

ФІТОГЕОГРАФІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ РОДУ *RHODODENDRON* L.

Викладено думки щодо ролі геологічних, кліматичних та екологічних змін у формуванні сучасного ареалу видів роду *Rhododendron* L. Сучасні ареали різних таксонів сформувалися під дією двох основних груп чинників: адаптованості організмів до певних природних зон та історії формування ареалу (центри походження, еволюційні зміни, час та напрямки розселення, наявність міграційних коридорів тощо). Більшість видів роду *Rhododendron* (понад 700 видів) зростають у Східних Гімалаях і південно-східному Тибеті на схилах з дуже глибокими долинами або на гірських хребтах, які утворюють магістралі між материковою Азією та Австралією через архіпелаг — острови Ява, Суматра, Борнео, Нова Гвінея і Філіппіни. Менш чисельні види (близько 200) поширені практично по всій північній півкулі, мають диз'юнктивні ареали або значним чином ізольовані один від одного (Японія, північний захід Північної Америки, Аппалачі, північна Європа і Кавказькі гори). Вважаємо, що при становленні роду рододендронів були поширені набагато рівномірніше, ніж нині, а їх сучасне поширення спричинене недавніми (за геологічними мірками) змінами клімату — льодовиковим періодом, розширенням та виникненням нових пустель і низин. Концентрація видів рододендронів у Південно-Східній Азії виникла через динамічні процеси гороутворення та створення сприятливих умов для успішного розвитку і процесів видоутворення.

Ключові слова: *Rhododendron*, фітогеографія, екологія, палеогеологія, ареал.

Будь-яка спроба реконструкції вимерлих організмів, які не збереглися у викопному стані, є чисто гіпотетичною, проте вона не є ненауковою [7]. Грунтуючись на даних з палеогеології, палеоботаніки, філогенії, молекулярної систематики та інших галузей сучасної науки можна гіпотетично реконструювати шляхи поширення рододендронів, а частково і їх екологію. Відомо, що континенти рухаються, океани змінюються, гори ростуть, а рельєф земної поверхні перебуває в динаміці [11]. Відомо також, що нинішній клімат Землі є нетиповим. У минулому клімат був теплішим, особливо в середніх і високих широтах [6]. Рододендрони є відносно старою групою квіткових рослин, вони існували в часи, коли відбувалися величезні зміни в географії та кліматі Землі. Ймовірно, ці зміни були основними чинниками, які сформували нинішній ареал роду, зокрема регіон, де нині вони найбільш різноманітні і численні. Багато з аргументів, наведених у статті, є гіпотетичними через недостатнє представлення рододендронів у па-

леонтологічному літописі. Проте ці аргументи забезпечують розумні пояснення надзвичайного сучасного поширення рододендронів та їх адаптивної еволюції.

Мета дослідження — визначити центри (центр) виникнення, поширення рододендронів та роль екологічних чинників у становленні видів і формуванні їх ареалів.

Матеріал та методи

Фітогеографічний та еколого-еволюційний аналіз роду *Rhododendron* L. ґрунтується на таких теоретичних принципах [4]:

1. Еволюційний підхід та принцип відображення філогенії у систематиці.

2. Принцип актуалізму у палеофітогеографічних дослідженнях та використання наявних палеоботанічних даних.

3. Сучасні палеогеографічні та палеогеологічні реконструкції і концепції, зокрема теорія глобальної тектоніки літосферних плит (мобілізм) та льодовикова теорія (гляціалізм).

У таксономії використовують переважно метод молекулярної систематики рослин за даними APG III — сучасної таксономічної



Рис.1. Сучасний ареал поширення представників родини *Ericaceae* [11]

Fig. 1. Modern area of family *Ericaceae* spread [11]

системи класифікації квіткових рослин, розробленої «Групою філогенії покритонасінних» (*Angiosperm Phylogeny Group*) [10]. Номенклатуру видів і таксонів інших рангів вивірено за сучасними правилами Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури [12]. Еволюційно-географічні і таксономічно-номенклатурні дані цієї роботи ґрунтуються на критичному аналізі багатьох публікацій, у яких обговорюються принципи сучасної біогеографії та систематики, їх практичне використання [1–3, 5, 6–9, 11, 15, 17].

