

ФІЛОГЕНІЯ ТА СИСТЕМАТИКА РОДУ CRATAEGUS L.

Проаналізовано існуючі філогенетичні системи роду Crataegus L. З'ясовано причини, які утруднюють визначення видів цього роду. Наведено характеристику головних діагностичних ознак видів роду Crataegus.

Рід *Crataegus* L. є філогенетично давнім, це підтверджується даними палеоботаніки та ботанічної географії. На думку А.М. Криштофовича [3], представники цього роду росли на Землі ще в крейдовий період разом з магноліями, тюльпанним деревом (ліріодендроном), лаврами, платанами та іншими широколистяними деревами. Якщо представники родів родини розових *Mespilus*, *Pyracantha*, *Osteomeles*, *Cotoneaster* зростали тільки в Старому Світі, то роду *Crataegus* – у Новому і Старому Світі, що свідчить про раннє відокремлення цього роду із *Pomoideae*. Це підтверджується палеоботанічними даними – відбитками листя [12]. На думку Е.М. Palmer [14], рід сформувався в порівняно високих широтах Євразії в сприятливих (мезофітних) кліматичних умовах. Із циркумполярного центру види цього роду поширилися на північ західної та східної півкуль ще до початку неогенового періоду. У зв'язку з рухом льодовика глоди мігрували далі на південь. Тут, наприкінці неогену – на початку антропогену сформувалися нові жаровитривалі та холодостійкі ксероморфні види та їх серії [5]. На думку Ф.М. Русанова [5], у третинний період у широколистяних лісах Західної Європи, Східної Азії та Північної Америки зростали глоди із глибоко розсіченими листками. До них близькі сучасні примітивні види, які зростають у південних штатах США – *C. marshalii* Eggl., *C. spathulata* Mchx. та *C. uniflora* Muenchh., мають

розсічене листя, короткі колючки або без них. У четвертинний період у зв'язку з різким похолоданням і рухом льодовиків багато дерево-чагарникових рослин, зокрема глоди, мігрували на південь [1].

По закінченні зледеніння рослинність середньої Європи стала біднішою, оскільки існування альпійських гірських ланцюгів в Україні та на Кавказі перешкодило представникам більш теплолюбної лісової флори мігрувати на північ [3].

Формування та розвиток північноамериканських глідів відбувалися пізніше, ніж євразійських і також зумовлювалися рухом льодовика. У Північній Америці, де не існувало перешкод у вигляді широтних хребтів або глибоких внутрішньоматерикових водоймищ, міграції рослин проходили вільно. При цьому під впливом умов, які змінювалися, і гібридизації, виникали нові види. Основними центрами видоутворення американських глідів були області безпосереднього впливу льодовика, який просувався на південь майже до 40-ї паралелі (до широти штату Нью-Йорк) і місцями нижче, відповідно відступала і лісова рослинність. Виникнення великоколючкових видів було зумовлене ксерофільними умовами життя. В результаті віддаленої, міжвидової та міжродової гібридизації утворились численні ксероморфні форми і види глідів. Ці процеси відбувалися в теплі та сухі міжльодовикові періоди.

Сучасний ареал роду *Crataegus* розташований приблизно між 30–60° пв. ш. у

помірних та субтропічних областях Північної півкулі. Найширше глоди представлені у флорі Північної Америки.

Першу філогенетичну систему цього роду розробив у 1938 р. J.C. Loudon (цит. за [8]). Після нього монографічною обробкою роду *Crataegus* займалися й інші дослідники, проте найціннішим, не втратившим свого значення і досі, залишається фундаментальне дослідження С.К. Schneider (1906), який висунув гіпотезу про те, що еволюційно примітивніші види глodu мають розрізане листя і відрізняються більшою кількістю тичинок і маточок. В його системі вперше враховано напрям головних бічних жилок листової пластинки, які закінчуються на верхівках або у виїмках між лопатями, і відсутність або наявність виїмок на черевному боці кісточки (цит. за [8]).

У ХХ ст. здобули визнання філогенетичні схеми роду *Crataegus*, складені А. Rehder (1917) [15], Е. Palmer (1946, 1952) [13, 14], О.М. Полетиком (1954) [4], Е. Kruschke (1964) [10], Ф.М. Русановим (1965) [5], Р.Е. Циновскісом (1971) [8].

