

А. І. Опалко, Н. М. Кучер, О. А. Опалко, А. Д. Черненко
Національний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України

ФІЛОГЕНЕЗ І ФІТОГЕОГРАФІЯ ЗЕРНЯТКОВИХ ПЛОДОВИХ КУЛЬТУР

У статті узагальнено опубліковані у різних країнах світу дані про географічне походження й хромосомні числа культивованих в Україні представників зерняткових плодкових культур родів *Malus* L., *Pyrus* L., *Cydonia* Mill., *Crataegus* L., *Sorbus* L., *Amelanchier* Medik. та ін. З класичних і молекулярно-генетичних позицій обговорено дискусійні питання систематики цієї групи рослин.

Вступ

У групі зерняткових плодкових культур об'єднано представників родів *Malus* (яблуня), *Pyrus* L. (груша), *Cydonia* Mill. (айва), *Aronia* Pers. (аронія), *Crataegus* L. (глід), *Sorbus* L. (горобина), *Amelanchier* Medik. (іпра), *Mespilus* L. (мушмула) та інші плодові рослини з багатонасінними соковитими плодами-яблуками. Всі вони належать до складу великої родини *Rosaceae* Juss. Найважливіші з них — яблуня й груша, мабуть, одні з найдавніших у світі плодкових дерев. Їстівні плоди представників різних видів яблуні, що належать до сучасного роду *Malus* Mill., очевидно були відомі первісній людині ще 10–15 тисяч років тому. Про це свідчать скам'янілі рештки плодів яблуні та їхні схематичні зображення, описані археологами при розкопках стародавніх поселень. Карбонізовані викопні плоди були знайдені в Анатолії (Туреччина) у шарі 6500 років до н.е., а рештки плодів кребів і крупноплідніших форм яблуні виявлено в розкопках доісторичних осель біля озер Швейцарії. Цілком ймовірно, що зі сходу (своїх первинних ареалів) вони потрапили до Палестини, а потім Єгипту і Європи внаслідок людської міграції Старим Шовковим шляхом, що зв'язував західний Китай з Близьким Сходом і долинами Дунаю ще в епоху неоліту і бронзового віку. Згадуються яблука у Біблії (Пісня Пісень), а також у папірусах часів правління Рамзеса II (1298–1235 рр. до н.е.) і Рамзеса III (1198–1166 рр. до н.е.), зокрема 848 кошиків яблук, принесених як дари у Храм бога Ра в Геліополі. У славетній гомерівській

Одіссеї, орієнтовно написаній між 900 і 800 роками до н.е., оспівується великий фруктовий сад з яблунями й грушами [12, 24, 26]. Найдавніші достовірні писемні свідчення про яблуню датовано четвертим сторіччям до н.е. Це, насамперед, твори з плодівництва одного з найталановитіших учнів Аристотеля, давньогрецького філософа Теофраста, в яких яблуні відведено почесне місце, що дає підстави саме Стародавню Грецію вважати колискою культури яблуні в Європі. Однак характеризуючи труднощі розмноження, способи догляду та деякі інші особливості двох відомих йому сортів яблуні, (рання і пізня) Теофраст ще не вживав назву *Malus*. Він же сповістив про яблуні й груші в садах Пантікапеї (територія нинішньої Керчі).

Через два сторіччя після Теофраста у Стародавньому Римі Катон у трактаті «De agri cultura» описав уже сім сортів, з-поміж яких рекомендував Мустеум як сорт, особливо гідний розведення, а ще через сторіччя Варрон повідомив про ще два сорти. Після праць Плінія старшого та Вергілія кількість сортів яблуні зросла до 36. Ми не можемо достеменно стверджувати, що це були різні сорти у сучасному розумінні, однак слід зазначити, що саме у творах Плінія старшого слово *malus* вперше використано стосовно яблуні як плодової рослини. З Греції й Риму культура яблуні поширилася по Західній Європі, де її сорти впродовж тривалого часу вирощували переважно у монастирях [4, 5], а потім і по всьому світу. На територію нинішньої України яблуня потрапила майже одночасно з грушею в часи

Київської Русі, куди у X ст. її завезли з Візантії християнські ченці. Здавна відомі сади Києво-Печерської лаври, закладені у 1051 р. Антонієм Печерським та інші монастирські сади — Київського пустища, Феофанії, Голосієва тощо [5].

На згадки про грушу натрапляємо у стародавніх китайських одах. У творах кашмірського епосу (Індія) грушеві дерева нерідко наділялися людськими рисами. Є свідчення про грушу у Стародавньому Римі, зображення її плодів бачимо на фресках Помпеї.

Історія культури айви також бере початок з глибокої давнини — принаймні понад чотири тисячі років тому. До Європи айва потрапила переважно двома шляхами, пов'язаними з осередками її одомашнення [3]. Східний шлях проходив через Північний Іран, Афганістан, Таджикистан та інші країни Середньої Азії, інший — з Кавказького осередку [1, 3].

На свідчення В. Т. Лангенфельда [4] перший науковий опис роду *Malus* міститься у працях видатного французького ботаніка Пітона де Турнефора (Tournefort, 1700), який виділив усі відомі йому яблуні в самостійний рід за ознаками стиснутої основи і верхівки плодів. Після відомої праці Карла Лінея «Species plantarum ...» [27], який об'єднав яблуню в спільний рід з грушею й айвою і описав чотири види, які відповідно назвав *Pyrus communis*, *Pyrus Malus*, *Pyrus coronaria* і *Pyrus Cydonia*, у номенклатурі роду *Malus* виникла велика плутанина, що невдовзі була розв'язана завдяки зусиллям англійського садівника-ботаніка Філіпа Міллера [28].