Результати та обговорення

На думку Й. Спелленберга та Дж. Сойєра [16], особливості географічного поширення сучасних організмів визначаються переважно такими групами чинників: 1) процес еволюції, 2) фізіологічні адаптації, 3) механізми розселення, 4) конкурентні або мутуалістичні стосунки між видами, 5) інтегративні екологічні чинники (у тому числі сукцесії), 6) кліматичні зміни, 7) зміни рівня океанів та морів, 8) переміщення континентів (глобальна тектоніка літосферних плит), 9) прямий або опосередкований вплив людини.

Сучасні ареали різних таксонів (точніше філогенетичних груп організмів) сформувалися під дією двох основних груп чинників: приуроченості (адаптованості) організмів до певних природних зон (ландшафтних, кліматичних, едафічних тощо) та історії формування ареалу (центри походження, еволюційні зміни, час та напрямки розселення, наявність міграційних коридорів або бар'єрів тощо). Саме ці групи чинників визначають межу між екологічною (ландшафтною, екофізіологічною, геоботанічною тощо) та історичною біогеографією [4].

Завдяки результатам еволюційних та історичних досліджень родини *Ericaceae* Juss. відбулися зміни в поглядах на походження, географію та особливості поширення видів.

Географія поширення представників родини *Ericaceae* на земній кулі (рис. 1) мала б свідчити про їх високу екологічну пластичність. Натомість більшість видів родини приурочені до місцезростань з певними екологічними чинниками і характеризуються вузькою екологічною амплітудою. Раніше прийнятою була гіпотеза про походження більшості

родів родини з Південно-Східної Азії та крайнього півдня Африки (Капське флористичне царство — види роду *Erica* L.) в умовах вологого теплого клімату гірських районів субтропічних і тропічних областей у верхньому крейдяному та ранньому третинному періодах [1, 3]. Сучасні дослідження вказують на те, що предки вересових еволюціонували в помірних та бореально-арктичних умовах і згодом поширилися в низини вологих тропічних лісів [3]. Є.В. Вульф стверджує, що представники родини *Ericaceae* збереглися в Європі з неогенового періоду [9]. У зв'язку з цим критичного переосмислення потребують три найпоширеніші теорії адаптації рододендронів (а загалом і всіх вересових) у сучасному ареалі: 1) з похолоданням клімату в льодовиковий період найстійкіші види вічнозелених рослин не лише збереглися в гірських рефугіумах третинних областей Східної Азії, Західних Гімалаїв, Середземномор'я, приатлантичної частини Північної Америки, а й поширилися в холодні райони помірної зони високих широт, де еволюціонували в бік зменшення розмірів рослин та їх метамерів та утворили низку елементів флори тайги і тундри [1, 3, 9]; 2) здатність до епіфітного способу життя є передумовою для існування більшості вересових на дуже бідних, оліготрофних ґрунтах і вагомою преадаптацією для освоєння несприятливих для зростання, бідних в енергетичному відношенні, але безмежних просторів гіпоарктичного ботаніко-географічного поясу [1, 3]; 3) ксероморфізм листків вічнозелених рослин як засіб максимального зменшення транспірації в наших умовах є пристосуванням до перенесення суворих зимових умов [5].

Рододендрони належать до родини *Ericaceae*. Є дуже мало палеонтологічних знахідок решток рододендронів. За Мюллером [13], впізнані скам'янілі пилкові зерна вересових рослин з'явилися вперше в маастрихтському ярусі близько 68 млн років тому. Маастрихт — останній етап крейдяного періоду, який безпосередньо передувє вимиранню динозаврів. Найраніші скам'янілі відбитки листя рододендрона виявлено в породах раннього тре-

