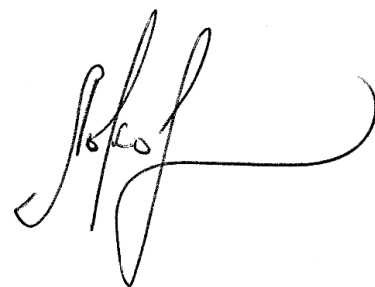


На правах рукописи



Лысков Дмитрий Федорович

**СИСТЕМАТИКА РОДА *PRANGOS*
(UMBELLIFERAE, APIOIDEAE) И СБЛИЖАЕМЫХ
ТАКСОНОВ: СОПОСТАВЛЕНИЕ МОРФОЛОГО-
АНАТОМИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ**

Специальность 03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2015

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

Научный руководитель:

Пименов Михаил Георгиевич
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник, профессор
Ботанического сада МГУ

Официальные оппоненты:

Олонова Марина Владимировна
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник,
профессор на каф. экологического
менеджмента Биологического института
ФГАОУ НИ Томский государственный университет

Гельтман Дмитрий Викторович
кандидат биологических наук
Зам. директора по научной работе
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Ведущая организация:

ФГБУН
Главный Ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Защита состоится 26 февраля 2016 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, биолого-почвенный корпус МГУ, ауд. М-1.

Факс: 8(495) 939-43-09

Интернет-сайт: www.bio.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова и на сайте www.bio.msu.ru.

Автореферат разослан «__» декабря 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.В. Щербаков

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Род *Prangos* объединяет 48 видов (Pimenov, Leonov, 1993; Пименов, Остроумова, 2012). Большинство видов были описаны еще в XIX веке такими классиками, как de Candolle и Boissier (de Candolle, 1830; Boissier, 1844, 1849, 1856, 1860a, 1860b 1872). Это обстоятельство создает ряд трудностей в понимании числа видов в данном роде, так как многие из предложенных в XIX веке названий оказались синонимами. Данная ситуация возникала из-за скудности материалов из центра видового разнообразия, которой расположен преимущественно в труднодоступных районах Передней и Средней Азии. Первая внутривидовая система была предложена только Л.В. Кузьминой в 1962. Первая и единственная монография рода была написана израильскими учеными (Herrnstadt, Heyn, 1977). В ней недостаточно подробно описаны и обработаны среднеазиатские виды, в то время малодоступные для этих исследователей. Дальнейшее развитие систематики рода было проведено отечественными учеными (Pimenov, Tikhomirov, 1983), но при этом возникала неудовлетворенная потребность в более детальном изучении иранских, турецких и ближневосточных таксонов. За прошедшее время в *Prangos* были описаны новые виды, преимущественно из центров разнообразия – Турции и Средней Азии (Пименов, 1983; Пименов, Ключиков, 1986; Duman, Watson, 1999; Duran et al. 2005; Pimenov et al., 2005; Şenol et al., 2011).

Среди представителей рода наблюдается широкая изменчивость морфологических признаков, особенно в плане строения плодов. Так как долгое время эти признаки признавались ключевыми в классификации Umbelliferae, многие сейчас входящие в состав рода *Prangos* виды были описаны в других родах (*Cachrys*, *Cryptodiscus*, *Hippomarathrum* и другие) и отнесены к *Prangos* уже позже (Herrnstadt, Heyn, 1977; Pimenov, Tikhomirov, 1983). Такая широкая вариабельность планов строения плодов внутри одного рода представляет очевидный интерес и может послужить для понимания взаимосвязи строения плодов с другими факторами, влияющими на растения, например, экологической приуроченностью вида.

Монография по роду *Prangos* была выпущена тридцать восемь лет назад. За данный временной промежуток в арсенале исследователей-систематиков появились новые методы, использование которых для решения проблем систематики рода следует признать уже недостаточным. Так, для видов *Prangos* в международных базах данных имеются лишь единичные нуклеотидные последовательности для нескольких видов, молекулярно-филогенетический анализ по отношению к роду не применялся. Новые морфологические признаки, такие как микроскульптура поверхности плода, изученная с

помощью сканирующего электронного микроскопа, также не применялись для изучения видов *Prangos*.

Род *Prangos* представляет интерес ввиду противоречивой трактовки некоторых таксонов, как на внутривидовом, так и на надвидовом уровне. Многие узколокальные виды данного рода изучены скудно и недостаточно, что на фоне разнообразной морфологии и анатомии плодов является несомненным упущением. Большинство из них не исследовались в естественных природных условиях, что также лишает исследователей данных об экологии этих видов. В результате исследования комплекса таксономически важных признаков и построения молекулярно-филогенетической системы рода возможно провести сравнение согласованности различных систем наиболее отвечающее современному состоянию развития методов систематики.

Виды рода *Prangos* являются ценными лекарственными растениями и важным кормовым объектом в регионах произрастания. Кроме того, представители рода могут вызывать фитодерматиты у людей и животных в местах обильного произрастания.

Цели и задачи исследования. Провести таксономическую ревизию видов рода *Prangos*, уточнить таксономические границы рода *Prangos* и других близкородственных таксонов (*Cachrys*, *Bilacunaria* etc.), изучить морфологические признаки и закономерности географического распространения видов, и сопоставить их с результатами молекулярно-филогенетического анализа.

Были поставлены следующие задачи: 1) описать и сравнить признаки цветков, соцветий и вегетативной сферы исследуемых видов *Prangos*; 2) описать и сравнить морфологические и анатомические признаки плодов этих видов; 3) исследовать микроскульптуру и поверхность плодов *Prangos* при помощи СЭМ; 4) исследовать филогенетические отношения видов *Prangos*, *Bilacunaria*, *Cachrys*, *Alococarpum* и *Ekimia* при помощи молекулярных методов; 5) составить и сравнить ареалы распространения исследуемых видов *Prangos*; 6) составить таксономический конспект рода *Prangos* на видовом уровне в объеме мировой флоры.

