается в культуре в Марокко, в Алжире, Тунисе и Ливии.

Во Флоре Эфиопии и Эритреи (Hedberg, Hedberg, 2003) – один критический вид, *C. piovanii* Chiov. Во Флоре Северной Америки (Mathias, Constance, 1944–1945) в роде *Carum* указан только один интродуцированный вид, *C. carvi*.

В последней монографической обработке семейства «Зонтичные (Umbelliferae) России» (Пименов, Остроумова, 2012) представлено 4 вида *Carum*. Для каждого вида приведены данные протолога, синонимы, типификация для принятых названий и синонимов, подробные, составленные по единому набору признаков описания, включая анатомию плодов и вегетативных органов, хромосомные числа, распространение по субъектам РФ, составлены карты ареалов. Для *C. carvi* имеется рисунок поперечного среза мерикарпия.

Данные об изучении некоторых важных для систематики семейства Зонтичных признаков для рода *Carum* приведены ниже.

Анатомическое строение плодов изучено далеко не у всех видов рода. В разных работах можно найти поперечный срез плода *C. carvi* (Baillon, 1879, Drude, 1897-98, Klan, 1947, Тихомиров, 1958, Горовой, 1966, Ключиков, 1985, 1986, Reduron, 2007, Пименов, Ключиков, 2002, Пименов, Остроумова, 2012 и др.).

В первоописании *Carum komarovii* (Карягин, 1944) есть поперечный срез мерикарпия этого вида, однако описания подробного внутреннего строения плода нет.

Во Флоре Китая (Pu Fa-ting, 1985) и Флоре внутренней Монголии (Ma Yu-Chuan, 1979) приведен поперечный срез *C. buriaticum*.

G. Corsi, A. M. Pagni и G. Innocenti (1988) провели изучение анатомического строения корня, корневища, стебля, листа и плода, а также гистохимический анализ этих органов у *C. arriuanum*. Они пришли к выводу, что *C. arriuanum* ксерофит, адаптированный к мезофитным условиям. Также в этой работе показано, что по строению плодов виды *C. arriuanum* и *C. graecum* отличаются.

В карпологическом атласе зонтичных Испании (Arenas, Garcia, 1993) приведены подробные описания морфологического и анатомического строения плодов, а также даны рисунки поперечных срезов мерикарпиев для трех видов, *C. carvi*, *C. verticillatum* и *C. foetidum*.

В первоописании *C. rupicola* Hartvig & Strid имеется поперечный срез мерикарпия этого вида, но подробного описания внутреннего строения плода нет (Hartvig, Strid, 1987).

Анатомическое строение плодов у марокканских видов было изучено El Alaoui-Faris (2005), к сожалению, в ее работе нет подробных описаний внутреннего строения, данные представлены в виде сравнения строения плодов у разных видов. Приведена фотография поперечного среза *C. proliferum*.

В литературе имеются сведения о строении черешков нескольких видов *Carum*: *C. carvi* L. (Metcalfе, Chalk, 1950; Прокопова и др., 1981; Тихомиров и др., 1997) и четырех кавказских представителей рода, *C. caucasicum*, *C. komarovii*, *C. meifolium* и *C. porphyrocoleon*, (Пименов и др., 1982). Краткие описания черешков *Carum buriaticum*, *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. komarovii*, *C. meifolium*, *C. porphyrocoleon* представлены в книге «Зонтичные (Umbelliferae) России» (Пименов, Остроумова, 2012).

Т. А. Остроумовой и Е. В. Ключковым (Ostroumova, Kljuikov, 1991) изучены типы устьиц у 6 видов *Carum*. У большинства из изученных видов устьица преимущественно аномоцитные, а у *C. komarovii* преобладают или имеются в значительном количестве устьица с двумя прилегающими клетками.

Для десяти видов изучены хромосомные числа (Pimenov & al., 2003). У *C. carvi* хромосомное число определялось 45 раз разными авторами у растений из разных регионов, основное число (n) – 10–11, а также в некоторых работах были изучены кариотипы (Тамамшан, 1933, Hore, 1975, Hamal et al., 1986, Das, 1991, Das & Mallick, 1993). У *Carum buriaticum* $n=11$, у *C. caucasicum* хромосомное число ($2n$) – 20–24,

установлено 4 раза. Хромосомное число $n=10$ у *C. heldreichii* (включая *C. meoides*) устанавливается два раза (Favarger, 1973; Franzen, Gustavson, 1983; Bareka & al., 1998). Хромосомное число $n=11$ у *C. komarovii* установлено только один раз (Daushkevich et al., 1995). У *C. meifolium* $n=10$, определяли два раза (Daushkevich & al., 1991; Pimenov & al., 1996). У *C. appuanum* (включая *C. graecum*) хромосомное число $n=11(10)$, установлено 7 раз (Schulz-Gaebel, 1930; Garbari, 1970; Peev, Andreev, 1978; Capineri et al., 1978; Strid, Andersson, 1985; Strid, 1986), в работе F. Garbari (1970) изучен кариотип *C. graecum*. У *C. proliferum* $n=11$, установлено один раз (Quézel, 1957). У *C. verticillatum* установлено три раза, $n=11$, $2n=20(22)$. (Gardé, Malheiros-Gardé, 1949; Löve, Kjellqvist, 1974; Constance & al., 1976).

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

Существует огромный разрыв между числом видовых названий, зафиксированных в базе данных IPNI (International Plant Name Index, 2012) и числом признаваемых в настоящее время таксонов (Drude, 1897–98; Wolff, 1927; Mabberley, 1997; Pimenov, Leonov, 1993). В связи с этим мы подвергли ревизии все видовые названия, которые были предложены для рода *Carum*. Если исключить некоторые очевидно ошибочно включенные названия, в IPNI приводится 247 названий видов зонтичных флоры мира, описанных или перенесенных в *Carum* различными авторами. Из этих 247 рассмотренных нами названий видов в роде *Carum* 221 является синонимами названий других принятых видов или опубликованы в противоречии с положениями ныне действующего Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, 2012). Список названий таксонов, когда-либо относившихся к роду *Carum*, и их современная интерпретация, основанная на анализе таксономической литературы (Коровин, 1927; Wolff, 1927; Mathias, Constance, 1944 – 1945; Шишкин, 1950; Quézel, Santa, 1963; Tutin, 1968; Chuang, Constance, 1969; Mouterde, 1970; Hedge, Lamond, 1972; Hegi 1975; Ключков, Пименов, Тихомиров, 1976; Пименов, 1977; Pignatti, 1982; Ключков 1986а; Hartvig, 1986; Burt, 1991; Mukherjee, Constance, 1993; Bechi, Garbari, 1994; Allison, Van Wyk, 1997; Barclay, Watson, 1998; Gómez, 2003; Pu Fading, Watson, 2005; Reduron, 2007, 2008; Ibn Tattou, 2007; Magee & al., 2010; Dobignard, Chatelain, 2011; Пименов, Остроумова, 2012), приведены в **Приложении 1**.

Проведенная номенклатурная ревизия рода *Carum* и анализ литературных источников показали, что в настоящее время в роде может рассматриваться и принимается большинством авторов 27 видов, а именно, *C. arpuanum* (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. piovanii* Chiov., *C. polyphyllum* Boiss. & Balansa, *C. porphyrocoleon* (Frey & 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 исследования послужили гербарные коллекции, собственные сборы растений, непосредственные наблюдения за растениями в природе, а также данные литературы.

В ходе работы были использованы коллекции гербариев Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW), Ботанического института им. В. Л. Комарова в Санкт-Петербурге (LE), Главного ботанического сада им. Н. Н. Цицина РАН в Москве (МНА), Сибирского Института физиологии и биохимии растений в Иркутске (IRK), Ботанического института Университета г. Монпелье (MPU), Национального музея естественной истории в Париже (P), Королевского ботанического сада Кью (K), Ботанического музея Берлин – Далем (B), Ботанического сада в Женеве (G), Королевского ботанического сада Эдинбурга (E), Музея естественной истории Флорентийского университета (FI), Мюнхенского университета Людвига-Максимилиана (MSB), Ботанического сада в Мюнхене (M), Университета Аристотеля в Салониках (TAU), Ботанического музея Лундского университета (LD), Музея эволюции Уппсальского университета (UPS), Ботанического сада Университета Копенгагена (C), Исследовательского института Университета Мохаммеда V Агдала в Рабате (RAB), Фармацевтического факультета Стамбульского университета (ISTE).

Также для исследования был проведен сбор материала в природе во время экспедиционных поездок на Северный Кавказ (август 2007), в Грецию (июль 2012 и август – сентябрь 2015), Италию (август 2014) и Марокко (август – сентябрь 2013). Было собрано около 150 листов гербария растений из рода *Carum*. Сборы этикетированы и депонированы в гербарий Московского университета (MW). Для анатомического изучения были собраны и зафиксированы черешки прикорневых листьев, а иногда и целые растения. В естественных условиях нам удалось наблюдать следующие виды: *C. appuanum*, *C. atlanticum*, *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. heldreichii*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum*, *C. meifolium*, *C. meoides*. В природе мы делали морфологические описания видов, изучали их высотную и экологическую приуроченность.

Нами изучены следующие виды рода *Carum*: *C. appuanum*, *C. asinorum*, *C. atlanticum*, *C. buriaticum*, *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. depressum*, *C. diversifolium*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. grossheimii*, *C. heldreichii*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. komarovii*, *C. lacuum*, *C. meifolium*, *C. meoides*, *C. pivonii*, *C. polyphyllum*, *C.*

porphyrocoleon, *C. proliferum*, *C. rupicola* и *C. verticillatum*. Для большинства этих видов были изучены типовые образцы.

Для трех загадочных видов *C. pachypodium* P.Candargy, *C. hispanicum* Mill. и *C. multiradiatum* (K.Koch) M.Hiroe 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*. В анализ вошли следующие виды из рода *Carum*: *Carum carvi*, *C. caucasicum*, *C. meifolium*, *C. grossheimii*, *C. porphyrocoleon*, *C. komarovii*, *C. appuanum*, *C. depressum*, *C. graecum*, *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides*, *C. rupicola*, *C. buriaticum*, *C. atlanticum*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum*, *C. piovanii*, *C. verticillatum*. В анализ были включены представители следующих триб: *Apiaceae*, *Scandiceae*, *Coriandreae*, *Smyrnieae*, *Pyramidoptereae*, *Peucedaneae* и *Tordylieae*, принятых в объеме согласно работе Pimenov и Leonov (1993). Чтобы получить представление о возможности внутривидовой изменчивости участков ITS, для нескольких видов рода *Carum* и вида *Chamaesciadium acaule* были определены последовательности этих участков у образцов из разных точек ареала. Так, были изучены 6 образцов *C. appuanum*, 2 образца *C. buriaticum*, 3 образца *Carum carvi*, 7 образцов *C. caucasicum*, 5 образцов *C. flexuosum*, 4 образца *C. graecum*, 3 образца *C. grossheimii*, 2 образца *C. heldreichii*, 2 образца *C. jahandiezii*, 2 образца *C. komarovii*, 3 образца *C. meifolium*, 2 образца *C. porphyrocoleon*, 2 образца *C. meoides*, 2 образца *C. verticillatum*, 7 образцов *Chamaesciadium acaule*.

Список образцов видов *Carum* и других таксонов, для которых проанализированы полученные нами или взятые из генбанка последовательности участков ДНК, приведен в **Приложении 2**.

3.2. Методы морфологических исследований

Для сравнительно-морфологического анализа были отобраны признаки, которые традиционно считаются таксономически значимыми для семейства Зонтичных (Клѣуков & al., 2004), а именно: жизненная форма; подземные органы; высота главного стебля; высота начала разветвления стебля; форма поперечного сечения стебля; наличие или отсутствие полости в стебле; очертания листовой пластинки прикорневых листьев; степень рассечения листовой пластинки прикорневых листьев; наличие или отсутствие черешочков у сегментов I-порядка листа; очертания конечных сегментов; степень рассечения пластинки верхних стеблевых листьев; признаки внутреннего строения черешков листьев (форма поперечного сечения, форма адаксиальной стороны, характер основной паренхимы, наличие или отсутствие внутренней полости,

расположение проводящих пучков, число периферических проводящих пучков, обкладка проводящих пучков, одревеснение клеток колленхимы колонок, расположение секреторных канальцев); число лучей центрального зонтика; число листочков обертки; число листочков оберточки; число цветоножек; форма лепестков; окраска лепестков; число секреторных канальцев в лепестках; форма плодов; степень разделения карпофора; размеры мерикарпиев (длина, ширина); форма подстолбия; наличие или отсутствие зубцов чашечки при плодах; длина стилодиев; форма стилодиев; форма ребер мерикарпия; очертания мерикарпия на поперечном срезе; ширина комиссуры; структура мезокарпа; число ложбиночных и комиссуральных секреторных канальцев; наличие или отсутствие реберных секреторных канальцев в плодах; форма клеток эндокарпа; форма эндосперма с комиссуральной стороны; число семядолей.

Морфолого-анатомические исследования выполнялись с помощью микроскопов Olympus SZ61, Olympus BX41, Биомед-2. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4. Фотографии плодов сделаны на микроскопе Olympus SZ61.

Анатомия плодов и черешков изучалась на поперечных срезах, сделанных вручную с помощью безопасной бритвы. По каждому изученному виду были взяты черешки и плоды с 1 – 5 образцов. Срезы производили в средней части мерикарпиев и средней части черешков прикорневых листьев. Для окрашивания одревесневших клеточных оболочек применялась флороглюциновая реакция или 2% водный раствор основного фуксина (Барыкина и др., 2004). Готовые срезы помещали в глицерин.

Свежий материал был зафиксирован в 70%-ном этиловом спирте, гербарный материал – размочен в смеси спирта, глицерина и воды (1 : 1 : 1) в течение 3 – 7 дней.

3.3. Методы молекулярного исследования

Молекулярный анализ проводился главным образом с использованием участка ITS ядерной рибосомной ДНК. ITS широко используются в качестве филогенетического маркера для классификации растений на разных таксономических уровнях: родовом, видовом и подвидовом (Feliner, Rossello, 2007). Для уточнения таксономического положения *Carum depressum* и его отношений с *Hellenocarum* и *Vunium* дополнительно были проанализированы последовательности ETS яд-рДНК и хлоропластного спейсера *psbA-trnH*.

3.3.1. Выделение ДНК

Препараты ДНК получали с помощью набора для экстракции растительной ДНК – NucleoSpin Plant II (Macherey-Nagel, Германия), следуя стандартному протоколу производителя.

Препараты ДНК хранили при -20°C .

Выход ДНК составил от 5 до 100 мкг на 0,1 г растительного материала.

3.3.2. Амплификация ДНК

Для амплификации внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) яд-рДНК использовали пару внешних праймеров L и 4 (White & al., 1990). При секвенировании ITS1 и ITS2 наряду с внешними праймерами (прямой L, обратный 4) использовали пару внутренних праймеров: 2 и 3 (White & al., 1990).

Для амплификации внешнего транскрибируемого спейсера (ETS) были использованы прямой Umb-ETS (Logacheva & al., 2010) и обратный 18S-ETS праймеры (Baldwin, Markos, 1998).

Спейсерный участок хлоропластной ДНК, расположенный между геном *psbA* и геном транспортной РНК гистидина (*trnH*), локализуется в большой уникальной области на границе с инвертированным повтором. Для амплификации участка *psbA-trnH* были использованы прямой *psbAF* (Sang & al., 1997) и обратный *trnH* праймеры (Tate, Simpson, 2003).

Ниже приведены последовательности использованных в работе праймеров:

L: 5'-TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG-3'

2: 5'-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3'

3: 5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3'

4: 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGT-3'

Umb-ETS: 5'-GCCGATGAGTGGTGAWTKGTA-3'

18S-ETS: 5'-GCCGATGAGTGGTGAWTKGTA-3'

psbAF: 5'-GTTATGCATGAACGTAATGCTC-3'

trnH: 5'-CGCGCATGGTGGATTACACAATCC-3'

Амплификацию двухцепочечной ДНК проводили в 10 мкл смеси для ПЦР (полимеразной цепной реакции) с использованием набора реактивов "Encyclo Plus PCR kit" (Евроген, Россия) согласно инструкции производителя. Реакцию проводили в стерильных микроцентрифужных пробирках на 0,2 мл.

Амплификацию участков ITS, ETS и *psbA-trnH* проводили в приборе «Thermocycler 3000» фирмы Biometra в следующем режиме:

начальная денатурация ДНК	94°C, 3 минуты-1 цикл;	} 30 циклов
денатурация ДНК	94°C, 15 секунд;	
отжиг праймеров	58°C, 25 секунд;	
синтез ДНК	72°C, 50 секунд;	

элонгация

72°C, 3 минуты- заключительный цикл.

3.3.3. Очистка ПЦР-продукта и секвенирование

Для очистки амплификата использовали набор DNA Cleanup Mini («Евроген», Россия), следуя протоколу производителя. Амплификат элюировали в 20 мкл стерильной дистиллированной воды. Концентрацию очищенного ПЦР-продукта оценивали визуально по яркости флуоресценции бромистого этидия после электрофореза в горизонтальном 0,7%-ном агарозном геле.

Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator v. 3.1. с последующим анализом продуктов на автоматическом секвенаторе ДНК ABI Prism 3100-Avant (Applied Biosystems) в Межинститутском Центре коллективного пользования «Геном» (Институт молекулярной биологии РАН им. В.А. Энгельгардта).

3.3.4 Выравнивание и методы филогенетического анализа

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

Для разных участков проанализированы разные наборы данных. Так, проанализировано 192 последовательностей ITS из 64 родов, из них самостоятельно получено 90 последовательностей. Также проанализировано 45 самостоятельно полученных последовательностей ETS из 19 родов и 46 последовательностей спейсера *psbA-trnH* из 19 родов, из которых 10 получены нами. Конкретные образцы, из которых проведено выделение ДНК и номера, под которыми использованные в работе нуклеотидные последовательности исследованных участков зарегистрированы в базе данных GenBank, приведены в Приложении 2. Внешней группой для исследуемых таксонов был выбран вид *Physospermum cornubiense*, исходя из результатов работ Valiejo-Roman & al. (1998) и Downie & al. (2010).

Нуклеотидные последовательности были выравнены и отредактированы вручную с помощью программы BioEdit (Hall, 1999).

Для определения степени согласованности сигналов, извлекаемых при анализе участков ядерной и хлоропластной ДНК, филогенетические деревья строили по каждому из этих участков отдельно.

Филогенетический анализ проводили с применением метода максимальной экономии (maximum parsimony, MP) и метода Байеса (Bayesian inference, BI).

При анализе молекулярных данных методом максимальной экономии был использован эвристический поиск, реализованный в пакете PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003). Для повышения вероятности нахождения максимально экономного дерева (MP) процедуру обмена ветвями осуществляли с помощью алгоритма реассоциации деревьев (tree bisection – reconnection, TBR). Все признаки рассматривались как неупорядоченные и равновесные. При выборе эволюционных моделей нуклеотидных замен, наиболее подходящих для наших массивов, применяли программу ModelTest (Posada, Crandal, 1998), используя в качестве критерия при выборе модели Akaike Information Criterion (AIC) (Posada, Buckley, 2004). Для анализа последовательностей участков ITS, ETS и *psbA-trnH* использовали модель нуклеотидных замен GTR+G. Для оценки устойчивости топологии деревьев использовали непараметрический бутстреп-анализ (Felsenstein, 1985). MP мажоритарные консенсусные деревья получали обработкой 1000 повторностей бутстрепа.

Анализ молекулярных данных методом Байеса (BI) был проведен с помощью программы MrBayes 3.2.6 (Ronquist & al., 2012). Для набора последовательностей ITS при запуске цепей Маркова было задано 20000000 генераций, число одновременно генерируемых цепей – 8. Консенсусное дерево было выведено на основании 19950 деревьев. Для набора последовательностей ETS было задано 25000000 генераций, число одновременно генерируемых цепей – 8. Консенсусное дерево было выведено на основании 24700 деревьев. Для набора последовательностей *psbA-trnH* было задано 40000000 генераций, число одновременно генерируемых цепей – 8. Консенсусное дерево было выведено на основании 39700 деревьев.

Графический вывод деревьев осуществляли программой TreeView (Page, 1996).

3.4 Создание карт ареалов видов

Для составления карт ареалов были использованы собственные сборы, материалы, перечисленных в разделе «Материалы» гербариев, а также данные из литературных источников (Шишкин, 1950; Тамамшан, 1967; Tutin, 1968; Hedge, Lamond, 1972; Pignatelli, 1982; Hartvig, 1986; Ferrarini, 1987; Gómez, 2003; Pu Fading, Watson, 2005; Ibn Tattou, 2007; Пименов, Остроумова, 2012). Карты ареалов составлены точечным способом. Для видов *C. carvi* и *C. verticillatum* также были использованы данные из Global Biodiversity Information Facility (2016).

Глава 4. Результаты

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

1. Жизненные формы

В соответствии с классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962), все виды *Carum* следует разделить на 5 групп. Большинство видов рода *Carum* принадлежат к двум группам.

1) *C. carvi*, *C. meifolium*, *C. grossheimii*, *C. porphyrocoleon*, *C. depressum*, *C. proliferum*, *C. iminouakense* и *C. flexuosum* относятся к классу монокарпических трав с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, к подклассу многолетних или двулетних монокарпиков.

2) *C. buriaticum*, *C. caucasicum*, *C. heldreichii*, *C. appuanum*, *C. meoides*, *C. komarovii*, *C. rupicola*, *C. graecum*, *C. atlanticum*, *C. lacuum* и *C. jahandiezii* относятся к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, к подклассу стержнекорневых травянистых поликарпиков, к группе многоглавых стержнекорневых многолетников.

3) единственный вид *C. asinorum* принадлежит к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа и к подклассу кистекорневых и короткокорневищных травянистых поликарпиков.

4) *C. verticillatum* относится к группе кистекорнеклубневых многолетних поликарпиков с клубнями, образующимися на придаточных корнях.

5) *C. piovanii* можно отнести к клубнеобразующим травянистым многолетникам.

2. Подземные органы

По строению подземных органов виды рода *Carum* могут быть разделены на несколько групп:

- 1) Монокарпические виды со стержневым корнем и втянутым в почву приростом прошлогоднего побега или одноглавым каудексом. К этой группе можно отнести двулетние или малолетние виды, *C. carvi*, *C. meifolium*, *C. grossheimii*, *C. porphyrocoleon* и *C. proliferum* и многолетний *C. flexuosum*. Причем последний имеет одноглавый каудекс, покрытый остатками влагалищ и черешков отмерших листьев, у остальных видов из этой группы такового не наблюдается.
- 2) Монокарпические или поликарпические виды с клубневидно утолщенными подземными органами (в образовании клубня в основном участвует гипокотиль). Сюда относится *Carum depressum* и *C. piovanii*.

- 3) Поликарпические виды с разветвленным каудексом, переходящим в стержневой корень. У большинства видов (*C. buriaticum*, *C. caucasicum*, *C. heldreichii*, *C. komarovii*, *C. rupicola*, *C. graecum*, *C. atlanticum*, *C. lacium* и *C. jahandiezii*), которые могут быть отнесены к этой группе, каудекс малоразветвленный, компактный, тогда как у *C. arriuanum* и *C. meoides* каудекс разветвленный рыхлый.
- 4) Поликарпические корневищные виды. Сюда можно отнести *C. asinorum*. К сожалению, по имеющемуся гербарным сборам (всего два листа в мировых гербариях (RAB и MPU)) сложно охарактеризовать корневище *C. asinorum*.
- 5) Виды с мочковатой корневой системой и утолщенными придаточными корнями. Лишь один вид, а именно *C. verticillatum*, относится к этой группе.

3. Стебель

По характеру развития надземных побегов исследованные виды *Carum* можно отнести к полурозеточным растениям, которые во время виргинильного периода развития образуют лишь розеточные побеги, а в генеративный период развивают ортотропные олиственные побеги, заканчивающиеся верхушечным зонтиком.

У типового вида *C. carvi* и большинства видов стебли относительно высокие (от 10 см до 90 см высотой у разных видов). У видов *C. atlanticum*, *C. jahandiezii* и *C. lacium* на пастбищах стебли могут быть 3 – 5 см высотой, видимо, под влиянием выпаса скота высота этих растений уменьшается.

У *C. iminouakense* и *C. proliferum* центральный зонтик на очень коротком стебле (менее 10 см высоты), кажется практически сидячим.

Для типового вида *C. carvi* и для видов *C. arriuanum*, *C. asinorum*, *C. buriaticum*, *C. diversifolium*, *C. graecum*, *C. komarovii*, *C. meifolium*, *C. pivonii*, *C. polyphyllum*, *C. porphyrocoleon* и *C. verticillatum* характерны прямостоячие стебли. Восходящие или прямостоячие стебли у *C. atlanticum*, *C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. heldreichii*, *C. jahandiezii*, *C. lacium* и *C. meoides*. У *C. depressum* только восходящие стебли. Восходящие или полегающие стебли у *C. flexuosum* и *C. rupicola*.

У большинства изученных видов стебли ветвятся почти от основания или от середины.

У большинства видов стебель округлый, мелкобороздчатый или почти гладкий, голый.

У типового вида *C. carvi* и большинства видов стебель в сечении выполненный или с небольшой полостью, а у *C. verticillatum* и *C. komarovii* – полый.

4. Листья

4.1. Морфология листьев.

Почти у всех изученных видов рода *Carum*, за исключением *C. verticillatum*, розеточные листья голые на черешках с ланцетным, продолговатым, удлинненно-треугольным или продолговато-треугольным полустеблеобъемлющим влагалищем. У *C. verticillatum* прикорневые листья практически сидячие, пластинка листа переходит в удлинненно-треугольное влагалище.

Листовая пластинка у типового вида *C. carvi* и у большинства изученных видов в очертании может быть ланцетной, яйцевидной, продолговато-яйцевидной, эллиптической, продолговато-эллиптической или продолговатой. У *C. depressum* листовые пластинки в очертании треугольные. У *C. verticillatum* они линейные.

Листовая пластинка у типового вида *C. carvi* и у большинства изученных видов дважды-трижды-перисторассеченная. *C. caucasicum*, *C. heldreichii* и *C. komarovii* дважды-перисторассеченная, а у *C. grossheimii* однажды- или дважды-перисторассеченная. Сегменты первого порядка у изученных видов *Carum* могут быть сидячие или на черешочках. Для *C. carvi*, *C. appuanum*, *C. atlanticum*, *C. buriaticum*, *C. caucasicum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. heldreichii*, *C. meoides*, *C. polyphyllum*, *C. rupicola* и *C. verticillatum* характерны сидячие сегменты первого порядка, а для *C. asinurum*, *C. depressum*, *C. diversifolium*, *C. grossheimii*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. komarovii*, *C. lacuum*, *C. meifolium*, *C. pivonii*, *C. porphyrocoleon* и *C. proliferum* – сегменты на черешочках. Сегменты первого порядка у типового вида *C. carvi* и большинства исследованных видов перисторассеченные. У *C. verticillatum* они пальчато-рассеченные. У *C. grossheimii* сегменты цельные. В очертании сегменты первого порядка у большинства изученных видов *Carum* могут быть яйцевидными, обратнойцевидными, эллиптическими или почти округлыми. У *C. grossheimii* сегменты первого порядка обратноклиновидные или обратнойцевидные. У *C. verticillatum* они полукруглые. У *C. carvi* и большинства изученных видов конечные сегменты могут быть цельные линейные, линейно-ланцетные или ланцетные или надрезанные почти до середины обратнойцевидные. У *C. verticillatum* конечные сегменты цельные узколинейные или почти нитевидные или надрезанные до середины обратнойцевидные. У *C. komarovii* конечные сегменты надрезанные почти до середины обратнойцевидные, эллиптические или почти округлые.

Стеблевые листья у большинства видов похожи на прикорневые, но с уменьшенными, менее сложно рассеченными листовыми пластинками, сидячие или на коротких черешках, с продолговатым, эллиптическим, треугольным, продолговато-

яйцевидным или продолговато-треугольным влагалищем. У *C. appuanum*, *C. asinorum*, *C. atlanticum*, *C. graecum*, *C. meoides* и *C. rupicola* самые верхние стеблевые листья часто редуцированы до одного линейного листочка.

4.2. Анатомическое строение черешков прикорневых листьев.

Анатомическое строение черешков было изучено нами у 17 видов рода *Carum*, а именно у *C. appuanum*, *C. atlanticum*, *C. buriaticum*, *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. grossheimii*, *C. heldreichii*, *C. jahandiezii*, *C. komarovii*, *C. lacuum*, *C. meifolium*, *C. meoides*, *C. porphyrocoleon*, *C. proliferum* и *C. verticillatum* (рис.1, рис. 2). Черешки листьев изученных представителей рода *Carum* имеют много сходных признаков анатомического строения. У всех видов черешки голые, желобовидные. Под эпидермисом располагаются колонки колленхимы. Между ними расположены 2–3 слоя хлоренхимы. Проводящие пучки только периферические, коллатеральные, увеличиваются в размерах от адаксиальной к абаксиальной стороне черешка. Основная паренхима с неодревесневшими клеточными оболочками. Все черешки имеют секреторные каналцы, в основном расположенные над колонками колленхимы и вокруг проводящих пучков. У некоторых видов секреторные каналцы имеются также в основной паренхиме.

При сравнении поперечных сечений черешков выявились различия по следующим признакам.

1) Форма адаксиальной стороны (широкая вогнутая, узкая вогнутая или широкая плоская). У большинства изученных видов адаксиальная сторона узкая вогнутая. У *C. carvi*, *C. appuanum* и *C. buriaticum* она широкая вогнутая (рис. 1А, 1Г, 2В), а у *C. atlanticum*, *C. graecum*, *C. jahandiezii* и *C. lacuum* – широкая почти плоская (рис. 2Б, 2Д, 2Е, 2Ж).

2) Наличие или отсутствие внутренней полости.

Полость имеется в черешках *C. atlanticum*, *C. caucasicum*, *C. graecum*, *C. grossheimii*, *C. komarovii*, *C. porphyrocoleon*, и *C. verticillatum*, отсутствует в черешках *C. buriaticum*, *C. jahandiezii* и *C. lacuum* (рис. 1Б, 1Г, 1Д, 1Е, 2Б, 2Д, 2Е, 2Ж). У остальных видов черешки могут быть как полые, так и выполненные.

3) Обкладка проводящих пучков (из клеток с неодревесневшими оболочками или из клеток с одревесневшими оболочками).

У типового вида *C. carvi* и большинства изученных видов обкладка проводящих пучков состоит из клеток с неодревесневшими оболочками. Только у *C. appuanum*, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. verticillatum* обкладка из клеток с одревесневшими

оболочками, причем у *C. arriuanum*, *C. flexuosum* и *C. meoides* клетки с одревесневшими оболочками расположены либо с внешней стороны флоэмы, либо вокруг нее, а у *C. verticillatum* вокруг всего пучка (рис. 1А, 1Е, 2А, 2В, 2Г).

4) Число периферических проводящих пучков.

Число периферических проводящих пучков у изученных видов может быть различным, от 5 до 11.

5) Одревеснение клеток колленхимы колонок (клетки колленхимы с неодревесневшими оболочками или с одревесневшими оболочками).

Клетки колленхимы колонок с одревесневшими оболочками имеют только два из исследованных видов, *C. arriuanum* и *C. graecum* (рис. 2Б, 2В).

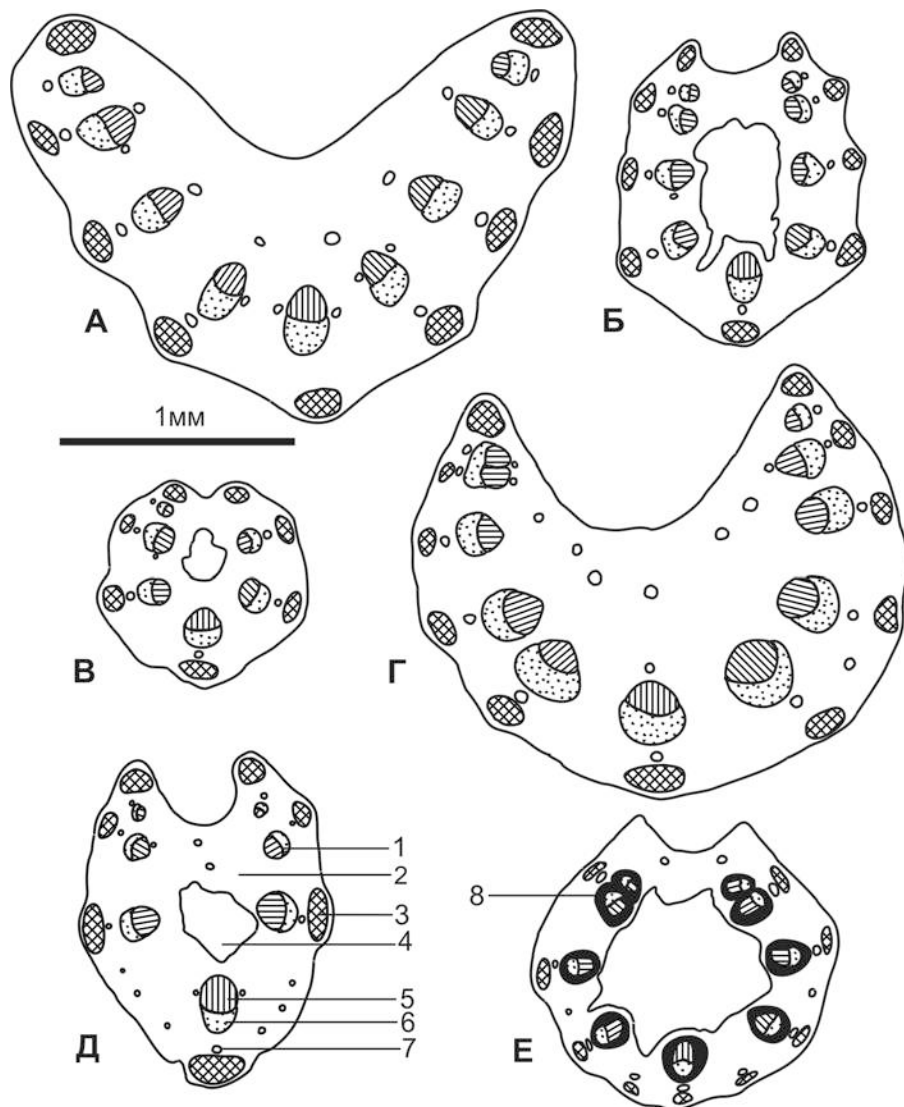


Рисунок 1. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Carum* s. l. А – *C. carvi* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ); Б – *C. caucasicum*

(Карачаево-Черкесия, Тебердинский заповедник, 21.08.2007, *Захарова, Петрова* (MW)); В – *C. meifolium* (Карачаево-Черкесия, Тебердинский заповедник, 30.07.2005, *Клюйков, Украинская* 19 (MW)); Г – *C. buriaticum* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ, 2004-033); Д – *C. komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, *Пименов и др.* 1274 (MW)); Е – *C. verticillatum* (The United Kingdom, Scotland, 30-40 km to NW from Glasgow, 05.07.2003A., *Seregin, Naikatini* №E-270 (MW)).
 1 – проводящий пучок, 2 – основная паренхима, 3 – колленхима, 4 – полость, 5 – ксилема, 6 – флоэма, 7 – секреторный каналец, 8 – клетки с одревесневшими оболочками.

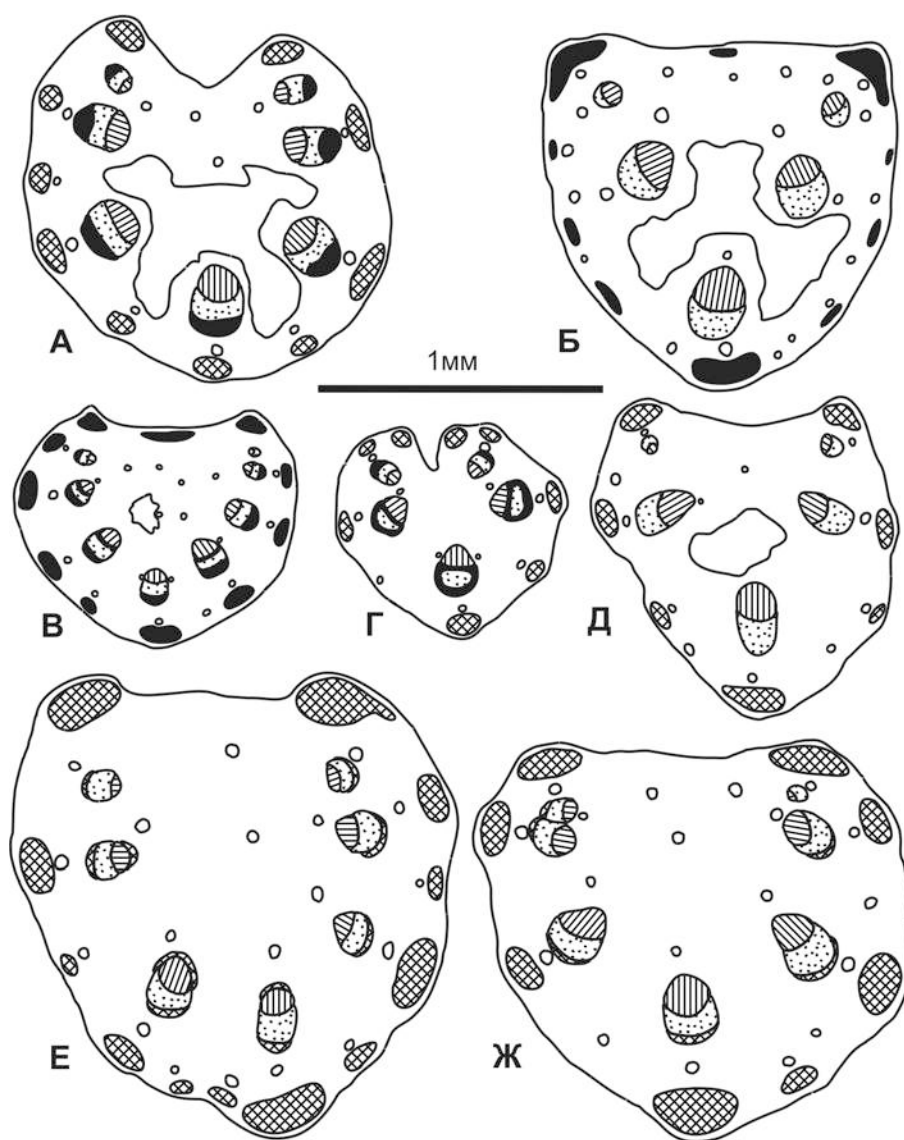


Рисунок 2. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Carum* s. l. А – *C. flexuosum* (Italy, Abruzzo, Grand Sasso, 23.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 34 (MW)); Б – *C. graecum* (Greece, Parnassos, 29.06.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 21

(MW)); В – *C. appuanum* (Italy, Apuan Alps, 18.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 16 (MW)); Г – *C. meoides* (Greece, Peloponnisos, Chelmos, 03.07.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 32 (MW)); Д – *C. atlanticum* (Morocco, High Atlas, 26.08.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 11 (MW)); Е – *C. jahandiezii* (Morocco, Middle Atlas, 05.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 59 (MW)); Ж – *C. lacuum* (Morocco, High Atlas, 02.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 38 (MW)). Обозначения те же, что на рис. 1.

5. Соцветие

Частное соцветие *Carum* – сложный зонтик.

Лучи зонтика у всех изученных видов голые, неравной длины. Число лучей зонтика у разных видов варьирует. Наибольшее число лучей центрального зонтика у североафриканских видов *C. iminouakense* (25–40) и *C. proliferum* (20–30). Выше уже упоминалось, что у этих видов центральный зонтик расположен на верхушке укороченного побега, он крупнее зонтиков на боковых ветвях (паракладиях). От 6 до 12 (14) лучей зонтика у *C. carvi*, *C. diversifolium*, *C. polyphyllum*, *C. porphyrocoleon*, *C. meifolium*, *C. grosshemii*, *C. flexuosum*, *C. komarovii*, *C. pivonii*, *C. verticillatum*, *C. asinorum* и до 16–20 у *C. buriaticum* и *C. depressum*. От 2 до 6 лучей у *C. heldreichii*, *C. meoides*, *C. rupicola*, *C. jahandiezii*, у *C. atlanticum* – 2–9. У *C. appuanum*, *C. graecum* и *C. lacuum* от 4 до 7 лучей. Длина лучей зонтика у большинства видов может быть от 0,5 до 5 см. У центрального зонтика *C. iminouakense* она составляет 9–30 см и у *C. proliferum* – 5–20 см.

Обертка отсутствует у *C. asinorum* и *C. komarovii*, у *C. carvi* и *C. porphyrocoleon* обычно отсутствует, но может быть из 1–3 листочков. От 1 до 3 листочков обертки бывает у видов *C. appuanum*, *C. caucasicum*, *C. diversifolium*, *C. graecum*, *C. jahandiezii* и *C. lacuum*, причем у последнего вида обертка может отсутствовать. Для *C. buriaticum*, *C. heldreichii*, *C. meoides* и *C. rupicola* характерно 2–4 листочка обертки. У остальных изученных видов их число варьирует и может быть от 3 до 12. Листочки обертки отсутствуют только у трех видов, *C. carvi*, *C. polyphyllum* и *C. porphyrocoleon*. У большинства видов обертка имеется (от 1–3 до 10 листочков). Число цветоножек у разных видов варьирует (от 4 до 20 (30) у разных видов).

6. Цветок

Цветки *Carum* построены по обычному для сем. Зонтичных типу.

Лепестки у разных видов сходны по форме, обычно они обратнойцевидные, или почти округлые, иногда эллиптические, часто суженные в основании. У всех изученных видов лепестки с оттянутой и загнутой внутрь верхушкой.

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

По окраске лепестки могут быть белыми или желтоватыми. Последние только у видов *C. atlanticum*, *C. flexuosum* и *C. meoides*.

У типового вида *C. carvi* и большинства изученных видов канальцы в лепестках одиночные (рис. 3А). Несколько секреторных канальцев в лепестках имеют следующие виды: *C. buriaticum* (7), *C. graecum* (3–5,7) и *C. komarovii* (4–5) (рис. 3Б, 3В).

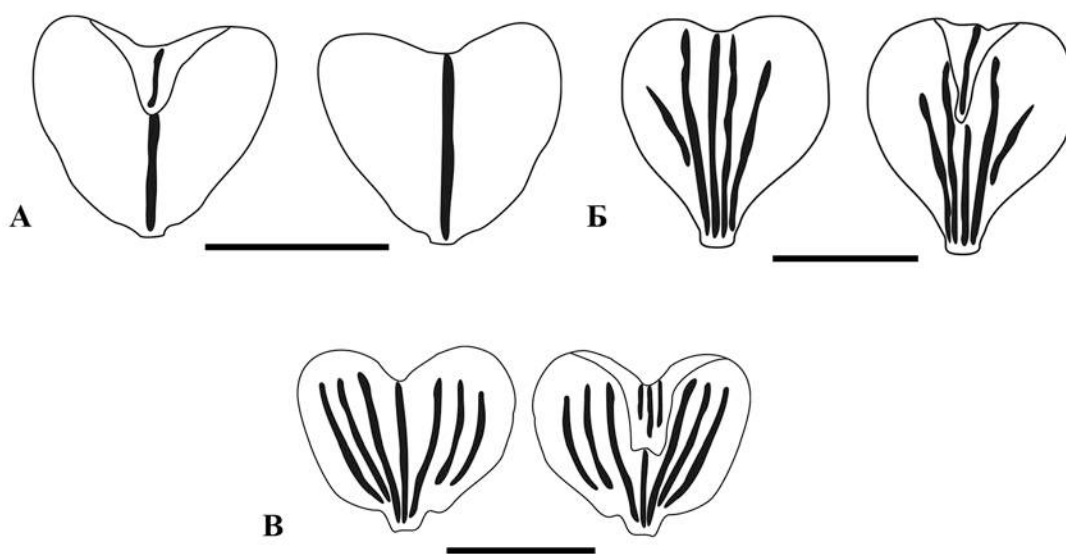


Рисунок 3. Секреторные канальцы в лепестках видов *Carum* s. l.: А – *C. carvi* (Россия, Владимирская обл., 18.06.1972, *Тихомиров и др.* 7031 (MW)); Б – *C. komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, *Пименов и др.* 1274 (MW)); В – *C. buriaticum* (Россия, Бурятия, 28.08.2003, *Пименов* (MW)).

7. Плод

До сих пор в систематике растений сем. Зонтичных одними из наиболее важных являются карпологические признаки.

7.1. Внешнее морфологическое строение плодов.

Плоды изученных нами видов *Carum* представляют собой типичные для большинства зонтичных вислоплодники из двух односеменных мерикарпиев с карпофором.

Карпофор у большинства видов, включая типовой вид *C. carvi*, разделен до основания. У *C. flexuosum*, *C. grossheimii*, *C. heldreichii*, *C. meoides* карпофор разделен до середины, а у *C. jahandiezii*, *C. lacuum* и *C. verticillatum* – только в верхней части.

По форме мерикарпии у разных видов сходны, в основном они эллиптические или яйцевидные у большинства видов, включая типовой вид *C. carvi*. У *C. flexuosum*, *C. heldreichii*, *C. komarovii*, *C. meoides* и *C. porphyrocoleon* кроме эллиптических и яйцевидных, бывают продолговато-эллиптические, продолговато-яйцевидные или продолговатые мерикарпии (рис.4, рис. 5). Размер мерикарпиев у разных видов колеблется от 2 до 7 мм длины и от 0,5 до почти 2 мм ширины.

Зубцы чашечки при плодах отсутствуют или очень короткие, практически незаметные у *C. carvi*, *C. appuanum*, *C. atlanticum*, *C. caucasicum*, *C. depressum*, *C. diversifolium*, *C. graecum*, *C. grosshemii*, *C. flexuosum*, *C. heldreichii*, *C. komarovii*, *C. meoides*, *C. rupicola* и *C. verticillatum*. У *C. buriaticum*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum*, *C. meifolium*, *C. piovanii*, *C. proliferum* и *C. porphyrocoleon* зубцы чашечки короткие треугольные.

Подстолбия у изученных видов *Carum* могут быть низкокониические, конические и узкокониические. У *C. carvi* и большинства изученных видов низкокониические подстолбия. У *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. diversifolium*, *C. meoides*, *C. graecum*, *C. buriaticum*, *C. piovanii*, *C. iminouakense*, *C. proliferum* конические. Узкокониические подстолбия характерны только для *C. appuanum*, *C. rupicola* и *C. komarovii* (рис. 4, рис. 5).

Стилодии у большинства видов загнутые на спинную сторону мерикарпиев, только у *C. meifolium* они расходящиеся или прямые.

Спинные и краевые ребра у большинства изученных видов равные. Только у *C. meifolium* и *C. piovanii* они отличаются, спинные килевидные, а краевые коротко-крыловидные. Ребра у *C. carvi* и большинства исследованных видов килевидные. Коротко-крыловидные ребра у *C. depressum*, *C. graecum* и *C. porphyrocoleon*, а у *C. appuanum*, *C. caucasicum* и *C. komarovii* форма ребер варьирует от килевидной до коротко-крыловидной (рис. 4, рис. 5). У *C. atlanticum* ребра на мерикарпиях утолщенные, вальковатые (рис. 4Л).



Рисунок 4. Внешний вид мерикарпиев со спинки видов *Carum* s. l.: А – *C. carvi* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ); Б – *C. caucasicum* (Карачаево-Черкесия, Тебердинский заповедник, 21.08.2007, Захарова, Петрова (MW)); В – *C. grossheimii* (Грузия, Сванетия, перевал Хида, 25.08.1965, Пименов 1152 (MW)); Г – *C. meifolium* (Абхазская АССР, Кодорское ущелье, 09.08. 1990, Конечная, Хаарс (LE)); Д – *C. porphyrocoleon* (Кавказ, Тифлисская губ., между г. Цхра-Цхаро и оз. Табисцхурским, 5.06.07.1916, Крылов, Штейнберг (LE)); Е – *C. arvanicum* (Italy, Aruan Alps, 18.08.2014,

Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya 16 (MW)); Ж – *C. graecum* (Greece, Kastorias, 03.09.2015, *Zakharova, Petrova* 23 (MW)); З – *C. flexuosum* (Italy, Abruzzo, Grand Sasso, 23.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 34 (MW)); И – *C. heldreichii* (In m. Parnassi, 18.08.1856, *Heldreich*, 328 (LE)); К – *C. meoides* (Greece, Siniatsikon Mt., 30.08.1980, *R. Franzén* 229 (LD)); Л – *C. atlanticum* (Morocco, High Atlas, 26.08.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 11 (MW)); М – *C. buriaticum* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ, 2004-033); Н – *C. jahandiezii* (Morocco, Middle Atlas, 05.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 59 (MW)); О – *C. lacuum* (Morocco, High Atlas, 02.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 38 (MW)). 1 – подстолбие, 2 – стилодий, 3 – ребро, 4 – ложбинка. Масштабная линейка 1 мм.

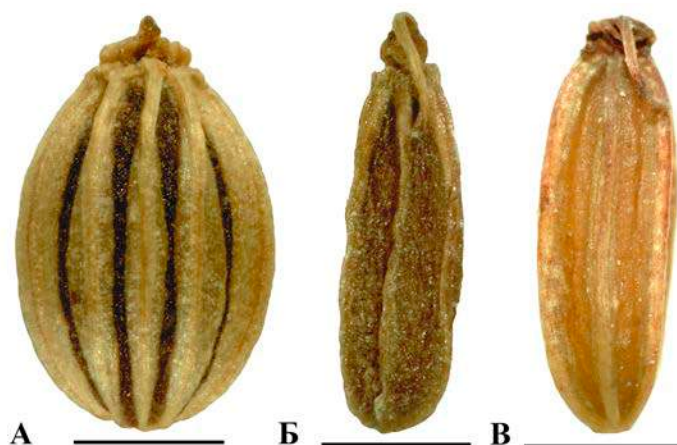


Рисунок 5. Внешний вид мерикарпиев видов *Carum* s. l.: А – *C. piovanii* (between Addis Ababa and Entotto, 27.10.1937, *Piovano* 174 (FT)); Б – *C. komarovii* (Елисаветпольская губ., г. Кяпаз, 16.07.1913, *Воронов* 13080 (LE)); В – *C. verticillatum* (Montfort L'amaury, 07.09.1879, *Delacour* (P)). Масштабная линейка 1 мм.

7.2. Анатомическое строение мерикарпиев.

Мерикарпии на поперечном срезе у изученных видов *Carum* либо слегка сжатые со спинки, либо не сжатые со спинки (рис. 6, рис. 7, рис. 8). У большинства изученных видов, включая *C. carvi*, не сжатые со спинки мерикарпии. Слегка сжатые со спинки мерикарпии у *C. piovanii*, *C. arriatum* и *C. graecum* (рис. 7Б, 8А, 8Б).

