
Біологічні особливості, онто- та філогенез інтродукованих рослин

УДК 582.973:712.25[477]

О.О. ДЕМЧЕНКО

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

СИСТЕМАТИКА ТА ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ВИДІВ РОДУ VIBURNUM L.

Проаналізовано результати досліджень із з'ясування систематичного положення та об'єму роду Viburnum L. Розглянуто філогенетичні зв'язки в межах роду.

Види роду *Viburnum* L. відомі ще з античних часів. Давні римляни називали калину гордовину *Viburnum* (від лат. *viere* — плести), а вперше ця назва згадується у творах Вергілія (70—19 рр. до н. е.). Наукова латинська назва роду була дана К. Ліннеєм у 1753 р.

При аналізі літературних джерел ми виявили, що немає одностайної думки відносно систематичного положення роду та кількості видів у ньому. Тому виникла потреба вивчити історію цього питання та проаналізувати положення роду в сучасних системах вищих рослин.

Традиційно види роду *Viburnum* L. відносили до родини *Caprifoliaceae* Juss. (порядок *Rubiales*) [7, 22]. На початку XIX ст. В.С. Dumortier, а пізніше F.T. Bartling виділили роди *Viburnum* L., *Lentago* Rafin., *Opulus* Mill. та *Sambucus* L. в окрему родину (fam. *Viburnidae* у Dumortier, *Viburneae* у Bartling) [16].

У сучасних системах вищих рослин родина *Caprifoliaceae* підпорядковується порядку *Dipsacales*. У системі А. Cronquist [12], що ґрунтується на хімічних, серологічних, анатомічних та морфологічних ознаках, рід *Viburnum* розглядається в складі родини *Caprifoliaceae*. В системі квіткових рослин R. Dahlgren [13], оснований на аналізі

великої кількості ознак, зокрема хімічних, ембріологічних, анатомічних, цитологічних, палинологічних, рід *Viburnum* вилучається з *Caprifoliaceae* і возводиться у ранг родини. Крім того, R. Dahlgren переносить родини *Viburnaceae*, *Sambucaceae*, *Caprifoliaceae* і *Adoxaceae* до порядку *Cornales*.

R.T. Thorne включає *Viburnum* до порядку *Dipsacales*, але в складі родини *Adoxaceae*, яка має дві підродини — *Adoxoidae* та *Viburnoidae* [21].

А.Л. Тахтаджян [8] вважав за можливе виділити рід *Viburnum* з *Caprifoliaceae* і надати йому ранг самостійної родини. Істотні відмінності, виявлені між родами родини *Caprifoliaceae* за результатами серологічних [17], цитологічних [14], карпологічних [1] та інших досліджень, зокрема особливості васкулярної анатомії квітки [16, 23, 24], зумовили доцільність розподілу цієї родини на три самостійні: *Caprifoliaceae*, *Viburnaceae* та *Sambucaceae* [9]. Вилучення родів *Viburnum* та *Sambucus* із *Caprifoliaceae* і возведення їх у ранг родин підтверджено також ембріологічними ознаками [3]. Великий набір ознак, притаманних тільки *Sambucus*, робить доцільним їх вилучення з порядку *Dipsacales*. Однак вилучення крім них з цього порядку *Viburnaceae* та особливо *Caprifoliaceae*, а також включення цих родин до порядку *Cornales* [13] не видається необхідним.

А.Л. Тахтаджян в останньому варіанті своєї філогенетичної системи [20] об'єднує ці родини (з урахуванням ембріологічних ознак) у надпорядку Dipsacanae, який містить три порядки: Viburnales (Viburnaceae), Adoxales (Sambucaceae, Adoxaceae) та Dipsacales (Caprifoliaceae, Valerianaceae, Triplostegiaceae, Dipsacaceae, Morinaceae). Таке розташування родин, що раніше входили до складу порядку Dipsacales, видається більш природним.