Научная новизна. Впервые были получены детальные описания морфологии и анатомии плодов большинства видов рода *Prangos*. Впервые были получены и проанализированы данные о микроскульптуре поверхности плодов представителей рода. Были существенно дополнены и уточнены существующие представления об ареалах распространения видов *Prangos*. Для подавляющего большинства видов впервые были получены и проанализированы данные молекулярных филогенетических маркеров.

Внутри рода были сделаны таксономические преобразования. Нескольким среднеазиатским видам был придан ранг подвидов. Видам *Prangos carinata* с юга Румынии, и *Prangos alpina* (= *Cachrys alpina*), описанному из Крыма, напротив, был возвращен видовой статус. Род *Alococarpum* предлагается упразднить и его единственный вид *A. erianthum* включить в *Prangos* с новой комбинацией *Prangos eriantha*. Наконец, для вида *Ekimia bornmuelleri*, описанного в роде *Prangos*, была подтверждена близость к *Laserpitium*, вид перенесен в трибу *Thapsieae*.

Теоретическая и практическая ценность работы. Ввиду высокой варибельности морфологии плодов в роде *Prangos*, полученные данные о возможных причинах подобной изменчивости могут быть полезны при изучении разнообразия плодов других таксонов.

Подробно описанные в работе методы комплексного систематического подхода могут быть применены к другим представителям семейства *Umbelliferae*, особенно тем, которые произрастают в Передней Азии.

Многие виды *Prangos* являются ценными лекарственными (Пименов, Скляр, 1988) и кормовыми растениями. Данные о филогенетическом родстве видов *Prangos* позволят в дальнейшем максимально эффективно организовывать поиск биологически активных соединений в роде.

Положения, выносимые на защиту:

1. Род *Prangos*, с предложенными небольшими уточнениями, является монофилетической естественной группой. Близкородственными к нему являются рода *Bilacunaria* и *Cachrys*.
2. Единственный вид монотипного рода *Alococarpum* по совокупности признаков должен быть включен в состав рода *Prangos* с новой комбинацией – *P. eriantha*.
3. Род *Ekimia* не является близким к *Prangos*, а принадлежит к группе родства рода *Laserpitium*.
4. Результаты морфологической и молекулярной частей исследования не имеют для некоторых групп внутри рода хорошего согласования между собой. Морфологические результаты больше согласуются с экологическими группами видов, молекулярные – с географическим распространением видов. Для создания сбалансированного деления рода на внутривидовые группы необходимо привлечение новых морфологических данных и молекулярных маркеров.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на конференции «Современная ботаника в России. XIII Съезд Русского ботанического общества» и конференции «Научные основы охраны и

рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013), на международном симпозиуме «VII International Symposium on Ariales» (Стамбул, 2014), на III всероссийской конференции «Практическая микротомография» (Санкт-Петербург, 2014), на «XIII Московском совещании по филогении растений» (Москва, 2015).

Публикации. По материалам исследования опубликовано 6 работ, из них 1 – статья в международном рецензируемом журнале, реферируемом в Web of Science, 1 – статья в журнале из списка ВАК, 4 – материалы и тезисы докладов конференций.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов и списка литературы. Список литературы включает 133 работ (из них 30 на русском и 103 на иностранных языках). Общий объем диссертации – 217 страниц. Диссертация включает 1 таблицу и 69 рисунков.

Благодарности. Автор искренне благодарит своего научного руководителя М.Г. Пименова, который привлек его к работе с родом *Prangos*, руководил исследованиями, направлял и помогал; А.В. Крупицкого за интерес к теме работы, его помощь в сборе материала для исследования сложно переоценить; К.М. Вальехо-Роман, Г.В. Дегтяреву, Е.И. Терентьеву, Т.Х. Самигуллина за советы и поддержку при работе с молекулярными методами; Д.Д. Соколова, М.А. Ахметьева, С.Р. Майорова, С.Н. Лысенкова за полезное обсуждение результатов и ценные советы и замечания; Е.А. Перегонцева и Хуссейна Мосавиана за помощь в организации зарубежных экспедиций; сотрудников Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ имени М.В.Ломоносова за помощь при работе с электронным микроскопом; коллективы посещенных гербарных коллекций за помощь в работе с фондами.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения надвидовой систематики рода *Prangos* и изменение взглядов на объем этого и некоторых близких родов

В главе дается понятие о развитии системы семейства Umbelliferae и изменении взглядов на его важнейшие определительные признаки с начала изучения до настоящего момента. Далее более подробно рассматривается история рода *Prangos*: его описание и изменение положения в семействе. В главе освещены наиболее важные труды и системы, в том числе и отечественных авторов (Lindley, 1825; de Candolle, 1830; Bentham, 1867; Boissier, 1872; Baillon, 1879; Drude, 1897; Koso-Poljansky, 1914, 1916; Федченко,

1950; Kuber et al., 1964; Tutin, 1968; Herrnstadt, Heyn, 1973, 1975, 1977; Pimenov, Tikhomirov, 1983; Duman, Watson, 1999). В хронологическом порядке дано представление об изменении взглядов на состав близкородственных таксонов.

