

К. Є. Шаванова¹, Д. О. Кисельов², Т. М. Чеченева³¹Національний університет біоресурсів і природокористування України²Інститут садівництва НААН України³Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук УкраїниЦЕНТРИ ПОХОДЖЕННЯ І ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ РОДУ *AESCULUS* L.

Оглядова стаття присвячена проблемі походження, розповсюдження та філогенії рослин роду *Aesculus* L. на основі даних палеонтологічного, морфологічного та молекулярно-генетичного аналізів. Розглянуто різні теорії походження, розповсюдження та видоутворення представників роду *Aesculus* L. Обговорено дискусійні питання класифікації, систематики та номенклатури видів роду *Aesculus* L.

Рослини роду *Aesculus* L. відзначаються високою декоративністю та застосовуються переважно в ландшафтному дизайні, адже належать до числа кращих декоративних видів, що цвітуть навесні і влітку. Грцокаштан є цінними парковими деревами для одиночних і групових посадок, обсаджування доріг і вулиць, створення алеї та інших садово-паркових споруд. Різноманітні препарати з грцокаштанів широко впроваджені у традиційній та народній медицині. До теперішнього часу в науковій літературі існують істотні розходження в систематиці родини Грцокаштанових як у поділі на роди, так і в кількості видів, що вимагає детального перегляду.

Рід Грцокаштан — *Aesculus* L. належить до відділу Покритонасінні — *Magnoliophyta* (*Angiospermae*), класу Дводольні — *Magnoliopsida*, порядку Сапінцевої — *Sapindales*, родини Грцокаштанові — *Hippocastanaceae*.

Рід *Aesculus* був виділений Ліннеєм у 1737 р.: разом з найбільш близькими видами *Billia* вони утворюють родину *Hippocastanaceae* в порядку *Sapindales*. *Sapindales* складається з п'яти родин, що поширені в обох півкулях земної кулі та трапляються як в тропічних, так і в регіонах з помірним кліматом.

Родина *Hippocastanaceae* тісно пов'язана з родинами *Aceraceae* і *Sapindaceae*. Як відзначається в роботі Forest та колег [1], родина *Hippocastanaceae* традиційно, починаючи з 1896 р., складалася з 13 видів *Aesculus* і двох видів *Billia*. Пізніше деякі ботаніки дійшли думки, що родина *Hippocastanaceae* не повинна окремо виділятися від родини *Sapindaceae* [2].

За даними морфологічних спостережень [3, 4, 5] можливе виділення *Hippocastanaceae* як окремої родини. Згідно G. Singh [6], А. Л. Тахтаджян, Hutchinson, Cronquist і Dahlgren вважають *Hippocastanaceae* окремою родиною, і цей метод таксономічної класифікації є найбільш поширеним. Однак, статус цієї родини все ще не визначений точно.

Число зареєстрованих видів у межах роду *Aesculus* коливається від 12 [7] до 20 або навіть більше [8, 9]. Ці відмінності зумовлені, принаймні частково, тим, що рослини в межах даного роду характеризуються високим ступенем мінливості і можливістю вільної гібридизації. В результаті гібриди та різновиди можуть бути описані як новий вид. Багато представників роду *Aesculus*, які називають різновидами, не є різновидами в ботанічному сенсі. Майже кожен автор, котрий описує цей рід, пропонує свої характеристики, часто несумісні з роботами інших авторів і, ймовірно, немає двох джерел, у яких автори дійдуть повної згоди щодо ботанічної номенклатури роду. Ця плутанина виникає через зміни у кодексі ботанічної номенклатури [10, 11], які відбуваються протягом багатьох років, та через недодержання цього кодексу [12, 13].

Раніше загальна назва *Pavia* використовувалася для видів з гладенькими плодами і чотирипелюстковими квітками на відміну від *Aesculus* з колючими плодами і п'ятипелюстковими квітками [14].

Hardin [3, 4, 5] намагався впорядкувати номенклатуру роду, поєднуючи вивчення гербаріїв та польові спостереження. Використовуючи отримані дані, він запропонував виділити у роді 13 видів,

об'єднані у п'ять секцій: *Aesculus*, *Calothyrsus*, *Macrothyrsus*, *Parryana*, *Pavia* (рис. 1).