Немає одностайної думки і щодо кількості видів роду *Viburnum*: за А. Rehder [19] їх 120, за А.І. Поярковою [11], Б.Н. Замятінін [2], Г. Krüssmann [18] — 200, за А.Л. Тахтаджяном [10] — 225, за D. Egolf [14] та G.R. Hillebrand, D.E. Fairbrothers [17] — 250 видів.

Перша спроба обробити рід *Viburnum* була зроблена С. Fritsch [15], який поділив рід на 5 підродів: Intergatt I. *EuViburnum* Clarke (Sect 1. *Lantana* Spach.; sect 2. *Opulus* Much.; sect 3. *Loniceroides* Orst.), Intergatt II. *Tinus* Borkh., Intergatt III. *Orienotinus* Orst., Intergatt IV. *Solenotinus* DC., Intergatt V. *Microtinus* Orst.

А.І. Пояркова [11] в обробці роду *Viburnum* у "Флоре ССРСР" відносить до нього 200 видів у помірних зонах і поясах північної півкулі, які вона поділяє на 4 секції, та види секції, яку іноді виділяють в окремий рід — *Orienotinus* Orst.), що зростають в Андах (Південна та Центральна Америка) та на о. Ямайка.

Поділ роду *Viburnum* за А.І. Поярковою: секц. 1. *Pseudotinus* Clarke.; секц. 2. *Lantana* Spach.; секц. 3. *Odontotinus* Rehd.; секц. 4. *Opulus* DC.; секц. 5. *Orienotinus* Orst.

Секцію *Opulus* А.І. Пояркова пропонує поділити на 2 філетичних ряди: ряд *Opulus* Rojark., що включає *V. opulus* L., *V. sargentii* Koehne, *V. trilobum* Marsh., та ряд *Puaciflora* Rojark., що відрізняється від першого відсутністю крайових стерильних квіток, з двома видами: *V. koreanum* Nakai та *V. edule* (Mchx.) Raf.

Запропонованого А. Rehder [19] поділу роду *Viburnum* на 9 секцій, що ґрунтується

на морфологічних ознаках, дотримуються й інші автори [2, 14, 18].

Sect. 1. *Thyrsosma* (Raf.) Rehd.

V. fragrans Bge., *V. erubescens* Wall., *V. henryi* Hemsl., *V. sieboldii* Miq., *V. grandiflorum* Wall. *V. × bodnantense* Aberc., *V. foetens* Decne., *V. × hillieri* Stern, *V. odoratissimum* Ker-Gawl., *V. photinioides* Fashiro, *V. suspensum* Lindl., *V. glomeratum* Maxim.

Sect. 2. *Lantana* Spach.

V. carlesii Hemsl., *V. × carlotta* Hort., *V. × chenaultii* Chenault, *V. × carlcephalum* Burk. ex. Pike, *V. cotinifolium* D.Don., *V. veitchii* C.H. Wright, *V. lantana* L., *V. schensianum* Maxim., *V. bitchiense* Mak., *V. budleifolium* C.H. Wright., *V. burejaeticum* Rgl. et Herd., *V. mongolicum* (Pall.) Rehd., *V. urceolatum* Sieb. et Zucc., *V. utile* Hemsl., *V. rhytidopyllum* Hemsl., *V. macrocephalum* Fort., *V. rhytidophylloides* Suring., *V. × rhytidocarpum* Lemoine., *V. × juddii* Rehd., *V. × burkwoodii* Burk. et Skip., *V. microphyllum* (Oerst.) Hemsl., *V. stellulatum* Hemsl.

Sect. 3. *Pseudotinus* Clarke

V. alnifolium Marsh., *V. furcatum* Bl., *V. sympodiale* Graebn., *V. cordifolium* Wall. ex DC.

Sect. 4. *Pseudopulus* Dipp.

V. plicatum Thunb.

Sect. 5. *Lentago* DC.