тинного віку (близько 50 млн років тому) на Алясці [13]. Інші скам'янілості теоретично відомі з відкладень плейстоцену у Північній Америці. Це свідчить про те, що рододендрони існували вже принаймні 50 млн років. Вони могли бути й до того часу, але не раніше, ніж 68 млн років тому, коли вперше з'явилися вересові. В хронологічному порядку становлення вересових виглядає таким чином. Вік порядку *Ericales* [*Asterid* I + II] — 128 млн років (Bremer et al., 2004) або 105,0—105,6 млн років (Magallón and Castillo, 2009) [11]. Диверсифікація порядку, тобто виділення із *asterids* (Sytsma et al., 2006) відбулося приблизно 109—103 млн років тому. Становлення родин і зокрема *Ericaceae* (Sytsma et al., 2006) закінчилося приблизно 50 млн років тому [11]. Найдавніший представник вересових (*Paleoenkianthus*) датується 90 млн років (Crepet, 2008) [11]. Ці дані свідчать про те, що батьківщиною рододендронів не є Північно-Східна Азія та Малайський архіпелаг (де рододендрони найпоширеніші та найрізноманітніші), бо ці регіони ще не існували 50 млн років тому [13].

Найбільша кількість видів рододендронів зростає на території, яка тягнеться вздовж Південних Гімалаїв на схід до південно-західного Китаю (рис. 2). Цьому регіону, який включає частини Непалу, Бутану, Індії, північно-східну Бірму, південно-східний і західний Тибет, Сичуань і Юньнань, притаманні високі круті схили гірських хребтів, розділених глибокими долинами. Дослідники цю область називають «регіоном екстремального рельєфу» [13]. На схід від цієї області, в центральній та східній частині Китаю, Кореї та Японії кількість видів (тобто різноманітність) зменшується з коефіцієнтом приблизно 10. Види рододендрона також у великій кількості зростають у гірських місцевостях магістральних островів між Азією та Австралією — найбільшому архіпелазі світу [11, 15, 17]. Між архіпелагом та регіоном екстремального рельєфу багато видів трапляються на гірських хребтах у Таїланді, В'єтнамі і Малаї. За межами згаданих регіонів рододендрони трапляються в північно-східній Азії, в ізольованих популяціях

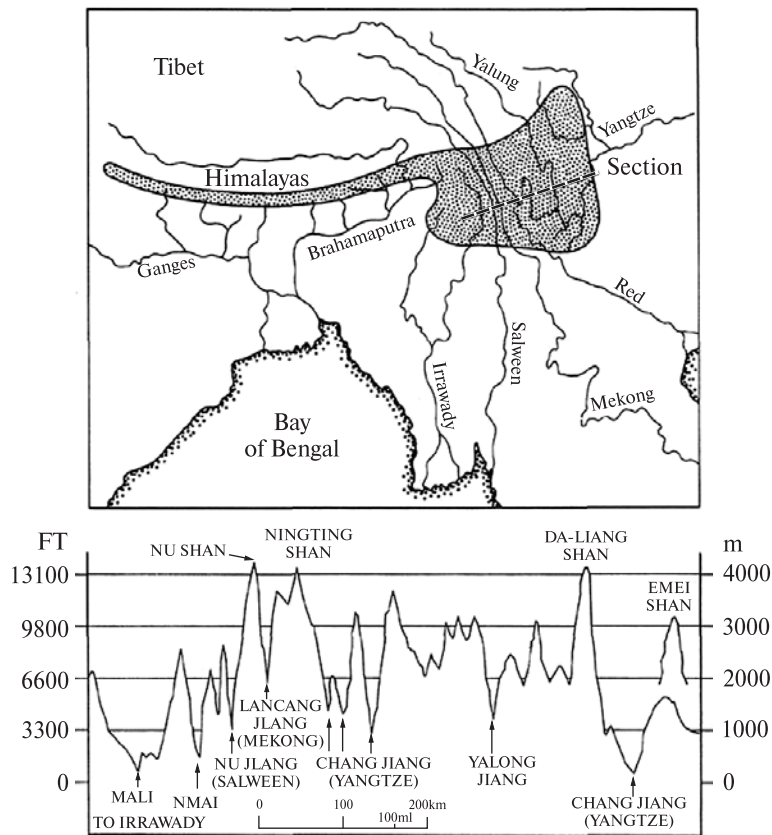


Рис. 2. Регіон екстремального рельєфу і поперечний розріз місцевості (за пунктирною лінією) [11]

Fig. 2. Region extreme relief and cross-sectional area (by the dotted line) [11]

у горах на півдні Індії, півдні Європи, у Кавказьких горах, північно-східній Туреччині, східній, північній і західній частині Північної Америки та субарктичному поясі. Кількість цих видів є порівняно малою.