Існуючі розбіжності щодо оцінки філогенетичних зв'язків у групі зерняткових плодкових культур спонукали до більш детального аналізу головних концепцій. Донедавна роди *Malus*, *Pyrus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Amelanchier*, *Mespilus* разом з близько 30-ма іншими родами заносили до складу підродини *Maloideae* С. Weber (*Pomoideae* Focke). За кількістю видів у підродині домінують роди: *Crataegus* (у помірній зоні Північної півкулі), *Cotoneaster* Medik. (кизильник — декоративний чагарник, що має ареали в Євразії, особливо в Гімалаях, Китаї і у Північній Африці) та *Sorbus* (у помірній зоні Північної півкулі). У кожному з названих родів нараховують по 100–120 визнаних видів, приблизно стільки ж непевних (напів- та/або тимчасово визнаних) і від 150 до 1200 видових латинських назв, на які можна натрапити на сторінках ботанічної літератури, і які нині вважаються сумнівними, синонімами,

внутривидовими таксонами або міжвидовими гібридами [41, 44].

За практичною значущістю для людини переважають представники роду *Malus* (близько 50 видів у помірній зоні Північної півкулі) і *Pyrus* (близько 40 видів, переважно в Євразії). Як і у попередньому випадку, кількість уживаних різними авторами латинських видових назв у чотири–шість разів більша [42, 43]. У різних регіонах світу споживають плоди айви (*Cydonia oblonga* Mill.), еріоботрії, відомої ще під назвами локва або мушмула японська (*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Mill.), власне мушмули (*Mespilus germanica* L.), а також різних видів родів *Aronia*, *Crataegus* та *Sorbus*. З-поміж малопоширених в Україні, однак цінних плодкових і декоративних рослин *Maloideae* слід назвати представників роду *Amelanchier*, що об'єднує близько 25 видів ірги, поширених і вживаних у зонах помірного клімату [5, 40].

На не завжди чіткі родові межі в підродині *Maloideae* звертав увагу ще П. М. Жуковський [2], однак остаточно думка щодо філогенетичних і ботаніко-географічних взаємин у підродині *Maloideae* й дотепер узгоджена неповністю, як і визнання самої підродини.

Матеріали та методика досліджень

Враховуючи важливість проблеми вихідного матеріалу для селекції, і беручи до уваги дані, отримані внаслідок аналізу результатів експериментальних і теоретичних досліджень, виконаних у різних країнах світу протягом тривалого історичного періоду вченими різних наукових шкіл [1–4, 8, 11–13, 20, 24–29, 38, 45–47], зроблено спробу узагальнення доступної інформації. При цьому відбирали публікації за критерієм цитування в професійних фахових виданнях і віддаючи пріоритет дослідженням, що виконувались за міжнародними програмами. У процесі підготовки статті було проаналізовано й узагальнено видані у різні роки роботи з питань доместикації представників зерняткових плодкових культур [1–5, 8–20, 25, 26, 29–34, 45, 46] і доповнено їх власними напрацюваннями.

Результати досліджень та їх обговорення

Міжродові взаємини, втім числі філогенетичні, певною мірою характеризуються спроможністю до міжродової гібридизації. Покладаючись на дані щодо міжродової схрещуваності [2, 3, 46], можна вважати, що найближчими до роду *Malus* є роди

Cydonia, *Pyrus* і *Sorbus*, а до роду *Pyrus* — відповідно *Cydonia*, *Malus*, *Sorbus* і *Crataegus*, тоді як *Crataegus* — найближчий до *Mespilus* і *Pyrus*. Зважаючи на те, що представники роду *Pyrus* спроможні схрещуватись з видами *Crataegus* і *Sorbus*, а *Crataegus* і *Sorbus* між собою не схрещуються, можна спробувати використати гібриди з *Pyrus* за посередники для міжродової інтрогресії спадковості. Це стосується інших більш-менш споріднених родів.

Спроможність щодо міжродового щеплення також характеризує міжродові взаємини. Кількість успішних комбінувань міжродового щеплення значно більша, ніж міжродового схрещування [2, 46], що свідчить про менш сувору тканинну міжродову несумісність. Однак цитовані вище дані узагальнених К. Вебером [46] численних досліджень неповністю відбивають реальну картину як стосовно схрещувань, так і щеплення, адже кількість спроб,

кількість залучених видів, а тим більше, використаних у різних комбінуваннях генотипів, була неоднаковою. Тому згадані матеріали слід вважати орієнтовними, а відсутність даних щодо успішного схрещування між представниками *Chaenomeles* Lindl. і *Cydonia*, чи *Malus* і *Crataegus* відповідно вважати стимулом для широкого вивчення можливої результативності цих та інших комбінувань.

Сформований на початку минулого сторіччя [33] синопсис родів *Maloideae* з певними відхиленнями [46] у його близькому до класичного стані підтримують чимало авторів [7, 8, 11, 31] (рис. 1), однак все більше доказів наводиться стосовно доцільності ревізії родини *Rosaceae* і перегрупування підродин, надтриб, триб, підтриб, окремих родів та видів з одночасною ліквідацією підродини *Maloideae* [15, 29, 32].