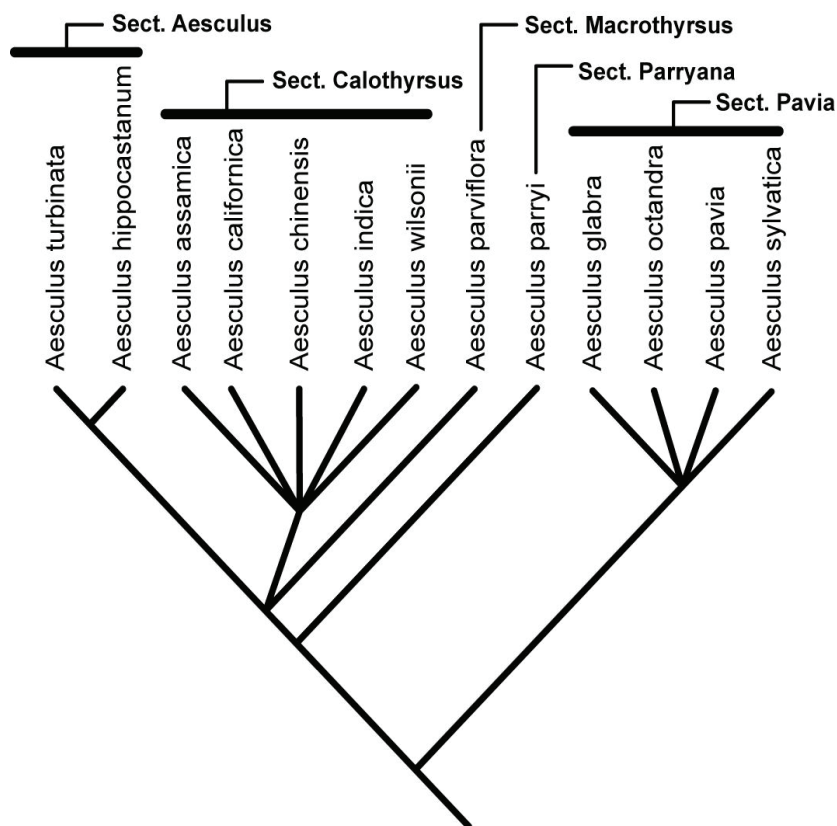


Рис. 1. Поділ роду *Aesculus* L. на секції за морфологічними ознаками

До секції *Aesculus* входять найбільш поширений *A. hippocastanum* L. та японський *A. turbinata*. Ареали п'яти видів секції *Calothyrsus* роз'єднані: один вид американський — *A. californica*, інші чотири — азійські (Індія, Китай та інші країни Південної Азії). Інші три секції є цілком американськими. Дві з них (*Macrothyrsus*, *Parryana*) — моновидові, а до третьої (*Pavia*) належать чотири види: *A. pavia* L., *A. octandra* Marsh., *A. glabra* Willd., *A. sylvatica*.

Nardin охарактеризував кожен з тринадцяти видів на основі їх морфологічних характеристик, а також спостерігав і описав численні приклади різновидів і міжвидових гібридів. Він згрупував ці зразки з певними видами і дійшов висновку, що вони є проявом мінливості внаслідок інтрогресії або спонтанної гібридизації. Також існує плутанина при розділенні видів *A. chinensis* та *A. wilsonii*, оскільки вони надзвичайно схожі за зовнішнім виглядом та мають декілька проміжних форм. Незрозуміло, чи є *A. chinensis*

і *A. wilsonii* окремими видами, які здатні до гібридизації та можуть формувати ці проміжні форми, або це один вид, що демонструє високий ступінь мінливості за рядом характеристик [5].

Fang [15] нараховує вісім додаткових видів *Aesculus* з Китаю: *A. polyneura*, *A. lantsangensis*, *A. tsiangii*, *A. chuniana*, *A. megaphylla*, *A. kwangsiensis*, *A. chingsiensis*, *A. chinpinensis*, а також різновиди *A. chinensis* 'chekiangensis' та *A. wangii* 'rupicola', всі в секції *Calothyrsus*. Про ці «нові види» на сьогодні доступна тільки мінімальна інформація.

Публікації вказують на те, що ці рослини дуже схожі на раніше описані види, тому їх визнання залишається під питанням. Необхідні подальші дослідження, щоб визначити, чи це дійсно окремі види, гібриди або прояви генетичної мінливості в межах відомих видів. Такі дослідження слід проводити з використанням не лише морфологічних, а й інших типів маркерів.

