

С.Н. Санников, И.В. Петрова, О.Е. Черепанова

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

**АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВЕРЕСКА
CALLUNA VULGARIS (L.) HULL.**



Введение

Одним из наиболее интересных «модельных» объектов для изучения филогенеза, путей расселения и феногенетической дифференциации популяций в процессе их адаптивной реакции на среду обитания может служить вид монотипического рода вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Экогеографические условия его обширного ареала весьма гетерогенны. Между тем это, по крайней мере, анатомо-морфологически – довольно однородный, казалось бы, «микроэволюционно спящий» вид, не подчиняющийся постулатам синтетической теории эволюции.

В обширной международной литературе по географии и экологии вереска обыкновенного отсутствует более или менее аргументированная гипотеза об анцестральном центре его происхождения, что во многом затрудняет разработку концепции и направлений изучения его филогеногеографии и таксономии. Эффективным подходом к решению проблемы, несомненно, была бы генеалогия, основанная на ДНК-анализе современных популяций и (или) фоссилий. По семейству *Ericaceae* уже имеются масштабные геносистематические исследования (Kron et al., 2002), отражающие филогенетические отношения и время возникновения таксонов, в том числе *Calluna vulgaris*. Анатомо-морфологический и ДНК-анализ 120 видов 8 подсемейств *Ericaceae* свидетельствует о том, что этот анцестральный вид появился в трибе *Ericaceae* ранее таких доминант вересковых пустошей Европы, как виды *Erica*, а также трибы *Empetreae* и родов *Vaccinium* и *Andromeda*.

Популяционно-генетические исследования *Calluna vulgaris*, начатые в последние десятилетия в Западной Европе (Rendel, Ennos, 2002) и России (Санников и др., 2013, 2014), пока еще недостаточны для выявления геногеографических связей, путей миграции и филогении его популяций в пределах ареала. В гляциальные фазы плейстоцена популяции *C. vulgaris* «ледниковой зоны» Северной Евразии регулярно вымирали. Таким образом, генетическая информация о структуре арктиотретических популяций вида, которые могли здесь возникнуть и развиваться, бесследно стерта. Тем не менее, в перспективе наиболее надежная информация о генеалогических связях и времени дифференциации анцестральных популяций *C. vulgaris* может быть получена по данным их молекулярно-генетического анализа, особенно в маргинальной южной «внеледниковой» части ареала. С этой целью наиболее эффективен системный геногеографический

подход – «вид в ареале», т. е. изучение генетической структуры, дифференциации и филогенетических связей популяций вида в пределах всего ареала (рис. 1), - реализуемый нами при поддержке РФФИ.

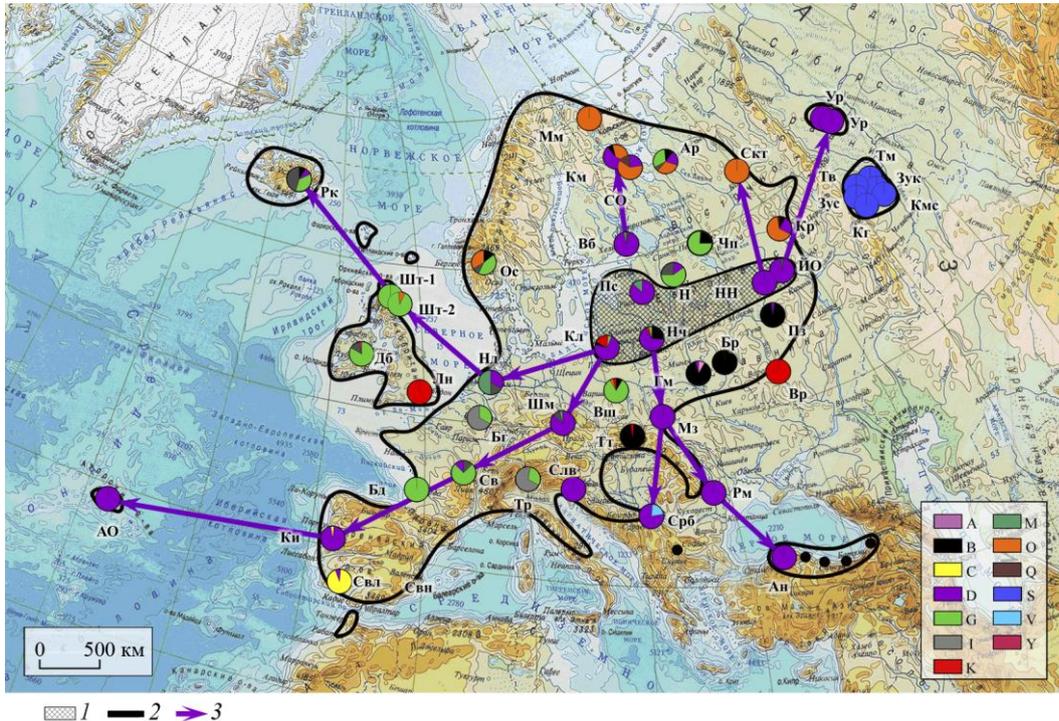


Рис. 1. Встречаемость гаплотипов хлоропластной ДНК вереска (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) в пределах его ареала.

1 – гипотетичный анцестральный регион происхождения *C. vulgaris*, 2 – границы современного ареала; 3 – основные пути расселения первичных популяций.