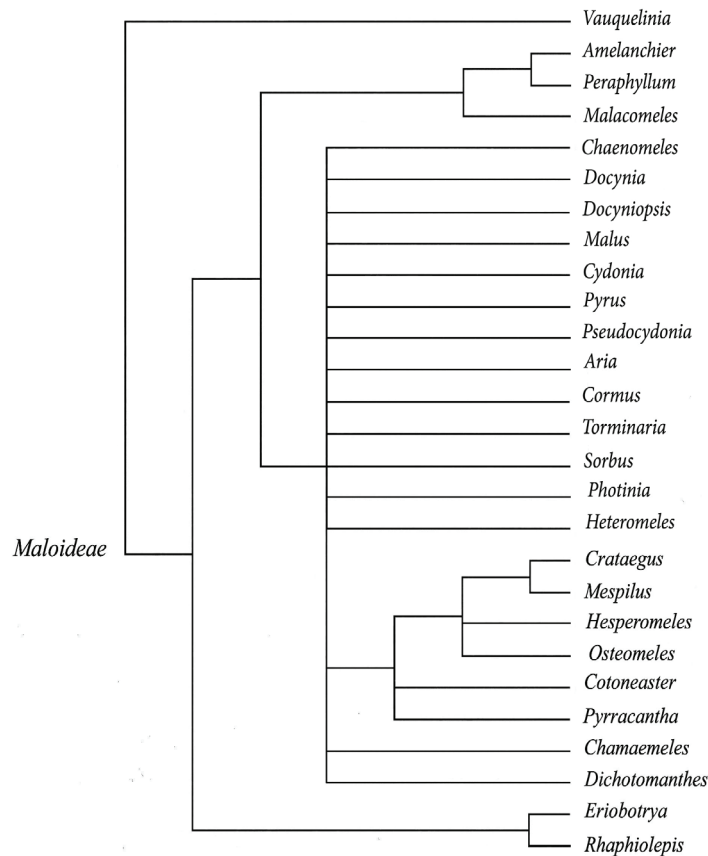


Рис. 1. Спрощена кладограма підродини *Maloideae* (за Aldasoro et al., 2005 [8] зі змінами)

Ревізію родини *Rosaceae* підтримав А. Л. Тахтаджян, котрий у перевиданій в 2009 році

книзі «Flowering Plants» запропонував нову версію своєї системи квіткових рослин, перероблену

з урахуванням останніх результатів молекулярної філогенетики. У родині *Rosaceae* А. Л. Тахтаджян виділяє підродину *Pyroideae* (*Maloideae*), об'єднуючи в ній триби: **Kageneckieae**, з родом *Kageneckia*; **Lindleyieae**, з родами *Vauquelinia* і *Lindleya*; **Maleae**, з родами *Photinia* (у тому числі *Stranvaesia*), *Heteromeles*, *Eriobotrya*, *Raphiolepis*, *Sorbus*, *Chamaemespilus*, *Aronia*, *Amelanchier*, *Pyrus*, *Malus*, *Eriolobus*, *Peraphyllum*, *Docynia*, *Cydonia*, *Pseudocydonia*, *Chaenomeles* та **Crataegeae**, з родами *Cotoneaster*, *Malacomeles*, *Chamaemeles*, *Pyracantha*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Hesperomeles*, *Osteomeles* [38].

За даними аналізу підродин *Rosaceae*, виконаного групою науковців різних університетів США, Канади й Швеції за шести ядерними (18S, *gbssi1*, *gbssi2*, ITS, *rgip*, *rpo*) і чотирма хлоропластними (*matK*, *ndhF*, *rbcL*, and *trnL-trnF*) ділянками ДНК-послідовностей [15, 29, 32], монофіліїною виявилась лише підродина *Rosoideae* (Juss.) Arn., з основним числом хромосом $x=7$ або 8, якщо не враховувати трибу *Dryadeae* ($x=9$). Натомість *Prunoideae* і *Maloideae* у традиційному розумінні виявилися парафіліїними, а *Spiraeoideae* — поліфіліїною групою. На цій підставі ранг перших двох підродин пропонується знизити до триби і, разом з іншими спіреодними трибами, об'єднати в одну монофіліїну (у дуже широкому розумінні) підродину *Spiraeoideae* С. Agardh, з $x=8, 9, 15$ або 17. Відтак до підродини *Spiraeoideae* включено надтрибу *Pyrodae* Camp., Ev., Morg. et Dick. з трибою *Pyreae* Baill., у представників якої (за винятком *Vauquelinia* Correa ex Humb. et Bonpl. з $x=15$) основне число хромосом $x=17$. Триба об'єднує роди *Kageneckia* Ruiz et Pav. (кагенекія), поширений у горах Болівії, Перу й Чилі рід, *Lindleya* Н.В. et К. (ліндлейя) та *Vauquelinia* Correa ex Humb. et Bonpl. (вокелінія), а також підтрибу *Pyrinae* Dumort., яка поглинула більшість родів колишньої підродини *Maloideae*.

Хоча вітчизняні систематики й помологи наразі не висловились стосовно згаданих новацій [32], однак нині все більше науковців з різних країн світу визнають підтрибу *Pyrinae* у складі підродини *Spiraeoideae* як dokonаний факт, зауважуючи при цьому, що підтриба *Pyrinae* — колишня підродина *Maloideae* [12, 17, 21–23, 26, 34, 37], тож варто не лише накопичувати доступну інформацію, а й проводити власні дослідження.

