

РОДИНА ВЕРЕСОВІ (ERICACEAE DC.): ЕКОЛОГІЧНІ ТА БІОМОРФОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ЕВОЛЮЦІЇ В ЗВ'ЯЗКУ З ІНТРОДУКЦІЄЮ ОКРЕМИХ ПРЕДСТАВНИКІВ

Узагальнено нові дані щодо систематики родини Ericaceae DC. Підкреслено, що спорідненість вересових є вагомим чинником у визначенні шляхів еволюції та перспектив їх інтродукції. Проаналізовано шляхи екологічної і морфологічної еволюції вересових. Зроблено висновок про те, що конституційний консерватизм вересових потребує специфічних умов середовища при їх інтродукції.

За класифікацією квіткових рослин, розробленою групою з філогенії покритонасінних (Angiosperm Phylogeny Group, APG II), родина Ericaceae нараховує 120 родів і 3995 видів [16]. Ще у 80-х роках минулого століття до родини відносили близько 50 родів і 1750 видів [1, 8], але на підставі результатів сучасних досліджень ДНК, молекулярних характеристик родину було поповнено значною кількістю видів та родів (3995 та 120 відповідно) за рахунок великої кількості таксонів з невизначеним у традиційних системах положенням та злиття декількох родин (Empetraceae, Pyrolaceae та ін.) в одну (Ericaceae). Класифікація APG була підготовлена колективом із 29 систематиків з різних країн (США, Велика Британія, Швеція), які опрацювали величезний об'єм даних з молекулярної філогенії відділу покритонасінних. Метою роботи колективу була спроба виправити недоліки попередніх систем покритонасінних рослин з точки зору сучасних філогенетичних теорій, які ґрунтуються на даних аналізу послідовностей ДНК. Перевагою філогенетичної систематики APG є те, що повинні бути результати досліджень про спорідненість між таксонами на основі молекулярних даних, отриманих за допомогою кладистичних методів. Спорідненість представників

вересових має вагоме значення для уявлення про їх походження, шляхи еволюції та перспективи інтродукції.

Багатьом видам вересових притаманна широка амплітуда географічного поширення — від субтропічних широт до Арктики. Це дає можливість досліджувати модифікаційну мінливість у межах одного виду, порівняти її з генотипічною мінливістю спорідненого ряду видів і робити висновки щодо адаптивних шляхів еволюції в межах родини вересових. Найпоширенішими представниками родини є роди *Rhododendron* L., *Erica* L., *Galluna* L., *Ledum* L. та ін.

У родині Вересових представлені найдавніші біоморфи рослинного світу — високі дерева і кущі, поширені в тропічних і субтропічних гірських районах, переважно Південно-Східної Азії, та на півдні Африки. Аналіз загального географічного поширення, систематики і біології вересових свідчить про походження їх в умовах вологого теплого клімату гірських районів субтропічних і тропічних областей, вірогідно, у верхньому крейдяному та ранньому третинному періоді [14]. Внаслідок порушення палеогеографічних зв'язків та зміни клімату найстійкіші види вічнозелених рослин в умовах холодного клімату льодовикового періоду могли не лише зберегтися в гірських рефугіумах третинних

