

УДК 582.89

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ ПЛОДА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ЭНДЕМИЧНОГО БРАЗИЛЬСКОГО РОДА *KLOTZSCHIA* ШАМ. (APIACEAE)

А.И. Константинова¹

Показаны морфологические и анатомические особенности строения зрелых плодов 3 видов эндемичного для Бразилии рода *Klotzschia*. Отмечены общие и различные для этих видов карпологические признаки, скорректированы признаки, ошибочно описанные ранее (число ребер, тип секреторных канальцев). Проведено анатомо-карпологическое сравнение *Klotzschia* с представителями подсемейства Azorelloideae как с ближайшей родственной группой и показана значительная степень обособленности этого рода. Установлено, что секреторная система у *Klotzschia* близка к устройству секреторной системы Araliaceae или видов рода *Hermas* (Saniculoideae), а по типу и характеру расположения одревесневших тканей в перикарпии *Klotzschia* обнаруживает сходство с видами *Xanthosia* (Mackinlayoideae). Отмечено, что карпологические признаки не указывают на тесное родство *Klotzschia* с австралийским родом *Uldinia*. Некоторые анатомические признаки строения плодов *Klotzschia* связаны с особенностями их распространения. Характеристики плода в совокупности поддерживают выработанное на основании данных геносистематики представление об изолированном положении рода в системе порядка Apiales и скорее свидетельствуют в пользу взглядов на дивергенцию *Klotzschia* от общего ствола Apiaceae после Azorelloideae, чем подтверждают сестринские отношения с этим подсемейством.

Ключевые слова: Apiaceae, *Klotzschia*, Azorelloideae, карпология, морфология и анатомия плода, перикарпий, проводящая система, секреторная система, трихомы.

Klotzschia – небольшой слабоизученный эндемичный бразильский род из трех видов, представленных невысокими травами (*K. brasiliensis* Cham., *K. rhizophylla* Urb.) или кустарниками до 2 м высотой (*K. glaziovii* Urb.) с простыми пельтатными, крупнозубчатыми по краю, пальчатолопастными или пальчатораздельными листьями (рис. 1, а, б; 3, а). Соцветия у всех трех видов в целом достаточно схожи и представляют собой метельчатое собрание осей, заканчивающихся парциальными головками из небольшого числа цветков (рис. 1, а, б; 3, а), на слаборазвитых боковых побегах редуцированными до трех- или даже одноцветковых головок (Froebe, 1979).

Род *Klotzschia* с единственным известным в то время видом *K. brasiliensis* описан А. von Chamisso со ссылкой на принадлежность к кругу родства Saniculeae («Saniculaeum tribu Koch», Chamisso, 1833, р. 327). Литература, посвященная таксономии этого рода, к сожалению, до сих пор весьма ограничена. В системе О. Drude (1897) *Klotzschia*, представленный единственным видом *K. brasiliensis*, расположен между *Spananthe* и *Oschatzia* в составе Hydrocotyloideae–Mulineae–

Azorellinae и надо отметить, что эта картина существенно не изменилась и по сей день. По результатам молекулярно-филогенетических исследований *Klotzschia* представляет собой монофилетическую группу и принадлежит к базальному «ядру» Apiaceae, однако внутри самого семейства положение рода трактуется как неоднозначное (Anderson et al., 2006). Не так давно *Klotzschia* был включен в состав Azorelloideae как insertae sedis (Nicolas, Plunkett, 2009; Nicolas, Plunkett, 2012). В дальнейшем исследователи пришли к выводу о том, что этот род следует понимать либо как сестринскую по отношению к Azorelloideae группу (Nicolas, Plunkett, 2014, fig. 5a), либо как группу, дивергировавшую от общего ствола Apiaceae после Azorelloideae (Nicolas, Plunkett, 2014, fig. 5b).

Морфологический анализ австралийских представителей бывшего подсемейства Hydrocotyloideae (родов *Trachymene* и *Uldinia* (*Trachymene ceratocarpa*)) показал их возможные родственные отношения с двумя внеавстралийскими эндемиками – родами *Klotzschia* (Бразилия) и *Naufraga* (Майорка) (Henwood, Hart, 2001), однако даже сами авторы отнесли к полученным ими данным

¹ Константинова Александра Игоревна – доцент кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (al-konst@mail.ru).



Рис. 1. Габитуальные отличия растений рода *Klotzschia*: а – *K. glaziovii* Urb., б – *K. brasiliensis* Cham. (гербарные листья из фондов Е (Эдинбург, Великобритания))

с большой осторожностью. Пыльца *Klotzschia* привлекла к себе внимание при попытках реконструировать родственные связи между *Apiaceae* и *Araliaceae*. На основании сходства в строении оболочек пыльцевых зерен между представителями *Araliaceae* и *K. glaziovii* J.R. Shoup и С.С. Tseng (1977) предположили, что именно *Klotzschia* является тем самым искомым промежуточным звеном между предполагаемым анцестральным типом (Аралиевыми с полимерным гинецеем) и высокоспециализированным типом Зонтичных. К сожалению, в работе отсутствует сравнение пыльцы *Klotzschia* с пыльцой других представителей бывшего подсемейства *Hydrocotyloideae*, изученных одним из авторов ранее (Tseng, 1967).

