

## **ПРОГНОЗ И ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ**

*Предложен новый подход для выявления адаптивных стратегий представителей тропической и субтропической растительных зон в условиях защищенного грунта на основе применения геолого-ботанико-географического метода. Определение мобилизационных центров и составление интродукционного прогноза основаны на изучении особенностей формирования геосинклинальных поясов Земли.*

Данные фенологических наблюдений, их анализ и обобщение имеют большое теоретическое и практическое значение. К сожалению, по древесным растениям из тропической и субтропической растительных зон такие данные отсутствуют, а если и публикуются, то без обобщений. Как и у растений умеренной зоны, у большинства представителей вышеперечисленных зон имеется период покоя, который может быть ежегодным (обязательным) или вынужденным (периодическим).

В эксперимент было привлечено 78 видов растений из Средиземноморского и 104 вида из Западно-Тихоокеанского геосинклинальных поясов (ГП). В качестве ареалов послужили ботанико-географические районы, согласно ботанико-географическому районированию Земли [12]. Основным объектом исследований нами был выбран родовой комплекс *Ficus* L. из 21 вида материковой и материково-островной флоры. Для сравнительной характеристики мы также изучали ряд других видов из разных систематических групп, ареалы которых расположены в пределах названных ГП.

Согласно нашим данным (табл. 1), рост и развитие растений из разных флор существенно отличаются.

Среди видов материковой флоры значительна доля растений, у которых не на-

блюдается периода покоя. Они достаточно холодостойки. Фактический температурный режим и условия влажности обеспечивают ростовые процессы, однако наблюдаются нарушения репродуктивного развития. Большинство видов материково-островной флоры менее холодостойки, но согласно оценке по оригинальным шкалам имеют более высокие показатели биологических качеств и комплекса адаптивных стратегий [6].

Фигусы являются представителями флоры мелового периода мезозойской эры, сформировавшейся в условиях тропического и субтропического климатов в период глобальных геологических процессов на Земле, что не могло не отразиться на формировании адаптивных реакций растительных организмов. Интенсивные горообразовательные процессы, оледенения, аридизация способствовали возникновению разнообразных климатов, что, в свою очередь, обусловило широкую адаптивную реакцию в растительном мире [7, 8], появление многих эволюционных линий. В роде *Ficus* наряду с типичными вечнозелеными растениями возникли полулистопадные и листопадные деревья и кустарники (в том числе лиановидные). Неизменным остался только первичный способ опыления – с помощью blastofag, специфических насекомых, которые обитают в регионах произрастания фикусов. Без их участия полноценные семена не образуются.

Таблица 1. Сравнительный анализ видов рода *Ficus* L. (Moraceae Link.) на основании фенонаблюдений и интегральной оценки

Флора	Количество видов	Показатели						
		Количество видов, %						
		без периода покоя	с периодическим покоем	цветущих	успешно интродуцированных	холодостойких	с высокими биологическими качествами	с высоким уровнем адаптивных стратегий
Материковая	5	1–20	2–40	3–60	3–60	4–80	2–40	3–60
Материково-островная	16	1–6	7–44	14–87	14–87	8–50	12–80	13–81

\* Интегральная оценка получена на основании оригинальных шкал [6].

