

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

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

Группы видов <i>Carum</i>	Клада на молекулярных деревьях	Таксоны, оказавшиеся наиболее близкими
<i>C. carvi</i> , <i>C. caucasicum</i> , <i>C. grossheimii</i> , <i>C. meifolium</i> , <i>C. porphyrocoleon</i>	A	<i>Chamaesciadium</i> , <i>Grammosciadium</i> , <i>Fuernrohria</i>
<i>C. komarovii</i>	A	<i>Aegopodium</i> , <i>Chamaele</i> , <i>Pimpinella antriscoides</i>
<i>C. heldreichii</i> , <i>C. flexuosum</i> , <i>C. meoides</i> , <i>C. rupicola</i>	B	-
<i>C. appuanum</i> , <i>C. graecum</i>	B	<i>Scaligeria</i>
<i>C. depressum</i>	B	<i>Bunium</i> , <i>Hellenocarum</i>
<i>C. buriaticum</i>	B	<i>Elaeosticta</i> , <i>Hyalolaena</i> , <i>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>Billburitia</i> , <i>Deverra</i> , <i>Foeniculum</i> , <i>Ridolfia</i> , <i>Anethum</i>
<i>C. verticillatum</i>	F	<i>Sium</i> , <i>Cicuta</i> , <i>Berula</i> , <i>Oenanthe</i> , <i>Afrocarum</i> , <i>Helosciadium</i> , <i>Perideridia</i> , <i>Cryptotaenia</i> , <i>Oxypolis</i>

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

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

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

3. *Carum depressum*

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

4. *Carum piovanii*

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

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

5. *Carum verticillatum*

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

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

7. *Carum buriaticum*

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

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

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

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

9. *Carum appuanum* и *Carum graecum*

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

10. *Carum atlanticum*

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

11. *Carum jahandiezii* и *Carum lacuum*

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

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

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

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

13. *Carum asinorum*

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

Species incertae sedis

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

Заключение

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

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

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

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

Выводы

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Список публикаций по теме диссертации.

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

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

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

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

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

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

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

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

Тезисы и материалы конференций:

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

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

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

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