Слід також зауважити, що представники підтриби *Pyrinae* мають основне число хромосом $x=17$ [35, 36]. Більшість інших представників родини *Rosaceae* характеризуються значно меншою кількістю хромосом — $x=7, 8$, або 9. Тому було зроблено логічне припущення щодо поліплоїдного походження хромосомного набору яблуневих. С. Д. Дарлінгтон і А. А. Мофет (1930) вважали, що яблуневі є потрійним трисомічним тетраплоїдом ($x=7+7+3=17$). Тобто у котрогось зі стародавніх представників *Rosaceae* з гаплоїдним набором $x=7$ (дуже поширене число хромосом у родині *Rosaceae*) могло відбутися подвоєння числа хромосом (усіх семи) з наступним додаванням ще по одній хромосомі з трьох різних пар [5, 14]. Однак ймовірність потрійної трисомії значно менша, ніж амфідиплоїдії, тому більше прихильників набула гіпотеза К. Сакса (1931), котрий вважав, що яблуневі — алополіплоїди, які виникли внаслідок подвоєння кількості хромосом у гібридів між далекими предками двох віддалених родових типів. Це могли бути представники підродин *Prunoideae*, що має основне число хромосом $x=8$, і *Spiroideae* — з $x=9$, об'єднання яких у спільному геномі забезпечило сучасним *Maloideae* $x=17$ хромосом [5, 35]. Факт переважно бівалентної кон'югації хромосом *Maloideae* [35] дає підстави вважати представників цієї підродини (нинішньої підтриби *Pyrinae*) функціональними диплоїдами, що свідчить на користь вищевикладеної концепції К. Сакса (1931). Хоча поряд з функціональними диплоїдами $2n=34$ у підродині можна натрапити на тетраплоїдні (68-хромосомні) види, а в яблуневих і грушевих садах на триплоїдні (51-хромосомні) і тетраплоїдні (68-хромосомні) сорти [5, 36, 47], частка функціональних диплоїдів у *Maloideae* переважає, і вона значно більша, ніж в інших підродинах *Rosaceae* [16].

Гіпотеза К. Сакса (1931) була панівною впродовж майже 70-ти років [25], однак оприлюднені на початку 21-го сторіччя результати досліджень, виконаних з порівняння ДНК послідовностей підродини *Maloideae* і великої кількості інших представників родини *Rosaceae*, похитнули її авторитет [20]. Аналіз отриманих матеріалів щодо схожості геномів представників підродини *Maloideae* і роду *Gillenia* з підродини *Spiraeoideae*, надав вагомий підстави вважати, що ймовірно, саме рід *Gillenia* є найближчим родичем яблуневих. На всіх ядерних і хлоропластних кладограмах рід *Gillenia* незмінно

вивляється сестринською групою *Maloideae*. Зважаючи на те, що *Gillenia* має менше число хромосом ($x=9$), ніж усі *Maloideae* ($x=17$), авторами зроблено припущення, що геном *Maloideae* сформувався монофілічно внаслідок автополіплоїдії представників роду *Gillenia* від $x=9$ до $x=18$ і наступною анеуплоїдією (нулісомією) до нинішнього числа хромосом — $x=17$. Отже, основне число хромосом $x=17$ є загальним для всіх *Maloideae* і окремих *Spiraeoideae* (*Kageneckia* і *Lindleya*), хоча представники *Vauquelinia* мають $x=15$, що також може бути підставою ревізії системи [19]. За хлоропластними кладограмами можна вважати роди *Pyrus* і *Sorbus* досить близькими, тоді як на ядерних вони більш одлеглі. Схожі дані отримані при вивченні особливостей розташування на кладограмах інших представників *Maloideae*. Встановлені розбіжності пояснюються міжвидовою і міжродовою гібридизацією в історії яблуневих [20].

Дані проточної цитометрії [39] також засвідчили схожість геномів *Maloideae* і *Gillenia*. У порівняльному аналізі особливостей розвитку жіночого й чоловічого гаметофітів *Gillenia* і представників семи родів під родини *Maloideae* (*Chaenomeles*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Photinia*, *Raphiolepis* та *Sorbus*) підтвердилась схожість квіткового розвитку *Maloideae* і *Gillenia* [18].

Приймаючи докази монофілічного нулісомного походження представників під родини *Maloideae* доводиться пояснювати факти переважно бівалентної кон'югації їхніх хромосом тривалою еволюцією, в процесі якої відбулась міжвидова гібридизація і поліплоїдизація в межах спільної з *Gillenia* предкової групи. Такий перебіг подій більш ймовірний, ніж поступове формування функціонального диплоїда з автоанеуплоїда, що можливо виник з автотетраплоїда внаслідок його нулісомії.

Ці припущення знайшли підтвердження внаслідок узагальнення даних аналізу колінеарності (порядку розташування) генів вздовж кожної з 17 хромосом яблуні. Працюючи за спільною міжнародною програмою 86 науковців з Італії, Франції, Нової Зеландії, Бельгії і США дослідили послідовності хромосом генома яблуні сорту Голден Делішес [45]. Вони засвідчили схожі колінеарності між великими сегментами хромосом 3 і 11, 5 і 10, 9 і 17, 13 і 16, і між короткими сегментами хромосом 1 і 7, 2 і 7, 2 і 15, 4 і 12, 12 і 14, 6 і 14, 8 і 15, про що й повідомили у спільній публікації. Вони ж з'ясували, що відносно недавно, менше 50 (приблизно 30–45) млн. років тому, відбулася спонтанна дуплікація (самоподвоєння) генома 9-ти хромосомного предка яблуневих з наступною втратою вісімнадцятої хромосоми та формуванням 17 хромосомного каріотипу сучасних яблуневих (рис. 2).