Система роду *Crataegus*, запропонована А. Rehder, включає 29 секцій (див. схему). Більш примітивні види роду розміщені наприкінці філогенетичної схеми, а відносно молоді – на її початку.

Згідно з філогенетичною системою Е. Palmer види роду поділено на 22 секції (див. схему). Секції *Rotundifoliae* і *Brainerdianae* виділені штучно, іноді їх важко розрізнити. Окремі види секції *Brainerdianae* розглядаються як види інших секцій або гібриди секції *Macracanthae*.

Філогенетична система роду *Crataegus*, розроблена О.М. Полетиком, складається з 25 секцій (див. схему). Проте в ній відсутні деякі американські та європейські види глодів, багато з яких потребують додаткової перевірки.

Філогенетична система секцій роду *Crataegus* Е. Kruschke охоплює 19 секцій (див. схему). У цій системі, за винятком секції *Oxyacanthae* Loud., наведені тільки американські види. Автор вважає секції *Cordatae* Beadle і *Microcarpaе* Loud. дав-

нішими, ніж секція *Oxyacanthae*. Такої ж думки дотримується і Е. Palmer.

У системі Ф.М. Русанова види роду поділені на 25 секцій (див. схему). У ній виокремлено нову секцію *Nigrae*. Найдавнішою визнано секцію *Pinnatifidae*. Секція *Oxyacanthae*, на думку Ф.М. Русанова, молодша за секцію *Microcarpaе*, а секція *Silvicolae* – давніша за секцію *Cordatae*.

У системі роду *Crataegus* Р.Е. Циновскіса [8] секції розташовані за еволюційним принципом, і лише секція *Microcarpaе* Loud. розміщена за секцією *Azaroli* Loud. для зручності орієнтації (див. схему). Автор не погоджується з виділенням Ф.М. Русановим секції *Nigrae* і вважає, що єдиний вид цієї секції – *C. nigra* Waldst. et Kit. – є близьким до *C. chlorosarca* var. *atrocarpa* (Wolf.) Lin. Він відносить цей вид до секції *Sanguineae* С.К. Schneid.

Унизу схеми розміщені найдавніші секції роду *Crataegus*, для яких характерне розсічене листя (*Henrianae* Sarg., *Pinnatifidae* С. К. Schneid., *Oxyacanthae* та ін.), потім йдуть секції, види яких мають розрізане листя у порослевих пагонів (*Aestivalis* Sarg., *Douglasianaе* Eggl., *Viridis* Sarg., *Punctatae* Loud. та ін.), завершують схему більш прогресивні секції північноамериканських видів із суцільним листям (*Coccineaе* Loud., *Tenuifoliae* Sarg.).

Усі азіатські види, незалежно від часу виникнення, мають по 20 тичинок, американські – по 5–7, 10 (прогресивніші) і 20 (примітивніші). Види з 20 тичинками є в усіх секціях північноамериканських глодів, проте в молодших секціях переважають 10-тичинкові види. В секціях *Coccineaе* і *Tenuifoliae* зустрічаються 5–7-тичинкові види. Секції глодів Старого Світу – певною мірою замкнуті системи, міжсекційні гібриди трапляються порівняно рідко (*C. × almaatensis* Rojark.), секції чітко розрізняються між собою. У складі північноамериканських секцій є види, які утворюють міжсекційні гібриди, що позначається на їх морфологічній мінливості й ускладнює їх систематику. В секціях *Crus-gallianaе* Rehd. і *Punctatae*, *Molles* Sarg. і *Coccineaе* є види з ознаками обох секцій [8].

Філогенетичні системи секцій роду *Crataegus* L.

За А. Rehder (1940, 1949) За І. Palmer (1952)

