С.Л. МОСЯКІН [1], Л.Г. БЕЗУСЬКО [1], А.С. МОСЯКІН [2]

[1] Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
flora@ln.ua
[2] Національний університет «Києво-Могилянська Академія»
вул. Г. Сковороди, 2, Київ, 04070, Україна

РЕЛІКТИ, РЕФУГІУМИ ТА МІГРАЦІЙНІ ШЛЯХИ РОСЛИН ЄВРОПИ У ПЛЕЙСТОЦЕНІ–ГОЛОЦЕНІ: КОРОТКИЙ ОГЛЯД ФІЛОГЕОГРАФІЧНИХ СВІДЧЕНЬ

Ключові слова: біогеографія, філогеографія, голоцен, плейстоцен, релікти, рефугіуми, антигляціалізм, палеоботаніка, палеопалінологія

Вступ

У попередній статті [12] ми розглянули деякі методи та підходи нового напрямку досліджень — філогеографії та його роль у загальній реконструкції історії рослинного світу Європи. У даній статті ми на конкретних прикладах детальніше обговорюємо результати філогеографічних досліджень, зокрема проблеми плейстоценових реліктів, рефугіумів та голоценових міграційних шляхів рослин Європи.

Гляціалізм та антигляціалізм в українській географії рослин

Палеоботанічні дані, у тому числі й палеопалінологічні, надають безпосередні свідчення з історії рослинного покриву певної території. Історико-фітогеографічні реконструкції мають базуватися не тільки на актуоботанічних даних, а й на відомостях палеобіології, палеогеографії, геології та інших історичних наук про Землю і життя на ній або ж принаймні ці реконструкції не повинні суперечити таким даним. Незважаючи на беззаперечне домінування гляціалістської парадигми у сучасній науці [1, 2, 6, 9, 65, 69 та ін.], однією з особливостей української палеобіології та історичної географії рослин була певна прихильність декількох провідних дослідників до антигляціалістських поглядів [8, 10, 11, 13, 14]. Одним з наслідків цього стало визнання існування численних доплейстоценових (третинних) реліктів навіть на тих територіях, які в певні епохи плейстоцену вкривалися континентальними льодовиками. Існування сучасних ендемічних видів на таких територіях пояснювалося або виживанням *in situ* на вільних від льоду ділянках, або ж відкидалася сама ідея про континентальні льодовикові покриви у плейстоцені. Альтернативні пояснення залучають різні сценарії швидкого розселення (поступового або стрибкоподібного), активної колонізації рослинами звільнених від льодовиків територій та швидкого формування або відновлення рос-

© С.Л. МОСЯКІН, Л.Г. БЕЗУСЬКО, А.С. МОСЯКІН, 2005

линних угруповань. Механізми таких розселень донедавна лишалися не зовсім зрозумілими і доволі суперечливими, що давало аргументи на користь антигляціалістських уявлень. Проте зараз з'явилося багато нових даних про закономірності та випадковості розселення рослин на далекі відстані та про роль такого розселення у формуванні сучасної біогеографічної мозаїки [18, 44, 47 та ін.].

Критика антигляціалістських поглядів у ботанічній географії міститься у багатьох публікаціях [3—5, 7 та ін.]. Проте сучасні філогеографічні та палеоботанічні дані примушують з обережністю ставитися до крайніх гляціалістських поглядів (на зразок уявлень Г.Е. Гроссета), оскільки реальність, очевидно, була набагато складнішою. Розглянемо деякі ключові питання історичної біогеографії рослинного покриву Європи у пізньому квартері та відповіді на ці питання, що випливають з результатів філогеографічних досліджень.

Проблема виживання рослин в арктичних та гірських регіонах Європи: збереження *in situ* або повторне заселення?

Проблема ймовірного виживання рослин у переважно гляціальних областях під час плейстоценових зледенінь здавна цікавила дослідників історії флори і рослинності Євразії та Північної Америки. Особливу увагу привертали явища ендемізму і диз'юнктивного поширення арктичних, арктоальпійських та бореальних видів рослин і тварин. Різноманітні погляди та концепції стосовно даної проблеми можна умовно згрупувати у дві широкі категорії: 1) концепція виживання видів рослин і тварин на порівняно невеликих, вільних від льодовиків ділянках серед гляціальних щитів або на їх периферії («гіпотеза нунатаків», або виживання *in situ*) та 2) концепція майже тотального знищення біоти у гляціальних і перигляціальних областях і післяльодовикового заселення цих територій з південніших рефугіумів, що супроводжувалося у деяких групах диференціацією молодих ендемічних та субендемічних рас (так звана гіпотеза «*tabula rasa*», або розвитку з «чистого аркуша»). Нещодавно опубліковано грунтовний огляд історії розвитку та боротьби цих концепцій [17] та інші цінні праці [46, 61, 62].