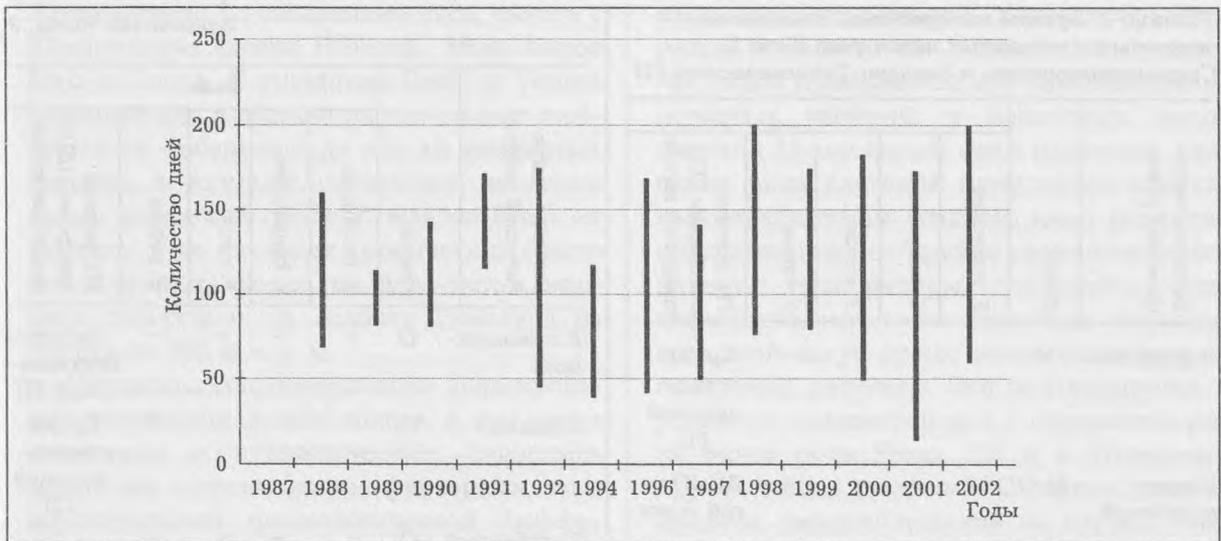
В настоящее время ареал рода *Ficus* является дизъюнктивным, в его пределах виды входят в состав различных растительных сообществ, экотопов (равнины, средний пояс гор, заболоченные леса, саванны и др.). Этому в значительной мере способствовало образование ГП. Мы исследовали фикусы двух макротерриторий – Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП, связанных общей геологической историей и стыкующихся в пределах Юго-Восточной Азии.

Известно, что одновременно с развитием суши Земли развивалась и флора. Эволюция протекала как приспособительный, адаптивный процесс, основными ее факторами были наследственная изменчивость и естественный отбор. Формирование ГП, горообразование, другие глобальные процессы неоднократно изменяли рельеф, очертания материков, увеличивали или уменьшали площадь водных пространств, а следовательно – климат и растительный мир.

Многолетние данные фенонаблюдений свидетельствуют, что у ряда видов *Ficus* наблюдается большое сходство относительно их адаптивных стратегий – наступление периодов покоя и роста совпадает. Большинство фикусов проявили приспособительную реакцию к низким температурам.

Изучение фенологии таких видов, как *Ficus benjamina* L., *F. bengalensis* L., *F. erecta* Thunb. и *F. retusa* L., являющихся представителями материково-островной флоры в пределах Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП, а также древних платформ Южной и Юго-Восточной Азии, показало, что им свойственны значительная изменчивость сроков наступления и окончания фенофаз (см. рисунок) и большие потенциальные возможности. Высокая приспособляемость в условиях защищенного грунта и процветание фикусов в составе современных флор является убедительным доказательством того, что древний род *Ficus* продолжает свое развитие.

Преимущественно широтное расположение горных хребтов и возвышенностей в пределах материкового Средиземноморского ГП, наличие обширных водных пространств, разделяющих участки суши и превышающих их по площади, обуславливают постоянный температурный режим в течение года на территории юго-восточной и южной (полуостровной и островной) частей Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП. Этим объясняется отсутствие связи между годовым ходом температур и сезонным ритмом растений.



Сроки наступления, окончания и продолжительность периода покоя у *Ficus erecta*

Рельеф играет важную роль в образовании орографических осадков и лишь частично влияет на снижение температуры.

Рост и развитие растений в основном зависят от количества выпавших атмосферных осадков. Большое значение в жизни растений Юго-Восточной Азии имеет мощность вертикального развития облачного покрова, так как вследствие высокой влажности атмосферы, поглощающей значительное количество коротковолновой энергии, сильно понижается интенсивность солнечной радиации [9].

С формированием геосинклинальных систем непосредственно связаны почвообразующие процессы, повлиявшие на экологический характер флор и растительности и наглядно проявившиеся в однопорodных (моновидовых и монородовых) лесах (*Casuarina equisetifolia* L. – Суматранский р-н; *Pinus merkusii* Jungh. et De Vriese – Вьетнамский; *Vitex parviflora* Juss. – Филиппинский р-н и др.). Для этих же районов характерно обилие видов фикусов, которые часто являются одной из основных лесных пород первого и второго ярусов [2]. Поскольку почвообразование – это один из мощнейших факторов, влияющих на флору и рас-

тительность то, по нашему мнению, виды фикусов Южной и Юго-Восточной Азии заключают в себе огромный экологический потенциал и характеризуются сходными адаптивными стратегиями, обусловленными исторической общностью.