Центри походження та ареали поширення *Aesculus* L.

Рід *Aesculus* L. давнього походження. Представники цього роду існували вже в олігоцені, а в пліоценовій флорі Європи серед реліктів були знайдені і представники роду *Aesculus* L.

Було відкрито декілька викопних видів *Aesculus* L. Датований раннім міоценом *A. mioxyla* був знайдений в центральній Японії [16]. *A. majas* був серед багатьох інших видів у міоценовій формації Тоуоока [17]. Викопні дерева *Aesculus* були виявлені в Кореї, але їх не змогли ідентифікувати на видовому рівні [18]. Скам'янілі рештки *Aesculus*, датовані пізнім міоценом, були знайдені разом з *Quercus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Fraxinus*, *Liquidambar* в декількох місцях у Вашингтоні [19]. Ці скам'янілості виявилися дуже схожими на дерева видів *Aesculus*, що зростають на тихоокеанському узбережжі. *A. hankinsii* був описаний із скам'янілих решток, які були знайдені у центральному Вашингтоні [20]. Також пізньоміоценовий вид *A. iljinskiae* був знайдений на Далекому Сході Росії [21]. Найбільш ранні екземпляри *Aesculus* датуються пізнім палеоценом і були знайдені у Північній Дакоті та Вайомінгу. *A. hickeyi* був описаний за неушкодженим листям і плодами [22]. Всі ці дані свідчать на користь гіпотези, що рід *Aesculus* еволюціонував з раннього міоцену і поширився Північною Америкою та Азією.

Існують чотири можливих центри походження *Aesculus* L.; висунута гіпотеза, яка ґрунтується на морфологічних ознаках, що представники роду *Aesculus* L. походять від спільного предка з центральної чи південної Америки [5]. Під час Третинного періоду вони мігрували на північ і розділилися на дві різні лінії. Одна лінія мігрувала на південний схід і розвинулася у представників секції *Pavia*. Інша лінія пройшла декілька періодів дивергенції: спочатку, щоб сформувався вид *A. parryi* (секція *Parryanae*), і пізніше, коли розвивався матеріал, який, можливо, став родоначальником інших трьох секцій. Вид *A. parviflora* (секція *Macrothyrsus*) розвивався, гіпотетично, в гірських районах південної частини Мексики, а потім поширився до північного сходу Сполучених Штатів, а *A. californica* залишився на західному узбережжі Сполучених Штатів, щоб стати реліктом в секції *Calothyrsus*. Тоді, як інші предки секцій *Calothyrsus* і *Aesculus* перетнули з'єднання континентів і започаткували Азіатські види. Із цих

видів походить і *A. hippocastanum*, який пізніше мігрував далі на захід Європи, де пройшов додаткове видоутворення.

Використовуючи дані палеонтологічного аналізу, Raven і Axelrod [23, 24] припустили, що *Aesculus* L. виник в Північній Америці, а згодом поширився в усьому світі.

На противагу цим твердженням, Xiang з колегами [25] використали аналіз молекулярних маркерів ITS (Internal Transcribed Spacer) ядерної рибосомальної РНК скам'янілостей і дійшли до висновку, що предками роду *Aesculus* L. були рослини, які розвивалися між пізньокрейдяним та раннім третинним періодом і виникли в північно-помірних районах Східної Азії. Вони припустили, що на початку еоцену предки *Aesculus* L. утворили дві окремі лінії. Представники однієї лінії мігрували на південь (Китай і Гімалаї) та сформували секцію *Calothyrsus*. Інша лінія поширилася на схід і захід, а в середині еоцену стала родоначальником північноамериканських видів та секції *Aesculus*. У кінці еоцену або на початку олігоцену північноамериканські лінії розділяються на секції *Pavia* і *Pariyana*. Xiang із співробітниками [25] прийшли до висновку, що розповсюдження видів *Aesculus* L. було пов'язано зі змінами клімату.

Нещодавно дана нова оцінка цієї інформації і запропонована інша інтерпретація [1]. Їх аналіз регіональної мінливості різних видів підтримує теорію Hardin про північноамериканське походження *Aesculus* L. від *Billia*-подібного предка. Автори вважають, що *Billia* могли б досягти даного розповсюдження в період третинного похолодання та великого переселення. Forest та ін. [1] погоджуються з твердженнями [25], що дивергенція попередників *Aesculus* L. відбулася у високих широтах у кінці крейдяного або на початку третинного періоду. Однак, не погоджуються з висновком про центр походження, підтримуючи гіпотезу щодо Північної Америки.