Три основні фізичні фактори впливають на розподіл рослинності в часі — глобальна зміна клімату, дрейф континентів і ріст гір. Висота місцевості є важливою умовою успішного зростання рододендронів, тому розуміння процесів гороутворення пояснює причини їх приуроченості до гірських умов.

Застосовуючи ці ідеї до сучасних знань про рух плит і континентів, можна зробити висновки, що існували височини на ранніх стадіях розвитку рододендрона — 50 або 60 млн років тому (рис. 4) [13]. Імовірно, що величезний

континент Північної Америки та Євразії, який часто називають Лавразією, був оточений широким поясом гірських зон, уздовж якого еволюціонували рододендрони. Важливо відзначити, що на той час нинішній центр різноманітності рододендронів (регіон екстремального рельєфу) ще не існував. Для будь-якої конфігурації глобального клімату принциповим чинником, який визначає кліматичні моделі, є широта. На початку історії рододендронів, 60—40 млн років тому, Північна Америка та Євразія розташовувалися північніше від позицій, які вони займають сьогодні, — між 30° і 60° пн ш. Проте клімат був теплішим і вирівняним, а рослинність зростала на вищих широтах, бо не було льодовика [13]. Як наслідок, було близько чотирьох основних рослинних

зон, що приблизно втричі менше ніж нині. У напрямку з півночі на південь це «тропічний» дощовий ліс, дощовий ліс, широколисті вічнозелені ліси і полярний листяний ліс [11,13]. Умови двох останніх поясів сприяли розповсюдженню рододендронів на всій території, тоді як у дощових поясах, імовірно, інтенсивно освоювалися лише гірські регіони. Грунтуючись на географічних, кліматичних та екологічних даних, ми дійшли висновку, що рододендрони на початку їх історії мали можливість більш-менш безперешкодно поширюватися від Північної Америки до Гренландії та Європи і на схід — до Китаю і Північно-Східної Азії [11,13,15—17]. Ранні рододендрони, ймовірно, були широко розповсюджені, але не дуже різноманітні (було порівняно мало видів). З часом відбулося загальне охолодження в середніх і високих широтах Землі. Ці зміни завершилися льодовиковим періодом, який настав за останні декілька мільйонів років. За останні 2—3 млн років кількість рослинних зон змінювалася відповідно до льодовикових періодів, виникли пояс тундри, пустелі та напівпустелі, не притаманні для періоду виникнення рододендронів [13,17].

Однією з найбільш значущих подій в історії Землі був затяжний процес зіткнення Індії з Азією, який почався близько 40 млн років тому і триває досі. Це зіткнення спровокувало низку подій, які призвели до створення регіону екстремального рельєфу з умовами, вкрай сприятливими для розвитку видового різноманіття.

Питання про строки підняття Тибетського нагір'я остаточно не вирішено. Останні дані свідчать про те, що швидке підняття почалося близько 20 млн років тому і що сучасного стану та підвищення плато досягло близько 8 млн років тому [13]. Становлення надзвичайно великого континенту — Азії і підняття Гімалаїв і Тибету суттєво вплинуло на клімат регіону. Дуже низький атмосферний тиск (з центром над Пакистаном і розтягуванням на північний схід Монголії) виникає влітку, засмоктує мокре тропічне повітря з усього екватора, що спричиняє рясні опади вздовж південно-східного кордону Тибету і Гімалаїв (рис. 3, *d*). Річкові