Изучение особенностей флор Евразии и Азии показало, что восточный и южный районы Средиземноморского и Западно-Тихоокеанский ГП имеют во многом сходную (в экологическом плане) флору. Анализ видов фикусов материковой (М), материково-островной (М-О) и островной (О) флор (табл. 2) свидетельствует, что хотя их ареалы часто совпадают, они имеют индивидуальные отличия. Мы согласны с мнением Э. Майра о том, что "большинство видов одного рода имеют частично перекрывающиеся ареалы" [11, с. 382]. Такое переплетение дислокаций видов дает основание для вывода о том, что сходное их поведение в условиях оранжерей свидетельствует о сходности очагов формирования растений в далекие геологические периоды.

В отношении видов рода *Ficus*, очевидно, будет верным предположить, что островные ареалы появились после затопления суши морем (в пользу этого говорит факт

Таблица 2. Ареалы материковых, материково-островных и островных видов рода *Ficus* L. Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП

Ботанико-географический район	Флора	Виды					ГП, древние платформы (ДП); срединный массив
		<i>F. benjamina</i>	<i>F. bengalensis</i>	<i>F. erecta</i>	<i>F. retusa</i>		
Афганский	М	-	+	-	-		Средиземноморский ГП
Южно-индийский	М-О	+	+	-	+		ДП Южной Азии
Центрально-индийский	М	+	+	-	+		" -
Гангский	М	+	+	+	+		" -
Юньнань-ский	М	+	+	-	+		Средиземноморский ГП
Хунаньский	М	-	-	+	-		Средиземноморский ГП, ДП Восточной Азии
Таиландский	М-О	+	+	+	-		Средиземноморский ГП, Западно-Тихоокеанский ГП, срединный массив Восточной Азии
Суматранский	О	-	-	-	-		Средиземноморский ГП
Филиппинский	О	+	+	-	+		Западно-Тихоокеанский ГП
Папуасский	О	-	-	-	+		" -
Калимантанский	О	-	+	-	+		Средиземноморский ГП

Закінчення табл. 2

Ботанико-географический район	Флора	Виды					ГП, древние платформы (ДП); срединный массив
		<i>F. benjamina</i>	<i>F. bengalensis</i>	<i>F. retusa</i>	<i>F. retusa</i>		
Южнoяпонский	О	-	-	+	-		Западно-Тихоокеанский ГП
Яванский	О	-	-	-	+		Средиземноморский ГП
Целебесский	О	-	-	-	+		" -
Новокаледонский	О	-	-	-	+		Западно-Тихоокеанский ГП

существования Зондской платформы), и их эволюция происходила в условиях формирования материковой суши, которые характеризовались в разные геологические периоды резкой сменой почвенно-климатических условий. В дальнейшем огромную роль сыграл процесс преадаптации, возникший на основе приспособительной эволюции. К сожалению, нам не удалось найти литературные источники, где бы освещались вопросы изучения различных популяций видов рода *Ficus* в природе, в их естественных ареалах, но наш многолетний опыт по интродукции подсказывает, что популяции отдельных видов из разных географических районов и мест дислокаций должны иметь отличия, проявляющиеся определенным образом в адаптивных стратегиях при их интродукции. Например, *F. retusa* входит в состав флор 10 ботанико-географических районов, занимая разные экологические ниши (дождевой лес, вместе с *F. bengalensis*; почти однородный муссонный лес из *Tectona grandis* L.; сухая саванна; скалы на высоте до 1100 м н.у.м.; прибрежная полоса и речные долины, вместе с *Cocos nucifera* L.,

*Areca catechu* L.; саванновые леса, вместе с *Trachycarpus excelsa* H.Wendl., *Musa basjoo* Sieb. et Zucc.); *F. rubiginosa* Desf. ex Venten произрастает в составе растительных сообществ от побережья до гор на скалистых склонах, в ущельях, на осыпях, по сухим краям дождевых лесов; *F. elastica* Roxb. ex Hornem. – во влажных тропических (часто заболоченных) лесах, на болотистом морском побережье, на склонах Гималаев на высоте до 600 м н. у. м.