Аббревиатура условных названий локальных популяций: Ан – Анкара, АО – Азорские острова, Ар – Архангельск, Бг – Бельгия, Бд – Бордо, Бр – Брянск, Вб – Выборг, Вр – Воронеж, Вш – Варшава, Гм – Гомель, Дб – Дублин, Зус – Заводоуспенское, Зук – Заводоуковск, Йо – Йошкар-Ола, Кг – Курган, Ки – Коимбра, Кл – Калининград, Км – Кемь, Кмс – Комиссарово, Кр – Киров, Лн – Лондон, Мз – Мизунь, Мм – Мурманск, Нд – Нидерланды, Н – Великий Новгород, НН – Нижний Новгород, Нч – Нарочь, Ос – Осло, Пз – Пенза, Пс – Псков, Рк – Рейкьявик, Св – Северны, Свл – Севилья, Слв – Словения, СО – Соловецкие острова, Скт – Сыктывкар, Срб – Сербия, Тв – Тавда, Тм – Тюмень, Тр – Тренто, Тт – Татранска ломника, Ур – Урай, Чп – Череповец, Шм – Шумава, Шт-1 – Шотландия-1, Шт-2 – Шотландия-2.

На данном этапе попытки построения гипотезы о месте анцестрального происхождения и путях расселения вида *C. vulgaris* могут быть основаны, главным образом, лишь на общих во многом еще гипотетичных постулатах синтетической теории эволюции, данных палеогеографии, а также современной экогеографии его особей и популяций. В совокупности они позволяют очертить интегральную «экологическую нишу» вереска (Hutchinson, 1957) и по принципу актуализма, хотя бы в первом приближении, наметить наиболее вероятный гипотетичный регион возникновения и центр расселения его первичных анцестральных популяций. В этом и состоит цель настоящей работы.

Экологическая ниша вида *Calluna vulgaris*

Амплитуда факторов среды в пределах современного ареала и региональных эоареалов *C. vulgaris* достаточно отчетливо отражает его весьма обширную эволюционно выработавшуюся экогеографическую нишу. Она охватывает ландшафты от субтропиков Средиземноморья (Марокко, Иберия, Апеннины, Динары, Анатолия) до Субарктики (Исландия, Кольский п-ов) и от островов Северной Атлантики до засушливых

лесостепей юга Русской равнины и Притоболья (см. рис. 1). Судя по параметрам обилия, проективного покрытия, вегетативной, семенной продуктивности и возобновления ценопопуляций вереска (Bejerink, 1940; Gimingham, 1960, 1975; Горчаковский, 1962; Walter, 1968; Мишихина др., 2015), современный фитоценогеографический оптимум его ареала, по-видимому, находится где-то в Северо-Восточной Приатлантике (Шотландия, Северо-Германская низменность (рис. 2).



Рис. 2. Густые заросли вереска в нижнем ярусе антропогенно изреженного соснового леса (*Pinus sylvestris*) в Шотландии (фото Н.А. Корытина).

В целом, анализ и синтез палеогеографических и современных экологических факторов ареала и экоареала, анатомо-морфологических и экофизиологических особенностей *C. vulgaris* (реализованной «экологической ниши»), позволяет предположить, что, вероятно, по происхождению это, прежде всего, голарктический вид аркто-третичной вечнозеленой жестколистной субтропической флоры средиземноморского типа, вплоть до неогена резко изолированной от Восточной Палеарктики, Северной Америки и Африки.

В настоящее время это вид, в основном, бореальной (частью, борео-неморальной) флоры Северо-Западной Евразии, наиболее адаптированный к умеренно теплому (прохладному) и влажному, морскому, но в то же время и к периодически сухому и жаркому климату (Bejerink, 1940; Gimingham, 1960, 1975; Горчаковский, 1962; Walter, 1968). Во внутриконтинентальных сравнительно засушливых регионах Северной Евразии «эрикоидная» анатомо-морфологическая конституция листьев этого вида придает ему отчетливо выраженные свойства умеренного ксерофита (Gimingham, 1960, 1975; Горчаковский, 1962; Walter, 1968; Санников и др., 2013a, 2014; Cherepanova et al., 2015).

Например, по нашим многолетним наблюдениям в предлесостепи Притоболья, вереск на песчаных почвах под пологом сосняков бруснично-вересково-зеленомошных (рис. 3) вполне толерантен к летней атмосферной засухе продолжительностью до 30 и более дней. Однако, это возможно лишь при условии достаточной влажности почвы в его ризосфере (при неглубокой капиллярной кайме верховодки) и особенно повышенной влажности воздуха, наблюдаемой вблизи крупных водоемов и болот (Горчаковский, 1962; Петрова и др., 2009). Таким образом, по эдафо-климатоэкологической нише вид *Calluna vulgaris* – ксеромезофит.



Рис. 3. Вереск как доминант нижнего яруса в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном (на суховатых песчаных почвах) на крайнем востоке ареала в Припышминских борах подзоны предлесостепи Западной Сибири. Фото Ю.Д. Мишихиной.

В то же время вереск – умеренный гелиофит, так как рост его побегов, жизнеспособность и семеношение уменьшаются в несколько раз при снижении ФАР со 100% на открытом месте до 20% под затеняющим пологом (Gaudio et al., 2011; Санникова и др., 2012; Мишихина, 2016). При этом его теневое угнетение почти вдвое меньше, чем у гелиофильного подроста *Pinus sylvestris*, но больше, чем у сциофита *Pteridium*.