Після тріумфу льодовикової теорії наприкінці XIX — початку XX століть плейстоценові зледеніння досить часто розглядалися як раптові катастрофічні явища, що тотально знищували або докорінно змінювали рослинність не лише у гляціальних областях, а й на значній відстані від них. Відповідно, у палеоботанічних, палеозоологічних та палеогеографічних дослідженнях домінувала гіпотеза «*tabula rasa*». Але вже у 1960-х рр. більшість дослідників погоджувалася з тим, що без визнання виживання *in situ* неможливо пояснити фітогеографічні та флористичні особливості арктичної біоти. Але й концепція тотального вимирання біоти у гляціальних та перигляціальних областях періодично переживала сплески популярності.

Проте сучасні філогеографічні дослідження засвідчують, що істина десь посередині. Зараз доведено, що окремі вільні від льодовикових покривів

території існували під час максимуму останнього зледеніння на периферії та навіть серед льодовиків. Вони являли собою окремі гірські масиви та плоскогір'я (переважно у Гренландії та Канаді), невеликі гірські пасма або окремі гори (класичні нунатаки у Фенноскандії, Ісландії, Шотландії, Гренландії та навіть на Шпіцбергені) й окремі вільні від води прильодовикові ділянки континентального шельфу біля узбереж Північної Америки та Європи [17].

Проте детальні палеоботанічні дослідження, проведені на деяких з цих територій, не виявили свідчень безперервного існування різноманітної рослинності протягом плейстоцену. Молекулярні філогеографічні дані вказують на певну ймовірність виживання тут лише порівняно невеликої кількості (десятків або, щонайбільше, близько сотні) видів покритонасінних витривалих та пристосованих до арктичних умов, що приблизно відповідає дуже збідненому кількісному складу флори судинних рослин таких високоширотних регіонів, як північ Гренландії, арктичні острови Канади, Шпіцберген, Нова Земля тощо. Таким чином, на сучасному рівні знань немає підстав вести мову про збереження різноманітної термофільної флори або лісової рослинності у гляціальних чи навіть перигляціальних континентальних областях Європи. Проте проблема виживання аркто-альпійських трав'янистих і навіть деяких деревних рослин у гірських регіонах Середньої та Південної Європи виявилася складнішою.

Проблеми сучасного поширення, міграцій та походження альпійських та інших гірських рослин Європи здавна привертали увагу фітогеографів, систематиків і палеоботаніків. Філогеографічні дослідження європейських гірських рослин дозволили з'ясувати багато спірних питань і знайти реальні гірські та рівнинні плейстоценові рефугіуми багатьох видів. Водночас не вдалося встановити якусь універсальну історично-фітогеографічну модель, яка б спрацьовувала для усіх видів, але було ідентифіковано декілька специфічних закономірностей та моделей.

Альпійські чи приальпійські гляціальні рефугіуми виявлені методами філогеографії для *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin [60], *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe [57], *Saxifraga oppositifolia* L. [37], *S. paniculata* Mill. [56], *Rumex nivalis* Hegetschw. [58], *Saponaria pumila* (St. Lag.) Janchen [67] та багатьох інших видів (див. огляди [20, 21, 39, 43, 59, 61, 66, 68] та ін.). Для різних гірських видів постулюються різні сценарії виживання на вільних від льодовиків гірських пасмах та вершинах («нунатаках»), прилеглих передгірних чи рівнинних територіях або ж міграції з південніших рефугіумів, зокрема з середземноморських [30, 68].

Філогеографічні дослідження деревних рослин Європи

Дослідження історії фаз скорочення ареалів та розселення деревних рослин в Європі у плейстоцені — голоцені мають велике значення для реконструкції характеру рослинного покриву. Саме тому варті уваги численні філогеографічні дослідження європейських деревних рослин [30, 31—36, 43, 45, 52 та

ін.], які можуть суттєво доповнити наявні палеопалінологічні та палеоботанічні відомості або навіть забезпечити їх нову інтерпретацію.

Цікаві філогеографічні дані були отримані під час вивчення видів *Quercus* L., зокрема *Q. robur* L. та *Q. petraea* Liebl. Завдяки численним та детальним дослідженням [15, 16, 21, 22, 25, 26, 38, 53—55] європейські представники роду стали, очевидно, найдетальніше вивченою у філогеографічному відношенні групою європейської флори. Зокрема, дослідження розподілу гаплотипів хлоропластної ДНК скандинавських популяцій *Q. robur* та *Q. petraea* з Данії, Норвегії, Швеції та Фінляндії [26, 38] показало досить високий поліморфізм за цими ознаками та наявність декількох зон контакту між гаплотипами, що свідчить про географічно та хронологічно відмінні міграційні шляхи предків цих популяцій на північ Європи.