Процессы, сопровождавшие формирование геосинклиналильных поясов, в том числе орогенные и вулканические, оказались мощными естественными факторами, способствующими физиологической дифференциации в пределах систематических групп разных рангов, что привело к экологической дивергенции, в основе которой лежат дизруптивный (разрывающий) отбор и изоляция.

Глобальные изменения почвенно-климатических условий на протяжении геологической истории Земли обусловили появление разных направлений дизруптивного отбора среди покрытосеменных растений, в том числе и в роде *Ficus*. Популяции видов в процессе своей эволюции и эволюции суши приобрели устойчивые фенотипические и генотипические различия, что способствовало повышению приспособляемости к тем или иным условиям. Дизруптивный отбор не уничтожил все наследственно закрепленные особенности рода, а лишь расширил их и "обновил", поэтому все виды фикусов, ареалы которых находятся в пределах Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП, наряду с видовыми различиями биоморфологического и физиолого-биохимического характера отличаются высоким уровнем адаптивных стратегий.

Э. Добби [9], исследуя Юго-Восточную Азию и проанализировав результаты, полученные G.A.F. Molengraaf, R.A. Daly, J.B. Scrinnoor, C.G.G. Van Steenis, пришел к заключению, что растения рассмат-

риваются характеризуются рядом особенностей: годовой цикл у многих видов проявляется вне зависимости от погодных условий; у некоторых видов имеется 15-месячный цикл развития; развитие ряда растений приурочено к местным максимумам осадков; цикл развития иногда зависит от крайне незначительного падения температуры, связанного, чаще всего с грозами; всего несколько засушливых дней могут существенно сказаться на поведении растений. Это подтвердилось в условиях оранжерей как в отношении ряда видов рода *Ficus*, так и в отношении других видов растений. Согласно данным анализа фенонаблюдений за период свыше 10 лет среди представителей видов Средиземноморского ГП примерно 10% имеют цикл развития от 13 (*Koelreuteria bipinnata* Franch.) до 15 месяцев и 7 дней (14 дней – *F. quercifolia* Roxb., *F. bengalensis* L.; свыше 15 месяцев – *Urginea maritime* (L.) Bak.), а среди представителей Западно-Тихоокеанского у более чем 19% цикл развития длится от 13 (*Melia toosendan* Sieb et Zucc.) до 16 месяцев (*Agathis robusta* (C. Moore) F.M. Bailey и др.). Причем это относится как к древесным, так и к травянистым многолетним растениям: Sapindaceae Juss. – *Koelreuteria* Medik., Moraceae Link. – *Ficus* L. – Средиземноморский ГП; Araucariaceae Strasburger – *Agathis* Salisb., Meliaceae Juss. – *Melia* L., Sterculiaceae Bartling – *Brachychiton* Schott et Endl., Apocynaceae Juss. – *Trachelospermum* Lem., Asclepiadaceae R. Br. – *Hoya* R. Br., Piperaceae C.A. Agardh – *Piper* L., Verbenaceae J. St.-Hil. – *Clerodendrum* L., Vitaceae Juss. – *Cissus* L. – Западно-Тихоокеанский ГП; среди травянистых растений: Amaryllidaceae J. St.-Hil. – *Pancratium* L., Hyacinthaceae Batsch – *Urginea* Steinn; Davalliaceae Mett. Et Fr. – *Nephrolepis* Schott, Araceae Juss. – *Epipremnum* Schott, Amorphophallus Blume ex Decne, Raphidophora Hassk. Как видно из этого перечня, это преимущественно