Глава 2. История изучения внутривидовой систематики рода *Prangos*

В главе приведена хронология описания новых видов рода *Prangos* и их дальнейшее таксономическое преобразование, начиная с первоописания рода в работе J. Lindley (1825). Особое внимание уделено виду *P. carinata*, вопрос о самостоятельности, которого стоит признать открытым. Масштабное изучение рода началось с работ Р.Е. Boissier, описавшего значительное число видов. В итоге во «Flora Orientalis» (1872), приведено 20 видов *Prangos*. Однако какой-либо системы видов рода автором предложено не было. Первую внутривидовую классификацию *Prangos* в своей работе дает Л.В. Кузьмина (1962), выделив две секции – Sect. *Prangos* и Sect. *Intacta*. Разделение было сделано исключительно по отдельным морфологическим признакам плодов, кроме того многие переднеазиатские виды рассмотрены не были. Более полную систему в 1977 г. предложили I. Herrnstadt и С.С. Heyn. Однако многие таксономические преобразования, возможно, были сделаны ввиду ограниченного количества материалов, многие среднеазиатские виды были сведены в синонимы, с изучением типов и важнейших коллекций по фотографиям. В 1983 году вышла статья М.Г. Пименова и В.Н. Тихомирова (Pimenov et Tikhomirov, 1983), посвященная таксономическим проблемам рода *Prangos*. В ней представлена новая система рода с 2 подродами и 5 секциями, в *Prangos* включаются некоторые представители рода *Cachrys* и род *Cryptodiscus* полностью, восстанавливается видовой статус многих среднеазиатских таксонов. В итоге к роду *Prangos* были отнесены 36 видов. Особый интерес представляет собой статья В.Г. Александрова и Н.В. Первухиной (1946). В ней авторы рассматривают важнейшие систематические признаки рода *Prangos*, а именно морфологию и анатомию плодов, с позиции экологической адаптации. В конце главы дается описание молекулярных маркеров, выбранных для молекулярно-филогенетического анализа, и их приложение в области систематики. Также рассмотрены методы построения молекулярно-филогенетических деревьев.

Глава 3. Материалы и методы

Всего в работе было исследовано 48 видов *Prangos*. Особое внимание было уделено виду *P. trifida* ввиду указанных еще Herrnstadt и Heyn (1977) различий между растениями из разных популяций. Также были рассмотрены

представители монотипных родов *Ekimia* и *Alococarpum* как близкие таксоны, некогда входившие в рода *Prangos* или *Cachrys*, и виды близких родов *Bilacunaria* и *Cachrys*. Для выяснения межвидовых взаимоотношений был использован комбинированный подход, сочетающий классические методы систематики зонтичных (анализ морфологии и анатомии плодов и вегетативных частей растений, фитогеографический анализ) и молекулярно-филогенетический анализ. Методика ранее уже была опробована и отработана автором на представителях семейства Umbelliferae (Лысков и др., 2013).

Признаки цветков, соцветий и вегетативной сферы изучались по материалам 19 гербарных коллекций и собранным в природе автором лично. Для описания использовалась стандартная схема, включающая важные морфологические и анатомические признаки Umbelliferae (Kljuykov et al., 2004).

Плоды, собранные в природе в зрелом состоянии высушивались, плоды, собранные на более ранних стадиях сохранялись для исследования карпологических признаков в фиксаторе FAA. Срезы мерикарпиев изготавливали от руки лезвием безопасной бритвы. Для выявления лигнина в тканях использовалась флороглюциновая реакция (Барыкина и др., 2004). После проведения реакции срезы заключали в глицерин и микроскопировали. Готовые временные препараты изучались на микроскопе Carl Zeiss AxioPlan Imaging 2.

Микроструктура поверхности мерикарпиев была изучена с помощью сканирующего электронного микроскопа CamScan S-2. Для описания поверхности мерикарпиев использовалась методика, предложенная в работе Т.А. Остроумовой и др. (2010). Также для некоторых видов было проведено изучение анатомии плодов с помощью рентгеновской микротомографии.

Для молекулярно-филогенетического анализа были выбраны участки ITS1-2 и 5'ETS ядерной рибосомальной ДНК. Для анализа были отобраны 70 образцов из гербарных коллекций. Просеквенированные последовательности были объединены с последовательностями других видов Umbelliferae, хранящимися в международной базе данных GenBank. Внешней группой для исследуемых таксонов был выбран вид *Ferulago galbanifera*.

Глава 4. Результаты

В главе дается общая характеристика рода *Prangos*, а также конспект, где для каждого вида приводится таксономическая часть, детальное описание морфологии, анатомии, информация о распространении и изученных образцах. Перед конспектом дан определительный ключ. Все представители рода многолетники, поликарпики 15-200 см выс. с вертикальным ветвящимся или

неветвящимся каудексом и стержневым корнем. Нижняя часть стеблей покрыта остатками черешков. Стебли, как правило, одиночные, 2-25 мм в диам., плотные, округлые или угловатые, голые, шероховатые или опушенные, ветвящиеся в средней и верхней частях или на всем протяжении. Листья образуют розетку или располагаются в нижней части стебля, или равномерно по всему стеблю. Верхние стеблевые листья редуцированные. Влагалища листьев переходят в черешки – ребристые, шероховатые или голые на адаксиальной стороне с выемками, с центральными проводящими пучками. Листовые пластинки 5-60 см дл., 2-6-кратно перисто- или тройчаторассеченные голые, шероховатые или опушенные. Конечные сегменты листьев нитевидные, линейные, ланцетные или овальные 0,2-5 см дл., на конце заостренные или закругленные. Зонтики многочисленные или единичные, округлые, реже плоские, 3-20 см в диам. 5-25-лучевые, главный зонтик крупнее боковых или не выражен. Лучи голые или шероховатые, без заметных ребер, 3-10 см дл. Листочков обертки 3-10, они нитевидные, линейные, ланцетные или треугольные, цельные, иногда с пленчатым краем, голые, 0,2-2 см дл. Зонтички 1-3,5 см в диам., с 7-20-цветковые. Цветоносы прямые, голые, 0,2-2 см дл., либо цветки сидячие. Оберточки из 3-8 линейных, треугольных, шиловидных или нитевидных, гладких, цельных листочков 2-8 мм дл. Лепестки желтые, овальные, цельные.