Рід *Fagus* L. вважається важливим показником кліматичних змін у плейстоцені та голоцені [23, 24, 28]. Внаслідок широкої мінливості у популяціях *F. sylvatica* L. s. l. описано декілька окремих видів або підвидів з території південно-східної Європи та прилеглих регіонів Азії (*F. orientalis* Lipsky = *F. sylvatica* subsp. *orientalis* (Lipsky) Greuter & Burdet; *F. moesiaca* (Malý) Czeczott = *F. sylvatica* subsp. *moesiaca* (Malý) Hjelm.; *F.* × *taurica* Popl. = ? *F. orientalis* × *F. sylvatica* тощо). Філогенетичні дослідження із застосуванням аналізу ITS-регіону ядерної ДНК показали, що морфологічні та молекулярні ознаки географічних рас широко перекриваються, а тому автори схильні визнавати в Європі лише один поліморфний вид [24]. Найвища різноманітність за морфологічними та молекулярними ознаками відзначена у Малій Азії, оскільки популяції бука тут не зазнали значного впливу плейстоценових зледенінь.

Д. Гріве та Р. Пті (D. Grivet, R.J. Petit) [29] дослідили 36 європейських популяцій *Carpinus betulus* L. та 5 популяцій *C. orientalis* Mill. з використанням трьох типів маркерів хлоропластної ДНК (PCR-RFLP, мікросателіти та послідовності окремих фрагментів ДНК). Серед результатів роботи заслуговує на увагу визначення двох гаплотипів, характерних лише для *C. orientalis*, що, очевидно, є підтвердженням практичної відсутності сучасної міжвидової гібридизації. Аналіз та узагальнення філогеографічних та палеопалінологічних даних свідчать про те, що під час останнього зледеніння граб у Європі зберігся лише у південних рефугіумах на території південної Італії та Балкан, звідки й відбулася голоценова реколонізація у північному та східному напрямках.

А. Пальме (A.E. Palmé) [48] досліджувала еволюційну історію та варіабельність хлоропластної ДНК декількох європейських видів *Betula* L., *Corylus* L. та *Salix* L. й отримала цікаві дані відносно особливостей постплейстоценової реколонізації та ролі гібридизації у формуванні сучасної філогеографічної структури *Corylus avellana* L. [50], *Betula pendula* Roth [49] та *Salix caprea* L. Виявилося, що в голоцені кожний вид мав власну історію та картину розселення. Генетична структура популяцій *C. avellana* подібна до такої багатьох європейських термофільних лісових деревних рослин. Післяльодо-

викова колонізація більшої частини Європи ліщиною відбувалася переважно за рахунок рослин з рефугіуму на півдні Франції (очевидно, біля Піренеїв), а Балкани та Апеннінський півострів були заселені рослинами з південно-східного рефугіуму. Філогеографічна структура популяцій *B. pendula* та *S. caprea* не відповідає гіпотезі про плейстоценове виживання цих видів виключно у південних гірських рефугіумах. Отже, слід вважати, що окремі популяції *B. pendula* та *S. caprea* пережили останнє зледеніння у більш помірних широтах, у тому числі й у Центральній Європі, а популяції з «класичних» південних рефугіумів (Кавказ, Балкани тощо) відігравали у голоценовому розселенні лише незначну роль.

За палеоботанічними даними було ідентифіковано чотири льодовикових рефугіуми *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., а філогеографічні дослідження [40] не просто підтвердили ці дані, але й на основі аналізу поширення 13-ти виявлених гаплотипів довели, що більша частина території Центральної та Східної Європи була колонізована вільхою саме з рефугіуму, розташованого у Карпатах.

Ці та інші дані вказують на високу ймовірність виживання бореальних та почасти неморальних (але не виразно термофільних!) видів деревних рослин у «криптичних» рефугіумах на європейських рівнинах та височинах, на північ від постульованих «класичних» рефугіумів [62].

На прикладі 22 видів деревних та чагарникових рослин Європи (зокрема, представників родів *Acer* L., *Alnus* L., *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus* L., *Hedera* L., *Populus* L., *Quercus*, *Salix*, *Sorbus* L., *Tilia* L., *Ulmus* L.) було показано [51, 70], що варіабельність їхньої хлоропластної ДНК у південних льодовикових рефугіумах є значно нижчою, ніж на північніших помірноширотних територіях. Тобто гляціальні рефугіуми європейських деревних рослин є осередками збереження анцестральних генотипів, але генетично найрізноманітніші популяції цих видів сформувалися саме під час спрямованої на північ постгляціальної колонізації, коли відбувалося змішування та почасти схрещування різних генетичних ліній.

Дуже важливо, що філогеографічні дані та висновки на прикладі багатьох видів деревних рослин можуть бути критично перевірені за допомогою модифікованих і вдосконалених палеопалінологічних методів та підходів, як це було зроблено на прикладі *Castanea sativa* Mill. [42], *Quercus* spp. [16, 53 та ін.] та багатьох інших видів.