V. nudum L., *V. cassinoides* L., *V. lentago* L., *V. rufidulum* Raf., *V. prunifolium* L., *V. vetteri* Zab., *V. × jackii* Rehd., *V. obovatum* Walt.

Sect. 6. *Tinus* Maxim.

V. davidii Franch., *V. cinnamomifolium* Rehd., *V. rigidum* Vent., *V. tinus* L. *V. propinquum* Hemsl., *V. harryanum* Rehd., *V. calvum* Rehd., *V. atrocyaneum* Clarke.

Sect. 7. *Megalotinus* Maxim.

V. cylindricum D.Don., *V. coriaceum* Bl., *V. sempervirens* Koch.

Sect. 8. *Odontotinus* Rehd.

V. japonicum Spreng., *V. foetidum* Wall., *V. recognitum* Fern., *V. setigerum* Hance., *V. phlebotrichum* Sieb. et Zucc., *V. wrightii* Miq., *V. dilatatum* Thunb., *V. corylifolium* Hook., *V. wilsonii* Rehd., *V. betulifolium* Batal.,

V. lobophyllum Graebn., *V. ovatifolium* Rehd., *V. dasyanthum* Rehd., *V. hupehense* Rehd., *V. erosum* Thunb., *V. ichangense* Rehd., *V. dentatum* L., *V. pubescens* Pursh., *V. scabrellum* Chapm., *V. rafinesquianum* Schult., *V. bracteatum* Rehd., *V. molle* Michx., *V. acerifolium* L., *V. orientale* Pall., *V. ellipticum* Hook. *V. flavescens* W.W. Sm., *V. hanceanum* Maxim., *V. parvifolium* Hayata.

Sect. 9. Opulus DC.

V. pauciflorum Raf., *V. kansuensis* Batal., *V. trilobum* Marsh., *V. opulus* L., *V. sargentii* Koehne, *V. edule* (Michx.) Raf.

Однак, як зазначають деякі автори [14, 23], межі між наведеними секціями не дуже чіткі, для розробки системи роду потрібно провести додаткові дослідження.

D.R. Egolf [14] вважає, що поділ на секції, який ґрунтується на морфологічних ознаках (за Редером), підтверджується і цитологічними даними.

G.R. Hillebrand та D.E. Fairbrothers [17] проводили серологічне дослідження міжродових зв'язків у роді *Viburnum*. Отримані дані доводять, що серологічні угруповання відповідають таксономічним секціям за Редером. Види секції I *Thyrsosma* показали найменшу серологічну відповідність видам секції IX *Opulus*, яка вважається найпрогресивнішою анатомічно та морфологічно, представники інших секцій роду займали проміжне положення.

Л.І. Лотова та М.В. Нілова [6] вивчали анатомію кори видів роду *Viburnum* з метою визначення закономірностей її будови та з'ясування можливості використання анатомічних ознак кори для систематики. Найваріабельнішими виявилися особливості будови стереома та пробки. Ці анатомічні ознаки досить добре характеризують окремі секції.

Приблизна схема філогенетичних зв'язків у межах роду *Viburnum* була складена D.R. Egolf [14] з урахуванням усіх наявних даних (рис. 1).

A.M. Wilkinson [23] запропонувала схему природних зв'язків видів у роді. На її дум-

ку, *V. sieboldii* (n = 8) — найпримітивніший вид роду. Група порівняно примітивних видів охоплює: *V. carlesii*, *V. lantana* та *V. dentatum*, усі вони мають n = 9. До другої групи менш примітивних видів входять: *V. lantanoides*, *V. plicatum* f. *tomentosum* та *V. lentago*, які також мають n = 9. Група більш прогресивних видів охоплює: *V. rhytidophyllum*, *V. nudum*, *V. cassinoides*, *V. dilatatum*, *V. trilobum*. *Viburnum opulus* (n = 9) вважається найпрогресивнішою. A.M. Wilkinson є прибічницею теорії, що види з n = 8 є примітивними, а види з n = 9 — прогресивними.