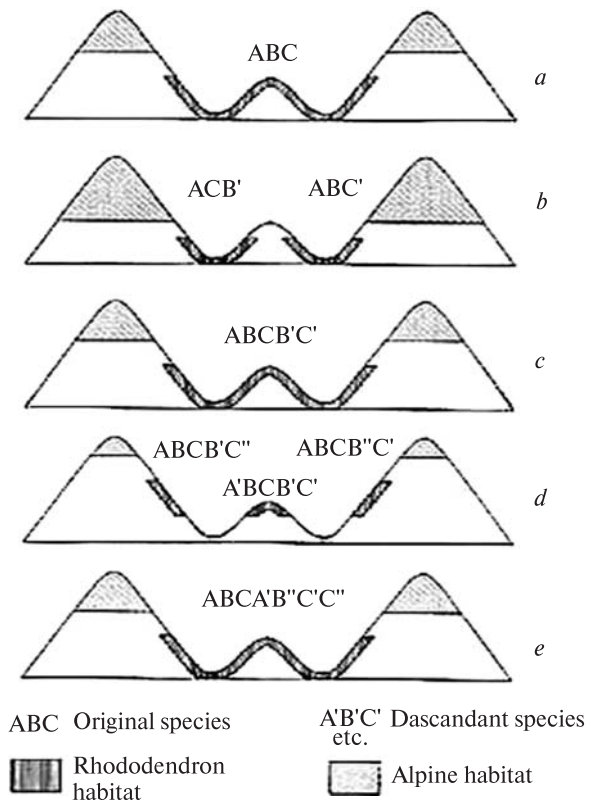


Рис. 3. Схема процесу видоутворення в регіоні екстремального рельєфу (*a* та *e* — охолодження; *b* — льодовиковий максимум; *c* — потепління; *d* — міжльодовиковий максимум) [13]

Fig. 3. Scheme speciation process in the region of extreme relief (*a* and *e* — cooling; *b* — glacial maximum; *c* — warming; *d* — interglacial maximum) [13]

системи, субтропічні долини, некруті схили, альпійські вершини сформували найрізноманітніші, дуже близько розташовані один від одного місцезростання для рододендронів.

Видоутворення відбувається інтенсивніше в невеликих репродуктивно ізольованих популяціях рослин і тварин, ніж у великих суміжних популяціях; сприятливі генетичні зміни поширюються швидше через невеликі компактні угруповання, ніж через великі дифузні, розташовані на великій площі [14]. Як уже зазначалося, цілком імовірно, що 60—40 млн років тому рододендрони розселялися більш-менш безперервно по всій Північній Америці та Євразії. Незважаючи на те, що рододендрони,

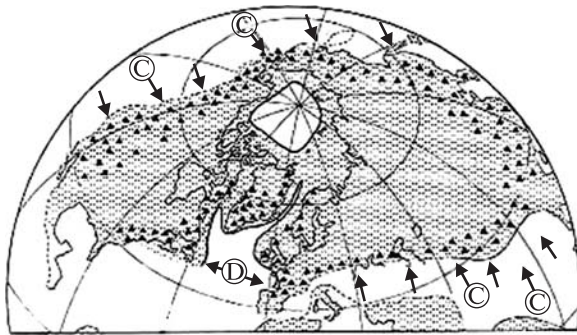


Рис. 4. Можливий розподіл височин близько 55 млн років тому. Стрілками позначено конвергентні (C) і дивергентні (D) напрямки руху континентів [13]

Fig. 4. Possible distribution heights about 55 million years ago. Arrows indicate convergent (C) and divergent (D) directions continents [13]

можливо, були широко розповсюджені і досить різноманітні, однорідність умов не могла призвести до еволюції багатьох видів. Виникнення регіону екстремального рельєфу стало поштовхом для того, щоб представники обох груп lepidote (підрід *Rhododendron*) і elepidote (підрід *Hymenanthes*) рододендронів дали початок їх надзвичайному різноманіттю. Точно визначити, звідки вони прийшли, не можливо через відсутність викопних решток, але, ймовірно, що хвойні і широколисті вічнозелені ліси Східної Азії (близько 20 млн років тому) є джерелом рододендронів. Важливе значення для еволюції рододендронів має швидке підняття Тибетського нагір'я тоді, коли глобальний клімат був у стані охолодження. Льодовиковий період, наступи і відступи криги чергувалися кожні 50–100 тис. років. За такого чергування в регіоні екстремального рельєфу відбувалося змішування популяцій схилів, долин і вершин з наступною їх ізоляцією. Розділені популяції поступово розходилися в генетичному дрейфі після власного еволюційного шляху. Живі організми характеризуються унікальністю. Будь-яка популяція організмів складається з особин, кожна з яких володіє власною, відмінною від інших індивідуальністю. Згідно з «популяційним мисленням» середні величини являють собою абстракції; реальною є лише відмінна від інших особина.