Сучасне розповсюдження роду *Aesculus* L. охоплює 4 із 7 основних центрів походження культурних рослин: Південно-Західний, Південно-Східний, Середземноморський та Центральноамериканський [26].

На сьогодні можна виділити три відокремлених ареали роду *Aesculus* L., кожен з яких має ендемічні види. Перший ареал знаходиться в Середземномор'ї і на Балканському півострові, де зростає тільки один

вид—*A. hippocastanum* L. Другий ареал — у Східній і Центральній Азії, куди входять *A. assamica*, *A. chinensis*, *A. indica*, *A. turbinata*, *A. wilsonii*. Третій ареал — в Північній Америці, де ростуть *A. californica* Nutt., *A. glabra* Willd., *A. octandra* Marsh., *A. pavia* L., *A. parryi*, *A. parviflora*, *A. sylvatica*.

Незважаючи на історію культивування з 1576 р., природний ареал *A. hippocastanum* не був достовірно відомий багато років. Спочатку помилково вважали, що він походить з районів Індії, але зараз встановлено, що цей вид родом з півночі Греції, півдня Албанії, частково Болгарії та Туреччини з висот 700–1850 м. Азійських членів секції *Calothyrsus* можна виявити в горах і долинах Гімалаїв. *A. indica* зростає на висотах 1000–3500 м в лісах і тінистих долинах на північному сході Афганістану, Пакістану, Кашміру, півночі Індії та Непалу [27]. Ареал *A. assamica* знаходиться в тропічних лісах північних штатів Індії та північній частині М'янми, Таїланду, Лаосу, В'єтнаму та південно-західній частині провінції Юньнань (Китай) на висотах 100–1400 м. Два найкраще описаних види в Китаї — це *A. wilsonii* в центральних китайських провінціях Юньнань, Хунань, Хубей, Сичуань, Хенань і Шеньсі на висотах 650–3000 м [28, 29] та *A. chinensis* родом з провінцій північного Китаю (Хебей, Шаньсі і Хенань) на висоті 150–650 м. *A. wangii*, один з нещодавно описаних видів, характерний для південних провінцій Китаю. *A. turbinata* зустрічається на трьох островах префектури Хоккайдо та в центральній і північній частинах островів Хонсю і Сікоку, до 2000 м над рівнем моря, але найчастіше — в гірських лісах [30].

На західному узбережжі Північної Америки *A. californica* зростає на висоті 20–600 м, де були знайдені найдавніші зразки, і в передгір'ях Сьєрра-Невада (600–1500 м). *A. parryi* спостерігається на півночі Мексики на висотах до 700 м. *A. parviflora* має найменший ареал, який обмежується західною Джорджиєю та частиною Алабами [31].

Члени секції *Pavia* найбільш поширені у східній частині США. *A. flava* знаходиться у діапазоні від Пенсільванії до Джорджії через Кентуккі та Теннесі і захід Іллінойса, з найбільшою концентрацією в горах Апалачі на висотах 1220–1525 м [32, 33]. Діапазон *A. glabra* перебивається з ареалами *A. flava* та *A. pavia* і тягнеться від західної частини Пенсільванії до південно-східної Айови та півдня Алабами і Техасу [9, 33, 34]. Найпівденніший

з усіх видів *A. pavia*, його природний ареал розповсюдження від Північної Кароліни до Флориди [8, 28, 33, 35]. *A. sylvatica* має найменший ареал з усіх видів секції *Pavia*, який обмежується площею від Вірджинії через західну частину Південної Кароліни до Алабами [8, 28, 33].

Умови росту видів у згаданих ареалах неоднакові: на Балканах, у південно-східній частині, де гірськокаштани ростуть на висоті 700–1000 м над рівнем моря, клімат континентально-середземноморський, а в північно-східній частині, де зростають на висоті 380–500 м, — помірно-континентальний. В Азії, зокрема у Індії, Китаї і Японії, клімат мусонний з різким розмежуванням на пори року; тут гірськокаштан зростає на висоті 1000–2000 м над рівнем моря, а в Гімалаях — до 3000 м. У східній частині Північної Америки клімат субконтинентальний.