По отношению к почвенным факторам среды вереск – отчетливо выраженный олиготроф-кальциефоб (Lundegårdh, 1957; Gimingham, 1960, 1975), и, предпочтительно, псаммофит. Однако в условиях влажного горного субконтинентального климата Европы он встречается и на горных «хрящеватых» суглинках (Иберия, Апеннины), а также на заболоченных торфяных почвах (Шотландия, Прибалтика, Карпаты (рис. 4).

Рис. 4. *Calluna vulgaris*, доминирующий на кочках верхового болота в сосняке вересково-сфагновом в предгорьях Украинских Карпат («Мизуньское болото»). Фото Т.В. Парпана.



Рис. 4. *Calluna vulgaris*, доминирующий на кочках верхового болота в сосняке вересково-сфагновом в предгорьях Украинских Карпат («Мизуньское болото»). Фото Т.В. Парпана.

Важная экологическая особенность вереска в континентальных экорегионах Северной Евразии – его низкая толерантность (в частности, по сравнению с *Pinus sylvestris*) к гипотермии ризосферы (Lundegårdh, 1957), а тем более - к почвенной мерзлоте, т.е. эдафомезотермофильность. В Приатлантике, где мерзлота почв не развита, эдафогипотермия не лимитирует его жизненность, но на северо-востоке Европы и в Зауралье она, вероятно, главный фактор, определяющий границы ареала вереска, особенно на длительно сезонно мерзлотных торфяных почвах сфагновых болот.

Фитоценотический оптимум вереска, выявленный в типе леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный» на суховатых рыхлопесчаных почвах надпойменных террас рек Русской равнины и Притоболья Западной Сибири (Петрова и др., 2009; Мищикина и др., 2015), вполне отражает его предпочитаемую псаммофитную гемиксерофитно-олиготрофную экологическую нишу.

Филоценогенетически тесно ассоциируясь с сосновыми лесами на «суховатых» и «свежих» песчаных почвах (Firbas, 1952; Шиманюк, 1955; Горчаковский, 1962; Walter, 1968; Санников, 1974, 1992; Kaland, 1986; Faegri, 1989; Lang, 1994), аperiodически подверженных циклическим пожарам, вереск является ярко выраженным пирофитом. Он обильно возобновляется и плодоносит после пожаров и почти не выносит конкуренции видов подавляемого огнём борového мелкотравья (Gimingham, 1960, 1975; Whittaker, Gimingham, 1962; Петрова и др., 2009; Nilssen et al., 2002; Санников и др., 2014).

Описанная выше эвритопная экологическая ниша («экологический портрет») *C. vulgaris* позволяет в первом приближении, по принципу актуализма реконструировать общие черты филогеографических ландшафтов и ориентировочную локализацию гипотетических регионов происхождения и первичной микроэволюционной адаптации его анцестральных популяций. На основании обобщения данных палео- и современной экогеографии *Calluna vulgaris* (L.) Hull. (Вульф, 1944; Миров, 1967; Сеницын, 1967; Gimingham, 1975; Lomolino et al., 2006; Петрова и др., 2009, 2011; Санников и др., 2013, 2014, Мищикина и др., 2015) можно предположить, что этот голарктический вид впервые появился в одном из субконтинентальных экорегионов северо-западной части Северной Евразии или северо-востока Северной Америки. Наиболее вероятны следующие альтернативные версии гипотез об анцестральном центре происхождения вида *Calluna vulgaris* (L.) Hull. и путях формирования его ареала.

Гипотеза Западно-Палеарктического происхождения

Данные палеогеографии свидетельствуют о широких барьерах морской изоляции Западной Палеарктики от Северной Америки Атлантическим океаном, с одной стороны, и от Средней Сибири Западносибирско-Карским морем, с другой, еще с мелового периода (Lomolino et al., 2006; Беньямовский, 2007; Akhmetiev et al., 2012) в течение большей части палеогена. При этом до конца эоцена (около 40 млн лет ВР) флора и вся биота голарктических континентов Северного полушария были надежно изолированы бассейном Тетиса: в Палеарктике (Северной Евразии) – от Африки (Ефиопии) и Индии, а в Неарктике (Северной Америке) – от Неотропического континента (Южной Америки).

В Западной Палеарктике (на территории от Скандинавии до Урала) в первой половине эоцена (вплоть до 45–43 млн лет ВР) в общем господствовал теплый и гумидный муссонный тропический климат с влажным летом (Сеницын, 1967; Mai, 1994; Ахметьев, 2007). Между западным и восточным блоками Палеарктики циркулировали теплые (с температурой свыше 20°C) воды обширного пролива Тетис – Карское море (Беньямовский, 2007; Ахметьев, 2007), а тропик Рака находился на 20° севернее современного (Сеницын 1967). В эту эпоху в Палеарктике и даже на островах Шпицбергена

и Новой Земли доминировали (в зависимости от континентальности климата) различные по режиму влажности варианты гумидного тропического или субтропического климата и растительности (Mai, 1994; Ахметьев, 2007).