На основі вивчення анатомії стебла D. Vos (цит. за [14]) вважає, що *V. opulus*, *V. lentago* та *V. cassinoides* більш прогресивні, а *V. plicatum* f. *tomentosum*, *V. lantanoides* та *V. sieboldii* — найпримітивніші.

Однак існує можливість того, що й інші види можуть бути примітивнішими, ніж *V. sieboldii*, а *V. opulus* не обов'язково може бути найпрогресивнішим видом роду (незначну кількість видів цього роду було оцінено критично).

Наявних даних не достатньо для того, щоб з'ясувати прототип родини та походження роду *Viburnum*.

За даними А. Криштофовича [4, 5], рід *Viburnum* виник у мезозої наприкінці крейдового періоду, коли власне з'явилися покритонасінні. У відкладеннях цього періоду в Арктиці, Північній Америці, басейні р. Анадир та на о. Сахалін знайдено численних представників роду *Viburnum*, які у великій кількості трапляються в американських третинних відкладеннях, значно рідше — в європейських відкладеннях цього періоду, в еоценових відкладах у Бельгії та Франції, в міоценових — Центральної Європи, а також у пліоценових відкладеннях Франції. У постпліоценових відкладеннях знайдено нині існуючий вид *V. tinus*.

У верхньокрейдову епоху в північній півкулі були чітко виражені широтні рослинні зони, вже існувала певна регіональна диференціація в межах цих зон. У північній