Усі види роду *Aesculus* L. ростуть переважно на вологих родючих ґрунтах берегами рік, сирими гірськими схилами і долинами; сухих та сонячних місць уникають, що свідчить про їхню нестійкість до повітряної посухи. Здатність гірськокештанів існувати в різних екологічних умовах дала можливість широкого поширення у світі.

Філогенетичні зв'язки між видами *Aesculus* L.

Розуміння філогенетичних зв'язків між видами може виявити рівень дивергенції та показати можливі шляхи для успішної міжвидової гібридизації. Ці зв'язки традиційно виявляються порівнянням морфологічних і хімічних характеристик. Є кілька перешкод у дослідженні і характеристиці цих генетичних зв'язків. Перша проблема — це номенклатура роду, оскільки рослини одного виду можуть бути відомими під різними назвами. Друга — велика кількість гібридів і рослин невизначеного походження. В даний час використовуються молекулярні та морфологічні методи з метою переглянути і уточнити ці зв'язки [25, 36].

Здійснено спробу підтвердити класифікацію видів, розроблену Hardin, використовуючи сіквенс хлоропластного гена *matK* і ITS (internal transcribed spacer) [25]. Дані двох сіквенсів були проаналізовані окремо для створення незалежних парсіномних дерев (дендрограми філогенетичних зв'язків) і між ними не спостерігали істотних відмінностей. Філогенетичні зв'язки, виражені в цих деревах, відповідають розподілу видів за описаними Hardin [3] ботаничними секціями, за винятком *Calothyrsus*. В обох

випадках секція *Calothyrsus* була сестринською для решти видів за matK сіквенсом, а *Aesculus* секція входила до складу *Calothyrsus*. ITS аналіз згрупував усі види в ті ж секції, що й морфологічний аналіз Hardin, за винятком *A. californica*, яка розташована ближче до *A. parviflora*, ніж до інших членів секції *Calothyrsus*. Hardin раніше відніс *A. californica* до *Calothyrsus* через гладенькі плоди і смолисті бруньки.

Крім того, молекулярні дані показують, що види в секції *Pavia* розійшлися відносно нещодавно і зв'язки між видами ще погано досліджені [25].

Використовуючи дані як RFLP, так і RAPD аналізу хлоропластного геному, встановлено, що рід може бути розділений на дві основні групи, одна з яких містить види з південного сходу США, а інша — всі види Європи [36]. Із включенням міжвидових гібридів і культиварів, інтерпретація філогенетичних зв'язків стає більш комплексною. Культивари *A. hippocastanum* 'Baumannii' і 'Digitata', які були вивчені, не увійшли в один кластер з видом. Дослідники інтерпретували положення цих культиварів у межах філогенетичного дерева, щоб показати, що культивари були гібридного походження. Найбільш дивним результатом даних RFLP стало розміщення *A. parviflora* та *A. glabra* в одному кластері, що вказує на наявність спільного предка.

Філогенетичний аналіз в роботі [1] дуже схожий з аналізом Hardin [3]. Єдина відмінність полягає в розміщенні секції *Aesculus* всередині *Calothyrsus*. Цей висновок, заснований на морфології, співпадає зі зробленими [25] за допомогою сіквенсу гену matK (матурази К). Також *A. parviflora* знаходиться в окремій секції.

Розбіжності в різних парсіномних деревах були пояснені використанням рослинного матеріалу гібридного походження. Значною мірою роботи [1, 25, 36] підтримують початкову гіпотезу Hardin [3] щодо організації роду, і погоджуються, що *Aesculus* походять від спільного предка. Питання залишаються щодо зв'язків *A. parviflora* з іншими членами роду і відсутності чіткого поділу між видами у секції *Pavia*.

Нами було здійснено аналіз філогенетичних взаємозв'язків з використанням узагальнених даних трьох вивчених маркерних систем (RAPD, ISSR, IRAP) [37, 38, 39].

Всі досліджені типи маркерів продемонстрували досить високий рівень поліморфізму, незважаючи на те, що характеризують різні типи мінливості геному (RAPD — загальну мінливість, ISSR — мінливість мікросателітних послідовностей, IRAP — мінливість, пов'язану з поширенням МГЕ).

Виявлено значну кількість поліморфних фрагментів ампліфікації ДНК рослин роду *Aesculus* L., яких цілком достатньо для ідентифікації кожного з видів, починаючи з перших етапів ювенільного розвитку.