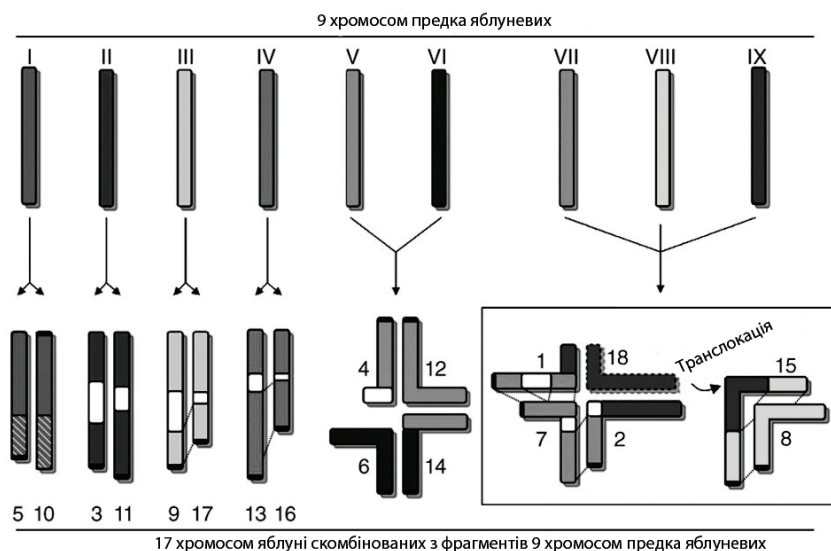


Рис. 2. Схема формування 17 хромосомного каріотипу яблуневих: віртуальну хромосому 18 наведено як джерело генетичного матеріалу для 1, 2 і 15 хромосом; ділянки білого кольору вказують, що локалізовані на них послідовності не мають предкових прототипів (за Velasco et al., 2010 [45] зі змінами)

При цьому перша хромосома предка яблуневих передала генетичний матеріал для 5 і 10 хромосом яблуні, відповідно з другою еволюціонували 3 і 11, з третьою — 9 і 17, з четвертою — 13 і 16, а з фрагментів п'ятої і шостої скомбіновано 4, 6, 12 і 14 хромосоми яблуні. З фрагментів сьомої і дев'ятої хромосом предка яблуневих розвинулись перша і друга, а з сьомої — відповідно сьома хромосома. Походження 8 і 15 хромосом яблуні децю складніше. Якщо восьма хромосома яблуні містить послідовності восьмої хромосоми предка яблуневих, то 15 складається з фрагментів восьмої і дев'ятої. Однак є підстави вважати, що транслокація генетичного матеріалу дев'ятої хромосоми відбулася, ще до гадавної нулісомії (втрати 18 пар хромосом) [45].

Припускається існування (наразі не ідентифікованого) гена-регулятора спарювання (кон'югації) гомологічних хромосом яблуневих з функціями схожими на прояв гена *Ph1*, котрий регулює поведінку хромосом пшениці під час мейозу, перешкоджаючи мультивалентній кон'югації частково гомологічних хромосом поліплоїдів. Це забезпечило переважно бівалентну кон'югацію (парами) і формування функціонального диплоїда з предкового автотетраплоїда.

Ареали більшості родів *Maloideae* розташовані у помірній зоні Північної півкулі, однак деякі з них продовжуються у Південній Америці й Азії. Так *Heteromeles* росте у Південній Америці, а *Osteomeles* досягає декількох островів у південній частині Тихого океану (рис. 3).

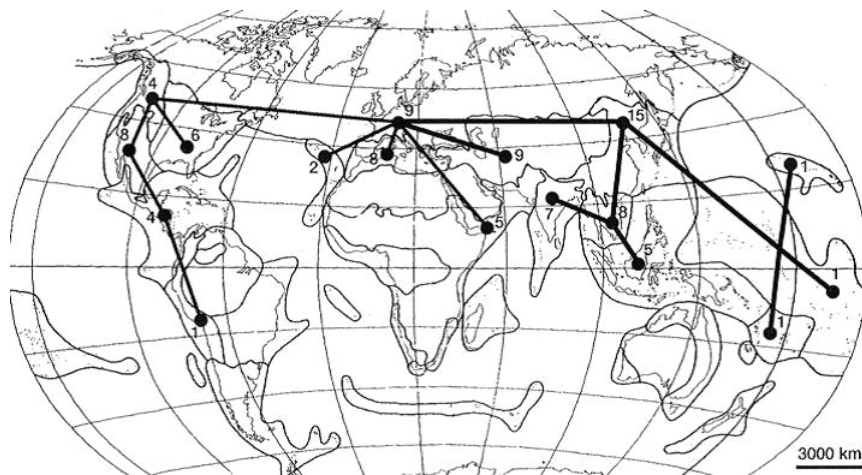


Рис. 3. Аналіз багатовимірної шкали множини (NMS) розташування родів під родини *Maloideae* накладеної на карту флористичних областей А.Л. Тахтаджяна (1978) [6] з ймовірністю похибки 0,169 (за Aldasoro et al., 2005 [8]) — цифра біля крапки (умовного ядра флористичної області) показує кількість родів у цій флористичній області

Сімнадцять вивчених у дослідженнях Aldasoro J.J. et al. (2005) [8] флористичних областей варіювали за таксономічним багатством від одного роду (Фіджі, Гавайї, полінезійський і Андський регіони) до п'ятнадцяти родів у Східно-Азійській області (табл. 1).

До вічнозелених належить 53% східно-азійських родів, а в Індокитаї та Малайзії їхні частки становлять 75% і 80% відповідно. Частка вічнозелених знижується у західному напрямі: у регіоні Індійського океану вона досягає 71,4%, тоді як в ірано-урало-алтайському регіоні зменшується до 22%. Високий рівень вічнозелених рослин родів під родини

Maloideae у Північній Америці встановлено в зоні Карибського басейну й Андійського регіону.