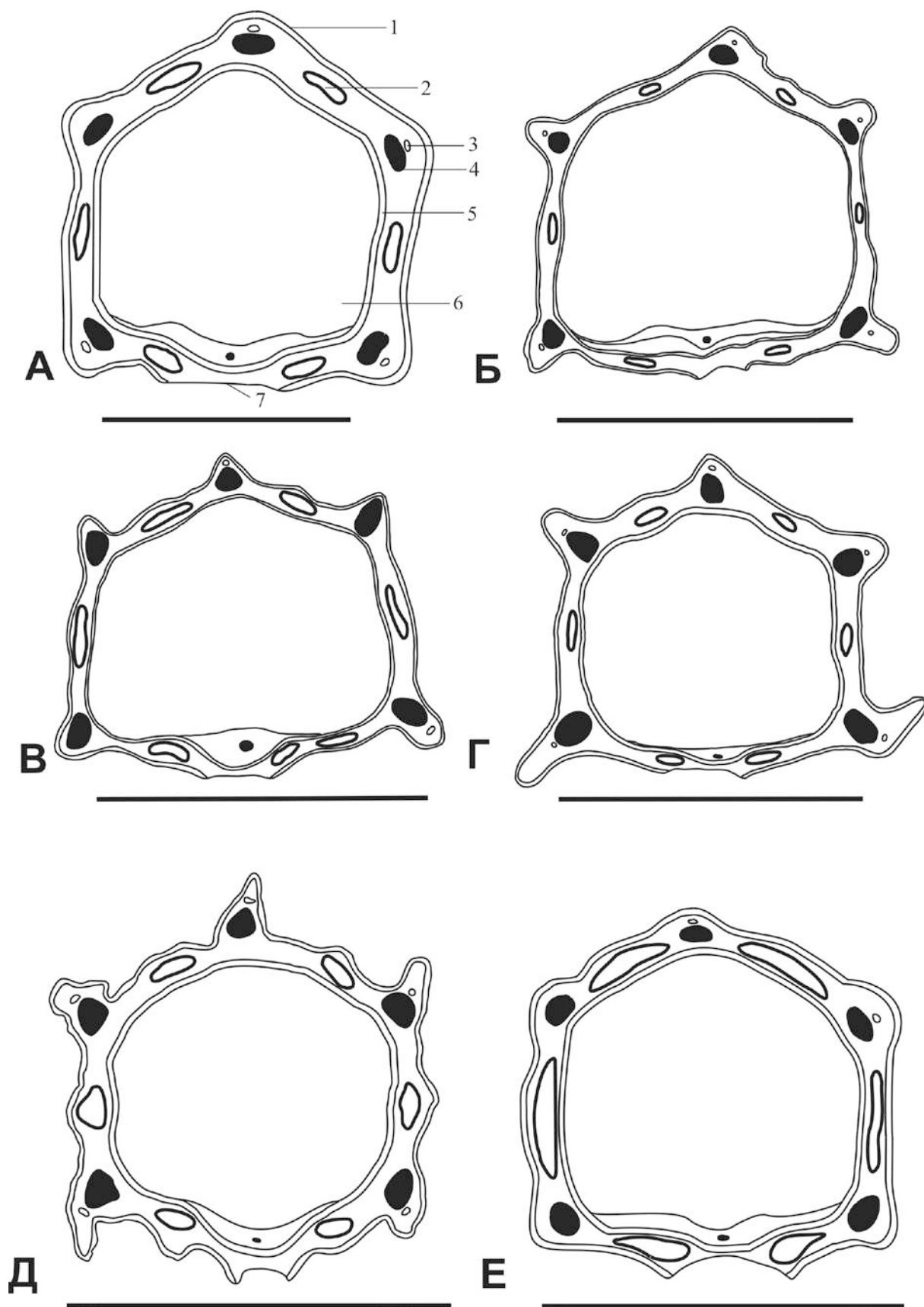
Ширина комиссуры (степень распространения клеток экзокарпа на нижнюю сторону мерикарпия) – один из значимых для систематики зонтичных карпологических признаков. У *C. carvi* и почти у всех изученных видов комиссура узкая, только у *C. buriaticum* средняя, а у *C. piovanii* широкая (рис. 6, рис. 7, рис. 8, рис. 9).

Почти у всех видов мезокарп состоит в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные (рис. 10 – 13). Резко отличается от остальных видов *C. atlanticum*, у которого мезокарп состоит в основном из паренхимных клеток со слегка одревесневшими оболочками с щелевидными порами, сосредоточенных в ребрах, в ложбинках – из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены ближе к верхней части ребер (рис. 9). У *C. piovanii* в краевых ребрах имеются клетки со слегка одревесневшими оболочками с щелевидными порами (рис. 7Б).

Число ложбиночных секреторных канальцев у разных видов различно. У *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. buriaticum*, *C. diversifolium*, *C. meifolium*, *C. grossheimii*, *C. porphyrocoleon*, *C. verticillatum*, *C. atlanticum* и *C. piovanii* они одиночные (рис.6, рис. 7Б, рис.7В, рис.7Г, рис.9). Комиссуральных секреторных канальцев у этих видов – 2. У остальных изученных видов секреторных канальцев в ложбинках может быть от 1–3 до 4–6, на комиссуре от 4–6 до 6–9, что отличает их от типового вида *C. carvi*. У некоторых видов (*C. appianum*, *C. graecum*, *C. flexuosum* и *C. meoides*) секреторные канальцы в плодах почти циклические. Реберные секреторные канальцы располагаются обычно по одному над каждым проводящим пучком в плодах почти у всех изученных видов. Нет их у *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola* (рис. 8Г, 8Д, 8Е).

Эндокарп у большинства изученных видов состоит из длинных прозенхимных или прямоугольных клеток, вытянутых в тангентальном направлении с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками (рис. 10, рис.11, 12Б), рис. 13). Только у *C. komarovii* клетки эндокарпа крупнее, чем у других видов, прямоугольные или почти квадратные (рис.7А, 12А).

Эндосперм на комиссуральной стороне у всех изученных видов почти плоский или с двумя неглубокими выемками (рис. 6 – 9).



Рисунки 6. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов *Carum* s. l. А – *C. carvi* (Россия, Владимирская обл., 09.07.2002, Серегин, Привалова 1433 (MW)); Б – *C.*

caucasicum (Кабардино-Балкария, Приэльбрусье, 21.08.1970, *Пименов, Пакалн* 428 (MW)); В – *C. grossheimii* (Грузия, Сванетия, перевал Хида, 25.8.1965, *Пименов* 1152 (MW)); Г – *C. meifolium* (Турция, Артвин, 21.08.1994, *Хохряков, Мазуренко* (MW)); Д – *C. porphyrocoleon* (Грузия, окр. Бакуриани, 15.07.1977, *Пименов и др.* 1374 (MW)); Е – *C. verticillatum* (Pampilhosa, Valdoiro, 05.07.1950, *J. Matos, A. Matos* (МНА)). 1 – экзокарп, 2 – секреторный каналец, 3 – реберный секреторный каналец, 4 – проводящий пучок, 5 – эндокарп, 6 – эндосперм, 7 – комиссура. Масштабная линейка 1 мм.

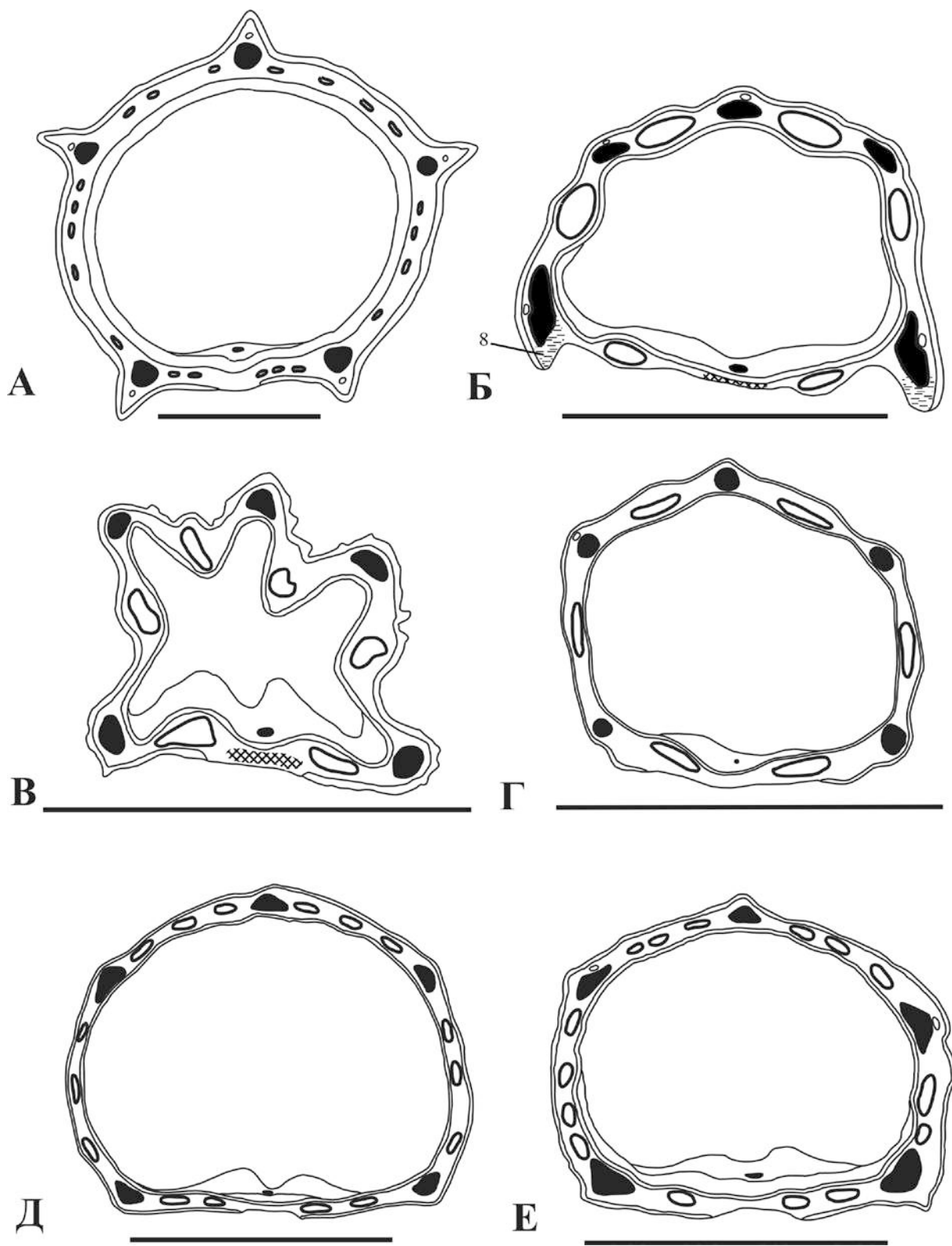


Рисунок 7. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов *Carum* s. l. А – *C. komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, Пименов и др. 1274 (MW)); Б – *C. piovanii* (Ethiopia, Addis Ababa, 28.09.1975, Gilbert & Thulin 1010 (UPS)); В – *C. diversifolium* (Nepal, 1821, Wallich 592 (K-W)); Г – *C. buriaticum* (Россия, Иркутская обл., 25.08.1905, Мальцев (MW)); Д – *C. jahandiezii* (Morocco, Middle Atlas, between Col

du Zad and Aguelmame de Sidi-Ali, 05.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 56 (MW)); E – *C. lacuum* (Morocco, High Atlas, Plateau des Lacs, 02.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 38 (MW)). Обозначения те же, что на рис. 6, 8 – клетки со слегка одревесневшими оболочками с порами. Масштабная линейка 1 мм.

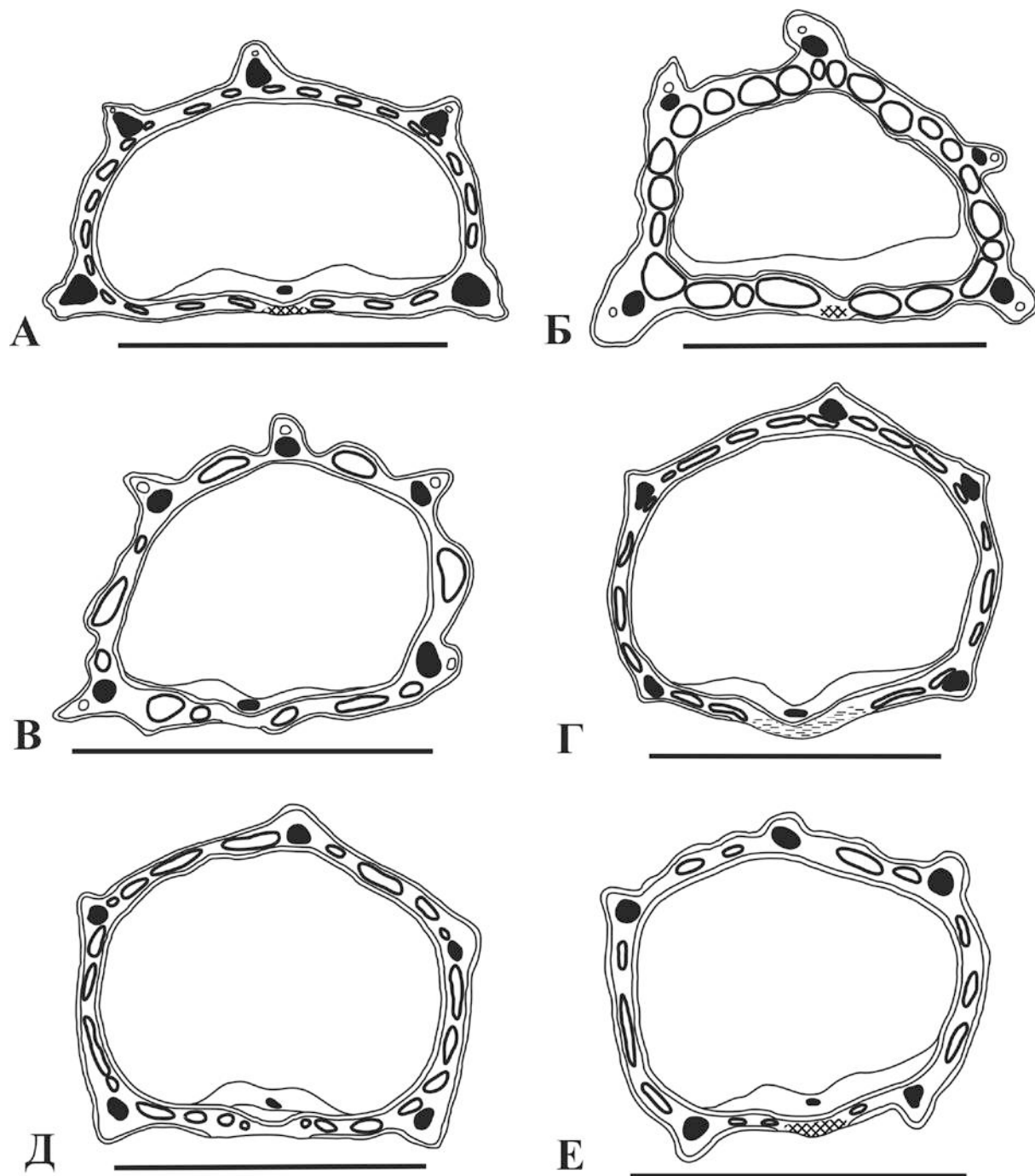


Рисунок 8. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов *Carum* s. l. A – *C. appuanum* (Italy, Apuan Alps, Pian della Fioba, 18.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 16 (MW)); Б – *C. graecum* (Greece, Peloponnisos, Chelmos, 03.07.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 29 (MW)); В – *C. heldreichii* (monti Parnassi, 06 – 07, *Orphanides*

357 (LE)); Г – *C. flexuosum* (Italy, Grand Sasso, pass Vado di Corno, 23.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 34 (MW)); Д – *C. meoides* (Greece, Peloponnisos, Chelmos, 03.07.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 32 (MW)); Е – *C. rupicola* (Turkey, Tantalı, 17.07.1984, *Gork & al.* 23604 (B)). Обозначения те же, что на рис. 6. Масштабная линейка 1 мм.

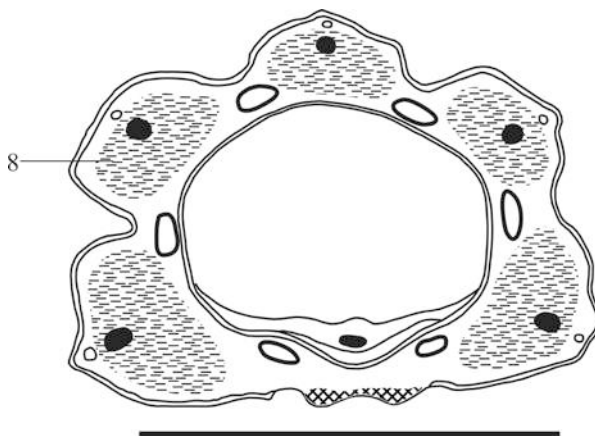


Рисунок 9. Схема поперечного среза мерикарпия *Carum atlanticum* (Morocco, High Atlas, pass Tacheddirt, 26.08.2013. *Ukrainskaya, Zakharova & Pimenov* 11 (MW)). Обозначения те же, что на рис. 6, 7. Масштабная линейка 1 мм.

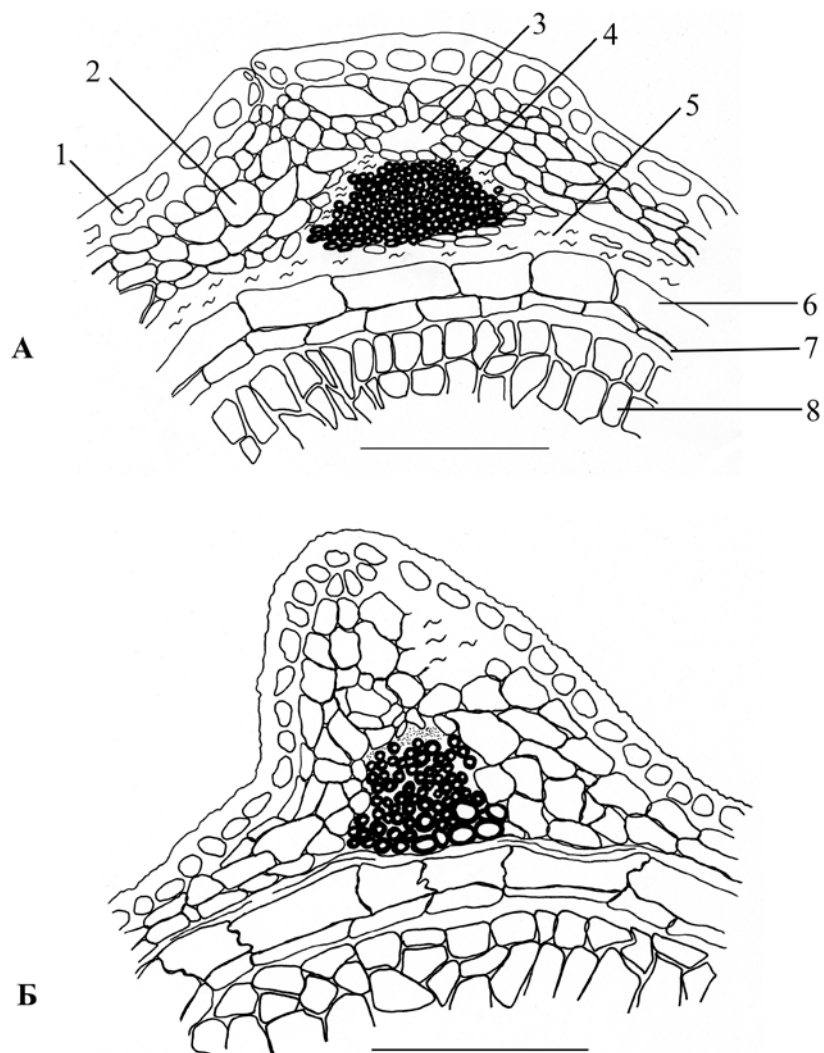


Рисунок 10. Поперечные срезы мерикарпиев в области спинного ребра видов *Carum* s. l. А – *C. carvi* (Россия, Владимирская обл., 09.07.2002, Серегин, Привалова 1433 (MW)); Б – *C. caucasicum* (Кабардино-Балкария, Приэльбрусье, 21.08.1970, Пименов, Пакалн 428 (MW)). 1 – экзокарп, 2 – мезокарп, 3 – реберный секреторный каналец, 4 – проводящий пучок, 5 – смятые клетки, 6 – эндокарп, 7 – семенная кожура, 8 – эндосперм. Масштабная линейка 0,1 мм.

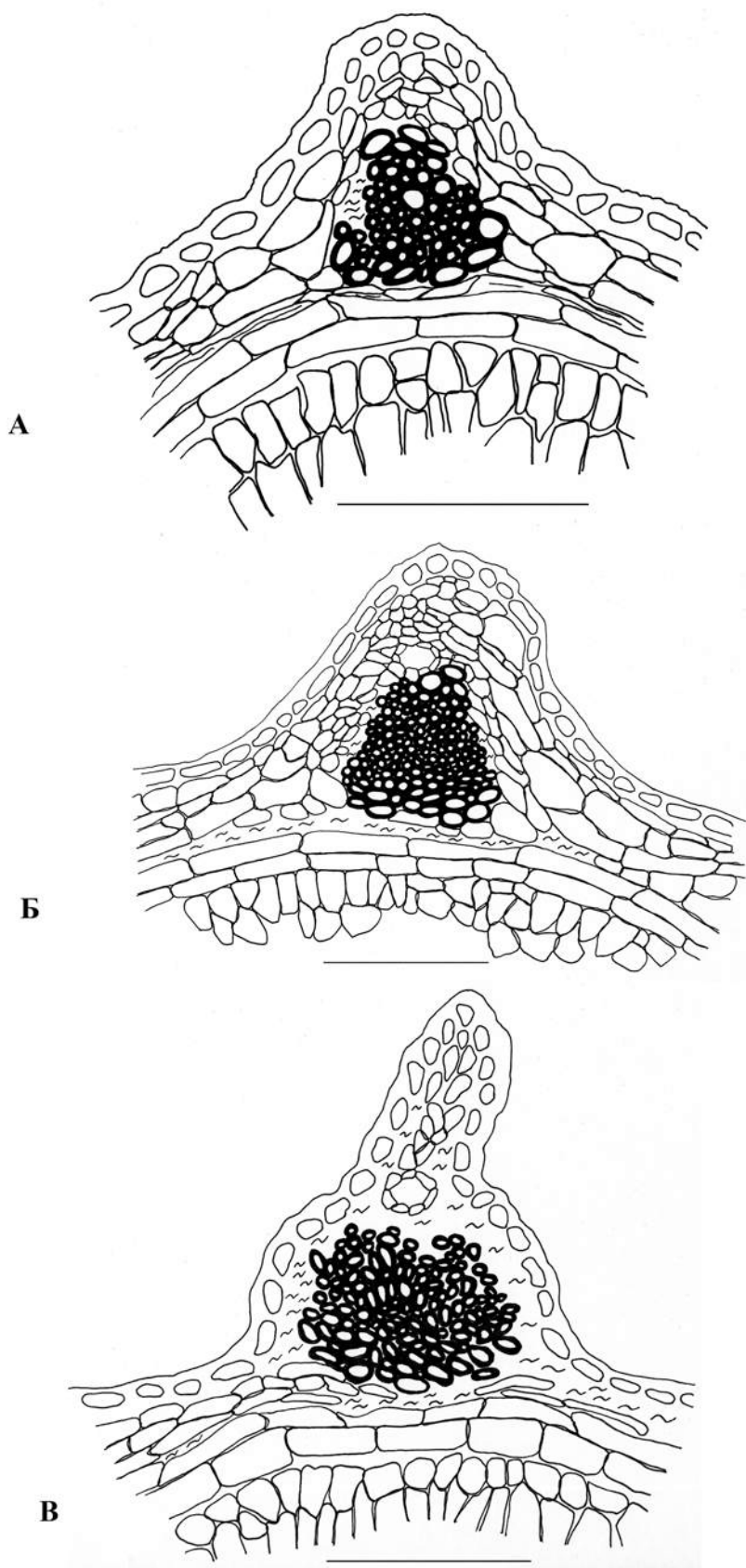


Рисунок 11. Поперечные срезы мерикарпиев в области спинного ребра видов *Carum* s. l.
 А – *C. grossheimii* (Грузия, Сванетия, перевал Хида, 25.8.1965, Пименов 1152 (MW)); Б –
C. meifolium (Турция, Артвин, 21.08.1994, Хохряков, Мазуренко (MW)); В – *C.*

porphyrocoleon (Грузия, окр. Бакуриани, 15.07.1977, Пименов и др. 1374 (MW)).

Обозначения те же, что на рис. 10. Масштабная линейка 0,1 мм.

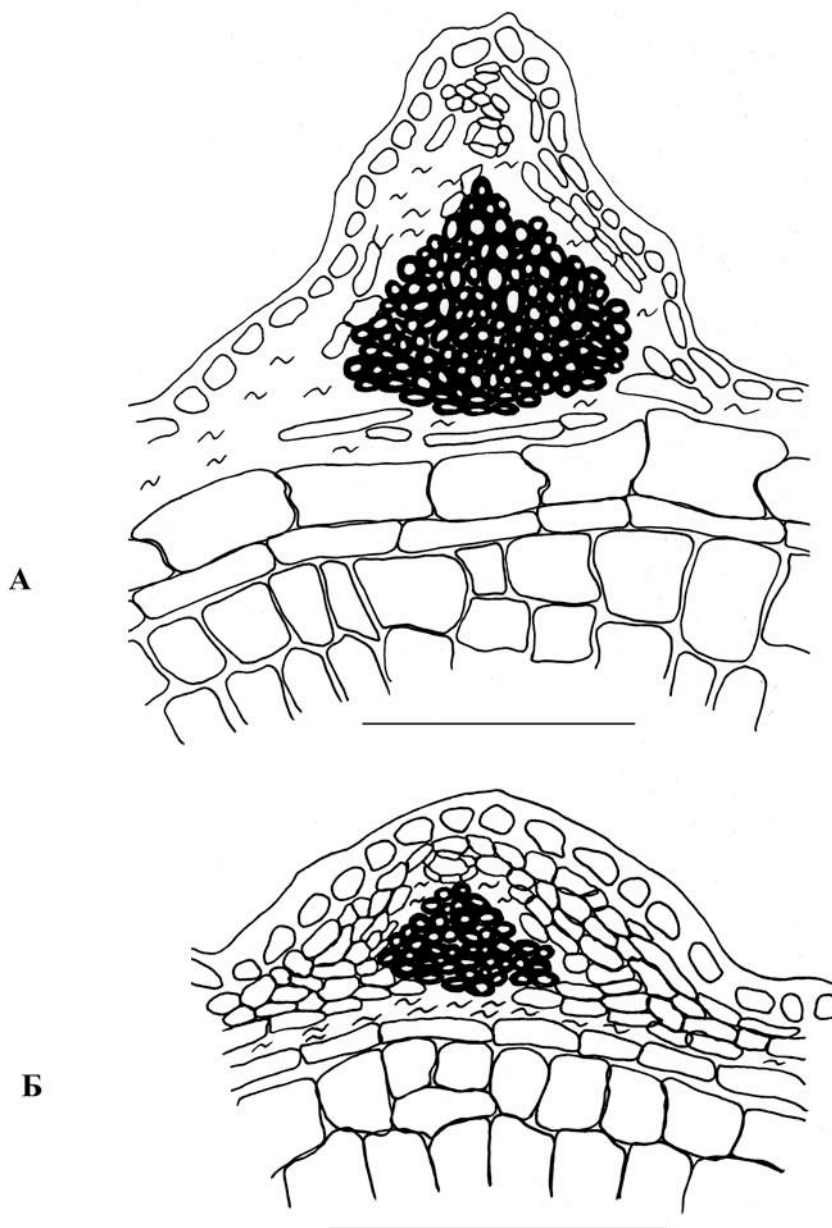


Рисунок 12. Поперечные срезы мерикарпиев в области спинного ребра видов *Carum* s. l.

А – *C. komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, Пименов и др. 1274 (MW)); Б – *C. verticillatum* (Pampilhosa, Valdoiro, 05.07.1950, J. Matos, A. Matos (MHA)).

Обозначения те же, что на рис. 10. Масштабная линейка 0,1 мм.

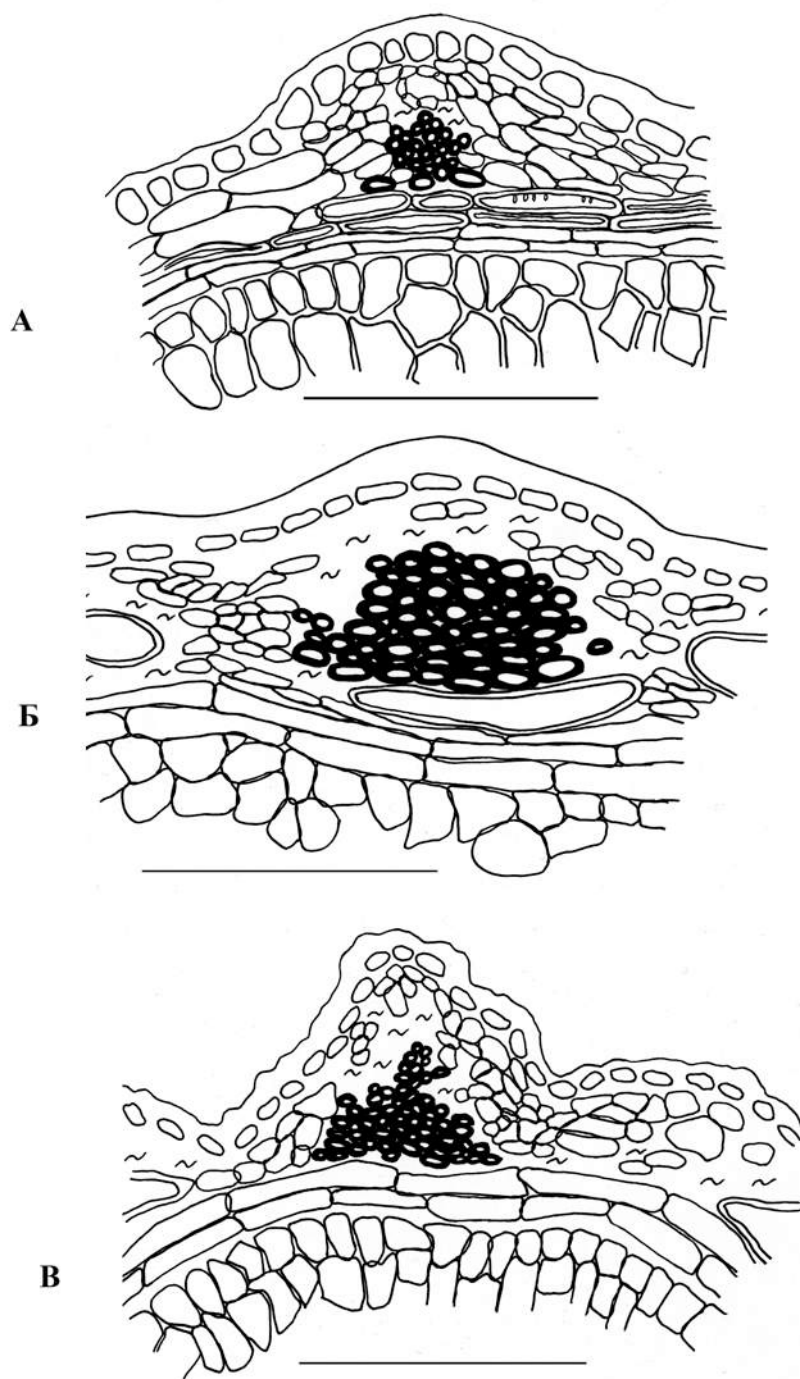


Рисунок 13. Поперечные срезы мерикарпиев в области спинного ребра видов *Carum* s. l.
 А – *C. buriaticum* (Россия, Иркутская обл., 25.08.1905, Мальцев (MW)); Б – *C. flexuosum*
 (Aprutio, 1876, Boissier (LE)); В – *C. rupicola* (Turkey, Tantalı, 17.07.1984, Gork & al.
 23604 (B)). Обозначения те же, что на рис. 10. Масштабная линейка 0,1 мм.

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

Нами были определены нуклеотидные последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерной рибосомной ДНК у 65 видов семейства Umbelliferae подсемейства Apiioideae, включая 19 видов из рода *Carum*, 6 видов из *Aegopodium*, один вид из рода *Chamaesciadium*, один вид из рода *Chamaele*, два вида *Seseli*, 4 вида из *Hellenocarum*, три вида из *Pimpinella*, один вид из *Vicatia*. Помимо этого, для уточнения таксономического положения *Carum depressum* и его отношений к *Hellenocarum* и *Bunium* был проведен дополнительный анализ с привлечением других молекулярных маркеров, а именно ETS яд-рДНК и спейсера *psbA-trnH* хлДНК. Для этого были определены последовательности внешнего транскрибируемого спейсера ETS ядерной рибосомной ДНК у 45 видов, включая 8 видов *Carum*, один вид *Aegopodium*, 14 видов *Bunium*, один вид *Crithmum* L., 2 вида *Elaeosticta* Fenzl, 3 вида *Elwendia* Boiss., один вид *Falcaria* Fabr., один вид *Fuernrohria* K. Koch, один вид *Galagania* Lipsky, один вид *Grammosciadium* DC., 4 вида *Hellenocarum*, один вид *Oedobasis* Koso-Pol., один вид *Olymposciadium* H. Wolff, один вид *Physospermum* Cusson, один вид *Rhabdosciadium* Boiss., один вид *Scaligeria* DC., один вид *Schulzia* Spreng., один вид *Tamamschjanella* Pimenov & Kljuikov и один вид *Trachyspermum* Link. Были определены также последовательности спейсера *psbA-trnH* хлоропластной ДНК у 10 видов, включая 5 видов *Carum*, один вид *Grammosciadium*, 4 вида *Hellenocarum*.

4.2.1. Характеристика участка ITS яд-рДНК

При сравнении нуклеотидных последовательностей ITS1 и ITS2 у образцов одного вида из разных точек ареала мы не обнаружили различий в пределах таких видов, как *C. carvi*, *C. porphyrocoleon*, *C. komarovii*, *C. meoides*, *C. verticillatum*, *C. piovanii*. Однако незначительные различия были выявлены у *C. appuanum*, *C. caucasicum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. grossheimii*, *C. jahandiezii*, *C. heldreichii*, *C. meifolium* и *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss.

Поэтому все последовательности, в которых были обнаружены различия при анализе разных образцов одного вида, включены в анализ.

В таблице 1 приведены некоторые характеристики ITS1 и ITS2 у изученных видов рода.

Размер ITS1 варьирует у изученных видов рода *Carum* от 209 до 217 п. н. Самые длинные последовательности участка (217 п. н.) обнаружены у *C. piovanii*. Самые короткие – у *C. verticillatum* (209 п. н.).

Размер ITS2 варьирует у изученных видов *Carum* от 215 до 224 п. н. Самые длинные последовательности (224 п. н.) обнаружены у *C. jahandiezii* и *C. lacuum*. Самые короткие – у *C. appuanum* (215 п. н.).

Для ITS1 и ITS2 изученных видов *Carum* характерно довольно высокое содержание GC-пар, которое варьирует от 50,46% до 60,70%.

Таблица 1. Характеристика нуклеотидных последовательностей видов рода *Carum* s. l.

Таксон и номер образца	ITS1 длина, п. н.	ITS2 длина, п. н.	ITS1+ITS2 доля GC, %	ETS длина, п. н.	ETS доля GC, %	<i>psbA-trnH</i> длина, п. н.	<i>psbA-trnH</i> доля GC, %
<i>Carum appuanum appuanum1</i>	214	215	57,81				
<i>Carum appuanum appuanum2</i>	214	215	57,58				
<i>Carum appuanum bulgaricum1</i>	214	-	-				
<i>Carum appuanum bulgaricum2</i>	214	216	60,23				
<i>Carum appuanum palmatum1</i>	214	216	60,70				
<i>Carum appuanum palmatum2</i>	214	216	60,70				
<i>Carum atlanticum</i>	214	217	52,20				
<i>Carum buriaticum1</i>	213	217	55,58				
<i>Carum buriaticum2</i>	213	217	57,21	398	47,99	111	36,94
<i>Carum carvi</i>	215	223	51,83	390	46,92	128	32,81
<i>Carum caucasicum1</i>	215	223	54,34	388	47,94	125	33,60
<i>Carum caucasicum2</i>	215	223	54,11				
<i>Carum caucasicum3</i>	215	223	54,34				
<i>Carum caucasicum4</i>	215	223	53,65				
<i>Carum caucasicum5</i>	215	223	53,88				
<i>Carum caucasicum6</i>	215	223	54,11				
<i>Carum caucasicum7</i>	215	223	53,88				
<i>Carum depressum</i>	214	-	-	397	49,87	167	29,34
<i>Carum flexuosum1</i>	214	219	59,35				
<i>Carum flexuosum2</i>	214	219	58,43				
<i>Carum flexuosum3</i>	214	219	59,12				
<i>Carum flexuosum4</i>	214	219	59,58				
<i>Carum flexuosum5</i>	214	219	59,58				
<i>Carum graecum graecum1</i>	214	216	60,23				
<i>Carum graecum graecum2</i>	214	216	60,70				
<i>Carum graecum serpentanicum1</i>	214	216	60,47				
<i>Carum graecum serpentanicum2</i>	214	216	60,70	398	52,26	133	27,07
<i>Carum grossheimii1</i>	215	223	52,28				
<i>Carum grossheimii2</i>	215	223	52,28				
<i>Carum grossheimii3</i>	215	223	52,05				
<i>Carum heldreichii1</i>	214	219	59,35				
<i>Carum heldreichii2</i>	214	219	59,35	397	50,63	165	32,12
<i>Carum jahandiezii1</i>	216	224	52,95				
<i>Carum jahandiezii2</i>	216	224	52,95				
<i>Carum komarovii</i>	215	219	52,53				
<i>Carum lacuum</i>	216	224	52,95				
<i>Carum meifolium1</i>	215	223	52,74				
<i>Carum meifolium2</i>	215	223	52,51				

<i>Carum meifolium</i> 3	215	223	52,28				
<i>Carum meoides</i>	214	219	58,66	397	50,38	165	31,52
<i>Carum piovanii</i>	217	221	55,02				
<i>Carum porphyrocoleon</i>	215	223	50,46				
<i>Carum rupicola</i>	213	-	-	399	49,37	164	29,27
<i>Carum verticillatum</i>	209	222	53,13				

4.2.2. Анализ последовательностей ITS яд-рДНК

Набор из 192 выравненных последовательностей ITS1 и ITS2 яд-рДНК содержит 536 позиций, из которых 100 позиций были удалены из анализа, поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания. Таким образом, в анализ включено 436 позиций, из которых 60 консервативны, 325 парсимонно-информативны и 51 парсимонно-неинформативны.

При построении дерева методом максимальной экономии длина найденных самых коротких деревьев составляет 2554 шага. Была получена 81 000 самых коротких деревьев, на их основе построено строгое консенсусное дерево. Индексы CI=0,301, RI=0,805.

Дерево, построенное с помощью метода максимальной экономии с использованием бутстреп-анализа, имеет топологию сходную с топологией строгого консенсусного дерева.

Топологии деревьев, построенных методом максимальной экономии и с помощью байесового анализа, в общих чертах не содержат противоречий (рис. 14, рис.15).

Все таксоны Umbelliferae делятся на 6 крупных клад. Виды *Carum* s. l. размещаются в 5 из этих клад (рис. 14, рис.15).

Клада А (бутстреп-поддержка = 90%), включающая типовой вид *C. carvi*, объединяет две субклады. В состав первой (поддержка 89%), помимо типового вида *C. carvi*, входят следующие виды из рода *Carum*: *C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. meifolium* и *C. porphyrocoleon*. Также эта субклада содержит виды из родов *Chamaesciadium*, *Grammosciadium*, *Fuernrohria*, *Rhabdosciadium*, *Gongylosciadium* Rech. f., *Falcaria*, *Olymposciadium* и *Hladnikia* Reichenb. При этом *C. meifolium* группируется с *C. grossheimii* в субкладе с поддержкой 100%, тогда как *C. caucasicum* с *Chamaesciadium acaule* в субкладе с поддержкой 94%. Ниже виды *Carum* из этой субклады будем называть *Carum* s. str.

Вторая субклада с поддержкой 100% включает *C. komarovii* и виды из родов *Aegopodium*, *Chamaele*, а также *Pimpinella anthriscoides* Boiss. и *P. cervariifolia* Freyn &

Sint. Внутри этой субклады *C. komarovii* оказывается ближе к *Aegopodium tribracteolatum* Schmalh., *Pimpinella anthriscoides* и *P. cervariifolia*.

Клада В (бутстреп-поддержка = 95%) включает 9 видов рода *Carum* (*C. atlanticum*, *C. buriaticum*, *C. depressum*, *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides*, *C. rupicola*, *C. appuanum* и *C. graecum*), которые в свою очередь группируются по крайней мере по четырем независимым субкладам внутри нее, исключая *C. atlanticum*. Этот вид *Carum*, а также *Crithmum maritimum* L. в составе клады В формируют самостоятельные линии эволюции и не группируются с другими таксонами.

C. buriaticum оказался в субкладе (поддержка = 91%) с видами из родов *Elaeosticta*, *Hyalolaena* Bunge, *Galagania*, *Oedibasis*, *Mogoltavia* Korovin, *Elwendia*, *Pyramidoptera* Boiss. и *Schulzia*, и занимает обособленное положение, не группируясь ни с одним из перечисленных видов.

C. heldreichii, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola* группируются вместе в одной субкладе с бутстреп-поддержкой 76%.

C. depressum в субкладе (поддержка = 60%), включающей виды *Bunium mauritanicum*, *B. bulbocastanum*, *B. ferulaceum*, *Hellenocarum multiflorum* и *H. strictum*.

Субклада, включающая *C. heldreichii* и др., и субклада, имеющая в составе *C. depressum*, являются сестринскими и вместе с еще несколькими субкладами, включающими другие виды рода *Bunium*, *Hellenocarum*, а также виды *Tamamschjanella* и *Postiella* Кљууков, объединяются в кладу с поддержкой 89%.

C. appuanum и *C. graecum* объединяются в субкладе с поддержкой 85% вместе с видами *Scaligeria*.

Клада С (бутстреп-поддержка = 79%) распадается на две субклады, одна из которых (поддержка 87%) включает *Carum piovanii*, африканских представителей семейства Зонтичных, ранее относимых к роду *Peucedanum* L. (из родов *Dasispermum* Neck., *Cynorhiza* Eckl., *Nanobubon* Magee, *Notobubon* В.-Е. van Wyk, *Lefebvrea* A. Rich., *Afroscidium* P.J.D. Winter и *Afroligusticum* C. Norman), виды *Stenosemis* E. May., *Kalakia Alava* и некоторых представителей трибы *Tordyleae* (*Heracleum sibiricum* L., *Tordylium aegyptiacum* Lam., *Pastinaca armena* Fisch. & С.А. Mey.). *C. piovanii* оказывается наиболее близким к роду *Afroligusticum*, группируясь с его видами в одной субкладе с поддержкой 86%.

Вторая субклада (поддержка 98%) включает представителей родов *Peucedanum*, *Angelica* L., *Seseli* L., *Selinum* L., *Imperatoria* L., *Trinia* Hoffm., *Afroscidium*, *Saposhnikovia* Schischk., *Johrenia* DC., *Cnidiocarpa* Pimenov, *Cnidium* Cusson и считающегося родственным роду *Carum* рода *Vicatia*.

около узлов представляют поддержку бутстрепа для клад, выявленных на консенсусном дереве после бутстреп-анализа (1000 повторностей).

Клада D (бутстреп-поддержка = 78%) включает виды родов *Pimpinella*, *Psammogeton* Edgew., виды *Arafoe aromatica* Pimenov & Lavrova и *Aphanopleura trachysperma* Boiss.

Клада E (бутстреп-поддержка = 100%) включает *C. jahandiezii* и *C. lacuum*, а также виды из родов *Ammi* L., *Petroselinum*, *Billburtia* Magee & B.-E. van Wyk, *Deverra* DC., *Foeniculum* Hill, *Ridolfia* Moris и *Anethum* L..

Клада F (бутстреп-поддержка = 88%) включает *C. verticillatum* и представителей трибы *Oenantheae* (*Sium* L., *Cicuta* L., *Berula* W.D.J. Koch, *Oenanthe* L., *Perideridia* и др.). Причем *C. verticillatum* занимает базальное положение в этой кладе, не группируясь с другими таксонами.

Топология дерева, построенного при помощи метода Байеса, в целом хорошо согласуется с топологией дерева, построенного с помощью метода максимальной экономии (рис. 14, рис. 15). Различия касаются только небольших субклад в пределах больших клад или положения отдельных видов и уровня поддержки. Клады A, C, D, E, F имеют уровень поддержки равный 1,000, а клад B – 0,999. Эти клады включают те же виды *Carum*, которые входили в них на деревьях, полученных методом максимальной экономии. В отличие от деревьев, построенных методом максимальной экономии, в кладе A виды *C. porphyrocoleon* и *Fuernrohria setifolia* K. Koch группируются вместе с видами *Grammosciadium*, а не образуют отдельные ветви. Также небольшие различия касаются клады C, в пределах которой небольшая субклада, включающая *C. piovanii* и виды *Afroligusticum*, объединяется вместе с субкладами *Dasispermum suffruticosum* - *Dasispermum humile*, *Cynorhiza typica*¹- *Cynorhiza typica*² и *Nanobubon capillaceum*, формируют небольшую кладу с поддержкой 0,963.

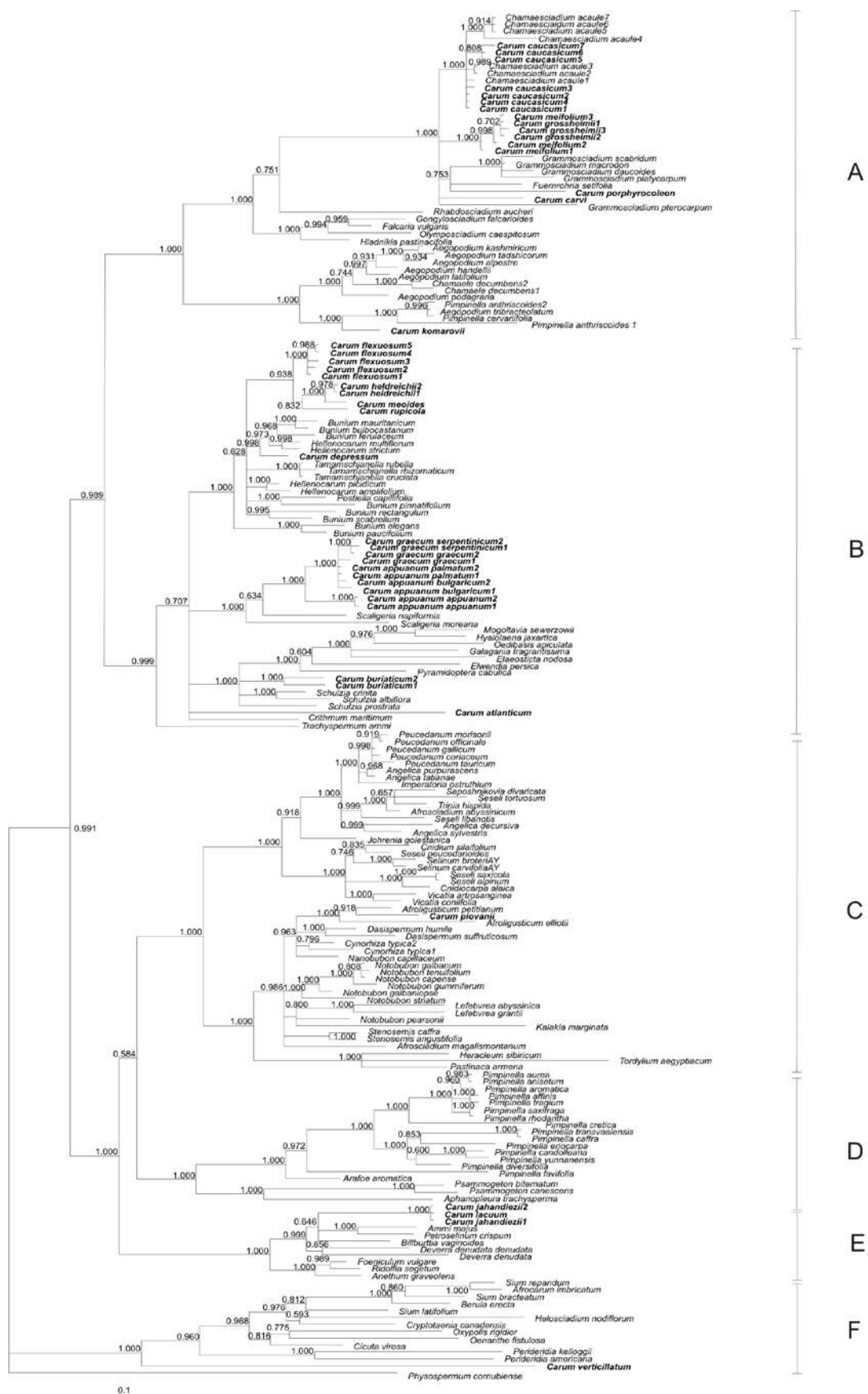


Рисунок 15. Консенсусное дерево, полученное методом Байеса по данным анализа участков ITS 1и ITS 2. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности.

4.2.3. Характеристика спейсерного участка ETS яд-рДНК

Размер ETS варьирует у изученных видов рода *Carum* от 388 до 399 п. н. Самые длинные последовательности участка (399 п. н.) обнаружены у *C. rupicola*. Самые короткие – у *C. caucasicum* (388 п. н.). Содержание GC-пар варьирует от 46,92% до 52,26%.

В таблице 1 приведены некоторые характеристики ETS у изученных видов рода.

4.2.4 Анализ последовательностей спейсера ETS яд-рДНК

Набор из 45 выравненных последовательностей ETS яд-рДНК содержит 423 позиции, из которых 23 позиций были удалены из анализа, поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания. Таким образом, в анализ включено 400 позиций, из которых 123 консервативны, 198 парсимонно-информативны и 79 парсимонно-неинформативны.

При построении дерева методом максимальной экономии длина найденных самых коротких деревьев составляет 717 шагов. Было получено два самых коротких дерева, на их основе построено строгое консенсусное дерево. Индексы CI= 0,596, RI= 0,792. Дерево, построенное с помощью метода максимальной экономии с использованием бутстреп-анализа, имеет топологию сходную с топологией строгого консенсусного дерева (рис. 16).