За результатами аналізу поліморфних локусів, у 8 видів гіркокаштанів визначали генетичні дистанції за Неєм та Лі. Цей показник розглядався нами як міра генетичного різноманіття і перебуває для досліджуваних об'єктів у межах 0,1671–0,4855, що свідчить про значну генетичну гетерогенність досліджуваного роду. Результати консенсусної молекулярної філогенії різних видів роду *Aesculus* L. з використанням 3 типів молекулярних маркерних систем представлено на рис. 2.

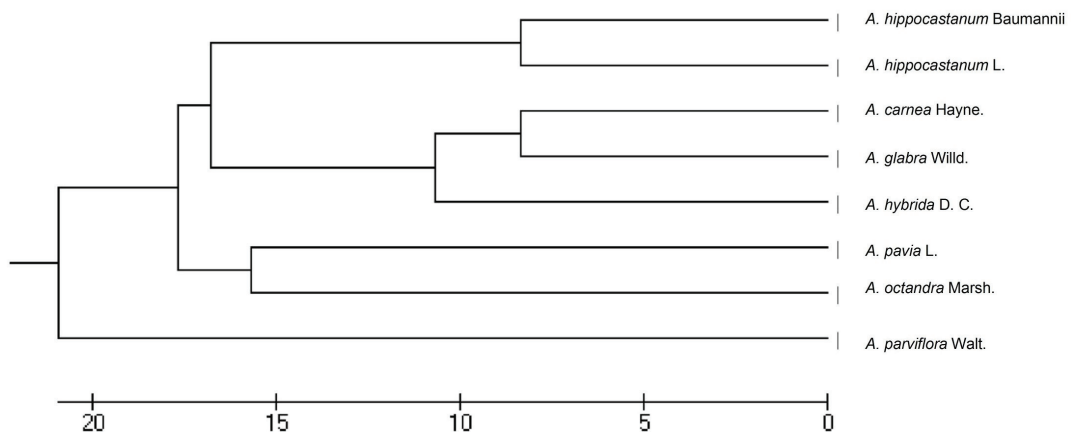


Рис. 2. Консенсусна дендрограма філогенетичних зв'язків між видами роду *Aesculus* L., побудована на основі даних RAPD-, ISSR- та IRAP-ПАР аналізу.

Загалом, результати молекулярної філогенії підтверджують розподіл видів гіркокаштанів на секції за морфологічними ознаками. За спектром ампліфікованих фрагментів найподібніші між собою *A. hippocastanum* f. *Baumannii* та *A. hippocastanum* L. і *A. pavia* L. та *A. octandra* Marsh.

Окремим кластером виявився вид *A. parviflora* Walt. (секція *Macrothyrus*). Значна кількість видоспецифічних фрагментів у рослин *A. parviflora* Walt. засвідчує більшу генетичну відокремленість цього виду від інших.

В один кластер увійшли представники секції *Aesculus* — *A. hippocastanum* L. і *A. hippocastanum* f. *Baumannii*. Інший кластер склали види секції *Pavia* — *A. pavia* L., *A. octandra* Marsh. та *A. glabra* Willd. Також в нього увійшли 2 види гібридного походження: *A. hybrida* D. C. (*A. octandra* Marsh. × *A. hippocastanum* L.), *A. carnea* Haune (*A. pavia* L. × *A. hippocastanum* L.), місце яких не було раніше визначено в традиційній морфологічній класифікації за Hardin.

Висновок

Сучасне розповсюдження роду *Aesculus* L. охоплює 4 основні центри походження культурних рослин; можна виділити три відокремлених ареали роду *Aesculus* L., кожен з яких має ендемічні види. Число зареєстрованих видів у межах роду *Aesculus* коливається від 12 до 22. Ці відмінності зумовлені тим, що рослини в межах даного роду характеризуються високим ступенем мінливості і можливістю вільної гібридизації. В результаті гібриди та різновиди можуть бути описані як новий вид. Значною мірою, розглянуті роботи підтримують початкову гіпотезу Hardin щодо організації роду, і погоджуються, що *Aesculus* L. походять від спільного предка. Разом з тим існують обмеження при порівнянні результатів різних аналізів через відмінності у вибірці. Питання залишаються щодо зв'язків *A. parviflora* з іншими членами роду.