Pyracantha M. Roem. і *Pyrus* мають два окремі осередки в обмежених регіонах: один у Східній Азії, інший — у Європі [13]. Деякі роди під родини *Maloideae* майже повсюдно поширені в Голарктичному царстві, що займає позатропічну частину Північної півкулі. Це насамперед *Amelanchier*, *Crataegus*, *Malus*, *Mespilus* та *Sorbus* [7, 8, 30, 31]. Тільки у Палеарктичній області містяться осередки родів *Cotoneaster*, *Pyracantha*, *Pyrus* і *Aria* (Pers.) Host (*Sorbus* subg. *Aria*) [7–10, 13, 31].

1. Розподіл родів *Maloideae* у визначених А. Л. Тахтаджяном (1978) біогеографічних регіонах (за Aldasoro et al., 2005 [8] зі змінами)

Флористичні області	<i>Amelanchier</i>	<i>Chaetomeles</i>	<i>Chamaemeles</i>	<i>Cotoneaster</i>	<i>Crataegus</i>	<i>Cydonia</i>	<i>Dichotomanthe</i>	<i>Docynia</i>	<i>Eriobotrya</i>	<i>Hesperomeles</i>	<i>Heteromeles</i>	<i>Malacomeles</i>	<i>Malus</i>	<i>Mespilus</i>	<i>Osteomeles</i>	<i>Peraphyllum</i>	<i>Photinia</i>	<i>Pseudocydonia</i>	<i>Pyracantha</i>	<i>Pyrus</i>	<i>Raphiolepis</i>	<i>Sorbus</i>
Циркумбореальна	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	+
Східно-азійська	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
Атлантично-Північно-американська	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+
Скелястих гір	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Макаронезійська	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Середземноморська	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	+
Ірано-Туранська	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	+
Мадреанська	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+
Судано-Замбезійська	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
Індійська	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+
Індокитайська	-	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+
Малайзійська	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+
Гавайська	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Карибська	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Андійська	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Фіджійська	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Полінезійська	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-

У південній частині південно-східного Китаю, а також у прилеглих територіях Індії і Бірми, включених до східно-азійського регіону, нараховується істотно більше родів, ніж у решті регіонів, багато з них є ендемічними, що свідчить про важливу роль південно-східного Китаю у диверсифікації *Maloideae*. З-поміж цих родів представники *Dichotomanthes*, *Docynia*, *Eriobotrya*, *Osteomeles*, *Photinia*, *Pyracantha* та *Raphiolepis* поширені ще й в Індокитайській, Малайзійській та Індійській флористичних областях. Ірано-туранська, Циркумбореальна та Середземноморська флористичні області мають однаковий перелік родів *Maloideae* за винятком *Cydonia*, представники якого відсутні у природній флорі Середземномор'я [8].

Флористичні області Мадреанського (Сонорського) підцарства також характеризуються багатством родового різноманіття на рівні Середземноморської і Індокитайської, поступаючись за цим показником тільки Східно-азійській, Ірано-туранській та Циркумбореальній областям.

По сім спільних родів (*Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Malus*, *Mespilus*, *Pseudocydonia* і *Sorbus*) нараховується в Ірано-туранській, Циркумбореальній та Середземноморській флористичних областях, а у Східно-азійській трапляються представники цих же родів, за винятком *Mespilus*. По чотири (*Eriobotrya*, *Photinia*, *Raphiolepis* та *Sorbus*) — в Індійській, Індокитайській і Малайзійській, тоді як у Гавайській, Полінезійській і Фіджійській

флористичних областях спільний лише один рід (*Osteomeles*).

Висновки

З-поміж вирішальних передумов успішного збереження біотичного різноманіття, а за певних умов збагачення локального різноманіття будь-якої рослини, в тім числі представників зерняткових плодкових культур, слід назвати встановлення їхнього географічного походження і особливостей філогенетичних зв'язків на міжродовому і міжвидовому рівнях. Така інформація сприятиме науково обґрунтованому плануванню інтродукції, запобіганню інвазій, а також створенню джерел вихідного матеріалу для ведення селекції.

Аналіз географічного походження окремих представників *Maloideae* й імовірного перебігу формування їхнього числа хромосом свідчить про складну історію виникнення предкових форм цієї підродини, а особливості розташування родів підродини *Maloideae* у флористичних областях нашої планети про не менш складну історію їхнього розселення.