Постгляціальні міграційні шляхи рослин у Європі

Накопичення великих масивів філогеографічних даних стосовно європейських рослин і тварин дозволило, незважаючи на всю різноманітність виявлених патернів та їхніх інтерпретацій, виділити декілька типових моделей виживання у рефугіумах та подальшої реколонізації Європи після відступу льодовиків. Зокрема, для виявлення ймовірних загальних філогеографічних моделей в Європі порівнювалися філогеографічні особливості 10 добре вив-

чених у цьому відношенні модельних таксонів з різних груп [63, 64]: чотирьох груп ссавців (бурий ведмідь, землерийки родів *Sorex* spp. та *Crocidura* spp., гризун *Arvicola* spp.), однієї групи амфібій (тритони *Triturus* spp.), одного виду комах [коник *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt)] та чотирьох груп рослин (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Fagus sylvatica*, *Quercus* spp.).

Найважливіші висновки, отримані на основі цих та інших філогеографічних даних, можна звести до кількох положень.

1. Підтверджується існування на території Європи трьох головних плейстоценових рефугіумів термофільної або помірно термофільної флори на Іберійському, Апеннінському та Балканському півостровах. Роль того чи іншого рефугіуму у виживанні різних видів або груп рослин чи тварин може значно відрізнятися.

2. Основна колонізація північніших території Європи відбувалася переважно з Іберійського та/або Балканського рефугіумів. Колонізація з Італії значно ускладнювалася через наявність Альпійського бар'єра, котрий перешкоджав вільному розселенню рослин і тварин наприкінці плейстоцену — початку голоцену. Піренейська гірська система, розташована північніше Іберійського півострова, також до певної міри перешкоджала розселенню деяких видів, але значно менше, ніж Альпи.

3. На території Європи можна виділити декілька зон контакту між генетично відмінними популяціями (у тому числі різними гаплотипами), які зустрілися тут у процесі постльодовикового розселення після ізоляції в різних рефугіумах. Здебільшого у цих зонах відбувається й гібридизація між генетично відмінними внутрішньовидовими лініями, які набули таких відмін під час відступу до рефугіумів та виживання на захищених від льодовикового впливу територіях. В англомовній літературі такі зони контакту називають «suture zones» (*«suture»* у буквальному перекладі означає *«шов, з'єднання»*). В Європі можна умовно виділити принаймні чотири основні зони контакту.

Альпійська зона контакту. У багатьох випадках Альпи розділяють (філо-)генетичні лінії, що збереглися в Італії, та північніші лінії, котрі здебільшого колонізували Європу на північ від Альп з Іберійського чи Балканського рефугіумів або ж з менших за розмірами «притулків» помірно термофільних рослин.

Середньоєвропейська зона контакту. Для більшості досліджених видів вона розташована майже біля кордонів Франції та Німеччини: як фізико-географічні орієнтири здебільшого можуть розглядатися Арденни, Вогези або ж долини Рейну та деяких інших річок, проте для певних видів зона контакту проходить і рівнинними територіями без якихось особливих фізичних бар'єрів. Саме ця обставина зумовлює нечітку локалізацію даної зони: для різних видів організмів вона «блукає» майже від Піренеїв до Центрально-Східної Європи. Здебільшого Середньоєвропейська зона є смугою контакту колоністів з піренейського та балканського рефугіумів.

Піренейська зона контакту. Численні приклади рослин, для яких Піренеї або прилеглі до них території є «зоною зустрічі» двох міграційних потоків (піренейського та розташованих далі на схід), наведені в оглядовій праці П. Варгаса (P. Vargas) [68].

Скандинавська зона контакту. Для більшості видів, які демонструють відповідну філогеографічну модель, вона переважно поперечно розташовується на території Швеції та Норвегії від Північного до Балтійського морів. Така особливість поширення генетично відмінних ліній у Скандинавії свідчить про те, що деякі види колонізували Фенноскандію у голоцені принаймні з двох напрямків — з півдня або південного заходу та з півночі чи північного сходу. Цікаво, що саме цю модель розселення демонструють такі різні організми, як дуб (*Quercus robur*) та бурий ведмідь (*Ursus arctos* L.) [63, 64], а також досить численні інші види.