Значення популяції полягає в тому, що вона являє собою фонд варіацій (генофонд). Популяційне мислення припускає можливість поступової еволюції. Нині популяційний підхід домінує при розгляді всіх аспектів еволюційної теорії [14].

Великий вертикальний діапазон долин і хребтів сприяв розподілу видів без їх знищення, незважаючи на значні зміни клімату, бо фактичні відстані переміщення видів були незначними. Фрагментація та диверсифікація рододендронів могла відбуватися кілька разів як наслідок заledenіння і танення льодовиків, що сприяло становленню сучасного різноманіття флори (див. рис. 3). Період 50–100 тис. років зазвичай вважають достатнім для фізично ізолюваної популяції, щоб забезпечити репродуктивну ізоляцію. Кінцевим результатом є дуже велика кількість близькоспоріднених видів, багато з яких зберігають здатність до гібридизації. Відповідно до цієї точки зору більшість видів утворилися за останні 3 млн років протягом поточного льодовикового періоду.

Висновки

На початку своєї історії, в період «м'якого» клімату Землі, рододендрони були широко розповсюджені і більш-менш безперервно розподілені по всій Північній Америці та Євразії. Їх чисельність та екологічний оптимум почали зменшуватися в результаті глобальних кліматичних змін. Погіршення умов зростання рододендронів розпочалося близько 25 млн років тому, було чітко відзначено близько 15 млн років тому і стало вкрай несприятливим на початку поточного льодовикового періоду (близько 3 млн років тому). Невеликі популяції рододендронів, засновники підродів *Hymenanthes* і *Rhododendron*, які були поширені в зоні їх основного діапазону, з похолоданням клімату змогли зберегтися в гірських рефугіумах третинних областей Східної Азії, Західних Гімалаїв, Середземномор'я, приатлантичної частини Північної Америки, зокрема в молодих горах з екстремальним рельєфом на південно-східному краю Тибетського-Гімалайського ре-

гіону. Внаслідок періодичних змін клімату (за-
леденіння і танення льодовиків), динамічних
процесів гороутворення рододендрони поши-
рилися на острівний архіпелаг, в горах якого
успішно еволюціонували тропічні рододенд-
рони секції *Vireyas* (близько 300 видів). Сприят-
ливі умови регіону екстремального рельєфу
дали поштовх маленьким периферійним по-
пуляціям до надзвичайного розвитку, нині це
найбільш численні і різноманітні угрупован-
ня рододендронів. Місце походження родо-
дендронів достеменно невідоме, але це не був
регіон екстремального рельєфу, який сьогодні
представлений найбагатшим видовим різно-
маніттям (понад 350 видів) рододендронів.

1. Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры boreальных болот Евразии / И.Д. Богдановская-Гиенэф // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. — Вып. 2. — С. 425—468.
2. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа / А.А. Гроссгейм. — Баку: АзФАН, 1939. — Т. 2. — 587 с.
3. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера / М.Т. Мазуренко. — М.: Наука, 1986. — 209 с.
4. Мосякін С.Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Автореф. дис... д.б.н. / С.Л. Мосякін. — К., 2003. — 32 с.
5. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. — М.: Высш. шк., 1962. — 378 с.
6. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1966. — 612 с.
7. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1970. — 147 с.
8. Тахтаджян А.Л. Флористические области земли / А.Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1978. — 247 с.
9. Толмачев А.И. О происхождении арктической флоры. Когда, где и как возникла арктическая флора? / А.И. Толмачев // Вопр. ботаники. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — Вып. 3. — С. 18—31.
10. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II / Angiosperm Phylogeny Group // Botanical Journal of the Linnean Society. — 2003. — Vol. 141. — P. 399—436.
11. *Ericales* Dumortier Main Tree, Synapomorphies. — Режим доступу: <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/orders/ericalesweb.htm>
12. *International Code of Botanical Nomenclature* (Saint Louis Code). Adopted by the Sixteenth International Bo-