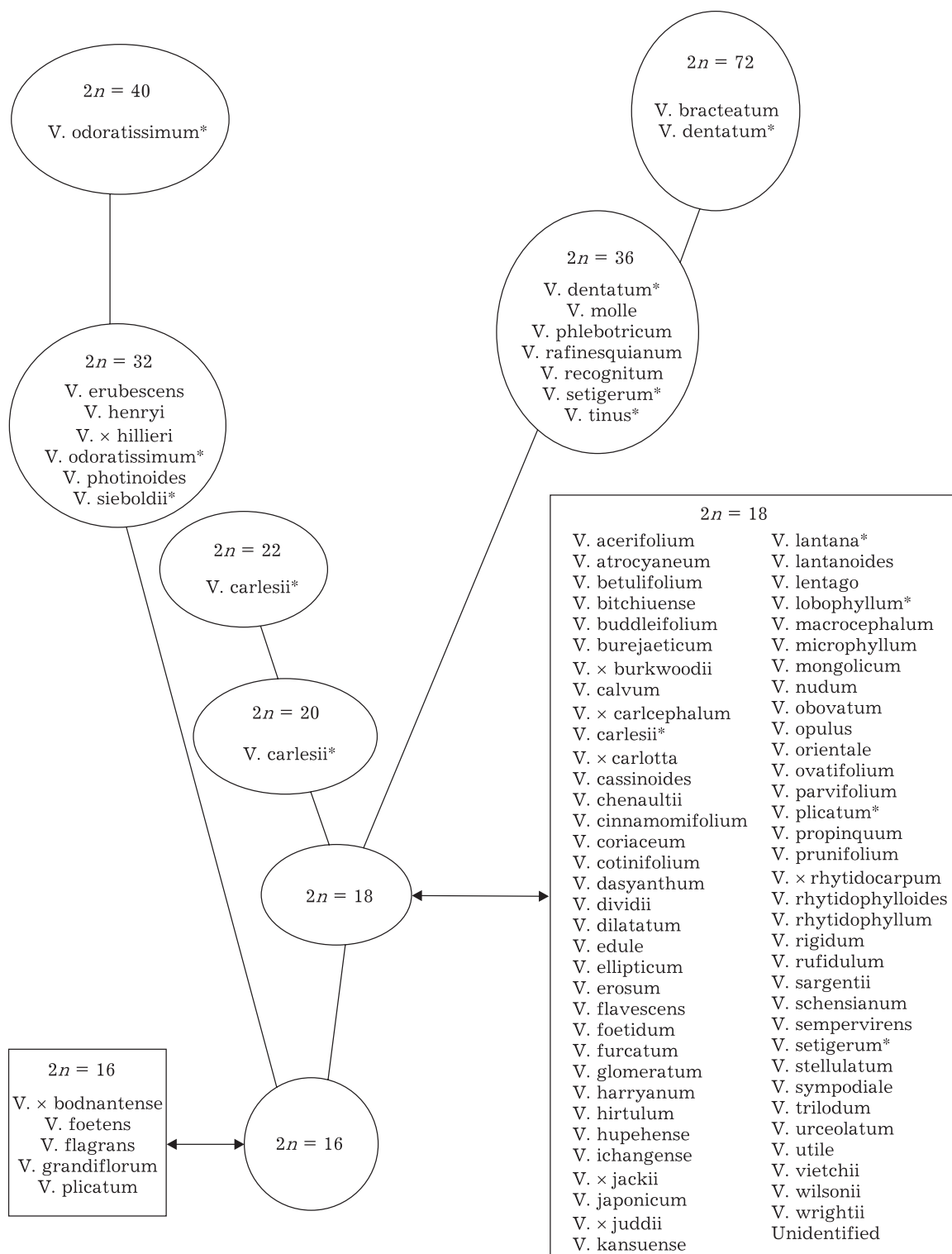


Рис. 1. Схема філогенетичних зв'язків видів роду *Viburnum* (за D.R. Egolf, 1962):

* види з більш ніж одним хромосомним числом

області крейдового Голарктичного царства переважала помірна флора, яка складалася з мезофільних широколистяних листопадних дерев і кущів, таких як види *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Cocculus*, *Corylus*, *Credneria*, *Fagus*, *Lindera*, *Magnolia*, *Platanus*, *Quercus*, *Viburnum*, *Grewiopsis*, *Sassafras*, *Ziziphus*.

У викошному вигляді відомі: *Viburnum pelvovoyi* Kryshht. (відбитки листків), *V. schmidtianum* Heer., *V. spinulosum* Heer., *V. subwhymperi* Krusht., *V. aff. lesquereuxii* Ward., *V. lesquereuxii* var. *longifolium* Ward., *V. lesquereuxii* var. *ovalifolium* Ward., *V. lesquereuxii* var. *sachalinensis* Kryshht., *V. multinerve* Heer., *V. nordenskioldii* Heer., *V. napanensis* Kara-Mursa., *V. tiltoides* Ward., *V. giganteum* Sap., *V. volgensse* Krassnow., *V. whymperi* Heer., *V. pseudolentago* Baik., *V. lantana* L., *V. opulus* L. (насіння) [11]. Таким чином, можна зробити висновок, що калини — одні з найдавніших квіткових рослин.

Нині види роду *Viburnum* поширені в помірній та субтропічній зонах Євразії, у Північній, Центральній та частині у Південній Америці, Північній Африці [11] (рис. 2).

Є три центри видоутворення калин: східноазійській, атлантично-північноамериканській і середземноморській. В Японо-Корейській, Центральній-Китайській, Тибетській, Західногімалайській та в Аппалачській ботанічних провінціях природно зростає значна кількість видів калин.

Географічне поширення роду пов'язано з країнами, в складі флор яких збереглася велика кількість третинних реліктів. Однак було б невірним відносити калини до реліктових видів. Відсутність чітких меж між секціями, численні приклади штучної міжвидової гібридизації, наявність поліплоїдного числа хромосом у деяких видів — усе це свідчить про незавершеність видоутворюючих процесів і відносну молодість видів (східноазійський регіон).