Без сумніву, в Європі можна знайти і виділити й інші постплейстоценові контактні зони. Зокрема, дуже ймовірно, вони існують також в Україні, але відомості про них відсутні з очевидних причин — територія нашої країни у філогеографічному плані поки що є практично білою плямою у центрі Європи. Звичайно ж, десь мають існувати зони контактів між мігрантами з кавказького та балканського, кавказького та південноуральського або ж інших рефугіумів. Принаймні для багатьох видів такі зони контакту мають знаходитися на території України і можуть бути приурочені до різних фізико-географічних рис рельєфу; наприклад, до долини Дніпра або долин інших великих річок, Донецького кряжу, Волино-Поділля тощо. На окремий розгляд та детальне вивчення заслуговує проблема існування у плейстоцені кримського рефугіуму термофільної флори. Філогеографічні дані на підтвердження цієї думки поки що майже відсутні, за винятком деяких непрямих свідчень.

На багатьох згаданих вище прикладах філогеографічних досліджень європейських рослин було показано, що міграції з південніших рефугіумів ускладнювалися чи взагалі унеможливлювалися, якщо на північ від них існували реліктові популяції того самого виду (або ж близьких видів). Це вказує на загальну екологічну та біогеографічну закономірність — міграція популяцій певного виду на певну територію ускладнена або неможлива саме тоді, коли відповідна екологічна ніша (або ніші) на цій території вже зайнята місцевими популяціями того самого або близького виду. Як ми бачимо на інших прикладах (зокрема, деревних рослин), з цієї причини роль популяцій з деяких середземноморських, малоазійських та кавказьких рефугіумів у післяльодовиковому заселенні рівнинної частини Європи була незначною саме тоді, коли популяції цих же видів збереглися у пізньому плейстоцені на північ від основних південних рефугіумів.

На жаль, поки що слабодослідженими у філогеографічному плані лишаються представники флори степової зони Євразії, а тому філогеографічні свідчення про складну плейстоценову та голоценову історію флори і рослинності степового південного сходу Європи зараз майже відсутні. Варто згада-

ти недавню статтю, присвячену філогеографії *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotzky (*Brassicaceae*) [27]. Даний вид є типовим для степової зони Євразії; його ареал простягається від Східної України до Центральної Азії з окремими осередками на північ до Якутії та на схід до Охотського регіону. Філогеографічне дослідження проведене на основі молекулярних маркерів ядерної ДНК (спейсери ITS1 та ITS2) та хлоропластної ДНК (спейсерний регіон *trn*L–*trn*F). Обидві групи молекулярних маркерів засвідчили розділення популяцій виду на західну групу (популяції західного фрагмента ареалу майже до 70 ° східної довготи), перехідну, ймовірно гібридну групу (північ Казахстану та південь Західного Сибіру) та східну групу (Монголія, Східний Сибір та Далекий Схід). Євразійські ареали багатьох степових рослин, поширених у степовій зоні Євразії, перериваються або принаймні значно звужуються саме на території Західного Сибіру та Казахстану. Філогеографічні дослідження *C. aprica* вперше дозволяють коректно інтерпретувати такі фітогеографічні закономірності з історичних позицій. Безперечно, степова зона Євразії у пізньому пліоцені та плейстоцені зазнавала значних кліматичних, ландшафтних та інших змін відповідно до чергування льодовикових, міжльодовикових та інтерстадіальних фаз. Крім того, довготне розділення суцільного степового поясу могло відбуватися під час трансгресій Каспійського моря у пізньому пліоцені — плейстоцені. Ці та деякі інші події значно вплинули на формування степової зони та призвели до диз'юнкції ареалів багатьох видів степових рослин. У світлі цих даних плейстоценове виживання *in situ* реліктових популяцій степових видів на певних територіях сучасної степової зони (зокрема, й України) зовсім не видається фантастичним. Такі види могли вижити у складі мозаїчних рослинних угруповань «вимерлих» ландшафтів і типів рослинності («тундростеп», холодні степи). Більше того, ці дані свідчать на користь думки про доплейстоценовий вік «ядра» степової флори Євразії.

Варто також зауважити, що проблематичним залишається питання про масштаби генетичного впливу плейстоценових зледенінь не тільки на генетичну структуру видів рослин, а й навіть на сам процес видоутворення [19, 31, 33, 34, 41, 43, 70, 71], що також досі не дозволяє повною мірою оцінити можливий макроеволюційний вплив подій плейстоцену та голоцену на рослини Європи.

Деякі висновки

Філогеографічні дослідження довели свою цінність як потужного інструменту для реконструкції історії формування сучасної біогеографічної мозаїки. Зокрема, фітогеографічні дані виявилися надзвичайно корисними для прояснення деяких спірних питань історичної біогеографії на теренах Європи, особливо подій плейстоцену та голоцену. Але було б наївним сподіватися на магічне виявлення декількох універсальних філогеографічних моделей чи «патернів», які б охопили та пояснили всі історичні особливості поширення та внутрішньовидової структури рослин і тварин Європи. Багато видів рослин, які є

ключовими для розуміння подій плейстоцену та голоцену в Європі, поки що не були піддані філогеографічному аналізу. З цих причин до складання усіх клаптиків повної плейстоценово—голоценової біогеографічної мозаїки Європи поки ще далеко, хоча певні захоплюючі фрагменти загальної картини вже прояснилися.