Почти не существует работ, где были бы более или менее подробно описаны плоды *Klotzschia*. J. Berlioz (1917) на основании формы поперечного среза и данных гистологии перикарпия подчеркивает сходство *Klotzschia* с родами из круга родства *Hydrocotyloideae* («*Hydrocotylées*») (в особенности, *Azorella* и *Hydrocotyle*) и *Saniculoideae* («*Saniculées*»). Выявленные R. Liu с соавторами (Liu et al., 2009) карпологические признаки позволили ей выделить *Klotzschia* в отдельную группу на основании деревянистого эндокарпия из продольно ориентированных волокон и пяти ребер, из которых наиболее развиты краевые, что во многом не соответствует нашим данным (см. обсуждение).

Материалы и методы

Плоды *K. brasiliensis* были любезно предоставлены коллегами из США (Herbarium of the

University of California, UC), плоды *K. glaziovii* получены из Великобритании (Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, K), а *K. rhizophylla* – из Дании (Botanical Museum and Herbarium, Copenhagen, C)¹.

Для анатомических исследований перикарпия мы применяли широко известные традиционные методики (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004; O'Brien, McCully, 1981). Исследования проводили с помощью светового («Olympus CX31») и электронного («JSM-6380 LA») микроскопов, документируя их фотографиями и рисунками.

Результаты исследования

Морфология плодов. Все три вида объединяет наличие значительно уплощенных со спинки мерикарпиев, обладающих широкой комиссурой, плоской вентральной и более выпуклой дорзальной поверхностями, а также подстолбия конусообразной формы, мощные несрастающиеся стилодии и сохраняющиеся зубцы чашечки (рис. 2, рис. 3, б). При разделении мерикарпиев колонка (карпофор) остается при одном из них в виде тонкого кыля. Плоды *K. glaziovii* имеют большие размеры (длина мерикарпия 4,0–4,5 мм; ширина 3,5–4,0 мм), характеризуются более уплощенной формой и присутствием мощных крыльев, развивающихся на базе боковых ребер (рис. 4, а; 7, б). Они густо опушены крупными звездчатыми волосками (рис. 2, а, а'; 7, а). Мерикарпии *K. brasiliensis* (длина 1,9–2,4 мм; ширина 1,5–2,0 мм) и *K. rhizophylla* (длина 2,7– 3,2 мм; ширина 2,5–

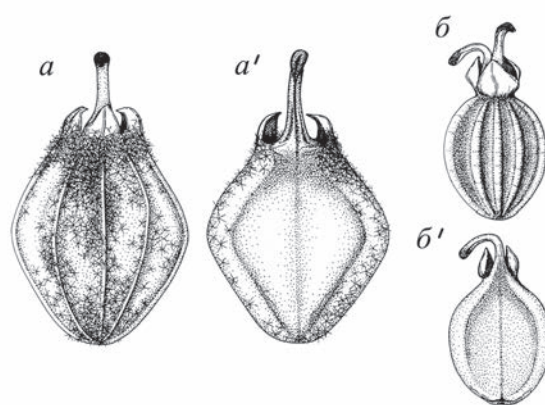


Рис. 2. Внешний вид мерикарпиев. *Klotzschia glaziovii* Urb.: а – мерикарпий с дорзальной, а' – с вентральной стороны; *Klotzschia brasiliensis* Cham.: б – мерикарпий с дорзальной, б' – с вентральной стороны.

¹ Приведенные в настоящей работе иллюстрации гербарных листов не соответствуют тем, с которых были получены плоды для исследования. Исключение – *K. rhizophylla*.

² Возможно, нам не удалось наблюдать трихомы на мерикарпиях *K. rhizophylla* из-за неполной сохранности гербарного материала.

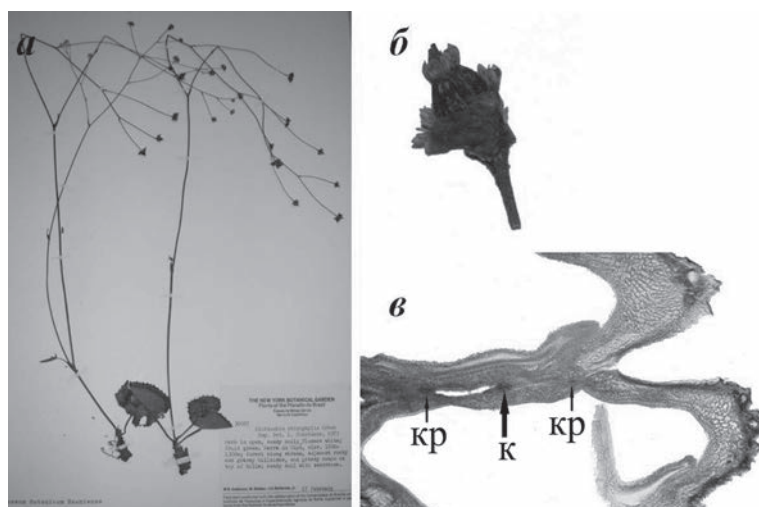


Рис. 3. *Klotzschia rhizophylla* Urb.: а – габитуальные отличия (гербарный лист из фондов К (Копенгаген, Дания), фотография любезно предоставлена Е.Ю. Ембатуровой); б – общий вид плода; в – общий вид поперечного среза через середину плода (световая микроскопия): к – колонка (карпофор), кр – проводящие пучки в краевых ребрах