Ser. 1. Molles (Sarg.) Rehd.	Ser. 1. Cordatae
" 2. Dilatatae (Sarg.) Rehd.	" 2. Microcarpae
" 3. Coccineae (Loud.) Rehd.	" 3. Oxyacanthae
" 4. Tenuifoliae (Sarg.) Rehd.	" 4. Parvifoliae
" 5. Rotundifoliae (Eggl.) Rehd.	" 5. Crus-galli
" 6. Pruinosaе (Sarg.) Rehd.	" 6. Virides
" 7. Intricatae (Sarg.) Rehd.	" 7. Punctatae
" 8. Bracteatae (Sarg.) Rehd.	" 8. Flavae
" 9. Trifoliae (Beadle) Rehd.	" 9. Intricatae
" 10. Virides (Beadle) Rehd.	" 10. Rotundifoliae
" 11. Crus-gallianae Rehd.	" 11. Brainerdianae
" 12. Cuneatae (Rehd.) Rehd.	" 12. Tenuifoliae
" 13. Mexicanae (Loud.) Rehd.	" 13. Silvicolae
" 14. Punctatae (Loud.) Rehd.	" 14. Pruinosaе
" 15. Brevispiniae (Beadle) Rehd.	" 15. Coccineae
" 16. Aestivales (Sarg.) Rehd.	" 16. Molles
" 17. Parvifoliae (Loud.) Rehd.	" 17. Dilatatae
" 18. Flavae (Loud.) Rehd.	" 18. Macracanthae
" 19. Apiifoliae (Loud.) Rehd.	" 19. Douglasianae
" 20. Microcarpae (Loud.) Rehd.	
" 21. Cordatae (Beadle) Rehd.	
" 22. Brainerdianae (Eggl.) Rehd.	
" 23. Macracanthae (Loud.) Rehd.	
" 24. Douglasianae Rehd.	
" 25. Sanguineae (C. K. Schneid.) Rehd.	
" 26. Nigrae (Loud.) Pojark.	

" 27. Oxyacanthae (Loud.)

Pojark.

" 28. Azaroli (Loud.)

Rehd.

" 29. Pinnatifidae

(C. K. Schneid.) Rehd

За О.М. Полетиком (1954)

За Е. Kruschke (1965)

Sect. 1. Henryanae
Sarg.Ser.1.Cordatae
Beadle

" 2. Pinnatifidae Zbl.

" 2. Microcarpae
Loud.

" 3. Sanguineae Zbl.

" 3. Oxyacanthae
Loud.

" 4. Douglasianii Loud.

" 4. Parvifoliae
Loud." 5. Pentagynae
C. K. Scheid.

" 5. Virides Beadle

" 6. Azaroli Loud.

" 6. Crus-galli
Loud.

" 7. Oxyacanthae Loud.

" 7. Punctatae
Loud

" 8. Molles Sarg.

" 8. Macracanthae
Loud.

" 9. Tenuifoliae Sarg.

Subser. 1. Succu-
lentaе Kruchke

" 10. Rotundifoliae Eggl

" 2. Prunifoliae
Kruchke

" 11. Virides Sarg.

" 3. Calpodendra
Kruchke

" 12. Crus-galli Loud.

" 9. Douglasianae
Eggl.

" 13. Punctatae Loud.

" 10. Rotundifoliae
Eggl.

" 14. Parvifoliae Loud.

" 11. Flavae Loud.

" 15. Flavae Loud.

" 12. Intricatae
Sarg.

" 16. Macracanthae Loud.

" 13. Brainerdianae
Eggl.

" 17. Dilatatae Sarg.

Subser. 1. Scabrida
Kruchke

" 18. Coccineae Loud.

" 2. Suborbiculatae
Kruchke

" 19. Pruinosaе Sarg.

" 14. Tenuifoliae
Sarg.

" 20. Intricatae Sarg.

" 15. Silvicolae
Beadle

" 21. Cuneatae Rehd

" 16. Pruinosaе
Sarg.

" 22. Mexicanae Loud.

" 7. Dilatatae Sarg.

" 22. Brevispiniae Beadle

" 18. Coccineae
Loud.

" 23. Microcarpae Loud.

" 19. Molles Sarg.

" 24. Cordatae Beadle

За Ф.М. Русановим (1965)

Ser. 1. Pinnatifidae	"	15. Punctatae
" 2. Henrianae [sic]	"	16. Rotundifoliae
" 3. Microcarpae	"	17. Intricatae
" 4. Pentagynae	"	18. Brainerdianae
" 5. Nigrae	"	19. Cordatae
" 6. Pentagynae	"	20. Silvicolae
" 7. Douglasianae	"	21. Pruinosae
" 8. Sanguineae	"	22. Molles
" 9. Calpodendron	"	23. Dilatatae
" 10. Virides	"	24. Coccineae
" 11. Cuneatae	"	24. Coccineae
" 12. Mexicanae		
" 13. Crus-galli		
" 14. Macracanthae		

За Р.Е. Циновскісом (1971)