Зрелые плоды распадаются на мерикарпии (рис. 1). Мерикарпии от цилиндрических до шаровидных, иногда двойчатые, гомоморфные, голые или опушенные, сплюснутые со спинки, или с боков, или вальковатые, 6-25 мм дл., 5-15 мм шир., без ребер или имеются только первичные ребра, крыловидные или килевидные. Зубцы чашечки отсутствуют. Подстолбия плоские или чашевидные. Стилodium прямые или торчащие, 1-3 мм дл. Комиссура узкая, средних размеров или широкая. Экзокарп мелкоклеточный. Мезокарп разделен на эпимезокарп и внутренний мезокарп, цельный или состоящий из 4-7 продольных тяжей, идущих вдоль эндосперма. Внутренний мезокарп одревесневающий, эпимезокарп – не одревесневающий или одревесневающий в наружной части. Эндокарп не одревесневающий. Проводящие элементы диффузные, циклические во внутреннем слое мезокарпа на границе с эпимезокарпом, часто еще и базальнее во внутреннем мезокарпе. Секреторные каналы несептированные, расположены циклически вокруг эндокарпа, часто в эпимезокарпе на границе с внутренним мезокарпом. Мелкие секреторные каналы также могут присутствовать в толще внутреннего мезокарпа. Реберные секреторные каналы одиночные или же отсутствуют, редко многочисленные. Кристаллы в перикарпе отсутствуют. Эндосперм с комиссуральной стороны с грибовидной выемкой.

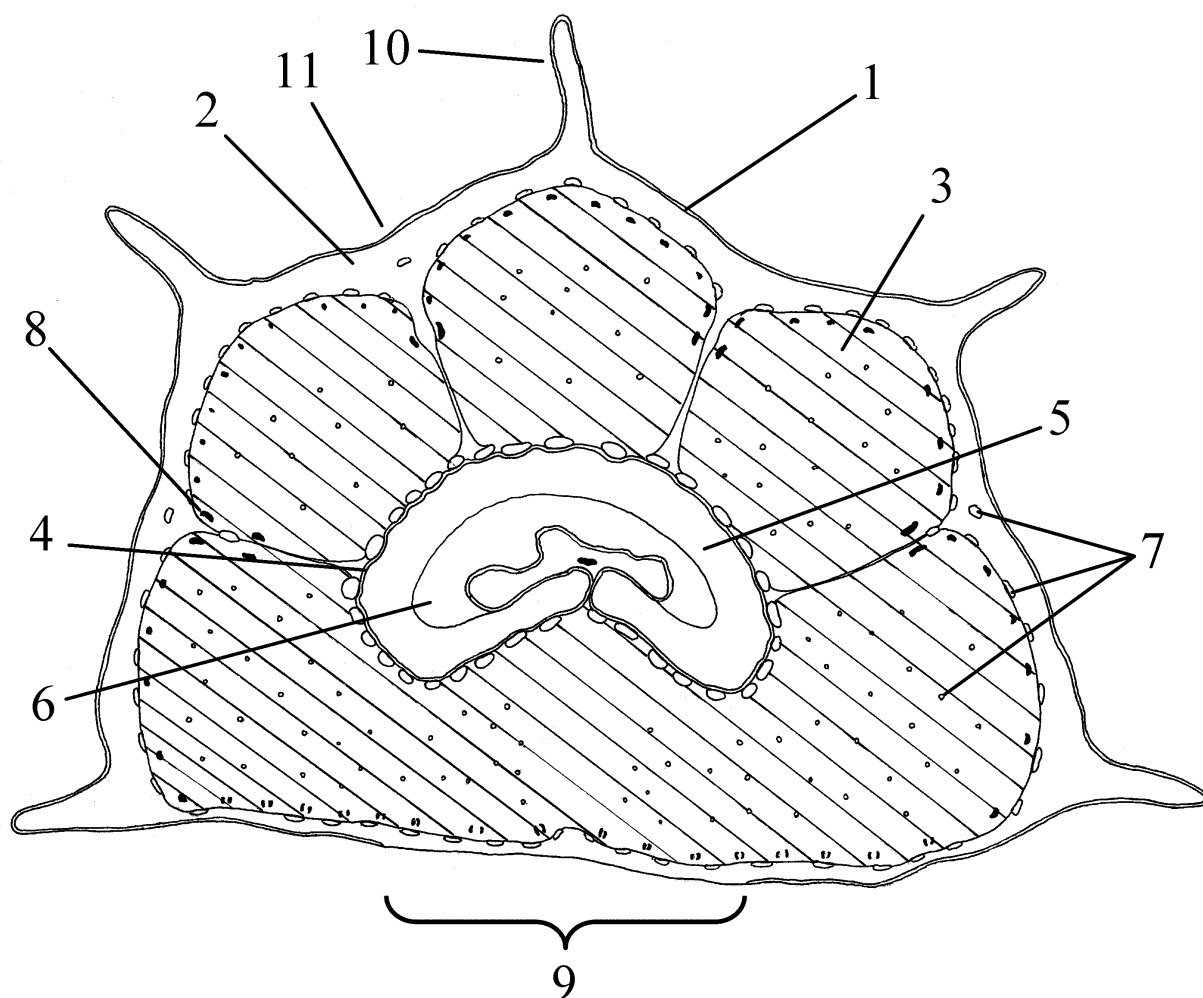


Рисунок 1. Поперечный срез мерикарпия *Prangos ferulacea*: 1 - экзокарп; 2 - эпимезокарп; 3 - внутренний мезокарп; 4 - эндокарп; 5 - эндосперм; 6 - полость семени; 7 - секреторные каналы; 8 - проводящий пучок; 9 - комиссура; 10 - ребро; 11 - ложбинка.

Хромосомные числа: $2n = 22, 34, 36, 44, 66$ (Pimenov et al., 2003).

Распространение: 48 видов, распространенных в южной Европе, Юго-Западной и Центральной Азии.