Перелік посилань

1. Гроссгейм А. А. Растительные ресурсы Кавказа / А. А. Гроссгейм — Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1946. — 672 с.
2. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи / П. М. Жуковский. — Л.: Колос, 1964. — 792 с.
3. Клименко С. В. Айва: биоэкология, репродукция, сорта / С. В. Клименко. — К.: Логос. — 2011. — 243 с.
4. Лангенфельд В. Т. Яблоня: Морфологическая эволюция, филогения, география, систематика / В. Т. Лангенфельд. — Рига: Зинатне, 1991. — 234 с.
5. Опалко А. І. Селекція зерняткових культур / А. І. Опалко // Селекція плодкових і овочевих культур: підруч. / А. І. Опалко, Ф. О. Заплічко. — К.: Вища шк., 2000. — С. 345–385.
6. Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли / А. Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.
7. A checklist of the subfamily Maloideae (*Rosaceae*) / James B. Phipps, Kenneth R. Robertson, Paul G. Smith, Joseph R. Rohrer // Canadian journal of botany. — 1990. — Vol. 68, № 10. — P. 2209–2269.
8. Aldasoro J. J. Phylogenetic and phytogeographical relationships in Maloideae (*Rosaceae*) based on morphological and anatomical characters / Juan José Aldasoro, Carlos Aedo, Carmen Navarro // Blumea. — 2005. — Vol. 50, № 1. — P. 3–32.
9. Aldasoro J. J. The genus *Pyrus* L. (*Rosaceae*) in south-west Europe and North Africa / Juan José Aldasoro, Carlos Aedo, F. Muñoz Garmendia // Botanical journal of the Linnean society. — 1996. — Vol. 121, № 2. — P. 143–158.
10. Aldasoro J. J. The genus *Sorbus* (*Maloideae*, *Rosaceae*) in Europe and in North Africa: morphological analysis and systematics / Juan José Aldasoro, Carlos Aedo, Carmen Navarro, F. Muñoz Garmendia // Systematic botany. — 1998. — Vol. 23, № 2. — P. 189–212.
11. Apples / Jules Janick, James N. Cummins, Susan K. Brown, Minou Hemmat // Fruit Breed.: Vol. 1: Tree and Tropical Fruits [ed. Jules Janick, James N. Moore]. — N.Y.: John Wiley and Sons, 1996. — P. 1–78.
12. Bell R. L. *Cydonia* / Richard L. Bell and José Manuel Leitão // Wild crop relatives: genomic and breeding resources, temperate fruits [Ed. Chittaranjan Kole]. — Berlin; Heidelberg: Springer, 2011. — Chapter 1. — P. 1–16.
13. Browicz K. East-West Euroasiatic disjunction of woody genera / Kazimierz Browicz // Arboretum Kórnickie. — 1992. — Vol. 37. — P. 5–19.
14. Darlington C. D. Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus* / Cyril D. Darlington, A. A. Moffett // Journal of Genetics. — 1930. — Vol. 22, № 2. — P. 129–151.
15. Dickinson T. A. Polyploidy, reproductive biology, and *Rosaceae*: understanding evolution and making classifications / Timothy A. Dickinson, Eugenia Y. Y. Lo, Nadia Talent // Plant systematics and evolution. — 2007. — Vol. 266, № 1–2. — P. 59–78.
16. Dickson E. E. Nuclear DNA content variation within the *Rosaceae* / E. E. Dickson, K. Arumuganathan, Stephen Kresovich, Jeffrey J. Doyle // American journal of botany. — 1992. — Vol. 79, № 9. — P. 1081–1086.
17. Dondini L. Gametophytic incompatibility in pome and stone fruits: genes controlling S-locus / Luca Dondini, Paolo De Franceschi, Silvano Sansavini // Floral biology and S-incompatibility in fruit species: International workshop (San Michele all'Adige (Trento) and Bologna, Italy, 22–25 June 2011). — Bologna: Stampato da Grafiche Stile, 2011. — P. 24.
18. Evans R. C. Floral ontogeny and morphology in *Gillenia* (“*Spiraeoideae*”) and subfamily *Maloideae* C. Weber (*Rosaceae*) / Rodger C. Evans, Timothy A. Dickinson // International journal plant science. — 2005. — Vol. 166, № 3. — P. 427–447.
19. Evans R. C. The granule-bound starch synthase (GBSSI) gene in the *Rosaceae*: Multiple loci and phylogenetic utility / Rodger C. Evans, Lawrence A. Alice, Christopher S. Campbell [et al.] // Molecular