субтропічних областей Східної Азії, Середземномор'я, Західних Гімалаїв, приатлантичної частини Північної Америки, а й просунулися в холодні райони помірної зони високих широт, де вони еволюціонували в бік зменшення розміру та утворили низку елементів флори тайги і тундри. Це припущення підтверджено багатьма ботаніками, які вивчали географію, ритми розвитку, анатомію вересових: Яценко-Хмелевським, Яковлевим, Толмачовим, Palser, Hagerup, Сеняниною-Корчагіною, Schmid, Bell, Барбаричем, Шиловой та іншими [12]. Біоморфологи вважають редукцію дерев у кущі і кущики єдиним шляхом трансформації вересових [11]. Трансформація форм росту виявлялася насамперед зменшенням розмірів рослин, їхніх метамерів [11]. Це наочно демонструє перехід від дерев до кущів у межах такої великої систематичної групи, як порядок *Ericales Dumort.* О.М. Краснов зазначав, що рослинність холодного поясу нашої планети утворилася шляхом добору із елементів тропічної рослинності видів, що можуть зростати в умовах низької температури. Тисячолітній вплив цього чинника сприяв перетворенню рослин на арктичних "пігмеїв" [9]. Зменшення розмірів рослин під впливом похолодання у міру просування в гори і на північ виявлено не лише на обширному різноманітті всієї родини, а й при порівнянні споріднених видів, які зростають у південніших районах, з тими, що зростають північніше [11]. Така сама картина спостерігається і щодо екобіоморф одного виду при переході від оптимальних умов зростання до екстремальних, але в цьому випадку цей процес є зворотним, оскільки зменшення розмірів спадково не закріплено [12]. П.Н. Крилов, аналізуючи флористичний склад тайги, дійшов висновку про наявність там близько 30% вічнозелених форм, зокрема вересових. Він передбачав, що вічнозелені "грушанка, брусниця, журавлина" та інші не можуть вважатися "творінням цієї міс-

цевості". "Эти формы должны были образоваться в других более благословенных странах, или же, если и могли произойти в области теперешнего распространения, то во всяком случае лишь при условии иного климата, господствовавшего здесь в более отдаленные времена" [10].

Зменшення розмірів рослин тісно пов'язано з прискоренням циклів розвитку надземних скелетних осей. І.Г. Серебряков і М.Б. Чернишова відзначали, що посилення періодичності клімату, скорочення вегетаційного періоду, зниження температури, збільшення загальної та ультрафіолетової радіації в поєднанні з дією вітрів у високогірних широтах помірної і холодної зони призводили не лише до ослаблення інтенсивності росту, а й до прискорення розвитку рослин і, як результат, — до скорочення життєвого циклу надземних пагонів [11].

Трансформація форм росту супроводжувалася роздеревленням (делігніфікацією) скелетних гілок [13]. Одночасно відбувалося полягання пагонів на ґрунт, чому сприяв сніжний покрив, який укривав і притискав пагони рослин до ґрунту [11]. Цей процес відбувався на різних стадіях розвитку життєвих форм, переважно в гірських умовах, і дав такі життєві форми, як сланкі кущі, сланики і сланички, які широко представлені в родині Вересових [15]. Утворення сланких кущиків відбувалося і під лісовим пологом, так що багато видів вересових вийшли на простір гірської та арктичної тундри, вже маючи сланку форму росту, причому роль снігового покриву для деяких видів, наприклад, *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., видів роду *Cassiope* D. Don, у тундрі є незначною [11].

Ці основні характеристики соматичної еволюції спостерігаються і при аналізі життєвих форм у межах родових комплексів, що підтверджується даними еколого-географічного аналізу.

До роду *Rhododendron* належить найбільша кількість видів, що мають різнома-

нітні життєві форми і поширені від субтропічних лісів до арктичної тундри. У рододендронів найповніше простежуються ступені трансформації життєвих форм від дерев до кущів і майже трав'янистих геофітизованих кущиків. Рододендрони походять з вологих тропічних лісів Південно-Східної Азії, де відмічено найбільше видове різноманіття цього роду [16]. Найдавніші рододендрони — це високі дерева, а гімалайський *R. arboreum* J.E. Smith у природних умовах досягає 50 м заввишки. Із збільшенням висотних меж у горах, та в міру поширення на північ висота дерев зменшується [12]. Трансформація дерев в інші форми росту спочатку відбувалася в лісовому середовищі, де головним лімітуючим чинником була відсутність світла. В боротьбі за світло багато вічнозелених видів у тропічних і субтропічних лісах трансформувалися в епіфіти. Типову для епіфітів форму росту описала А. Templ [20] у *R. aurigeranum*. Здатність до епіфітного способу життя, можливо, є передумовою для існування більшості вересових на дуже бідних, оліготрофних ґрунтах і вагомою преадаптацією для завоювання несприятливих для росту, бідних в енергетичному відношенні, але безмежних просторів гіпоарктичного ботаніко-географічного поясу [12]. Однією з причин активізації своїх позицій у верхній межі лісу та виходу за його межі є сильне затінення і пригнічення вічнозелених рододендронів у нижньому ярусі лісів. У боротьбі за сприятливу світлову нішу важливу роль відіграло утворення вегетативно-рухомої, біоценологічно активної шаблеподібної форми росту, що дало змогу рослинам вкриватися товстим шаром снігу [11]. Притискання пагонів до ґрунту посилювало вегетативну рухливість, чому сприяла і висока вологість повітря та ґрунту — необхідна умова для існування вічнозелених рододендронів. Просування в горах до верхньої межі лісу і вище супроводжувалося не лише зміною форми