Позднее (42–37 млн лет ВР), после изоляции Западносибирского моря от Карского летневлажный жаркий муссонный климат сменился, по крайней мере на юго-востоке Западной Палеарктики, зимневлажным «средиземноморского типа» с сухим и жарким летом. Согласно климадиаграммам Г. Вальтера (Walter, 1968), для него характерна сезонная смена дождливой зимней (“winterregen”) погоды сухой и жаркой летней. Сезонная засушливость климата на общем фоне гумидности (и некоторого усиления континентальности) теплого субокеанического климата, возросшая в конце эоцена – начале неогена, способствовала эволюции растительности этих экорегионов в направлении усиления признаков ксероморфизма. К их числу относятся такие типичные для многих видов трибы *Ericaceae* адаптивные анатомо-морфологические признаки, как мелкие размеры клеток гиподермы и склероксероморфизм листьев с обилием мелких устьиц, погруженных в гиподерму, или углубления листьев («желобки»), защищенных трихомами и способных к частичному свертыванию во время засухи (Максимов, 1952; Lundegårdh, 1957; Walter, 1968; Cherepanova et al., 2015). В течение миллионов лет адаптации к летним засухам, неизбежно сопровождавшимся пожарами (Komarek, 1973; Санников, 1992; Agee, 1993; Санников и др., 2012), здесь формировалась вечнозеленая жестколистная ксеро- и пиропитная флора, сходная с современной флорой «верещатников» и «макквиса» Западного Средиземноморья.

Можно предположить, что именно в подобной среде еще в конце палеогена в популяциях распространенных здесь видов семейства *Ericaceae* (Ахметьев, 2007) в результате появления и отбора полезных мутаций и полиплоидии возникали генетически оригинальные особи, а затем и микропопуляции новых форм (“microspecies”). Они оказались более адаптированными к размножению, возобновлению и выживанию в условиях периодических колебаний гидротермического режима погоды и частых пожаров. В итоге многих поколений действия отбора и других факторов микроэволюции (Maug, 1963; Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Грант, 1991) постепенно формировались первичные достаточно жизненные и стабильно воспроизводящиеся популяции новых видов, в частности, *C. vulgaris*.

Высокий репродуктивный потенциал (Gimingham, 1960, 1975), способность к зоохории семян (Welch, 1985) и толерантность к экстремумам среды способствовали возобновлению, выживанию, широкому расселению и инвазии *C. vulgaris* в новые адаптивные зоны Палеарктики (рис. 5). Особенно успешно это могло происходить на олиготрофных песчаных аренах с незначительной конкуренцией трав на горях под пологом сосновых лесов, с которыми вереск как пиропит, по-видимому, был изначально тесно ассоциирован и коадаптирован.

Парадоксально существование и даже доминирование вереска в некоторых сообществах на островах Северной и Средней Атлантики, на расстоянии 950–1250 км от континентальной Европы (Исландия, Азорские острова). Можно предположить, что орнитохорное расселение вереска с Пиренейского полуострова на Азорские острова происходило по цепи островов вулканического происхождения (Жиров, 1964), ныне погруженных в океан (см. рис. 5). Гипотеза орнитохории как наиболее вероятного (если не единственного возможного) фактора распространения вереска между атлантическими островами (на расстоянии до 350–400 км) подтверждается его успешной постгляциальной реколонизацией из Шотландии в Исландию.

Ареал *C. vulgaris* в палеогене–миоцене, по-видимому, охватывал не только Северо-Восточную Приатлантику, но и другие регионы Северной Евразии с достаточно благоприятными климатическими, почвенными и фитоценоотическими условиями. Об этом свидетельствуют его реликтовые островные популяции в Притоболье Западной

Сибири, на севере Малой Азии, а также отдельные эндемичные местонахождения в Сибири, Центральном Казахстане и даже в Хакасии (Beijerinck, 1940; Gimmingham, 1960; Горчаковский, 1962). По крайней мере, в неогене вплоть до начала плейстоцена (1,8 млн лет ВР), т. е. в течение около 35 млн лет, по-видимому, не было существенных морских, горных и фитоценологических барьеров (Гончарова, Щерба, 1997; Беньямовский, 2007) для распространения вида *C. vulgaris* на восток Северной Евразии. Кроме того, через Карпаты и Балканы он проник в Малую Азию, расселившись по южному побережью Черного моря, где его маргинальные реликтовые поселения сохранились и поныне (см. рис 1).