древние семейства и роды. Среди видов Средиземноморского ГП представители западного его района (Лигурийский, Валенсийский, Лузитанский районы Средиземноморской ботанико-географической провинции, Тенерифский район Канарской ботанико-географической провинции) являются травянистыми луковичными растениями, т. е. более эволюционно продвинутой формы роста; среди видов Западно-Тихоокеанского ГП преобладают древесные растения, среди них наиболее тропический среди хвойных островной род *Agathis*, растения которого в пределах ареала могут успешно развиваться только в условиях сильно нарушенных почв, т. е. при минимальной конкуренции с другими видами. Оба геосинклинальных пояса отличаются богатством древних растений. По нашему мнению, на формирование экологического типа многих реликтов, не проявляющих какого-либо вырождения (*Hedera* L., *Ficus*, *Olea* L., *Myrtus* L., др.) огромное влияние оказала и продолжает оказывать подстилающая поверхность, характер которой во времени является непостоянным, изменчивым, неоднородным: "Практически все региональные, аazonальные особенности как современного, так и древнего климата обусловлены неодинаковыми свойствами подстилающей поверхности в отношении распределения, поглощения, отражения лучистой энергии, теплообмена, влагообмена, циркуляции атмосферы и других климатических процессов" [4, с. 91]. И. Блютген полагает, что "в зависимости от характера породы, окраски, структуры и механической обработки, влагосодержания и т. п. суша по-разному реагирует на приток радиации, в то время как для воды эти различия не существенны. В конечном счете сама поверхность воды нагревается днем и охлаждается ночью гораздо медленнее и слабее, чем поверхность суши" [1, с. 174].

На основании результатов многолетнего эксперимента по интродукции видов из

тропической и субтропической растительных зон в условия защищенного грунта можно предположить, что меняющиеся сроки наступления периодов роста и покоя в пределах одного вида указывают на высокую приспособляемость, заложенную, очевидно, еще в начальный период формирования покрытосеменных растений, когда многократно менялся температурно-водный и почвенный режимы материков и изменялась величина суточного времени [10]. То, что один и тот же вид имеет ареалы в пределах и Средиземноморского и Западно-Тихоокеанского ГП, входит в состав и тропической, и субтропической флоры как материковой, так и островной, свидетельствует о сближении материков в определенные геологические эпохи в результате горизонтальных перемещений, а широкий спектр экотопов является результатом освоения суши в периоды многочисленных орогенных процессов, происходящих, по выражению Б.Л. Личкова, "толчками или вспышками" [10, с. 63], непосредственно связанных с образованием геосинклинальных систем. На некоторых участках суши Земли горообразование сопровождалось очень сложным складкообразованием в течение ряда геологических эпох, в результате чего скученность и разнонаправленность горных хребтов, разноплановость межгорных пространств достигли невероятного разнообразия, образуя не только сложнейший "узел" ландшафта (широтно расположенные Гималаи упираются в хребты северо-южного направления), но и экологических условий, например, в пределах Юньнаньского района Японо-Китайской и Бирманского района Верхнебирманской ботанико-географических провинций, к флорам которых принадлежат соответственно *F. benjamina*, *F. elastica*, *F. retusa* и *F. elastica*, *F. glomerata* Roxb., *F. ramentacea* Roxb., *F. pumila* L., *F. quercifolia* Roxb., имеющие по 26 хромосом [13], за исключением *F. elastica* (26 или 39) и *F. quercifolia* (28 хромосом).

Если исходить из изменений климатов вследствие смещения полюсов земного шара, то "вместе с полюсами смещались и все окаймляющие полюс зоны, так что в каждый геологический период эти зоны, оставаясь постоянными, имели на земной коре разные центры" [10, с. 116], а значит, изменялось количество солнечной радиации, осадков и т. п., одни виды вымирали, другие – появлялись, третьи – приспосабливались и в настоящее время составляют группу персистентных форм, т. е. филогенетических реликтов, живых ископаемых, переходящих из одной геологической эпохи в другую без существенных изменений. Изменение полюсов, перемещения материков и сопровождающие их горообразовательные процессы, связанные с формированием геосинклинальных систем, существенно меняли органический мир количественно и качественно, его наследственные особенности. Б.Л. Личков [10] и ряд других ученых придерживаются точки зрения, согласно которой смены флор не предшествуют, а следуют за фазами горообразования. Поэтому у цветковых растений возникло необычайное разнообразие приспособлений к самым различным экологическим условиям, позволившее им освоить широчайший спектр экотопов, войти в состав различных экосистем. Заметим также, что установленные Н.И. Вавиловым [3] центры происхождения культурных растений находятся в районах, расположенных в пределах ГП. На эти же регионы указывает и Б.Л. Личков [10]. Из этого следует, что в этих районах сосредоточено огромное ботаническое разнообразие и бесчисленное множество наследственных форм с высоким уровнем приспособляемости.

Из указанных ГП происходят многие хозяйственно-полезные и декоративные растения нашей коллекции, характеризующиеся высокими баллами при интегральной оценке – *Eriobotrya japonica* Lindl., *Cycas revolute* Thunb., *Ceratonia siliqua* L., *Laurus nobilis* L., *Piper nigrum* L.