В молекулярной части представлены деревья, полученные с помощью байесовского анализа (рис. 2) и метода максимальной экономии. Все полученные деревья являются конгруэнтными. На всех деревьях четко выделяются рода *Cachrys* и *Bilacunaria*. Род *Prangos* также хорошо отграничен от других таксонов, однако в него попадает вид *Alococarpum erianthum*, поэтому в данной трактовке род должен считаться парафилетическим. Он становится монофилетическим, если включать в него вид *A. eriantum*, сходный с видами *Prangos* и по морфологическим признакам. Интересно положение вида *Ekimia bornmuelleri* в молекулярно-филогенетических деревьях. Этот вид

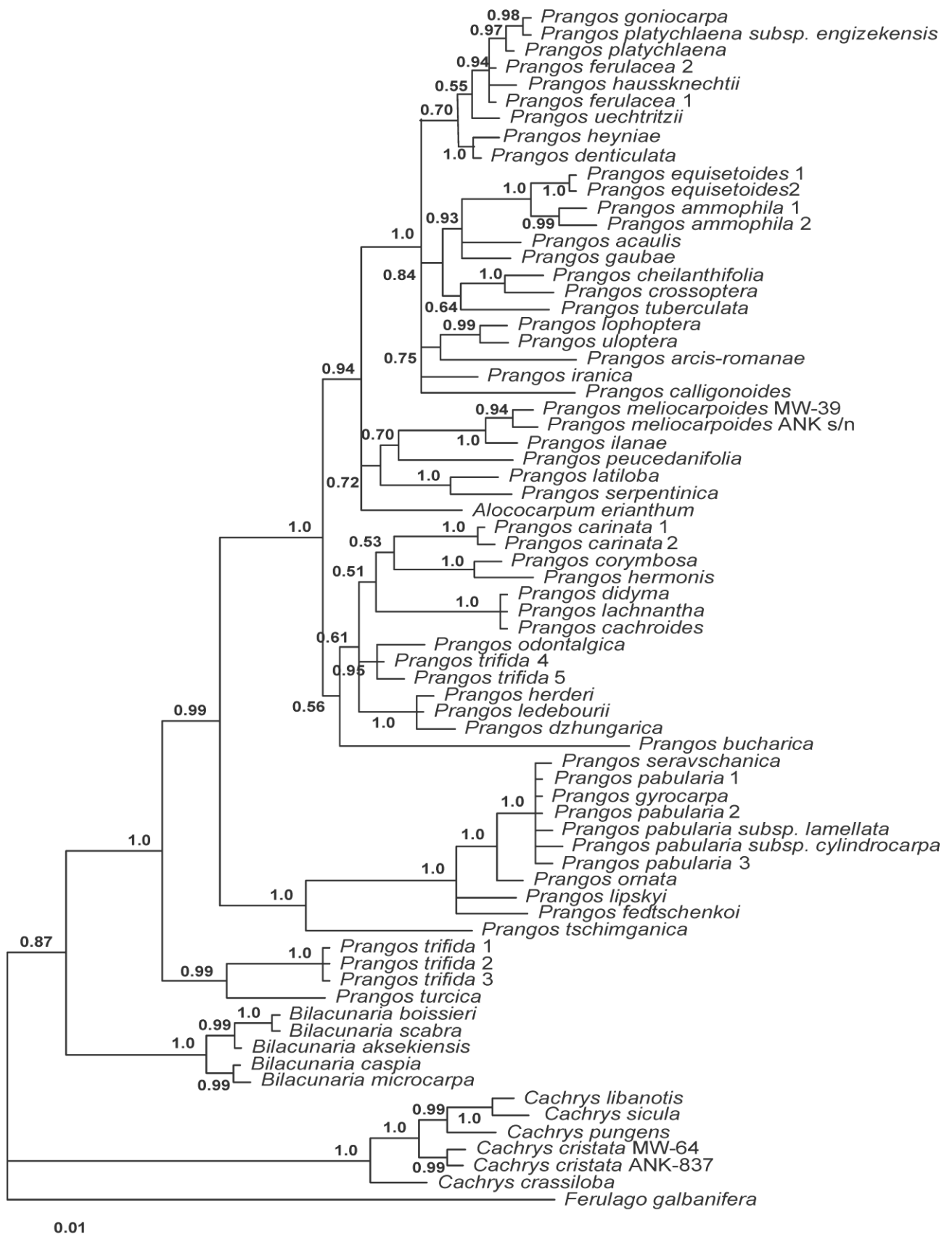


Рисунок 2. Дерево, построенное методом байесовского анализа по данным участков ITS 1-2 и 5'ETS со значениями апостериорных вероятностей узлов.

не является сестринским ни к одной из клад род *Prangos*, ни к родам *Cachrys* и *Bilacunaria*. По результатам молекулярно-филогенетического анализа *E. bornmuelleri* является сестринским видом к кладе видов рода *Laserpitium* внутри сложной клады *Daucinae*.

Внутри *Prangos* молекулярно-филогенетическим анализом выделяются 7 групп видов. Различные образцы из выборки вида *P. trifida* попадают в разные части дерева: образцы, взятые из западной части ареала (Португалия, Испания), образуют одну кладу вместе с *P. odontalgica*, образцы из восточной части ареала *P. trifida* (Крым), образуют кладу вместе с восточно-средиземноморским видом *P. turcica*. Виды *P. gyrocarpa* и *P. seravschanica* образуют политомический узел вместе с видом *P. pabularia* и его подвидами. Вид *P. carinata*, считавшийся близким к *P. ferulacea* и даже причислявшийся к его синонимам, по результатам молекулярного анализа является сестринским к кладе *P. corymbosa* и *P. hermonis*.

Глава 5. Обсуждение результатов

При анализе морфологических признаков вегетативной и генеративной сфер представители рода разделились на 8 групп, основными признаками, их разделяющими, стали высота и характер опушения стеблей, форма и размер листовых пластинок и их конечных сегментов, количество и размер зонтиков. При анализе карпологических признаков представители рода разделились на 6 групп, по признакам формы плодов, наличия ребер и межреберных выростов. Характер поверхности мерикарпиев, разделяет род на 2 большие группы: в первую входят виды, у которых можно различать клеточную структуру на поверхности, во вторую группу входят виды с неразличимой клеточной структурой.