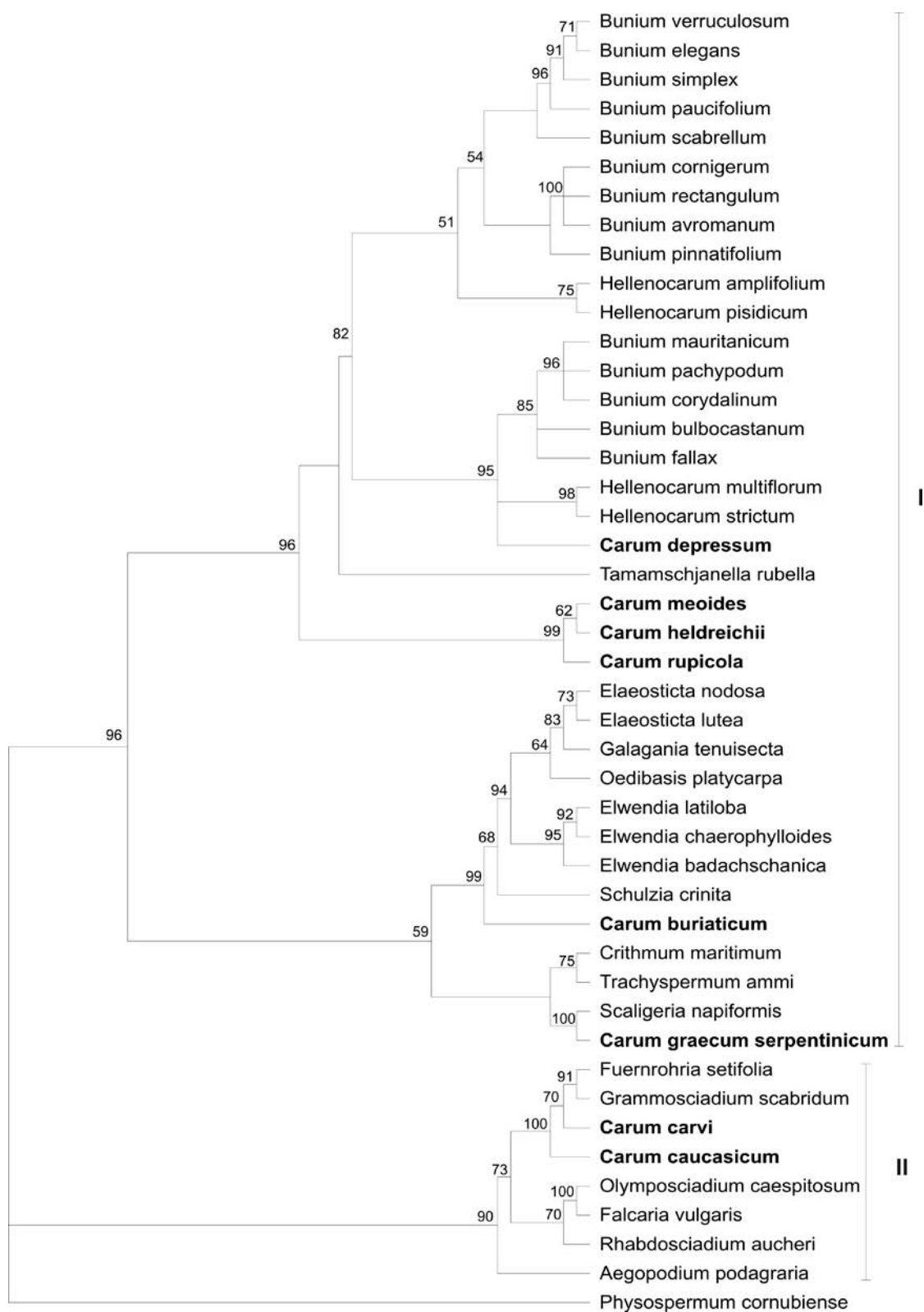


Рисунок 16. Строгое консенсусное дерево, полученное с помощью метода максимальной экономии по данным анализа участка ETS яд-рДНК. Числа около узлов представляют поддержку бутстрепа для клад, выявленных на консенсусном дереве после бутстреп-анализа (1000 повторностей).

На филогенетическом дереве, полученном методом максимальной экономии (рис.16), все таксоны делятся на 2 крупные клады.

Клада I (бутстреп-поддержка = 96%) включает следующие виды рода *Carum*: *C. buriaticum*, *C. depressum*, *C. heldreichii*, *C. meoides*, *C. rupicola* и *C. graecum*, а также виды из родов *Bunium*, *Hellenocarum*, *Tamamschjanella*, *Elaeosticta*, *Galagania*, *Oedibasis*, *Elwendia*, *Schulzia*, *Scaligeria*, *Crithmum* и *Trachyspermum*.

C. depressum находится в субкладе (поддержка = 95%), включающей виды *Bunium mauritanicum*, *B. bulbocastanum*, *B. corydalinum*, *B. fallax*, *B. pachypodium*, *Hellenocarum multiflorum* и *H. strictum*. Два других вида *Hellenocarum*, *H. amplifolium* и *H. pisidicum*, группируются вместе с другими видами *Bunium* в отдельной субкладе с поддержкой 51%, являющейся сестринской по отношению к субкладе, включающей *C. depressum*, *H. multiflorum* и *H. strictum*.

C. heldreichii, *C. meoides*, *C. rupicola* формируют хорошо поддержанную субкладу (99%). *C. buriaticum* является сестринским по отношению к видам *Elaeosticta*, *Galagania*, *Oedibasis*, *Elwendia* и *Schulzia crinita*.

C. graecum группируется вместе с *Scaligeria napiformis* (поддержка 100%).

Клада II (бутстреп-поддержка = 90%) включает виды *C. carvi*, *C. caucasicum*, а также виды из родов *Fuernrohria*, *Grammosciadium*, *Olymposciadium*, *Falcaria*, *Rhabdosciadium* и *Aegopodium*. Эта клада соответствует кладе А на деревьях, построенных в результате анализа маркеров ITS1 и ITS2, но включает меньшее число таксонов. *C. carvi* является сестринским по отношению к *Grammosciadium* и *Fuernrohria*. В свою очередь *C. caucasicum* является сестринским по отношению к группе, включающей *C. carvi* и виды из родов *Grammosciadium* и *Fuernrohria*.

Топология дерева, построенного при помощи метода Байеса, в целом хорошо согласуется с топологией дерева, построенного с помощью метода максимальной экономии (рис. 16, рис. 17). Различия касаются положения различных видов и уровня поддержки клад и субклад. Клады I имеет уровень поддержки равный 0,948, а клада II – 0,999.

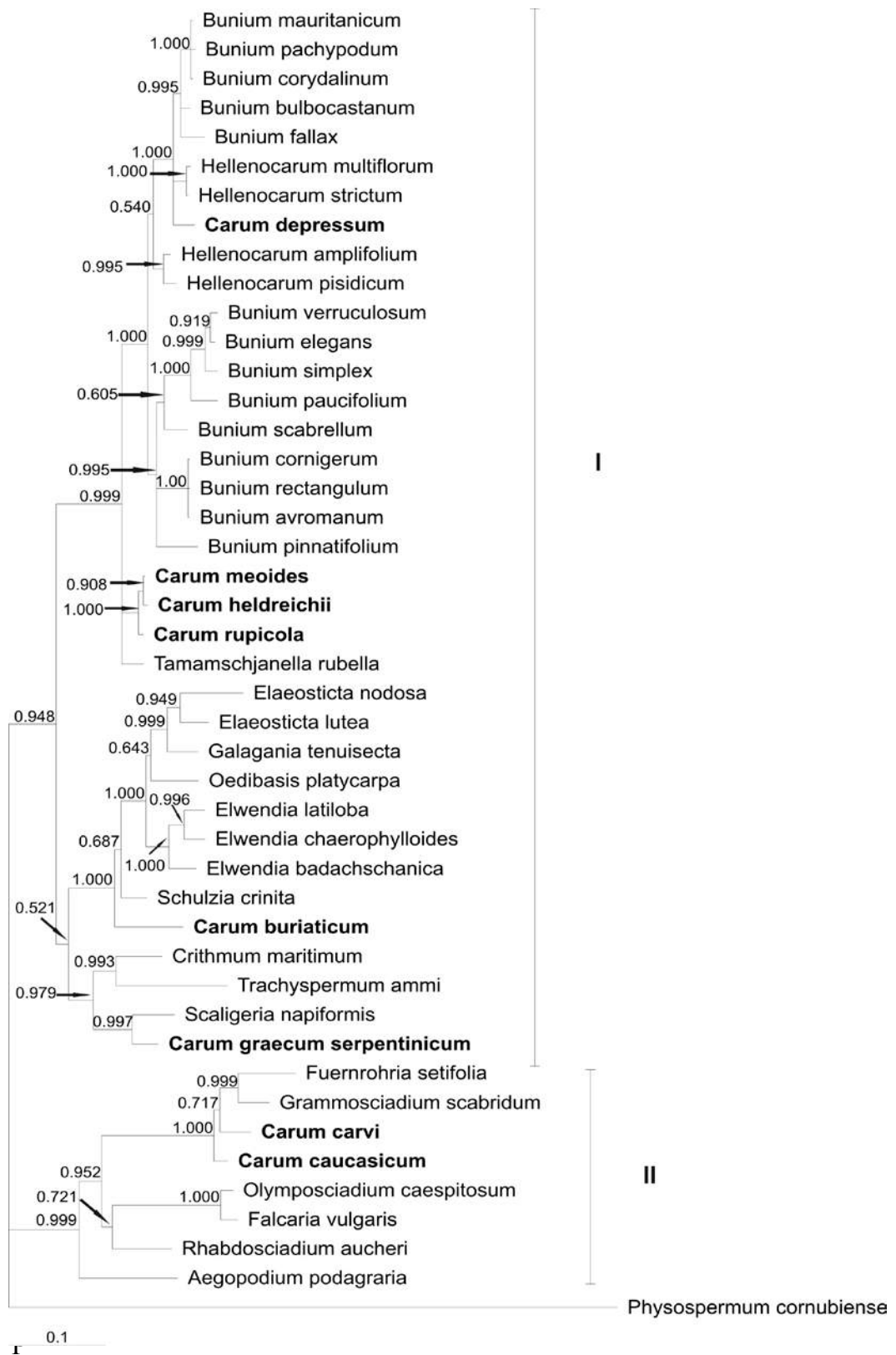


Рисунок 17. Консенсусное дерево, полученное методом Байеса по данным анализа участка ETS. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности.

4.2.5 Характеристика участка *psbA-trnH* хлДНК

Размер участка *psbA-trnH* варьирует у изученных видов рода *Carum* от 111 до 167 п. н.

При этом самая короткая последовательность обнаружена у *C. buriaticum* (111 п.н.), а самая длинная у *C. depressum* (167 п.н.). Содержание GC-пар варьирует от 27,07% до 36,94%.

В таблице 1 приведены некоторые характеристики участка *psbA-trnH* у изученных видов рода.

4.2.6 Анализ последовательностей спейсера *psbA-trnH* хлДНК

Набор из 47 выравненных последовательностей *psbA-trnH* хлДНК содержит 475 позиции, из которых 293 позиций были удалены из анализа, поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания. Таким образом, в анализ включено 182 позиции, из которых 86 консервативны, 64 парсимонно-информативны и 32 парсимонно-неинформативны.

При построении дерева методом максимальной экономии длина найденных самых коротких деревьев составляет 152 шага. Было получено 567 самых коротких деревьев, на их основе построено строгое консенсусное дерево. Индексы CI= 0,789, RI= 0,894. Дерево, построенное с помощью метода максимальной экономии с использованием бутстреп-анализа, имеет топологию сходную с топологией строгого консенсусного дерева.

У деревьев, построенных в результате анализа хлоропластного маркера (*psbA-trnH*), наблюдалась в целом менее разрешенная топология, чем у деревьев, построенных в результате анализа ядерных маркеров (ITS, ETS).

Топология дерева, построенного при помощи метода Байеса, в целом хорошо согласуется с топологией дерева, построенного с помощью метода максимальной экономии. Все виды распадаются на 2 крупные клады (рис. 18, рис. 19). Различия между деревьями, построенными разными методами, касаются небольших субклад или положения отдельных видов в пределах клады I и уровня поддержки. Поэтому ниже в тексте будут приведены бутстреп-поддержка / апостериорная вероятность.

Клада I (поддержка= /0,835) включает следующие виды рода *Carum*: *C. buriaticum*, *C. carvi*, *C. caucasicum* и *C. graecum*, а также виды из родов *Bunium*, *Tamamschjanella*, *Rhabdosciadium*, *Aegopodium*, *Elaeosticta*, *Galagania*, *Oedibasis*, *Elwendia*,

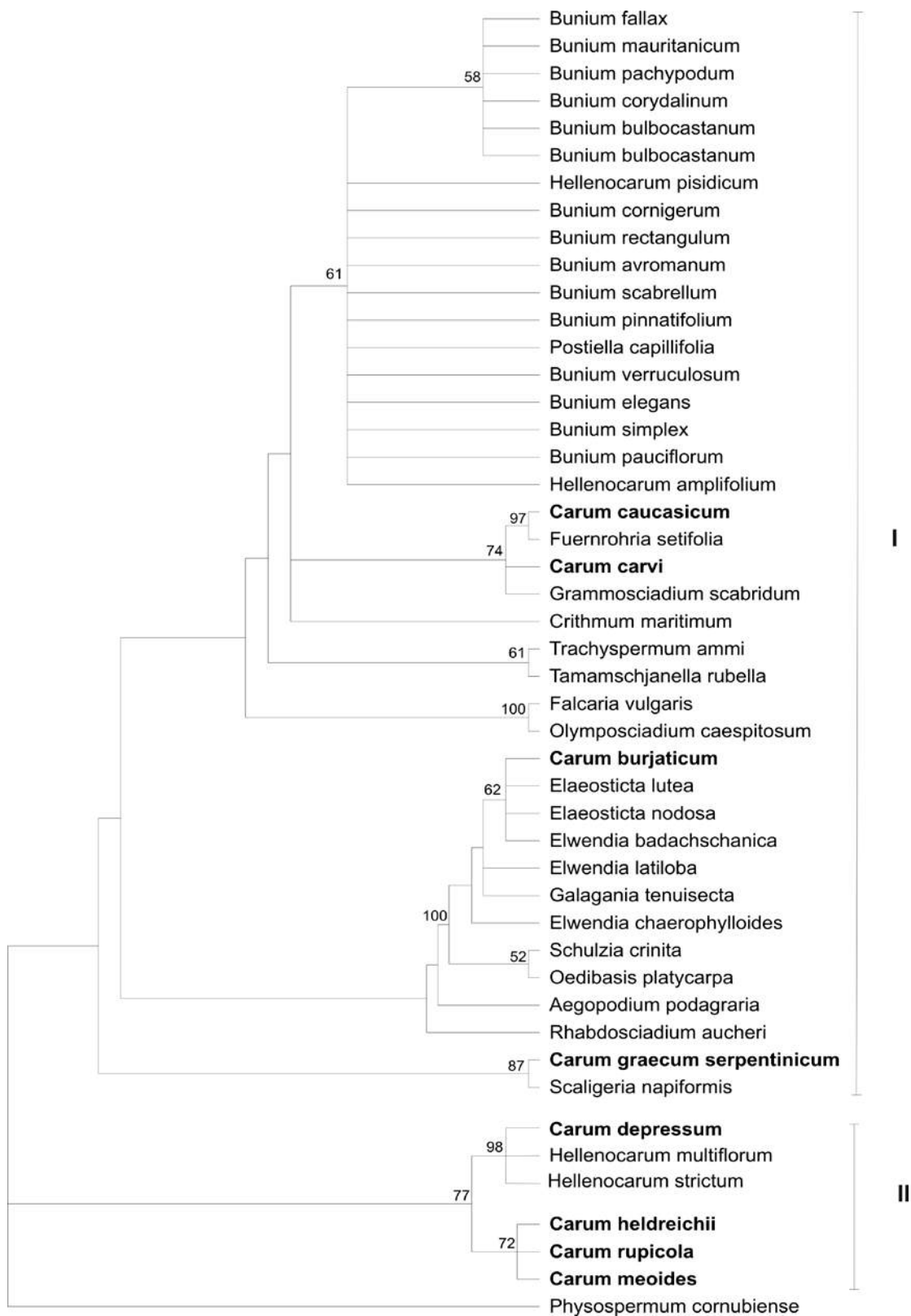


Рисунок 18. Строгое консенсусное дерево, построенное с помощью метода максимальной экономии по данным анализа последовательностей *psbA-trnH* хпДНК. Числа около узлов представляют поддержку бутстрепа для клад, выявленных на консенсусном дереве после бутстреп-анализа (1000 повторностей).



Рисунок 19. Консенсусное дерево, полученное методом Байеса по данным анализа последовательностей *psbA-trnH* хпДНК. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности.

Schulzia, *Scaligeria*, *Crithmum*, *Fuernrohria*, *Grammosciadium*, *Trachyspermum*, *Scaligeria*, *Falcaria*, *Olymposciadium*, *Postiella* и два вида *Hellenocarum*, *H. amplifolium* и *H. Pisidicum* Kit Tan.

Carum buriaticum объединяется в одну субкладу (поддержка 100%/1,000) с теми же видами, что и на деревьях, построенных в результате анализа ядерных маркеров (ITS, ETS).

C. carvi и *C. caucasicum* в одной субкладе (поддержка 74%/0,998) с *Fuernrohria setifolia* и *Grammosciadium scabridum* Boiss.

C. graecum группируется вместе с *Scaligeria napiformis* Grande (поддержка 87%/0,999).

Другие виды из клады I распадаются на несколько небольших субклад и отдельных ветвей.

Клада II (поддержка =77%/ 0,994) включает такие виды, как *C. depressum*, *C. heldreichii*, *C. meoides*, *C. rupicola*, *Hellenocarum multiflorum* и *H. strictum*. При этом *C. depressum* в одной субкладе (поддержка 98%/1,000) оказался вместе с видами *Hellenocarum*, а оставшиеся три вида *Carum* группируются вместе в другой субкладе (поддержка 72%/0,776).

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

В этой главе представлен фактический материал по распространению видов *Carum* s. l. – точечные карты ареалов, составленные на основании всех доступных нам гербарных и литературных материалов по фитогеографии, процитированных в разделе «Создание карт ареалов видов» в главе «Материалы и методы».

Ареал рода *Carum* в рассматриваемом объеме охватывает почти всю Европу, большую часть Сибири, Центральной Азии, Кавказа, Малой и Передней Азии, Дальний Восток, Северную и Восточную Африку. *Carum carvi* встречается также в Америке как заносное растение. Наибольшее число видов *Carum* сконцентрировано в странах Средиземноморья.

Исследованные виды рода *Carum* обладают довольно разнообразными ареалами.

Согласно флористическому районированию А.Л. Тахтаджяна (1978) исследованные виды распространены в пределах Голарктического царства в Циркумбореальной, Восточно-Азиатской, Средиземноморской, Ирано-Туранской и Сахаро-Аравийской флористических областях. Ареал *C. piovanii* располагается в Судано-Замбезийской области Палеотропического царства.

В пределах ареала рода *Carum* s. l. выделяется три центра таксономического разнообразия – кавказский, средиземноморский и марокканский, причем, кроме *C. carvi*, первичный и вторичный ареалы которого охватывают все эти три центра и выходят далеко за их пределы, наборы видов во всех трех центрах специфичны.

В результате анализа географических особенностей видов можно выделить следующие группы видов по типам ареалов:

1. Евроазиатская группа включает только один вид *C. carvi*, который имеет евроазиатский дизъюнктивный ареал, также встречается в Северной Америке как заносное растение. Единичные сборы, также очевидно заносного происхождения, известны из Австралии, Новой Зеландии, на Филиппинах, в Японии, Исландии, Южной Америке (Перу, Боливия) и на островах Южная Геогрия и Южные Сандвичевы Острова (по данным Global Biodiversity Information Facility (2016)) (рис. 20).

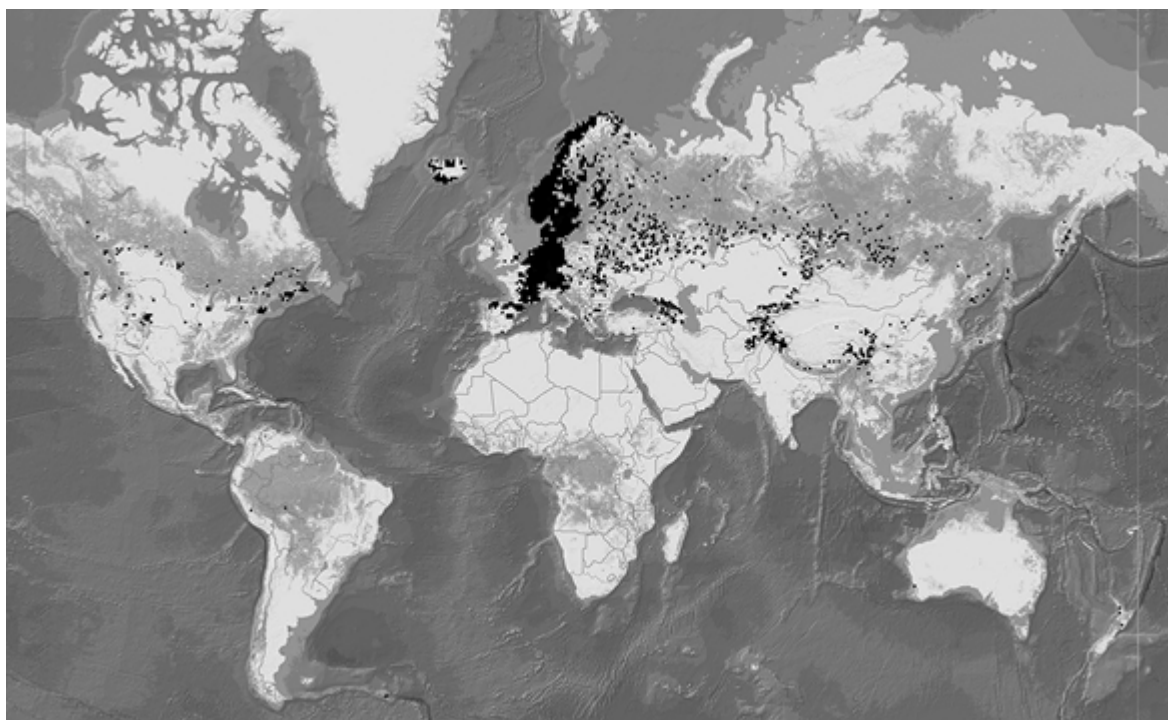


Рисунок 20. Ареал *Carum carvi* L.

2. Кавказско-переднеазиатская группа – ареалы видов приурочены к территориям Кавказа, Малой Азии или Передней Азии. Эта группа включает 7 видов: *C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. komarovii*, *C. meifolium*, *C. porphyrocoleon*, *C. polyphyllum* и *C. rupicola*.

C. caucasicum имеет кавказско-переднеазиатский ареал, встречается в России на территории Кавказа, в Азербайджане, Армении, Грузии, Турции, Иране и Ираке (рис. 21).

C. grossheimii имеет северо-западно-закавказский ареал, встречается в Абхазии, Грузии, Южной Осетии (рис.22).

C. komarovii имеет закавказский ареал, встречается в Азербайджане и Армении (рис. 22).

C. meifolium имеет кавказско-восточно-малоазиатский ареал, встречается в России на территории Кавказа, Абхазии, Южной Осетии, в Азербайджане, Армении?, Грузии и Турции (рис. 23).

C. porphyrocoleon имеет юго-западно-закавказско-восточно-малоазиатский ареал, встречается на юге Грузии и в Турции (рис. 22).

C. rupicola известен из одной точки на юго-западе Турции в районе Анталии.

C. polyphyllum из Сирии.

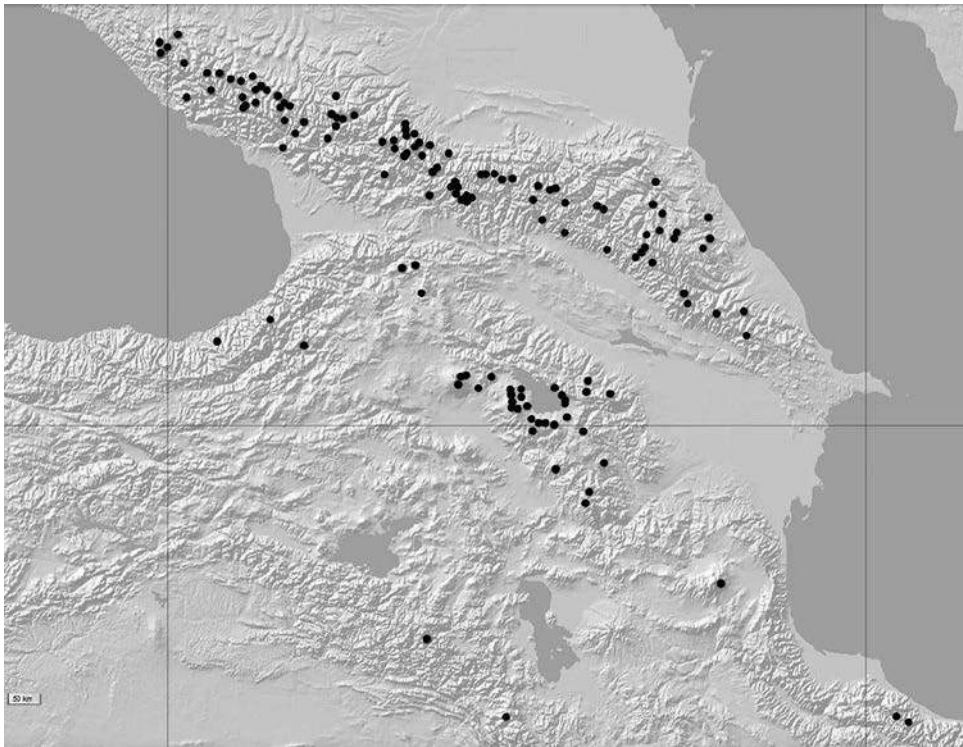


Рисунок 21. Ареал *Carum caucasicum*.

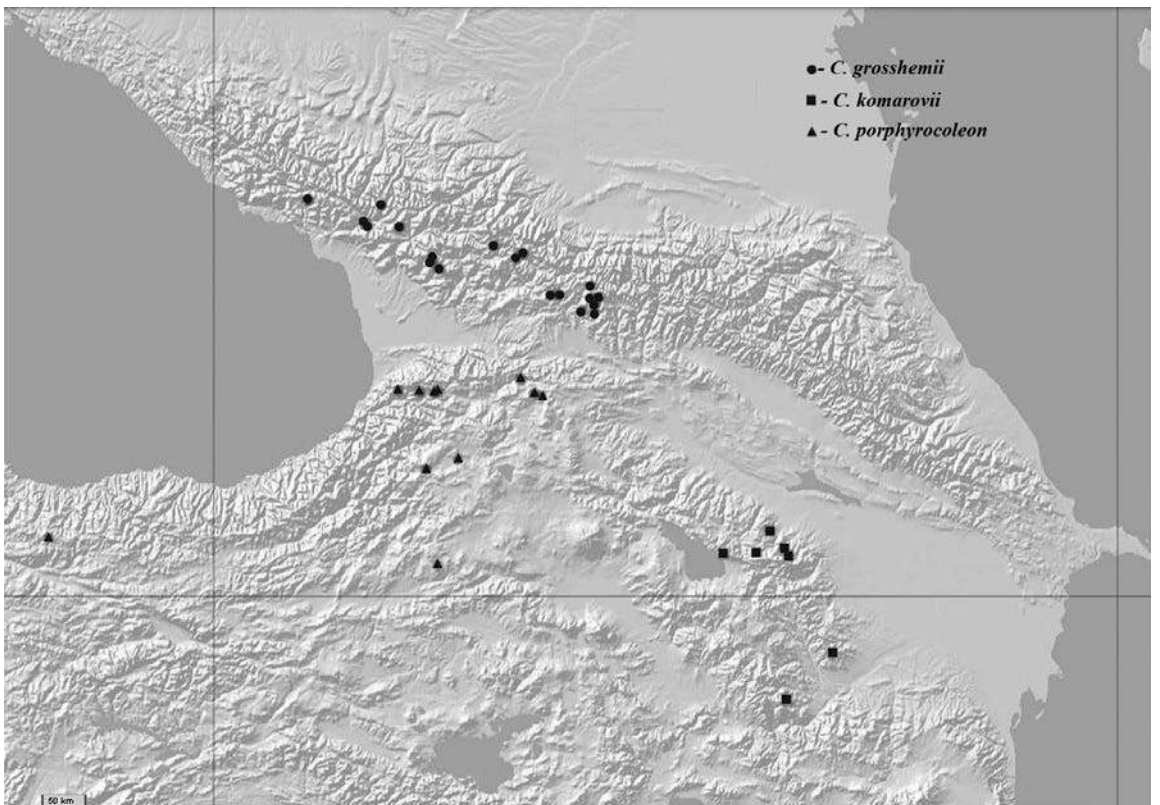


Рисунок 22. Ареал *Carum grosshemii*, *Carum komarovii* и *Carum porphyrocoleon*

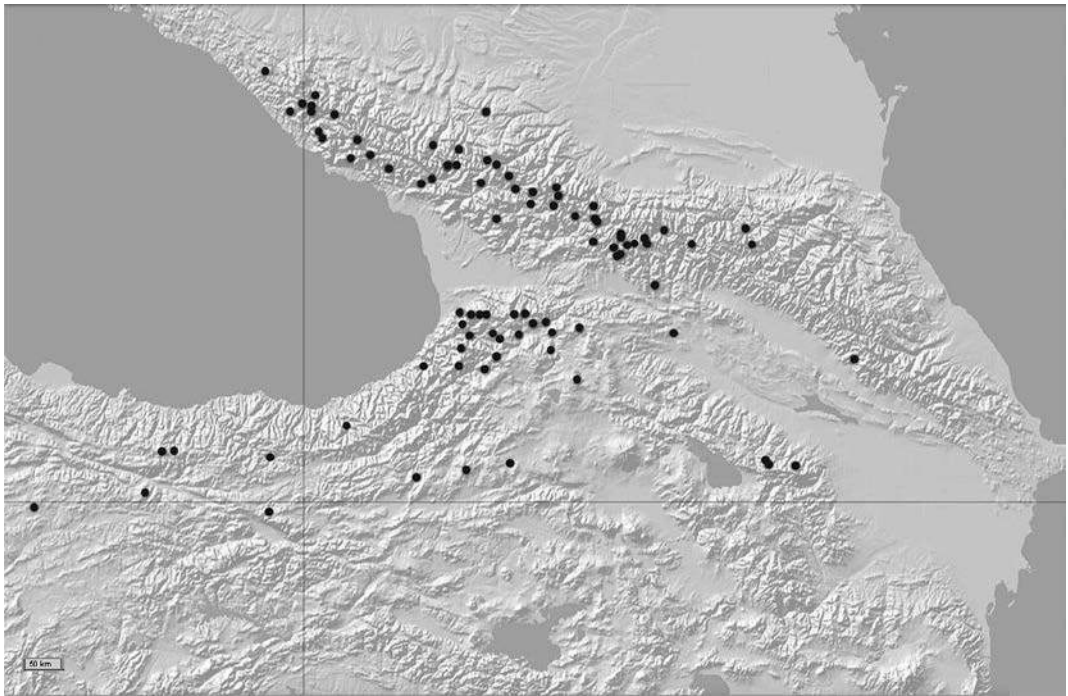


Рисунок 23. Ареал *Carum meifolium*.

3. Сибирско-центральноазиатская группа включает один вид *C. buriaticum*, который обладает южно-сибирско-центральноазиатским дизъюнктивным ареалом, встречается в России в Южной Сибири, на севере Монголии и в Китае (рис. 24).

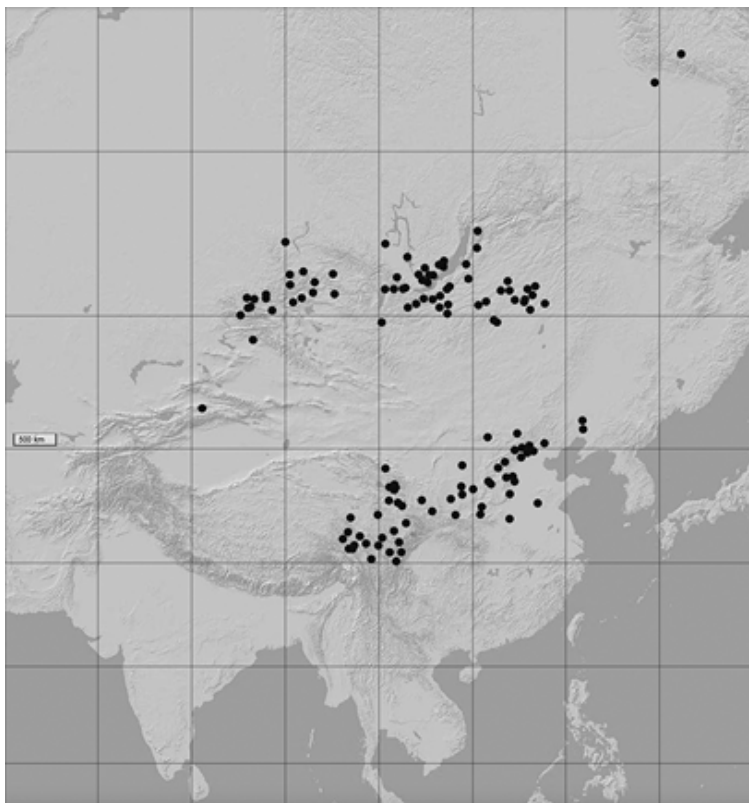


Рисунок 24. Ареал *Carum buriaticum*.

4. Южно-азиатская группа также включает один вид *C. diversifolium* из Непала.

5. Аппенино-балканская группа видов – ареалы видов приурочены к территориям Балканского и Апеннинского полуостровов, включает 5 видов: *C. appuanum*, *C. depressum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. heldreichii* и *C. meoides*

C. appuanum обладает апеннино-балканским дизъюнктивным ареалом, встречается на севере, северо-востоке Греции, в Болгарии, Сербии и на северо-западе Италии (рис. 25).

C. depressum имеет южно-балканский ареал, встречается в Греции, на Пелопоннесе (рис. 26).

C. flexuosum имеет апеннинский ареал, распространен в Италии (рис. 26).

C. graecum обладает южно-балканским ареалом, распространен в Греции (рис. 25).

C. heldreichii обладает южно-балканским ареалом, распространен в Центральной Греции (рис. 26).

C. meoides имеет балканский ареал, распространен в Греции, Албании и Сербии (рис. 26).

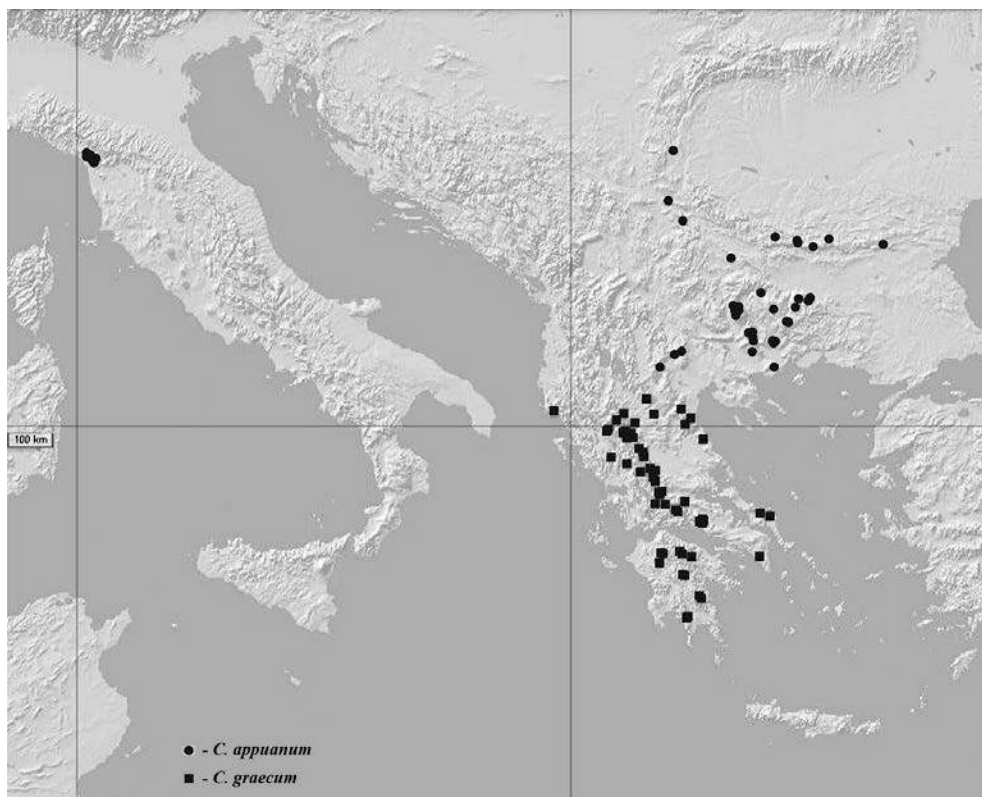


Рисунок 25. Ареалы видов *Carum appuanum* и *Carum graecum*.

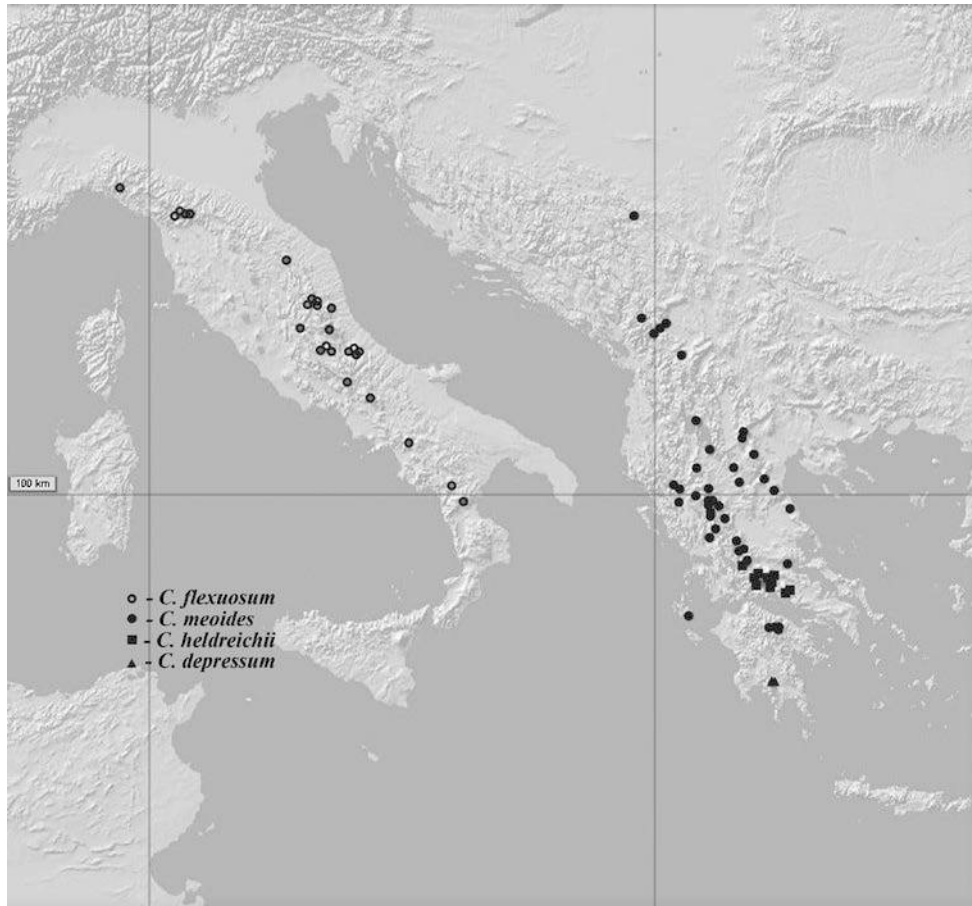


Рисунок 26. Ареалы *Carum flexuosum*, *Carum meoides*, *Carum heldreichii*, *Carum depressum*

6. Североафриканская группа включает виды, встречающиеся в Марокко: *C. asinorum*, *C. atlanticum*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum* и *C. proliferum*. Все эти виды имеют узколокальное распространение.

C. asinorum имеет западно-североафриканский ареал, известен из одной точки в Марокко, в горах Высокого Атласа на горе Aouljdid (рис. 27).

C. atlanticum имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа (рис. 27).

C. iminouakense имеет западно-североафриканский ареал, известен из одной точки в Марокко, в горах Высокого Атласа в окрестностях деревни Ими-н-Оуакка (рис. 27).

C. jahandiezii имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Среднего Атласа (рис. 27).

C. lacuum имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа (рис. 27).

C. proliferum имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа (рис. 27).

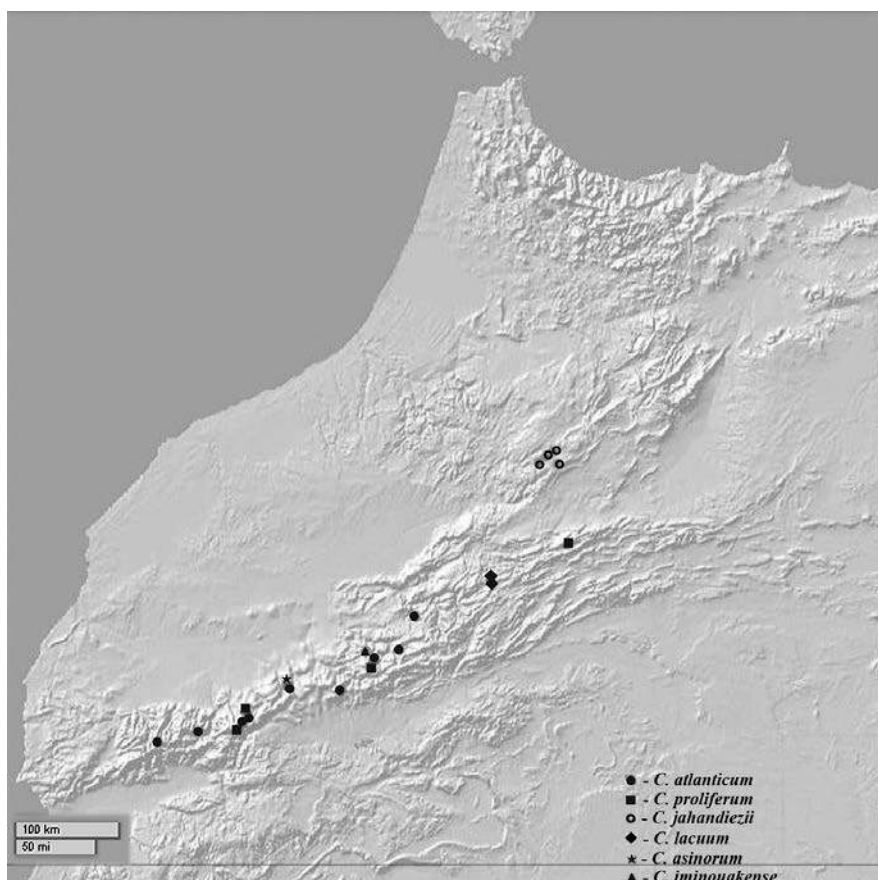


Рисунок 27. Ареалы видов *Carum atlanticum*, *Carum asinorum*, *Carum iminouakense*, *Carum jahandiezii*, *Carum lacuum* и *Carum proliferum*.

5. Западноевропейско-североафриканская группа включает один вид *C. verticillatum*, который имеет западноевропейско-североафриканский ареал, встречается в Марокко, Португалии, Испании, Франции, Бельгии, Нидерландах, на западе Великобритании, в Ирландии. Ранее встречался и в Германии, однако вымер на ее территории (Ludwig, Schnittler 1996) (рис. 28).

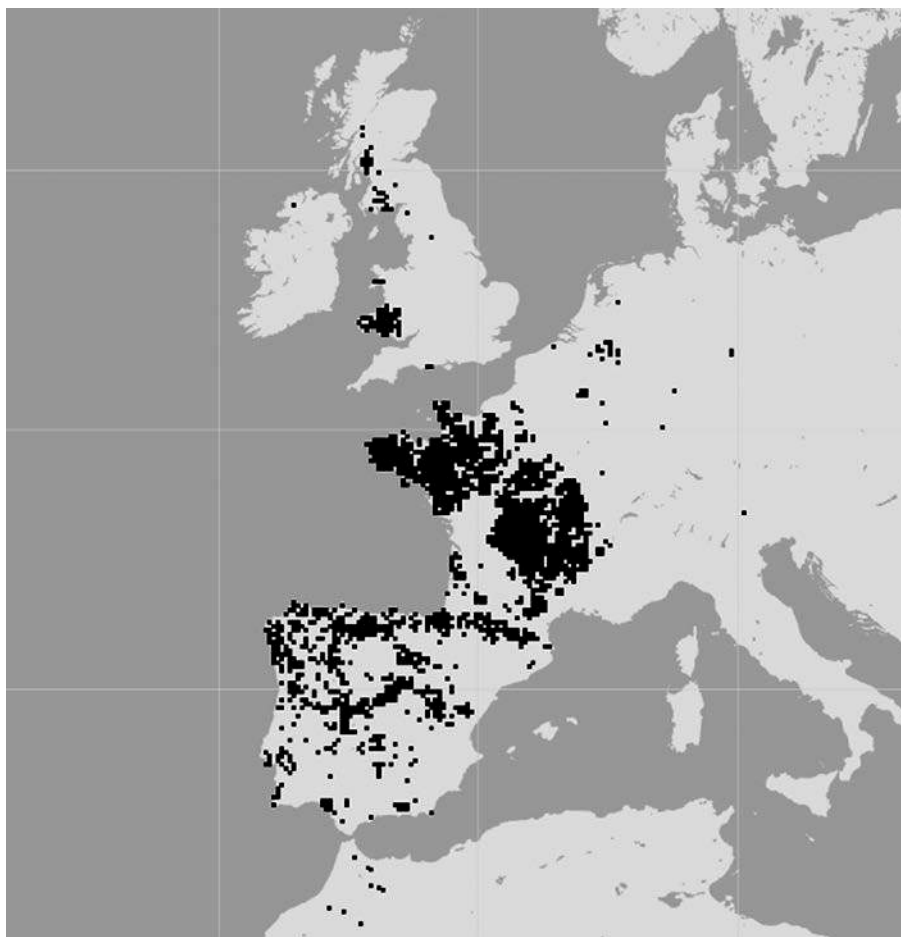


Рисунок 28. Ареал *Carum verticillatum*

7. Восточноафриканская группа включает только один вид *C. piovanii*, который имеет северо-восточноафриканский ареал, известен только в районе Адис Абабы.

16 из изученных видов *Carum* s. l. являются эндемиками. Все эти виды распространены в горных районах.

Экологические особенности произрастания видов *Carum* s. l. также разнообразны. Большинство изученных видов *Carum* произрастают в горах, в диапазоне высот 700–3500 м. Среди них есть виды альпийских и субальпийских лугов (*C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. komarovii*, *C. meifolium*, *C. porphyrocoleon*, *C. heldreichii*, *C. asinorum*, *C. jahandiezii* и *C. lacuum*) и виды, предпочитающие каменистые субстраты и расщелины скал (*C. depressum*, *C. flexuosum*, *C. rupicola*, *C. atlanticum*, *C. iminouakense* и *C. proliferum*).

C. arriuanum, *C. graecum* и *C. meoides* произрастают как на горных лугах, так в расщелинах скал, на гравии, а также встречаются в редколесье.

Виды горных регионов растут на известковых, офиолитовых или гранит-порфировых породах.

C. carvi, *C. buriaticum* и *C. verticillatum* встречаются как на равнинах, так и в горах. *C. carvi* и *C. buriaticum* встречаются на суходольных, пойменных и горных лугах, в степях, в разреженных лесах, как сорные растения в посевах, по обочинам дорог.

C. verticillatum предпочитает сырые луга, болота, берега ручьев.

Глава 5. Обсуждение результатов

Критический анализ и таксономический обзор видов рода *Carum* в широком его понимании

Сравнительно-морфологический анализ показал, что род *Carum* в рассматриваемом объеме является полиморфным. По морфологическим признакам виды можно объединить в несколько групп, однако для каждой из групп диагностическое значение имеют разные признаки (табл. 2). В одних случаях это карпологические признаки. Например, сходство в основном по этим признакам объединяет типовой вид *Carum carvi* с *C. caucasicum*, *C. grossheimii*, *C. meifolium*, и *C. porphyrocoleon*. В других случаях это могут быть морфологические признаки вегетативных органов. Например, *C. verticillatum* значительно отличается от *C. carvi* и близких ему видов жизненной формой, строением листьев и внутренним строением черешков, однако очень сходен с ними по строению плодов.

Таблица 2. Группы видов *Carum*, выделяющиеся согласно сравнительно-морфологическому анализу.

