

## ДОСЛІДЖЕННЯ ОСНОВНИХ НАПРЯМКІВ ТА ІСТОРІЇ ЕВОЛЮЦІЙНОГО РОЗВИТКУ Й ФОРМУВАННЯ ВИДОВОГО СКЛАДУ РОДИНИ ERICACEAE JUSS. У ЗВ'ЯЗКУ З ІНТРОДУКЦІЄЮ ЇЇ ПРЕДСТАВНИКІВ

М.І. ШУМИК, кандидат біологічних наук; М.В. ШУМИК  
Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України

### Вступ

Важливими проблемами в збереженні біорізноманіття і забезпеченні сталого розвитку екосистем є питання доцільності інтродукції, вивірності прогнозованої оцінки її успішності та проблеми поширення адвентивних рослин. Актуальними сьогодні є питання екологічної ефективності зелених насаджень в урбоекосистемах. За даними Всеукраїнської ради Українського товариства охорони природи, флора міста Києва налічує понад 700 видів бур'янів, серед яких більше 560 є адвентивними або занесеними до її природної фракції [17]. Значна кількість цих рослин є патогенними та екологічно неефективними, негативно впливають на природне середовище міста та здоров'я людей. Поширення адвентивних рослин у більшості випадків є результатом стихійної інтродукції та, на превеликий жаль, неперевіреною практикою рекомендацій щодо введення інтродукованих рослин в культуру, в тому числі міське озеленення. Разом з цим, реалізація концепції сталого розвитку сучасного міста передбачає створення екологічно ефективних, стійких міських зелених насаджень і використання ландшафтного дизайну в процесі повернення пріоритету природи в найконфліктніші в екологічному відношенні простори.

Метою нашого дослідження є обґрунтування можливості введення в культуру міського озеленення представників родини Ericaceae Juss. за результатами аналізу особливостей їх географічного поширення і еволюційного становлення.

### Об'єкти і методи дослідження

Вирішення згаданих проблем, впровадження нових видів рослин в зелені насадження неможливе без поглиблених таксономічних та еволюційних досліджень цих організмів. Фітогеографічний та еволюційний аспекти досліджень біорізноманіття додають часових та просторових вимірів нашому розумінню різноманітності та складності біоти Землі [11]. Еволюційний аспект сучасної систематики на даному етапі її розвитку значно підсилюється за рахунок ґрунтовних філогенетичних досліджень. Філогенія та систематика невідривні від фітогеографії, оскільки процеси еволюції відбуваються у часі та просторі.

За сучасними уявленнями, в родині Ericaceae більше ніж сто двадцять родів і близько чотирьох тисяч видів. Раніше родина сприймалась у вузькому діапазоні, але за результатами генетичних досліджень, проведених Angiosperm Phylogeny Group (APG, APG II, APG III), до вересових були віднесені роди, які до цього часу були самостійними родинами – Водянкові (Empetraceae), Епакрисові (Epacridaceae), Під'ялинникові, або Вертлянцеви (Monotropaceae), Пріонотесові (Prionotaceae) і Грушанкові (Pyrolaceae) [19]. Зазначимо, що філогенетична система APG ґрунтується не на інтегральних принципах доказів споріднених зв'язків між таксонами, а на кладистичному аналізі ДНК-послідовностей трьох генів – двох генів хлоропластів і одного гену, що кодує рибосоми. Основою стали дослідження (секвенування ДНК) хлоропластних генів *atpB*, *ndhF* та *rbcL*, а також філогенетичний аналіз комплексу морфологічних ознак [11]. Прогрес молекулярно-філогенетичних методів зробив дослідження у галузі філогенетичної молекулярної систематики доступними для багатьох дослідників. Завдяки цьому можна вийти не лише на новий рівень філогенетичних узагальнень, але й чіткіше уявляти перспективи інтродукційного процесу.

Методологічну основу таких досліджень складає принцип економії, тобто при мінімальних апріорних припущеннях щодо еволюційно-генетичного розвитку видів дослідник максимально достовірно оцінює (прогнозує) перспективи їх інтродукції. Аналіз ДНК стає поширенішим і достовірнішим для тих, хто вивчає родину. Так, він зіграв важливу роль у визначенні меж родини і родів, наприклад аналіз ДНК підтримує включення роду *Ledum* L. до роду *Rhododendron* L. на рівні секції *Ledum* у підроді *Rhododendron*. Неминучим результатом цього є серія змін у класифікації видів. Наприклад, це зміни в назві видів рододендронів – *R. japonicum* (нині це *R. molle* ssp. *japonicum*), *R. metternichii* і *R. yakushmanum* (нині це *R. degronianum*, як ssp. *heptamerum* і ssp. *yakushmanum* відповідно) тощо. Вивірена філогенетична система родини необхідна для інтродукторів, тому що високий ступінь спорідненості Вересових є вагомим і "економним" чинником у визначенні шляхів еволюції та перспектив їх інтродукції.