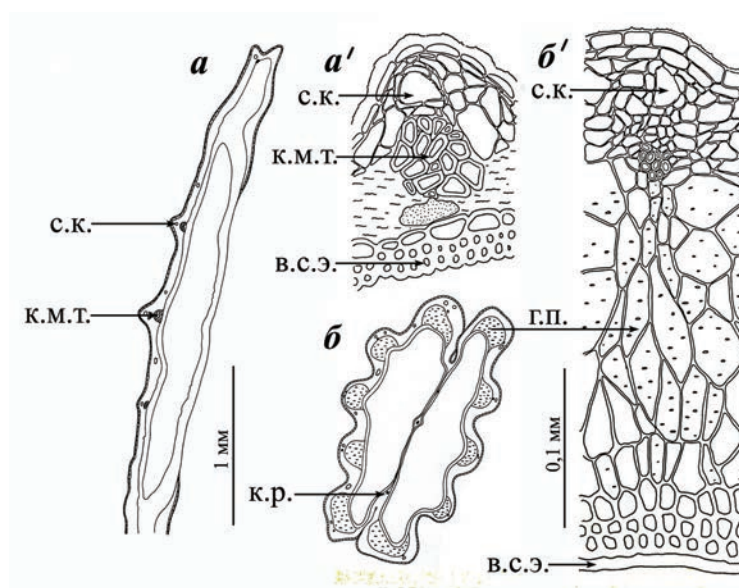


Рис. 4. Поперечные срезы мерикарпиев. *Klotzschia glaziovii* Urb.: а – общий вид среза, а' – участок среза в районе промежуточного ребра; *Klotzschia brasiliensis* Cham.: б – общий вид среза, б' – участок среза в районе промежуточного ребра. Обозначения: с.к. – секреторный каналец, к.м.т. – комплексы механической ткани, в.с.э. – внутренний слой эндкарпия, г.п. – гидроцитная паренхима, к.р. – краевое ребро

3,0 мм) опушены незначительно (*K. brasiliensis*, рис. 5, б, е) или неопушены вовсе (*K. rhizophylla* (рис. 6, а, б)²), не имеют выраженных крыльев (рис. 3, в; 4, б).

Анатомия плодов. В перикарпии *K. glaziovii* хорошо различимы 4 гистологические зоны (рис. 4) (Константинова, 2015):

- 1) наружная эпидерма плода;
- 2) сочный паренхимный мезокарпий;

3) механическая зона мезокарпия – обособленные очаги одревеснения вокруг проводящих пучков в перикарпии (рис. 4, а, а').

4) косточка, состоящая из волокон/гидроцитов механической зоны мезокарпия и/или волокон собственно эндкарпия – внутренней эпидермы плодолистика.

В перикарпии *K. brasiliensis* и *K. rhizophylla* формально можно выделить только три такие зоны

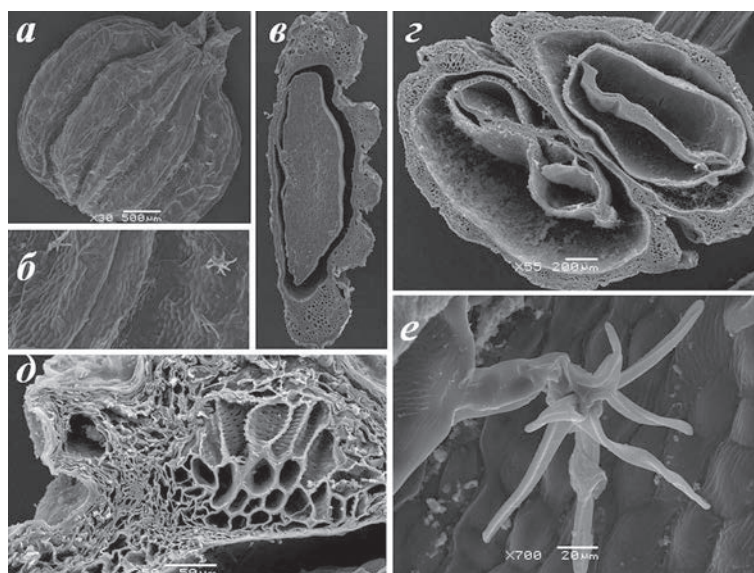


Рис. 5. *Klotzschia brasiliensis* Cham. *a* – внешний вид мерикарпия со спинки, *б* – редко расположенные звездчатые трихомы на дорзальной стороне мерикарпия, *в* – вид поперечного среза через середину мерикарпия, *г* – вид поперечного среза через середину плода, *д* – комплексы клеток с щелевидными порами (гидроцитов) в районе бокового ребра, *е* – звездчатая трихома. Звездочкой (*) обозначена гидроцитная паренхима