росту, а і зменшенням розмірів частин тіла (метамерів) через нестачу енергетичних ресурсів та скорочення строків вегетації [12].

Центр походження і найбільшого різноманіття видів з родів *Erica* L. і *Galluna* L. розташований на крайньому півдні Африки, в Капському флористичному царстві, де нараховується декілька сотень видів ерік [12]. У Середземномор'ї зростає близько десяти видів еріки, Арктики (Ісландії) досягає лише один вид. *Galluna vulgaris* L. дуже поширений в Європі, заходить в Арктику, зростає зазвичай на бідних ґрунтах. Трансформація життєвих форм цих родів відбувалася від деревовидних ерік до аероксильних кущів шляхом скорочення тривалості життя скелетних гілок, їх полягання, скорочення циклу їхнього розвитку [12]. Загалом у родах Еріка і Верес спостерігаються такі самі напрямки соматичної адаптації до більш екстремальних північних і високогірних умов, що й для інших вересових.

Для більшості вересових характерна ксероморфна будова їхніх органів: дрібне листя, товста кутикула, опушення, низькорослість, а також особливості фізіології і екології, що свідчать про пристосування до обмеження витрат вологи. Разом з тим, більшість вересових в наших умовах — це рослини боліт, вологих заболочених лісів та високогірних районів. Тому однією з перших теорій, що пояснювала сутність ксероморфізму вересових, була теорія фізіологічної сухості болотних ґрунтів [7]. Згідно з нею поглинання болотної води рослинами утруднюється через насиченість її гуміновими кислотами. Інші вчені вбачали причину фізіологічної сухості в ґрунтовій токсичності або у високій водоутримуючій здатності торф'яних ґрунтів, у нестачі кисню і низькій температурі субстрату. Але ці теорії не пояснили всі протиріччя ксероморфізму. О.А. Гросгейм відмітив односторонність теорії морфологічного ксероморфізму і зазначив, що джерелом протиріччя слід

вважати не лише дефіцит води, а і простору та світла [8].

Пізніші дослідження фізіології вересових засвідчили, що болотна вода не є отруйною для рослин [4], а В.П. Дадикін шляхом експерименту показав, що низькі температури не є перепорою для засвоєння води і поживних речовин з ґрунту [7]. За результатами сучасних досліджень вересові мають добре розвинену провідну систему, так що зовнішня ксероморфна структура їх не відповідає анатомічній будові [18]. При вивченні онтогенезу листків В.К. Василевська встановила, що для вересових притаманний повільний, але тривалий ріст листка. Порівняльний аналіз вересових з вічнозеленими рослинами вологого і теплого клімату виявив їхню схожість за анатомічною будовою листків та специфікою ритмічності росту. Повільний ріст листка вересових пов'язаний з повільним перебігом ферментативних процесів у природних умовах нашої широти, що притаманно древнім формам рослин [3].