- tanical Congress, St. Louis, Missouri, July — August 1999 / W. Greuter, J. McNeill, F.R. Barrie, H.M. Burdet, V. Demoulin, T.S. Filgueiras, D.H. Nicolson, P.C. Silva, J.E. Skog, P. Treharne, N.J. Turland, D.L. Hawksworth. — Königstein, Koeltz Scientific Books, 2000. — 474 p.
13. Irving E., Hebda R. Concerning the Origin and Distribution of Rhododendrons. — Режим доступу: <http://www.rhododendron.org/v47n3p139.htm>
14. Mayr E. The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance / E. Mayr. — Cambridge, Mass., and London: Belknap Press of Harvard University Press, 1982. — 974 p.
15. Sleumer H. Flora Malesiana / H. Sleumer. — 1972. — Series 1, Spermatophyta, Ericaceae, 6. — P. 469—914.
16. Spellenberg I.F. An introduction to applied biogeography / I.F. Spellenberg, J.W.D. Sawyer. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. — 241 p.
17. Temple A. *Ericaceae*: Polymorphisme architectural d'une famille des regions tempereres et tropicales d'altitude / A. Temple // C. r. Acad. sci., 1977. — Vol. 284, N 3. — P. 163—166.

REFERENCES

1. Bogdanovskaya-Gienef, I.D. (1946), O proishozhdenii flory boreal'nykh bolot Evrazii [On the origin of the flora of the boreal wetlands of Eurasia]. Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR, [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]. Moscow, Leningrad, N 2, pp. 425—468.
2. Grossgeim, A.A. (1939), Flora Kavkaza [Flora Caucasus]. Baku, N 2, 587 p.
3. Mazurenko, M.T. (1986), Biomorfologicheskie adaptatsii rasteniy Kraynego Severa [Biomorphological adaptation of plants of the Far North]. Moscow, Nauka, 209 p.
4. Mosyakin, S.L. (2003), Systematyka, fitogeografiya, ta genezis rodyny *Chenopodiaceae* Vent. Avtoref. dys. na zdobuttya nauk. stupenja dokt. biol. nauk [Systematics, fitogeography and the genesis of family *Chenopodiaceae* Vent. Thesis for doctorate's degree]. Kyiv, 32 p.
5. Serebryakov, I.G. (1962), Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological plant morphology]. Moscow, Vysshaya shkola, 378 p.
6. Tahtadzhyan, A.L. (1966), Sistema i filogeniya tsvetkovykh rasteniy [System and phylogeny of flowering plants]. Leningrad, Nauka, 612 p.
7. Tahtadzhyan, A.L. (1970), Proishozhdenie i rasselenie tsvetkovykh rasteniy [The origin and dispersal of flowering plants]. Leningrad, Nauka, 147 p.
8. Tahtadzhyan, A.L. (1978), Floristicheskie oblasti zemli [Floristic region of the earth]. Leningrad, Nauka, 247 p.
9. Tolmachev, A.I. (1960), O proishozhdenii arkticheskoy flory. Kogda, gde i kak vznikla arkticheskaya flora? [On the origin of Arctic flora. When, where and how did the Arctic flora?]. Voprosy botaniki [Botany questions], N 3, pp. 18—31.