Перелік посилань

1. *A morphological phylogenetic analysis of Aesculus L. and Billia Pery. (Sapindaceae) / F. Forest, J. N. Drouin, R. Charest // Can. J. Bot. — 2001. — Vol.79. — P.154–169.*
2. *Wang D. T. Karyokinetic study on Aesculus chinensis Bunge. / D. T. Wang // Bull Fan Mem. Inst. Biol. Bot. Ser. — 1939. — Vol.9 (3). — P.195–200.*
3. *Hardin J. A revision of the American Hippocastanaceae / J. Hardin // Brittonia. — 1957 a. — Vol. 9*

(3–4). — P.145–171.

4. *Hardin J. A revision of the American Hippocastanaceae II / J. Hardin // Brittonia. — 1957b. — Vol.9 (3–4). — P.173–195.*
5. *Hardin J. Studies in the Hippocastanaceae V: species of the old world / J. Hardin // Brittonia. — 1960. — Vol.12. — P.26–38.*
6. *Singh G. Plant systematics: an integrated approach / G. Singh. — Enfield: Science Publishers, 2004.*
7. *Krussmann G. Cultivated broad-leaved trees & shrubs. Vol I. A-D / G. Krussmann. — Beaverton, OR: Timber Press, 1976.*
8. *Brockman C. F. Trees of North America / C. F. Brockman. — New York: Golden Press, 1968.*
9. *Sargent C. S. Notes on North American trees / C. S. Sargent // J. Arnold Arboretum. — 1924. — Vol.5. — P.41–48.*
10. *Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс). — М.: КМК, 2009. — 288 с.*
11. *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Eighth Edition. — ISHS, 2009–204 p.*
12. *Johnson L. P. V. A descriptive list of natural and artificial interspecific hybrids in North American forest-tree genera / L. P. V. Johnson // Can. J. Res. — 1939. — 17 (12). — P.411–444.*
13. *Van Dersal W. R. Ornamental American Shrubs / W. R. Van Dersal — New York: Oxford Univ. Press, 1942.*
14. *Wright D. Aesculus in the garden / D. Wright // The Plantsman. — 1985. — Vol.6 (4). — P.228–247.*
15. *Fang W. P. Hippocastanaceae. Flora Reipublicae Popularis Sinicae / W. P. Fang // — 1981. — Vol.46. — P.274–289.*
16. *Suzuki M. Fossil wood flora from the lower Miocene Yanagida Formation, Noto Peninsula, central Japan / M. Suzuki, K. Terada // Inter. Assoc. Wood Anatomists. — 1996. — Vol.17 (4). — P.365–392.*
17. *Onoe T. New knowledge on Miocene floras in the northern part of Kinki District, central Japan (in Japanese) / T. Onoe // Chishitsu Chosajo Geppo. — 1978. — Vol.29 (2). — P.53–58.*
18. *Fossil woods from Janggi Group (early Miocene) in Pohang Basin, Korea / [E. K. Jeong, K. Kim, J. H. Kim, M. Suzuki] // J. Plant Res. — 2004. — Vol.117 (3). — P.183–189.*
19. *Beck G. F. Ancient forest trees of the sagebrush area in central Washington / G. F. Beck // — 1945. — Vol.43. — P.334–338.*
20. *Prakash U. Miocene fossil woods from the Columbia basalts of central Washington / U. Prakash,*