### Результати і обговорення

Сучасні ареали різних таксонів (або, точніше, філогенетичних груп організмів) сформувалися під дією двох основних великих груп факторів: приуроченості (адаптованості) організмів до певних природних зон (ландшафтних, кліматичних, едафічних) та історії формування ареалу (центри походження, еволюційні зміни, час та напрямки розселення, наявність міграційних коридорів або бар'єрів тощо). Саме ці групи чинників визначають "вододіл" між екологічною (ландшафтною, екофізіологічною, геоботанічною тощо) та історичною біогеографією.

На думку Й. Спелленберга та Дж. Соєра, особливості географічного поширення сучасних організмів, серед іншого, визначаються такими основними групами чинників, як: 1) процес еволюції; 2) фізіологічні адаптації; 3) механізми розселення; 4) конкурентні або мутуалістичні стосунки між видами; 5) інтегративні екологічні чинники (у тому числі сукцесії); 6) кліматичні зміни; 7) зміни рівня океанів та морів; 8) переміщення континентів (глобальна тектоніка літосферних плит); 9) прямий або опосередкований вплив людини [11].

Завдяки останнім результатам еволюційних та історичних досліджень родини Ericaceae відбулися зміни в таких поглядах, як: походження, географія і особливості поширення видів, адаптація у зв'язку зі змінами клімату тощо.



Рис. 1. Сучасний ареал поширення представників родини Ericaceae

Географія поширення представників родини Ericaceae на земній кулі (рис.1) мала б свідчити про їх високу екологічну пластичність. Натомість, більшість видів родини приурочені до місцезростань з певними екологічними чинниками і характеризуються вузькою екологічною амплітудою. Раніше прийнятною була гіпотеза про походження

більшості родів родини у Південно-Східній Азії та на крайньому півдні Африки (Капське флористичне царство – види роду *Erica* L.) в умовах вологого теплого клімату гірських районів субтропічних і тропічних областей у верхньому крейдяному та ранньому третинному періодах [15]. Сучасні дослідження вказують на те, що предки Вересових еволюціонували в помірних і бореально-арктичних умовах і згодом поширилися в низини вологих тропічних лісів [21]. Вульф Є.В. стверджує, що представники родини *Ericaceae* збереглися в Європі з неогенового періоду [10]. Міграція рослин, яка пов'язана зі зміною кліматичних умов, поклала свій відбиток і на формування сучасного загального ареалу Ерик. Питання про первинність або вторинність Ерик у Капській області, де спостерігається найбільше видове різноманіття роду, на сьогоднішній день залишається нез'ясованим. З певною вірогідністю можна сказати лише про стародавність Ерик, як реліктів неогенового періоду, про що свідчать дослідження з палеонтології та порівняльної анатомії [21]. Останні дослідження поширення видів роду *Rhododendron* L. вказують на те, що місце виникнення рододендронів досі невідоме, однак це не Південно-Східна Азія і не регіони екстремального рельєфу (Тибето-Гімалайський регіон плюс екваторіальний ареал поширення видів секції *Vireyas*), де вони зараз зростають у великій кількості і різноманітності [22].

У зв'язку з цим критичного переосмислення потребують три найпоширеніші до цього часу тези адаптації Вересових у сучасному ареалі: 1) з похолоданням клімату в льодовиковому періоді найстійкіші види вічнозелених рослин не лише збереглися в гірських рефугіумах третинних областей Східної Азії, Західних Гімалаїв, Середземномор'я, приатлантичної частини Північної Америки, а й просунулись в холодні райони помірної зони високих широт, де й еволюціонували в бік зменшення розмірів рослин і їх метамерів та утворили низку елементів флори тайги і тундри [1, 6, 8, 9, 10]; 2) здатність до епіфітного способу життя є передумовою для існування більшості Вересових на дуже бідних, оліготрофних ґрунтах і вагомою преадаптацією для освоєння несприятливих для зростання, бідних в енергетичному відношенні, але безмежних просторів гіпоарктичного ботаніко-географічного поясу [10,13,14]; 3) ксероморфізм листків вічнозелених рослин як засіб максимального зменшення транспірації в наших умовах є пристосуванням до перенесення суворих зимових умов [2, 3].

На нашу думку, ґрунтовнішими є сучасні дослідження у сфері еволюції і адаптації родини. Деверсифікація порядку Вересових відбулася приблизно 109-103 млн. років тому, а найстарішому представнику Вересових, зафіксованому у викопних рештках, близько 90 млн. років. Становлення майже всіх родин у Вересових відбулося на початку еоцену (50 мільйонів років тому – Sytsma та ін. 2006). Згідно з гіпотезою, 462-356 млн. років тому морські предки рослин вступили в симбіотичні відносини з предками грибів. За сучасними уявленнями, формування будь-якого симбіозу є результатом коеволуції, за якої відбувалася паралельна конвергенція партнерів. У *Ericaceae* спостерігається *Ectendomycorrhizae*; органічний азот і фосфор беруться з мікоризного гриба, який пов'язаний з рослиною і може бути елементом успішності родини, як правило, у досить бідних на кислоту і азот місцях зростання більшості видів (Cairney & Ashford, 2002 and references). Ерикоїдна мікориза поширена в північній півкулі Землі і домінує в таких природних угрупованнях, як торф'яні болота, гірські і заболочені вересові фітоценози [5,6,7]. Вони характеризуються низкою чинників, які негативно впливають на рослинні ценози: низький рівень рН, високе співвідношення C:N, наявність токсичних металів. Завдяки симбіозу з мікоризою Вересові успішно конкурують з іншими рослинам за місцезростання в несприятливих для них умовах.