Зазначимо, що основний масив філогеографічних даних стосовно плейстоценової та голоценової історії європейської біоти в основному не суперечить традиційним гляціалістським поглядам на події минулого, хоча й доповнює ці погляди та концепції новими, часто несподіваними, надзвичайно цікавими рисами, аспектами та штрихами. Разом з тим філогеографія не лишає каменя на камені від у чомусь красивих, романтичних, але хибних антигляціалістських уявлень. Наступним важливим кроком має стати не тільки проведення філогеографічних досліджень рослин на території України, а й критичний аналіз отриманих даних на основі їх узгодження з наявними палеоботанічними свідченнями.

1. *Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене. — М.: Наука, 1973. — 232 с.
2. *Гричук В.П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. — М.: Наука, 1989. — 183 с.
3. *Гроссет Г.Э.* Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1962. — **67**, вып. 3. — С. 94—109.
4. *Гроссет Г.Э.* Антигляциализм в ботанической географии // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1966. — **71**, вып. 2. — С. 147—158.
5. *Гроссет Г.Э.* Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы, и возраст реликтов этой формации // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1971. — **76**, вып. 1. — С. 18—36.
6. *Долуханов П.М.* История средиземных морей. — М.: Наука, 1988. — 144 с.
7. *Еленевский А.Г., Радыгина В.И.* О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 2002. — **107**, вып. 3. — С. 39—49.
8. *Заверуха Б.В.* Флора Волыно-Подолии и ее генезис. — Киев: Наук. думка, 1985. — 192 с.
9. *Имбри Д., Имбри К.П.* Тайны ледниковых эпох. Полтора века в поисках разгадки. Пер. с англ. — М.: Прогресс, 1988. — 264 с.
10. *Клоков М. В.* Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Мат-лы по ист. флоры и растит. СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — Вып. 4. — С. 376—406.
11. *Клоков М. В.* Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона) // Нов. системат. высш. и низш. раст., 1979. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 90—150.
12. *Мосякін С.Л., Мосякін А.С., Безусько Л.Г.* Роль філогеографічних методів і підходів у сучасних реконструкціях історії рослинного світу Європи // Укр. ботан. журн. — 2005. — **62**, № 5. — С. 624—631.
13. *Пидопличко И. Г.* О ледниковом периоде. — Киев: Изд-во АН УССР, 1946—1956. — Вып. 1—4. (1946, вып. 1, 1951, вып. 2, 1954, вып. 3; 1956, вып. 4.).
14. *Удра И. Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. — Киев: Наук. думка, 1988. — 200 с.

15. *Bordács S., Popescu F., Slade D. et al.* Chloroplast DNA variation of white oaks in northern Balkans and in the Carpathian Basin // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 197—209.
16. *Brewer S., Cheddadi R., de Beaulieu J.L. et al.* The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 27—48.
17. *Brochmann C., Gabrielsen T.M., Nordal I. et al.* Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. — 2003. — **52**. — P. 417—450.
18. *Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E.* Long-distance dispersal in plant populations // Amer. J. Bot. — 2000. — **87**. — P. 1217—1227.
19. *Comes H.P., Kadereit J.W.* The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution // Trends in Plant Science. — 1998. — **3**. — P. 432—438.
20. *Comes H.P., Kadereit J.W.* Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System // Taxon. — 2003. — **52**. — P. 451—462.
21. *Csaikl U.M., Burg K., Fineschi S. et al.* Chloroplast DNA variation of white oaks in the Alpine region // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 131—145.
22. *Csaikl U.M., Glaz I., Baliuckas V. et al.* Chloroplast DNA variation of white oaks in the Baltic countries and Poland // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 211—222.
23. *Demesure B., Comps B., Petit R.J.* Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe // Evolution. — 1996. — **50**. — P. 2115—2120.
24. *Denk T., Grimm G., Stögerer K. et al.* The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record // Plant Syst. Evol. — 2002. — **232**. — P. 213—236.
25. *Dumolin-Lapégue S., Demesure B., Fineschi S. et al.* Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent // Genetics. — 1997. — **146**. — P. 1475—1487.
26. *Ferris C., King R.A., Vainölä R., Hewitt G.M.* Chloroplast DNA recognizes three refugial sources of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland // Heredity. — 1998. — **80**. — P. 584—593.
27. *Franzke A., Hurka H., Janssen D. et al.* Molecular signals for Late Tertiary/Early Quaternary range splits of an Eurasian steppe plant: *Clausia aprica* (Brassicaceae) // Molecular Ecology. — 2004. — **13**. — P. 2789—2795.
28. *Gömöry D., Paule L., Brus R. et al.* Genetic differentiation and phylogeny of beech on the Balkan Peninsula // J. Evol. Biol. — 1999. — **12**. — P. 746—754.
29. *Grivet D., Petit R.J.* Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization // Conservation Genetics. — 2003. — **4**. — P. 47—56.
30. *Hampe A., Arroyo J., Jordano P., Petit R.J.* Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia // Molecular Ecology. — 2003. — **12**. — P. 3415—3426.
31. *Hewitt G.M.* Some genetic consequences of the ice ages, and their role in divergence and speciation // Biol. J. Linn. Soc. — 1996. — **58**. — P. 247—276.
32. *Hewitt G.M.* Post-glacial re-colonisation of European biota // Biol. J. Linn. Soc. — 1999. — **68**. — P. 87—112.
33. *Hewitt G.M.* The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. — 2000. — **405**. — P. 907—913.
34. *Hewitt G.M.* Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time // Molecular Ecology. — 2001. — **10**. — P. 537—549.
35. *Hewitt G.M.* Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Philos. Trans. Royal Soc., Biol. Sci. — 2004. — **359** (1442). — P. 183—195.
36. *Hewitt G.M.* The structure of biodiversity — insights from molecular phylogeography // Frontiers in Zoology. — 2004. — **1**: 4 (16 pp.) http://www.frontiersinzoology.com/content/1/1/4