10. Angiosperm Phylogeny Group (2003), An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Botanical Journal of the Linnean Society, N 141, pp. 399—436.
11. *Ericales* Dumortier Main Tree, Synapomorphies. Mode access: [http:// www.mobot.org/mobot/research/apweb/ orders/ericalesweb.htm](http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/orders/ericalesweb.htm)
12. Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., De-moulin, V., Filgueiras, T.S., Nicolson, D.H., Silva, P. C., Skog, J.E., Trehane, P., Turland, N.J. and Hawksworth, D.L. [editors and compilers] (2000), International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code). Adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St. Louis, Missouri, July—August 1999. Königstein, Koeltz Scientific Books, 474 p.
13. Irving, E. and Hebda, R. Concerning the Origin and Distribution of Rhododendrons. Mode access: [http:// www.rhododendron.org/v47n3p139.htm](http://www.rhododendron.org/v47n3p139.htm)
14. Mayr, E. (1982), The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge, Mass., and London, Belknap Press of Harvard University Press, 974 p.
15. Sleumer, H., (1972), Flora Malesiana, series 1, Spermatophyta, Ericaceae, 6, pp. 469—914.
16. Spellenberg, I.F. and Sawyer, J.W.D. (1999), An introduction to applied biogeography. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 241 p.
17. Temple, A. (1977), *Ericaceae*: Polymorphisme architectural d'une famille des regions tempereres et tropicales d'altitude. C. r. Acad. sci., N 284 (3), pp. 163—166.

Рекомендував до друку П.А. Мороз
Надійшла до редакції 30.03.2015 р.

Н.І. Шумик, В.М. Остап'юк

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

ФИТОГЕОГРАФИЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РОДА *RHODODENDRON* L.

Изложены идеи, касающиеся роли геологических, климатических и экологических изменений в формировании современного ареала видов рода *Rhododendron* L. Современные ареалы разных таксонов сформировались под действием двух основных групп факторов: адаптированности организмов к природным зонам и истории формирования ареала (центры происхождения, эволюционные изменения, время и направления расселения, наличие миграционных коридоров и т.п.) Большинство видов рода *Rhododendron* (более 700 видов) произрастают в Восточных Гималаях и юго-восточном Тибете на склонах с очень глубокими долинами или на горных хребтах, которые образуют магистрали между материковой Азией и Австралией через архипелаг — острова Ява, Суматра, Борнео, Новая Гвинея и Филиппины. Менее многочисленные

виды (около 200) распространены практически по всему северному полушарию, имеют дизъюнктивные ареалы или значительным образом изолированы друг от друга (Япония, северо-запад Северной Америки, Аппалачи, северная Европа и Кавказские горы). Считаем, что при становлении рода рододендроны были распространены гораздо равномернее, чем сейчас, а их современное распространение вызвано недавними (по геологическим меркам) изменениями климата — ледниковым периодом, расширением и возникновением новых пустынь и низин. Концентрация видов рододендронов в Юго-Восточной Азии возникла из-за динамических процессов горообразования и создания благоприятных условий для успешного развития и процессов видообразования.

Ключевые слова: *Rhododendron*, фитогеография, экология, палеогеология, ареал.

М.І. Шумик, В.М. Остап'юк

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

PHYTOGEOGRAPHY AND EVOLUTIONARY ECOLOGY OF *RHODODENDRON* L. GENUS

This article deals with the ideas concerning the role of geological, climatic and environmental changes in the formation of the modern areas of species of the genus *Rhododendron* L. Modern areas of different taxa formed under the influence of two main large groups of factors: the adaptation of organisms to certain areas of natural habitat and history of the formation; origin centers, evolutionary change, time and resettlement, the presence of migration corridors, etc. The vast majority of species of *Rhododendron* (over 700 species) growing in the eastern Himalayas and south-eastern Tibet on the slopes with very deep valleys or mountain ridges that form the main line between mainland Asia and Australia through the archipelago, to wit: the islands of Java, Sumatra, Borneo, New Guinea and the Philippines. However, other less numerous species (about 200 species) are spread throughout the northern hemisphere, with disjunctive areas or substantially isolated from each other, to wit: Japan, northwest North America, Appalachian, northern Europe and the Caucasus Mountains. We believe that in the genus formation rhododendrons were distributed much more evenly than now, and that their current distribution is caused by recent climate changes (by geological standards), i.e. glacial period, the expansion and the emergence of new deserts and lowlands. The concentration of rhododendron species in South-East Asia arising from the dynamic processes of orogeny and creating favorable conditions for the successful development and processes of speciation.

Key words: *Rhododendron*, phytogeography, ecology, paleogeography, area.