Рода *Cachrys* и *Bilacunaria* являются наиболее близкими к *Prangos* таксонами. Это следует из сравнения анатомии плодов: все три рода обладают общими признаками, такими как специфичная форма эндосперма, наличие циклических секреторных канальцев вокруг эндокарпа и некрупных компактных или диффузных проводящих пучков. *Prangos* и *Cachrys* дополнительно объединяются наличием двух слоев мезокарпа. Однако у каждого из родов есть специфические отличительные признаки, которые указывают на их независимый родовой статус. Так для *Cachrys* характерно присутствие склеренхимных тяжей в основании ребер, для *Bilacunaria* наличие двух крупных фуникулярных лакун и полости между мезокарпом и эндокарпом. Сближение этих родов на основании анатомии мерикарпиев согласуется и с данными молекулярного анализа: *Bilacunaria* на дереве является сестренской к *Prangos* группой, а уже к этой кладе сестринской является

Cachrys. Оба рода являются монофилетическими. *Ekimia bornmuelleri* отличается от представителей рода *Prangos* по всем критериям проведенного анализа. Традиционно значимые признаки, как форма эндосперма и наличие вторичных ребер у плодов данного вида не позволяют отнести *E. bornmuelleri* даже к отдаленно родственным *Prangos* таксонам. Признаки морфологии вегетативных частей растения, соцветий и цветков, а также характер микроскульптуры мерикарпиев подтверждают карпологические данные. Наибольшее сходство описанные у *E. bornmuelleri* признаки имеют с таксонами клады *Daucinae*. Данные по анатомии и морфологии представителей *Daucinae* были получены автором ранее при апробации методики систематической работы с *Umbelliferae* и изучении рода *Laserpitium* (Лысков и др., 2013). Это предположение было подтверждено результатами молекулярного исследования и в работе 2015 года (Lyskov et al., 2015) род *Ekimia* был признан не родственным *Prangos* и перенесен в *Daucinae*.

Кроме перечисленных родов близким к *Prangos* считается и монотипный род *Alococarpum* (Hernnstadt, Heyn, 1977; Valiejo-Roman et al., 2006). Анатомия и морфология мерикарпиев *A. erianthum* имеет все особенности, свойственные *Prangos*, и на фоне этого рода выделяется лишь сильно вытянутой формой и обильным опушением мерикарпиев, незначительно развитыми ширококилеватыми ребрами и наличием крупных комиссуральных пучков в эпимезокарпе. Также некоторые специфичные признаки, такие как заостренные жесткие доли листьев, зонтики с малым количеством лучей и сидячими цветами, есть и в морфологии вегетативных частей и соцветий. Однако габитус *A. erianthum* в целом сходен с габитусом многих видов *Prangos*. Молекулярный же анализ показывает, что *A. erianthum* занимает место в самом роде *Prangos* и приближен к типовому виду *P. ferulacea* значительно, чем многие другие виды рода. По своему географическому распространению *A. erianthum* является узколокальным эндемиком гор Загрос. Следует отметить, что виды *Prangos*, являющиеся локальными эндемиками Загроса, тоже часто имеют специфичные признаки морфологии. Поэтому, в силу факта схожести основных анатомических признаков плодов, состояние которых определяет у *Umbelliferae* родовую принадлежность, согласованных с результатами молекулярного анализа, предлагается включить вид *A. erianthum* в состав рода *Prangos* с предложением новой комбинации *Prangos eriantha*. При данном таксономическом изменении род *Prangos* становится монофилетическим таксоном и естественной группой.

Наиболее базальной группой в роде *Prangos* по результатам молекулярного анализа является клада, состоящая из представителей всего лишь двух видов: *P. turcica* и *P. trifida*. *Prangos turcica* – вид описанный не так давно с юга

Турции (Duran et al., 2005) известный только из locus classicus. Гораздо более интересен в систематическом плане второй вид – *P. trifida*. В эту кладу попадают лишь образцы растения из самой восточной части ареала этого широко распространённого средиземноморского вида, из Крыма. Другие экземпляры, происходящие из Португалии и Испании, на молекулярно-филогенетическом дереве находятся в другой кладе, сестринской к виду *P. odontalgica*. При внимательном изучении этих образцов в свете анатомии и морфологии плодов между ними были найдены заметные различия: у плодов из испанских популяций внутренний мезокарп поделен на пять частей, в то время как у крымских экземпляров только на четыре. Морфологические различия между этими группами были отмечены ранее, так как изначально они были описаны как два независимых вида: *Cachrys trifida* и *C. alpina* M.Bieb. Видимую разницу между двумя этими группами признают Herrnstadt и Heyn (1977). Однако эти группы трактуются ими как один вид *Prangos trifida* с широкими рамками внутривидовой изменчивости. Ареал вида *P. trifida* s.l. является дизъюнктивным и состоит из двух частей: первая – это южное побережье Франции, Испании и Португалии, вторая же – Босния и Герцеговина, Сербия, Македония, Румыния, болгарское побережье Черного моря и Крым. Каких-либо упоминаний о нахождении этого вида в Италии, Хорватии или Словении найдено не было. Учитывая значимые отличия в анатомии, морфологии, разное географическое распространение и положение на молекулярно-филогенетическом дереве, следует выделить растения восточной части ареала в самостоятельный вид – *Prangos alpina* (M.Bieb.) Lyskov comb. nov.

Также кладу на филогенетическом дереве образуют следующие виды: *P. pabularia* с подвидами, *P. seravschanica*, *P. gyrocarpa*, *P. tschimganica*, *P. fedtschenkoi*, *P. lipskyi* и *P. ornata*. Клада хорошо выделяется и имеет высокую поддержку ($p = 1.00$). По морфологии и анатомии плодов все эти виды объединяются в группу «*pabularia*-тип». Морфология вегетативных частей соцветий и цветков у данных видов тоже сходна – они объединены в общую группу вместе с *P. uloptera*, *P. lophoptera* и *P. equisetoides*. На филогенетическом дереве виды *P. seravschanica* и *P. gyrocarpa*, образуют вместе с *P. pabularia* и его подвидами неразрешенный узел. По признакам морфологии вегетативных частей, соцветий и цветков *P. seravschanica* и *P. gyrocarpa* также слабо отличаются от *P. pabularia*. Данные виды были выделены в основном по характеристикам плодов. Общая характеристика мерикарпиев *P. seravschanica* и *P. gyrocarpa* сходна с таковой у *P. pabularia*, однако *P. seravschanica* имеет зубчатый край ребра и рассеченные пальчатые выросты в основании ребра, которые по своей длине сравнимы с крылом. *Prangos gyrocarpa* имеет слегка волнистые крыловидные ребра, выростов в

ложбинке нет. Данные таксоны объединяются с *P. pabularia* и по результатам анализа микроскульптуры мерикарпиев. Отличия данных видов могут быть сопоставлены с таковыми у подвидов *P. pabularia* subsp. *cylindrocarpa* и *P. pabularia* subsp. *lamellata*. Поэтому предлагается рассматривать эти таксоны лишь как подвиды *P. pabularia*: *P. pabularia* subsp. *sarawschanica* и *P. pabularia* subsp. *gyrocarpa* соответственно.