37. *Holderegger R., Stehlik I., Abbott R.J.* Molecular analysis of the Pleistocene history of *Saxifraga oppositifolia* in the Alps // Molecular Ecology. — 2002. — **11**. — P. 1409—1418.
38. *Jensen J.S., Gillies A., Csaikl U. et al.* Chloroplast DNA variation within the Nordic countries // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 167—180.
39. *Kadereit J.W., Griebeler E.M., Comes H.P.* Quaternary diversification in European alpine plants: pattern and process // Philos. Trans. Royal Soc., Biol. Sci. — 2004. — **359** (1442). — P. 265—274.
40. *King R.A., Ferris C.* Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // Molecular Ecology. — 1998. — **7**. — P. 1151—1161.
41. *Klicka J., Zink R.M.* The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm // Science. — 1997. — **277**. — P. 1666—1669.
42. *Krebs P., Conedera M., Pradella M. et al.* Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynologiacal approach // Veget. Hist. Archaeobot. — 2004. — **13**. — P. 145—160.
43. *Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R. G.* Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs // Philos. Trans. Royal Soc., Biol. Sci. — 2004. — **359** (1442). — P. 197—207.
44. *Nathan R., Perry G., Cronin J.T. et al.* Methods for estimating long-distance dispersal // Oikos. — 2003. — **103**. — P. 261—273.
45. *Newton A.C., Allnutt T.R., Gillies A.C.M. et al.* Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species // Trends in Ecology and Evolution. — 1999. — **14**. — P. 140—145.
46. *Nordal I.* Tabula rasa after all? Botanical evidence for ice-free refugia in Scandinavia reviewed // J. Biogeography. — 1987. — **14**. — P. 377—388.
47. *Ouborg N.J., Piquot Y., van Groenendael J.M.* Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants // J. Ecol. — 1999. — **87**. — P. 551—568.
48. *Palmé A.E.* Evolutionary history and chloroplast DNA variation in three plant genera: *Betula*, *Corylus* and *Salix*. The impact of post-glacial colonisation and hybridisation // Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the Faculty of Science and Technology 795. — Uppsala, 2003. — 59 p.
49. *Palmé A.E., Su Q., Rautenberg A. et al.* Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula* // Molecular Ecology. — 2003. — **12**. — P. 201—212.
50. *Palmé A.E., Vendramin G.G.* Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana* // Molecular Ecology. — 2002. — **11**. — P. 1769—1779.
51. *Petit R.J., Aguinagalde I., de Beaulieu J.-L. et al.* Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity // Science. — 2003. — **300**. — P. 1563—1565.
52. *Petit R.J., Bialozyt R., Garnier-Géré P., Hampe A.* Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations // Forest Ecology and Management. — 2004. — **197**. — P. 117—137.
53. *Petit R.J., Brewer S., Bordács S. et al.* Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 49—74.
54. *Petit R.J., Csaikl U.M., Bordács S. et al.* Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations // Forest Ecology and Management. — 2002. — **156**. — P. 5—26.
55. *Petit R.J., Pineau E., Demesure B. et al.* Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1997. — **94**. — P. 9996—10001.
56. *Reisch Ch., Poschlod P., Wingender R.* Genetic variation of *Saxifraga paniculata* Mill. (*Saxifragaceae*): molecular evidence for glacial relict endemism in central Europe // Biol. J. Linn. Soc. — 2003. — **80**. — P. 11—21.
57. *Schönswetter P., Tribsch A., Barfuss M., Niklfeld H.* Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (*Campanulaceae*) in the European Alps // Molecular Ecology. — 2002. — **11**. — P. 2637—2647.