Ми поділяємо думку, що ксероморфізм вересових не можна пояснити лише впливом чинників навколишнього середовища, слід врахувати те, що свою анатомо-морфологічну структуру вересові набули в процесі еволюційного розвитку. І.Д. Богдановська-Гієнеф відзначала помилковість думки про те, що всі види повною мірою пристосовані до сучасних умов, адже вони є продуктом не лише сучасних, а й минулих, давно зниклих умов [2]. На противагу екологічним преадаптаціям видам часто притаманні й ті конституційні особливості, що ослаблюють, обмежують поширення і призводять до зникнення видів в нових умовах. Чим швидше відбувається еволюція виду, тим ширша його екологічна амплітуда і толерантність. Вересові є консервативними видами і зайняли сучасну нішу не тому, що біогеоценози є для них придатними, а тому що тут вони позбавлені конкуренції з боку життєздатніших і молодших видів [2, 13].

В.М. Васильєв справедливо вважає, що різкий ксероморфізм листків вічнозелених рослин як засіб максимального зменшення транспірації може пояснюватися лише пристосуванням до перенесення суворих зимових умов, оскільки умови для фізіологічних процесів у листках вічнозелених і листопадних рослин однакові протягом вегетаційного періоду [4]. Такої думки дотримується О.І. Толмачев: "для растений же вечнозеленых существование в условиях климата с продолжительной и холодной зимой возможно, по-видимому, лишь при ксероморфном строении листьев" [17].

Листок є одним з найбільш поліфункціональних органів рослини, чутливим і пластичним адаптивним індикатором, а у вічнозелених рослин — зручним об'єктом для вивчення морфогенезу, диференціації, росту і старіння [5]. Життєдіяльність і габітус деревної рослини значним чином визначаються функціонуванням та взаємодією листків, що ростуть, старіючих і відмерлих, тривалість життя яких, пов'язана з періодичністю листопаду, фізіологічно визначає вічнозелений або листопадний спосіб життя. Відносно велика швидкість росту листової пластинки та низькі значення форми росту характерні найбільш стійким інтродукованим видам у межах родини. Щільність мезофілу (особливо палисадної паренхіми), поява ізопалисадності та амфістоматії — найбільш загальні ознаки ксероморфозу листка листопадних рослин, а жорстка склероморфна структура листка вічнозелених рослин (архітектурний ксероморфізм) є конституційною преадаптацією і однією з внутрішніх умов його стійкості до несприятливих факторів довкілля [5]. Тому у листопадних видів, які менше пристосовані до умов зими, листки мають тенденцію до стоншення, втрати опушення, воскового нальоту, тоді як у вічнозелених під дією низьких температур, холодних й різких вітрів ксероморфізм листків підсилюється.

Давність вересових підтверджується як широким ареалом, так і специфічними вимогами до високої вологості повітря. Повільна еволюція вересових свідчить про консервативність їхніх видів, а специфічні умови місць зростання вересових є найбільш придатними для них, імовірно, тому, що тут вони позбавлені конкуренції з боку філогенетично молодших і життєздатніших видів. Разом з тим, конституційний консерватизм життєвих форм вересових або їхня модифікаційна пластичність є матеріальною основою для біоморфологічних преадаптацій, з допомогою яких формується інтродукційний біологічний спектр рослин при переселенні в нові умови, причому, чим вищою є акселерація змін онтогенезів біоморф (дерево — кущ — кущик), тим краще вони біологічно пристосовані до них. Для більшості вересових чим вищим є ступінь спадкового консерватизму конституційних особливостей життєвої форми (тропічне вічнозелене дерево, кущ), тим точніше повинні відповідати нові умови існування (у тому числі й умови культивування) середовищу, в яких сформувався та чи інша біоморфа. В появі листопадності у рослин ксерофільний напрям в адаптивній еволюції є первинним, кріофільний — вторинним. Виникнення і диференціація вересових у геологічному минулому (приблизно в кінці палеоцену — неогені) на вічнозелені і листопадні форми під впливом ксеро- та кріогенезу, сучасне їхнє поширення у фітокліматичних областях є передумовою для еволюційно-екологічних, конституційних і екобіоморфологічних преадаптацій, що забезпечують успішність виживання інтродуцентів у нових умовах доквілля.