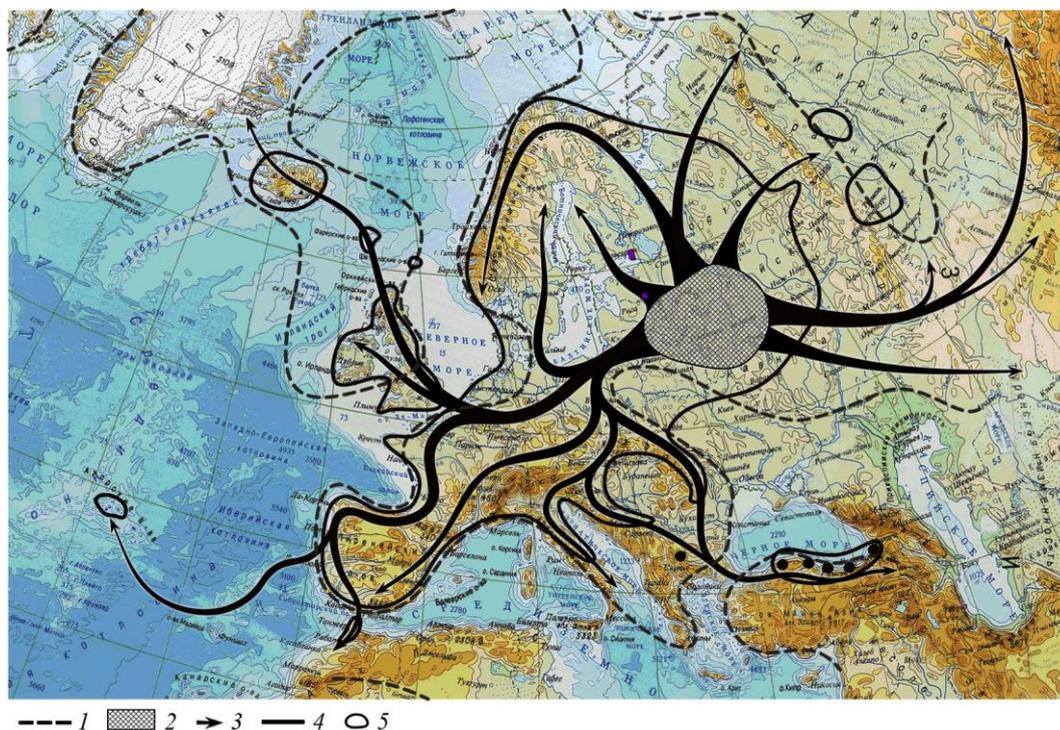


Рис. 5. Гипотеза Западно-Палеарктического центра происхождения и расселения популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull. 1 – ориентировочные границы морей в эоцене (по: Lomolino et al., 2006); 2 – гипотетичный регион происхождения анцестральных популяций *C. vulgaris*; 3 – вероятные пути расселения популяций *C. vulgaris*; 4 – границы современного ареала *C. vulgaris*; 5 – островные атлантические популяции *C. vulgaris*.

С другой стороны, вереск широко расселился и стал доминировать в ассоциациях с другими видами *Ericaceae* в климатически оптимальных для него местообитаниях под пологом сосновых и дубово-сосновых лесов или на открытых побережьях в «верещатниках» Восточной Приатлантики. Отсюда, главным образом, орнитохорно он мог через Британские, Фарерские острова и Исландию расселяться и в Гренландию. В среднем палеоцене это было возможно по сплошному массиву суши между Британскими островами и Гренландией (Lomolino et al., 2006; см. рис. 1). Кроме того, в течение почти всего третичного периода, за исключением нескольких миллионов лет в начале олигоцена (около 30 млн лет ВР), когда существовало Сарматское море Западного Паратетиса (Lomolino et al., 2006; Беньямовский, 2007; Ахметьев, 2007), было возможно расселение вереска и на юг, вплоть до Средиземного моря.

В плейстоцене в центральной и северо-восточной части Северной Евразии в связи со сплошным распространением мерзлотных и холодных почв популяции вереска были элиминированы в этих регионах. Они сохранились здесь лишь в отдельных реликтовых популяциях и в единичных местонахождениях на наиболее теплых инсоли-

рованных местообитаниях с глубоко протаивающими летом почвами (Казахский мелкосопочник, Хакасия и др.) (Горчаковский, 1962; Санников и др., 2013б).

В гляциальные фазы плейстоцена реколонизации вереска из Западной Европы в Зауралье, несомненно, препятствовали ледники Альп, Скандинавии и Русской возвышенности, особенно североуральский ледник. Его перигляциальная зона с мерзлотными почвами, исключая выживание эдафотермофильного вереска, достигала на юге широты 55–56° (Санников и др., 2013б). В это время поселения *S. vulgaris* в Притоболье оставались лишь на инсолированных песчаных почвах вершин увалов, где в межгляциальные фазы они сохранялись и от затопления флювиогляциальными водами Арало-Тургая и Тобола.

Главным фактором, лимитирующим современную границу ареала вереска на северо-востоке Русской равнины и севере Прииртышья Западной Сибири, по-видимому, является гипотермия корнеобитаемого слоя «холодных» здесь почв (Дадыкин, 1952; Норин, 1956; Тыртиков, 1975). Эта граница конгруэнтна по очертаниям с южной границей распространения почвенной мерзлоты, отступая к юго-западу от нее (на 150–250 км) в Зауралье, но несколько меньше на северо-востоке или даже совпадая с ней на севере Русской равнины. Вероятно, она находится в некоторой зоне термоэкотона, где суммы эффективных температур почвы в ризосфере вереска близки к минимуму для его выживания и роста.

С другой стороны, юго-восточная граница ареала вереска в лесостепях Русской равнины (Пенза) и на юге Притоболья Западной Сибири (Курган), вероятно, лимитируется дефицитом увлажнения атмосферы и почвы. В островных сосновых борах этих регионов вереск не встречается южнее изолинии средней годовой суммы осадков менее 400 мм, где гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова (1958) летом менее 0,9, а влажность песчаных почв близка к их наименьшей влагоемкости (4–5%) и, по-видимому, недостаточна для выживания вереска. В Средиземноморье (Иберия, Апеннины, Динарские Альпы) его маргинальные южные популяции также встречаются только в относительно лучше увлажняемых горных местообитаниях.