- E. S. Barghoorn // J. Arnold Arb. — 1961. — Vol.42 (3). — P.347–362.
21. Павлюткин Б. И. Новый вид рода *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) в позднем миоцене Приморья (Дальний Восток России) / Б. И. Павлюткин // Ботанический журнал. — 1999. — Т. 84, №6. — С. 128–132.
22. Manchester S. R. Leaves and fruits of *Aesculus* (*Sapindales*) from the Paleocene of North America / S. R. Manchester // Int. J. Plant Sci. — 2001. — Vol.162 (4). — P.985–998.
23. Raven P. H. Angiosperm biography and past continental movements / P. H. Raven, D. I. Axelrod // Ann. Mo. Bot. Gard. — 1974. — Vol.61. — P.539–673.
24. Raven P. H. Origin and relationships of the California flora. / P. H. Raven, D. I. Axelrod. // Univ. Calif. Publ. Bot. — 1978. — Vol.21 — P.134.
25. Origin and biogeography of *Aesculus* L. (*Hippocastanaceae*): A molecular phylogenetic perspective / Q. Y. Xiang, D. J. Crawford, A. D. Wolfe I.] // Evolution. — 1998. — Vol.52 (4). — P.988–997.
26. Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. Избранные произведения в двух томах / Н. И. Вавилов. — Л.: Наука, 1967. — Т. 1. — С. 91.
27. Troup R. S. Silviculture of Indian trees / R. S. Troup. — Oxford: Clarendon Press. — 1921. — 618 p.
28. Everett T. H. New York Botanical Garden illustrated encyclopedia of horticulture / T. H. Everett — New York: Garland Publishing, 1981.
29. Lee S. Forest botany of China / S. Lee. — Shanghai: Commercial Press, 1935.
30. Gorer R. Trees and shrubs: A complete guide / R. Gorer. — London: David and Charles, 1976.
31. Wyatt R. *Aesculus parviflora* in South Carolina: Phyto-geographical implications / R Wyatt // Bul. Torrey Bot. Club. — 1985. — Vol.112 (2). — P.194–195.
32. 32. Bir R. Growing and propagating showy native woody plants / R. Bir. — Chapel Hill, N.C.: Univ. of North Carolina Press, 1992. — 192p.
33. 33. Little E. L. Checklist of United States trees (native and naturalized) / E. L. Little. — Washington, D.C.: U.S.D.A. For. Serv. Misc. Public, 1979. — 375 p.
34. 34. Merz R. W. Silvical characteristics of Ohio buckeye / R. W. Merz. — Central States For. Expt. Sta. Misc. Rel., 1957. — 12p.
35. 35. Wasowski S. Native Texas plants / S. Wasowski, A. Wasowski // Houston, TX: Gulf Publishing, 1991.
36. 36. Kobayashi M. Phylogenetic analysis of the genus *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) based on molecular and morphological data / M. Kobayashi, M. Yamada // Bull. of the Utsunomiya University Forests. — 2002. — Vol.38. — P.87–100.
37. 37. Шаванова К. Є. ДНК-маркери та їх використання для оцінки генетичного поліморфізму гіркокаштанів (рід *Aesculus* L.) / К. Є. Шаванова, Д. О. Кисельов, В. А. Малієнко. — К.: Центр інформаційних технологій, 2010. — 177 с.
38. 38. Шаванова К. Є. Аналіз філогенетичних зв'язків роду *Aesculus* L. за допомогою IRAP-PCR / К. Є. Шаванова, Д. О. Кисельов, Т. М. Чеченева // Наукові доповіді НУБіП України. — 2011. — № 1. — Режим доступу до журн.: http://www.nbu.gov.ua/e-journals/Nd/2011_7/11skegai.pdf
39. 39. Шаванова К. Є. Аналіз філогенетичних зв'язків роду *Aesculus* L. / К. Є. Шаванова, Д. О. Кисельов, Т. М. Чеченева // Сучасна біотехнологія сільськогосподарських рослин та біобезпека (Геном рослин VI): VI міжнародна конференція, 7–10 вересня 2010 р.: тези допов. — Одеса, 2010. — С. 66.

Рекомендує до друку
А. І. Опалко

ЦЕНТРИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РОДА *AESCULUS* L.

Е. Е. Шаванова¹, Д. А. Киселёв², Т. Н. Чеченева³

¹Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины

²Институт садоводства НААН Украины

³Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины

Обзорная статья посвящена проблеме происхождения, распространения и филогении растений рода *Aesculus* L на основе данных палеонтологического, морфологического и молекулярно-генетического анализов. Рассмотрены разные теории происхождения, распространения и видообразования представителей рода *Aesculus* L. Обсуждаются спорные вопросы классификации, систематики и номенклатуры видов рода *Aesculus* L.

ORIGIN AND PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF THE GENUS *AESCULUS* L.

K. E. Shavanova¹, D. O. Kyselov², T. M. Checheneva³

¹National University of Life and Environmental Science of Ukraine

²Institute of Horticultural, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine

³Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine

The survey article is devoted to the problem of the origin, spreading and phylogeny of the genus *Aesculus* L. on the basis of paleontological, morphological and molecular genetic analysis. Different theories of origin, spreading and speciation of the genus *Aesculus* L. were characterized. The contentious issues of classification, taxonomy and nomenclature of species of the genus *Aesculus* L. were discussed.