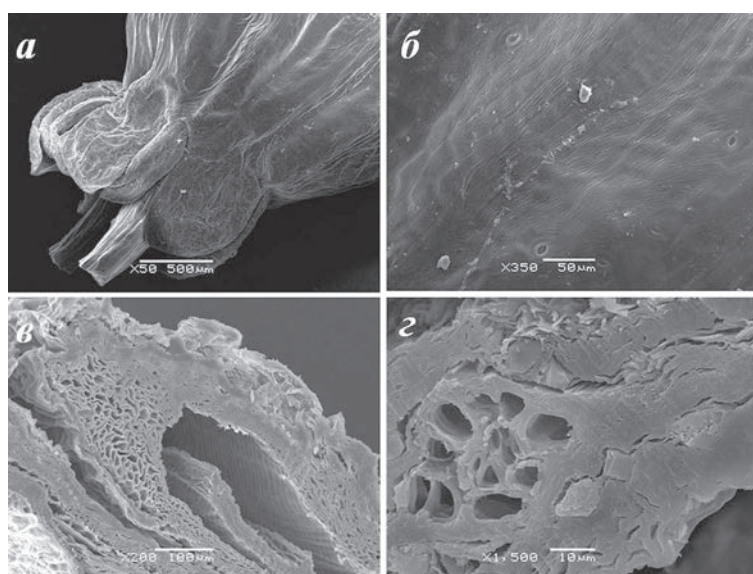


Рис. 6. *Klotzschia rhizophylla*: *a* – внешний вид верхней трети мерикарпия, *б* – ультра-скульптура дорзальной поверхности мерикарпия, *в* – комплексы волокон мезокарпия в районе бокового ребра, *г* – комиссуральный стереом, вычлняющийся в колонку и ромбические кристаллы оксалата кальция. Звездочкой (*) обозначен ромбический кристалл оксалата кальция

(первая, вторая и четвертая), так как очаги одревеснения на базе проводящих пучков не отделены от косточки паренхимной тканью (рис. 4, *б*, *б'*).

Для всех видов надо отметить обычные для представителей бывшего Hydrocotyloideae спорадически встречающиеся клетки с ромбическими кристаллами во внутреннем слое примыкающей к косточке паренхимного мезокарпия (рис. 6, *г*).

Неодревесневшая паренхима мезокарпия почти совсем исчезает на вентральной поверхности мерикарпиев *K. brasiliensis* и *K. glaziovii*, и в районе комиссуры оказываются представленными только механические ткани косточки (рис. 4, *а*, *б*; табл. 1). Паренхимный мезокарпий *K. rhizophylla* не исчезает полностью, а лишь истончается на комиссуральной стороне мерикарпия; подстилающие

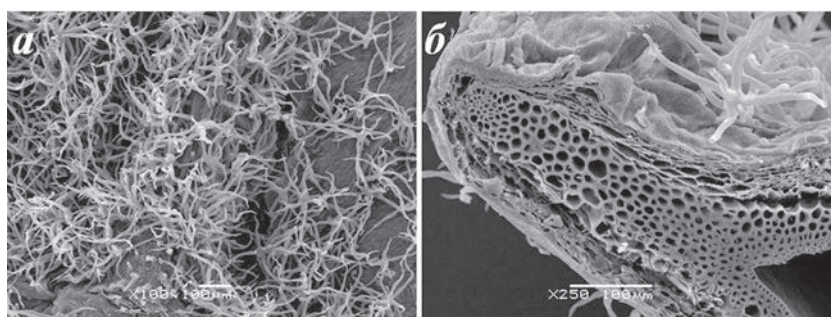


Рис. 7. *Klotzschia glaziovii* Urb.: *а* – густо расположенные звездчатые трихомы на дорзальной стороне мерикарпия, *б* – комплексы волокон мезокарпия, образующие каркас крылообразного выроста в районе бокового ребра

механические ткани косточки также остаются. Наиболее мощное одревеснение в перикарпии *K. glaziovii* наблюдается в районах боковых ребер, преобразованных в мощные крылья (рис. 4, *а*; 7, *б*); краевые смещены на комиссуральную поверхность и малозаметны. У плодов *K. brasiliensis* и *K. rhizophylla* крылья как таковые не развиваются, хотя боковые ребра также имеют тенденцию к увеличению (в особенности у *K. rhizophylla* (рис. 6, *в*)).

Проводящая и секреторная системы. В мерикарпиях имеются по семь проводящих пучков; краевые ребра на комиссуральной поверхности мерикарпиев оказываются наиболее редуцированными к моменту созревания (рис. 3, *в*). На анатомической схеме зрелого плода *K. glaziovii* пучки краевых ребер почти совсем неразличимы (рис. 4, *а*), однако мы предполагаем их присутствие по аналогии с близкими видами, также имеющими истонченный в области комиссуры перикарпий.