Отдельного упоминания заслуживает вид *P. carinata*. Во Flora Europaea (Tutin, 1968) данный таксон рассматривался как синоним *P. ferulacea*, дается прямая ссылка на сходство плодов *P. carinata* с плодами некоторых итальянских популяций вида *P. ferulacea*. В монографии Prangos Herrnstadt и Neup (1977) просто включают данный таксон в синонимы *P. ferulacea* без детального изучения. Этой же трактовки придерживались и в более поздних работах (Pimenov, Tikhomirov, 1983). В ходе исследования было выяснено, что *P. carinata* имеет ряд специфичных отличий от *P. ferulacea*, что коррелирует с его узколокальным распространением на юге Румынии. Ареал *P. carinata* полностью изолирован от *P. ferulacea*. Ближайшие точки распространения *P. ferulacea* находятся на юге Хорватии, севере Греции и севере Турции. Молекулярные данные также однозначно говорят об отсутствии близкого родства *P. carinata* и *P. ferulacea*. Образцы данных таксонов образуют клады в различных частях молекулярного дерева. Были найдены и анатомические признаки мерикарпиев, различающие эти два вида. Так *P. carinata* имеет пять тяжей внутреннего мезокарпа, в то время как *P. ferulacea* и другие близкие к нему виды имеют только четыре тяжа. *Prangos carinata* характеризуется более широкими конечными сегментами листовых пластинок, чем *P. ferulacea*, и более рыхлым пространственным распределением долей листьев. Объединяя данные признаки, можно уверенно трактовать *P. carinata* как отдельный вид не родственной *P. ferulacea*.

Группа среднеазиатских пустынных видов *Prangos* представлена пятью видами: *P. ammophila*, *P. cachroides*, *P. arenaria*, *P. lachnantha* и *P. didyma*, сходными в морфологии и анатомии плодов. Виды различаются в основном количеством тяжей, на которые поделен внутренний мезокарп. Однако, если *P. ammophila* имеет постоянные признаки такие как 4 тяжа внутреннего мезокарпа в сплюснутых с боков плодах, густо покрытых волосками, то остальных видов этой группы данные признаки могут варьировать даже среди плодов одного растения, как было установлено при изучении *P. cachroides* и *P. arenaria*. Также все виды кроме *P. ammophila* слабо различаются и по морфологическим характеристикам вегетативных частей. Основные отличия заключаются в опушении стеблей и листовых пластинок, а также в очертании конечных сегментов листьев. Однако данные отличия образуют градиентный

переход между крайними значениями признака. Учитывая тот факт, что ареалы *P. cachroides*, *P. arenaria*, *P. lachnantha* и *P. didyma* образуют единый континуум, возникает вопрос о рассмотрении данных четырех таксонов как вариаций одного вида. Данная гипотеза согласуется и с результатами молекулярного анализа. Для вида *P. arenaria* не были изучены последовательности межгенных спейсеров, однако три других вида имеют полностью идентичные последовательности.

На различных систематических уровнях результаты морфологического и молекулярного анализов имеют разную степень согласованности. Так, в проблеме различения и обособления близких родов *Prangos*, *Bilacunaria*, *Cachrys* и *Alococarpum* результаты, полученные при морфологическом и молекулярном анализе, полностью согласованы. По полученным результатам род *Prangos* включает в свой состав монотипный род *Alococarpum* и является близким, но хорошо различимым с родами *Bilacunaria* и *Cachrys*. Род *Ekimia*, напротив, сильно удален от *Prangos*, это доказывается и морфологическими, и молекулярными данными. Также внутри самих родов не оказывается представителей других таксонов, они являются монофилетическими.

При рассмотрении уже собственно рода *Prangos* и возможности разделения его на группы, результаты морфологического и молекулярного анализов выявляют некоторое несоответствие между собой. Ни одна из групп, образованных при морфологическом анализе не поддержана целиком результатами молекулярного исследования. Лучше всего с молекулярными результатами согласуются две морфологические группы. Первой является группа переднеазиатских видов из родства *P. ferulacea*, вторую группу образуют среднеазиатские виды близкие *P. pabularia*.

Однако полной согласованности нет и между различными частями морфологических данных. Ярким наглядным примером этой ситуации может служить вид *P. papillaris*. Этот вид узколокально распространен на границе Турции, Сирии и Ирака. По морфологии вегетативных органов и соцветий *P. papillaris* однозначно сближается с группой видов близких *P. ferulacea*, которые произрастают в этом же регионе. Однако, при этом *P. papillaris* имеет плоды совершенно иной морфологии, чем у *P. ferulacea*, между тем сходные по анатомическому строению. Подобный морфологический тип плода мы можем наблюдать в группе центрально- и переднеазиатских пустынных видов. Стоит сделать поправку лишь на линейные размеры мерикарпиев: они у плодов *P. papillaris* существенно крупнее. Однако морфология вегетативных частей у среднеазиатских видов принципиально иная, чем у видов, близких *P. ferulacea*. Родство *P. papillaris* с *P. ferulacea* подтверждается и молекулярным анализом (F. Altinordu, устное сообщение), и анализом микроскульптуры мерикарпиев.