1. *Біологічний словник* / За ред. І.Г. Підоплічка, К.М. Ситника, Р.В. Чаговця. — К.: Головна редакція УРЕ, 1974. — 551 с.

2. *Богдановская-Гиенэф И.Д.* О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — ISSN 1605-6574. *Інтродукція рослин, 2009, № 3*

М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. — Вып. 2. — С. 425–468.

3. *Василевская В.К.* Формирование структуры ксерофитов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Ботан. ин-т АН СССР. — Л., 1950. — 32 с.

4. *Васильев В.Н.* Род *Empetrum*. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — 131 с.

5. *Гамалей Ю.В., Куликов Г.В.* Развитие хлоренхимы листа. — Л.: Наука, 1978. — 192 с.

6. *Гроссгейм А.А.* Флора Кавказа. — Баку: АзФАН, 1939. — Т. 2. — 587 с.

7. *Дадькин В.П.* К познанию корневых систем растительности развивающейся на холодных почвах // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1950. — 55, вып. 3. — С. 647–677.

8. *Кондратович Р.Я.* Рододендроны в Латвийской ССР. — Рига: Зинатне, 1981. — 330 с.

9. *Краснов А.Н.* Под тропиками Азии. — М.: Географиз, 1956. — 263 с.

10. *Крылов П.Н.* Тайга с естественно-исторической точки зрения. — Томск, 1898.

11. *Мазуренко М.Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока (структура и морфогенез). — М.: Наука, 1982. — 184 с.

12. *Мазуренко М.Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. — М.: Наука, 1986. — 209 с.

13. *Сенянинова-Корчагина М.В.* О ксероморфизме вечнозеленых болотных верескоцветных // Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. — 1956. — Вып. 9. — С. 34–94.

14. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. — М.: Высш. школа, 1962. — 378 с.

15. *Серебряков И.Г., Чернышева М.Б.* О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1955. — 60, вып. 2. — С. 65–77.

16. *Таштаджян А.Л.* Флористические области земли. — Л.: Наука, 1978. — 247 с.

17. *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.

18. *Яценко-Хмелевский А.А.* Строение древесины кавказских представителей сем. *Ericaceae* и его систематическое и филогенетическое значение // Изв. АН АрмССР. — 1976. — № 9. — С. 33–58.

19. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // *Botan. J. Linnean Society.* — 2003. — 141. — P. 399–436.

20. *Temple A.* *Ericaceae: Polymorphisme architectural d'une famille des regions tempereres et*

tropicales d'altitude // С. г. Acad. sci., 1977. — 284, N 3. — P. 163–166.

Рекомендував до друку
П.С. Булах

Н.І. Шумик, В.М. Остап'юк

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко
НАН Украины, Украина, г. Киев

СЕМЕЙСТВО ВЕРЕСКОВЫЕ
(ERICACEAE DC.): ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ЭВОЛЮЦИИ В СВЯЗИ С ИНТРОДУКЦИЕЙ
ОТДЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Обобщены новые сведения относительно систематики семейства Ericaceae DC. Подчеркнуто, что родство вересковых является весомым фактором в определении путей эволюции и перспектив их интродукции. Проанализированы пути экологической и морфологической эволюции вересковых. Сделан вывод о том, что конституционный консерватизм

вересковых требует специфических условий среды при их интродукции.

М.І. Shumik, V.М. Ostap'yuk

М.М. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

FAMILY ERICACEAE DC.: ECOLOGICAL AND
BIOMORPHOLOGICAL ASPECTS OF EVOLUTION
IN CONNECTION WITH INTRODUCTION
OF SEPARATE REPRESENTATIVE

The new data about systematic position of Ericaceae family DC. are generalized. It is indicated, that relationships of representatives of Ericaceae is weighty factor for determination the ways of their evolution and prospects of their introduction. The ecological and morphological ways of evolution species of Ericaceae are analyzed. About deep conservatism of Ericaceae, which needs specific conditions of environment, is concluded.