и др. Все они являются представителями реликтовой материковой флоры, отличаются холодостойкостью, происходят из горных районов, являющихся в разные геологические периоды естественными изоляторами, что способствовало образованию оригинальных рецессивных форм (например, *Citrus* L.). Поэтому в пределах рассматриваемых ГП сохранилось большое количество древних семейств, родов и видов, в том числе процветающих (порядки *Magnoliales*, *Laurales*, *Piperales* и др.).

Таким образом, формирование геосинклинальных систем способствовало сохранению реликтов, появлению эндемиков, стимулировало видо- и формообразование растительных организмов с огромным потенциалом приспособляемости. Поэтому виды, привлеченные из ареалов, расположенных на таких макротерриториях, отличаются высоким уровнем адаптивных стратегий, наиболее перспективны для интродукции в защищенный грунт. Мы убеждены, что успех интродукции зависит прежде всего от геолого-географических особенностей формирования определенных участков суши Земли, так как они неразрывно связаны с качественным формированием флор.

По нашему мнению, для выявления перспективных ареалов в пределах тропической и субтропической растительных зон для мобилизации видов с целью интродукции в защищенный грунт необходимо применять геолого-ботанико-географический метод в сочетании с интегральной оценкой [6], что позволит дифференцированно подойти к привлечению растительного материала, выявить специфичность ареалов и интродукционную перспективность территорий [5].

1. Блютген И. География климатов. – М.: Прогресс, 1973. – 400 с.

2. Букштынов А.Д., Грошев Б.И., Крылов Г.В. Природа мира. Леса. – М.: Мысль, 1981. – 312 с.

3. Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений // Избр. произв. В 2 т. – Л.: Наука, 1967. – С. 88–202.

4. Веклич М.Ф. Проблемы палеоклиматологии. – К.: Наук. думка, 1987. – 192 с.
5. Горницкая И.П. О разработке концепции мобилизации растений для успешной интродукции их в защищенный грунт // Промышленная ботаника. – 2002. – Вып. 2. – С. 72–77.
6. Горницкая И.П., Ткачук Л.П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины: В 2 т. – Донецк: Донбасс, 1999. – Т. 1. – 304 с.
7. Давиташвили Л.Ш. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. – Тбилиси: Мицниереба, 1968. – 216 с.
8. Давиташвили Л.Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. – Тбилиси: Мицниереба, 1970. – 255 с.
9. Добби Э. Юго-Восточная Азия. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1952. – 350 с.
10. Личков Б.Л. Движение материков и климаты прошлого Земли. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – 142 с.
11. Майр Э. Систематика и происхождение видов. – М.: ГИИЛ, 1947. – 502 с.
12. Разумовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических и субтропических растений. – М.: Наука, 1980. – С. 10–27.
13. Хромосомные числа цветковых растений. – Л.: Наука, 1969. – С. 434–435.

Рекомендовала к печати Т.М. Червченко

И.П. Горницкая

Донецкий ботанический сад НАН Украины,  
Україна, Донецьк

#### ПРОГНОЗ ТА ВИВЧЕННЯ АДАПТИВНИХ СТРАТЕГІЙ ТРОПІЧНИХ І СУБТРОПІЧНИХ РОСЛИН ПРИ ІНТРОДУКЦІЇ

Запропоновано новий підхід для виявлення адаптивних стратегій представників тропічної та субтропічної рослинних зон в умовах захищеного ґрунту на основі застосування геолого-ботаніко-географічного методу. Визначення мобілізаційних центрів і складання інтродукційного прогнозу ґрунтуються на вивченні особливостей формування геосинклінальних поясів Землі.

I.P. Gornitska

The Donetsk Botanical Garden, National Academy  
of Sciences of Ukraine, Ukraine, Donetsk

#### PROGNOSIS AND STUDYING OF THE ADAPTIVE STRATEGIES OF TROPICAL AND SUBTROPICAL PLANTS IN INTRODUCTION

A new approach to determination of the adaptive strategies are proposed for the representatives of tropical and subtropical zones of vegetation grown in greenhouses by the geological-botanical-geographical method. Mobilization centers are determined and prognosis of plant introduction are made on the basis of the formation of geoclimical belts of Earth.