В общем, особенности палеогеографии, современного ареала, экоареала и экологии *Calluna vulgaris*, а также отсутствие его природных популяций в Северной Америке и Африке (за исключением крайнего северо-запада Марокко) позволяют предположить, что гипотетичный регион его происхождения расположен где-то в северо-западной части (массиве) Западно-Палеарктической области Голарктики, между Атлантикой и Карско-Туранским морем. Анцестральные популяции вереска могли возникнуть здесь в конце палеогена или начале неогена и адаптироваться в условиях субтропического теплого и влажного, но сезонно сухого и жаркого арктического климата одного из субконтинентальных регионов Западной Палеарктики. Вероятно, это происходило на северных побережьях Восточного Паратетиса с гумидным зимневлажным и умеренно жарким летнезасушливым климатом типа современного средиземноморского (Ахметьев, 2007). Наиболее вероятными регионом и ценотической средой происхождения и формирования первичных популяций вереска могли быть сосновые леса на песчаных аренах центральной и южной частей современной Русской равнины (от Полесья до Волги и Южного Урала). С конца олигоцена по мере исчезновения обширных морских барьеров вереск смог широко расселиться в регионах Сибири, Средиземноморья и на островах Северо-Восточной Атлантики (см. рис. 5).

Результаты масштабных систематизированных исследований геногеографии хлоропластной ДНК популяции *S. vulgaris*, проведенных нами (см. рис. 1) в пределах всего современного ареала вида, не противоречат гипотезе его происхождения в центре Русской Равнины. Именно здесь расположена компактная группа популяций вереска (от Прибалтики до Среднего Поволжья) с доминирующим во всем ареале, вероятно, анцестральным гаплотипом *D*. Отсюда по этому генетическому маркеру прослежива-

ются отчетливые пути распространения вереска на восток (Урай) и север Евразии (Кемь, Архангельск), в Малую Азию (Анкара), а также на Азорские острова и в Исландию. Эти направления, отражающие генетические связи современных популяций вереска с его плейстоценовыми рефугиумами, по-видимому, в общем соответствуют направлениям его гипотетичных анцестральных миграций (см. рис. 2). Однако, безусловно, необходима основательная верификация предлагаемой гипотезы Западно-Палеарктического происхождения *C. vulgaris*, путем количественного филогенетического анализа.

Альтернативные гипотезы

Кроме основной Западно-Палеарктической гипотезы анцестрального центра происхождения *C. vulgaris*, имеются некоторые палеоэкогеографические основания и для других, альтернативных.

Гипотеза Гренландского происхождения. На основании данных палео- и фитогеографии (Вульф, 1944; Сеницын, 1967; Mirov, 1967; Lomolino et al., 2005) можно предположить, что вид *Calluna vulgaris* (L.) Hull мог появиться еще в палеогене – начале неогена где-либо на северо-востоке континента Северной Америки, наиболее вероятно, в Гренландии. В эти эпохи здесь, так же, как и в Палеарктике, доминировали гумидный и теплый, но сезонно переменный и регионально неоднородный (в зависимости от континентальности и высоты местности) более или менее жаркий сухой субтропический климат и соответствующие типы растительности (Сеницын, 1967; Ахметьев, 2010).

Еще в среднем палеоцене (около 60 млн лет BP), когда Гренландия, Фарерские и Шетландские острова были монолитны с Британскими (Lomolino et al., 2006), здесь могли возникнуть и развиваться первичные популяции вереска. В течение десятков миллионов лет неогена они, постепенно адаптируясь к условиям местного климата и почв, беспрепятственно расселялись вплоть до юга Британских островов. Кроме того, в олигоцене (37–24 млн лет BP) и в начале миоцена (20–15 млн лет BP), вероятно, более или менее длительное время существовали сухопутные перешейки между Гренландией, Исландией и Британией. Вследствие тектонических и вулканических процессов на дне Атлантики они могли периодически возникать на месте современного шельфа и Фарерского донного порога (ныне глубиной всего около 250 м), а также между Британией и материком Палеарктики, например, в Нормандии (Mirov, 1967). При этом североатлантические популяции вереска гренландского происхождения распространялись на материк.

Исследования по экологии и биогеографии птиц, потребляющих побеги и семена вереска, в частности куропаток тундряной и белой (*Lagopus mitus*, *L. lagopus*), казарок черной и белошекой (*Branta leucopsis*, *B. bernicla*) и других видов, позволяют предположить вероятность орнитохории его семян (с экскрементами птиц) из Исландии на Фарерские острова и далее в Шотландию. Известно, что дальность ежегодных перелетов казарок и гусей по древним путям их миграции из Гренландии и Исландии к местам зимовки в Европе через Фарерские, Шетландские и Британские острова достигает нескольких сотен километров в сутки (Baker, 1978). Вероятность столь дальней орнитохории семян вереска подтверждается его реколонизацией в голоцене через всю Атлантику в Исландию (где он, по-видимому, полностью исчезал в гляциофазы плейстоцена), на расстояние до 400 км от Шотландии.

В плиоцене (5,8–1,8 млн лет BP) ширина пролива (Ла-Манш), разделявшего Британские острова с Европой, резко сократилась (Lomolino et al., 2006), а в гляциальные фазы плейстоцена он вообще исчезал, сменяясь песчаными маршами. После их промывания осадками вереск мог расселяться на западное побережье Палеарктики, а отсюда

как на ее север, в Скандинавию, так и на восток, в Северную Евразию, а также и на юг, в Северную Африку через Гибралтар.