Sect. 1. Henryanae Sarg.	"	20. Crus-gallianae Rehd
" 2. Pinnatifidae C. K. Schneid.	"	21. Punctatae Loud.
" 3. Oxyacanthae Loud.	"	22. Macracanthae Loud.
" 4. Pentagynae C. K. Schneid.	"	23. Rotundifoliae Ettl.
" 5. Azaroli Loud.	"	24. Flavae Loud.
" 6. Microcarpae Loud	"	25. Intricatae Sarg.
" 7. Cordatae Beadle	"	26. Brainerdianae Ettl.
" 8. Parvifoliae Loud.	"	27. Dilatatae Sarg.
" 9. Trifoliae Beadle	"	28. Molles Sarg.
" 10. Bracteatae Sarg.	"	29. Coccineae Loud.
" 11. Aestivales Sarg.	"	30. Pruinosae Sarg.
" 12. Brevispinae Beadle	"	31. Silvicolae Beadle
" 13. Cuneatae (Rehd.) C. K. Schneid.	"	32. Tenuifoliae Sarg.
" 14. Jozanae Cin.		
" 15. Sanguineae C. K. Schneid.		
" 16. Douglasianii Ettl.		
" 17. Calpodendra (Kruckhe) Cin.		
" 18. Mexicanae Loud.		
" 19. Virides Sarg.		

У багатьох працях з дендрології для роду *Crataegus* наводиться велика кількість видів [9, 15, 16]. Як зазначають А. Rehder [15], W. Bean [9] та інші дослідники, тільки з території Північної Америки описано по-

над 1000 видів. За даними О.М. Полетика [4], рід включає 1250 видів, з яких 1125 є американськими. На думку Г. Krüssmann [11], в Європі та Азії зростає 90 видів і майже 800 – у Північній Америці. За даними С. Соколова і О. Связевої [6], до складу роду входить близько 1000 видів. Проте в останній час більшість американських ботаніків для флори Північної Америки визнає біля 100 видів, які багаті на форми та різновидності, добре розмножуються і займають певний ареал [10, 13]. Такі розбіжності відносно обсягу роду зумовлені тим, що в природі глоти легко схрещуються й утворюють між поліплоїдними формами велику кількість гібридів, які мають цілком або частково стерильний пилок. Такі рослини дуже часто продукують апогамне насіння і набувають вигляду одного з батьків, і тому часто приймаються ботаніками за нормальні види. За даними В.М. Гладкової [2], наявність апогамії у глодів було встановлено дослідженнями Standish (1916). У результаті аналізу пилку 171 виду він виявив у 35 видів фертильний пилок, а в інших – стерильний, який характерний для гібридів. На думку Ф.М. Русанова [5], який посилається на роботи Marie-Victorin (1946), поштовхом до гібридизації та видоутворення у глодів на північному сході Північної Америки, особливо в долині р. Св. Лаврентій, стало зростання у більш освітлених місцях внаслідок вирубування та розчищення лісів. Світлолюбні глоти через здатність до міжвидового запилення отримали перевагу в таких умовах, і деякі з них почали екстенсивно освоювати нові території й утворювати нові види.

Отже, *Crataegus* – дуже складний рід у систематичному відношенні. Його форми є гібридами, поліплоїдами, вторинними поліплоїдами та апоміктами. Аналізуючи основні морфологічні ознаки, покладені в основу виділення видів, Е. Palmer [14] вказує на труднощі визначення кольору пиляків у квітках через короткочасність цієї ознаки. Він звертає увагу на відносний характер таких ознак, як надсіченність та залозистість

листіків, часток чашечки, розмір квіток та напівзонтиків, плодів тощо, які часто зумовлені умовами існування.

На думку Р.Е. Циновскіса [8], забарвлення пиляків із систематичного погляду не має великого значення. Роль цієї ознаки дуже перебільшували С. Sargent, W.J. Bean, E. Palmer [9, 13, 16] відмічає, що у рослин, вироцених з насіння *C. crus-galli* (пиляки рожеві) в Арнольд-Арборетумі, були блідо-жовті пиляки, і тільки в одного вони виявилися рожевими.