В сложившейся ситуации необходимо оценить также согласованность географических данных и экологических условий с молекулярными и морфологическими результатами. Морфологические группы не находят корреляции с географическим распространением. Плоды различных выделенных типов, как и растения с характерным габитусом, встречаются на всей территории распространения рода. Гораздо более согласованными с морфологическими результатами оказываются экологические условия произрастания видов. Так, группы, выделенные по карпологическим признакам, группируются по местам произрастания видов. В данной ситуации нельзя не вспомнить статью Александрова и Первухиной (1946). Исходя из их результатов, можно предположить, что плоды различных типов являются именно приспособлением для конкретных экологических условий, прорастания и распространения в них и могли возникать неоднократно в различных группах. Ситуация с *P. papillaris* является тому подтверждением. Становится вероятным тот факт, что морфологические признаки, на которых строится систематика *Prangos*, отражают не всю картину филогенетических взаимоотношений видов, а отображают экологическую специализацию видов. В дополнение к согласованности морфологических признаков с экологической приуроченностью можно сказать, что у широко распространенных видов на протяжении их ареала вместе с экологическими условиями меняются и морфологические признаки. Так популяции *P. ferulacea* с практически отсутствующими ребрами произрастают в приморских районах Италии (Tutin, 1968). У вида *P. cheilanthifolia* также исчезают ребра с продвижением с запада на восток по территории Загроса, а следовательно с понижением высоты и приближением к центральноиранскому пустынному региону (личные наблюдения).

Молекулярные данные, в отличие от морфологических, не согласуются с экологическими группами. Однако при этом на молекулярных деревьях достаточно хорошо выделяются географические группировки. Так среднеазиатские виды образуют две группы на дереве, и еще одна клада сочетает в себе оставшиеся среднеазиатские виды с *P. odontalgica*, ареал которого на западе доходит до Крыма, двумя европейскими видами (*P. carinata* и *P. trifida*) и двумя переднеазиатскими видами (*P. corymbosa* и *P. hermonis*).

ВЫВОДЫ

1. Род *Prangos* близок к родам *Cachrys* и *Bilacunaria*. Последние два рода являются монофилетическими естественными группами, сходными с *Prangos* по морфологическим и молекулярно-филогенетическим данным.
2. Рода *Ekimia* не является родственным *Prangos*. Результаты указывают на принадлежность это рода к кладе *Daucinae*.
3. Монотипный род *Alococarpum* по результатам исследования должен быть включен в состав рода *Prangos*. Единственный вид получит новую комбинацию – *Prangos eriantha*. Род *Prangos* является крупной монофилетической группой после включения в него *Alococarpum*.
4. Таксон *P. trifida* в его традиционном широком понимании должен быть разделен на два вида: собственно *Prangos trifida* и *Prangos alpina*.
5. *Prangos pabularia* subsp. *sarawschanica* и *P. pabularia* subsp. *gyrocarpa* подтвердили свою таксономическую независимость, но только на уровне подвидов. Вид *P. pabularia* встречается только на территории Средней Азии, Афганистана, Пакистана и Индии. Нахождение этого вида на территории Турции не подтверждено, за этот вид на данной территории, видимо, принимается *P. lophoptera*. Подтверждена обособленность видов *P. uloptera* и *P. lophoptera* друг от друга и от среднеазиатских видов.
6. Среднеазиатские виды *P. cachroides*, *P. arenaria*, *P. lachnanta* и *P. didyma* при смежных ареалах имеют выраженный градиентный переход ключевых морфологических признаков, разграничивающих эти таксоны, что ставит под сомнения их видовой статус. На близость этих таксонов также указывает и молекулярный анализ, в ходе которого они образуют единую неразрешенную кладу. Близость к этим видам *P. papillaris*, *P. amophilla* и *P. iranica*, следующая из анализа карпологических данных, молекулярными исследованиями не подтверждается.
7. Вид *P. carinata* следует считать самостоятельным по отношению к *P. ferulacea*.
8. Молекулярные данные хорошо согласуются с морфологическими на родовом уровне и только частично на видовом. На видовом уровне молекулярные признаки лучше согласуются с географическим распространением, морфологические (наличие ребер, форма мерикарпиев) – с экологической приуроченностью видов.

Список публикаций по теме диссертации.

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

1. **Лысков Д.Ф.**, Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Пименов М.Г. *Polylophium* Boiss. как часть рода *Laserpitium* L. (*Umbelliferae*): молекулярные и морфологические свидетельства // Ботанический журнал. — 2012. — Т. 97, № 5. — С. 613–625.
2. **Lyskov D.**, Degtjareva G., Samigullin T., Pimenov M. Systematic placement of the Turkish endemic genus *Ekimia* (*Apiaceae*) based on morphological and molecular data // Turkish Journal of Botany. — 2015. — Vol. 39, № 4. — P. 681–692.

Тезисы и материалы конференций:

3. Дегтярева Г.В., **Лысков Д.Ф.**, Логачева М.Д., Терентьева Е.И., Самигуллин Т.Х., Вальехо-Роман К.М., Ключиков Е.В., Пименов М.Г. Использование различных молекулярных маркеров в систематике зонтичных (*Umbelliferae*) // Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции "Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна" в Тольятти, 16-22 сентября 2013 года. — 2013. — С. 262–263.
4. **Lyskov D.**, Degtjareva G., Samigullin T., Pimenov M.G. Phylogenetic position of *Ekimia* with reference to distribution of secondary ribs in *Apiaceae*-*Apioidae* // Abstracts of the VIII International Apiales Symposium Istanbul 2014. — 2014. — P. 51–51.
5. **Лысков Д.Ф.**, Пименов М.Г. Систематика рода *Prangos* в свете молекулярных данных // Материалы международной конференции XIII Московское совещание по филогении растений. 50 лет без К.И. Мейера (2–6 февраля 2015 г., Москва). — 2015. — С. 182–185.
6. **Лысков Д.Ф.**, Пахневич А.В. Использование рентгеновской микротомографии при изучении карпологии представителей семейства Зонтичные (*Umbelliferae*) // Тезисы докладов III всероссийской конференции «Практическая микротомография», Санкт-Петербург. — 2014. — С. 107–110.