Встречаемость природных (не интродуцированных европейскими переселенцами) популяций вереска на восточном побережье Атлантики Северной Америки – на о. Нью-Фаундленд, в окрестностях г. Бостон и т. д. – не доказана. Несомненно, она могла бы существенно подтвердить «гренландскую» гипотезу происхождения (Иберия, Апеннины, Динарские Альпы), но для этого, прежде всего, необходимы популяционно-генетические тесты.

Гипотеза марокканского происхождения. И, наконец, не следует полностью исключать еще одну, хотя и наименее вероятную, версию марокканского происхождения вереска, высказанную нами ранее (Санников и др., 2014). Популяции *C. vulgaris* встречаются на крайнем северо-западе Марокко и, возможно, на Канарских островах (Горчаковский, 1962), в 100–130 км к западу от Африки. Кроме того, как ни парадоксально, вереск в ассоциациях с зелеными и сфагновыми мхами произрастает на Азорских островах, в среднегорном поясе (Галанин, 2011), на расстоянии 1500 км от берегов Северной Америки и 1300 км от Африки. Здесь заросли вереска формируют целый пояс растительности на высоте свыше 2600 м, в условиях зимневлажного прохладного (около 10–12°C), летом сравнительно сухого и теплого (18–20°C) океанического климата.

Поэтому имеются некоторые основания предполагать, что его первичные популяции могли возникнуть и эволюционировать где-либо в условиях субокеанического, в общем, тропического гумидного, но сезонно жаркого и сухого климата побережий Атлантического океана в предгорьях Марокко или даже на островах смежной Атлантики.

В начале неогена в связи с экстремальным усилением засушливости климата и почв на широте Сахары, где тогда находился тропик Рака (Синицын, 1967), вереск, возможно, был вытеснен более ксерофитными видами на острова Макаронезии. Судя по его успешной постгляциальной трансатлантической реколонизации из Шотландии в Исландию (на расстояние около 400 км), вереск мог расселиться на острова Атлантики – Канарские и далее Азорские – орнитохорно. Можно предположить, что острова Макаронезии, приуроченные к мелководьям Атлантики, представляют собой остатки неогеновой суши «Атлантиды», погружившейся в океан (Жиров, 1964; Галанин, 2011). Кроме того, расселение вереска и других видов биоты могло происходить и по перешейкам суши между некоторыми островами, которые периодически возникали и исчезали вследствие тектонических колебаний и вулканических процессов на дне Атлантики (Жиров, 1964; Синицын, 1967; Lomolino et al., 2006; Галанин, 2011).

С другой стороны, первичные марокканские популяции вереска в неогене после уменьшения ширины Тетиса в миоцене могли орнитохорно или по периодически возникавшим перешейкам суши через Гибралтар расселяться в Европу, Северную Евразию и Малую Азию, а также на Британские и североатлантические острова.

Следует учесть, что марокканской гипотезе происхождения вереска, в отличие от «голарктических» гипотез, противоречат два антитезиса: 1) существование вплоть до миоцена мощного изоляционного барьера от Палеарктики – Тетиса и 2) крайне жаркий и гумидный палеоклимат тропической зоны Марокко, мало соответствующий экологической нише вида *C. vulgaris*.

Заключение

В итоге обобщения литературы по палеогеографии и результатов собственных исследований по географии и экологии вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) представляется наиболее вероятной гипотеза голарктического происхождения этого вида на континенте Западной Палеарктики. Можно предположить, что этот арктический вечнозеленый вид возник и сформировался еще в конце палеогена в условиях субконтинентального субтропического периодически влажного и сухого климата

средиземноморского типа где-либо на песчаных аренах северных побережий Тетиса. Вероятно, отсюда его популяции сухопутно или орнитохорно расселились в Западную и Восточную Евразию, на северо-запад Африки и острова Северной Атлантики. Менее вероятны альтернативные гипотезы об анцестральных центрах происхождения вереска в Гренландии и, тем более, в Марокко. Для проверки всех альтернативных гипотез необходим масштабный геногеографический и генеалогический анализ популяций *C. vulgaris* в пределах всего ареала вида.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03-899). Авторы выражают благодарность профессору Л. Пауле (Технологический университет, Зволен, Словакия) за предоставление серии образцов вереска из Европы, а также сотруднику Ботанического сада УрО РАН Е.В. Егорову за оформление рисунков.

Список литературы

Ахметьев М.А. Флора и климат палеоцена и эоцена центральной части Северной Евразии // Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. М.: МГУ, 2007. С. 137–151.

Беньямовский В.Н. Палеогеновые меридиональные пролиты Северной Евразии // Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. М.: МГУ, 2007. С. 80–118.

Вульф Е.В. Историческая география растений: История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.

Галанин А.В. Краткий очерк геологии и биогеографии Азорских островов. Владивосток, 2011 (электронный ресурс: <http://uchtoma.atlantida1.htm>).

Горчаковский П.Л. География, экология и история формирования ареала вереска // Ботан. журнал. 1962. Т. 47. № 9. С. 1244–1257.

Гончарова И.А., Щерба И.Г. Паратетис в конце раннего – среднем миоцене и его связи с окружающими бассейнами // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 102–107.