Группы видов <i>Carum</i>	Жизненная Форма	Длина стебля, см	Листовые пластинки прикорневых листьев в очертании	Обладка проводящих пучков в черешках	Клетки колленхимы колонок	Число секреторных канальцев в лепестках	Наличие опушения на плодах
<i>C. carvi</i> , <i>C. caucasicum</i> , <i>C. grossheimii</i> , <i>C. meifolium</i> , <i>C. porphyrocoleon</i>	Стержнекорневые монокарпики (<i>C. caucasicum</i> – поликарпик)	10–90	Яйцевидные или продолговато-яйцевидные	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	1	нет
<i>C. komarovii</i>	Стержнекорневые поликарпики	18–52	Яйцевидные	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	4-5	нет
<i>C. diversifolium</i>	-	до 90	-	-	-	-	есть
<i>C. depressum</i>	Клубнеобразующие монокарпики	25–60	Треугольные	-	-	1	нет
<i>C. verticillatum</i>	Кистекокорнеклубневые поликарпики	35–60	Линейные	Из клеток с одревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	1	нет
<i>C. piovanii</i>	Клубнеобразующий поликарпик?	17–40	Яйцевидные	-	-	1	нет
<i>C. appianum</i> , <i>C. graecum</i> , <i>C. heldreichii</i> , <i>C. flexuosum</i> ,	Стержнекорневые поликарпики (<i>C. flexuosum</i> – монокарпик)	10–55	Продолговато-эллиптические, продолговато-яйцевидные,	Из клеток с одревесневшими оболочками (у <i>C. graecum</i> , <i>C.</i>	С неодревесневшими оболочками (за исключением	1 (у <i>C. graecum</i> – 3–5,7)	нет

<i>C. meoides</i> , <i>C. rupicola</i>			эллиптические, яйцевидные или продолговатые	<i>heldreichii</i> – из клеток с неодревесневшими оболочками)	<i>C. appianum</i> , <i>C. graecum</i> – с одревесневшими оболочками)		
<i>C. buriaticum</i>	Стержнекорневые поликарпики	40–80	Яйцевидные или продолговато-яйцевидные	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	7	нет
<i>C. atlanticum</i>	Стержнекорневые поликарпики	5–20	Продолговато-эллиптические	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	1	нет
<i>C. jahandiezii</i> , <i>C. lacuum</i>	Стержнекорневые поликарпики	10–30	Продолговато-эллиптические, эллиптические или продолговатые	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	1	нет
<i>C. asinorum</i>	Корневищный поликарпик	30–45	Продолговато-яйцевидные или ланцетные	-	-	1	нет
<i>C. iminouakense</i> , <i>C. proliferum</i>	Стержнекорневые монокарпики	менее 10	Продолговато-яйцевидные или ланцетные	Из клеток с неодревесневшими оболочками	С неодревесневшими оболочками	1	нет

Продолжение таблицы 2

Группы видов <i>Carum</i>	Форма подстолбия	Ребра мерикарпиев	Комиссура	Секреторные каналцы в мезокарпе	Мезокарп	Клетки эндокарпа
<i>C. carvi</i> , <i>C. caucasicum</i> , <i>C. grossheimii</i> , <i>C. meifolium</i> , <i>C. porphyrocoleon</i>	Низкокониические	Все равные килевидные или короткокрыловидные (у <i>C. meifolium</i> – спинные килевидные, краевые короткокрыловидные)	Узкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Длинные прозенхимные или прямоугольные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками
<i>C. komarovii</i>	Узкокониические	Все равные килевидные или короткокрыловидные	Узкая	По 3-5 в ложбинках, 4-6 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Крупные квадратные или прямоугольные со слегка одревесневшими оболочкам
<i>C. diversifolium</i>	Кониические	Все равные килевидные	Узкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Смятые
<i>C. depressum</i>	Низкокониические	Все равные короткокрыловидные	-	-	-	-
<i>C. verticillatum</i>	Низкокониические	Все равные килевидные	Узкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Длинные прозенхимные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими оболочками

<i>C. piovanii</i>	Конические	Спинные килевидные, краевые короткокрыловидные	Широкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток, в краевых ребрах есть клетки с одревесневшими оболочками с порами	Длинные прозенхимные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками
<i>C. appuanum</i> , <i>C. graecum</i> , <i>C. heldreichii</i> , <i>C. flexuosum</i> , <i>C. meoides</i> , <i>C. rupicola</i>	Конические или узкокониические	Все равные килевидные или коротко- крыловидные	Узкая	По 1–3 в ложбинках, 3–6 на комиссуре или почти циклические	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Длинные прозенхимные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками
<i>C. buriaticum</i>	Конические	Все равные килевидные	Средняя	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Длинные прозенхимные или прямоугольные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими оболочками
<i>C. atlanticum</i>	Низкокониические	Все равные утолщенные, вальковатые	Узкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	в основном из паренхимных клеток со слегка одревесневшими оболочками с щелевидными порами, сосредоточенных в ребрах	Длинные прозенхимные или прямоугольные, вытянутые в тангентальном направлении с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками
<i>C. jahandiezii</i> , <i>C. lacuum</i>	Низкокониические	Все равные килевидные	Узкая	По 3 в ложбинках, 4 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Длинные прозенхимные или прямоугольные, вытянутые в тангентальном направлении клеток с неодревесневшими или со слегка одревесневшими оболочками
<i>C. asinorum</i>	-	-	-	По 1-3 в ложбинках, 2 на комиссуре	-	-
<i>C. iminouakense</i> , <i>C. proliferum</i>	Конические	Все равные килевидные	Узкая	Одиночные в ложбинках, 2 на комиссуре	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	-

Согласно результатам нашего молекулярного анализа последовательностей ITS яд-рДНК, род *Carum* в традиционном его понимании является полифилетическим и включает, по крайней мере, десять групп видов (табл. 3), которые на деревьях распределены по пяти разнымкладам, включающим также представителей других родов (рис. 14, рис. 15).

Таблица 3. 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>Galagania</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>Billburtia</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>

Данные молекулярного и морфологического анализов в целом не противоречат друг другу и показывают, что род *Carum* является полифилетическим. Группы видов, выделенные в результате сравнительно-морфологического анализа (табл. 2), и выявленные в результате анализа последовательностей ITS яд-рДНК (табл. 3) оказались сходными. Различия касаются группы средиземноморских видов *C. appuanum*, *C. flexuosum*, *C. graecum*, *C. heldreichii*, *C. meoides* и *C. rupicola*. На молекулярных деревьях по данным ITS яд-рДНК эти виды группируются по двум независимым кладам. Одна клада включает виды *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola*, другая – *C. appuanum* и *C. graecum* (рис. 14, рис. 15).

Разнообразие типов ареалов в широко понимаемом роде *Carum* в определенной мере соответствует морфологическому и молекулярному разнообразию, но, прямо не

коррелирует ни с тем, ни с другим. Группы видов, выделенные по типам ареалов в разделе 4.3 Главы 4, по большей части не согласуются с группами видов, выделенных в результате сравнительно-морфологического анализа (табл. 2), и выявленных в результате анализа последовательностей ITS яд-рДНК (табл. 3). Например, марокканские виды (*Carum asinorum*, *C. atlanticum*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. lacuum* и *C. proliferum*) и по морфологическим и по молекулярным данным распадаются на несколько линий, не близких между собой (табл. 2, 3).

Данные молекулярного, морфологического и ботанико-географического анализов показывают, что наиболее близкородственными типовому виду рода, *Carum carvi*, являются *C. caucasicum*, *C. meifolium*, *C. grossheimii* и *C. porphyrocoleon*. Эти виды вместе с *C. carvi* образуют группу *Carum* s. str.

Синтез всех имеющихся в настоящее время данных (особенно неполных в молекулярной части) позволяет предложить рабочее разделение видов *Carum* s. l. на несколько групп родства, перечисленных ниже.

- 1) *Carum carvi*, *C. caucasicum*, *C. meifolium*, *C. grossheimii*, *C. porphyrocoleum*. Это *Carum* s.str.
- 2) *C. komarovii*;
- 3) *C. depressum*;
- 4) *C. piovanii*;
- 5) *C. verticillatum*;
- 6) *C. diversifolium*;
- 7) *C. buriaticum*;
- 8) *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola*;
- 9) *C. arpuanum* и *C. graecum*;
- 10) *C. atlanticum*;
- 11) *C. jahandiezii* и *C. lacuum*;
- 12) *C. iminouakense* и *C. proliferum*;
- 13) *C. asinorum*.

Ниже 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, подробные, составленные по единому набору признаков описания, включая анатомию плодов и черешков листьев, хромосомные числа, данные по распространению.

5.1 *Carum s.str.*

На основе морфологического и ботанико-географического анализа 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.*

Большинство видов этой группы – монокарпические травы со стержневым корнем (исключая *C. caucasicum*, который является поликарпиком с малоразветвленным каудексом), с несколькими или одиночными, восходящими или прямостоящими стеблями, с однажды-, дважды-перисторассеченные или дважды-трижды-перисторассеченные листьями с сидячими или на черешочках сегментами первого порядка. Зонтики у этих видов в основном с 6–12 лучами (у *C. caucasicum* – 3–5 лучей) с оберткой или без нее. Оберточка отсутствует только у *C. carvi* и *C. porphyrocoleon*. Цветки у всех видов белые с единственным секреторным каналцем. У видов *Carum s. str.* подстолбия низкоконические, зубцы чашечки незаметные, мерикарпии несжатые со спинки, комиссура узкая, мезокарп в основном из паренхимных неодревесневших клеток, секреторных каналцев по одному в каждой ложбинке и два на комиссуральной стороне.

Близость видов этой группы между собой подтверждается и рамках молекулярного анализа последовательностей ITS 1-2 я-рДНК. Однако, в одной кладе вместе с видами *Carum s. str.* объединяются таксоны, довольно сильно отличающиеся от них по морфологии (*Grammosciadium*, *Fuerrnrohria* и *Chamaesciadium*) (рис.14, рис.15, рис. 29, рис. 30).

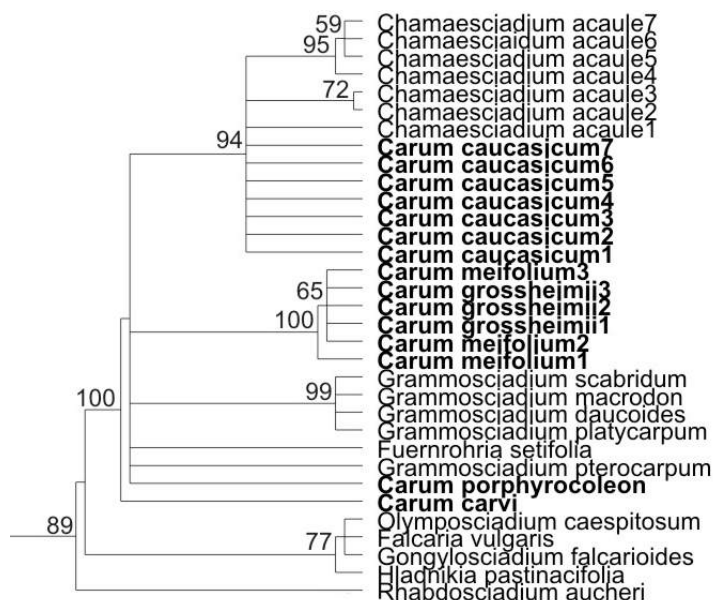


Рисунок 29. Фрагмент строгого консенсусного дерева, построенного с помощью метода максимальной экономии по данным анализа участков ITS1 и ITS2 яд-рДНК, с кладой, включающей виды *Carum s. str.*

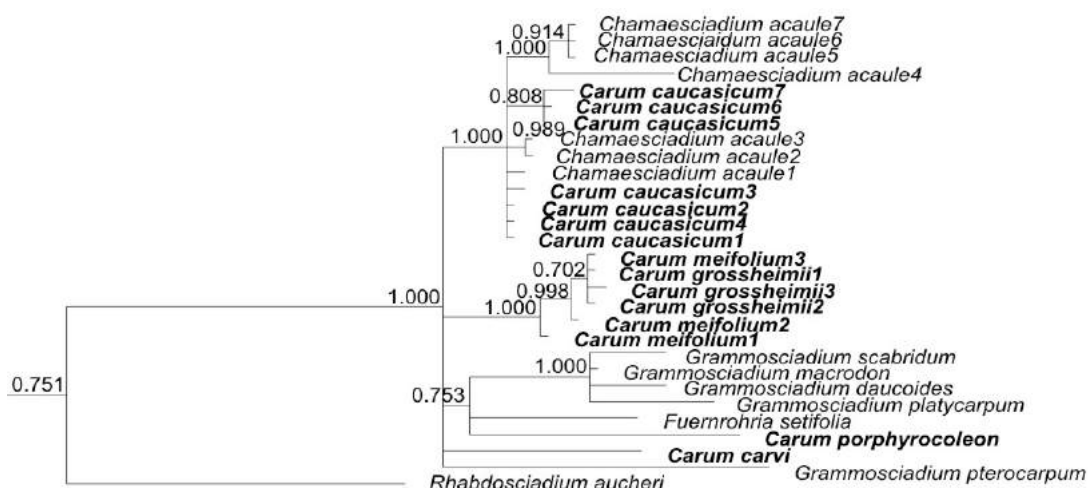


Рисунок 30. Фрагмент консенсусного дерева, полученного методом Байеса по данным анализа участков ITS 1 и ITS 2, с кладой, включающей виды *Carum s. str.*

C. meifolium оказался наиболее близким к *C. grossheimii*, поскольку он объединяется с последним на дереве в одной хорошо поддержанной кладе (рис.14, рис.15, рис. 29, рис. 30). Два этих вида отличаются только очертаниями и рассечением сегментов первого порядка. У *C. meifolium* они перисторассеченные, в очертании яйцевидные или эллиптические. У *C. grossheimii* – сегменты нерассеченные, обратноклиновидные или обратнойцевидные.

Как уже говорилось выше, на деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS, в состав клады, включающей *Carum carvi* и его ближайших родичей, вошли представители других родов зонтичных, а именно *Chamaesciadium acaule*, *Fuernrohria setifolia* и некоторые виды *Grammosciadium* (рис.14, рис.15, рис. 29, рис. 30). Эти результаты согласуются с молекулярными данными других исследователей (Papini, 2006, Papini & al., 2007, Degtjareva & al., 2009), показавших близость *Carum carvi* к *Chamaesciadium acaule*, *Fuernrohria setifolia* и видам *Grammosciadium*. Эти три рода в современной систематике семейства признаются самостоятельными и даже относящимися (*Fuernrohria* и *Grammosciadium*) к другим трибам Apioidae (*Coriandreae* и *Scandiceae* соответственно). Они имеют действительно ряд значительных (в разной степени) отличий от *Carum*. Это показывает, что в отношении данных таксонов и в рамках изученных нами морфологических и молекулярных признаков наблюдается явная инконгруэнтность (несоответствие) морфологической и молекулярной классификаций, создающая существенные сложности для таксономической интерпретации результатов. Ситуация эта не только не уникальна, но встречается постоянно в тех комплексных молекулярно-морфологических исследованиях разных таксонов растений (и животных), авторы которых не отдают априорного предпочтения тому или другому типу таксономических данных. Проблема получила название “molecules versus morphology” и широко обсуждается в литературе (Petersen, Seberg, 1998; Chatterjee, 2002; Scotland, Olmstead, Bennett, 2003; Jenner, 2004; Lee, 2004; Wiens, 2004; Torres, van Tuinen, 2013). Поиски компромисса не привели пока к общепринятому решению, и проблема остается одной из самых актуальных и острых в современной систематике.

Отношения трех родов (*Chamaesciadium*, *Fuernrohria* и *Grammosciadium*) с *Carum* различны и нуждаются в дифференцированном рассмотрении.

Наиболее близок к *Carum* род *Chamaesciadium*. Как и *Carum*, он относится к трибе *Apiaceae*. Это монотипный, эндемичный для Юго-западной Азии и Кавказа род. Его единственный вид *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss. был описан в роде *Bunium* (Bieberstein, 1808), затем его относили к *Ammi* (Sprengel, 1820), *Carum* (Koso-Poljansky, 1916) и *Trachydium* (Hiroe, 1958). Некоторые другие виды были отнесены к *Chamaesciadium*, но в настоящее время нашли свое место в иных родах – *Ch. albiflorum* Kar. & Kir. = *Schulzia albiflora* (Kar. & Kir.) Popov, *Ch. garhwalicum* (H.Wolff) C.Norman = *Kedarnatha garhwalia* (H.Wolff) Pimenov & Kljuykov, *Ch. hamelianum* (Farille & C.B.Malla) Farille = *Kedarnatha hameliana* (Farille & C.B.Malla) Pimenov & Kljuykov, *Ch.*

subnudum (C.B.Clarke ex H.Wolff) C.Norman = *Trachydium subnudum* C.B.Clarke ex H.Wolff.

Изучение последовательностей ITS яд-рДНК показало близость *Chamaesciadium acaule* к *Carum caucasicum* (рис. 14, рис. 15, рис. 29, рис. 30). Расширенная выборка за счет включения в анализ образцов из разных точек ареала показала, что оба вида формируют единую кладу, не разделяясь в пределах нее. Некоторые образцы как *C. caucasicum*, так и *Chamaesciadium acaule* формируют субклады, которые в некоторой степени коррелируют с географическим распространением. Взаимоотношения между этими субкладами и отдельными ветвями остаются не разрешенными. Объединение вместе *C. caucasicum* и *Ch. acaule* – довольно неожиданный результат, поскольку морфологически виды *C. caucasicum* и *Ch. acaule* хорошо различаются (табл. 4). *Ch. acaule* отличается от *C. caucasicum* числом и длиной лучей центрального зонтика, числом листочков обертки и оберточки, желтоватой окраской лепестков. По внешнему и внутреннему строению плода оба вида очень сходны, отличаясь только количеством секреторных канальцев в ложбинках и на комиссуре: у *Ch. acaule* в каждой ложбинке по 2–4 секреторных канальца, на комиссуральной стороне 3–8. Наиболее резкое различие проявляется в габитусе растений. Растения *Ch. acaule* в отличие от *C. caucasicum* имеют короткие стебли, часто у них над поверхностью земли находятся только лучи центрального зонтика, боковые зонтики меньшего размера на довольно длинных ножках.

Еще более парадоксальным является то, что вместе с видами группы *Carum s. str.* по молекулярным данным объединяются виды из родов *Grammosciadium* и *Fuernrohria*. *Grammosciadium* в традиционной систематике семейства (Tausch, 1834; Drude 1897-98; Koso-Poljancky, 1916; Pimenov, Leonov, 1993) относился к трибе *Scandiceae*, а его часть (*Caropodium*) Drude отнес к трибе *Carinae*. Положение *Fuernrohria* в системе зонтичных не так однозначно определено, но большинство авторов, следуя Drude (1897-98) и Heywood (1971) относят род к трибе *Coriandreae*, а Koso-Poljansky (1916) даже включал *Fuernrohria* в состав *Coriandrum*. Однако Виноградова (1995) считает, что *Grammosciadium* следует рассматривать в составе трибы *Apiaceae*, а *Fuernrohria* находится в родстве с *Grammosciadium*, так как имеет общий морфологический облик с его видами, а также общие признаки в строении плода и ареал, совпадающий с ареалом рода *Grammosciadium*.

Молекулярные данные (Downie & al., 2000; Papini, 20006; Valiejo-Roman & al., 2006; Papini & al., 2007) показали, что *Grammosciadium* (и близкий *Rhabdosciadium*) достаточно удалены от *Anthriscus* и *Chaerophyllum* (*Scandix* Clade) и находятся в

Aegopodium Clade вместе с *Carum carvi*, *Falcaria*, *Aegopodium* и др. Downie & al. (2001) включили *Grammosciadium* в трибу *Careae*. *Fuernrohria* по молекулярным данным (Katz-Downie & al., 1999; Terentieva & al., 2015) ближе к *Apiaceae-Carinae*, чем к *Coriandreae*.

Виды *Fuernrohria* и *Grammosciadium* значительно отличаются от *C. carvi* и других видов группы *Carum* s. str. по морфолого-анатомическим признакам, таксономически значимым для семейства *Umbelliferae* (табл. 4). Виды рода *Grammosciadium* отличаются от группы *Carum* s. str. нитевидными конечными сегментами листьев, рассеченными или цельными нитевидными листочками обертки и оберточки, утолщенными цветоножками и наличием зубцов чашечки при плодах, линейными или продолговатыми мерикарпиями, конической формой подстолбий, широкой комиссурой (рис. 31). Некоторые виды *Grammosciadium* имеют группы склеренхимных клеток в мезокарпе в ложбинках, ширококрыловидные краевые ребра, эндосперм с выемкой. *Fuernrohria setifolia* отличается от видов *Carum* s. str. нитевидными конечными сегментами листьев, трехраздельными или цельными нитевидными листочками обертки и оберточки, невыступающими спинными ребрами, сплошным полукольцом склеренхимной ткани в мезокарпе, мелкими секреторными канальцами, циклически разбросанными снаружи от склеренхимной ткани, широкой комиссурой (рис. 31).

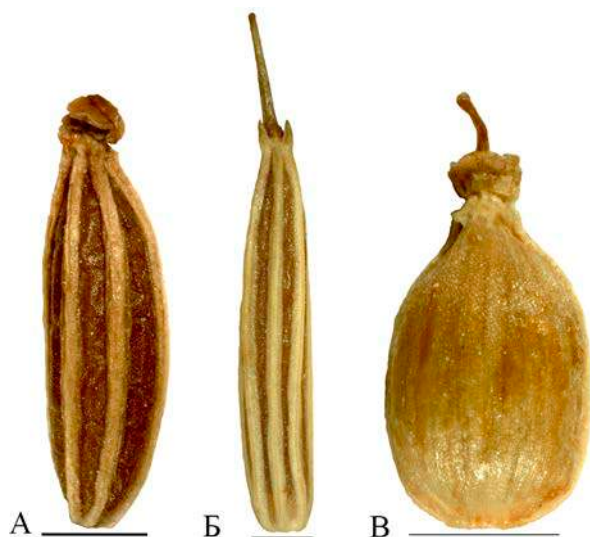


Рисунок 31. Внешний вид мерикарпиев со спинки видов: А – *Carum carvi* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ); Б – *Grammosciadium daucoides* (окр. Еревана, 06.06.1977. Пименов и др. 33 (MW)), В – *Fuernrohria setifolia* (Van Güöpinar, 18.07.2001, Ünak (VANF)). Масштабная линейка 1 мм.

Интересно, что *Chamaesciadium acaule*, *Fuernrohria setifolia* и виды *Grammosciadium* имеют сходное географическое распространение. Они встречаются на Кавказе, в Турции, Иране. *Grammosciadium* произрастает также и в Ираке.

Таким образом, в настоящее время трудно оценить взаимоотношения между видами *Carum* s. str. и видами *Grammosciadium*, *Chamaesciadium acaule* и *Fuernrohria setifolia*, так как морфологические данные никак не согласуются с молекулярными данными. По тем же причинам трудно согласиться с Downie & al. (2010) в том, что виды *Carum*, *Chamaesciadium*, *Fuernrohria*, *Grammosciadium*, *Aegokeras* Raf., *Aegopodium*, *Chamaele* Miq., *Falcaria* Fabr., *Gongylosciadium* Rech.f., *Hladnikia* Rchb., *Pimpinella anthriscoides* Boiss. и *Rhabdosciadium* Boiss., попавшие в одну кладу на деревьях, полученных в результате анализа последовательностей ITS (рис. 14, 15), следует объединить в трибу *Careae* Baill. В таком объеме эта триба потеряет морфологическое своеобразие, так как в нее попадают виды, как было показано выше, значительно отличающиеся по морфологическим признакам от *Carum*.

Таблица 4. Таксономические признаки родов *Carum* s. str., *Chamaesciadium*, *Grammosciadium* и *Fuernrohria*

Роды / Признаки	<i>Carum</i> s. str.	<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 или цельные или обратнотройчидные, надрезанные	Линейные цельные или обратнотройчидные, надрезанные	Нитевидные	Нитевидные
Число листочков обертки	0–1–3 или 3–12	5–7	5–7	5–9
Число листочков оберточки	0 или 4–9	7–10	5–7	3–8
Листочки обертки и оберточки	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	Кониические	Низкокониические или почти плоские

Стилодии	Загнутые на спинную сторону мерикарпиев, у <i>C. meifolium</i> расходящиеся или прямые	Загнутые на спинную сторону мерикарпиев	Прямые или загнутые на спинную сторону мерикарпиев	Расходящиеся
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
Мезокарп	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток или из паренхимной ткани с группами склеренхимных клеток в ложбинках	Двуслойный: наружный слой из паренхимных клеток, внутренний из склеренхимных клеток

Carum s. str. включает пять видов: *C. carvi*, *C. caucasicum*, *C. meifolium*, *C. grossheimii* и *C. porphyrocoleon*. Поскольку в соответствующую молекулярную кладу по нашим данным входят также роды *Chamaesciadium* и особенно *Grammosciadium* и *Fuernrohria*, группу *Carum* s. str. нельзя считать монофилетической. По аналогии с пресмыкающимися, в молекулярную кладу которых входят птицы, признаваемые отдельным классом, или двудольными, в молекулярную кладу которых входят однодольные, *Carum* s. str. следует признать с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном (Hennig, 1966), т.е. таким таксоном, в состав которого входят не все потомки последнего предполагаемого предка.

Определительный ключ для видов *Carum* s.str.

1. Листочки обертки обычно отсутствуют или в числе 1–3; листочки обертки отсутствуют.....2
 - Листочки обертки в числе 1–12; листочки обертки в числе 4–9.....3
2. Листовые сегменты первого порядка сидячие; плоды с килевидными ребрами, обладают специфическим запахом (тминным)..... *C. carvi*
 - Листовые сегменты первого порядка на коротких черешочках; плоды с коротко-крыловидными ребрами, без запаха.....*C. porphyrocoleon*
3. Поликарпические растения с малоразветвленным каудексом; листовые сегменты первого порядка сидячие; листочки обертки не отогнутые вниз.....*C. caucasicum*

- Монокарпические растения с втянутым в почву приростом прошлогоднего побега; сегменты первого порядка на коротких черешочках; листочки оберточка отогнутые вниз.....4

4. Листовые пластинки однажды- или дважды-перисторассеченные; сегменты первого порядка цельные, в очертании обратноклиновидные или обратнойцевидные к низу зауженные.*C. grossheimii*

- Листовые пластинки дважды-трижды-перисторассеченные; сегменты первого порядка перисторассеченные.....*C. meifolium*.

5.1.1 *Carum carvi* L., 1753, in Sp. Pl.: 263.

≡ *Apium carvi* (L.) Crantz, 1767, in Stirp. Austr. ed. 1, fasc. 3: 110.

Ref: Crantz, 1767a: 101; Calestani, 1905: 175.

≡ *Seseli carum* Scop., 1771, in Fl. Carniol. ed. 2, 1: 215.

≡ *Seseli carvi* (L.) Spreng. 1820, in Roem. & Schult., Syst. Veg. ed. 15 bis, 6: 414.

≡ *Sium carum* Weber ex F.H.Wigg., 1780, in Prim. Fl. Holsat.: 24, nom. illeg.

≡ *Ligusticum carvi* (L.) Roth, 1788, in Tent. Fl. Germ. 1: 124.

≡ *Carum aromaticum* Salisb., 1796, in Prodr. Stirp. Chap. Allerton: 169.

≡ *Aegopodium carum* Wibel, 1799, in Prim. Fl. Werth.: 199.

≡ *Sium carvi* (L.) Bernh., 1800, in Syst. Verz.: 173.

≡ *Bunium carvi* (L.) M.Bieb., 1808, Fl. Taur.-Caucas. 1: 211.

≡ *Foeniculum carvi* (L.) Link, 1821, Enum. Hort. Berol. Alt. 1: 284.

≡ *Carum officinale* Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 515.

≡ *Pimpinella carvi* (L.) Jess., 1879, Deutsche Excursions-Fl.: 191.

≡ *Carvi careum* Bubani, 1900, Fl. Pyren. 2: 352.

≡ *Selinum carvi* (L.) E.H.L.Krause, 1904, in Sturm, Deutschl. Fl. ed. 2, 12: 47, tab.

10.

Тип: Европа: «In Europae borealis pratis. *Herb. Clifford, 106, Carum 1*» (lectotypus BM-Cliff: выделен Reduron & Jarvis in Jarvis & al. (ed.), *Regnum Veg.* 127: 30 (1993).

= *Carum gracile* Lindl., 1835, in Royle, Ill. bot. Himal. Mts.: 232.

= *Carum carvi* L. var. *gracile* (Lindl.) H.Wolff, 1926, *Acta Horti Gothob.* 2: 306.

= *Carum carvi* L. f. *gracile* (Lindl.) H.Wolff, 1927, in *Engl. Pflanzenr.* 90 (IV, 228):

148.

Тип: Индия: «Nako in Kunawur, *Royle*» (holotypus CGE; isotypi DD!, K!)

= *Falcaria carvifolia* C.A.Mey., 1844, *Beitr. Pfl. Russl.* 1: 14.

Тип: Европа, Россия: «In provinciae Tambov districtu Jelatomsk» (LE?).

= *Carum polyphyllum* Boiss. & Blanche ex Boiss.* 1872, Fl. Orient. 2: 881.

Тип: Сирия: «In Syria interiori prope urbem Homs [Hums]. 05. 1865. G. E. Post, 243» (holotypus G-Bois).

= *Carum rosellum* Woronow, 1933, Труды Бот. Инст. Акад. Наук СССР, сер. 1 Фл. Сист. Высш. Раст. 1: 218.

= *Carum carvi* L. subsp. *rosellum* (Woronow) Vorosch., 1985, in A.K.Skvorzov (ed.) Florist. issl. v razn. raionakh SSSR: 184.

Тип: Россия: «Prov. Kuban, distr. Batal., inter pag. Senibiskiyi et Teberdinskiyi, prata subalpina, 19.07.1921, Vvedensky 187» (holotypus LE!).

= *Ligusticum alatum* (M.Bieb.) Spreng. var. *pauciradiatum* Parsa, 1948, Kew Bull. 1948: 200.

Тип: Иран: «N Persia, Kojur, 2800 m [Iran boreal, Kodjur], 16.07.1940, Parsa 703» (holotypus K!).

Двулетнее монокарпическое растение 30–90 см выс. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,6–0,8 см в диаметре. Стебли одиночные, прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, в нижней части ребристые, 5 – 6 мм в диаметре, ветвящиеся почти от основания, с 6–8 листьями. Прикорневые листья на черешках, 4–5,5 см дл., с удлинено-треугольным полустеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Черешки с широкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 7–9, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1А). Листовые пластинки 7–11 см дл., 3–4 см шир., в очертании яйцевидные или продолговато-яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 6–8 парами сидячих сегментов. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 15–30 мм дл., 10–15 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 5–7 мм дл., 0,5–5 мм шир., линейно-ланцетные, линейные или обратнойцевидные суженные вниз, цельные или надрезанные почти до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с продолговатыми или продолговато-треугольными влагалищами; их конечные доли почти нитевидные. Зонтики с 5 – 13 неравными лучами, 1,5–3 см дл. Обертки нет или она из 1–3 линейных листочков, около 5 мм дл. Зонтики с 8–15 неравными цветоножками, 3–8 мм дл. Оберточки нет. Лепестки белые, редко розовые, 1–1,5 мм дл., 0,8–1,2 мм шир., обратнойцевидные, клиновидно-суженные к основанию, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним

заметным секреторным каналцем (рис. 3А). Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные или эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 3–4 мм дл. и 0,8–1,2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие, практически незаметные; подстолбия низкоконические, 0,3–0,4 мм дл. и 0,3–0,5 мм шир.; стилодии 0,5–0,7 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4А). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки, слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая, экзокарп заканчивается у колонки; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Ложбиночные секреторные каналцы одиночные, комиссуральных два; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, неодревесневших; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, смятые, хорошо заметны только с комиссуральной стороны; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский или с неглубокой двойной выемкой; зародыш с двумя семядолями (рис. 6А, 10А).

Хромосомные числа: $n = 10, 11$; $2n = 20, 22$ (Pimenov & al., 2003).

Распространение: *S. carvi* имеет евро-азиатский дизъюнктивный ареал, также встречается в Северной Америке как заносное растение. Культивируется во многих странах мира. Встречается в Финляндии, Норвегии, Дании, Швеции, Ирландии, Великобритании, Нидерландах, Бельгии, Испании, Франции, Италии, Греции, Албании, Швейцарии, Австрии, Германии, Чехии, Болгарии, Румынии, Венгрии, Польше, Словакии, Словении, на Украине, в Литве, Латвии, Эстонии, Белоруссии, России, Китае, Бирме, Бутане, Непале, Индии, Пакистане, Монголии, Казахстане, Киргизии, Таджикистане, Узбекистане, Туркмении, Афганистане, Иране, Азербайджане, Армении, Грузии, Турции, Ираке, Сирии. Единичные сборы известны из Австралии, Новой Зеландии, на Филиппинах, из Японии, Исландии, Южной Америки (Перу, Боливия) и на островах Южная Георгия и Южные Сандвичевы Острова (по данным Global Biodiversity Information Facility (2016)) (рис. 20). Этот вид произрастает на суходольных, пойменных, солонцеватых, горных и субальпийских лугах, в разреженных хвойных и лиственных лесах, на опушках и полянах, в разнотравно-злаковых степях, на выгонах, залежах, как сорное по обочинам дорог, на железнодорожных насыпях и около жилья, в горах до 3000 м.

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

Carum polyphyllum Boiss. & Blanche ex Boiss. был описан E. Boissier (1872) из Сирии. До настоящего времени вид известен только по единственному типовому образцу (“In Syria interiori prope urbem Homs [Hums]. 05. 1865. G. E. Post, 243”), хранящемуся в гербарии в Женеве (G-Bois). P. Mouterde (1970) пишет о существовании еще одного сбора из Бейрута (“Sp.? Beyrouth, mai 1877”), он считает, что этот образец схож с *C. polyphyllum*.

Boissier E. (1872) *C. polyphyllum* относил к секции (*Eu*)*carum*, характеризующейся веретеновидным вертикальным корнем. В этой секции он выделял две группы видов по числу секреторных канальцев в ложбинках мерикарпиев. *C. polyphyllum* он относил к группе с одним секреторным канальцем в каждой ложбинке. В своей работе H. Wolff (1927) *C. polyphyllum* рассматривал в секции *Carvi* DC., характеризующийся 2-4-перисторассеченными листьями и одиночными секреторными канальцами в ложбинках.

Boissier E. (1872) писал, что по внешнему облику листья *C. polyphyllum* схожи с листьями *Grammosciadium* DC. В результате сравнения *C. polyphyllum* с *Grammosciadium daucoides* DC. (номенклатурный тип рода) выяснилось, что два этих растения сильно отличаются друг от друга. У *G. daucoides* в отличие от *C. polyphyllum* корневая шейка одета остатками черешков отмерших листьев, листья с нитевидными конечными сегментами на конце заостренными, обертка многочисленная из перисторассеченных листочков, оберточка из 5–7 перистых, тройчатых или цельных листочков.

Мы обратили внимание на значительное габитуальное сходство *C. polyphyllum* и *C. carvi*.

Оба растения голые с веретеновидным стержневым корнем, одинаковой высоты.

C. polyphyllum 60 см высотой по данным Mouterde (1970). *C. carvi* 30–90 см высотой. Стебель у *C. polyphyllum* прямой ветвистый в верхней части. У *C. carvi* стебель прямой, ветвится почти от основания. Листья обоих видов сходны по строению. Листья 2-3-перисторассеченные с сидячими сегментами первого порядка, пластинки в очертании ланцетные или продолговато-яйцевидные. У *C. polyphyllum* зонтик 6–7 лучевой (Boissier, 1872, Wolff, 1927, Mouterde, 1970). У *C. carvi* зонтики 5–13 лучевые. Обертка у *C. polyphyllum* из 5–7 листочков согласно Boissier (1872). У *C. carvi* обертка отсутствует, или часто из 1–2 листочков, редко из 3–4. Оберточка отсутствует у обоих видов. Лепестки белые у *C. polyphyllum*. У *C. carvi* лепестки белые

или розовые. По данным Boissier (1872), Wolff (1927) и Mouterde (1970) плоды у *C. polyphyllum* незрелые, овальные, подстолбия низкоконические, стилодии отогнутые на спинную сторону мерикарпиев, с одним секреторным каналцем в каждой ложбинке. Это описание вполне соответствует плодам *C. carvi*. Между *C. polyphyllum* и *C. carvi* существенных различий обнаружить не удалось.

5.1.2 *Carum caucasicum* (M.Bieb.) Boiss., 1872, Fl. orient. 2: 880.

≡ *Laserpitium caucasicum* M.Bieb., 1808, Fl. taur.-caucas. 1: 222.

≡ *Cnidium carvifolium* M.Bieb., 1819, Fl. taur.-caucas. 3: 212, nom. illeg.

Ref: Decandolle, 1830: 153; Ledebour, 1844: 284.

Тип: Россия: «In Caucasi, alpe Kaischaur, 1805, *Marchall von Bieberstein*» (holotypus LE-Bieb!).

Многолетнее поликарпическое растение 9–30 см выс., с малоразветвленным, компактным каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,8–1 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные или с небольшой полостью, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1,5–2,5 мм в диаметре, редко ветвящиеся от середины или почти от основания, с 1–2 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках, 4–8 см дл., с ланцетными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с относительно узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые, с периферическими проводящими пучками в числе 5–9, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1Б). Листовые пластинки 2–6,5 см дл., 1–2,5 см шир., в очертании продолговато-яйцевидные, дважды-перисторассеченные, с 4–6 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 8–15 мм дл., 6–12 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 4–8 мм дл., 1,5–5 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные почти до середины или меньше, чем до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с продолговатым влагалищем, с конечными почти нитевидными долями. Зонтики с 3–5, редко с 8 неравными лучами, 1,5–3 см дл. Обертка из 1–3 листочков, 3–15 мм дл., линейных с пленчатым краем. Иногда листочки обертки как листья с недоразвитой листовой пластинкой. Зонтики с 9–15 цветоножками неравной длины, 1,5–3,5 мм дл. Обертка из 4–6 листочков, линейно-ланцетных с белым краем, равных цветоножкам или немного длиннее их. Лепестки белые, 0,7–1,2 мм дл., 0,8–1

мм шир., округлые или обратнойцевидные, в основании без ноготка, иногда слегка суженные к низу, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 2,5–3,5 мм дл. и 1–1,2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, короткокрыловидные или килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие, практически незаметные; подстолбия низкокониические, 0,2–0,25 мм дл. и 0,5–0,7 мм шир.; стилодии 1–1,2 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4Б). Мерикарпии на поперечном срезе сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Ложбиночные секреторные каналцы одиночные, комиссуральных два; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из вытянутых в тангентальном направлении клеток, довольно крупных, несмятых, слегка одревесневших; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, несмятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 6Б, 10Б).

Хромосомные числа: $2n = 20, 22$ (Pimenov, Vasil'eva, 1983; Давлеанидзе, 1985; Daushkevich & al., 1991). В ранней работе Соколовской и Стрелковой (1948) число определено приблизительно – $2n = 20–24$.

Распространение: вид имеет кавказко-переднеазиатский ареал, встречается в России на территории Кавказа (Краснодарский край, Адыгея, Ставропольский край, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чечня, Дагестан), Абхазии, Южной Осетии, в Грузии (Сванетия, Самцхе-Джавахети, Мцхета-Мтианети, Кахетия), в Азербайджане (Дашкесанский р-н, Гёйгёльский р-н, Кельбаджарский р-н, Нахичеванская Автономная Республика), Армении (Гехаркуник, Котайкская обл., Арагацотнская обл., Сюник), Турции (Артвин, Ризе, Эрзурум, Хакяри), Иране (Восточный Азербайджан, Мазендаран) и Ираке (Эрбиль) (рис. 21). Эндемик Кавказа и Передней Азии. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, щебнистых склонах, ледниковых моренах, иногда на моховых болотах, на высоте 2500–3300 м.

5.1.3 *Carum grossheimii* Schischk., 1948, Bot. Zhurn. 33, 3: 315.

Тип: Грузия: «Georgia, Suania. Ad fontes rivuli Cheliduli, flumen Tzchenis-tzkali influentis. In faucium declivitatibus apud glaciem [Prov. Kutais, Svanetia, fons fl. Cheleduli (affluxio fl. Czchenis-czchali, declivia angustis prope glaciem, 6000-9000'], 09.07.1911, *Schelkovnikov*» (holotypus LE!); «Prov. Kutais, Svanetia superior, trajectum Zagar, 8676', prata alpina, Uchkul, 31.07.1911, *Schelkovnikov*» (paratypus LE!).

Малолетнее монокарпическое растение 20–40 см выс. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,4–0,5 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1 – 3 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или почти от основания, с 4–5 листьями. Прикорневые листья голые, на черешках, 1–3 см дл., с треугольно-удлиненным, расширенным в нижней части, полустеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой или относительно широкой вогнутой адаксиальной стороной, полые, с периферическими проводящими пучками в числе 5–9, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками. Листовые пластинки 3–6 см дл., 2,5–5 см шир., в очертании яйцевидные, однажды- или дважды-перисторассеченные, с 2–3 парами сегментов. Сегменты на черешочках, 7–15 мм дл., 3–5 мм шир., в очертании обратноклиновидные или обратнойцевидные к низу зауженные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с продолговато-яйцевидным, расширенным к низу влагалищем. Зонтики с 7–12 неравными лучами, 1,5–3 см дл. Обертка из 5–8 листочков, отогнутых вниз, 4–7 мм дл., линейных. Зонтики с 9–11 цветоножками неравной длины, 2–5 мм дл. Оберточка из 8–9 листочков, отогнутых вниз, линейных, равных цветоножкам или немного длиннее их. Лепестки белые или розовые, 0,8–1 мм дл., 0,7–1 мм шир., обратнойцевидные или округлые, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с карпофором, разделенным до середины. Мерикарпии однородные, эллиптические, 3,5–4 мм дл. и 1–1,2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Краевые ребра иногда коротко-крыловидные. Мерикарпии голые; зубцы чашечки незаметные; подстолбия низкоконические, 0,25–0,4 мм дл. и 0,3–0,5 мм шир.; стилодии 0,5–0,7 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4В). Мерикарпии на поперечном срезе слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток;

проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне каналцев 4; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокarp из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении клеток, слегка одревесневших; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 6B, рис.11A).

Хромосомные числа: не определены.

Распространение: вид имеет северо-западно-закавказский ареал, встречается в Абхазии, Грузии (Сванетия), Южной Осетии (рис. 22). Эндемик Главного Кавказского хребта. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, пастбищах, на высоте 1800–3000 м.

5.1.4 *Carum meifolium* (M.Bieb.) Boiss., 1872, Fl. orient. 2: 880.

≡ *Cnidium meifolium* M.Bieb., 1819, Fl. taur.-caucas. 3: 213

Тип: Грузия: «In Caucasi alpestribus, *Marchall von Bieberstein*» (holotypus LE).

= *Carum armenum* Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat. (Paris), ser. 3, Bot. 1 (Pl. Aucher.): 137.

Тип: Турция: «In Armenia, *Aucher-Eloy 3695*» (holotypus G-BOIS!).

≡ *Carum armenum* Boiss. var. *divergens* Boiss. & Huet ex Boiss., 1856, Diagn. Pl. orient. nov., ser. 2, 2: 80.

Тип: Турция: «In Armenia prope Ispir, 06.1853, *Huet du Pavillon*» (holotypus G-BOIS!).

Малолетнее монокарпическое растение 9–54 см выс. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,4–0,7 см в диаметре. Стебли одиночные, прямостоячие, заполненные или с небольшой полостью, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1,5–3 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или почти от основания, с 3–4 листьями. Прикорневые листья голые, на черешках, 1–4 см дл., с ланцетным или продолговатым полустеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой или относительно широкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5–11, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1B). Листовые пластинки 2–6 см дл., 1–6 см шир., в очертании яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 2–5 парами

сегментов. Сегменты первого порядка на коротких черешочках, перисторассеченные, 6–20 мм дл., 6–15 мм шир., в очертании яйцевидные или эллиптические. Конечные сегменты 6–10 мм дл., 1–5 мм шир., линейные или обратнойцевидные суженные вниз, цельные или глубоко надрезанные, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, верхние сидячие, с продолговатым или продолговато-яйцевидным влагалищем, их конечные доли почти нитевидные. Зонтики с 6–12 неравными лучами, 1,5–4 см дл. Обертка из 3–12 листочков, отогнутых вниз, 4–6,5 мм дл., линейные с пленчатым краем или без него. Зонтики с 8–15 цветоножками неравной длины, 2,5–5 мм дл. Оберточка из 6–8 листочков, отогнутых вниз, линейных с белым краем или без него, равных цветоножкам или половине их длины. Лепестки белые, 1–1,5 мм дл., 0,8–1 мм шир., обратнойцевидные, клиновидносуженные к основанию, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 4–4,5 мм дл. и 1–1,5 мм шир., с первичными ребрами. Спинные килевидные; краевые коротко-крыловидные; все ребра прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие; подстолбия низкоконические, 0,25–0,4 мм дл. и 0,3–0,5 мм шир.; стилодии 0,3–0,4 мм дл., расходящиеся или прямые (рис. 4Г). Мерикарпии на поперечном срезе слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне два каналца; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, местами смятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 6Г, 11Б).

Хромосомные числа: $n = 10$ (Daushkevich & al., 1991; Pimenov & al., 1996)

Распространение: вид имеет кавказско-восточно-малоазиатский ареал, встречается в России на территории Кавказа (Краснодарский край, Адыгея, Ставропольский край, Карачаево-Черкесия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Ингушетия, Чечня), в Азербайджане (Дашкесанский р-н, Гейгёльский р-н, Шеки), Армении ?, Грузии (Сванетия, Аджария, Гурия, Самцхе-Джавахети, Мцхета-Мтианети,

Тбилиси), Абхазии, Южной Осетии и Турции (Артвин, Орду, Гиресун, Ризе, Трабзон, Сивас, Гюмюшхане, Эрзинджан, Эрзурум, Карс) (рис. 23). Эндемик Кавказа и Малой Азии. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, щебнистых склонах, на высоте 1900–3000 м.

5.1.5 *Carum porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow in Schischk., 1950, Fl. URSS 16: 388.

≡ *Carum leucocoleon* Boiss. & Huet ex Boiss. var. *porphyrocoleon* Freyn & Sint. ex Freyn, 1895, Bull. Herb. Boissier 3: 304.

Тип: Турция: «Armenia turcica, Szandschak Gumuschkhane, Karagoelldagh, in pascuis alpin. «Tschadirla» trajectu Karagoll-Dagh, 20000-2300 m supra mare, 22.07.1894, *Sintenis 7274*» (holotypus B!; isotypі BM!, E!, LE!, MANCH!, P!).

Монокарпические растения 30–54 см выс., голые. Корневая система стержневая, корень 0,4–1 см в диаметре. Стебли одиночные, прямостоячие, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 2–6 мм в диаметре, ветвящиеся почти от основания, с 3–5 листьями. Прикорневые листья голые, на черешках, 1–4,5 см дл., с ланцетными или удлиненно-треугольными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками. Листовые пластинки 2,5–5,5 см дл., 1,2–4 см шир., в очертании яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 5–7 парами сегментов на коротких черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 0,6–2 см дл., 0,4–1,6 см шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 2,5–3,5 мм дл., 0,3–1,2 мм шир., линейно-ланцетные, линейные или обратнойцевидные суженные вниз, цельные или надрезанные до середины или меньше, чем до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с продолговатым влагалищем, их конечные доли почти нитевидные. Зонтики с 7–12 неравными лучами, 1–3,5 см дл. Обертки нет или она из 1 листочка линейного без пленчатого края, 4–5 мм дл. Зонтики с 13–19 цветоножками неравной длины, 1 – 2 мм дл. Оберточки нет. Лепестки белые, 0,8–1 мм дл., 0,6–0,8 мм шир., обратнойцевидные, клиновидносуженные к основанию, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, ланцетные или продолговато-яйцевидные, 5–7 мм дл. и 0,8–1 мм шир., с первичными

ребрами. Все ребра равные, коротко-крыловидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие, треугольные; подстолбия низкокониические или конические, 0,25–0,5 мм дл. и 0,4–0,5 мм шир.; стилодии 0,5–0,8 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4Д). Мерикарпии на поперечном срезе сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток, все клетки смятые; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне два каналца; реберные секреторные каналы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, со слегка одревесневшими оболочками; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, хорошо заметны; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 6Д, 11В).

Хромосомные числа: не определены

Распространение: вид имеет юго-западно-закавказско-восточно-малоазиатский ареал, встречается на юге Грузии (Аджария и Самцхе-Джавახети) и на севере, северо-востоке Турции (Артвин, Ардахан, Карс, Гиресун) (рис.22). Эндемик Закавказья и Малой Азии. Произрастает на альпийских лугах, иногда сыроватых лугах, на высоте 1300–2000 м.

5.2 *Carum komarovii* Karjagin

Согласно полученным данным по анализу последовательностей ITS яд-рДНК (рис. 14, рис. 15) редкий закавказский вид *C. komarovii* не является близкородственными *Carum* s. str. и группируется в одной кладе вместе с 7 видами *Aegopodium*, с видом монотипного рода *Chamaele*, а также с *Pimpinella anthriscoides* и *P. cervariifolia* (рис. 14, рис. 15). Внутри этой клады *C. komarovii* оказывается ближе к *A. tribracteolatum*, *P. anthriscoides* и *P. cervariifolia*, формируя вместе с ними субкладу сестринскую по отношению к субкладе с 6 видами *Aegopodium* и *Chamaele decumbens*. В свою очередь *P. anthriscoides* и *P. cervariifolia* на деревьях, построенных нами в результате анализа последовательностей ITS, далеко располагаются от клады D, включающей большинство видов *Pimpinella*, а также типовой вид этого рода, *P. saxifrage* (рис. 14, рис. 15). Полученные данные сравнительно-морфологического анализа подтверждают эти данные. Виды широко распространенного рода *Aegopodium*,

C. komarovii, японский вид *Ch. decumbens* и закавказско-переднеазиатский вид *P. anthriscoides* оказались сходны по внутреннему строению плодов (табл. 5) (рис. 33). Их плоды характеризуются в очертании округлыми на поперечном срезе мерикарпиями, узкой комиссурой, мелкими секреторными канальцами в ложбинках по 3–5, на комиссуральной стороне по 4–6, иногда в зрелых плодах незаметными, одиночными реберными секреторными канальцами и крупными квадратными или прямоугольными со слегка одревесневшими оболочками клетками эндокарпа (рис. 7А, 12А). Этими же признаками внутреннего строения плодов, за исключением узкой комиссуры и одиночных реберных канальцев, *C. komarovii* отличается от группы видов *Carum s. str.* У *C. komarovii* и *P. anthriscoides*, как и у типового вида рода *Aegopodium*, *A. podagraria*, а также у *A. kasmiricum* и *A. tadshikorum*, лепестки с несколькими секреторными канальцами (рис. 32), тогда как у видов *Carum s. str.* лепестки с одним секреторным канальцем.

Таким образом, на основании молекулярных данных и данных сравнительно-морфологического анализа *C. komarovii*, *Ch. decumbens* и *P. anthriscoides* следует перенести в род *Aegopodium*. В результате сравнительного исследования гербарных образцов видов *P. anthriscoides*, *P. cervariifolia*, *A. tribracteolatum* выяснилось, что эти виды мало отличаются по морфологическим признакам, и соответственно все эти виды следует отнести к одному виду, а именно *A. tribracteolatum* (Zakharova, Degtjareva, Pimenov, 2012).

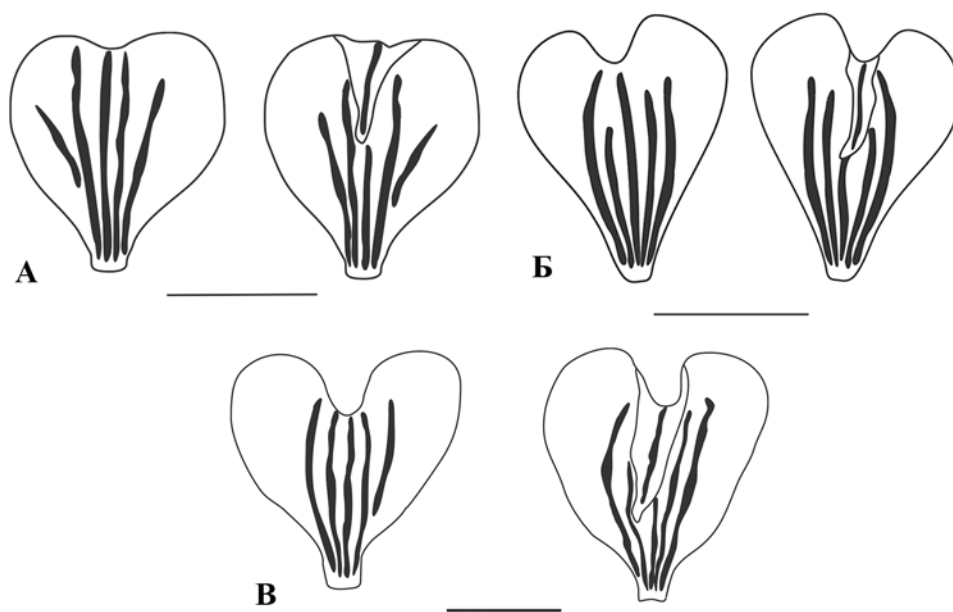


Рисунок 32. Секреторные канальцы в лепестках видов: А – *Carum komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, Пименов и др. 1274 (MW)); Б – *Pimpinella*

anthriscoides (Армения, Такерлу, 04.06.1977, Пименов и др. 164 (MW)); В – *Aegopodium podagraria* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ). Масштабная линейка 1 мм.