- phylogenetics and evolution. — 2000. — Vol. 17, № 3. — P. 388–400.
20. Evans R. C. The origin of the apple subfamily (*Maloideae*; *Rosaceae*) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSSI genes / Rodger C. Evans, Christopher S. Campbell // American journal of botany. — 2002. — Vol. 89, № 9. — P. 1478–1484.
 21. Franceschi P. Structural and functional conservation of S-specificities among Pyrinae species / Paolo De Franceschi, Luca Dondini, Javier Sanzol, Silvano Sansavini // Floral biology and S-incompatibility in fruit species: International workshop (San Michele all'Adige (Trento) and Bologna, Italy, 22–25 June 2011). — Bologna: Stampato da Grafi che Stile, 2011. — P. 32.
 22. Ganeva T. Comparative leaf epidermis study in species of genus *Malus* Mill. (*Rosaceae*) / Tsveta Ganeva, Krassimira Uzunova // Botanica Serbica. — 2010. — Vol. 34, № 1. — P. 45–49.
 23. Hüttner C. Differential effect of elicitors on biphenyl and dibenzofuran formation in *Sorbus aucuparia* cell cultures / Cornelia Hüttner; Till Beuerle; Helge Scharnhop; Ludger Ernst; Ludger Beerhues // Journal of agricultural and food chemistry. — 2010. — Vol. 58, № 22. — P. 11977–11984.
 24. Jackson J. E. Biology of apples and pears / John E. Jackson. — Cambridge University Press, 2003. — 502 p.
 25. Juniper B. E. The story of the apple / Barrie Edward Juniper, David J. Mabberley. — Portland: Timber press, 2006. — 219 p.
 26. Ignatov A. *Malus* / Alexander Ignatov, Anastasiya Bodishevskaya // Wild crop relatives: genomic and breeding resources, temperate fruits [ed. Chittaranjan Kole]. — Berlin; Heidelberg: Springer, 2011. — Chapter 3. — P. 45–64.
 27. Linnaei C. *Pyrus* / Caroli Linnaei // Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. — Holmiae: Laurentii Salvii, 1753. — Vol. 1. — P. 479–480.
 28. Miller Ph. The gardeners dictionary / Philip Miller [Abridged ed. 4.] — London: Rivington, 1754. — 558 p.
 29. Phylogeny of subtribe *Pyrinae* (formerly the *Maloideae*, *Rosaceae*): Limited resolution of a complex evolutionary history / Christopher S. Campbell, Rodger C. Evans, D. R. Morgan [et al.] // Plant systematics and evolution — 2007. — Vol. 266, № 1–2. — P. 119–145.
 30. Phipps J. B. A checklist of the subfamily *Maloideae* (*Rosaceae*) / James B. Phipps, Kenneth R. Robertson, Paul G. Smith, Joseph R. Rohrer // Canadian journal of botany. — 1990. — Vol. 68, № 10. — P. 2209–2269.
 31. Phipps J. B. *Mespilus canescens*, a new Rosaceous endemic from Arkansas / James B. Phipps // Systematic botany. — 1990. — Vol. 15, № 1. — P. 26–32.
 32. Potter D. Phylogeny and classification of *Rosaceae* / Daniel Potter, Thomas Eriksson, Rodger C. Evans [et al.] // Plant systematics and evolution. — 2007. — Vol. 266, № 1–2. — P. 5–43.
 33. Rehder A. New species, varieties and combinations from the herbarium and the collections of the Arnold Arboretum / Alfred Rehder // Journal of the Arnold arboretum. — 1920. — Vol. 1, № 4. — P. 254–263.
 34. Raei N. N. Anatomical studies on fourteen species of the genus *Cotoneaster* L. (*Rosaceae*) in Iran / Niaqi N. Raei, F. Attar, H. Maroofi // Iranian journal of botany. — 2009. — Vol. 15, № 1. — P. 96–104.
 35. Sax K. The origin and relationships of Pomoideae / Karl Sax // Journal of the Arnold arboretum. — 1931. — Vol. 12, № 1. — P. 3–22.
 36. Schuster M. Chromosome numbers in the *Malus* wild species collection of the genebank Dresden-Pillnitz / Mirko Schuster, Rolf Büttner // Genetic resources and crop evolution. — 1995. — Vol. 42, № 4. — P. 353–361.
 37. Sanzol J. Dating end functional characterization of duplicated genes in the apple (*Malus domestica* Borkh.) by analyzing EST data / Javier Sanzol // BMC Plant biology. — 2010. — Vol. 10 (87) P. 1–22.
 38. Takhtajan A. L. Flowering plants / Armen L. Takhtajan [corr. 2nd ed.]. — N.Y.: Springer Science+Business Media, 2009. — 871 p.
 39. Talent N. Polyploidy in *Crataegus* and *Mespilus* (*Rosaceae*, *Maloideae*): evolutionary inferences from flow cytometry of nuclear DNA amounts / Nadia Talent, Timothy A. Dickinson // Canadian journal of botany. — 2005. — Vol. 83, № 10. — P. 1268–1304.
 40. The Plant List by the Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical [Електронний ресурс]. — 2010. — Режим доступу. — <http://www.theplantlist.org/tpl/search?q=Amelanchier>
 41. The Plant List by the Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical [Електронний ресурс]. — 2010. — Режим доступу. — <http://www.theplantlist.org/tpl/search?q=Crataegus>
 42. The Plant List by the Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical [Електронний ресурс]. — 2010. — Режим доступу. — <http://www.theplantlist.org/tpl/search?q=Malus>
 43. The Plant List by the Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical [Електронний

ресурс]. — 2010. — Режим доступу. — <http://www.theplantlist.org/tpl/search?q=Pyrus>

44. *The Plant List* by the Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical [Електронний ресурс]. — 2010. — Режим доступу. — <http://www.theplantlist.org/tpl/search?q=Sorbus>
45. Velasco R. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.) / Riccardo Velasco, Andrey Zharkikh, Jason Affourtit [et al.] // *Nature Genetics*. — 2010. — Vol. 42, № 10. — P. 833–839.
46. Weber C. The genus *Chaenomeles* (*Rosaceae*) / Claude Weber // *Journal of the Arnold Arboretum*. — 1964. — Vol. 45, № 2. — P. 161–205. — Continued. — 1964. — Vol. 45, № 3. — P. 302–345.
47. Zielinski Q. B. Speciation in *Pyrus*: Chromosome number and meiotic behavior / Quentin B. Zielinski, Maxine M. Thompson // *Botanical gazette*. — 1967. — Vol. 128, № 2. — P. 109–112.

Рекомендує до друку
І. С. Косенко

ФИЛОГЕНЕЗ И ФИТОГЕОГРАФИЯ СЕМЕЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР

А. И. Опалко, Н. Н. Кучер, О. А. Опалко,
А. Д. Черненко
Национальный дендрологический парк «Софиевка» НАН
Украины

Приведенные результаты анализа публикаций, касающихся происхождения семечковых плодовых культур, выполненных учеными разных стран, свидетельствуют о сложной истории возникновения предковых форм и расселения представителей этой группы растений, что чрезвычайно важно для планирования интродукции и создания источников исходного материала для ведения селекции.

PHYLOGENY AND PHYTOGEOGRAPHY POME FRUITS

A. I. Opalko, N. M. Kucher, O. A. Opalko,
A. D. Chernenko
National dendrological park «Sofijivka» of NAS of Ukraine

The above-mentioned analysis of publications concerning the origin of pome fruits performed by scientists from different countries indicates the compound evolutionary history and geographical distribution of the representatives of this group of plants. This is extremely important for introduction planning and creating the breeding resources.