У всех трех видов рода *Klotzschia* отмечены как приуроченные к реберным пучкам, так и не связанные с ними секреторные каналцы в промежутках между ребрами (рис. 3, *в*; 4). И те, и другие, вероятно, могут ветвиться: ветвление приводит к тому, что на поперечных срезах каналцы представлены обычно не одним, а несколькими расположенными недалеко друг от друга полостями (рис. 3, *в*). В любом случае у видов этого рода сходные по морфологии реберные и межреберные каналцы не являются строго упорядоченными и, на наш взгляд, должны быть отнесены (на основании отсутствия непосредственной связи с проводящими пучками) к типу «рассеянных каналцев» («scattered canals»), характерному для Аралиевых. Применение к таким межреберным каналцам термина «vittae» (Liu et al., 2009) мы считаем ошибочным, так как эти образования значительно отличаются по размерам полостей, локализации, степени упорядоченности и, возможно, составу секрета от

типичных «vittae», имеющих у плодов подсемейства *Apioidae*.

Вентральные проводящие пучки, комиссуральная поверхность и кристаллы оксалата кальция. На поперечном срезе через середину плода *K. brasiliensis*, *K. rhizophylla* и *K. glaziovii* имеют в области комиссуры единый стереом, производный двух проводящих пучков, по одному от каждого мерикарпия (рис. 3, *в*; 4, *б*; 6, *з*). Стереом представляет собой колонку, остающуюся обычно при одном из мерикарпиев, но, вероятно, вполне способную к полному обособлению и служащую скорее для облегчения разделения мерикарпиев между собой, чем для обеспечения продвинутой баллистохории. Также для облегчения разделения мерикарпиев у *K. rhizophylla* в области комиссуры возрастает частота встречаемости кристаллоносных клеток с ромбическими кристаллами (рис. 6, *з*). В зрелых плодах *K. brasiliensis* и *K. glaziovii* нам не удалось отметить такие кристаллы, очевидно, это связано с деградацией паренхимы мезокарпия.

Обсуждение результатов

Тезис о неопределенном положении *Klotzschia* в порядке *Apiales* (*incertae sedis*) родился не случайно. Нестандартные характеристики пыльцы (Shoup, Tseng, 1977) коррелируют с данными о своеобразной морфологии (к примеру, опушение) *Klotzschia*, а построенные на базе геносистематики филогенетические деревья демонстрируют обособленность этого рода (Andersson et al., 2006; Nicolas, Plunkett, 2009; 2014). Поэтому нам представлялось особенно важным и чрезвычайно интересным изучить анатомические особенности строения плодов его представителей.

По нашим данным, в каждом из мерикарпиев всех трех видов рода *Klotzschia* можно насчитать семь проводящих пучков и, соответственно, ребер, однако краевые сильно смещены на вентраль-

Основные карпологические различия между *K. brasiliensis*, *K. glaziovii* и *K. rhizophylla*

Вид	Признаки						
	наличие крыльев	число и особенности ребер	опушение	дополнительные комплексы механической ткани в ребрах	пучки и каналы, их число и связь друг с другом	мощность косточки	перикарпий на вентральной стороне в области комиссуры
<i>K. brasiliensis</i>	- (рис. 4, б)	7, краевые малозаметны	+ редкие звездчатые волоски (рис. 2, б; 5, б, е)	+ клетки-гидроциты, постепенно переходящие в волокна косточки (рис. 4, б'; 5, д)	пучки во всех семи ребрах, каналы в пяти ребрах (в краевых отсутствуют); каналы ветвятся, не всегда обнаруживают непосредственную связь с пучками	3-5 слоев эндокарпия (внутренний тангентальный, противоположен наружным), кнаружи плавно переходящие в комплексы клеточ-гидроцитов, развитых в пяти ребрах (рис. 4, б'; 5, д)	к колонке истончается и становится представленным исключительно косточкой; косточка также истончается до 1-2 слоев волокон (рис. 4, б; 5, в, з)
<i>K. rhizophylla</i>	- (рис. 3, в)	7, краевые малозаметны (рис. 3, в)	- (рис. 3, б; б, а, б)	+ не гидроциты, постепенно переходящие в волокна косточки (рис. 6, в)	пучки во всех семи ребрах, каналы в пяти ребрах (в краевых отсутствуют); каналы ветвятся, не всегда обнаруживают связь с пучками (рис. 3, в)	3-5 слоев эндокарпия (внутренний тангентальный, противоположен наружным), кнаружи плавно переходящие в комплексы механической ткани, развитые в пяти ребрах	к колонке не истончается и представлен не только косточкой (5-7 продольных слоев волокон), но и паренхимой мезокарпия (рис. 3, в; б, з)
<i>K. glaziovii</i>	+ (рис. 4, а; 7, б)	7, краевые малозаметны или отсутствуют	+ обильные звездчатые волоски (рис. 2, а; 7, а)	+ не гидроциты, не переходят в косточку (рис. 4, а') (исключение - мощные боковые ребра)	пучки и каналы в пяти ребрах (возможно, в семи), каналы не всегда обнаруживают связь с пучками, часто присутствуют в межреберных пространствах	3-5 слоев продольно ориентированных волокон эндокарпия (включая самый внутренний слой), в районах боковых крылообразных ребер переходящие в комплексы механической ткани (рис. 4, а')	к колонке истончается и становится представленным исключительно косточкой (3-4 слоя продольно ориентированных волокон) (рис. 4, а)