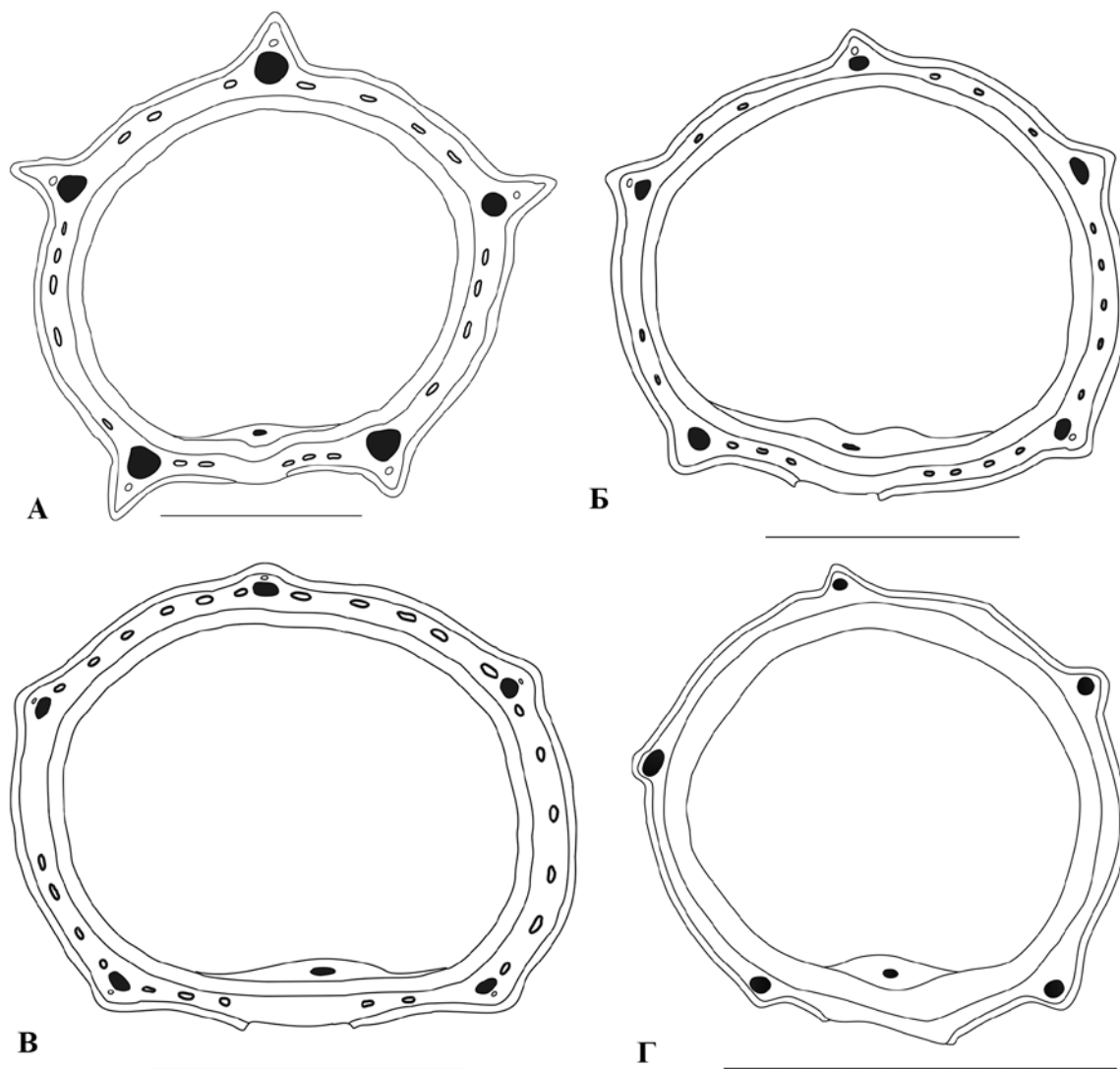


Рисунок 33. Схемы поперечных срезов мерикарпиев видов: А – *Carum komarovii* (Армения, вост. склон горы Хуступ, 08.07.1977, Пименов и др. 1274 (MW)); Б – *Aegopodium podagraria* (Образец культивируется в Ботаническом саду МГУ); В – *Pimpinella anthriscoides* (Армения, Такерлу, 04.06.1977, Пименов и др. 164 (MW)); Г – *Chamaele decumbens* (Japan, Shikoko, Tokushima, 1919, Krug (B)). Обозначения те же, что на рис. 6. Масштабная линейка 1 мм.

Таблица 5. Таксономические признаки *Aegopodium*, *Carum komarovii*, *Pimpinella anthriscoides* и *Chamaele decumbens*

Таксоны Признаки	<i>Aegopodium</i>	<i>Carum komarovii</i>	<i>Pimpinella anthriscoides</i>	<i>Chamaele decumbens</i>
Жизненные формы	Длинно-корневищные или коротко-корневищные поликарпики	Стержнекорневые поликарпики	Длинно-корневищные поликарпики	Коротко-корневищные поликарпики
Сегменты листа первого порядка	На черешочках	На черешочках	На черешочках	На черешочках
Число листочков обертки	0, редко 1–3	0–1	5–7	0
Число листочков оберточек	0, редко 1–2	0–3	4–7	0
Лепестки	С верхушкой загнутой внутрь	С верхушкой загнутой внутрь	С верхушкой загнутой внутрь	С не загнутой верхушкой
Число секреторных канальцев в лепестках	1 или 4–7	4–5	5–7	1
Подстолбия	Узкоконические	Узкоконические	Узкоконические	Низкоконические или почти плоские
Ребра мерикарпиев	Нитевидные	Килевидные	Нитевидные	Нитевидные
Секреторные канальцы в мезокарпе	Мелкие, по 2–5 в ложбинках, 6 на комиссуре, часто в зрелых плодах незаметные	Мелкие, по 3–5 в ложбинке, 4–6 на комиссуре	Мелкие, по 5–7 в ложбинках, 4 на комиссуре	В зрелых плодах незаметные
Клетки эндокарпа	Крупные прямоугольные или почти квадратные	Крупные прямоугольные или почти квадратные	Крупные прямоугольные или почти квадратные	Крупные прямоугольные или почти квадратные

В результате проведенного анализа вид отнесен к роду *Aegopodium*.

Aegopodium komarovii (Karjagin) Pimenov & Zakharova, 2012, Willdenowia 42: 160.

≡ *Carum komarovii* Karjagin, 1944, in Izv. Azerb. Fil. Akad. Nauk SSSR 10: 48.

Тип: Азербайджан: «Азербайджан, Достафюрский район, у подножия горы Кошкар-даг, ок. 2200 м, 27.05.1928, А. Долуханов» (syntypus ВАК; ТВИ); «Азербайджан, Достафюрский район, у подножия горы Кошкар-даг, ок. 2200 м, 14.07.1928, Б. Сердюков» (syntypus ВАК; ТВИ); «Азербайджан, Достафюрский район, у подножия горы Кошкар-даг, ок. 2200 м, 01.08.1928, Б. Сердюков» (syntypus ВАК; ТВИ); **Армения:** «Армения, Ново-Баязетский район, в горах выше с. Ших-кая, 2000–3000 м, 19.07.1923, А. Гроссгейм» (syntypus ВАК!).

Многолетнее поликарпическое растение 18–52 см выс., с малоразветвленным, компактным каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,4–0,6 см в диаметре. Стебли одиночные, прямостоячие, с полостью, в сечении округлые,

мелкобороздчатые или практически гладкие, 1,5–2,5 мм в диаметре, ветвящиеся почти от основания или от середины, с 2–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках, 4–13 см длиной, с удлинненно-треугольными или продолговатыми полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5–7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1Д). Листовые пластинки 3–10 см дл., 3–6 см шир., в очертании яйцевидные, дважды-перисторассеченные, с 3–4 сегментами на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 15–30 мм дл., 13–20 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 7–15 мм дл., 4–7 мм шир., яйцевидные, почти округлые или эллиптические, надрезанные почти до середины или меньше, чем до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с продолговатым или удлинненно-треугольным влагалищем, их конечные доли яйцевидные или эллиптические. Зонтики с 6–9 неравными лучами, 1,2–3,5 см дл. Обертки нет. Зонтики с 9–15 цветоножками неравной длины, 1,5–6 мм дл. Оберточка из 3 листочков, линейных с небольшим белым краем, равных цветоножкам или половине длины их. Лепестки белые, 1,3–1,6 мм дл., 1–1,2 мм шир., обратнойцевидные, в основании без ноготка, но суженные к низу, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с 4–5 заметными секреторными каналцами (рис. 3Б). Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные или эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические или продолговато-яйцевидные, 4–6 мм дл. и 1–1,2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные или коротко-крыловидные, прямые, иногда слегка волнистые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие или отсутствуют; подстолбия узкоконические, 0,4–0,5 мм дл. и 0,25–0,3 мм шир.; стилодии 0,8–1 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 5Б). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки, округлые. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп из смятых неодревесневших клеток с желтым содержимым; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках в числе 3–5; на комиссуральной стороне 4–6 каналцев; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы несептированные. Эндокарп из крупных прямоугольных или почти квадратных клеток, вытянутых в тангентальном

направлении, со слегка одревесневшими оболочками; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, плохо заметны, местами смятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 7А, рис. 12А).

Хромосомные числа: $n=11$ (Daushkevich & al., 1995).

Распространение: имеет закавказский ареал, встречается в Азербайджане (Дашкесанский р-н, Гёйгёльский р-н, Нагорно-Карабахская республика) и Армении (Гехаркуник, Сюник (гора Хуступ)) (рис. 22). Эндемик Восточного и Южного Закавказья. Произрастает на субальпийских и альпийских лугах, осыпях и каменистых склонах, на высоте 2200–3000 м.

5.3 *Carum depressum* Hartvig & Kit Tan

Согласно полученным данным по последовательностям ITS, ETS и *psbA-trnH* *C. depressum*, произрастающий на ограниченной территории в Греции, близок к видам *Hellenocarum multiflorum* и *H. strictum* (рис. 14 – 19). *C. depressum* сходен с этими видами *Hellenocarum* по жизненной форме (клубневой геофит), строению листьев и плодов. Но ситуация осложняется тем, что сам род *Hellenocarum* согласно полученным нами молекулярным данным не является монофилетическим. И на деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS и ETS, он распадается на две субклады, входящие в состав крупной клады, включающей виды рода *Bunium*, а также роды *Tamamschjanella*, *Postiella* и некоторые средиземноморские виды из рода *Carum* (*C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola*). Одна субклада включает *H. multiflorum* (типовой вид рода) и *H. strictum*, другая – *H. amplifolium* и *H. pisidicum*. Такое распределение видов по кладам согласуется с морфологическими различиями и географическим распространением. Так, *H. multiflorum* и *H. strictum* отличаются от *H. amplifolium* и *H. pisidicum* структурой клубня, типом ветвления побегов, формой зонтика (особенно на стадии плодоношения), и окраской лепестков. Виды из первой группы произрастают главным образом в Южной Европе, известно только несколько сборов *H. multiflorum* из Западной Турции, тогда как виды второй группы распространены только в районах Юго-Западной Азии. Однако разные молекулярные маркеры давали разные топологии деревьев в отношении положения *Hellenocarum*. Особенно сильные противоречия наблюдались между данными, полученными в результате анализа ядерных и хлоропластных участков. Так, согласно ядерным маркерам (ITS, ETS), группа видов *H. multiflorum* и *H. strictum* тяготеет к видам рода *Bunium* (рис. 14 – 17), в то время как по хлоропластному маркеру (*psbA-trnH*) эти виды

группируются с тремя средиземноморскими видами *Carum* (*C. heldreichii*, *C. rupicola* и *C. meoides*) (рис. 18, рис. 19). Возможные эволюционные процессы, которые могли бы объяснить наблюдаемые противоречия, включают гибридизацию, горизонтальный перенос генов и неполную сортировку линий (Edwards, Beerli, 2000; Nichols, 2001; Marhold & al., 2002; Шестаков, 2004; Абрамсон, 2010; Шанцер, 2013). Однако в нашем случае, для более точных выводов требуется изучение более обширного материала и дополнительных маркеров, которые бы подтвердили или опровергли наблюдаемую картину. На основании всех полученных данных виды *H. amplifolium* и *H. pisidicum* предложено выделить в самостоятельный род *Neomuretia*, а *C. depressum* перенести в *Hellenocarum* s. str. (Zakharova & al., 2016).

Hellenocarum depressum (Hartvig & Kit Tan) Kljuykov & Zakharova, 2016, Turk. J. Bot. 40: 189.

≡ *Carum depressum* Hartvig & Kit Tan, 2001, in Tan & Iatrou, Endemic Pl. Greece, Peloponnese: 220.

Тип: Греция, Пелопоннес: “Nomos Messinias, Eparchia Kalamon, in faucibus Langada, in fissures rupium calcarearum” 770–800 m, 24 May 1998, Kit Tan & Strid 20416 (holotypus C!).

Многолетнее монокарпическое растение 25–60 см выс., с вытянутыми почти цилиндрическими клубнями. Стебли в числе нескольких, восходящие, в нижней части прижатые к земле, мелкобороздчатые, 5–8 мм в диаметре, ветвящиеся от середины, с 2–3 листьями. Прикорневые листья голые, на черешках, 6–8 см дл., с удлинненно-треугольными, полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Листовые пластинки 12–20 см дл., 18–25 см шир., в очертании треугольные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 8–10 сегментами на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 10–120 мм дл., 6–32 мм шир., в очертании яйцевидные или продолговато-яйцевидные. Конечные сегменты 2–4 мм дл., 1–2 мм шир., обратнойцевидные или ланцетные, цельные или надрезанные в верхней части. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, на черешках, с продолговатым влагалищем; их конечные доли обратнойцевидные, ланцетные или линейные. Зонтики с 16–23 неравными лучами, 2–5 см дл. Обертка из 8–10 листочков, 3–7 мм дл., линейно-ланцетных. Зонтики с 12–20 цветоножками неравной длины, 2–5 мм дл. Оберточка из 8–10 листочков, линейно-ланцетных, равных цветоножкам. Лепестки белые, 1,4–2 мм дл., 1–2 мм шир., обратнойцевидные, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические. Мерикарпии однородные,

эллиптические, 2–2,5 мм дл., слегка сжатые с боков с первичными ребрами. Все ребра равные, коротко-крыловидные. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия низкокониические, стилодии 0, 5–1 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев. Число семядолей не установлено.

Хромосомные числа: не определены.

Распространение: вид имеет южно-балканский ареал, встречается в Греции, на Пелопоннесе (горы Тайгет, ущелье Лангада) (рис. 26). Эндемик Пелопоннеса. Растет на известковых скалах, на 770–800 м.

5.4 *Carum piovanii* Chiov.

Полученные результаты по анализу последовательностей ITS яд-рДНК показали сильную удаленность эфиопского вида *C. piovanii* от группы *Carum* s. str. и близость его к африканским представителям семейства зонтичных, ранее относимым к роду *Peucedanum*, особенно к роду *Afroligusticum* (рис. 14, рис. 15). *C. piovanii* отличается от видов *Carum* s. str. клубневидноутолщенными подземными органами, плодами с заметными зубцами чашечки, мерикарпиями с широкой комиссурой и крыловидными краевыми ребрами, в которых имеются клетки со слегка одревесневшими оболочками с порами (табл. 2). Виды *Afroligusticum* отличаются от *C. piovanii* жизненной формой (растения с одревесневшими корневищами), размерами листовой пластинки и цветом лепестков (зеленоватые или желтые). Однако, некоторые особенности строения плодов у них сходны. Это сжатые со спинки на поперечном срезе мерикарпии с широкой комиссурой, различные по форме спинные (килевидные) и краевые (крыловидные) ребра мерикарпиев. Таким образом, было принято решение перенести вид *C. piovanii* в род *Afroligusticum*. В работе Zakharova & al. (2014) предложена новая комбинация.

Afroligusticum piovanii (Chiov.) Kljujkov & Zakharova, 2014, S. African. J. Bot. 94: 123.

≡ *Carum piovanii* Chiov. 1940, Atti R. Accad. Ital., Mem. Cl. Sc. Fis. Mat. Nat. 11. (Pl. Nov. Aethiop.): 32.

Тип: Эфиопия: «Shewa region, at Doukan River, 2030 m, Senni 1467» (syntypus – FT); «between Addis Ababa and Entotto, 2700 m, Piovano 174» (syntypus FT).

Многолетнее поликарпическое? растение 17–40 см выс., с веретеновидными или почти цилиндрическими клубнями. Все растение голое. Стебли одиночные, прямостоячие, до 2 мм в диаметре, ветвящиеся от середины, с 2–6 листьями. Прикорневые листья голые, на черешках, 5–7 см дл., с яйцевидными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Листовые пластинки 7–12

см дл., 5–10 см шир., в очертании яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 6–8 сегментами на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 8–30 мм дл., 5–17 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 2–4 мм дл., 0,8–1,5 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные до середины, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые на черешках, с яйцевидными влагалищами, их конечные доли линейные или обратнойцевидные. Верхние листья с перисторассеченными листовыми пластинками. Зонтики с 5–8 почти равными лучами, 3–4 см дл. Обертка из 4–6 листочков, 2–4 мм дл., продолговато-яйцевидных с заостренным концом и с пленчатым белым краем. Зонтики с 10–14 цветоножками почти равной длины, 2,5–4 мм дл. Обертка из 6–7 листочков, продолговато-яйцевидных с заостренным концом, почти равных цветоножкам. Лепестки белые, до 1,4 мм дл. обратнойцевидные, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, яйцевидные или эллиптические, 2,7–3,5 мм дл. и 1–1,3 мм шир., с первичными ребрами. Спинные ребра килевидные; краевые коротко-крыловидные; все ребра прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки короткие, треугольные; подстолбия конические, 0,3–0,4 мм дл. и 0,4 мм шир.; стилодии 0,4–0,6 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 5А). Мерикарпии на поперечном срезе слегка сжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой; комиссура широкая, экзокарп заканчивается на середине краевых ребер; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток, в краевых ребрах имеются клетки со слегка одревесневшими оболочками с порами; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне два каналца; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, хорошо заметные; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский или с неглубокой двойной выемкой; зародыш недоразвитый, число семядолей не установлено (рис. 7Б).

Хромосомные числа: не определены.

Распространение: Эфиопия, вид известен только в районе Адис Абабы. Произрастает на сухих лугах, в вечнозеленом кустарнике, по берегам рек, на высоте 2000–2800 м.

5.5 *Carum verticillatum* (L.) W. D. J. Koch

C. verticillatum, произрастающий в Западной Европе и Северной Африке (рис. 28), морфологически значительно отличается от группы видов *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 (табл. 2), (рис. 1E). На деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS (рис. 14, рис. 15), *C. verticillatum* занимает базальное положение в кладе, включающей представителей трибы *Oenantheae*, многие из которых являются прибрежно-водными растения. Следует отметить, что *C. verticillatum* также произрастает по топким местам и в этом отношении проявляет сходство с представителями трибы *Oenantheae*. В результате на основании молекулярных данных и данных сравнительно-морфологического анализа *C. verticillatum* следует исключить из рода *Carum*.

Таксономическая история этого вида сложна. Он был описан в в роде *Sison* L. (Linnaeus, 1753). Кроме рода *Carum* этот вид рассматривался еще в семи разных родах семейства Umbelliferae: *Seseli* (Crantz, 1767), *Sium* (Lamarck, 1779), *Trocdaris* (Rafinesque, 1840), *Bunium* (Godron, 1848), *Pimpinella* (Jessen, 1879), *Apium* (Caruel, 1886) и *Selinum* (Krause, 1904). Согласно молекулярным и морфологическим данным, *C. verticillatum* значительно отличается от других видов *Carum* и от видов, с которыми он объединяется на деревьях, полученных в результате анализа последовательностей ITS, и заслуживает статус независимого рода. Таким образом, если считать *C. verticillatum* отдельным монотипным родом, в качестве названия может быть предложено единственное законно опубликованное *Trocdaris* Raf. (1840).

Trocdaris verticillatum (L.) Raf., 1840, Good Book: 50.

≡ *Sison verticillatum* L., 1753, Sp. Pl.: 253.

≡ *Seseli verticillatum* (L.) Crantz, 1767, Cl. Umbel. Emend.: 92.

≡ *Sium verticillatum* (L.) Lam., 1767, Fl. Franç. 3: 460.

≡ *Carum verticillatum* (L.) W. D. J. Koch, 1824, in Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12(1): 122.

≡ *Bunium verticillatum* (L.) Gren. & Godr., 1848, in Genier, Fl. France 1: 729.

≡ *Pimpinella verticillata* (L.) Jess., 1879, Deut. Excurs.-Fl.: 191.

≡ *Apium verticillatum* (L.) Caruel, 1886, in Parlatore, Fl. Ital. 8: 430.

≡ *Selinum verticillatum* (L.) E. H. L., 1904, Krause in Sturm, Deutschl. Fl., ed. 2, 12: 48.

Тип: Европа, Франция: «Habitat in Gallia, Pyrenaeis. Burser VII(2) » (lectotypus UPS: выделен Reduron & Jarvis в Jarvis & al., 2006).

Многолетнее поликарпическое растение 35–60 см выс. Все растение голое. Корневая система мочковатая, с утолщенными придаточными корнями. Стебель прямостоячий, полый, в сечении округлый, мелкобороздчатый, 2 мм в диаметре, ветвящийся почти от основания, с 2–5 листьями, при основании покрытый волокнистыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, практически сидячие, пластинка переходит в удлинненно-треугольное, полустеблеобъемлющее влагалище. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые, с периферическими проводящими пучками в числе 7–11, их обкладка из клеток с одревесневшими оболочками вокруг всего пучка; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1Е). Листовые пластинки 12–20 см дл., 0,8–1,5 см шир., в очертании линейные, перисторассеченные, с более чем 20 парами сидячих сегментов; в верхней половине листовой пластинки сегменты более длинные, чем в нижней. Сегменты первого порядка пальчато-рассеченные, 3–10 мм дл., 3–8 мм шир., в очертании полукруглые. Конечные сегменты 3–10 мм дл., 0,5 мм шир., узколинейные или почти нитевидные, цельные или надрезанные до середины или почти до основания. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с расширенным влагалищем овальной формы. Зонтики с 7–10 практически равными лучами, 2,5–4 см дл. Обертка из 6 листочков, 2–2,5 мм дл., яйцевидных или продолговато-линейных с заостренным концом, с белым краем. Зонтики с 11–14 цветоножками неравной длины, 4–6 мм дл. Оберточка из 6–8 листочков, продолговатых или яйцевидных с заостренным концом, с белым или без белого края, равных 1/3 длины цветоножек. Лепестки белые, 0,6–0,8 мм дл., 0,7–1 мм шир., обратнойцевидные, в основании без ноготка, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным в верхней части карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 2,5–2,7 мм дл. и 0,5–0,7 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие; подстолбия низкокониические, 0,2 мм дл. и 0,4–0,5 мм шир.; стилодии 0,5–0,7 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 5В). Мерикарпии на

поперечном срезе несжатые со спинки, слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне два каналца; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из смятых длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, неодревесневших; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, хорошо заметны; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 6Е, 12Б).

Хромосомные числа: $2n = 20$ (Garndé, Malheiros-Garndé, 1949); $2n = 22$ (Löve, Kjellqvist, 1974); $n = 11$ (Constance & al., 1976).

Распространение: встречается в Марокко, Португалии, Испании, Франции, Бельгии, Нидерландах, на западе Великобритании, в Ирландии. Ранее встречался и в Германии, однако вымер на ее территории (Ludwig, Schnittler, 1996) (рис. 28). Произрастает на сырых лугах, болотах, около ручьев, на высоте (0) 150–2500 м.

5.6 *Carum diversifolium* (DC.) C. B. Clarke

По виду *C. diversifolium* из Непала, который известен только по типовому образцу 1821 года, получить молекулярных данных не удалось. Однако, морфологический анализ позволяет сделать таксономические выводы по этому виду.

C. diversifolium (DC.) C. B. Clarke был описан De Candolle (1830) под названием *Falcaria diversifolia* по сборам Wallich из Непала. До сих пор известен только по типовому образцу (“Nepalia. 1821. N. Wallich, [592]”), хранящемся в гербарии Уоллиха в Кью (K-W). В 1879 году данный вид был перенесен С. В. Clarke (1879) в род *Carum*. Под названием *C. diversifolium* вид приводится в работах Н. Wolff (1927) и Р. К. Mukherjee и L. Constance (1993). При сравнении *C. diversifolium* с типовым видом рода *Carum* – *C. carvi* выяснились существенные различия по некоторым признакам. *C. diversifolium* отличается от *C. carvi*, многократно разветвленными стеблями, сегментами листьев первого порядка на черешочках, верхними стеблевыми листьями с продолговатыми или продолговато-ланцетными конечными сегментами, оберточкой из 0–5 листочков, плодами с коническими подстолбиями и наличием шиповидных выростов на клетках экзокарпа. От видов группы *Carum* s. str. отличается формой конечных сегментов верхних стеблевых листьев, формой подстолбия и опушением

плода. Таким образом, по ряду признаков *C. diversifolium* не может быть помещен в род *Carum*. Наше внимание привлекло значительное габитуальное сходство *C. diversifolium* с *Trachyspermum roxburghianum* (DC.) H. Wolff. Это сходство определяется одинаковым характером ветвления стебля, аналогичным строением листьев, мало отличающимся строением зонтиков. Стебли у обоих видов многократно ветвятся почти от основания, листья перисторассеченные с сегментами первого порядка на черешочках. У *C. diversifolium* зонтик 8–(14)15 лучевой (Clarke, 1879, Wolff, 1927, Mukherjee и Constance, 1993), обертка из 1–3 линейных листочков или отсутствует, оберточка из 0(1)–5 линейных листочков (Clarke, 1879, Wolff, 1927). У *T. roxburghianum* по разным данным зонтик 6–8 лучевой (De Candolle, 1830) или 4–12 лучевой (Mukherjee и Constance, 1993). Обертка и оберточка из 3(4)–8 ланцетных или линейно-шиловидных листочков (Clarke, 1879, Mukherjee и Constance, 1993). De Candolle (1830) сообщает, что листочки обертки у обоих видов немногочисленны. Количество листочков обертки у *C. diversifolium* указывается немного меньше, чем у *T. roxburghianum*. Данные по количеству листочков обертки у *T. roxburghianum* могут быть не полными, так как это культивируемое растение и его сборов существует не так много. В целом этот признак *C. diversifolium* попадает в пределы изменчивости *T. roxburghianum*. Сходство отмечено и в строении плодов. Нам удалось исследовать плоды *C. diversifolium* (K-W) и *T. roxburghianum* (P).

Плоды *C. diversifolium* незрелые, практически голые; мерикарпии яйцевидные или овальные, длиной до 2 мм, шириной 0,5–0,7 мм; зубцы чашечки очень короткие, практически незаметные. Подстолбия конические, длиной 0,25–0,3 мм, шириной 0,25–0,27 мм. Стилodium отогнутые на спинную сторону мерикарпиев, 0,7–0,75 мм длиной. Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки, слегка сжатые с боков; ребра спинные и краевые равные между собой, килевидные с закругленной верхушкой. Экзокарп из мелких клеток, на некоторых клетках имеются шиповидные выросты. Комиссура узкая. Мезокарп в основном из паренхимных клеток. Секреторные каналы в ложбинках одиночные, на комиссуральной стороне в числе двух; одиночные реберные секреторные каналы заметны не в каждом ребре. Клетки эндокарпа смяты. Клетки семенной кожуры довольно крупные. Эндосперм с неглубокой двойной выемкой с комиссуральной стороны (рис. 7В).

По нашим данным плоды *T. roxburghianum* опушенные; карпофор двураздельный до основания; мерикарпии яйцевидные, 2,5–3 мм дл., 0,7–1 мм шир.; зубцы чашечки очень короткие, практически незаметные. Подстолбия конические, 0,25–0,3 мм дл., 0,25–0,4 мм шир. Стилodium отогнутые на спинную сторону мерикарпиев, 0,6–0,75 мм дл. Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки,

слегка сжатые с боков; ребра спинные и краевые равные между собой, килевидные с закругленной верхушкой. Экзокарп из мелких клеток. Комиссура узкая. Мезокарп в основном из паренхимных клеток. Секреторные каналцы в ложбинках по 1–3, на комиссуральной стороне 2–4. Реберные секреторные каналцы незаметные. Эндокарп из вытянутых в тангентальном направлении клеток. Клетки семенной кожуры смятые. Эндосперм на комиссуральной стороне с неглубокой двойной выемкой. Исследователи Y. S. Dave и R. S. Menon (1989) подробно изучили морфолого-анатомическое строение плодов *T. ammi*, *T. roxburghianum*, *T. stictocarpum* var. *herbecarpum*. По описанию Y. S. Dave и R. S. Menon (1989) плоды *T. roxburghianum* 1–2 мм длиной, яйцевидные или почти шаровидные. Интересно, что в начале рассматриваемой работы авторы пишут, что плоды *T. roxburghianum* могут быть опушенными или с шипиками (*muricate*). Однако, в разделе «Дискуссия» этой же статьи они утверждают об отсутствии трихом на плодах *T. roxburghianum*. Секреторные каналцы по их данным в количестве 1 в ложбинках и 2 на комиссуральной стороне. P. K. Mukherjee и L. Constance (1993) пишут, что плоды яйцевидные, 1,5 – 3 мм длиной, зубцы чашечки отсутствуют, подстолбия низкокониические, стилодии тонкие, отогнутые; мерикарпии опушенные или голые; секреторные каналцы в ложбинках по 1 и более, на комиссуральной стороне – 2. Согласно С. В. Clarke (1879) плоды *T. roxburghianum* опушенные; секреторных каналцев несколько в каждой ложбинке, но обычно 1 или 0. De Candolle (1830) в характеристике вида не описывал плодов, но одним из признаков положенных в основу секции *Trachyspermum*, куда он относил это растение, является опушение плодов (*muriculatus*). Из изложенного выше видно, что у *T. roxburghianum* такие признаки как опушение плода и количество секреторных каналцев варьируют. С. В. Clarke (1879) писал, что *T. roxburghianum*, возможно, является культурной формой от *T. stictocarpum*, и поэтому некоторые признаки, например, размер, форма и опушение плодов, данного растения могут варьировать. Следовательно, строение плодов *C. diversifolium* вполне соответствует строению плодов *T. roxburghianum*. Таким образом, основываясь на результатах сравнительного исследования, можно сделать вывод о значительном сходстве *C. diversifolium* и *T. roxburghianum* по многим таксономически важным для семейства зонтичных признакам (строение плодов, характер ветвления стеблей, строение листьев и зонтиков). Мы считаем, что типовой образец *C. diversifolium* и соответственно сам вид надо относить к *T. roxburghianum*. *T. roxburghianum* встречается на юго-востоке Китая, Филиппинах, в Папуа-Новая Гвинея, Индонезии, Малайзии, во Вьетнаме, Лаосе, Камбодже, Таиланде, Бирме, во всей Индии, Шри-Ланка. С. В. Clarke (1879) отмечает еще в Бангладеше и Сингапуре. *T.*

roxburghianum не указывался для Непала, но известен южнее, западнее и восточнее его. Включая *C. diversifolium* в *T. roxburghianum*, мы расширяем представление о распространении последнего.

Trachyspermum roxburghianum (DC.) H. Wolff, 1927, in Engl. Pflanzenr. 90 (IV, 228): 129.

≡ *Ptychotis roxburghiana* DC., 1830, Prodr. 4: 109.

≡ *Carum roxburghianum* (DC.) Kurz, 1877, J. Asiat. Soc. Bengal 46, 2: 114.

Тип: Индия: “Bengal, cult. N. Wallich, [571]” (holotypus G-DC ?; iso – K, K-W ?).

= *Apium involucratum* Roxb., 1818, in Fleming, Asiat. Res. 11: 157.

= *Trachyspermum involucratum* (Roxb.) H. Wolff, 1927, in Engl. Pflanzenr. 90 (IV, 228): 89, nom. illeg., non Maire, 1922.

= *Carum diversifolium* (DC.) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 2: 681 synonym. nov.

≡ *Falcaria diversifolia* DC., 1830, Prodr. 4: 110.

Тип: Непал: “Nepal. 1821. N. Wallich, [592]” (holotypus K-W; isotypus CAL).

Однолетнее растение 20–100 см выс., опушенное или голое, со стержневой корневой системой. Стебли одиночные, многократно разветвленные. Листовые пластинки 3–8 см дл., 2–12 см шир., в очертании треугольно-яйцевидные, дважды-перисторассеченные с сегментами первого порядка на черешочках. Конечные сегменты продолговатые или обратнойцевидные. Верхние стеблевые листья тройчатые или перисторассеченные с продолговатыми или продолговато-ланцетными конечными сегментами. Зонтики с 4–14 неравными лучами, 1–3 см дл. Обертка из 1–3 или 3–8 линейных листочков. Зонтички с 12–20 цветоножками неравной длины. Оберточка из 0–5 (8) линейных листочков. Лепестки белые или розовые, эллиптические или обратнойцевидные. Плоды опушенные или голые; карпофор двураздельный до основания; мерикарпии яйцевидные или эллиптические, 2–3 мм дл., 0,5–1 мм шир.; зубцы чашечки очень короткие, практически незаметные. Подстолбия конические, 0,25–0,4 мм дл., 0,25–0,4 мм шир. Стилodium отогнутые на спинную сторону мерикарпиев, 0,6–0,75 мм дл. Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки, слегка сжатые с боков; ребра спинные и краевые равные между собой, килевидные с закругленной верхушкой. Экзокарп из мелких клеток. Комиссура узкая. Мезокарп в основном из паренхимных клеток. Секреторные каналы в ложбинках по 1–3, на комиссуральной стороне 2–4; одиночные реберные секреторные каналы заметны не в каждом ребре. Клетки эндокарпа смяты или из вытянутых в тангентальном направлении клеток. Клетки семенной кожуры довольно крупные. Эндосперм с

неглубокой двойной выемкой с комиссуральной стороны, зародыш с двумя семядолями (рис. 7В).

Хромосомные числа: $2n=18$ (Sharma, Ghosh, 1955, Cauwet-Marc & al., 1980), $2n=20, 40, 42, 44$ (Sharma, 1970, Hore, 1975).

Распространение: юго-восток Китая, Филиппины, Папуа-Новая Гвинея, Индонезия, Малайзия, Вьетнам, Лаос, Камбоджа, Таиланд, Бирма, Индия, Непал, Шри-Ланка, Бангладеш и Сингапур.

5.7 *Carum buriaticum* Turcz.

По результатам молекулярных исследований *C. buriaticum*, распространенный в Южной Сибири, Монголии и Китае (рис. 24), не обнаруживает близости к *Carum* s. str. и примыкает к группе геофильных зонтичных Средней Азии, включающей *Elaeosticta*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Mogoltavia*, *Oedibasis* и *Elwendia*, а также к негеофильным видам *Pyramidoptera* и *Schulzia*. Эта группировка подтверждается при анализе разных молекулярных маркеров (ядерных – ITS, ETS и хлоропластного – *psbA-trnH*) (рис. 14 – 19). *C. buriaticum* отличается от типового вида *C. carvi* по жизненной форме, наличию многочисленных оберток и оберточек, по числу секреторных канальцев в лепестках, форме подстолбия и среднему размеру комиссуры мерикарпия плода (табл. 2). Однако если сравнивать *C. buriaticum* с группой *Carum* s.str., то карпологические различия оказываются ограниченными только шириной комиссуры. Еще большие морфологические различия существуют между *C. buriaticum* и родами, оказавшимися наиболее близкими к нему согласно результатам анализа последовательностей ITS ядерДНК (табл. 3), причем различия с каждым родом иные (табл. 6). Вообще, клада, в состав которой входит *C. buriaticum* (рис. 14, рис. 15), (часть молекулярной «трибы» *Pyramidoptereae* Voiss. emend Downie) состоит из морфологически несходных таксонов и с морфологической и традиционно-таксономической точки зрения является сборной (табл. 6). Так, роды *Elaeosticta*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Mogoltavia*, *Oedibasis* и *Elwendia* имеют запасующие клубневидные подземные органы, *Schulzia* – перисторассеченные листочки оберток и оберточек, а *Pyramidoptera* – своеобразное строение плодов. 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.

Таблица 6. Таксономические признаки *Carum buriaticum*, *Elaeosticta*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Mogoltavia*, *Oedibasis*, *Elwendia*, *Schulzia* и *Pyromidoptera*

Таксоны Признаки	<i>Carum buriaticum</i>	<i>Elaeosticta</i>	<i>Galagania</i>	<i>Hyalolaena</i>	<i>Mogoltavia</i>
Жизненные формы	Поликарпические травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы
Подземные органы	Стержневой корень	Клубень	Клубень	Клубень	Клубень
Сегменты листа первого порядка	Сидячие	Сидячие	На черешочках	Сидячие	Сидячие
Листочки обертки	Цельные, линейные или продолговато-яйцевидные	Цельные, ланцетные или линейные	Цельные, ланцетные	Цельные, ланцетные или линейные	Цельные, ланцетные
Лепестки	Белые	Белые или желтые	Белые или желтые	Белые или желтые	Белые
Плоды	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии
Карпофор	Разделенный до основания	Разделенный до основания	Разделенный до основания	Разделенный до основания	Разделенный до основания
Мерикарпии	Несжатые со спинки	Несжатые со спинки	Сжатые со спинки	Сжатые со спинки	Сжатые со спинки
Ребра	Все равные, килевидные	Все равные, нитевидные	Спинные нитевидные, краевые короткокрыловидные	Все равные, килевидные или короткокрыловидные	Спинные нитевидные, краевые короткокрыловидные
Секреторные каналцы в мезокарпе	В ложбинках одиночные, на комиссуре – 2	По 3–6 в ложбинках, на комиссуре – 4–8 или циклические	Циклические	По 3–4 в ложбинках, на комиссуре – 6 или циклические	Циклические
Мезокарп	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток, в краевых ребрах есть клетки с одревесневшими оболочками с порами
Комиссура	Средняя	Узкая	Широкая	Широкая	Широкая

Продолжение таблицы 6

Таксоны Признаки	<i>Oedibasis</i>	<i>Elwendia</i>	<i>Schulzia</i>	<i>Pyromidoptera</i>
Жизненные формы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние травы	Поликарпические многолетние травы
Подземные органы	Клубень	Клубень	Стержневой корень	Стержневой корень
Сегменты листа первого порядка	Сидячие	На черешочках	Сидячие	Сидячие
Листочки обертки	Цельные, линейные	Цельные, нитевидные или отсутствуют	Перисторассеченные	Цельные, линейно-ланцетные
Лепестки	Белые	Белые	Белые	Белые
Плоды	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии	Распадаются на мерикарпии	Не распадаются на отдельные мерикарпии
Карпофор	Разделенный в	Разделенный до	Цельный или	Отсутствует

	верхней части	основания	разделенный в верхней части	
Мерикарпии	Сжатые со спинки	Несжатые со спинки	Несжатые со спинки	Несжатые со спинки
Ребра	Спинные нитевидные, краевые короткокрыловидные	Все равные, нитевидные или килевидные	Все равные, нитевидные	Все равные, крыловидные
Секреторные каналцы в мезокарпе	Циклические	В ложбинках одиночные, на комиссуре – 2	По 3–5 в ложбинках, на комиссуре – 4–10.	По 1–4 в ложбинках, на комиссуре – 2–4.
Мезокарп	В основном из неодревесневших паренхимных клеток, в краевых ребрах есть клетки с одревесневшими оболочками с порами	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	В основном из неодревесневших паренхимных клеток	Двуслойный: наружный слой из паренхимных клеток, внутренний из склеренхимных клеток
Комиссура	Широкая	Средняя или широкая	Узкая	Широкая

Carum buriaticum Turcz., 1844, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 17: 713.

≡ *Bunium buriaticum* (Turcz.) Drude, 1898, in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 8: 194.

Тип: Россия: «In pratis transbaicalensibus passim copiosae provenit [In campis transbaicalensibus], 1830, *Turczaninow*» (lectotypus LE!: выделен Виноградовой (2005); isotypi C, K!, M!).

= *Carum furcatum* H. Wolff, 1929, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 187.

Тип: Китай: «Shansi: Chieh hesiuh Distr., Mien-Shan, Sung-lin-miao, ca 800 m s.m., in prato arido, 18.06.1924, *H. Smith* 5838» (holotypus? lectotypus UPS; isotypi BM!, PE!, S).

= *Carum pseudoburiaticum* H. Wolff, 1930, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 302.

Тип: Китай: «Prov. Shansi: Chiao-chang distr.: Pa-shui-ko, in prato arenoso ad rivulem ca 1900 m s.m., 21.08.1924, *H. Smith* 7103» (holotypus? lectotypus UPS; isotypi BM!, PE!, S, TI!).

= *Carum inodorum* Siev. ex Pall., 1796, in Neue Nord. Beitr. 3: 229, nom. inval..

= *Carum curvatum* C.B. Clarke ex H. Wolff, 1929, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 183, 187.

Тип: Китай: «Tibet, Gyantse, fields, 18.06.1907, *Stewart*» (holotypus K!; isotypus CAL).

Многолетнее поликарпическое растение 40–80 см выс., с одноглавым или малоразветвленным каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 1–1,2 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, прямостоячие,

плотные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 2–5 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или в верхней части, с 4–8 листьями, при основании покрытые волокнистыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья на черешках, 3–8 см дл., с треугольно-удлиненным стеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Черешки с относительно широкой вогнутой адаксиальной стороной, плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 11, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 1Г). Листовые пластинки 7–12 см дл., 5–10 см шир., в очертании яйцевидные или продолговато-яйцевидные, трижды-перисторассеченные, с 5–7 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 2–6 см дл., 1–3 см шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 7–10 мм дл., 1–5 мм шир., линейные или обратнойцевидные с суженным основанием, цельные или надрезанные почти до середины или глубже, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, нижние на коротких черешках, верхние сидячие, с продолговато-яйцевидным влагалищем, с линейными или почти нитевидными конечными долями. Зонтики с 10–16 неравными лучами, 2–4 см дл. Обертка из 2–4 листочков 2–3 мм дл., линейных или продолговато-яйцевидных, по краю с белой каймой. Зонтики с 12–16 неравными цветоножками, 2–6 мм дл. Оберточка из 6–8 листочков, линейных или продолговато-яйцевидных с белым краем, равных половине длины цветоножек. Лепестки белые 1–1,2 мм дл., 0,8–1 мм шир., обратнойцевидные, в основании без ноготка, слегка суженные к низу, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с несколькими (7) заметными секреторными каналцами. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные или эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, яйцевидные, 2–3 мм дл. и 1–1,5 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки короткие, треугольные; подстолбия конические, 0,25–0,4 мм дл. и 0,3–0,5 мм шир.; стилодии 0,3–0,5 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4М). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура средняя, экзокарп заканчивается между дистальными концами краевых ребер и колонкой; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Под проводящими пучками расположены клетки с утолщенными одревесневшими пористыми оболочками. Ложбиночные секреторные каналцы одиночные, комиссуральных два; реберные

секреторные каналцы одиночные, мелкие. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, неодревесневших, смятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, хорошо заметные, иногда смятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 7Г, рис. 13А).

Хромосомные числа: $n = 11$ (Ростовцева, 1976; Chin & al., 1989)

Распространение: вид обладает южно-сибирско-центральноазиатским дизъюнктивным ареалом, встречается в России в Сибири (Алтай, Красноярский край, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл., Якутия), на севере Монголии (Хувсгел) и в Китае (Цинхай, Ганьсу, Хубэй, Хэнань, Цзилинь, Ляонин, Внутренняя Монголия, Шэньси, Шаньдун, Шаньси, Сычуань, Синьцзян-Уйгурский А.Р., Тибет) (рис. 24). Произрастает на суходольных, пойменных и горных лугах, на каменистых склонах в степях, как сорное в посевах, в лесах, в горах до 1500–3600 м.

5.8 *Carum heldreichii* Boiss., *Carum flexuosum* (Ten.) Nyman, *Carum meoides* (Griseb.) Halácsy и *Carum rupicola* Hartvig & Strid

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 деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS и далеко располагаются от группы *Carum* s. str. (рис. 14, рис.15). На деревьях, полученных по данным анализа участков ETS и *psbA-trnH*, виды *C. heldreichii*, *C. meoides* и *C. rupicola* объединяются в одну субкладу с высокой поддержкой (рис. 16 – 19).

Существуют разные точки зрения на таксономический статус *C. heldreichii*, *C. flexuosum* и *C. meoides*. Во Флоре Италии (Pignatelli, 1982) *C. flexuosum* рассматривается в составе *C. heldreichii*. Во «Flora Europaea» Tutin (1968) *C. meoides* приводится в качестве синонима *C. heldreichii*, тогда как в работе «Mountain Flora of Greece» (Hartvig, 1986) признается самостоятельность все трех видов. Полученные результаты сравнительно-морфологических исследований и молекулярные данные позволяют рассматривать *C. heldreichii*, *C. flexuosum* и *C. meoides* в качестве самостоятельных видов. По данным ITS яд-рДНК исследованные образцы *C. flexuosum* группируются с высоким уровнем поддержки в одну субкладу, сестринскую субкладу, включающей *C. heldreichii*, *C. meoides* и *C. rupicola* (рис. 14 – 15). В свою очередь *C. meoides* является сестринским по отношению к субкладу, включающей образцы *C. heldreichii*. *C.*

flexuosum встречается в горных регионах Италии и отличается от *C. heldreichii* и *C. meoides* жизненной формой, числом и длиной лучей зонтика, числом листочков обертки и оберточки. От *C. heldreichii* этот вид отличается также цветом лепестков, числом секреторных канальцев в ложбинках и отсутствием реберных секреторных канальцев в плодах. Представители вида *C. flexuosum* – это монокарпические растения, с зонтиками из 5–11 лучей 1–5 см длиной, оберткой из 4–6 листочков, желтоватыми или зеленовато-желтоватыми лепестками, с расположенными почти циклически секреторными канальцами в плодах. *C. heldreichii* распространен в Центральной Греции. Растения *C. heldreichii* поликарпические, с зонтиками с 2–6 лучами 0,4–2,5 см длиной, оберткой из 2–3 листочков, белыми лепестками, секреторными канальцами в ложбинках мерикарпиев по 1–3, на комиссуральной стороне с 4–6 канальцами и одиночными реберными секреторными канальцами. *C. meoides* встречается в Греции, Албании и Сербии. Его представители – это поликарпические растения с зонтиками из 3–6 лучей 0,4–3 см длиной, с оберткой из 2–4 листочков, желтоватыми лепестками, с расположенными почти циклически секреторными канальцами в плодах и одиночными реберными секреторными канальцами. *C. rupicola*, как уже говорилось выше, известный только из одной точки на юго-западе Турции, в районе Анталии, располагается в основании небольшой субклады, включающей помимо него *C. heldreichii* и *C. meoides*. Растения *C. rupicola* поликарпические, с зонтиками с 3–4 лучами 1–2 см длиной, оберткой из 2–4 листочков, белыми лепестками, секреторными канальцами в ложбинках мерикарпиев по 2–3, на комиссуральной стороне с 3–4 канальцами.

Все четыре вида, *C. heldreichii*, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola*, 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 (табл.2).

Полученные данные, особенно молекулярные, предполагают исключение этой группы видов из рода *Carum*.

5.8.1 *Carum flexuosum* (Ten.) Nyman, 1879, Consp. Fl. Eur. 2: 307, nom. illeg.

≡ *Sison flexuosum* Ten., 1824-1829, Prod. Fl. Nap. p. LXVII.

≡ *Meum carvifolium* Bertol., 1837, Fl. Ital. 3: 313

≡ *Bunium carvifolium* DC., 1830, Prodr. 4: 116.

≡ *Pimpinella carvifolia* Benth. et Hook.f., 1867, Gen. Pl. 1(3): 894.

Тип: Италия: «In pratis montium Aprutii Velino Monte Corno florone. Tenore» (syntypi MPU, K).

Многолетнее монокарпическое растение 15–37 см выс., с одноглавым каудексом, практически голое. Корневая система стержневая, корень 0,5–0,8 см в диаметре. Стебли в числе нескольких, восходящие или практически лежащие, заполненные или полые, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1,5–4 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или от основания, с 2–4 листьями, при основании покрытые волокнистыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках, 3–8 см дл., с продолговато-эллиптическими или продолговато-треугольными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5–7, их обкладка из клеток с одревесневшими оболочками, которые расположены с внешней стороны флоэмы; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 2А). Листовые пластинки 4–10 см дл., 1,2–4 см шир., в очертании продолговатые или продолговато-яйцевидные, трижды-перисторассеченные, с 7–11 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 6–20 мм дл., 5–15 мм шир., в очертании эллиптические или яйцевидные. Конечные сегменты 3–7 мм дл., 0,5–2 мм шир. линейные или обратнойцевидные, надрезанные до середины или почти до основания, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие или на черешках, с треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнойцевидные. Зонтики с 5–11 неравными лучами, 1–5 см дл. Обертка из 4–6, чаще из 5 листочков, 6–12 мм дл., с треугольной нижней частью пленчатой по краю, резко переходящей в удлиненную линейную зеленую часть. Зонтики с 8–15 цветоножками неравной длины, 2–4 мм дл. Обертка из 5–7 листочков, похожих на листочки обертки, равных цветоножкам или в половину их длины. Лепестки желтоватые или зеленовато-желтоватые, 0,8–1 мм дл., 0,7–1 мм шир., обратнойцевидные, в основании без ноготка, суженные к низу, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным до середины карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические или продолговато-яйцевидные, 4–5 мм дл. и 1,5–2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия конические, 0,5–0,6 мм дл. и 0,4–0,5 мм шир.; стилодии 0,5–0,7 мм дл., загнутые на спинную сторону

мерикарпиев (рис. 43). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток с желто-коричневым содержимым; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналы почти циклические, в ложбинках по 3–4; на комиссуральной стороне 4 канала; реберные секреторные каналы отсутствуют. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, со слегка одревесневшими оболочками; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 8Г, рис. 13Б).

Хромосомные числа: $n=10$ (Шнер, не опубликованные данные).