Географічне поширення поліплоїдів обмеженіше, ніж диплоїдів. Вісім поліплоїдних видів походять з Азії, один — з Європи, шість — з Північної Америки. Поширення поліплоїдних видів роду *Viburnum* не дає достатніх підстав для визначення єдиного центру походження роду. Можливо, полі-

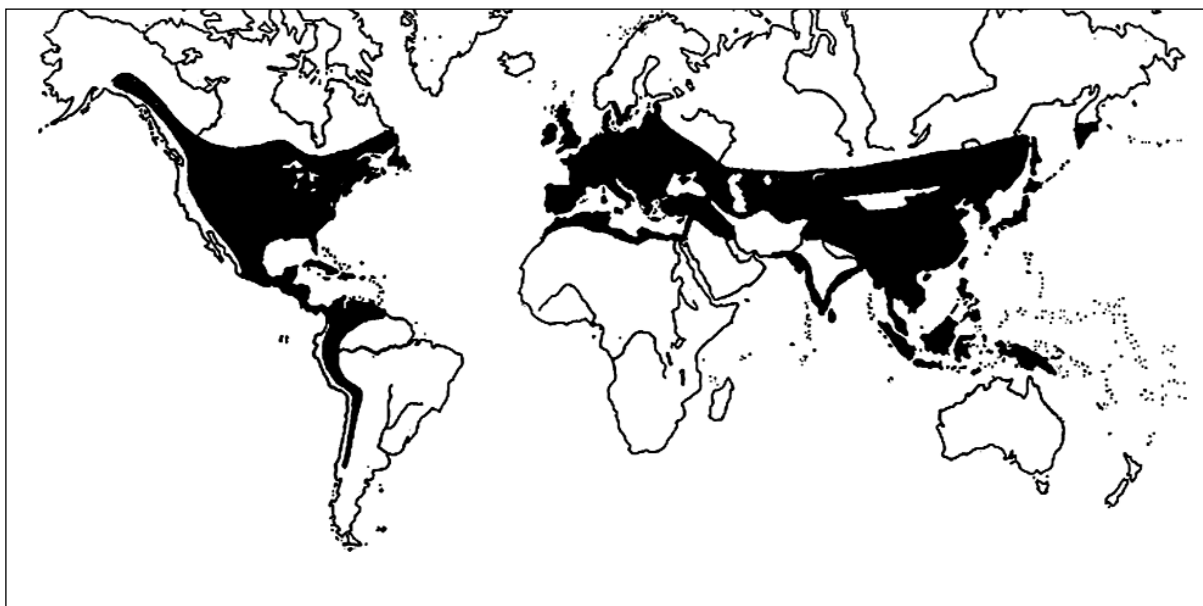


Рис. 2. Ареал роду *Viburnum* L. (за D.R. Egolf, 1962)

плоїди виникали в різних місцях: у Східній Азії, Гімалаях, Середземномор'ї, східній частині Північної Америки. В Східній Азії трапляються види з хромосомним числом $n = 8$, а також значна кількість видів з $n = 9$ та деякими поліплоїдними формами. Середземноморські види малочисленні і належать до групи з $n = 9$. Види східної частини Північної Америки містять найбільшу кількість октоплоїдів, що, можливо, вказує на те, що ця географічна зона найсприятливіша для їх розвитку та існування.

Лише для деяких видів калин встановлено зв'язок між географічним поширенням і таксономічним поділом роду. Більшість видів секцій *Thyrsoisma* та *Pseudopulus* зростають в Азії, види секції *Lentago* — у східній частині Північної Америки. Представники секцій *Tinus* та *Lantana* поширені як в Азії, так і в Європі. Секції *Odontotinus* та *Pseudotinus* представлені як північноамериканськими, так і азійськими видами. Види секції *Opulus* трапляються в Європі, Азії та Північній Америці.