ную поверхность и настолько мелки, что зачастую остаются незамеченными (рис. 3, в): до сих пор в литературных источниках мерикарпии *Klotzschia* описывали как пятиреберные (Liu et al., 2009, table 2, p.6). Признак смещения краевых ребер на комиссуральную поверхность среди представителей Azorelloideae (по системе Nicolas, Plunkett, 2009) отмечен нами также у мерикарпиев *Spananthe paniculata* Jacq., однако плоды этого вида имеют традиционное (не только для подтрибы или трибы, но и для всего бывшего Hydrocotyloideae) упорядоченное реберное расположение секреторных канальцев (оригинальные данные). Помимо «нестандартного» числа ребер, плоды *Klotzschia* имеют также и другие редкие для Зонтичных признаки, такие как уникальные звездчатые волоски, отличающиеся от звездчатых волосков других Azorelloideae (Тихомиров, Константинова, 1996, 1997), истонченную и почти полностью отсутствующую паренхиму мезокарпия на комиссуральной стороне мерикарпиев к моменту зрелости плода, особое устройство секреторной системы плодов по типу Аралиевых (см. выше) и т.д.

Все три описанных в составе рода *Klotzschia* вида имеют между собой значительные различия в характере и особенностях локализации механических тканей. Плоды *K. glaziovii* как значительно более крупного растения в большей степени оказываются ориентированными на баллисто- и анемохорию и развивают крылья на базе боковых ребер. В эти крылья, создавая внутренний каркас, проникает эндокарпий и волокна мезокарпического происхождения. А вот плоды небольших травянистых растений *K. brasiliensis* и *K. rhizophylla* распространяются по-другому, и крылья им, вероятно, не нужны. Диаспоры *K. brasiliensis* (плоды в целом или отдельные мерикарпии) разносятся, возможно, с участием воды, так как развивают в перикарпии комплексы клеток-гидроцитов, не наблюдаемых у близкого и очень похожего по признакам карпологии вида – *K. rhizophylla*. У *K. rhizophylla* в районах ребер также развиваются группы прозенхимных клеток с утолщенными и подверженными одревеснению оболочками, однако никакой типичной для гидроцитов поровости обнаружить не удается.

Эндокарпий как внутренняя эпидерма плодolistика у всех трех видов одревесневший, однако если у *K. brasiliensis* и *K. rhizophylla* волокна внутреннего, прилегающего к спермодерме слоя, ориентированы обычно тангентально, в противовес направленным параллельно продольной оси плода волокнам внешних слоев, то у *K. glaziovii* волокна всех слоев эндокарпия

ориентированы, как правило, в продольном направлении (рис. 4, а', б').

В плодах *Klotzschia* встречаются очаги дополнительного одревеснения в мезокарпии, характерного для Зонтичных, но совершенно не свойственного Аралиевым (Константинова, 2008; Константинова, Нилова, 2014). Схожую с *Klotzschia* картину одревеснения перикарпия можно найти в плодах различных представителей Ариасеae, например, у видов *Xanthosia* (Mackinlayoideae, по Nicolas, Plunkett, 2009). Но если в плодах *Klotzschia brasiliensis* клетки одревесневшей паренхимы мезокарпия более или менее изодиаметрические, плавно переходящие в составленную волокнами часть косточки (рис. 4, б'), то у *Xanthosia* (*X. dissecta* Hook.f., *X. huegelii* Steud., *X. leoiphyllo* F. Muell ex Klatt, *X. pusilla* Bunge) в районах ребер косточка утолщена несколькими слоями сильно вытянутых волокон (не изодиаметрических, как у *Klotzschia*, клеток), мезокарпическое происхождение которых весьма спорно (оригинальные данные). У *K. glaziovii* вокруг пучков также развиваются волокна, однако слияния мезокарпических стереомов с косточкой, как у *Xanthosia*, здесь не происходит.

Секреторная система у *Klotzschia* близка к устройству секреторной системы Аралиевых или видов рода *Hermas* (Saniculoideae, по Nicolas, Plunkett, 2009). Секреторные канальцы *Hermas* заметны снаружи, обильно ветвятся, поэтому на поперечном срезе просматриваются и над проводящими пучками, и между ними, и в межреберных участках (оригинальные данные). На дорзальной стороне мерикарпиев их число значительно больше, чем на вентральной. Мерикарпии видов *Hermas*, значительно уплощенные в дорзовентральном направлении, внешне также несколько напоминают мерикарпии *K. glaziovii*, однако имеют много морфолого-анатомических отличий, таких как пятиреберные мерикарпии, смещенное на комиссуральную сторону подстолбие, легко обособляющаяся в виде мощного стереома колонка (карпофор) и т.д.