Распространение: вид имеет аппенинский ареал, распространен в Италии (Тоскана, Лигурия, Умбрия, Марке, Абруццо, Лацио, Кампания, Базиликата) (рис. 26). Эндемик Италии. Произрастает на известняках, на скалах, осыпях, пастбищах, на высоте 1500–2400 м.

5.8.2 *Carum heldreichii* Boiss., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 78.

Chamaescadium heldreichii Boiss., nom. inval., pro syn.

Тип: Греция: «In monte Parnasso, in regione alpinae usque ad cacumen. [In monte Parnasso pr. cacumen 08.08.1852. *Heldreich*]» (lectotypus GOET, designated as «type» by Wagenitz., at 1972 in GOET (barcode GOET011299); isolectotypi GOET011300, WAG WAG0004966 verified by Muller 1980)

Многолетнее поликарпическое растение 14–25 см выс., с малоразветвленным, компактным каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,4–0,8 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, практически гладкие, 0,7–1,2 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или выше, с 1–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках длиной 2–5 см, с удлинено-треугольными, полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5–7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками. Листовые пластинки 2–4 см

дл., 1–1,5 см шир., в очертании яйцевидные или продолговато-яйцевидные, дважды-перисторассеченные, с 4–5 сидячими или на очень коротеньких черешочках сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 4–8 мм дл., 4–7 мм шир., в очертании яйцевидные, обратнойцевидные или эллиптические. Конечные сегменты 3–5 мм дл., 0,5–2 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные почти до середины на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, на черешках или сидячие, с треугольным влагалищем, их конечные доли линейные. Зонтики с 2–6 неравными лучами, 0,4–2,5 см дл. Обертка из 2–3 листочков, 3–7 мм дл., 0,3–0,5 мм шир., линейных с пленчатым краем в нижней части. Зонтики с 8–12 цветоножками неравной длины, 1,5–3 мм дл. Оберточка из 3–5 листочков, линейно-ланцетных с белым краем или без него, равных цветоножкам или немного длиннее их. Лепестки белые, 0,7–1 мм дл., 0,6–1 мм шир., обратнойцевидные, в основании с коротким ноготком, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до середины карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические или продолговато-яйцевидные, 3,5–4,5 мм дл. и 0,8–1,2 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия конические, 0,45–0,6 мм дл. и 0,35–0,4 мм шир.; стилодии 0,4–0,6 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4И). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток с желто-коричневым содержимым или без него; проводящие пучки расположены близ основания, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках по 1–3; на комиссуральной стороне 4–6 каналцев; реберные секреторные каналцы одиночные, относительно крупные. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, смятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 8В).

Хромосомные числа: $n=10$; $2n = 20$ (Favarger, 1973; Franzen, Gustavson, 1983; Vareka & al., 1998)

Распространение: вид обладает южно-балканским ареалом, распространен в Центральной Греции (Фокида (горы Парнас, Гьона, Вардусья), Эвритания (горы Тимфростос)) (рис. 26). Эндемик Центральной Греции. Произрастает на известняках,

на гравии, камнях и скалах на альпийских лугах, часто на глинистой почве, на высоте 1700–2400 м.

5.8.3 *Carum meoides* (Griseb.) Halácsy, 1894, Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien. Math.-Naturwiss. Kl. 61: 240.

≡ *Silaus meoides* Griseb., 1843, Spicil. Fl. Rumel. 1: 362.

Тип: Греция: «In umbrosis montanis Macedoniae australis: copiose in fagetis m. Nidge alt. 3000'–4400'. *Grisebach 729*» (syntypi GOET, G-BOIS).

= *Carum rupestre* Boiss. et Heldr., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 79.

Тип: Греция: «In rupibus frigides region alpinae montis Kyllenes in declivitate septentrionali alt. 6500'. 06.07.1848. *Heldreich.*» (holotypus G-BOIS, isotypus BM).

= *Carum adamovicii* Halácsy, 1906, Oesterr. Bot. Z. 56: 211.

Тип: Греция: «Graecia, mt. Olympus Thessaliae. 26.07.1905. *Adamović 443.*» (holotypus WU).

Многолетнее поликарпическое растение 25–42 см выс., с разветвленным, рыхлым каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,2–0,4 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, с небольшой полостью, в сечении округлые, мелкобороздчатые, практически гладкие, 1–2 мм в диаметре, ветвящиеся от середины, с 2 – 3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Черешки с узкой вогнутой адаксиальной стороной, полые или плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5, их обкладка из клеток с одревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 2Г). Прикорневые листья голые, на черешках, 6–10 см дл., с удлинено-треугольными, продолговато-треугольными или продолговато-яйцевидными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Листовые пластинки 3–6,5 см дл., 2–3 см шир., в очертании яйцевидные или эллиптические, дважды-трижды-перисторассеченные, с 5–6 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 8–20 мм дл., 8–17 мм шир., в очертании обратнойцевидные или почти округлые. Конечные сегменты 3–15 мм дл., 0,5–3 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные почти до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с треугольным влагалищем, их конечные доли нитевидные. Зонтики с 3–6 неравными лучами, 0,4–3,2 см дл. Обертка из 2–4 листочков, 1–4 мм дл., 0,2–0,4 мм шир., линейных с пленчатым краем в нижней части. Зонтики с 4–7 цветоножками неравной длины, 0,7–1,7 мм дл.

Оберточка из 2–4 листочков, линейно-ланцетных с белым краем или без него, равных цветоножкам или немного короче их. Лепестки желтоватые, 0,5–0,7 мм дл., 0,3–0,5 мм шир., обратнойцевидные или почти округлые, в основании без ноготка, иногда слегка суженные к низу, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до середины карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические или продолговатые, 3,5–4,5 мм дл. и 0,6–1 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия конические, 0,4–0,5 мм дл. и 0,4–0,6 мм шир.; стилодии 0,4–0,5 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4К). Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания, компактные. Секреторные каналцы почти циклические, в ложбинках по 3–4; на комиссуральной стороне 4–7 каналцев; реберные секреторные каналцы отсутствуют. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, со слегка одревесневшими оболочками; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 8Д).

Хромосомные числа: $n=10$ (Шнер, не опубликованные данные).

Распространение: *C. meoides* имеет балканский ареал, распространен в Греции (Аттика, Центральная Греция (гора Тимфростос, горы Пиндос), Фессалия, Эпир, Западная Македония, Центральная Македония, Восточная Македония и Фракия, Пелопоннес (горы Килини, Хелмос), Кефалония), Албании (Гирокастра, Кулес, Шкодер), Македонии (Юго-западный регион, гора Галиции) и Сербии (Косово, Центральная Сербия) (рис. 26). Произрастает на горных, каменистых лугах, горных склонах в редколесье, на гравии, на богатых почвах, на высоте (750–)1300–2650 м.

5.8.4 *Carum rupicola* Hartvig & Strid, 1987, Bot. Jahrb. Syst. 108, 2-3: 302, fig. 1.

Тип: Турция: «С3 Antalya: Tantali Dag (С. 50 km SW Antalya) W side (ascent from the village of Yukari Beycik). Rocky slopes above timberline 2000 – 2350 m. Limestone, 17.07.1984, Gork, Hartvig & Strid 23604» (holotypus C; isotypi B!, C, E!, EGE, G).

Многолетние поликарпические растения 8–18 см выс., голые, с малоразветвленным, компактным каудексом. Корневая система стержневая, корень до 0,7 см в диаметре. Стебли в числе нескольких, восходящие или лежащие, мелкобороздчатые, до 2 мм в диаметре, ветвящиеся от середины, с 2–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми или волокнистыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках, 1,5–5 см дл., с удлинненно-треугольным полустеблеобъемлющим влагалищем. Листовые пластинки 2–4 см дл., 1–1,5 см шир., в очертании продолговато-яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 5–7 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 3,5–7 мм дл., 3–5 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 1,4–3,5 мм дл., 0,7–2 мм шир., линейные или обратнояйцевидные, цельные или надрезанные до середины, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые сидячие, с удлинненно-треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнояйцевидные. Верхние листья с редуцированной листовой пластинкой. Зонтики с 3–4 неравными лучами, 1,2–1,7 см дл. Обертка из 2–4 листочков, 3–5 мм дл., яйцевидных или почти линейных. Зонтики с 4–10 цветоножками неравной длины, 3–4 мм дл. Оберточка из 2–4 листочков, яйцевидных, равных цветоножкам или половине их длины. Лепестки белые, до 0,7 мм дл., 0,7–1 мм шир., обратнояйцевидные, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные или эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 2,5–3,5 мм дл. и 0,8–1 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия узкоконические, 0,5–0,7 мм дл. и 0,25–0,4 мм шир.; стилодии 0,6 – 0,8 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки, слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток, все клетки смятые; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках по 2–3; на комиссуральной стороне 3–4 каналца; реберные секреторные каналцы отсутствуют. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, со слегка одревесневшими утолщенными оболочками; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, хорошо заметны; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский (рис. 8Е, рис. 13Б).

Хромосомные числа: не определены

Распространение: *C. rupicola* известен из одной точки на юго-западе Турции в районе Анталии. Произрастает в щелях вертикальных известковых скал, расщелинах в верхней границе распространения леса, на высоте 2000–2350 м.

5.9 *Carum appianum* (Viv.) Grande и *Carum graecum* Boiss. & Heldr.

Сложная картина наблюдается во взаимоотношении видов *C. appianum* и *C. graecum*, которые на молекулярных деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS, формируют самостоятельную кладу (рис. 14 – 15). Тот факт, что эти виды сблизилась по молекулярным данным, подтверждается и морфологическими признаками. Так, *C. appianum* 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 подтолбьями и циклическими секреторными каналцами в плодах (табл. 2). Некоторые авторы даже предлагали объединить эти виды в один (Tutin, 1968). Однако различия по числу секреторных каналцев в лепестках, числу листочков обертки, длине лучей зонтика, длине и форме подтолбьев свидетельствуют в пользу признания самостоятельности обоих видов. *C. appianum* имеет балканско-апеннинский дизъюнктивный ареал, распространен на северо-западе Италии и на севере и северо-востоке Греции, в Болгарии и Сербии. *C. graecum* встречается только на территории Греции (рис. 25). В пределах этих видов Hartvig (1986) выделил несколько подвигов, которые в основном отличаются географической приуроченностью. Типовой подвид *C. appianum* subsp. *appianum* распространен на северо-западе Италии, *C. appianum* subsp. *palmatum* встречается на северо-востоке Греции и в Болгарии, а *C. appianum* subsp. *bulgaricum* на севере Греции, в Македонии и Болгарии. Согласно литературным данным, выявляемые подвиды отличаются длиной конечных долей листа. В пределах *C. graecum* описано два подвида, *C. graecum* subsp. *graecum* и *C. graecum* subsp. *serpentinicum*. По литературным данным эти подвиды различаются числом листочков обертки и длиной лучей зонтика. У *C. graecum* subsp. *graecum* количество оберток больше, а лучи зонтика короче, чем у *C. graecum* subsp. *serpentinicum*. Также эти подвиды различаются экологической приуроченностью, произрастая на разных субстратах. Так, *C. graecum* subsp. *graecum* произрастает только на известняках, в то время как *C. graecum* subsp. *serpentinicum* произрастает главным образом на офиолитических субстратах и редко на известняках. Молекулярные данные (ITS ядр-рДНК) свидетельствуют о сильной обособленности итальянского подвида *C. appianum*

subsp. *arriuanum* от балканских популяций *C. arriuanum* и *C. graecum* (рис. 14, 15). Балканские популяции *C. arriuanum* и *C. graecum* формируют высоко поддержанную кладу, в пределах которой выделяется небольшая субклада, включающая подвид *C. graecum* subsp. *serpentinicum* и один образец *C. graecum* subsp. *graecum*. Однако другой образец *C. graecum* subsp. *graecum* объединяется с *C. arriuanum* subsp. *bulgaricum* и *C. arriuanum* subsp. *palmatum*, но взаимосвязи между ними не установлены. В целом, молекулярные данные по комплексу видов *C. arriuanum* - *C. graecum* больше согласуются с географическим распространением, чем с морфологическими признаками. Следуя молекулярным данным, можно было бы признать, что *C. arriuanum* s. str. произрастает только на севере Италии. Балканские подвиды *C. arriuanum* можно было бы объединить с *C. graecum*. Однако, морфологически будет трудно охарактеризовать эту группу, так как балканские подвиды *C. arriuanum* по морфологическим признакам более сходны с *C. arriuanum* subsp. *arriuanum*, чем с *C. graecum*. Еще одним неожиданным результатом стало то, что в кладу с *C. arriuanum* и *C. graecum* попадают виды средиземноморского рода *Scaligeria* (рис. 14, 15). На деревьях, полученных по данным анализа участков ETS и *psbA-trnH*, *C. graecum* объединяется с *Scaligeria napiformis* в одну кладу (рис. 16 – 19). Виды рода *Scaligeria* морфологически значительно отличается от *C. arriuanum* и *C. graecum* (табл. 7). Представители *Scaligeria* – геофильные монокарпические или поликарпические растения с клубневидноутолщенными подземными органами, имеющие плоды с невыступающими ребрами, с хорошо заметными зубцами чашечки, с длинными стилодиями, с 3–5 секреторными каналцами в каждой ложбинке и эндоспермом на поперечном срезе с глубокой выемкой. *S. napiformis* имеет зародыш с одной семядолей. Таким образом, в настоящее время сложно сделать какие-либо таксономические выводы, касающиеся *C. arriuanum* и *C. graecum*. Для этого необходимы дополнительные исследования с вовлечением других молекулярных маркеров, а также поиск новых таксономически значимых для этой группы признаков.

Таблица 7. Таксономические признаки *Carum arriuanum*, *Carum graecum*, *Scaligeria napiformis*, *Scaligeria moreana*

Таксоны Признаки	<i>Carum arriuanum</i>	<i>Carum graecum</i>	<i>Scaligeria napiformis</i>	<i>Scaligeria moreana</i>
Жизненные формы	Поликарпические травы	Поликарпические травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы	Монокарпические многолетние эфемероидные травы
Подземные органы	Разветвленный каудекс,	Разветвленный каудекс,	Клубень	Клубень

	переходящий в стержневой корень	переходящий в стержневой корень		
Сегменты листа первого порядка	Сидячие	Сидячие	На черешочках	На черешочках
Число секреторных канальцев в лепестках	1	3–7	1	6–7
Секреторные канальцы в мезокарпе	Почти циклические	Циклические	По 3–5 в ложбинках, на комиссуре – 2	По 3–5 в ложбинках, на комиссуре – 2
Форма эндосперма с комиссуральной стороны	Почти плоский или с двумя неглубокими выемками	Плоский или с неглубокой выемкой	С глубокой и широкой выемкой	С глубокой и широкой выемкой
Число семядолей	2	2	1	2

5.9.1 *Carum appuanum* (Viv.) Grande, 1914, Bull. Orto Bot. Regia Univ. Napoli 4: 166.

≡ *Selinum appuanum* Viv., 1802, Elench. Pl.: 32.

≡ *Selinum rigidulum* Viv., 1804, в Ann. Bot. (Genoa) 1(2): 164. nom. illeg.

≡ *Carum rigidulum* (Viv.) W. D. J. Koch ex DC., 1830, Prodr. 4: 115, nom. illeg.

≡ *Meum rigidulum* (Viv.) Bertol., 1837, Fl. Ital. 3: 314, nom. illeg.

≡ *Bunium rigidulum* (Viv.) CarneI, 1862, Prodr. Fl. Tosc.: 272. nom. illeg.

≡ *Apium rigidulum* (Viv.) Caruel, 1889, в Parlatores, Fl. Ital. 8: 434. nom. illeg.

Тип: Италия: «Apuan Alps, Pian della 'Fidba, 4 Jun 1990, N. Bechi» (neotypus designated by Bechi & Garbari (1994) – PI).

Многолетнее поликарпическое растение 30–54 см выс., голое, с разветвленным, рыхлым подземным каудексом. Корневая система стержневая, корень 0,15–0,4 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе двух, прямостоячие, заполненные или с небольшими полостями, в сечении округлые, мелкобороздчатые, практически гладкие, 1–1,5 мм в диаметре, ветвящиеся от середины и выше, с 2–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках 2–10 см дл., с удлинено-треугольными или продолговато-треугольными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с относительно широкой вогнутой адаксиальной стороной, плотные или полые, с периферическими проводящими пучками в числе 7–8, их обкладка из клеток с одревесневшими оболочками, которые расположены с внешней стороны флоэмы; клетки колленхимы колонок с одревесневшими оболочками (рис. 2B). Листовые пластинки 5–15 см дл., 1,5–4 см шир., в очертании продолговато-эллиптические или продолговатые, дважды-трижды-перисторассеченные, с 7–14 сидячими сегментами.

Сегменты первого порядка перисторассеченные 10–25 мм дл., 6–15 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 3–10 мм дл., 0,4–2 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные на 1/3 или почти до середины, на верхушке заостренные, с коротким шипиком. Стеблевые листья однажды-дважды-рассеченные, сидячие, с продолговатым влагалищем, их конечные доли линейные. Самые верхние стеблевые листья редуцированные, часто состоящие из одного линейного листочка. Зонтики с 4–7 неравными лучами, 1,5–4 см дл. Обертка из одного линейного листочка с пленчатым краем, 5–10 мм дл., 0,25–1 мм шир. Зонтики с 14–17 неравными цветоножками, 0,3–0,7 мм дл. Оберточка из 5–8 листочков, линейно-ланцетных или эллиптических с пленчатым краем, равных цветоножкам или немного короче их. Лепестки белые 0,6–1 мм дл., 0,5–0,6 мм шир., обратнойцевидные или почти округлые, в основании с небольшим ноготком или суженные к низу, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные или эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, яйцевидные или эллиптические, 2,5 мм дл. и 1–1,5 мм шир., с первичными ребрами. Ребра коротко-крыловидные или килевидные, прямые или слегка волнистые и ровные по краю; спинные немного короче краевых. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие, почти незаметные; подстолбия узкоконические, 0,5–0,6 мм дл. и 0,25–0,35 мм шир.; стилодии 0,6–1 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4E). Мерикарпии на поперечном срезе сжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные каналцы почти циклические, в ложбинках по 4–6; на комиссуральной стороне 7–9 каналцев. Реберные секреторные каналцы одиночные, относительно крупные. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, неодревесневших, иногда смятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне с двумя неглубокими выемками; зародыш с двумя семядолями (рис. 8A).

Хромосомные числа: $n = 11$, $2n = 20–22$ (Schulz-Gaebel, 1930; Garbari, 1970; Peev, Andreev, 1978; Capineri et al., 1978; Strid, Andersson, 1985; Strid, 1986), $2n = 20–22$ (Strid, Franzen, 1981). В работе Garbari (1970) описан кариотип вида.

Распространение: *C. appianum* обладает аппенинско-балканским дизъюнктивным ареалом, встречается на севере и северо-востоке Греции (Центральная Македония, Восточная Македония и Фракия), а также в Болгарии (горы Пирин, Родопы, Стара Планина), Сербии (Борский округ, Нишавский округ, горы Сува Планина) и на северо-западе Италии (Тоскана, Апуанские Альпы) (рис.25). Произрастает на известняке на скалистых склонах, лугах и пастбищах, в редколесье, на высоте 700–2100 м.

5.9.2 *Carum graecum* Boiss. & Heldr., 1846, Diagn. Pl. Orient. ser. 1, 6: 58.

Тип: Греция: «in regionibus excelsioribus Taygeti, loco Megali Zonarion. 02 – 08.1844. *Heldreich*» (syntypus G-BOIS?); «in monte Oetâ Thessaliae, 1842. *Spruner*». (syntypus G-BOIS?).

Многолетнее поликарпическое растение 25–53 см выс., с малоразветвленным, компактным каудексом. Все растение голое. Корневая система стержневая, корень 0,7–1 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, практически гладкие, 1,2–2 мм в диаметре, ветвящиеся от середины и почти от основания, с 2–4 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках, 2–6 см дл., с удлинненно-треугольными, полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с широкой почти плоской адаксиальной стороной, полые, с периферическими проводящими пучками в числе 5–7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с одревесневшими оболочками (рис. 2Б). Листовые пластинки 4–8,5 см дл., 1,5–4 см шир., в очертании эллиптические, продолговато-эллиптические или продолговато-яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 6–11 сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 6–20 мм дл., 7–20 мм шир., в очертании яйцевидные, эллиптические или почти округлые. Конечные сегменты 3–8 мм дл., 0,5–1,5 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные почти до середины, на верхушке заостренные. Стеблевые листья похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с треугольным влагалищем, их конечные доли линейные. Зонтики с 5–7 неравными лучами, 0,6–1,7 см дл. Обертка из 1–4 листочков, 3–5 мм дл., 0,3–0,5 мм шир., линейных с пленчатым краем. Зонтики с 7–20 цветоножками неравной длины, 0,5–2 мм дл. Оберточка из 6–8 листочков, ланцетных с белым краем, равных цветоножкам или немного короче их. Лепестки белые, 1–1,5 мм дл., 0,5–1 мм шир., обратнойцевидные или почти округлые, в

основании с коротким ноготком, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с несколькими (3–5, 7) заметными секреторными канальцами. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 3–4 мм дл. и 1–1,5 мм шир., с первичными ребрами. Ребра коротко-крыловидные, прямые или слегка волнистые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки очень короткие, почти незаметные; подстолбия конические, 0,35–0,5 мм дл. и 0,3–0,4 мм шир.; стилодии 0,75–1 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4Ж). Мерикарпии на поперечном срезе слегка сжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток со слегка утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания или в средней части ребер, компактные. Секреторные канальцы циклические; реберные секреторные канальцы одиночные, относительно крупные. Секреторные канальцы септированные. Эндокарп из длинных прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении, неодревесневших; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные; эндосперм на комиссуральной стороне плоский или с неглубокими выемкой; зародыш с двумя семядолями (рис. 8Б).

Хромосомные числа: $n=11$, $2n=22$ (Шнер, не опубликованные данные не опубликованные данные, Garbari, 1970).

Распространение: *C. graecum* обладает южно-балканским ареалом, распространен в Греции (Аттика, Центральная Греция, Фессалия, Эпир и Западная Македония, о. Эвбея, Пелопоннес) и Албании (Влёра) (рис.25). Произрастает на известняках и офиолитах, в горных щелях, на скалах, гравии, на лугах, по редколесьям, на высоте 1300–2500 м.

5.10 *Carum atlanticum* (Coss.) Litard & Maire

C. atlanticum, встречающийся в горах Высокого Атласа в Марокко, в составе клады В на деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS (рис. 14, рис. 15), формирует самостоятельную линию эволюции и не группируется с другими таксонами. *C. atlanticum* значительно отличается от группы видов *Carum* s. str. по морфологическим признакам, а особенно по карпологическим признакам. У *C. atlanticum* цветки с желтоватыми лепестками, плоды с короткими стилодиями и с сильно утолщенными ребрами, мезокарп практически целиком состоит из паренхимных клеток с одревесневшими оболочками с порами (табл. 2). Согласно полученным данным молекулярного и морфологического анализов *C. atlanticum*

следует исключить из рода *Carum*. Для установления таксономического положения этого вида потребуются дополнительные исследования, захватывающие большие наборы видов, изучение которых не входило в задачи данной диссертации.

Carum atlanticum (Coss.) Litard & Maire, 1928, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 19: 49.

≡ *Meum atlanticum* Coss., 1875, Bull. Soc. Bot. France 22: 59.

Тип: Марокко: «Djebel Ouensa, Montagne au Sud-Ouest de la ville de Maroc. 20.06.1875. *Ibrahim*» (syntypus MPU); «Djebel Ouensa, Montagne au Sud-Ouest de la ville de Maroc. 1876. *Ibrahim*» (syntypi MPU, JE); «M. Grand Atlas : Djebel Ghat à l'Est de Demnat. 04.08.1879. *Ibrahim* » (syntypus MPU); «Grand Atlas, Ourika: Tizi-Tachdirt. 3200 m. 11.07.1921. *Maire* » (syntypus MPU); «M. Grand Atlas, Reraya: Tizi-n-Tagherat. 3200-3400 m. 21.07.1922. *Maire* » (syntypus MPU); «In Atlantis Majoris valle Reraya : in rupibus porphyricis montis Ouaraout supra Arround. 2500 m. 24.07.1924. *Maire* .» (syntypus MPU); «In Atlantis Majoris monte Anremer: infra rupes calcareas. 3000 m. 27.07.1926. *Maire* » (syntypus MPU).

Многолетнее поликарпическое растение 5–20 см выс., голое, с малоразветвленным, компактный каудексом. Корневая система стержневая, корень 0,4–1,3 см в диаметре. Стебли одиночные или в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 0,4–2 мм в диаметре, неветвящиеся или ветвящиеся от середины или почти от основания, с 1–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках 0,7–6,5 см дл., с удлинненно-треугольным полустеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Черешки с широкой почти плоской адаксиальной стороной, полые, с периферическими проводящими пучками в числе 5, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 2Д). Листовые пластинки 2–9 см дл., 0,6–2 см шир., в очертании продолговато-эллиптические, дважды-трижды-перисторассеченные, с 6–10 сидячими или на очень коротких черешочках сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 4–15 мм дл., 4–8 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 1,5–6 мм дл., 0,8–3 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные до середины, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые сидячие, с удлинненно-треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнойцевидные. Верхние листья с редуцированной листовой пластинкой. Зонтики с 2–9 неравными лучами 0,5–5,5 см дл. Обертка из 2–7 листочков, 1,5–6 мм дл.,

яйцевидных, продолговато-яйцевидных с заостренным концом или продолговато-треугольных с пленчатым белым краем. Зонтички с 4–12 неравными цветоножками, 1–5 мм дл. Оберточка из 2–6 листочков, продолговато-яйцевидных с заостренным концом или продолговато-треугольных с пленчатым белым краем, равных примерно половине длины цветоножек. Лепестки желтоватые, их загнутая верхушка и край могут быть пурпурными, 0,4–0,6 мм дл., 0,5–0,7 мм шир., почти округлые или обратнойцевидные, в основании без ноготка, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, эллиптические, с разделенным до основания карпофором. Мерикарпии однородные, эллиптические, 2,75–3,5 мм дл. и 1,1–1,3 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, утолщенные, прямые. Мерикарпии голые; зубцы чашечки отсутствуют; подстолбия низкокониические, 0,37–0,5 мм длиной и 0,6–0,75 мм шириной; стилодии короткие, 0,15 – 0,37 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4Л). Мерикарпии на поперечном срезе слегка сжатые с боков. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует. В ребрах клетки мезокарпа паренхимные со слегка одревесневшими оболочками с порами, в ложбинках – неодревесневшие паренхимные клетки. Проводящие пучки расположены ближе к верхней части ребер, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне каналцев два; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Комиссуральные секреторные каналцы септированные. Эндокарп из вытянутых в тангентальном направлении клеток, довольно крупных, несмятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, несмятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 9).

Хромосомные числа: $n=11$ (Quézel, 1957; Humphries et al., 1978); $2n=22$ (Шнер, не опубликованные данные).

Распространение: *C. atlanticum* имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа (рис. 27). Эндемик Марокко. Произрастает на гранит-порфировых породах, на скалах, в расщелинах, на высоте 2500–3500 м.

5.11 *Carum jahandiezii* Litard & Maire и *Carum lacuum* Emb.

Два марокканских вида, *C. jahandiezii* и *C. lacuum*, на молекулярных деревьях, полученных нами в результате анализа последовательностей ITS, далеко располагаются от группы *Carum* s. str. и оказываются в кладе E вместе с таксонами родственными

Petroselinum, *Ammi* и *Foeniculum* (рис. 14, рис. 15). От видов *Carum* s. str. они отличаются карпофором, разделенным только в верхней части; короткими стилодиями и числом секреторных канальцев в ложбинках (3–4) (рис.4, рис.7Д, рис.7Е). При этом эти виды морфологически мало отличаются друг от друга, что подтверждается и молекулярными данными. Они группируются в одной субкладе с хорошим уровнем поддержки (рис.14, рис. 15). Отличаются они географической приуроченностью, встречаются на разных хребтах Атласа. *C. jahandiezii* встречается в горах Среднего Атласа, *C. lacium* – Высокого Атласа. Полученные данные сравнительно-морфологического и молекулярно-филогенетического анализов, предполагают исключение этой группы видов из рода *Carum*.

5.11.1 *Carum jahandiezii* Litard & Maire, 1925, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N., 16: 72.

Тип: Марокко: «In Atlante Medio prope oppidum Timhadit : Kheneg Merzoul in pascuis humidis secus amnem Guigou, solo calcareo. 02.08.1924. 1900 m. *Maire* .» (syntypus MPU); «Moyen Atlas: Kheneg Merzoul, bords du Guigou, 1924.1900 m. *Jahandiez*.» (syntypus G); «In Atlante Medio prope oppidum Bekrit : in pascuis humidis montis Hayan, ad fontes, solo calcareo. 07.08.1924. 2300-2350 m. *Maire* » (syntypus MPU); «In Atlante medio prope oppidum Bekrit : in pascuis humidis vallis Senoual, solo calcareo 05.08.1924. 1800 m. *Maire*.» (syntypus MPU).

Многолетнее поликарпическое растение 3–30 см выс., практически голое, с малоразветвленным, компактным каудексом. Корневая система стержневая, корень 0,4–0,8 см в диаметре. Стебли в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1–3 мм в диаметре, ветвящиеся от середины или от основания, с 2–4 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках 0,6–8 см дл., с продолговато-эллиптическим или продолговато-треугольными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с широкой почти плоской или вогнутой адаксиальной стороной, плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 5–7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 2Е). Листовые пластинки 1,5–11 см дл., 0,6–4 см шир., в очертании продолговатые или продолговато-эллиптические, дважды-трижды-перисторассеченные, с 5–8 на коротких черешочках сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 3–20 мм дл., 2–15 мм шир., в очертании эллиптические или яйцевидные. Конечные сегменты 1–7 мм дл., 0,4–1,5 мм шир., линейные или обратнояйцевидные, цельные или надрезанные до

середины или почти до основания, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые сидячие, с продолговато-треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнояйцевидные. Зонтики с 3–6 неравными лучами, 0,4–2,5 см дл. Обертка из 1 листочка или отсутствует, 1–4 мм дл., продолговато-яйцевидного с заостренным концом или продолговато-треугольного с пленчатым белым краем. Зонтики с 3–9 цветоножками неравной длины, 1–4,5 мм дл. Оберточка из 2–4 листочков, линейных, по краю с короткими шипиками, равных примерно половине длины цветоножек или короче их. Лепестки белые, иногда пурпурные в верхней части, 0,6–1 мм дл., 0,45–0,75 мм шир., эллиптические или яйцевидные, в основании без ноготка, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным только в верхней части карпофором. Мерикарпии однородные, яйцевидные, 2,75–3,5 мм дл. и 1,1–1,85 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки короткие, треугольные или практически незаметные; подстолбия низкокониические, 0,25–0,38 мм дл. и 0,38–0,4 мм шир.; стилодии 0,38–0,5 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 4Н). Мерикарпии на поперечном срезе сжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания ребер, компактные. Над эндокарпом есть 1–2 слоя одревесневших клеток, особенно они заметны в краевых ребрах и на комиссуре. Секреторные каналцы в ложбинках по 3; на комиссуральной стороне 4 каналца; реберные секреторные каналцы отсутствуют или одиночные в краевых ребрах. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные или несептированные. Эндокарп из вытянутых в тангентальном направлении клеток, несмятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, несмятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский или с неглубокой двойной выемкой; зародыш с двумя семядолями (рис. 7Д).

Хромосомные числа: $n=11$; $2n=22$ (Шнер, не опубликованные данные).

Распространение: *C. jahandiezii* имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в центральной части Среднего Атласа (рис.27). Эндемик Марокко. Произрастает на сырых лугах, пастбищах, на высоте 1800–2350 м.

5.11.2 *Carum lacuum* Emb., 1935, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc 15: 209.

Тип: Марокко: «Plateau des lacs : Pâturages humides le long des Torrents à Imilchil, 2250 m. 10.07.1934. *Emberger* » (holotypus RAB, isotypus MPU).

Многолетнее поликарпическое растение 3–30 см выс., с малоразветвленным, компактным каудексом. Все растение практически голое. Корневая система стержневая, корень 0,3–1 см в диаметре. Стебли в числе нескольких, восходящие или прямостоячие, заполненные, в сечении округлые, мелкобороздчатые, 1–4 мм в диаметре, ветвящиеся от середины, с 2–3 листьями, при основании покрытые пленчатыми остатками влагалищ отмерших листьев. Прикорневые листья голые, на черешках 0,6–11 см дл., с продолговато-треугольными или яйцевидными полустеблеобъемлющими влагалищами с пленчатым краем. Черешки с широкой почти плоской адаксиальной стороной, плотные, с периферическими проводящими пучками в числе 7, их обкладка из клеток с неодревесневшими оболочками; клетки колленхимы колонок с неодревесневшими оболочками (рис. 2Ж). Листовые пластинки 1–15 см дл., 0,6–4 см шир., в очертании эллиптические или продолговато-эллиптические, дважды-трижды-перисторассеченные, с 4–8 на коротких черешочках или сидячими сегментами. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 4–20 мм дл., 4–15 мм шир., в очертании яйцевидные или округло-яйцевидные. Конечные сегменты 1–7 мм дл., 0,2–1 мм шир., линейные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные до середины, на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые на черешке или сидячие, с продолговато-треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнойцевидные. Зонтики с 4–8 неравными лучами, 0,4–3 см дл. Обертка из 1–2 листочков или отсутствует, 2–4 мм дл., продолговато-яйцевидных с заостренным концом или почти линейных с пленчатым белым краем. Зонтики с 4 – 8 цветоножками неравной длины, 0,5–2,5 мм дл. Оберточка из 1–3 листочков, линейных, по краю с короткими шипиками, равных примерно половине длины цветоножек или короче их. Лепестки белые, иногда пурпурные в верхней части, 0,6–0,8 мм дл., 0,5–0,8 мм шир., эллиптические или яйцевидные, в основании без ноготка, с верхушкой загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, распадающиеся на мерикарпии, яйцевидные, с разделенным только в верхней части карпофором. Мерикарпии однородные, яйцевидные, 2,75–3,25 мм дл. и 1,25–1,6 мм шир., с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные, прямые и ровные по краю. Мерикарпии голые; зубцы чашечки короткие, треугольные; подстолбия низкоконические, 0,25–0,38 мм дл. и 0,35–0,4 мм шир.; стилодии короткие 0,32–0,5 мм дл., загнутые на спинную сторону мерикарпиев (рис. 40). Мерикарпии на поперечном срезе сжатые с боков. Экзокарп из

мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; гипэндокарп отсутствует; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; проводящие пучки расположены близ основания ребер, компактные. Над эндокарпом есть 1–2 слоя одревесневших клеток с порами. Секреторные каналцы в ложбинках по 3; на комиссуральной стороне 3–4 каналца; реберные секреторные каналцы одиночные. Ложбиночные и комиссуральные секреторные каналцы септированные или несептированные. Эндокарп из вытянутых в тангентальном направлении клеток, несмятых; кристаллы в перикарпе отсутствуют. Клетки семенной кожуры крупные, несмятые; эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский; зародыш с двумя семядолями (рис. 7Е).

Хромосомные числа: $n=11$; $2n=22$ (Шнер, не опубликованные данные).

Распространение: *C. lasium* имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа, известен из двух пунктов плато де Лакс между Имильшиле и озером Тислит (рис.27). Эндемик Марокко. Произрастает на сырых лугах, пастбищах, на высоте 2300 м.

5.12 *C. iminouakense* Quezel u *C. proliferum* Maire

Согласно данным сравнительно-морфологического анализа 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.

5.12.1 *Carum iminouakense* Quezel, 1953, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 44: 200.

Тип: Марокко: «M'Goun: Imi n-Ouaka 2000 m Rochers. 01.07.1952. *Quézel*, 1545» (holotypus RAB, isotypus MPU).

Двулетнее монокарпическое растение 30–40 см выс. Все растение голое. Главный стебель очень короткий, одиночный, оканчивающийся крупным центральным зонтиком. Боковые зонтики на прямых или приподнимающихся стеблях, превышающих лучи центрального зонтика. Прикорневые листья голые, на черешках, 4–7 см дл., с треугольным влагалищем с пленчатым краем. Листовые пластинки до 20 см дл., до 14 см шир., в очертании ланцетные или продолговато-яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 5–8 парами сегментов на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 34–72 мм дл., 18–39 мм шир., в очертании яйцевидные или эллиптические. Конечные сегменты 15–28 мм дл., 4–8 мм шир., ланцетные, или обратнойяйцевидные, цельные или надрезанные до середины, на

верхушке заостренные. Стеблевые листья боковых побегов похожи на прикорневые, но с уменьшенными пластинками, сидячие, с удлинено-треугольным влагалищем. Центральный зонтик с 25–40 неравными лучами, 9–30 см дл. Боковые зонтики с 16–20 неравными лучами, 5–10 дл. Обертка из 5–6 нитевидных листочков. Зонтики с 20–30 цветоножками неравной длины. Оберточки из 8–10 нитевидных листочков. Лепестки белые или пурпурные, обратнояйцевидные или почти округлые, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, незрелые, эллиптические или яйцевидные, голые. Мерикарпии однородные, эллиптические, с первичными ребрами; зубцы чашечки заметные, треугольные; подстолбия конические; стилодии загнутые на спинную сторону мерикарпиев.

Хромосомные числа: не определены.

Распространение: *C. iminouakense* имеет западно-североафриканский ареал, известен из одной точки в Марокко, в горах Высокого Атласа в окрестностях деревни Ими-н-Оуакка (рис.27). Эндмик Марокко. Произрастает на известковых породах, на скалах, на высоте 2000 м.

5.12.2 *Carum proliferum* Maire, 1923, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 14: 146.

Тип: Марокко: «Grand Atlas, Ourika: Djebel Tachdirt, rochers porphyrique. 3500m. 12.07.1921, Maire » (syntypus MPU); «Grand Atlas, Ourika: Tizi n Tachdirt, rocailles porphyriques. 3200 m. 26.07.1922, Maire » (syntypi MPU, P, RAB).

Двулетнее монокарпическое растение 15–20 см выс. Все растение голое. Корень стержневой, утолщенный, до 1,3 см в диаметре. Главный стебель очень короткий, одиночный, оканчивающийся крупным центральным зонтиком. Боковые зонтики на лежащих стеблях. Прикорневые листья голые, на черешках, 3–8 см дл., с треугольным влагалищем с пленчатым краем. Листовые пластинки 4,5–9 см дл., 1,4–2,5 см шир., в очертании ланцетные или продолговато-яйцевидные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 3–6 парами сегментов на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 5–13 мм дл., 5–16 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 4–6 мм дл., 0,8–2 мм шир., ланцетные, или обратнояйцевидные, цельные или надрезанные до середины, на верхушке заостренные. Центральный зонтик с 20–30 неравными лучами, 5–20 см дл. Боковые зонтики с 6–10 неравными лучами. Обертка из 1–2 листочков. Зонтики с 14–20 цветоножками неравной длины, 1,5–2 мм длины. Оберточки из 8–10 нитевидных листочков. Лепестки белые, редко пурпурные, 0,5–0,7 мм дл., 0,4–0,6 мм шир., обратнояйцевидные или эллиптические, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды,

распадающиеся на мерикарпии, с первичными ребрами. Все ребра равные, килевидные. Мерикарпии голые; зубцы чашечки заметные, треугольные; подстолбия конические; стилодии загнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии на поперечном срезе несжатые со спинки. Экзокарп из мелких клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, комиссура узкая; мезокарп в основном из неодревесневших паренхимных клеток; над эндокарпом имеется слой одревесневших клеток; проводящие пучки расположены близ основания, компактные. Секреторные каналцы в ложбинках одиночные; на комиссуральной стороне два каналца; реберные секреторные каналцы одиночные, мелкие. Эндосперм на комиссуральной стороне почти плоский. Внутреннее строение плода описано согласно фотографии из работы El Alaoui-Faris (2005).

Хромосомные числа: $n=11$ (Quézel, 1957).

Распространение: *C. proliferum* имеет западно-североафриканский ареал, встречается в Марокко, в горах Высокого Атласа (рис. 27). Эндемик Марокко. Произрастает на гранит-порфировых породах, на пастбищах, скалах, на высоте 3100–3500 м.

5.13 *Carum asinorum* Litard & Maire

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

Carum asinorum Litard & Maire, 1930, Contrib. Etude Fl. Grand Atlas (Arch. Sc. Maroc), Fasc. 2: 4.

Тип: Марокко: «In Atlantis Majoris ditione Glaoua: in scaturiginosis montis Aouljdid, solo porphyrico, 2600 m. 23.07.1926. Maire R.» (holotypus MPU, isotypus P).

Многолетнее поликарпическое растение 30–45 см выс., голое, с корневищем. Стебли одиночные, прямостоячие 2–2,5 мм в диаметре, с 2–3 листьями. Прикорневые листья на черешках, 2–10 см дл., с треугольным или удлинено-треугольным полустеблеобъемлющим влагалищем с пленчатым краем. Листовые пластинки до 7 см дл., до 4 см шир., в очертании продолговато-яйцевидные или ланцетные, дважды-трижды-перисторассеченные, с 6 сегментами на черешочках. Сегменты первого порядка перисторассеченные, 7–20 мм дл., 3–15 мм шир., в очертании яйцевидные. Конечные сегменты 2,5–5 мм дл., 0,9–2 мм шир., ланцетные или обратнойцевидные, цельные или надрезанные почти до середины на верхушке заостренные. Нижние стеблевые листья похожи на прикорневые на черешках, с удлинено-треугольным влагалищем, их конечные доли линейные или обратнойцевидные. Верхние листья с

редуцированной листовой пластинкой. Зонтики с 9–12 с неравными лучами, 0,5–1,5 см дл. Обертки нет. Зонтики с 12–18 цветоножками неравной длины, 0,2 – 3 мм дл. Обертка из 6 – 8 листочков, линейно-ланцетных с пленчатым краем, равных цветоножкам. Лепестки белые, 0,3–1 мм дл., 0,5–1 мм шир., эллиптические, с верхушкой оттянутой и загнутой внутрь, с одним заметным секреторным каналцем. Плоды, незрелые. Секреторные каналцы в ложбинках в числе 1–3; на комиссуральной стороне два каналца.

Хромосомные числа: не определены.

Распространение: вид имеет западно-североафриканский ареал, известен из одной точки в Марокко, в горах Высокого Атласа, на горе Aouljdid (рис. 27). Эндемик Марокко. Произрастает на сырых лугах, пастбищах, на высоте 2600 м.

Таким образом, в настоящее время сложно сделать какие-либо таксономические выводы, касающиеся *C. asinorum*, *C. iminouakense* и *C. proliferum*. В связи с этим необходимо провести дополнительные исследования молекулярными методами и более детально изучить морфологию и анатомию плодов этих видов.

5.14 Species incertae sedis

C. hispanicum известен только по первоописанию (Miller, 1768) и у других авторов не упоминается. *C. pachypodium* кроме первоописания (Candargy, 1897) приводился в монографии Wolff (1927). *C. multiradiatum* приводится только в работе Hiroe (1979).

Carum hispanicum Mill. 1768, Gard. Dict., ed. 8. n. 2.

Carum multiradiatum (K.Koch) M.Hiroe, 1979, Umbell. World: 870.

≡ *Foeniculum multiradiatum* K.Koch, 1847, Linnaea 19: 38.

Тип: Турция: «Flora of nordlichen Küstenlandes von Kleinasien, *Thirke 13*».

Carum pachypodium Candargy, 1897, Bull. Soc. Bot. Fr. 44: 157.

Тип: Греция (Северо-восточные Эгейские острова): «L'île de Lesbos. In paludibus Charamis, Megali Limni, Kalloni, Messa. *Candargy*». Тип, вероятно утерян.

Заключение

Проведенные нами исследования ясно показывают, что в принятом до настоящего времени объеме, род *Carum* является не только полиморфным, но и полифилетическим. Этот вывод аналогичен результатам, полученным в рамках современных исследований ряда других крупных родов Umbelliferae, включающих сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей. Примерами могут быть ревизии, в большинстве случаев еще неоконченные, родов *Peucedanum* (Shneyer & al., 2003; Spalik & al., 2004; Degtjareva & al. 2017 и др.), *Angelica* (Valiejo-Roman & al., 1998; Downie & al., 1998, 2000 a, b; Katz-Downie & al., 1999; Shneyer & al., 2003), *Pleurospermum* (Valiejo-Roman & al., 2012), *Seseli* (Valiejo-Roman & al., 1998; Downie & al. 2001; Spalik & al., 2004) и *Laserpitium* (Banasiak & al., 2016).

Таким образом, поскольку не монофилетическая природа группы зонтичных, традиционно объединяемых под названием *Carum*, очевидна, мы воздерживаемся пока от окончательной классификации видов этой группы со строгим следованием правилам номенклатуры.

На основании имеющихся в настоящее время морфологических и молекулярных данных 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 *Fuernrohria* (рис. 29, 30), группу *Carum* s. str. нельзя считать монофилетической и следует признать с точки зрения кладизма парафилетическим таксоном. Однако окончательное решение о взаимоотношениях этих таксонов и об объеме рода *Carum* L. s. str. требует дополнительных исследований с вовлечением других молекулярных маркеров.

Проведенные исследования показывают значительную дивергенцию видов *Carum appuanum*, *C. asinorum*, *C. atlanticum*; *C. buriaticum*; *C. depressum*, *C. diversifolium*, *C. flexuosum*, *C. graecum*; *C. heldreichii*, *C. iminouakense*, *C. jahandiezii*, *C. komarovii*, *C. lacium*; *C. meoides*, *C. piovanii*, *C. proliferum*, *C. rupicola* и *C. verticillatum* от типового вида *C. carvi* и его близких родичей.

Для части этих видов (*C. komarovii*, *C. depressum*, *C. piovanii*, *C. verticillatum*, *C. diversifolium*) 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.

Результаты настоящего исследования позволяют разделить виды, для которых не удалось установить новый таксономический статус, на 7 групп родства:

Carum buriaticum;

Carum heldreichii, *C. flexuosum*, *C. meoides* и *C. rupicola*;

Carum appuanum и *C. graecum*;

Carum atlanticum;

Carum jahandiezii и *C. lacium*; .

Carum iminouakense и *C. proliferum*;

Carum asinorum.

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 группе 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 литературы

- Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 2. С. 307–331.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., Издательство Московского университета. 2004. 311 с.
- Блинова К. Ф., Куваев В. Б. Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья // Вопросы фармакогнозии. 1965. Вып. 3. С. 163–178.
- Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М.-Л.: Наука. 1966. 396 с.
- Давлианидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Ariaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Raeoniaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот. Журн. 1985. Т. 70, № 5 С. 698–700.
- Деза М. И. Кормовые растения из семейства зонтичных // Тр. Кирг. с.-х. ин-та. сер. агроном. Фрунзе, 1966. Т. 1, №13. С. 38–41.
- Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики. Л., 1985. 235 с.
- Карягин И. И. Новые виды цветковых растений из Азербайджана // Изв. Азербайджанского филиала АН СССР. 1944. №10. С. 48–54.
- Кикнадзе Г. С. Таблицы для определения родов зонтичных (*Umbelliferae* Moris) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1962. 64 с.
- Клюйков Е. В. Заметка о *Muretia amplifolia* Boiss. et Hausskn. и роде *Hellenocarum* Wolff (*Umbelliferae* – *Apioidae*) // Биол. науки. 1985. № 8. С. 60–63.
- Клюйков Е. В. *Selinopsis* – самостоятельный по отношению к *Carum* и новый для флоры Европы род семейства зонтичных // Вестн. Моск. ун-та. 1986. Сер. 16. Биология. № 1. С. 21–25.
- Клюйков Е. В. К систематике родов *Stefanoffia* Н. Wolff и *Carum* L. флоры Турции // Новости систематики высших растений. 1986а. Т. 23. С. 89–92.
- Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. *Elaeosticta* Fenzl – род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 83 – 94.
- Коровин Е. П. Род *Vinium* L. и его среднеазиатские представители // Бюл. САГУ. 1927. Вып. 15. С. 117–129.
- Кошечев А. К. Дикорастущие съедобные растения в нашем питании. М., 1980. 256 с.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Анатомия черешка как источник таксономической информации в группе Ligusticeae (Umbelliferae – Apioidae) // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 1. С. 99–111.

Ларин И. В., Агагабян Ш. М., Работнов Т. А., Ларина В. К., Касименко М. А., Любовская А. Ф. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 3. М.; Л: Изд-во: Сельхозгиз, 1956. 879 с.

Лекарственные препараты, разрешенные к применению в СССР. 1979. М. 351 с.

Мелкумян И. С. Материалы к изучению эфиромасличных растений армянской флоры // Биол. Журн. Армении. 1974. Т. 27, вып. 6. С. 90 – 92.

Пименов М. Г. Анатомическое строение черешка видов рода *Angelica* L. и возможности его использования в систематике рода // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 3. С. 66–76.

Пименов М. Г. *Vicatia* DC. – новый для флоры СССР род семейства Umbelliferae // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 9. С. 1321–1326.

Пименов М. Г. К систематике рода *Seseli* L. II. Конспект видов флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1978. Т. 15. С. 188 – 200.

Пименов М. Г., Ключиков Е. В. О некоторых видах Umbelliferae, описанных Г. Вольфом из Северного Китая // Бот. журн. 2002. Т. 87. №1. С.122-127.

Пименов М. Г., Остроумова Т. А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М., 2012. 477 с.

Пименов М. Г., Остроумова Т. А., Томкович Л. П. Структура черешков кавказских видов семейства Umbelliferae // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1982. Т.87, вып. 3. С. 57–75.

Пименов М. Г., Сдобнина Л. И. Особенности анатомического строения черешка листа у видов *Seseli* L. и их таксономическое значение // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 10. С. 1479–1490.

Проконова Л. И., Остроумова Т. А., Тихомиров В. Н. Об изменчивости строения черешка у некоторых представителей семейства Umbelliferae // Биол. науки. 1981. №11. С. 61–66.

Ростовцева Т. С. Числа хромосом ряда видов семейства Apiaceae на юге Сибири // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 1. С. 93–99.

Сацыперова И. Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л., Наука. 1984. 223 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., Высшая школа. 1962. 378 с.