### Висновки

Таким чином, еколого-еволюційний аспект фітогеографії родини полягає в коеволуції мікоризи і рослин, в результаті якої відбувалася паралельна конвергенція партнерів. Завдяки цьому більшість представників родини *Ericaceae* посіли ту екологічну

нішу, де вони позбулися конкуренції з боку життєздатніших (з ширшою екологічною амплітудою) і молодших видів. Зважаючи на облігатність даного симбіозу, ми вважаємо їх генетично облігатними симбіозами, партнери яких не розвиваються як автономні організми, на відміну від екологічно облігатного симбіозу, де партнери можуть жити самостійно в певних умовах навколишнього середовища. Відповідно до сучасних уявлень, симбіоз розглядається як стратегія спільного виживання неспоріднених організмів – "інтегральна" стратегія адаптації до умов середовища існування. Різноманітність симбіозів є одним з ключових і перспективних чинників швидкої адаптації (на відміну від підвищення стійкості) живих систем до мінливих умов існування.

Разом з цим, різкий ксероморфізм листків вічнозелених рослин родини як засіб максимального зменшення транспірації можна пояснити лише пристосуванням до перенесення суворих зимових умов, а не ксерофітизацією умов середовища, оскільки умови для фізіологічних процесів у листках вічнозелених і листопадних рослин однакові протягом вегетаційного періоду [3, 4].

Резюмуючи сказане, відмітимо, що родина *Ericaceae* ще мало представлена в ботанічних колекціях України, як через складність культури, так і через відсутність результатів спеціальних біологічних досліджень в умовах інтродукції. На сучасному етапі не є доцільним і науково обґрунтованим використання природних видів родини в широкому озелененні урбанізованих і техногенно трансформованих територій. Комплексне вивчення питань з поширення Вересових у фітокліматичних областях, біології та еволюційно-екологічних, конституційних і екобіоморфологічних преадаптацій [4], чітке моделювання екоотопів для різних видів зможе забезпечити успішність виживання інтродукованих представників родини в нових умовах довкілля.

#### Список літератури

- Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – Вып. 2. – С.425-468.
- Василевская В.К. Формирование структуры ксерофитов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук / Бот. инст. АН СССР. – Л., 1950 – 32 с.
- Васильев В.Н. Род *Empetrum*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961 – 131 с.
- Гамалей Ю.В., Куликов Г.В. Развитие хлоренхимы листа. – Л.: Наука, 1978. – 192 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. – Баку: АзФАН, 1939. –Т. 2. – 587 с.
- Дадыкин В.П. К познанию корневых систем растительности, развивающейся на холодных почвах // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1950. – Т. 55, Вып. 3. – С. 647-677.
- Кондратович Р.Я. Рододендроны в Латвийской ССР. – Рига: Зинатне, 1981. – 330 с.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. – Томск, 1898. – 306 с.
- Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. – М.: Наука, 1986. – 209 с.
- Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). – М.: Наука, 1982. – 184 с.
- Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Автореф. дис. ... д.б.н./Инст. ботаніки ім. М.Г. Холодного – К., 2003. – 32 с.
- Сенянинова-Корчагина М.В. О ксероморфизме вечнозеленых болотных верескоцветных // Ученые записки Ленингр. ун-та. Сер. геогр. наук. – 1956. – №213, Вып. 11. – С. 76-87.
- Серебряков И.Г., Чернышева М.Б. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae* // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1955. – Т. 60, Вып. 2. – С. 65-77.

- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. школа, 1962. – 378 с.
- Тахтаджян А.Л. Флористические области земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Толмачев А.И. О происхождении арктической флоры. Когда, где и как возникла арктическая флора? // Вопр. ботаники. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Вып. 3. – С. 18-31.
- Чоловська О. Адвентивне забруднення м. Києва.  
<http://www.greenkit.net/Members/ecoterra/byriano>
- Яценко-Хмелевский А.А. Строение древесины кавказских представителей сем. Ericaceae и его систематическое и филогенетическое значение // Изв. АН АрмССР – 1976. – № 9. – С. 33-58.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2003. – V.141. – P. 399–436.
- Temple A. Ericaceae: Polymorphisme architectural d'une famille des regions tempereres et tropicales d'altitude. – С. r. Acad. sci. – 1977. – Vol. 284, N 3. – P. 163-166.
- Ericales Dumortier Main Tree, Synapomorphies.  
<http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/orders/ericalesweb.htm>
- Irving E., Hebda R. Concerning the Origin and Distribution of Rhododendrons.  
<http://www.rhododendron.org/v47n3p139.htm>

*Рекомендовано к печати д.б.н. Булах П.Е.*