Необходимо сравнить *Klotzschia* с группой родов Azorelloideae как с вероятными ближайшими родственниками (по Nicolas, Plunkett, 2009). В карпологическом отношении роды Azorelloideae имеют между собой много общего и не разделяют этот комплекс признаков с *Klotzschia*. Так, для плодов *Azorella*, *Bolax*, *Diplaspis*, *Dichosciadium*, *Pozoa*, *Huanaca* и *Schizeilema* обширные комплексы гидроцитов в мезокарпии (как у *K. brasiliensis*) не отмечены, а секреторные канальцы строго упорядочены и

находятся только в ребрах, в четкой связи с проводящими пучками. Кроме того, некоторые виды родов *Azorella*, *Pozoa* и *Schizeilema* обладают интересным признаком: либо отслаивание клеток двухслойной эпидермы плода происходит в областях, прилегающих к комиссуре и краевым ребрам (виды *Azorella*, *Pozoa* и *Schizeilema*), либо отслаивающаяся эпидерма охватывает более обширное пространство (*Azorella utriculata* Griseb., *Schizeilema haastii* Domin) (оригинальные данные). Этот признак связан, очевидно, с необходимостью облегчения диаспор и не характерен ни для одного вида рода *Klotzschia*. Возможное родство *Klotzschia* с австралийским родом *Uldinia* (*Trachymene ceratocarpa* (W.Fitzg.) Keighery & Rye) (Araliaceae по Nicolas, Plunkett, 2009), на которое с осторожностью обращали внимание австралийские исследователи (Henwood, Hart, 2001), напрямую не подтверждается данными анатомии плода (Константинова, 2015). Основные различия в анатомическом строении касаются устройства секреторной системы плодов (по Ариацее-типу у *Uldinia* и Аралиацее-типу – у *Klotzschia*). В любом

случае эти роды – эндемики различных территорий (*Klotzschia* встречается только в Бразилии, а *Uldinia* – в Австралии), преодолели очень длительный эволюционный путь специализации к различным условиям среды, и, следовательно, направления их карпологического морфогенеза также претерпели значительную диверсификацию.

Таким образом, полученные нами данные о строении плода свидетельствуют в пользу обособленного положения *Klotzschia* в системе порядка и скорее поддерживают представление о дивергенции этого рода от общего ствола Ариацее после *Azorelloideae*, чем о сестринских отношениях с этим подсемейством (Nicolas, Plunkett, 2014, fig.5b).

Автор благодарит сотрудников гербарных фондов UC (Калифорния, США), K (Великобритания, Ричмонд), C (Копенгаген, Дания), предоставивших нам возможность исследовать плоды всех трех видов рода *Klotzschia*, рецензента, а также своих коллег – Елену Юрьевну Ембатурову (РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева) и Майю Владимировну Нилову (МГУ имени М.В. Ломоносова) за помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-06392).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы микротехнических исследований в ботанике. М., 2004. 127 с. [Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova Kh.Kh., Il'ina G.M., Chubatova N.V. Osnovy mikrotekhnicheskikh issledovaniy v botanike. M., 2004. 127 s.].
- Константинова А.И. Основные карпологические признаки, используемые для систематики Аралиацее // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. Мат-лы междунар. конф., посвященной памяти Р.Е. Левиной (Ульяновск, 14–16 октября 2008 г.). Сб. науч. статей. Ульяновск, 2008. С. 198–203. [Konstantinova A.I. Osnovnye karpologicheskie priznaki, ispol'zuemye dlya sistematiki Araliaceae // Sovremennye problemy morfologii i reproduktivnoi biologii semennykh rastenii. Mater.mezhd. konf., posv. pamyati R.E. Levinoi (Ul'yánovsk, 14–16 oktyabrya. 2008 g.). Sb. nauch. statei: Ul'yánovsk, 2008. S. 198–203].
- Константинова А.И. Положение *Uldinia ceratocarpa* (*Trachymene ceratocarpa*) в системе порядка Ариацее на основании сравнительного анализа карпологических данных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. Вып. 2. С. 38–48 [Konstantinova A.I. Polozhenie *Uldinia ceratocarpa* (*Trachymene ceratocarpa*) v sisteme poryadka Apiales na osnovanii sravnitel'nogo analiza karpologicheskikh dannykh // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. Vyp. 2. S. 38–48].
- Константинова А.И., Нилова М.В. Карпологический обзор основных таксонов порядка Ариацее // Мемориальный каденский сборник / Под ред. Л.И. Лотовой, А.К. Тимониной. М., 2014. С. 117–128. [Konstantinova A.I., Nilova M.V. Karpologicheskii obzor osnovnykh taksonov poryadka Apiales // Memorial'nyi kadenskii sbornik / Pod red. L.I. Lotovoi, A.K. Timonina. M., 2014. S. 117–128].
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с. [Prozina M.N. Botanicheskaya mikrotekhnika. M., 1960. 206 s.].
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Материалы к карпологии *Bowlesiinae* (Umbelliferae–Hydrocotyloideae): плоды некоторых видов рода *Bowlesia* Ruiz et Pavon // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 6. С. 53–66 [Tikhomirov V.N., Konstantinova A.I. Materialy k karpologii Bowlesiinae (Umbelliferae–Hydrocotyloideae): plody nekotorykh vidov roda Bowlesia Ruiz et Pavon // Byul. MOIP. Otd. biol. 1996. T. 101, vyp. 6. S. 53–66].
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Материалы к карпологии *Bowlesiinae* (Umbelliferae–Hydrocotyloideae): плоды *Drusa glandulosa* (Poir.) Bornm. и некоторых видов рода *Homalocarpus* Hook. et Arn. // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 1. С. 45–52. [Tikhomirov V.N., Konstantinova A.I. Materialy k karpologii Bowlesiinae (Umbelliferae–Hydrocotyloideae): plody