Важливими діагностичними ознаками (на рівні секцій і видів), за якими легко відрізнити американські, європейські та азійські види глоду, є напрям головних бічних жилок листової пластинки і характер поверхні черевного боку кісточок. У більшості американських видів глоду бічні жилки закінчуються на верхівках лопатей або зубців, у євразійських та примітивних американських видів – у виїмках між лопатями. Гладенькі з черевного боку кісточки властиві більшості американських видів. Слабо або глибоко виїмчасті з черевного боку, ямчасті або кілюваті, стиснуті з боків, нерівномірно зморшкуваті кісточки характерні для азійських і деяких американських видів (*C. macracantha* Lodd., *C. × prunifolia* (Poir.) Pers., *C. douglasii* Lindl., *C. rivularis* Nutt.).

При визначенні окремих видів слід приділяти увагу таким діагностичним ознакам, як: квітки окремі чи зібрані в суцвіття, кількість тичинок, маточок, кісточок, форма листової пластинки та її основи, форма, забарвлення і консистенція плодів, опушення листків, пагонів, черешків та суцвіть, наявність або відсутність колючок, їхня форма та розміри, колір листків і річних пагонів тощо.

Отже, систематика роду *Crataegus* є досить складною, досі немає загально визнаної системи цього роду. Головними діагностичними ознаками при визначенні видів глоду є напрям головних бічних жилок листової пластинки і характер поверхні черевного боку кісточок.

1. Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. – М.; Л., 1933. – 545 с.
2. Гладкова В.Н. Кариологическое изучение родов *Crataegus* L. и *Cotoneaster* Medic. (Maloideae) в связи с их систематикой // Ботан. журн. – 1968. – 53, № 9. – С. 1263–1269.
3. Криштофович А.Н. Палеоботаника. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – 650 с.
4. Полетико О.М. Род 26. Боярышник – *Crataegus* L. // Деревья и кустарники СССР. – М.; Л.: Наука, 1954. – Т. 3. – С. 514–577.
5. Русанов Ф.Н. Интродуцированные боярышники Ботанического сада АН УзССР // Дендрология Узбекистана. – Ташкент: Фан, 1965. – С. 8–254.
6. Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных пород СССР. – М.; Л.: Наука, 1965. – 265 с.
7. Цвелев Н.Н. Род 38. Боярышник – *Crataegus* L. // Флора Восточной Европы. Покрытосеменные. Двудольные / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Изд-во С.-Петербургской гос. химико-фармацев. академии, 2001. – Т. 10. – С. 557–586.
8. Циновскис Р.Е. Боярышники Прибалтики. – Рига: Зинатне, 1971. – 380 с.
9. Bean W.J. Trees and shrubs hardy in the British Isles. – London: Ichn. Murray Albemarle st., 1950. – Vol. 1. – P. 531–552.
10. Kruschke E.P. Contributions of the taxonomy of *Crataegus*. – Milwaukee Public. Mus. Bot., 1965. – Vol. 3. – P. 1–273.
11. Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. – Berlin-Hamburg, 1960. – Band 1. – S. 366–373.
12. Palmer E.J. The *Crataegus* problem // Arnold Arboretum. – 1932. – No 13, 3. – P. 342–362.
13. Palmer E.J. *Crataegus* in the northeastern and central United States and adjacent Canada. – Brittonia, 1946. – Vol. 5. – P. 471–490.
14. Palmer E.J. *Crataegus* L. // H.A. Gleason. The New Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. – Lancaster Pa, 1952. – Vol. 2. – P. 338–375.
15. Rehder A. *Crataegus* // L.H. Bailey. Standard cyclopedia of horticulture. – London, 1917. – Vol. 2. – P. 878, 880–889.
16. Sargent C.S. Manual of the trees of North America. – New York: Dover, 1949. – Vol. 1, 2. – 910 p.

Рекомендувала до друку С.В. Клименко

В.Л. Рубис

Дендрологический парк "Александрия"
НАН Украины, Украина, г. Белая Церковь

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА
РОДА CRATAEGUS L.

Проанализированы существующие филогенетические системы рода *Crataegus* L. Выяснены причины, затрудняющие определение видов этого рода. Дана характеристика основных диагностических признаков видов рода *Crataegus*.

V.L. Rubis

Dendrological park *Alexandria*, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Bila Tserkva

PHILLOGENY AND TAXONOMY
OF GENUS CRATAEGUS L.

The known phillogenetic systems of genus *Crataegus* L. has been analysis. The causes of difficult determine of species of this genus are elucidated. The characteristic of the important diagnostic signs of species of genus *Crataegus* has been done.