- Соболевская К. А., Тюрина Е. В., Гуськова И. Н.* Эфиромасличные растения сем. Зонтичных во флоре Западной Сибири. // Растит. Ресурсы. 1973. Т. 9, №1. С. 68–72.
- Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распределение полиплоидов. III исследование альпийских растений Центрального Кавказа // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 1948. Вып. 66. С. 195–216.
- Тамамшан С. Г.* Материалы по кариосистематике культурных и диких видов сем. Umbelliferae // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1933. Сер. 2. Вып. 2. с. 137-164.
- Тамамшан С. Г.* Umbelliferae Juss. – Зонтичные // Флора Кавказа. /А. А. Гроссгейм (ред.). Изд. 2. Л.: Наука. 1967.Т. 7. С. 5–137.
- Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука. 1978. 247 с.
- Тихомиров В. Н.* Развитие завязи зонтичных в связи с вопросом о ее морфологической природе // Научн. докл. высшей школы, Биол. Науки. 1958. №1. С. 129–138.
- Тихомиров В. Н., Яницкая Т. О., Пронькина Г. А.* Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным органам. М., Аргус. 1997. 88 с.
- Томкович Л. П., Пименов М. Г.* Особенности строения черешков у видов *Ferulago* (Umbelliferae) и их таксономическое значение // Бюл. Гл. бот. сада. 1982. Вып. 126. С. 45–50.
- Тюрина Е. В.* Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum* // Бюл. Гл. бот. сада. 1973. Вып. 89. С. 55–60.
- Шанцер И.А.* Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa* // Современные проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. института РАН. Прил. №2. М: КМК, 2013. С. 202–216.
- Шестаков С. В.* Инновационная роль горизонтального переноса генов в эволюции // Успехи современного естествознания. 2004. Т. 6, № 1. С. 18–21.
- Шишкин Б. К.* Два новых вида из сем. Зонтичных. // Бот. Журн. 1948. Т. 33, № 3 С. 315–318.
- Шишкин Б. К.* Umbelliferae // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 36–604.
- Allison I., Van Wyk B.-E.* A revision of the genus *Anginon* (Apiaceae) // Nord. J. Bot. 1997. Vol. 17. P. 561–577.
- Arenas Posada J. A., Garcia Martin F.* Atlas carpologico y corologico de la subfamilia Apioideae Drude (Umbelliferae) en Espana peninsular y Baleares // Ruizia. 1993. T. 12. P. 1–467.

Baillon H. Monographie des Mélastomatacées, Cornacées et Ombellifères. 62. Ombellifères // Histoire des plantes. Paris: Librairie Hachette & Cie. 1879. T.7 (60–62). P. 84–256.

Baldwin B. G., Markos S. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae) // Mol. Phylogen. Evol. 1998. Vol. 10. P. 449–463.

Banasiak L., Wojewódzka A., Baczyński J., Reduron J.-P., Piwczyński M., Kurzyna-Mlynik R., Gutaker R., Czarnocka-Cieciura A., Kosmala-Grzechnik S., Spalik K. Phylogeny of Apiaceae subtribe Daucinae and taxonomic delineation of its genera // Taxon. 2016. Vol. 65, № 3. P. 563–585.

Barclay E. L., Watson M. F. A revision of *Carum* and *Trachyspermum* (Umbelliferae) in the Socotran Archipelago // Kew Bull. 1998. Vol. 53, №4. P. 897–907.

Bareka E. P., Constantinidis T., Kamari G. Reports (1001-1008) // Kamari G., Felber F., Garbari F. Mediterranean chromosome number reports – 8. Fl. Mediterranea. 1998. Vol. 8. P. 298–307.

Bechi N., Garbari F. Intraspecific variation and taxonomic aspects of some plants from the Apuan Alps (Tuscany, Italy) // Flora Mediterranea 1994. Vol. 4. P. 213–225.

Bieberstein (Marschall) F. A. Flora taurico-caucasica, exhibens stirpes phanerogamas in Chersoneso taurica et regionibus Caucasicis sponte crescentes. Charkoviae. 1808. T. 1. 429 p.

Bentham G. Umbelliferae // G. Bentham, J.D. Hooker. Genera plantarum. London: Lovell Reeve & Co. 1867. T.1. Pt. 3. P. 859 – 931.

Boissier E. Diagnoses Plantarum Orientalium novarum. 1846. Ser. 1. № 6. 136 p.

Boissier E. Diagnoses Plantarum Orientalium novarum. Lipsiae : Apud B. Herrmann. 1856. Ser. 2. № 2. 125 p.

Boissier E. Umbelliferae // Boissier E. Flora orientalis. Basle et Lyon: H. Georg. Genève, 1872. Vol. 2. P. 819–1091.

Burt B. L. Umbelliferae of Southern Africa: an introduction and annotated check-list // Edinburgh journal of botany. 1991. Vol. 48. № 2. P. 133–282.

Calestani V. Contributo alla sistematica delle Ombellifere d'Europa // Webbia. 1905. T.1. P. 89 – 280.

Candargy P. Flore de l'île de Lesbos // Bull. Soc. Bot. France. 1897. T. 44. P. 140–162.

Capineri R., d'Amato G., Morchi P. Numeri cromosomici per la Flora Italiana // Inform. Bot. Ital. 1978. T. 10. P. 421–465.

Caruel T. Umbelliferae // Parlatore F. Flora italiana, continuata da Teodoro Caruel. 8. Florence: Tip. Le Monnier. 1886. P. 179–566.

Cauwet-Marc A.-M., Carbonnier J., Farille M. Contribution à l'étude caryologique des Ombellifères du Népal. I. // Candollea. 1980. T. 35. P. 497–510.

Cerceau-Larrival M.-T. Plantules et pollens d'Ombellifères, leur intérêt systématique et phylogénétique // Mém. Mus. Hist. Nat., Nouv. Sér. Botanique. 1962. B.14. P. 1–166.

Chatterjee H. J. Morphology versus Molecules: Compatibility or Conflict in Reconstructing Primate Evolution // General Anthropology. 2002. Vol. 8, № 2. P. 1–5.

Chin H.-C., Pan Z.-H., Sheh M.-L., Wu C.-J. A report on chromosome numbers of Chinese Umbelliferae // Acta Phytotax. Sin. 1989. Vol. 27, № 4. P. 268–272.

Chiovenda E. Plantae novae aut minus notae ex Aethiopia // Atti R. Accad. Ital., Mem. Cl. Sc. Fis. Mat. e Nat. 1940. Ser. 6, №11. P. 17–67.

*Chuang T. I., Constance L. A systematic study of *Perideridia* (Umbelliferae-Apioideae) // University of California Publications in Botany. 1969. Vol. 55. P. 63.*

Clarke, C. B. Umbelliferae // Hooker J. D. Flora of British India. Kent: L. Reeve & Co. Ltd. 1879. 2. P. 665–721.

Constance L., Chuang T. I., Bell C. R. Chromosome numbers in Umbelliferae. V. // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, №5. P. 608–625.

*Corsi G., Pagni A. M., Innocenti G. *Carum appuanum* (Viv.) Grande (Umbelliferae). I. Histochemical and anatomical study. // Int. J. Crude Drug res. 1988. T. 26, №3. P. 129–136.*

Crantz H. J. N. Classis Umbelliferarum emendata cum generali seminum tabula et figuris aeneis in necessarium instit. rei herbar. supplementum. Leipzig: Ioannis Pauli Kraus. 1767. 125 p.

Das A. B. Genome analysis and variation of 4C DNA content in the subtribe Carinae. // Cytologia (Tokyo). 1991. Vol. 56, №4. P. 627–632.

Das A. B., Mallick R. Nuclear DNA and chromosome change within the tribe Ammineae. // Cytobios. 1993. Vol. 74. P. 197–201.

*Dave, Y. S., Menon, R. S. Systematic and comparative value of fruit architecture in *Trachyspermum* species. // Feddes Repert. 1989. T.100. P. 251–256.*

Daushkevich Ju. V., Alexeeva T. V., Pimenov M. G. Apiaceae // IOPB Chromosome Data 3. IOPB Newsletter. 1991. Vol. 17. P. 8–9.

Daushkevich Ju. V., Alexeeva T. V., Pimenov M. G. Apiaceae // IOPB Chromosome Data 10. IOPB Newsletter. 1995. Vol. 25. P. 7–8.

De Candolle A. P. Umbelliferae // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris: Treuttel & Würtz. 1830. T. 4. P. 55–250.

Degtjareva G. V., Kljuykov E. V., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G. Molecular appraisal of *Bunium* L. and some related arid and subarid geophilic Apiaceae-Apioideae taxa of the ancient Mediterranean // Bot. J. Linn. Soc. 2009. Vol. 160. P. 149–170.

Degtjareva G. V., Ostroumova T. A., Samigullin T. H., Pimenov M. G. Molecular appraisal of *Peucedanum* and some related Apiaceae-Apioideae taxa // IX Apiales Symposium Abstract Book, 31 July – 2 August 2017, Guangzhou, China. 2017. P. 10-11.

Dobignard A., Chatelain C. Index synonymique de la flore d'Afrique du nord: Dicotyledoneae: Balsaminaceae-Euphorbiaceae. Genève: Éditions des conservatoire et jardin botaniques. 2011. Vol. 3. 449 p.

Downie S. R., Katz-Downie D. S., Watson M.F. A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA *rpl16* and *rpoC1* intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae // American J. Bot. 2000a. Vol. 87, № 2. P. 273–292.

Downie S. R., Plunkett G. M., Watson M. F., Spalik K., Katz-Downie D. S., Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Troitzky A. V., Lee B.-Y., Lahham J., El-Oqlah A. Tribes and clades within Apiaceae subfamily Apioideae: the contribution of molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. P. 301–330.

Downie S. R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences // Pl. Diversity Evol. 2010. Vol. 128. P. 111–136.

Downie S. R., Ramanath S., Katz-Downie D. S., Llanas E. Molecular systematics of Apiaceae subfamily Apioideae: phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and plastid *rpoC1* intron sequences. // American J. Bot. 1998. Vol. 85. P. 563–591.

Downie S. R., Watson M. F., Spalik K., Katz-Downie D. S. Molecular systematics of Old World Apioideae (Apiaceae): relationships among some members of tribe Peucedaneae sensu lato, the placement of several island-endemic species, and resolution within the apioid superclade // Canadian J. Bot. 2000b. Vol. 78. P. 506–528.

Drude O. Umbelliferae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pfl anzenfamilien. Wilhelm Engelmann: Leipzig. 1897–1898. Bd 3, abt. 8. S. 49–192.

Edwards S.V., Beerli P. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies // Evolution. 2000. Vol. 54. P. 1839–1854.

El Alaoui-Faris F. E. Etude comparative de quelques espèces marocaines rattachées au genre *Carum* (Apiaceae) // Fl. Medit. 2005. T.15. P. 599–609.

Emberger L. Matériaux pour la flore marocaine (fasc. 4) // Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc. 1935. T. 15. P. 209.

Engstrand L. Generic delimitation of *Bunium*, *Conopodium* and *Geocaryum* (*Umbelliferae*) // Bot. Notiser. 1973. Vol. 126. P. 146–154.

Favarger C. Cytotaxonomie des quelques orophytes des Abruzzes // Acta. Bot. Acad. Sci. Hung. 1973. Vol. 19, № 1-4. P. 81–92.

Feliner G. N., Rosselló J. A. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants // Mol. Phylogenet. Evol. 2007. Vol. 44. I. 2. P. 911–919.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenetics: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783–791.

Ferrarini E. Note tassonomiche e corologiche su alcune Umbelliferae delle Alpi Apuane // Webbia. 1987. Vol. 42. P. 45–60.

Franzen R., Gustavsson L.-A. Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Greece // Willdenowia. 1983. Vol. 13. P. 101–106.

Gagnidze R., Shetekauri S. *Carum grossheimii*. The IUCN Red List of Threatened Species. [Electronic resource]. 2014. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T200028A2627646.en>. (accessed: January 2016).

Garbari F. Aspetti citotassonomici del contingente endemic apuano // Lavori Soc. Ital. Biogeogr. 1970. Vol. 1. P. 192–201.

Gardé A., Malheiros-Gardé N. Contribuição para o estudo cariológico da familia Umbelliferae. // I. Agron. Lusit. 1949. Vol. 11, №2. P. 91–140.

Global Biodiversity Information Facility. [Electronic resource]. 2016. URL: <http://www.gbif.org/species/3034714> (accessed: December 2016).

Gómez D. *Carum* // Flora iberica: Araliaceae-Umbelliferae. Real Jardín Botánico. Madrid, 2003. Vol. 10. P. 299–303.

Godron D. A. Ombellifères. // Grenier J. C. M. & Godron D. A., Flore de France, ou description des plantes qui croissent naturellement en France et en Corse 1. – Paris: J. B. Baillière; London: H. Baillière; Besançon: Sainte-Agathe Fils. 1848. P. 661–759.

Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. Ser. 1999. Vol. 41. P. 95–98.

Hamal I. A., Langer A., Koul A. K. Nucleolar organizing region in the Apiaceae (*Umbelliferae*). // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 154, №1. P. 11–30.

Handel-Mazzetti H. Umbelliferae // Symbolae sinicae. Wien, 1933. Vol. 7, pt 3. P. 706–730.

- Hartvig P.* Apiaceae // Mountain Flora of Greece. Cambridge, 1986. Vol. 1. P. 655–734.
- Hartvig P., Strid A.* New taxa and new records from the mountains of SW and SC Turkey // Bot. Jahrb. Syst. 1987. Vol. 108, №2-3. P. 301 – 305.
- Hedberg I., Hedberg O.* Apiaceae. // Flora of Ethiopia and Eritrea. Addis Ababa and Uppsala: The National Herbarium, Addis Ababa University. 2003. Vol.4, part 2. P. 1–45.
- Hedge I. C., Lamond J. M.* *Carum* // Davis P.H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh. 1972. Vol. 4. P. 347–349.
- Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin, Hamburg: Paul Parey. 1975. Bd 5, teil 2. S. 679–584.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana, Chicago, London: University of Illinois Press. 1966. 284 p.
- Heywood V. H.* Systematic survey of Old World Umbelliferae. // Heywood V. H. (Ed.). The biology and chemistry of the Umbelliferae, New York: Academic Press. 1971. P. 31–41.
- Hiroe M.* Umbelliferae of Asia (excluding Japan). Kyoto: Eikodo (Akira Imagawa). 1958. № 1. 219 p.
- Hiroe M.* Umbelliferae of World. Tokyo: Ariake Book Co. 1979. 2128 p.
- Hoffmann G. F.* Genera Plantarum Umbelliferarum. Mosquae: N.S.Vsevolozskianis. 1814. 222 p.
- Hore A.* Karyomorphological studies of the genus *Carum* L. // Indian Agric. 1975. Vol. 19, №3. P. 303–312.
- Humphries C. J., Murray B. G., Bocquet G., Vasudevan K.* Chromosome numbers of phanerogams from Morocco and Algeria // Bot. Notiser. 1978. Vol. 131, № 4. P. 391–406.
- Ibn Tattou M.* Umbelliferae // Flore pratique du Maroc. Rabat: Trav. Inst. Sci. Sér. Bot. 38. 2007. P. 281–336.
- International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). [Electronic resource]. Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2012. URL: <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php> (accessed: January 2013).
- The International Plant Names Index. [Electronic resource]. 2012. URL: <http://www.ipni.org> (accessed: December 2012).
- Jenner R. A.* Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium // Syst. Biol. 2004. Vol. 53. P. 333–342.

Jessen K. F. W. Deutsche Excursions-Flora: Die Pflanzen des deutschen Reichs und Deutsch-Oesterreich nordlich der Alpen mit Einschluss der Nutzpflanzen und Ziehoelzer tabellarisch und geographisch bearbeitet. Hannover: P. Cohen. 1879. 711 p.

Katz-Downie D. S., Valiejo-Roman K. M., Terentieva E. I., Troitzky A. V., Pimenov M. G., Lee B., Downie S. R. Towards a molecular phylogeny of Apiaceae subfamily Apioideae: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // *Plant Syst. Evol.* 1999. Vol. 216. P. 167–195.

Klan Z. Srovnávací anatomie plody rostlin okolíčnatých oblasti republiky Československé (anatomický klíč). Praha. Nákladem České Akademie Věd a Umění. 1947. 218 s.

Klan Z. Droy všech lékopisů v přehledu. Praha. 1948. 78 s.

Kljuykov E. V., Liu M., Ostroumova T. A., Pimenov M. G., Tilney P. M., van Wyk B.-E. Towards a standardized terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae // *South Afr. J. Bot.* 2004. Vol. 70, № 3. P. 488–496.

Koch W. D. J. Generum tribuumque Umbelliferarum nova dispositio // *Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur.* 1824. Vol. 12, № 1. P. 55–156.

Koso-Poljansky B. M. Sciadophytorum systematis lineamenta // *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou.* 1916. Vol. 29. P. 93–221.

Krause E. H. L. Familie Araliaceen, Araliaceae // *Sturm J., Krause E.H.L., Lutz K.G.* Flora von Deutschland. Stuttgart: K. G. Lutz. 1904. ed. 2, Bd. 12. S. 8–165.

Lamarck J. B. Flore Française. Paris: l'Imprimerie Royale. 1779. Vol. 3. 654 p.

Lansdown R. V. *Carum verticillatum*. The IUCN Red List of Threatened Species. [Electronic resource]. 2011. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T175275A7132632.en>. (accessed: January 2016).

Lee M. S. Y. Molecular and morphological datasets have similar numbers of relevant phylogenetic characters // *Taxon.* 2004. Vol. 53. P. 1019–1022.

Linnaeus C. Species plantarum. Laureritii Salvii. Holmiae. 1753. 560 p.

Litardière M. R., Maire R. Contribution a l'étude de la flore du Maroc. // *Mem. Soc. Sc. Not. Maroc.* 1931. № 26. P. 18.

Logacheva M. D., Valiejo-Roman C. M., Degtjareva G. V., Stratton J. M., Downie S. R., Samigullin T. H., Pimenov M. G. A comparison of nrDNA ITS and ETS loci for phylogenetic inference in the Umbelliferae: An example from tribe Tordylieae // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2010. Vol. 57. P. 471–476.

Löve A., Kjellqvist E. Cytotaxonomy of Spanish plant. IV. Dicotyledons: Caesalpiniaceae-Asteraceae // *Lagascalia.* 1974. Vol. 4, № 2. P. 153–211.

- Ludwig G., Schnittler M.* Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. Bonn: Bundesamt für Naturschutz. 1996. 224 s.
- Ma Yu-Chuan.* Umbelliferae. // Flora Intramongolica. Typis Intramongoliae Popularis. 1979. Vol. 4. P. 142–203.
- Mabberley D. J.* The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. Cambridge. 1997. 858 p.
- Magee A. R., Van Wyk B. E., Tilney P. M., Downie. S. R.* A taxonomic revision of the South African endemic genus *Dasispermum* (Apiaceae, Apioideae) // S. African J. Bot. 2010. Vol. 76. P. 308–323.
- Maire R.* Contribution a l'étude de la flore de l'Afrique du Nord // Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N. 1928. T. 19. P. 29–66.
- Marhold K., Lihova J., Perny M., Grupe R., Neuffer B.* Natural hybridization in *Cardamine* (Brassicaceae) in the Pyrenees: evidence from morphological and molecular data // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 139. P. 275–294.
- Mathias M. E.* Studies in the Umbelliferae V. // Brittonia. 1936. Vol. 2, № 3. P. 239–245
- Mathias M. E., Constance L.* Umbelliferae // North American Flora. N.Y.: The New York Botanical Garden. 1944–1945. Vol. 28B, part 1–2. P. 43–295.
- Meikle R. D.* Flora of Cyprus. Royal Botanic Gardens, Kew, London, UK: Bentham Moxon Trust. 1977. Vol. 1. 832p.
- Metcalf C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford. Clarendon press. 1950. Vol. 1. 724 p.
- Miller Ph.,* The gardeners dictionary. 1768. ed. 8. n. 2. 467 p.
- Mouterde P.* Nouvelle flore du Liban et de la Syrie. Imprimerie catholique. Beyrouth, 1970. Vol. 2. 720p.
- Mukherjee P. K., Constance L.* Umbelliferae (Apiaceae) of India. New Delhi, Bombay, Calcutta, 1993. 279 p.
- Nichols R.* Gene trees and species trees are not the same // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. № 7. P. 358–364.
- Osorio-Tafall B. G., Seraphim G. M.* List of the Vascular Plants of Cyprus. Nicosia, Cyprus: Ministry of Agriculture and Natural Resources. 1973. 137 p.
- Ostroumova T. A., Kljuykov E. V.* Stomatal type as a taxonomical character in the Umbelliferae: Tribe Apieae, subtribe Apiinae // Feddes Repertorium. 1991. Vol. 102. № 1–2. P. 105–114.

Page R. D. M. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers // *Comp. Applic. Biosci.* 1996. Vol. 12. P. 357-358.

Papini A. 2006: The systematic position of *Chamaesciadium* C. A. Meyer (Umbelliferae) on the basis of nuclear ITS sequence // *Fl. Medit.* 16: 45–55.

Papini A., Banci F., Nardi E. Molecular evidence of polyphyly in the plant genus *Carum* L. (Apiaceae) // *Genet. Molec. Biol.* 2007. Vol. 30. P. 475–482.

Peev D., Andreev N. Apiaceae // *IOPB Chromosome Number Reports LXII.* *Taxon.* 1978. Vol. 27, № 5/6. P. 534–535.

Petersen G., Seberg O. Molecules vs Morphology // *Molecular Tools for Screening Biodiversity. Plants and Animals.* CHAPMAN & HALL London· Weinheim . New York· Tokyo· Melbourne· Madras. 1998. P. 359-364.

Pignatti S. Flora d'Italia. Bologna: Edagricole. 1982. Vol. 2. 732 p.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the Umbelliferae. A nomenclator. Kew: Royal Botanic Gardens. 1993. 156 p.

Pimenov M. G., Vasil'eva M. G. Apiaceae // *IOPB Chromosome Number Reports LXXXI.* *Taxon.* 1983. Vol. 32, № 4. P. 663 – 664.

Pimenov M. G., Daushkevich J. V., Vasil'eva M. G., Kljuykov E. V. Reports (716-748) // *Kamari G., Felber F., Garbari F.* Mediterranean chromosome number reports-6. *Fl. Medit.* 1996. Vol. 6. P. 288–307.

Pimenov M. G., Vasil'eva M. G., Leonov M. V., Daushkevich J. V. Karyotaxonomical analysis in the Umbelliferae. Enfield: Science Publishers, Inc. 2003. 468 p.

Posada D., Buckley T. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and bayesian approaches over likelihood ratio tests. // *Systematic Biology.* 2004. Vol. 53. P. 793–808.

Posada D., Crandall K. A. 1998: Modeltest: testing the model of DNA substitution // *Bioinformatics.* 1998. Vol. 14. P. 817–818.

Pu Fading, Watson M. F. *Carum* // *Flora of China. Apiaceae through Ericaceae.* St. Louis: Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press. 2005. Vol.14. 581 p.

Pu Fa-ting. *Carum* L. // *Flora Reipublicae Popularis Sinicae.* Science Press. 1985. T. 55, № 2. P. 24–30.

Quézel P. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. Deuxième contribution à la flore du Haut Atlas marocain // *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 1953. T. 44. P. 196–202.

Quézel P. Peuplement vegetal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord // *Encyclop. Biogéogr. Écol.* 1957. T. 10. P. 1–445.

Quézel P., Santa S. Nouvelle flore de L'Algérie et des régions désertiques méridionales. Paris. 1963. T. 2. 680 p.

Rafinesque C. S. Good Book, and amenities of nature, or annals of historical and natural sciences. Philadelphia: Eleutherium of knowledge. 1840. 84 p.

Rhazi L., Grillas P., Rhazi M. *Carum asinorum*. The IUCN Red List of Threatened Species. [Electronic resource]. 2010. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T164381A5849299.en>. (accessed: January 2016).

Rechinger K. H. Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des Ägäischen Meeres. Vienna: Springer. 1943. 982 p.

Reduron J. P. Ombellifères de France. Monographie des Ombellifères (Apiaceae) et plantes alliées, indigènes, naturalisées, subspontanées, adventices et cultivées de la flore française // Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. Nouvelle série. 2007. T. 2. Numéro spécial 27. P. 567–1142.

Reduron J. P. Ombellifères de France. Monographie des Ombellifères (Apiaceae) et plantes alliées, indigènes, naturalisées, subspontanées, adventices et cultivées de la flore française // Bulletin de la Société Botanique du Centre -Ouest. Nouvelle série. 2008. T. 4. Numéro spécial 29. P. 1729–2348.

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., Huelsenbeck, J. P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. 2012. Vol. 61, №3. P. 539–542.

Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae) // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 1120–1136

Sarma A. K. Annual report. 1967-1968 // Research Bull. Univ. Calcutta (Cytogenetics Lab.). 1970. Vol. 2. P. 1–50.

Sarma A. K., Ghosh C. Cytogenetics of some of the Indian Umbellifers // Genetica. 1955. Vol. 27, № 1-2. P. 17–44.

Schulz-Gaebel H.-H. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Studien an der Umbelliferen-Unterfamilie der Apioideen // Beitr. Biol. Pflanzen. 1930. B. 18, №3. P. 345–398.

Scotland R. W., Olmstead R. G., Bennett J. R. Phylogeny reconstruction: the role of morphology // Syst. Biol. 2003. Vol. 52. P. 539–548.

Shneyer V. S., Kutuyavina N. G., Pimenov M. G. Systematic relationships within and between *Peucedanum* and *Angelica* (Umbelliferae-Peucedaneae) inferred from immunological studies of seed proteins // *Pl. Syst. Evol.* 2003. Vol. 236. P. 175–194.

Spalik K., Reduron J.-P., Downie S. R. The phylogenetic position of *Peucedanum* sensu lato and allied genera and their placement in tribe Selineae (Apiaceae, subfamily Apioideae) // *Pl. Syst. Evol.* 2004. Vol. 243. P. 189–210.

Sprengel C. Umbelliferas // *Schultes J. A. Caroli a Linné equitis Systema vegetabilium: secundum classes, ordines, genera, species. Cum characteribus differentiis et synonymis.* Stuttgartiae. ed. 15. 1820. Vol. 6. P. 315–628.

Strid A. Apiaceae // *IOPB Chromosome Number Reports.* XCIII. *Taxon.* 1986. Vol.35, № 4. P. 901–902.

Strid A., Andersson I. A. Chromosome numbers of Greek mountain plants. An annotated list of 115 species // *Bot. Jahrb. Syst.* 1985. Vol. 107, № 1/4. P. 203–228.

Strid A., Franzen R. Apiaceae // *IOPB Chromosome Number Reports.* LXXIII. *Taxon.* 1981. Vol.30, № 4. P. 829–842.

Swofford D. L. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods):* Version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. 2003.

Tamanyan K., Ali-Zade V. *Carum komarovii.* The IUCN Red List of Threatened Species. [Electronic resource]. 2014. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T200029A2627729.en>.(accessed: January 2016).

Tan K., Iatrou G. *Endemic Plants of Greece: the Peloponnese.* Copenhagen, Denmark: Gads Forlag. 2001. 480 p.

Tan K., Sorger F. Even more new taxa from South and East Anatolia I. // *Plant Syst. and Evol.* 1986. Vol. 154. P. 111–128.

Tate J. A., Simpson B. B. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. // *Syst. Bot.* 2003. Vol. 28. P. 723–737

Taush I. F. *Das System der Doldengewächse* // *Flora.* 1834. Bd. 17. P. 337–348.

Terentieva E. I., Valiejo-Roman C. M., Samigullin T. H., Pimenov M. G., Tilney P. M. Molecular phylogenetic and morphological analyses of the traditional tribe Coriandreae (Umbelliferae-Apioideae) // *Phytotaxa.* 2015. Vol. 195, № 4. P. 251–271.

Torres Ch., van Tuinen, M. *Relationships of Birds – Molecules versus Morphology.* [Electronic resource]. eLS.: John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 2013. URL: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470015902.a0003357.pub3/full> (дата обращения: 14.06.2017).

Tutin T. G. *Carum* // *Flora europaea.* Cambridge. 1968. Vol. 2. P. 354

Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Terentieva E. I., Downie S. R., Katz-Downie D. S., Troitsky A. V. Molecular Systematics of the Umbelliferae: using nuclear ribosomal dna internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. С. 1–22.

Valiejo-Roman C. M., Shneyer V. S., Samigullin T. H., Terentieva E. I., Pimenov M. G. An attempt to clarify taxonomic relationships in “Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*” (Umbelliferae-Apioideae) by molecular analysis // Plant Systematics and Evolution. 2006. Vol. 257. P. 25–43

Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I., Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Samigullin T. H., Tilney P. M. Broad polyphyly in *Pleurospermum* s. l. (Umbelliferae-Apioideae) as inferred from nrDNA ITS and chloroplast sequences // Systematic Botany. 2012. Vol. 37. № 2. P. 573–581.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetic // In: PCR protocol: a guide to methods and application. San Diego. CA. 1990. P. 315–322.

Wiens J. J. The role of morphological data in phylogeny reconstruction // Syst. Biol. 2004. Vol. 53. P. 653–661.

Wolff H. Umbelliferae-Apioideae-Ammineae-Carinae, Ammineae-novemjugatae et genuinae // Ed. A. Engler. Pfl anzenreich. Leipzig, 1927. Bd. 90. H. 4. P. 1–398.

Zakharova E. A., Degtjareva G. V., 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.

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.

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.

Приложение 1

Каталог названий видов рода *Carum* и их современная трактовка.

Ниже в алфавитном порядке представлен список названий таксонов, когда-либо относившихся к роду *Carum*, и их современная интерпретация, основанная на анализе таксономической литературы (Коровин, 1927; Wolff, 1927; Mathias, Constance, 1944 – 1945; Шишкин, 1950; Quézel, Santa, 1963; Tutin, 1968; Chuang, Constance, 1969; Mouterde, 1970; Hedge, Lamond, 1972; Hegi 1975; Ключков, Пименов, Тихомиров, 1976; Пименов, 1977; Pignatti, 1982; Ключков 1986а; Hartvig, 1986; Burt, 1991; Mukherjee, Constance, 1993; Bechi, Garbari, 1994; Allison, Van Wyk, 1997; Barclay, Watson, 1998; Gómez, 2003; Pu Fading, Watson, 2005; Reduron, 2007, 2008; Ibn Tattou, 2007; Magee & al., 2010; Dobignard, Chatelain, 2011; Пименов, Остроумова, 2012). Для всех названий видов *Carum* даются ссылки на первоописания. Принимаемые названия выделены полужирным шрифтом.

Carum acaule (M. Bieb.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 197. ≡ ***Chamaescadium acaule*** (M. Bieb.) Boiss.

Carum acuminatum (Edgew.) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris. sér. 8, 6: 23. ≡ ***Pimpinella acuminata*** (Edgew.) C. B. Clarke

Carum adamovicii Halácsy, 1906, Oesterr. Bot. Z. 56: 211. = ***Carum meoides*** (Griseb.) Halácsy

Carum ajowan (Roxb.) Benth., 1867, Gen. Pl. 1(3): 891. = ***Trachyspermum ammi*** (L.) Sprague ex Turrill

Carum alaicum Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 127. ≡ ***Elaeosticta alaica*** (Lipsky) Kljuykov, Pimenov & V. N. Tikhom.

Carum algiensis M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 870. = ***Selinopsis montana*** Coss. & Dureiu ex Batt.

Carum allioides (Regel & Schmalh.) Franch., 1883, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 6, 16: 294. ≡ ***Elaeosticta allioides*** (Regel & Schmalh.) Kljuykov, Pimenov & V. N. Tikhom.

Carum alpestre (Ledeb.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Aegopodium alpestre*** Ledeb.

Carum alpinum (M. Bieb.) Benth., 1867, Gen. Pl. 1(3): 891. ≡ ***Seseli alpinum*** M. Bieb.

Carum ammi (L.) Sprague, 1922, J. Bot. 60: 314. ≡ ***Trachyspermum ammi*** (L.) Sprague ex Turrill

Carum ammoides (L.) Ball, 1878, J. Linn. Soc. Bot. 16: 470. = *Ammoides pusilla* (Brot.) Breistr.

Carum ammoides Benth. ex Arcang., 1882, Comp. Fl. Ital.: 274, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). = *Ammoides pusilla* (Brot.) Breistr.

Carum amomum (L.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ *Sison amomum* L.

Carum anethifolium (D. Don) C. B. Clarke, 1879, in Hook. f., Fl. Brit. India 2: 683. ≡ *Trachyspermum anethifolium* (D. Don) H. Wolff

Carum angelicifolium Baker, 1890, J. Linn. Soc., Bot. 25: 319. = *Pimpinella perrieri* Sales & Hedge

Carum angolense C. Norman, 1922, J. Bot. 60: 118. ≡ *Aframmi angolense* (C. Norman) C. Norman

Carum angustissimum Kitag., 1945, J. Jap. Bot. 20: 311. ≡ *Carum buriaticum* Turcz.

Carum anisum (L.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 119, 178. ≡ *Pimpinella anisum* L.

Carum anthriscoides H. Boissieu, 1906, Bull. Soc. Bot. France 53: 426. = *Conioselinum sinomedicum* Pimenov & Kljuykov

Carum aphanopleurae Koso-Pol., 1922, Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada R. S. F. S. R. 3, 18: 70. = *Aphanopleura leptoclada* (Aitch. & Hemsl.) Lipsky

Carum apiculatum Kar. & Kir., 1842, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15: 358. ≡ *Oedibasis apiculata* (Kar. & Kir.) Koso-Pol.

Carum appuanum (Viv.) Grande, 1914, Bull. Orto Bot. Regia Univ. Napoli 4: 166.

Carum armenum Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 1: 137. = *Carum meifolium* (M. Bieb.) Boiss.

Carum aromaticum Druce, 1917, Rep. Bot. Exch. Cl. Brit. Isles 1916: 612, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). = *Trachyspermum ammi* (L.) Sprague ex Turrill

Carum aromaticum Salisb., 1796, Prodr. Stirp. Chap. Allerton: 168. ≡ *Carum carvi* L.

Carum aromaticum (M. Bieb.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). = *Pimpinella aromatica* M. Bieb.

Carum asinorum Litard & Maire, 1931, Mem. Soc. Sc. Not. Maroc No. xxvi. 18

Carum atlanticum (Coss.) Litard & Maire, 1928, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 19: 49.

Carum atosanguineum Kar. & Kir., 1842, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15: 359. ≡ *Vicatia atosanguinea* (Kar. & Kir.) P. K. Mukh. & Pimenov

Carum aureum (L.) Benth. ex J.M. Coult. & Rose, 1888, Rev. N. Am. Umbell.: 127. nom. inval. (Art 36.1 (c) of the ICN (2012)). ≡ *Zizia aurea* (L.) W. D. J. Koch

- Carum avromanum* Boiss. & Hausskn. ex Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 888. ≡ ***Bunium avromanum*** (Boiss. & Hausskn. ex Boiss.) Drude
- Carum bourgaei* Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 885. = ***Bunium microcarpum*** (Boiss.) Freyn & Sint. ex Freyn
- Carum brachyactis* Post, 1888, J. Linn. Soc., Bot. 24: 428. ≡ ***Bunium brachyactis*** (Post) H. Wolff
- Carum brachycarpum* Boiss., 1849, Diagn. Pl. Orient. ser. 1, 10: 23. = ***Bunium ferulaceum*** Sm.
- Carum bretschnideri* H. Wolff, 1927, Pflanzenr. (Engler) Umbellif.-Apioid.-Ammin.: 369. = ***Rupiphila tachiroei*** (Franch. & Sav.) Pimenov & Lavrova
- Carum bulbocastanum* W.D.J.Koch, 1824, Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12(1): 121. ≡ ***Bunium bulbocastanum*** L.
- Carum bunius* L., 1767, Syst. Nat., ed. 12. 2: 733. = ***Ptychotis saxifraga*** (L.) Loret & Barrandon
- Carum bupleuroides* Schrenk ex Fisch. & C.A.Mey., 1845, Bull. Phys.-Math. Acad. Petersb. 3: 305. ≡ ***Hyalolaena bupleuroides*** (Schrenk ex Fisch. & C.A.Mey.) Pimenov & Kljuykov
- Carum buriaticum*** Turcz., 1844, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 17: 713.
- Carum caespitosum* (Sm.) Boiss., 1888, Fl. Orient. Suppl.: 256. ≡ ***Aegokeras caespitosa*** (Sm.) Raf.
- Carum calcicolum* Balf.f., 1882, in Proc. Roy. Soc. Edinb. 11: 514. ≡ ***Trachyspermum pimpinelloides*** (Balf.f.) H. Wolff
- Carum calycinum* (Maxim.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Spuriopimpinella calycina*** (Maxim.) Kitag.
- Carum candolleanum* (Wight & Arn.) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 128. = ***Pimpinella leschenaultii*** DC.
- Carum capense* (Thunb.) Sond., 1862, Fl. Cap. 2: 538. ≡ ***Chamarea capensis*** (Thunb.) Eckl. & Zeyh.
- Carum capillifolium* Kar. & Kir. 1841, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 14: 428. = ***Elwendia setacea*** (Schrenk) Pimenov & Kljuykov
- Carum capillifolium* (Regel & Schmalh.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). ≡ ***Aphanopleura capillifolia*** (Regel & Schmalh.) Lipsky
- Carum capusii* Franch., 1883, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 6, 16: 293. ≡ ***Elwendia capusii*** (Franch.) Pimenov & Kljuykov

- Carum cardiocarpum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 120. ≡ ***Pternopetalum cardiocarpum*** (Franch.) Hand.-Mazz.
- Carum carvi* L., 1753, Sp. Pl. 1: 263.
- Carum carvifolium* (DC.) Arcang., 1882, Comp. Fl. Ital.: 273. = ***Carum heldreichii*** Boiss.
- Carum caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 880.
- Carum caudatum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 126. ≡ ***Pimpinella caudata*** (Franch.) H. Wolff
- Carum chabertii* Batt., 1889, Bull. Soc. Bot. France 35: 387. ≡ ***Bunium chabertii*** (Batt.)
Batt.
- Carum chaerophylloides* Regel & Schmalh., 1878, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 5, 2: 585. ≡ ***Elwendia chaerophylloides*** (Regel & Schmalh.) Pimenov & Kljuykov
- Carum chaerophylloides* Regel & Schmalh., 1878, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 5, 2: 587. = ***Oedibasis tamerlanii*** (Lipsky) Korovin ex Nevski
- Carum chinense* M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 872. ≡ ***Sinocarum filicinum*** H. Wolff
- Carum clarkei* Lipsky ex H.Wolff, 1929, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 125, nom. inval. (Art 38.1 (a) and Art 36.1 (a) of the ICN (2012)). = ***Trachydium subnudum*** C. B. Clarke ex H.Wolff
- Carum colchicum* Lipsky, 1898, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 14, 2: 277. = ***Seseli alpinum*** M. Bieb
- Carum coloratum* Diels, 1912, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 5: 287. = ***Sinocarum cruciatum*** (Franch.) H. Wolff
- Carum copticum* (L.) Hiern, 1877, in Oliver, Fl. Trop. Afr. 3: 12. = ***Trachyspermum ammi*** (L.) Sprague ex Turrill
- Carum cordatum* Benth. ex J.M.Coult. & Rose, 1888, Rev. N. Am. Umbell. 127, nom. inval. (Art 36.1 (c) of the ICN (2012)). = ***Zizia aptera*** (A. Gray) Fernald
- Carum coriaceum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 127. ≡ ***Pimpinella coriacea*** (Franch.) H. Boissieu
- Carum cornigerum* Boiss. & Hausskn. 1872, in Boiss., Fl. Orient. 2: 887. ≡ ***Bunium cornigerum*** (Boiss. & Hausskn.) Drude
- Carum crinitum* (Pall.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Schulzia crinita*** (Pall.) Spreng.

- Carum cruciatum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 124. ≡ ***Sinocarum cruciatum*** (Franch.) H. Wolff
- Carum curvatum* C.B.Clarke ex H.Wolff, 1929, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 183, 187. = ***Carum buriaticum*** Turcz.
- Carum cylindricum* Boiss. & Hohen., 1849, Diagn. Pl. Orient. ser. 1, 10: 23. ≡ ***Elwendia cylindrica*** (Boiss. & Hohen.) Pimenov & Kljuykov
- Carum daucoides* Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 1: 139. ≡ ***Stefanoffia daucoides*** (Boiss.) H. Wolff
- Carum decumbens* (Vent.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 190. ≡ ***Oliveria decumbens*** Vent.
- Carum decussatum* Gilib., 1782, Fl. Lit. Inch. 2: 37, nom. inval. (Art 34.1 of the ICN (2012)). = ***Carum carvi*** L.
- Carum delavayi* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 120. ≡ ***Pternopetalum delavayi*** (Franch.) Hand.-Mazz.
- Carum delicatulum* H.Wolff, 1922, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 12: 449. ≡ ***Pternopetalum delicatulum*** (H. Wolff) Hand.-Mazz.
- Carum depressum*** Hartvig & Kit Tan, 2001, Endemic Pl. Greece, Peloponnese: 220.
- Carum dichotomum* (Boiss. & Hausskn. ex Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Pimpinella boissieri*** M. Hiroe
- Carum dissectum* (Retz.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 179. = ***Pimpinella saxifraga*** L.
- Carum dissectum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 123, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). = ***Harrysmithia franchetii*** (M. Hiroe) M. L. Sheh
- Carum divaricatum* W.D.J.Koch, 1835, Syn. Fl. Germ. Helv. ed. 1: 315. = ***Bunium ferulaceum*** Sm.
- Carum divergens* Boiss. & A.Huet, 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 80. nom. inval. (Art 38.1 (a) and 36.1 (c) of the ICN (2012)). = ***Carum meifolium*** (M. Bieb.) Boiss. var. ***divergens*** (Boiss. & A.Huet) Boiss.
- Carum diversifolium*** (DC.) C.B.Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. India 2: 681.
- Carum dolichopodum* Diels, 1912, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 5: 287. ≡ ***Sinocarum dolichopodum*** (Diels) H. Wolff ex F.T. Pu
- Carum elegans* Fenzl, 1842, Pug. Pl. Nov. Syr.: 16. ≡ ***Bunium elegans*** (Fenzl) Freyn
- Carum elwendia* Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 888. ≡ ***Elwendia caroides*** (Boiss.) Pimenov & Kljuykov
- Carum erythrorhizum* Piper, 1916, Proc. Biol. Soc. Washington 29: 100. ≡ ***Perideridia erythrorhiza*** (Piper) T. I. Chuang & Constance

- Carum exaltatum* (Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Sison exaltatum*** Boiss.
- Carum falcaria* (L.) Lange, 1874, Prod. Fl. Hisp. 3: 92. ≡ ***Falcaria vulgaris*** Bernh.
- Carum falcarioides* Boiss. & Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 12: 96. = ***Bunium elegans*** (Fenzl) Freyn
- Carum falconeri* C.B.Clarke, 1879, in Hook. f. Fl. Brit. India 2: 683. ≡ ***Trachyspermum falconeri*** (C.B.Clarke) H. Wolff
- Carum ferulaceum* (Sm.) Janchen, 1907, Mitteil. Naturwiss. Ver. Wien: 96. ≡ ***Bunium ferulaceum*** Sm.
- Carum ferulifolium* (Desf.) Boiss., 1849, Diagn. Pl. Orient. ser. 1, 10: 22. = ***Bunium ferulaceum*** Sm.
- Carum filicinum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 121. ≡ ***Pternopetalum filicinum*** (Franch.) Hand.- Mazz.
- Carum flabellifolium* (Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Pimpinella flabellifolia*** (Boiss.) Benth. ex Drude
- Carum flaccidum* (C. B. Clarke) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 126. ≡ ***Pimpinella flaccida*** C. B. Clarke
- Carum flexuosum* (With.) Fr., 1846, Summa Veg. Scand. 1: 180, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)).= ***Conopodium majus*** (Gouan) Loret
- Carum flexuosum* (With.) Sweet, 1830, Hort. Brit., ed. 2: 246. = ***Conopodium majus*** (Gouan) Loret
- Carum flexuosum* (Ten.) Nyman, 1879, Consp. Fl. Eur. 2: 307, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)).
- Carum foetidum* (Coss. & Durieu ex Batt) Maire, 1932, Cat. Pl. Maroc 2: 539.≡ ***Selinopsis foetida*** Coss. & Dureiu ex Batt.
- Carum forrestii* M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 872. = ***Sinocarum cruciatum*** (Franch.) H. Wolff var. ***linearilobum*** (Franch.) R. H. Shan & F.T. Pu
- Carum franchetii* M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871. ≡ ***Harrysmithia franchetii*** (M. Hiroe) M. L. Sheh
- Carum furcatum* H.Wolff, 1929, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 187. = ***Carum buriaticum*** Turcz.
- Carum gairdneri* (Hook. & Arn.) A.Gray, 1868, Proc. Amer. Acad. Arts 7: 344. ≡ ***Perideridia gairdneri*** (Hook. et Arn.) Mathias
- Carum garrettii* A.Nelson, 1909, in Coult. & Rose, Contrib. U. S. Nat. Herb. 12: 443. = ***Perideridia gairdneri*** (Hook. & Arn.) Mathias

- Carum gracile* Lindl., 1839, in Royle, Ill. Bot. Himal. Mts. 1: 232. = ***Carum carvi*** L.
- Carum gracile* Boiss., 1888, Fl. Orient. Suppl. 258, nom. inval. (Art. 32.1 (d) and Art 36.1 (c) of the ICN (2012)). = ***Carum meoides*** (Griseb.) Halácsy
- Carum graecum*** Boiss. & Heldr., 1846, Diagn. Pl. Orient. ser. 1, 6: 58.
- Carum graveolens* (L.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Apium graveolens*** L.
- Carum grossheimii*** Schischk., 1948, Bot. Zhurn. 33, 3: 315.
- Carum hallii* (A. Gray) S. Watson, 1878, Bibliogr. Index N. Amer. Bot.: 416. ≡ ***Cymopterus hallii*** (A. Gray) B.L. Turner
- Carum haussknechtii* M. Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 870. ≡ ***Bunium tenerum*** Hausskn. ex Nym.
- Carum heldreichii*** Boiss., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 78.
- Carum heterophyllum* Regel & Schmalh., 1877, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 5: 586. = ***Elwendia persica*** (Boiss.) Pimenov & Kljuykov
- Carum heyneanum* (DC.) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 127 in obs. ≡ ***Pimpinella heyneana*** (DC.) Benth.
- Carum hispanicum*** Mill., 1768, Gard. Dict., ed. 8. n. 2.,
- Carum hispidum* (Thunb.) Koso-Pol., 1917, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 30: 286. ≡ ***Dasispermum hispidum*** (Thunb.) Magee & B.-E. van Wyk
- Carum holopetalum* Maxim., 1887, Bull. Acad. Petersb. 31: 48. ≡ ***Tilingia holopetala*** (Maxim.) Kitag.
- Carum hookeri* (C. B. Clarke) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 122. ≡ ***Acronema hookeri*** (C. B. Clarke) H. Wolff
- Carum howellii* J.M. Coult. & Rose, 1888, Rev. N. Amer. Umbell.: 129. ≡ ***Perideridia howellii*** (J.M. Coult. & Rose) Mathias
- Carum huetii* Boiss., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 81. = ***Bunium microcarpum*** (Boiss.) Freyn & Sint.
- Carum humile* Boiss. & Balansa, 1872, Fl. Orient. 2: 881. nom. inval. (Art 36.1 (c) of the ICN (2012)). = ***Carum caucasicum*** (M. Bieb.) Boiss.
- Carum imbricatum* Schinz, 1894, Bull. Herb. Boissier 2: 208. ≡ ***Afrocarum imbricatum*** (Schinz) Rauschert
- Carum iminouakense*** Quezel, 1953, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 44: 200.
- Carum incrassatum* Boiss., 1839, Voy. Bot. Espagne 2: 239, nom. illeg. (Art 52.1 of the ICN (2012)). = ***Bunium pachypodum*** P. W. Ball

- Carum indicum* Regel & Herder, 1866, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 39 (2):72.
nom. inval. (Art 38.1 (a) of the ICN (2012)).= ***Carum carvi*** L.
- Carum inodorum* Siev., 1796, in Pall., N. Nord. Beitr. 7: 229, nom. inval. (Art 38.1 (a) of the ICN (2012)). = ***Carum buriaticum*** Turcz.
- Carum inundatum* Lespin., 1845, Actes Soc. Linn. Bordeaux 14: 270. ≡ ***Caropsis verticillatoinundata*** (Thore) Rauschert
- Carum involucratum* (Roxb.) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 1: 265. = ***Trachyspermum roxburghianum*** (DC.) H. Wolff
- Carum italicum* M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 870.≡ *Meum carvifolium* (DC.) Bertol. = ***Carum heldreichii*** Boiss.
- Carum jahandiezii*** Litard & Maire, 1925, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N., 16: 72.
- Carum karatavicum* (Korovin) M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871 (*karatavica*). = ***Oedibasis platycarpa*** (Lipsky) Koso-Pol.
- Carum kelloggii* A.Gray, 1868, Proc. Amer. Acad. Arts 7: 344. ≡ ***Perideridia kelloggii*** (A. Gray) Mathias
- Carum khasianum* C.B.Clarke, 1879, in Hook. f., Fl. Brit. India 2: 682. ≡ ***Trachyspermum khasianum*** (C.B.Clarke) H. Wolff
- Carum komarovii*** Karjagin, 1944, Izv. Azerb. Fil. Akad. Nauk SSSR 10: 48.
- Carum korolkowi* (Regel & Schmalh.) Lipsky, 1900, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 18: 66. = ***Trachyspermum ammi*** (L.) Sprague ex Turrill
- Carum korshinskii* Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 128. = ***Elaeosticta hirtula*** (Regel & Schmalh.) Kljuykov & al.
- Carum kuriense* Vierh., 1904, Oesterr. Bot. Z. 54: 63. = ***Trachyspermum pimpinelloides*** (Balf. f.) H.Wolff
- Carum lacuum*** Emb., 1935, Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc. 15: 209.
- Carum lemmonii* J.M.Coult. & Rose, 1889, Bot. Gaz. 14: 283. ≡ ***Perideridia lemmonii*** (J.M. Coult. & Rose) T. I. Chuang & Constance
- Carum leptocladum* Aitch. & Hemsl., 1888, Trans. Linn. Soc. London, Bot. 3(1): 66. ≡ ***Aphanopleura leptoclada*** (Aitch. & Hemsl.) Lipsky
- Carum leucocoleon* Boiss. & A.Huet ex Boiss., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 80. = ***Chamaescadium acaule*** (M. Bieb.) Boiss.
- Carum loloense* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 125. ≡ ***Tongoloa loloensis*** (Franch.) H. Wolff
- Carum lomatocarum* Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 879. ≡ ***Seseli alpinum*** M. Bieb.