Таким чином, проаналізувавши місце та обсяг роду *Viburnum* у сучасних системах вищих рослин, ми поділяємо погляди А.Л. Тахтаджяна щодо виділення роду *Viburnum* у самостійну родину *Viburnaceae*, порядок *Viburnales*. На основі аналізу результатів морфологічних, цитологічних та анатомічних досліджень видів роду (за літературними даними) вважаємо обґрунтованим поділ родини на 9 секцій, запропонований А. Rehder. Для розроблення схеми філогенетичних зв'язків у межах роду потрібні додаткові дослідження.

1. Артюшенко З.Т. Развитие цветка и плода жимолостных // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 7. — 1951. — Т. 2. — С. 131—169.

2. Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — Т. 6. — 379 с.

3. Камелина О.П. Эмбриологические признаки и филогенетические связи семейств порядка Dipsacales // Филогения и систематика растений: Материалы X Моск. совещ. по филогении растений. — М.: Наука, 1999. — С. 83—85.

4. Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. — М.; Л.: Госгеолтехиздат, 1933. — 326 с.

5. Криштофович А.Н. Палеоботаника. — Л.: Гостоптехиздат, 1957. — 650 с.

6. Лотова Л.И., Нилова М.В. Анатомия коры видов рода *Viburnum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1997. — 102, вып. 1. — С. 53—57.

7. Оськина Л.Д. Система семейства жимолостных: Автореф. дис. ... к. б. н. — Нальчик, 1974. — 21 с.

8. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.

9. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.

10. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.

11. Флора СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — Т. 23. — 776 с.

12. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. — New York, 1981. — 1262 p.

13. Dahlgren R. General aspects of anagiosperm evolution and macrosystematics // Nordic J. Bot. — 1983. — Vol. 3. — P. 119-149.

14. Egolf D.R. A cytological study of the genus *Viburnum* // J. Arnold Arb. — 1962. — Vol. 43. — N 2. — P. 132—172.

15. Fritsch K. Caprifoliaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien Ed. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig, 1897. — Bd. 4. — S. 156—169.

16. Fucuoка N. Taxonomic study of the Caprifoliaceae // Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. bot., 1972. — Vol. 6. — N 1. — P. 15—58.

17. Hillebrand G.R., Fairbrothers D.E. A serological investigation of intragenetic relationships in *Viburnum* (Caprifoliaceae) // Bul. Torr. Bot. Club. — 1969. — Vol. 96. — N 5. — P. 556—566.

18. Krüssmann G. Handbush der Laubgehölze. — Berlin; Hamburg: Parey, 1978. — Bd. 3. — 496 S.

19. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. — New York, 1949. — 996 p.

20. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. — New York, 1997. — 620 p.

21. Thorne R.T. Classification and Geography of the Flowering Plants // Bot. Rev. — 1992. — Vol. 58. — N 3. — 351 p.

22. Vascular plant Families and Genera / Ed. R.K. Brummit. — Kew: Royal Botanic Gardens, 1992. — 804 p.

23. Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of some species of the genus *Viburnum* of the Caprifoliaceae // Amer. J. Bot. — 1948. — Vol. 35. — N 5. — P. 455—465.

24. Wilkinson A.M. Floral anatomy and morphology of *Triosteum* and of the Caprifoliaceae in genera // Amer. J. Bot. — 1949. — Vol. 36. — N 6. — P. 481—489.

Рекомендував до друку С.І. Кузнецов

Е.А. Демченко

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

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ
СВЯЗИ ВИДОВ РОДА VIBURNUM L.

Проанализированы результаты исследований по
выяснению систематического положения и объема
рода *Viburnum* L. Рассмотрены филогенетические
связи в пределах рода.

O.O. Demchenko

M.M. Grishko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

TAXONOMY AND PHYLLOGENETIC
RELATIONS OF VIBURNUM L. SPECIES

It was analyzed the results of investigations on taxo-
nomy and volume of *Viburnum* L. species. Examined
of the phyllogenetic relations of the genus *Vibur-*
num.