- Drusa glandulosa* (Poir.) Bornm. i nekotorykh vidov roda *Homalocarpus* Hook. et Arn. // *Vyul. MOIP. Otd. biol.* 1997. T. 102. Выр. 1. S. 45–52].
- Тихомиров В.Н., Константинова А.И. Семейство Apiaceae (Umbelliferae) // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. Двудольные. Rosidae II. СПб., 2000. С. 342–360. [Tikhomirov V.N., Konstantinova A.I. Semeistvo Apiaceae (Umbelliferae) // Cravnitel'naya anatomiya semyan. T. 6. Dvudol'nye. Rosidae II. SPb., 2000. S. 342–360].
- Andersson L., Kocsis M., Eriksson R. Relationships of the genus *Azorella* (Apiaceae) and other hydrocotyloids inferred from sequence variation in three plastid markers // *Taxon.* 2006. Vol. 55. N 2. P. 270–280.
- Berlioz J. Contribution a l'étude anatomique du fruit des Umbellifères (tribus des Hydrocotylées et des Saniculées). Paris, 1917. 98 p.
- Chamisso A. von. Specilegium plantarum e families jam ptimis recensitis praesertim brasiliensium serius a Sellowio acceptarum // *Linnaea.* 1833. Vol. 8. P. 318–334.
- Drude O. *Umbelliferae* / A. Engler, K. Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Bd 3. T. 8. 1897. Leipzig: Engelmann. S. 63–145.
- Froebe H.A. Die Infloreszenzen der Hydrocotyloideen (Apiaceae) // *Trop. und Subtrop. Pflanzenwelt.* 1979. Bd 29. S. 1–179.
- Henwood M.J., Hart J.M. Towards an understanding of the phylogenetic relationships of Australian Hydrocotyloideae (Apiaceae) // *Edinburgh J. of Bot.* 2001. Vol. 58. N 2. P. 269–289.
- Liu M., Van Wyk B.-E., Tilney P.M., Plunkett G.M., Lowry P.P. II. Evidence from fruit structure supports in general the circumscription of Apiaceae subfamily Azorelloideae // *Plant Systematics and Evolution.* 2009. Vol. 280. P. 1–13.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. The demise of subfamily Hydrocotyloideae (Apiaceae) and the realignment of its genera across the whole order Apiales // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2009. Vol. 53. P. 134–151.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. Untangling generic limits in *Azorella*, *Laretia*, and *Mulinum* (Apiaceae: Azorelloideae): Insights from phylogenetics and biogeography // *Taxon.* 2012. Vol. 61. N 4. P. 826–840.
- Nicolas A.N., Plunkett G.M. Diversification times and biogeographic patterns in Apiales // *Bot. Rev.* 2014. Vol. 80. P. 30–58.
- O'Brien T.P., McCully M.E. The study of plant structure: principles and selected methods. Melbourne: Termarcaphi and Pty. Ltd. 1981. 352 p.
- Shoup, J.R., Tseng C.C. Pollen of *Klotzschia* (Umbelliferae): a possible link to Araliaceae // *American Journal of Botany.* 1977. Vol. 64. P. 461–463.
- Tseng C.C. Anatomical studies of flower and fruit in the Hydrocotyloideae (Umbelliferae) // *University of California Publications in Botany.* 1967. Vol. 42. P. 1–59.

Поступила в редакцию / Received 26.03.2016
Принята к публикации / Accepted 22.11.2016

TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF FRUIT MORPHOLOGY AND ANATOMY IN THE BRAZILIAN ENDEMIC GENUS *KLOTZSCHIA* CHAM. (APIACEAE)

A.I. Konstantinova¹

Morphological and anatomical traits of mature fruits of a Brazilian endemic genus *Klotzschia* (3 species) are presented. Fruit structure traits shared by the studied species, as well as different ones, are indicated; features previously described incorrectly are corrected (number of ribs, type of secretory ducts). *Klotzschia* is compared anatomically and carpologically with the representatives of Azorelloideae, the most closely related group. The secretory system of *Klotzschia* is found to be similar in structure to that of Araliaceae or *Hermas* (Saniculoideae), while the type and location of lignified tissues in *Klotzschia* pericarp resemble those of *Xanthosia* (Mackinlayoideae) species. It is pointed out that carpological traits do not indicate close affinity of *Klotzschia* with the Australian genus *Uldinia*. It is demonstrated that some anatomical traits of fruit structure in *Klotzschia* are apparently related to the way of fruit dispersal. We show that fruit structure traits, if considered together, support the concept of isolated position of *Klotzschia* in the system of Apiales, based on the data of molecular phylogenetics. Our results rather support the pattern of *Klotzschia* being a lineage diverging from the phylogenetic tree after Azorelloideae than its placement as sister to this subfamily.

Key words: Apiaceae, *Klotzschia*, Azorelloideae, carpology, fruit morphology and anatomy, pericarp, vascular system, secretory system, trichomes.

Acknowledgement. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-06392).

¹Константинова Александра Игоревна – доцент кафедры высших растений биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова, канд. биол. наук (al-konst@mail.ru).