Дадыкин В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 227 с.

Жиров Н.Ф. Атлантида. Основные проблемы атлантологии. М.: Мысль, 1964. 431 с.

Максимов Н.А. Физиологические основы засухоустойчивости растений // Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1. С. 139–417.

Мицихина Ю.Д., Петрова И.В., Абдуллина Д.С. Градиенты климата и экоареал *Calluna vulgaris* (L.) Hull в сосновых лесах Русской равнины и Западной Сибири // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 225–230.

Мицихина Ю.Д. Эколого-географические особенности структуры ценопопуляций вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) в сосновых лесах Притоболья Западной Сибири и Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2016. 23 с.

Норин Б.Н. Особенности семенного возобновления древесных пород на полуострове Ямал // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 1. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 46–58.

Петрова И.В., Санников С.Н., Санникова Н.С., Шавнин С.А., Егоров Е.В., Абдуллина Д.С. Экогеографические особенности ценопопуляций вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири // Известия Оренбургского государственного аграрного университета, 2009. № 1 (21). С. 257–261.

Санников С.Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса // Экология. 1974. № 1. С. 5–12.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Санников С.Н., Петрова И.В., Полежаева М.А., Мицихина Ю.Д., Черепанова О.Е., Дымшакова О.С. Генетическая дивергенция восточно-европейских и притобольских популяций *Calluna vulgaris*(L.) Hull // Экология. 2013. № 2. С. 110–114.

Санников С.Н., Петрова И.В., Дымшакова О.С., Черепанова О.Е. Генетическая и фенотипическая дифференциация притобольских и европейских популяций *Calluna vulgaris*(L.) Hull // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1050–1058.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 270 с.

Санникова Н.С., Санников С.Н., Петрова И.В., Мицихина Ю.Д., Черепанова О.Е. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // Экология. 2012. № 6. С. 403–409.

Селянинов Г.Т. Принципы агроклиматического районирования СССР // Вопросы агроклиматического районирования СССР. М.: Изд-во МСХ СССР, 1958. С. 7-13.

Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Ленинград: Недра, 1967. 232 с.

Тыртыков А.П. Динамика растительного покрова и развитие мерзлотных форм рельефа. М.: Наука, 1979. 115 с.

Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 355 с.

Agee J.K. Fire ecology in Pacific Northwest forests. Washington, D.C.: Covelo, California: Island Press, 1993. 493 p.

Baker R.R. The evolutionary ecology of animal migration. London: Hodder and Soughton, 1978. 1012 p.

Beijerinck W. *Calluna*: a monograf on the Scottish heather // Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van de weten schappen. Amsterdam, 1940. Vol. 38. P. 1–80.

Cherepanova O.E., Petrova I.V., Mishchikhina Yu.D. Leaf morphology and anatomy in marginal populations of common heather, *Calluna vulgaris* (L.) Hull from West Siberia and Atlantic Europe // Scvorcovie. Russian Academy of Scienses. 2015. No. 2(1). P. 35–44.

Faegri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. 4th ed. Chichester, New York etc.: Wiley and Sons. 328 p.

Gaudio N., Belandier P., Dumas Y., Ginisty C. Growth and morphology of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia coerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability // Forest Ecology and Management, 2011. Vol. 261. No. 3. P. 489–498.

Gimingham C.H. Biological flora of British Isles: *Calluna* Salisb. A monotypic genus // J. Ecology. 1960. Vol. 48. No. 2. P. 455–483.

Gimingham C.H. Ecology of heathland. New York: Halsted Press, 1975. 334 p.

Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Arbor Symposium on Quantitative Biology, 1956. Vol. 22. P. 415–427.

Kaland P.E. The origin and management of Norwegian coastal heaths as reflected by pollen analysis // Behre K.E. (ed.) Antropogenic indicators in pollen diagrams. Balkema: Rotterdam, Boston. P. 19–36.

Komarek E.V. Ancient fires // Proc. Ann. Tall. Timbers Fire Ecol. Conf. (Fla.), 1973. Vol. 12. P. 219–241.

Kron K.A., Tudd W.S., Stevens P.F., D.M. Crayn, Anderberg A.A., Gadek P.A., Quinn C.T., Luteyn T.L. Philogenetic classification of *Ericaceae*: molecular and morphological evidence // Botanical rewiev. 2002. Vol. 68. No. 3. P. 335–423.

Lang G. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas: Methoden und Ergebnisse. Jena; Stutgard; N.Y., 1994. 462 S.

Lomolino M.V., Riddle B.R., Brown J.H. Biogeography. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers, 2006. 846 p.

Lundegårdh H. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: Gustav Fischer Verl., 1957. 584 S.

Mai D.H. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Berlin : Gustav Fischer Verlag, 1994. 670 S.

Nilsen L.S., Johansen L., Velle L.G. Early stages of *Calluna vulgaris* regeneration after burning of coastal heath in Central Norway // Applied Vegetation Science. 2005. Vol. 8. P. 57–64.

Walter H. Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. 2: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: Fischer, 1968. 1005 S.

Welch D. Studies in the grazing of heather moorland in north-east Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung // J. of Appl. Ecol. 1985. Vol. 22. P. 461–472.

Рецензент статьи: доктор биологических наук, заместитель директора Ботанического сада УрО РАН В.И. Пономарёв.