- Carum lumpeanum* Dörfl. & Hayek, 1921, Oesterr. Bot. Z. 70: 17. = ***Hellenocarum strictum*** (Griseb.) Kljuykov
- Carum lutescens* Turcz. ex Walpers, 1846, Repert. Bot. Syst. 5: 866. ≡ ***Lithosciadium multicaule*** Turcz.
- Carum macedonicum* Quézel & Contandr., 1968, Candollea 23: 28. = ***Carum appuanum*** (Viv.) Grande subsp. ***palmatum*** Hartvig
- Carum macuca* (Boiss.) Lange, 1865, Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn: 34. ≡ ***Bunium macuca*** Boiss.
- Carum magnum* (L.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 178. = ***Pimpinella major*** (L.) Hudson
- Carum mairei* (Diels ex H. Wolff) M.Hiroe, 1958, Umbellif. Asia 1: 72. = ***Pternopetalum delavayi*** (Franch.) Hand.-Mazz.
- Carum majus* (L.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Ammi majus*** L.
- Carum mauritanicum* Boiss. & Reut., 1852, Pugill. Pl. Afr. Bor. Hispan.: 49. = ***Bunium fontanesii*** (Pers.) Maire
- Carum meifolium*** (M. Bieb.) Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 880.
- Carum meisneri* (Sond.) M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871. = ***Dasispermum humile*** (Meisn.) Magee & B.-E.van Wyk
- Carum meoides*** (Griseb.) Halácsy, 1894, Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien. Math.-Naturwiss. Kl. 61: 240.
- Carum meum* Stokes, 1812, Bot. Mat. Med. 2: 138. = ***Meum athamanticum*** Jacq.
- Carum microcarpum* Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 1: 137. ≡ ***Bunium microcarpum*** (Boiss.) Freyn & Sint.
- Carum minutum* (d'Urv.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Microsciadium minutum*** (d'Urv.) Briq.
- Carum molle* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 120. ≡ ***Pternopetalum molle*** (Franch.) Hand.-Mazz.
- Carum montanum* Blank., 1905, Sci. Stud. Montana Coll. Agric., Bot. 1: 91. nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)).= ***Perideridia gairdneri*** (Hook. & Arn.) Mathias
- Carum montanum* (Coss. & Dureiu) Benth. & Hook.f. ex Arcang., 1882, Comp. Fl. Ital.: 274. ≡ ***Selinopsis montana*** Coss. & Dureiu ex Batt.
- Carum multiflorum* (Sibth. & Sm.) Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 882. ≡ ***Hellenocarum multiflorum*** (Sibth. & Sm.) H. Wolff
- Carum multiradiatum*** (K.Koch) M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 870.

- Carum neurophyllum* (Maxim.) Franch. & Sav., 1875, Enum. Pl. Jap. 1: 180. ≡ ***Pterygopleurum neurophyllum*** (Maxim.) Kitag.
- Carum nigrum* (Mill.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 178. = ***Pimpinella saxifraga*** L.
- Carum nigrum* Royle, 1835, Illustr. Bot. Himal.: 229, nom. inval. (Art 38.1 (a) of the ICN (2012)).
- Carum nivale* (Boiss.) Lange, 1865, Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn: 34. ≡ ***Bunium macuca*** Boiss. subsp. ***nivale*** (Boiss.) Mateo & López Udias
- Carum nodosum* (Rose) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Ptilimnium nodosum*** (Rose) Mathias
- Carum noeanum* Boiss., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 77. = ***Bunium elegans*** (Fenzl) Freyn
- Carum nothum* C.B.Clarke, 1879, in Hook. f., Fl. Brit. India 2: 681. ≡ ***Bunium nothum*** (C.B.Clarke) P. K. Mukh.
- Carum nudum* Post, 1888, J. Linn. Soc., Bot. 24: 428. ≡ ***Bunium nudum*** (Post) H. Wolff
- Carum officinale* Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 515. ≡ ***Carum carvi*** L.
- Carum olympicum* Boiss., 1888, Fl. Orient. Suppl.: 255. = ***Gasparrinia peucedanoides*** (M. Bieb.) Thell.
- Carum oreganum* S.Watson, 1885, Proc. Amer. Acad. Arts 20: 368. ≡ ***Perideridia oregana*** (S.Watson) Mathias
- Carum orientale* (DC.) M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 870. ≡ ***Oliveria decumbens*** Vent.
- Carum pachypodium*** P.Candargy, 1897, Bull. Soc. Bot. France 44: 157.
- Carum panatjan* (Molk.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 178. ≡ ***Pimpinella pruatjan*** Molk.
- Carum paniculatum* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 122. ≡ ***Acronema paniculatum*** (Franch.) H. Wolff
- Carum pansil* (DC.) Griseb., 1879, Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen 24: 146. ≡ ***Apium panul*** (Bertero ex DC.) Reiche
- Carum papillare* (Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Trachyspermum papillare*** (Boiss.) Hedge & Lamond
- Carum pastinacifolium* (Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 197. = ***Pimpinella peregrina*** L.
- Carum peregrinum* L., 1753, Demonstr. Pl.: 8, nom. inval. (Art 38.1 (a) of the ICN (2012)).

Carum peregrinum (L.) Baill. ex Koso-Pol. 1916, Bull. Imp. Soc. Naturalistes Moscou 29: 198 ≡ ***Pimpinella peregrina*** L.

Carum persicum Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat., Bot. sér. 3, 1: 138. ≡ ***Elwendia persica*** (Boiss.) Pimenov & Kljuykov

Carum pestalozzae (Boiss.) Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 886. ≡ ***Bunium pestalozzae*** Boiss.

Carum petroselinum (L.) Benth. & Hook.f., 1867, Gen. Pl. 1(3): 891. = ***Petroselinum crispum*** (Mill.) Fuss

Carum peucedanifolium (Fisch. & Ledeb.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Pimpinella peucedanifolia*** Fisch. & Ledeb.

Carum pimpinelloides Balf.f., 1882, in Proc. Roy. Soc. Edinb. 11: 514. ≡ ***Trachyspermum pimpinelloides*** (Balf. f.) H. Wolff

Carum piovanii Chiov., 1940, Atti R. Accad. Ital., Mem. Cl. Sc. Fis. Mat. Nat. 11. (Pl. Nov. Aethiop.): 32.

Carum pityophilum Diels, 1912, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 5: 288. ≡ ***Sinocarum pityophilum*** (Diels) H. Wolff ex F.T. Pu

Carum platycarpum Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 132. ≡ ***Oedibasis platycarpa*** (Lipsky) Koso-Pol.

Carum podagraria (L.) Roth, 1827, Enum. Pl. Phan. Germ. 1: 946. ≡ ***Aegopodium podagraria*** L.

Carum polyphyllum Boiss. & Balansa ex Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 881.

Carum porphyrocoleon (Frey & Sint.) Woronow ex Schischk., 1950, Fl. URSS 16: 388.

Carum proliferum Maire, 1923, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique N. 14: 146.

Carum pseudoburiaticum H. Wolff, 1930, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 302. = ***Carum buriaticum*** Turcz.

Carum purpurascens Boiss. ex Tchich., 1860, Asie Min., Bot. 1: 411. = ***Bunium simplex*** (K. Koch) Kljuykov

Carum purpureum Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 127. ≡ ***Pimpinella purpurea*** (Franch.) H. Boissieu

Carum rectangulum Boiss. & Hausskn. 1872, Fl. Orient. 2: 884. ≡ ***Bunium rectangulum*** (Boiss. & Hausskn.) H. Wolff

Carum rhodanthum (Boiss. ex Tchih.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Pimpinella rhodantha*** Boiss. ex Tchih.

Carum ridolfia Benth., 1867, Gen. Pl. 1(3): 891. ≡ ***Ridolfia segetum*** (L.) Moris

Carum rigidum W. D. J. Koch ex Steud., 1840, Nomencl. Bot., ed. 2. 1: 301, nom. inval. (contrary Art 38.1 (a) of the ICN (2012)).

Carum rigidulum (Viv.) W. D. J. Koch ex DC., 1830, Prodr. 4: 115, nom. illeg. (Art 52.1-2 of the ICN (2012)). ≡ ***Carum appuanum*** (Viv.) Grande

Carum rosellum Woronow, 1933, Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., ser. 1, Fl. Sist. Vyssh. Rast. 1: 218. = ***Carum carvi*** L.

Carum roxburghianum (DC.) Kurz. 1877, J. Asiat. Soc. Bengal 46, 2: 114. ≡ ***Trachyspermum roxburghianum*** (DC.) H. Wolff

Carum roylei M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871, nom. inval. (Art 38.1 (a) of the ICN (2012)).

Carum rupestre Boiss. & Heldr., 1856, Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 2: 79. = ***Carum meoides*** (Griseb.) Halácsy

Carum rupicola Hartvig & Strid, 1987, Bot. Jahrb. Syst. 108(2–3): 302.

Carum salsum Popov, 1923, Trudy Turkestansk. Nauch. Obsc. 1: 18. nom. inval. (contrary Art 38.1 (a) of the ICN (2012)). = ***Elwendia salsa*** (Korovin) Pimenov & Kljuykov

Carum saxicola Albov, 1895, Trudy Tiflis. Bot. Sada 1 (Prodr. Fl. Colchic.): 103; et 1895, in Bull. Herb. Boiss.: 523. ≡ ***Seseli saxicola*** (Albov) Pimenov

Carum saxifraga (L.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 178. ≡ ***Pimpinella saxifraga*** L.

Carum scaberulum Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 125. ≡ ***Pimpinella scaberula*** (Franch.) H. Boissieu

Carum scaligeriodes Bornm., 1921, Oesterr. Bot. Zeitschr. 70: 101. = ***Hellenocarum strictum*** (Griseb.) Kljuykov

Carum schizopetalum Franch., 1896, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris sér. 8, 2: 198. ≡ ***Sinocarum schizopetalum*** (Franch.) H. Wolff

Carum segetum (L.) Kuntze, 1891, Revis. Gen. Pl. 1: 267. ≡ ***Ridolfia segetum*** (L.) Moris

Carum seselifolium H.Wolff, 1930, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 303. = ***Rupiphila tachiroei*** (Franch. & Sav.) Pimenov & Lavrova

Carum seseloides Bornm., 1937, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 42: 126. = ***Seseli varium*** Trev.

Carum setaceum Schrenk, 1841, Enum. Pl. Nov. 1: 61. ≡ ***Elwendia setacea*** (Schrenk) Pimenov & Kljuykov

Carum sewerzowi Regel, 1877, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 5: 587, 588. ≡ ***Mogoltavia sewerzowii*** (Regel) Korovin

Carum simplex Stephan ex Willd. 1798, Sp. Pl., ed. 4, 1(2): 1470. = ***Peucedanum vaginatum*** Ledeb.

Carum sinense Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 119. = ***Pternopetalum sinense*** (Franch.) Hand.-Mazz.

Carum sioides J.M.Black, 1912, Trans. & Proc. Roy. Soc. S. Austral. 36: 22. = ***Berula erecta*** (Huds.) Coville

Carum sisarum (L.) Baill., 1879, Hist. Pl. 7: 179. = ***Sium sisarum*** L.

Carum sogdianum Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 118. = ***Elwendia chaerophylloides*** (Regel & Schmalh.) Pimenov & Kljuykov

Carum stictocarpum C.B.Clarke, 1879, in Hook. f., Fl. Brit. India 2: 681. = ***Trachyspermum stictocarpum*** (C.B.Clarke) H. Wolff

Carum streyi (Merxm.) M.Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871. = ***Anginon streyi*** (Merxm.) I.Allison & B.-E.van Wyk

Carum strictum (Griseb.) Boiss., 1872, Fl. Orient. 2: 887. = ***Hellenocarum strictum*** (Griseb.) Kljuykov

Carum sulcatum (L.) Steud., 1821, Nomencl. Bot. 1: 164. = ***Selinum carvifolia*** (L.) L.

Carum takenakai Kitag., 1951, J. Jap. Bot. 26: 166. = ***Seseli condensatum*** (L.) Rchb. f.

Carum tamerlani Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 129. = ***Oedibasis tamerlanii*** (Lipsky) Korovin ex Nevski

Carum tanakae Franch. & Sav., 1878, Enum. Pl. Jap. 2: 371. = ***Pternopetalum tanakae*** (Franch. & Sav.) Hand.-Mazz.

Carum tenerum (DC.) Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 122. = ***Acronema tenerum*** (DC.) Edgew.

Carum tenerum (Miq.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199, nom. illeg. (Art 53.1 of the ICN (2012)). = ***Chamaele decumbens*** (Thunb.) Makino

Carum tenue (Boiss. & Hausskn.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 197. = ***Pimpinella paucidentata*** V. A. Matthews

Carum thorei (DC.) Benth. 1867, Gen. Pl. 1(3): 888. = ***Caropsis verticillatoinundata*** (Thore) Rauschert

Carum tortuosum (Desf.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. = ***Deverra tortuosa*** (Desf.) DC.

Carum trachycarpum (Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. = ***Aphanopleura trachysperma***

- Carum trichocarpum* Vierh., 1904, Oesterr. Bot. Z. 54: 64. = ***Trachyspermum pimpinelloides*** (Balf. f.) H. Wolff
- Carum trichomanifolium* Franch., 1895, Bull. Museum Paris, 1: 64. = ***Pternopetalum trichomanifolium*** (Franch.) Hand.-Mazz.
- Carum trichophyllum* Schrenk, 1841, Enum. Pl. Nov. 1: 61. ≡ ***Hyalolaena trichophylla*** (Schrenk) Pimenov & Kljuykov
- Carum triradiatum* (Hochst. ex Boiss.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Deverra triradiata*** Hochst. ex Boiss.
- Carum turkestanicum* Lipsky, 1904, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 23: 113. = ***Elwendia capusii*** (Franch.) Pimenov & Kljuykov
- Carum vaginatum* (H. Wolff) M. Hiroe, 1979, Umbelliferae World: 871. ≡ ***Sinocarum vaginatum*** H. Wolff
- Carum velenovskyi* Rohlena, 1903, Sitzungsber. boh. Ges. Wiss. 17: 34. = ***Carum carvi*** L.
- Carum verticillatum* (L.) W. D. J. Koch., 1824, Nova Acta Phys.-Med. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 12(1): 122.
- Carum villosum* Haines, 1922, Bot. Bihar & Orissa 3: 408. ≡ ***Trachyspermum villosum*** (Haines) Pimenov
- Carum visnaga* (L.) Koso-Pol., 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 198. ≡ ***Visnaga daucoides*** Gaertn.
- Carum viviparum* (Rose) Koso-Pol. 1916, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, n. s. 29: 199. ≡ ***Ptilimnium viviparum*** (Rose) Mathias
- Carum vulgare* (Hill) Druce, 1914, Rep. Bot. Exch. Cl. Brit. Isles 1913 3: 439, nom. inval. (Art 34.1 of the ICN (2012)). = ***Petroselinum crispum*** (Mill.) Fuss
- Carum wolffianum* Fedde ex H. Wolff, 1930, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 27: 303. = ***Rupiphila tachiroei*** (Franch. & Sav.) Pimenov & Lavrova
- Carum yunnanense* Franch., 1894, Bull. Annuel Soc. Philom. Paris, sér. 8, 6: 128. ≡ ***Pimpinella yunnanensis*** (Franch.) H. Wolff

Приложение 2

Список образцов исследованных молекулярными методами видов *Carum* и других таксонов семейства Umbelliferae подсемейства Apioideae

Для каждого образца указаны номера, под которыми использованные в работе нуклеотидные последовательности участков ITS1 и ITS2, а также ETS и *psbA-trnH* зарегистрированы в базе данных GenBank. Для образцов, для которых участки ДНК получены нами, процитированы этикетки.

Aegopodium alpestre Ledeb.:

ITS U78436, U78376 (Downie & al. 1998).

Aegopodium handelii H. Wolff:

China, Hunan prov., Mt. Yün-schan, 7.08.1917, *Handel-Mazzetti* 11146 (WU). – ITS JQ792195.

Aegopodium kashmirica (R. R. Stewart ex Dunn) Pimenov:

Образец культивируется в ботаническом саду МГУ. – ITS JQ792197.

Aegopodium latifolium Turcz.:

Иркутская обл., оз. Байкал, окрестности п. Утулик. 14.08.1992, *Pimenov & Kljukov* 83 (MW). – ITS JQ792196.

Aegopodium podagraria L.:

Образец культивируется в ботаническом саду МГУ. – ITS JQ792200, ETS JF807503, *psbA-trnH* EU445714.

Aegopodium tadshikorum Schischk.:

Образец культивируется в ботаническом саду МГУ. – ITS JQ792201.

Aegopodium tribracteolatum Schmalh.:

Грузия, Закавказье, окрестности Боржом, 06.06.1887, *Акинфиев* (LE). – ITS JQ792202.

Afrocarum imbricatum (Schinz) Rauschert:

ITS AY360228 (Hardway & al. 2004).

Afroligusticum petitianum (A. Rich.) P.J.- D.Winter:

ITS AM40886918 (Winter et al., 2008).

Afroligusticum elliotii (Engl.) C.Norman:

ITS DQ51637713 (Spalik et Downie, 2007)

***Afroscidium magalimontanum* (Sond.) P.J.D. Winter:**

ITS AM40887618 (Winter et al., 2008).

***Ammi majus*:**

ITS AMU78386 (Downie et al., 1998).

***Angelica decursiva*:**

ITS JX022912 (Yuan et al., 2015).

***Angelica sylvestris* L.**

ITS HQ256681 (Liao C.-Y. et al., 2012)

***Angelica purpurascens* (Avé-Lall.) Gilli:**

ITS AF008611, AF009090 (Katz-Downie et al., 1999).

***Angelica tatiana* Bordz.:**

ITS AF009089, AF008610 (Katz-Downie et al., 1999).

***Anethum graveolens*:**

ITS GQ148795 (Downie et al., 1998).

***Aphanopleura trachysperma* Boiss.:**

ITS AF009108 (Katz-Downie & al. 1999).

***Arafoe aromatica* Pimenov & Lavrova:**

ITS U78443 (Downie & al. 1998).

***Berula erecta* (Huds.) Coville:**

ITS DQ005656 (Spalik & Downie 2006).

Billburttia vaginoides

ITS FM986440 (Magee et al., 2009).

***Bunium bulbocastanum* L.:**

Образец культивируется в ботаническом саду МГУ. – ITS DQ443722, DQ443722, ETS KF974541, *psbA-trnH* DQ457162.

***Bunium cornigerum* (Boiss. et Hausskn.) Drude:**

Iran, Kurdestan, Banih, 30.05.1978, *Mozaffarian* 29335 (TARI). – ETS KF974543, *psbA-trnH* EU445725.

***Bunium corydalinum* DC.:**

Italy, Sardaigne, 25.05.2002, *Charpin* 26856 (G). – ETS KF974544, *psbA-trnH* EU445726.

***Bunium elegans* (Fenzl) Freyn:**

1. ITS AF073543, AF073544 (Downie & al. 2000a).
2. Iran, prov. Hamadan, 14.06.2001, *Pimenov et al.* 353 (MW). – ETS KF974545, *psbA-trnH* DQ457163.

***Bunium fallax* Freyn:**

Turkey, Anatolia orientalis, Amasia, 14.05.1889, *Bornmüller* 598 (LE). – ETS KF974546, *psbA-trnH* EU445728.

***Bunium ferulaceum* Sm.:**

ITS DQ435219, DQ435258 (Degtjareva & al. 2009).

***Bunium mauritanicum* Batt.:**

Marocco, Hidum, 01.07.1930, *Sennen & Mauricio* 7573 (G). – ITS DQ435226, DQ435265, ETS KF974547, *psbA-trnH* EU445738.

***Bunium pachypodium* P.W. Ball:**

Spain, Sevilla, 10.04.1969, *Golian et al.* 725/09 (G). – ETS KF974548, *psbA-trnH* EU445739.

***Bunium paucifolium* DC.:**

Армения, Мегринский район, 05.07.1977, *Пименов и др.* 1143 (MW). – ITS DQ435229, DQ435268, ETS KF974549, *psbA-trnH* EU445740.

***Bunium pinnatifolium* Kljuykov:**

Turkey, C1, Izmir, 27.05.1996, *Pimenov et al.* T96-28 (MW). – ITS DQ435231, DQ435270, ETS KF974550, *psbA-trnH* EU445742.

***Bunium rectangulum* (Boiss. & Hausskn.) H. Wolff:**

1. Iran, Kohgiloue-e Boirahmad, 25.05.1995, *Mozaffarian* 18268 (TARI). – ITS DQ435232, DQ435271, ETS KF974551.
2. Iran, Farsi yassuj Abshar, 1800–2000m, 2.06.1973. *Iranshahr & Moussavi* 15787-E (W) [= *B. luristanicum* Rech. f.]. – *psbA-trnH* DQ457166.

***Bunium scabrellum* Korovin:**

Азербайджан, Лерикский район, 21.06.1977, *Пименов и др.* 854 (MW). – ITS DQ435234, DQ435273, ETS KF974552, *psbA-trnH* EU445744.

***Bunium simplex* (K. Koch) Kljuykov:**

NE Turkey, A8, Erzurum, 08.07.1994, *Pimenov et al.* 462 (MW). – ETS KF974553, *psbA-trnH* D Q457169.

***Bunium verruculosum* C.C. Townsend:**

Persia, prov. Kordestan, 07.07.1971, *Lamond* 4608 (E). – ETS KF974554, *psbA-trnH* EU445745.

***Carum appuanum* (Viv.) Grande ssp. *appuanum*:**

1. Italy, Tuscany, Province of Massa and Carrara, Apuan Alps, Pian della Fioba, Rif. Citta di Massa, 44°03,49'N, 10°11,96'E, 860 – 875 m. 18.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 16 (MW). – ITS.
2. ITS AY840984, AY840985 (Papini et al., 2007).

***Carum appuanum* (Viv.) Grande ssp. *bulgaricum*:**

1. Болгария, Пирин планина – по варовитите скали под хижа «Яворов», 1300 м. н. в., 05.08.1950. *Иорданов, Китанов* (LE). – ITS
2. Greece, Northern Greece, Nomos: Pellis, Mt. Tzena, 41°08,78'N, 22°13,54'E, 1857 m. 01.09.2015. *Zakharova & Petrova* 17. (MW). – ITS.

***Carum appuanum* (Viv.) Grande ssp. *palmatum*:**

1. Greece, Northern Greece, Nomos: Serron; Mt Menikion, SW-part, near 5.5 km NE of the village of Inoussa (above the hamlet of Chionochorion), 41°09,207'N, 23°39,675'E, 1319 m. 28.08.2015. *Zakharova & Petrova* 5. (MW). – ITS.
2. Greece, Northern Greece, Nomos: Kavallas; Mt Pangeo, near 22 km to W-NW of the village of Akrovuni, 40°54,21'N, 24°06,88'E, 1570 m. 30.08.2015. *Zakharova & Petrova* 10. (MW). – ITS.

***Carum atlanticum* Litard et Maire**

Morocco, High Atlas, Region: Marrakesh-Tesift-El-Hauoz; near 15 km E of Imlil, pass Tacheddirt, rocks above pass, 31°09,73'N, 07°48,30'W, 3150 m. 26.08.2013. *Ukrainskaya, Zakharova & Pimenov* 11 (MW). – ITS.

***Carum buriaticum* Turcz.:**

1. Читинская область, Оловянинский район, около пос. Оловянная, 20.08.1993, *Пименов, Васильева* 97 (MW). – ITS JQ792206, ETS KF974555, *psbA-trnH* KJ74554.
2. (=C. *furcatum*) Typus. China, Shanxi, Chieh-hsiu distr., Sung-lin-miao, Lat/long: 36:50N 111: 55E. Alt.: 800 m. In prato aprico. 18.06.1924, *Smith* 5838 (UPS). – ITS JQ792213.
3. Алтайский край, Алтайский заповедник, Телецкое озеро, долина реки Чулышман, 30.07.1959, *Курганская, Курченко* (MW). - ITS JQ792207.
4. Республика Бурятия, озеро Соленое, 16.08.2006, *Казановский* (IRK). – ITS JQ792208.

Carum carvi L.:

1. Образец культивируется в ботаническом саду МГУ (семена из Ботанического института им. Комарова в Санкт-Петербурге) – **ITS** AF0778778, **ETS** JF807511, **psbA-trnH** DQ457171.
2. Киргизия, Иссы-Кульская обл., правый берег р. Каджи-Сай, выше пос. Каджи-Сай, 42°7'N, 77°12'E, 2300-2400 м, 14.08.2010. *Украинская, Захарова* 16 (MW). – **ITS** JQ792209.
3. Армения, Мегринский р-н, Мегринский хр.. окр. пос. Калер, сев. склон горы Чигновар. 06.07.1977. *Пименов, Остроумова, Груздева, Волоснова* 1209 (MW). – **ITS** JQ792210.
4. Карачаево-Черкессия, Зеленчукский р-н, станица Зеленчукская. 03.06.2007. *Зернов, Митин*. (MW). – **ITS** JQ792211.

Carum caucasicum (M. Bieb.) Boiss.:

1. Кабардино-Балкария, Приэльбрусье, субальпы около поляны Азау. 21.08.1970. *Пименов, Пакалн* 428 (MW). – **ITS** JF510478, **ETS** KF974556, **psbA-trnH** JF510478.
2. Краснодарский край, Адыгейская А. О., окрестности Армянского приюта, плато Лагонаки по дороге на г. Оштен, 2200 м н.у.м., 30.07.1989, *Даушкевич, Даушкевич* 63 (MW). – **ITS**
3. Северо-Осетинская АССР, бассейн р. Ардон, гребень Цейского хребта в окр. штольни, альпийский луг, 25.07.1977, *Шведчикова* (MW). – **ITS**
4. Грузинская ССР, Онский район, ущелье Чанчахи в верховьях реки Риони по дороге к Мамиссонскому перевалу, выс. ок. 2200-2300 м, 21.07.1971, *Гогина* 2773. (MHA). – **ITS**
5. Грузия, Юго-Осетинская авт. обл., Джавский р-н, окрестности оз. Эрце. Субальпийские луга, 29.06.1971, *Гогина* 2372 (MHA). – **ITS**
6. Грузинская ССР, Юго-Осетия, верховья р. Б. Лиахва, окрестности горно-лугового стационара, 2498 м н. у. м., 02.08.1956, *Гогина* (MHA). – **ITS**
7. Грузинская ССР, Казбегский район, Крестовый перевал, в окр. с. Гудаури. 10.08.1966, *Гогина* 2039 (MHA). – **ITS** JQ792212.

Carum depressum Hartvig & Kit Tan:

Greece, Peloponnese, Lakonia/Messinia, Taigetos Mts., Langada gorge, 7°04'N, 22°18'E, *Kit Tan & Strid* 20416 (C) – **ITS** KF974533, **ETS** KF974557, **psbA-trnH** KJ794200.

Carum flexuosum

1. Toscana, Appennino Pistoese alta valle dell' Orsigna, pendice roccioso e detritico-franoso fra Porta Franca e Merizzona, c. 1650 m, 03.08.2007, *Filelmi* (FI). – **ITS**
2. Italy, Abruzzo, Majella National Park, Mountains Majella, M. Focalone, near 4 km S of Blockhaus, 42°07,28'N, 14°06,88'E, 2200 m, 24.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 49 (MW) – **ITS**
3. Italia, Prov. Rieti: Nordosthänge des Mte. Terminillo, Felsen und steile Abhänge bei 1800-200 m, 19.08.1965, *Merxmüller & Grau* 20726 (MSB) – **ITS**
4. Italy, Abruzzo, Grand Sasso, pass Vado di Corno, 42°27,36'N, 13°35,53'E, 1500 m. 23.08.2014, *Zakharova, Kljuykov, Ukrainskaya* 37 (MW) – **ITS**

5. **ITS** AY840989, AY840988 (Papini et al., 2007).

***Carum graecum* Boiss. et Heldr. ssp. *graecum*:**

1. Greece, Central Greece, Nomos: Viotia; Mountain: Parnassos; 8 km E-NE of Arachova, 38°30,39'N, 22°37,82'E, 1533 m, 29.06.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 21 (MW). – **ITS**.
2. Greece, Peloponnisos, Nomos: Achaias; Mountain: Chelmos; Aroania ridge, NE-macroslope, 3,5 km to SW of Zarouchla, 37°57,66'N, 22°15,40'E, 1381 m, 03.07.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 29 (MW). – **ITS**.

***Carum graecum* Boiss. et Heldr. ssp. *serpenticum*:**

1. Greece, Northern Greece, Nomos: Kastorias; near 8 km to S of Eptakhori, above the village of Zouzouli, in woodland of *Pinus nigra*, 40°10,098'N, 21°01,395'E, 1264 m, 03.09.2015, *Zakharova, Petrova* 23 (MW). – **ITS**
2. Griechenland: Nomos und Eparchia Grevena. Vourinos-Massiv, Östlich von Exarhos, 1750 m, 19.08.1983, *Hagemann, Ketelhut, Wolf* (LD). – **ITS** JQ792214, **ETS** KF794196, **psbA-trnH** KJ794196.

***Carum grossheimii* Schischk. :**

1. Грузинская ССР, Юго-Осетия, верховья р. Б. Лиаква, ущелье р. Эрманидон. 2500 м, 21.07.1956, *Гогина* (МНА). – **ITS** JQ792217.
2. Абхазия, Гульрипшский р-н, между Южным Приютом и Клухорским перевалом, 23.07.1987, *Остроумова, Хохряков, Даушкевич* 133 (MW). – **ITS** JF510479.
3. Грузия, Сванетия, перевал Хида, 25.08.1965, *Пименов* 1152 (MW). – **ITS** JQ792216.

***Carum heldreichii* Boiss.:**

1. Greece, Central Greece, Nomos: Viotias; Mountain: Parnassos; to N of Arachova, 38°32,34'N, 22°35,40'E, 2000 m, 28.06.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 11 (MW) – **ITS**.
2. Greece, Stereo Ellas. Nomos: Phokidos, Eparchia Parnassida/ Eparchia Doridhas: Mt Vardousia, 5 km E-ENE of Artotina, 26.08.1982, *Hartvig, Frenzen, Christiansen* 10471 (C). – **ITS** JQ792218, **ETS** KF974559, **psbA-trnH** KJ794197.

***Carum jahandiezii* Litard et Maire**

1. Morocco, Middle Atlas, Region: Meknes-Tafilalet, between Col du Zad and Aguelmame de Sidi-Ali, 33°01,89'N, 05°04,15'W, 2062 m, 05.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 56 (MW). – **ITS**.
2. Morocco, Middle Atlas, Region: Meknes-Tafilalet; 8 km S of Timahdite, Fom Kheneg, riverhead Oued Guigou, 33°08,88'N, 05°03,34'W, 1860 m, 05.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 59 (MW). – **ITS**.

***Carum komarovii* Karjagin:**

1. Армения, Кафанский р-н, вост. склон горы Хуступ, Мегринский хр., 08.07.1977, *Пименов, Алексеев, Баранова, Остроумова, Лаврова, Груздева* 1274 (MW). – **ITS** JQ792198.

2. Азербайджанская ССР, Ханларский р-н, Муровдагский хребет, заповедник Гейгель, г. Кяпаз, 2600 м, 08.06.1971, *Гогина* 1932 (МНА). – **ITS** JQ792199.
3. Азербайджанская ССР, Нагорно-Карабахская АО, Гадзутский р-н, г. Зиарат, 10.07.1966, *Гогина, Проскурякова* 1451 (МНА). – **ITS**.

Carum lacuum

Morocco, High Atlas, Region: Meknes-Tafilalet, Plateau des Lacs, 3 km N of Imilchil, 32°10,64'N, 05°37,87'W, 2100 m, 02.09.2013, *Zakharova, Pimenov, Ukrainskaya* 38 (MW). – **ITS**.

***Carum meifolium* (M. Bieb.) Boiss.:**

1. Краснодарский край, 18.07.1976, *Пименов* 392 (MW). – **ITS** JF510480
2. Карачаево-Черкесская АО, Тебердинский заповедник, от Гоначхира до Клухорского перевала, 09.07.1976, *Пименов, Алексеев, Лаврова* 332 (MW). – **ITS** JQ792220.
3. Грузия, Мегрельский хр., верховье р. Техури, выше пос. Лебарде, 11.07.1971, *Русанович* (МНА) – **ITS** JQ792219.

***Carum meoides* (Griseb.) Halácsy:**

1. Greece, Kozani, Siniatsikon Mt., 6 km SSE of Vlasti, 30.08.1980, *Franzén* 229 (LD) – **ITS** JQ792222, **ETS** KF745661, *psbA-trnH* KJ794198.
2. Greece, Peloponnisos, Nomos: Achaïas; Mountain: Chelmos; Aroania ridge, NE-macroslope, 4,5 km to SW of Zarouchla, 37°57,64'N, 22°14,98'E, 1466 m, 03.07.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 32 (MW) – **ITS**.

***Carum porphyrocoleon* (Freyn & Sint.) Woronow ex Schischk.:**

1. Грузия, Триалетский хр., окр. Бакуриани, дорога Цхра-Цхаро, 15.07.1977, *Пименов, Алексеев, Лаврова, Остроумова, Груздева* 1374 (MW). – **ITS** JF510481.
2. СВ Турция, А9, Артвин, Арсианский хр., западный склон в р-не пер. Ялнизчам, 06.07.1994, *Пименов, Ключиков, Хохлаков* 232 (MW). – **ITS** JQ792221.

***Carum rupicola* Hartvig & Strid:**

Turkey, 50 km SW Antalya, Tantali, 17.07.1984, *Gork & al.* 23604 (B) – **ITS** JQ792223, **ETS** KF974562, *psbA-trnH* KJ794199.

***Carum piovanii* Chiov.:** Ethiopia, Addis Ababa, Entoto Ridge, above Italian Embassy, alt. 2550–2600 m, 28.09.1975, *Gilbert & Thulin* 1010 (UPS). – **ITS** KF164290.

Carum verticillatum

1. United Kingdom, Scotland, 30–40 km to NW from Glasgow, 56°14'50"N, 4°43'10"W, 5.7.2003, *Seregin, Naikatini* E-270 (MW). – **ITS** JQ792228.
2. United Kingdom, Wales, 51°52'N, 3°50'W, 13.7.1980, *Jury, Rumsey* 1409 (MHA). – **ITS** JQ792229.

***Chamaele decumbens* Makino:**

1. **ITS** DQ516364 (Spalik & Downie 2007).
2. Japan, Honshu, Tochigi pref., Nikko national park, near Chezeng lake, 27.05.1956, *Hedberg* 6222 (UPS). – **ITS** JQ792194.

***Chamaesciadium acaule* C. A. Mey.:**

1. Карачаево-Черкессия, верховья реки Махор, 4.08.2006, *Зернов и др.* (MW). – **ITS** JQ792225.
2. Абхазская АССР, Гагринский р-н, верховья реки Псоу. 01.08.1975, *Гогина и др.* 138 (МНА). – **ITS**.
3. Ставропольский край, Карачаево-Черкессия, пос. Ниж. Архыз. 18.07.1996. *Костылева* (МНА). – **ITS**.
4. Армения, гора Арагац, 28.06.1966, *Гогина, Проскуракова* (МНА). – **ITS**.
5. Грузия, Военно-грузинская дорога, окрестности с. Сиони, 17.07.1976, *Гогина* (МНА). – **ITS**.
6. Восточный Кавказ, граница Дагестана и Чечено-Ингушетии, у оз. Кезеной-Ам. 15-17.07.1987, *Бочкин и др.* (МНА). – **ITS**.
7. **ITS** GQ379318 (Spalik & al. 2010).

***Cicuta virosa* L.:**

ITS AY524764 (Lee & Downie 2006).

***Cnidiocharis alaica* Pimenov:**

ITS AF008615, AF009094 (Katz-Downie & al. 1999).

***Cnidium silaifolium* Fiori & Paol.:**

ITS U78407, U78467 (Downie & al. 1998).

***Crithmum maritimum* L.:**

1. **ITS** U30541, U30540 (Downie & Katz-Downie 1996).
2. Turkey, Antalya, Phaselis bay, 36°31'N, 30°32'E, 10.10.1999, *Majorov s.n.* (MW). – **ETS** KF974563, *psbA-trnH* EU44575.

***Cryptotaenia canadensis* DC.:**

ITS U79613 (Downie & al. 1998).

***Cynorrhiza typica* Eckl. & Zeyh.:**

1. **ITS** AM40886518 (Winter et al., 2008).
2. **ITS** AM40886618 (Winter et al., 2008).

***Dasispermum humile* (Meisn.) Magee & B.-E. van Wyk:**

ITS FM201518 (Magee et al., 2009).

***Dasispermum suffruticosum* (P.J.Bergius) B.L.Burtt:**

ITS FM201514 (Magee et al., 2009).

***Deverra denudata* :**

1. ITS EU169255 (Ajani & al., 2008).
2. ITS AM408888 (Winter et al., 2008).

***Elaeosticta lutea* (M.Bieb. ex Hoffm.) Kljuykov, Pimenov & V.N. Tikhom.:**

Казахстан, Актюбинская обл., СВ от с. Ойыл, выше пос. Акчатау, 11.06.1965, Черкасова (MW). – ITS DQ422815, DQ422834, ETS KF974564, *psbA-trnH* DQ457172.

***Elaeosticta nodosa* Boiss.:**

Iran, prov. Hamadan, 15.06.2001, Pimenov et al. 365 (MW). – ITS AY941271, AY941299, ETS JF807517, *psbA-trnH* EU44575.

***Elwendia badachschanica* (Kamelin) Pimenov & Kljuykov:**

СЗ Памир, устье реки Ванч, 08.1950, Криниская, Шишкин (MW). – ITS DQ435207, DQ435246, ETS KF974540, *psbA-trnH* EU445719.

***Elwendia chaerophylloides* (Regel & Schmalh.) Pimenov & Kljuykov (Regel & Schmalh.):**

Киргизия, северный склон Туркестанского хребта, 01.05.1987, Пименов, Васильева 80 (MW). – ITS DQ435213, DQ435252, ETS KF974542, *psbA-trnH* EU44572.

***Elwendia latiloba* (Korovin) Pimenov & Kljuykov:**

Южный Таджикистан, восточный склон хребта Койки-Тау, 13.05.1979, Пименов и др. 656 (MW). – ITS DQ435224, DQ435263, ETS JF807508, *psbA-trnH* EU445736.

***Elwendia persica* (Boiss.) Pimenov & Kljuykov:**

ITS DQ435230, DQ435269 (Degtjareva & al. 2009).

***Falcaria vulgaris* Bernh.:**

1. ITS AF077888 (Valiejo-Roman & al. 1998).
2. Казахстан, 13.09.1979, Ключиков (MW). – ETS JF807518.
3. Ростовская обл., Богучарский р-н, Радченское, Пименов 25 (MW). – *psbA-trnH* DQ457174.

***Foeniculum vulgare*:**

ITS EF421428 (Kersten, Knoess, 2007).

***Fuernrohria setifolia* K. Koch:**

1. ITS AF009112, AF008633 (Katz-Downie & al. 1999).
2. Армения, 20.08.1996, Пименов (MW). – ETS JF807521, *psbA-trnH* EU445755.

***Galagania fragrantissima* Lipsky:**

ITS DQ422820, DQ422839 (Degtjareva & al. 2009).

***Galagania tenuisecta* (Regel & Schmalh.) M.Vassiljeva & Pimenov:**

Таджикистан, Ю предгорья Туркистанского хребта, 12.06.1976, *Пименов и др.* 555 (MW). – ITS DQ422821, DQ422840, ETS KF974565, *psbA-trnH* DQ457176.

***Gongylosciadium falcarioides* (Bornm. & Wolff) Rech. f.:**

ITS EU169272 (Ajani & al. 2008).

***Grammosciadium daucoides* DC.:**

ITS AF073559 (Downie & al. 2000a).

***Grammosciadium macrodon* Boiss.:**

ITS AF073553 (Downie & al. 2000a).

***Grammosciadium platycarpum* Boiss. & Hausskn. ex Boiss.:**

ITS AF073551, AF073552 (Downie & al. 2000a).

***Grammosciadium pterocarpum* Boiss.:**

ITS AF073557, AF073558 (Downie & al. 2000a).

***Grammosciadium scabridum* Boiss.:**

1. ITS AF073555, AF073556 (Downie & al. 2000a).
2. Иран, 13.06.2001, *Пименов* 308 (MW). – ETS JF807522, *psbA-trnH* JF807601.

***Hellenocarum amplifolium* (Boiss. & Hausskn.) Kljuykov:**

Iran, Bakhtiari, Lordegan, 13.06.1987, 62101 (TARI). – ITS KF974535, ETS KF974566, *psbA-trnH* KJ794204.

***Hellenocarum multiflorum* (Sm.) H. Wolff:**

Greece, Central Greece, Viotias, Arachova, 7.06.2012, *Zakharova, Ukrainskaya* 2 (MW). – ITS KF974537, ETS KF974567, *psbA-trnH* KJ794202.

***Hellenocarum pisidicum* Kit Tan:**

Turkey, C3 Antalya, above Düzağaç, 19.07.1982, *Ayaşligil* 1378B (E). – ITS KF974536, ETS KF974568, *psbA-trnH* KJ794203.

***Hellenocarum strictum* (Griseb.) Kljuykov:**

Greece, Kavala, Pangeo Mt., 18.07.1978, *Greuter* 16058 (MHA). – ITS KF974534, ETS KF974560, *psbA-trnH* KJ794201.

***Helosciadium nodiflorum* (L.) W. D. J. Koch:**

ITS AY360240 (Hardway & al. 2004).

***Heracleum sibiricum* L.:**

ITS DQ996576 (Logacheva et al., 2008).

***Hladnikia pastinacifolia* Rchb.:**

ITS EU169287 (Ajani & al 2008).

***Hyalolaena jaxartica* Bunge:**

ITS DQ422823, DQ422842 (Degtjareva & al. 2009).

***Imperatoria ostruthium* L.:**

ITS AF077896 (Valiejo-Roman et al., 1998)

***Johrenia golestanica* Rech. f.:**

ITS EU169289 (Ajani et al., 2008)

***Kalakia marginata* (Boiss.) Alava:**

ITS EU169293 (Winter et al., 2008).

***Lefebvrea abyssinica* A.Rich.:**

ITS DQ516376 (Spalik et Downie, 2007).

***Lefebvrea grantii* (Kingston ex Oliver) S.Droop:**

ITS AM408878 (Winter et al., 2008).

***Mogoltavia sewerzowii* (Regel) Korovin:**

ITS DQ422827, DQ422846 (Degtjareva & al. 2009).

***Nanobubon capillaceum* (Thunb.) Magee:**

ITS AM408864 (Winter et al., 2008).

***Notobubon capense* (Eckl. & Zeyh.) Magee:**

ITS AM408850 (Winter et al., 2008).

***Notobubon galbaniopse* (H. Wolff) Magee:**

ITS AM408853 (Winter et al., 2008).

***Notobubon galbanum* (L.) Magee:**

ITS AM408844 (Winter et al., 2008).

***Notobubon gummiferum* (L.) Magee:**

ITS AM408852 (Winter et al., 2008).

***Notobubon pearsonii* (Adamson) Magee:**

ITS AM408867 (Winter et al., 2008).

***Notobubon striatum* (Thunb.) Magee:**

ITS AM408854 (Winter et al., 2008).

***Notobubon tenuifolium* (Thunb.) Magee:**

ITS AM408849 (Winter et al., 2008).

***Oedibasis apiculata* (Kar. & Kir.) Koso-Pol.:**

ITS DQ422828, DQ42284 (Degtjareva & al. 2009).

***Oedibasis platycarpa* (Lipsky) Koso-Pol.:**

Казахстан, Сырдарьинский Каратау, *Пименов и др.* (MW). – ETS JF807526, *psbA-trnH* EU445763.

***Oenanthe fistulosa* L.:**

ITS DQ005664 (Spalik & Downie 2006).

***Olymposciadium caespitosum* Sibth. & Sm.:**

Turkey, *Pimenov & al.* 370 (MW). – ITS JQ792226, ETS JF807527, *psbA-trnH* JF807605.

***Oxypolis rigidior* (L.) Raf.:**

ITS EF177743 (Downie & al. 2008).

***Pastinaca armena* Fisch. & C.A.Mey.:**

ITS AF008626 , AF009105 (Katz-Downie et al., 1999).

***Peucedanum coriaceum* Rchb.:**

ITS AF495824, AF495825 (Spalik et al., 2002).

***Peucedanum gallicum* Latour.:**

ITS AM408882 (Winter et al., 2008).

***Peucedanum morisonii* Besser:**

ITS AF077903 (Valiejo-Roman et al., 1998).

***Peucedanum officinale* L.:**

ITS AF495820, AF495821 (Spalik et al., 2002).

***Peucedanum tauricum* M. Bieb.:**

ITS AM408884 (Winter et al., 2008).

***Perideridia americana* (Nutt. ex DC.) Rchb. ex Steud.:**

ITS AY246909 (Downie & al. 2004).

***Perideridia kelloggii* (A. Gray) Mathias:**

ITS AY246967 (Downie & al. 2004).

***Petroselinum crispum*:**

ITS U78387 (Downie & al. 1998).

***Physospermum cornubiense* (L.) DC.:**

1. ITS AF077904 (Valiejo-Roman & al. 1998).
2. Образец культивируется в ботаническом саду МГУ. – ETS KF974569, *psbA-trnH* EU445765.

***Pimpinella anthriscoides* Boiss.:**

1. ITS AY581783 (Tabanca & al. 2005).
2. Армения, Такерлу, 4.06.1977, Пименов и др. 164 (MW). – ITS JQ792203;

***Pimpinella cervarivifolia* Freyn & Sint.:**

Turkey, Turkish-Armenien, Szand-schak Gümüşchakhane, Tempede, 22.8.1894, *Sintenis* 7541 (LD). – ITS JQ792234.

***Pimpinella affinis* Ledeb.:**

ITS AY581780 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella anisetum* Boiss. & Balansa:**

ITS AY581781 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella aromatica* M. Bieb.:**

ITS AY581784 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella aurea* DC.:**

ITS AY581785 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella caffra* D. Dietr.:**

ITS FM986447 (Magee & al. 2010).

***Pimpinella candolleana* Wight & Arn.:**

ITS EU236194 (Zhou & al. 2008).

***Pimpinella cretica* Poir.:**

ITS AY581789 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella diversifolia* DC.:**

ITS DQ516369 (Spalik & Downie 2007).

***Pimpinella eriocarpa* Banks & Sol.:**

ITS AY581790 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella favifolia* C. Norman:**

ITS FM986458 (Magee & al. 2010).

***Pimpinella rhodantha* Boiss.:**

ITS AY581800 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella saxifraga* L.:**

ITS AY581801 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella tragium* (DC.) Matthews:**

ITS AY581805 (Tabanca & al. 2005).

***Pimpinella transvaalensis* H. Wolff:**

ITS FM986449 (Magee & al. 2010).

***Pimpinella yunnanensis* H. Wolff:**

ITS FJ385058 (Zhou & al. 2009).

***Postiella capillifolia* (Post ex Boiss.) Kljuykov:**

Turkey, Isparta, Egridir, Kapiz deresi, 3 km S to Yako Kuyu, 5.08.1974, *Pesmen, Güner* 1867 (E). – ITS DQ422829, DQ422848, *psbA-trnH* EU445766.

***Psammogeton biternatum* Edgew.:**

ITS AF164839, AF164864 (Downie & al. 2000b).

***Psammogeton canescens* (DC.) Vatke:**

ITS AF009109, AF008630 (Katz-Downie & al. 1999).

***Pyramidoptera cabulica* Boiss.:**

ITS AF008631, AF009110 (Katz-Downie & al. 1999).

***Rhabdosciadium aucheri* Boiss.:**

1. ITS AF073549, AF073550 (Downie & al. 2000).
2. Iran, 07.06.2001, *Pimenov* 246 (MW). – ETS JF807532, *psbA-trnH* EU445767.

***Ridolfia segetum*:**

ITS U78384 444 (Downie & al., 1998).

***Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.:**

ITS AF495838, AF495839 (Spalik & al. 2004).

***Scaligeria moreana* Engstrand:**

ITS AH008893 (Downie & al. 2000).

***Scaligeria napiformis* (Willd. ex Spreng.) Grande:**

1. ITS DQ422830, DQ422849 (Degtjareva & al. 2009).
2. Turkey, B1, Izmir, 22.05.1995, *Pimenov, Kljuykov* T95-11 (MW). – ETS KF974570, *psbA-trnH* EU445768.

***Schulzia albiflora* (Kar. & Kir.) Popov:**

ITS DQ422831, DQ422850 (Degtjareva & al. 2009).

***Schulzia crinita* (Pall.) Spreng.:**

Алтай, 18.09.1989, *Пименов, Васильева* (MW). – ITS AY328949, AY330515, ETS F974571, *psbA-trnH* EU445770.

***Schulzia prostrata* Pimenov & Kljuykov:**

ITS HM229406 (Degtjareva, 2013).

***Selinum broteroi* Hoffmanns. & Link:**

ITS AY179029 (Spalik & al. 2004).

***Selinum carvifolia* (L.) L.:**

ITS AY179028 (Spalik & al. 2004).

***Seseli alpinum* M. Bieb.:**

Краснодарский край, Республика Адыгея, Кавказский заповедник, 19.07.1996, Пименов и др. 409 (MW). – ITS JQ792205.

***Seseli libanotis* W. D. J. Koch:**

ITS AF009082, AF008603 (Katz-Downie & al. 1999).

***Seseli peucedanoides* Hayek:**

ITS AF008613, AF009092 (Katz-Downie & al. 1999).

***Seseli saxicola* (Albov) Pimenov:**

Грузия, Сванетия, верховья реки Цхенисцкали, 15.08.1973, Пименов 743 (MW). – ITS JQ792224.

***Seseli tortuosum* L.:**

ITS AY179031 (Spalik & al. 2004).

***Sium bracteatum* (Roxb.) Cronk:**

ITS AY353982 (Hardway & al. 2004).

***Sium latifolium* L.:**

ITS DQ005671 (Spalik & Downie 2006).

***Sium repandum* Welw. ex Hiern:**

ITS DQ005680 (Spalik & Downie 2006).

***Stenosemis caffra* Sond.:**

ITS AM408874 (Winter, 2008).

***Stenosemis angustifolia* E. Mey:**

ITS AM408875 (Winter, 2008).

***Tamamschjanella cruciata* (Bornm. & H. Wolff) Pimenov & Zakharova:**

Turkey, Turkish-Armenien, Koesoedagh, 17.07.1889, *Sintenis* 1311 (LD). – **ITS** JQ792232.

***Tamamschjanella rhizomatica* (Hartvig) Pimenov & Kljuykov:**

ITS DQ422826, DQ422845 (Degtjareva & al. 2009).

***Tamamschjanella rubella* (E. Busch) Pimenov & Kljuykov:**

Армения, 4 км от с. Гергер до Пушкинского перевала, 26.08.1965, *Пименов и др.* 630 (MW). – **ITS** DQ422833, DQ422852, **ETS** KF974572, *psbA-trnH* EU445775.

***Tordylium aegyptiacum* (L.) Poir.:**

ITS EU169328 (Ajani, 2008).

***Trachyspermum ammi* (L.) Sprague:**

1. **ITS** U78380, U78440 (Downie & al. 1998).
2. Gatersleben, TRACH 1/76 344. – **ETS** KF974573, *psbA-trnH* EU4457

***Trinia hispida* Hoffm.:**

ITS EU169330 (Ajani & al. 2008)

***Vicatia atosanguinea* (Kar. & Kir.) P. K. Mukh. & Pimenov:**

Kirghizia, Chujsky region, Ak-Tjuz, 2700 m, 42°53'N, 76°10'E, 12.8.2010, *Ukrainskaja, Zakharova* 3 (MW). – **ITS** JQ792230.

***Vicatia coniifolia* DC.:**

ITS EU169331 (Ajani & al. 2008).