58. *Stehlik I.* Glacial history of the alpine herb *Rumex nivalis* (*Polygonaceae*): a comparison of common phylogeographic methods with nested clade analysis // Amer. J. Bot. — 2002. — **89**. — P. 2007—2016.
59. *Stehlik I.* Resistance or immigration? Response of alpine plants to ice ages // Taxon. — 2003. — **52**. — P. 499—510.
60. *Stehlik I., Schneller J.J., Bachmann K.* Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps // Molecular Ecology. — 2001. — **10**. — P. 357—370.
61. *Stehlik I., Tribsch A., Schönswetter P.* Erstes gemeinsames Meeting zur Phylogeographie von arktischen und alpinen Pflanzen in Zürich, 1—3 Juni 2001 // Bauhinia. — 2001. — **15**. — S. 69—90.
62. *Stewart J.R., Lister A.M.* Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // Trends in Ecology and Evolution. — 2001. — **16**. — P. 608—613.
63. *Taberlet P.* Biodiversity at the intraspecific level: The comparative phylogeographic approach // J. Biotechnology. — 1998. — **64**. — P. 91—100.
64. *Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cosson J.-F.* Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Molecular Ecology. — 1998. — **7**. — P. 453—464.
65. *Tarasov P.E., Volkova V.S., Webb III T. et al.* Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia // J. Biogeography. — 2000. — **27**. — P. 609—620.
66. *Tribsch A., Schönswetter P.* Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps // Taxon. — 2003. — **52**. — P. 477—497.
67. *Tribsch A., Schönswetter P., Stuessy T.F. Saponaria pumila* (*Caryophyllaceae*) and the Ice Age in the European Alps // Amer. J. Bot. — 2002. — **89**. — P. 2024—2033.
68. *Vargas P.* Molecular evidence for multiple diversification patterns of alpine plants in Mediterranean Europe // Taxon. — 2003. — **52**. — P. 463—476.
69. *Webb III T., Bartlein P.J.* Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses // An. Rev. Ecol. Syst. — 1992. — **23**. — P. 141—173.
70. *Widmer A., Lexer Ch.* Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity // Trends in Ecology and Evolution. — 2001. — **16**. — P. 267—269.
71. *Willis K.J., Niklas K.J.* The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? // Philos. Trans. Royal Soc., Biol. Sci. — 2004. — **359** (1442). — P. 159—172.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 19.01.2005

С.Л. Мосякин[1], *Л.Г. Безусько*[1], *А.С. Мосякин*[2]

[1] Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
[2] Национальный университет «Киево-Могилянская Академия», Киев

РЕЛИКТЫ, РЕФУГИУМЫ И МИГРАЦИОННЫЕ ПУТИ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЫ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ—ГОЛОЦЕНЕ: КРАТКИЙ ОБЗОР ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИХ СВИДЕТЕЛЬСТВ

Представлен обзор литературы по филогеографии сосудистых растений Европы, рассмотрена роль филогеографических исследований для палеоботанических и палеогеографических концепций, прежде всего с точки зрения проблемы ледниковых реликтов и плейстоценовых рефугиумов в Европе. В отечественной исторической фитогеографии эта проблема часто искажалась под влиянием ранее популярных антигляциалистских концепций. Филогеографический подход оказался мощным и надежным инструментом

для реконструкции позднечетвертичной истории европейской биоты, в особенности в комбинации с традиционными палеоботаническими (палеопалинологическими) и экологическими исследованиями. Для преодоления существующего отставания в области филогеографии целесообразно инициировать совместные филогеографические исследования избранных групп сосудистых растений флоры Украины.

S.L. Mosyakin[1], L.G. Bezusko[1], A.S. Mosyakin[2]

[1] M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv
[2] National University «Kyiv-Mohyla Academy», Kyiv

RELICTS, REFUGIA, AND MIGRATION ROUTES OF PLANTS IN EUROPE IN THE PLEISTOCENE – HOLOCENE: A BRIEF OVERVIEW OF PHYLOGEOGRAPHIC EVIDENCE

The authors provide an overview of recent literature on phylogeography of vascular plants of Europe and discuss the role of phylogeographic studies for paleobotanical and paleogeographical concepts, especially for the «evergreen» issue of glacial relicts and Pleistocene refugia in Europe, which in Ukrainian historical phytogeography was often misinterpreted because of the once popular antiglacialistic paradigm. The phylogeographic approach is a powerful and reliable tool for reconstructing the late Quaternary history of the European biota, especially when combined with traditional paleobotanical (paleopalynological) and ecological approaches. For overcoming the existing low attention to phylogeography in our country, collaborative studies of phylogeography of several crucially important groups of vascular plants occurring in Ukraine should be initiated.