

УДК 581.9: 502.75 (477.74)

Л. И. КрицкаяНациональный научно-природоведческий музей НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина, *botmuseum@ukr.net*

Основные черты развития флоры степей и известняковых обнажений Правобережной Злаковой степи (Северо-западное Причерноморье)

Ключевые слова: история развития флоры, палеоботаника, палеогеография, флорогенетические связи, Правобережная Злаковая степь, Украина

Ботанико-географический район Правобережная Злаковая степь (ПЗС) в соответствии с «Физико-географическим районированием Украинской ССР» [54] принадлежит к Причерноморской южно-степной провинции Южной степной подзоны и занимает частично или полностью Дунайско-Днестровскую, Днестровско-Бугскую и Бугско-Днепровскую степные области Причерноморской низменности, причем последняя, согласно геоморфологическому районированию [5, 12, 20], выступает как отдельная геоморфологическая область. Исследуемая территория принадлежит к одному из районов Причерноморской низменности — Причерноморской понтической береговой низменности и занимает просторы между дельтой Дуная и Нижним Днепром. Современный физико-географический облик региона с его флорой и растительностью — результат их длительного, динамического и сопряженного развития.

Флора Правобережной Злаковой степи, как и всякая другая, является целостной, устойчивой, исторически сложившейся системой гетерогенных элементов, объединенных процессом флорогенеза [22, 52, 53]. В состав флоры всегда входят аллохтонные и автохтонные по происхождению элементы, от соотношения которых зависит степень ее самобытности и оригинальности. Общий облик флоры, ее биологические параметры определяются главным образом зональными условиями географического пространства, служившего ареной ее развития (Толмачев, 1974). Систематическая структура флоры, как наиболее стабильная и консервативная ее особенность, в большей степени зависит от исторических причин, связанных с филогенезом отдельных систематических групп и геологической эволюцией региона.

В соответствии с учением М. Г. Попова [50] о флорогенетике, для того, чтобы представить основные этапы генезиса флоры, необходимо использовать данные палеогеографии, а также палеофлор и палеофаун, известных на территории региона. Следует отметить, что распределение и характер раннетретичных флор в Евразии в значительной степени зависели от Тетиса, который благоприятно влиял на климат и тем самым способствовал произрастанию теплолюбивой флоры [18].

О палеогеографической обстановке, существовавшей на территории ПЗС в кайнозое на протяжении третичного и четвертичного периодов, можно судить по данным, содержащимся в ряде работ [4, 30, 43, 44, 45, 46]. Согласно им палеогеографическая обстановка юга Украины в течение палеогена характеризовалась неоднократным чередованием трансгрессий и регрессий моря. В конце олигоцена и раннем миоцене в результате очередной регрессии морской бассейн локализовался в южной части Днепровско-Донецкой впадины и на территории Восточного Причерноморья. На водоразделе Южный Буг–Днепр существовал континентальный режим. Климат палеогена был жарким и благоприятным для развития древней вечнозеленой «полтавской флоры», которая по определению А. Н. Криштофовича [34, 35, 36, 38], введшего это понятие, была тропической,

эоцен-олигоценовой по возрасту. В современной палеоботанике «полтавская флора» понимается как «вымершая флора субтропического облика, существовавшая в Древнем Средиземье, со средне-, реже позднеэоценовым возрастом [19]. О присутствии такой флоры на территории Причерноморья свидетельствуют находки вечнозеленых, в том числе и средиземноморских элементов: *Laurus* L., *Liriodendron* L., *Myrica* L., *Smilax* L., *Persea*, *Oreodaphne* и др., не только из палеогеновых (эоцен–олигоцен), но и миоценовых отложений [33, 35, 37, 38]. В конце эоцена — олигоцене и в начале миоцена вечнозеленая субтропическая полтавская флора заменилась теплоумеренной листопадной арктотретичной или, по терминологии А.Н. Криштофовича, «тургайской флорой», состоящей из других родов и, в значительной степени, семейств. Смена флор происходила автохтонно и сопровождалась образованием новых растительных формаций [18, 35].

В олигоцене — позднем миоцене существует сухопутная связь между Крымом и Балканами (Добруджа) вследствие поднятия Тарханкутского вала [29]. Учитывая то, что с конца олигодена до среднего миоцена юго-западное Причерноморье представляло собой сушу, можно предполагать, что территория ПЗС на запад от реки Южный Буг соединялась с Крымом и Балканским полуостровом через Добруджу. Это способствовало взаимообмену элементами между флорами указанных территорий. По данным Г.И. Молякко [44], уже в конце олигодена лесная растительность в Причерноморье была представлена в основном умеренно-листопадными элементами с примесью субтропических. Пышного расцвета листопадная тургайская флора Европы достигла в тортоне и сармате [39]. Таким образом, с конца олигодена на территории Причерноморья началось трансформирование лесного субтропического термофильного комплекса полтавской флоры сначала в комплекс теплоумеренной листопадной тургайской, а затем, начиная со среднего миоцена, в комплексы современной флоры. Этот процесс был связан с общими изменениями палеогеографической обстановки и климата Евразии, вызванными в конце среднего миоцена горообразовательными процессами в пределах альпийской зоны. Произошло поднятие Понтийского хребта, Балкан и, частично, Кавказа, что привело к полному разъединению морских бассейнов, находящихся в Центральной и Восточной Европе, отделению их от Средиземного моря и исчезновению Тетиса. В раннем сармате весь юг Украины был занят Сарматским морем. Дальнейшие изменения очертаний морских бассейнов, происходившие в неогене и в начале плейстоцена, заметно влияли на климат Причерноморья, ведущей тенденцией изменения которого была аридизация на фоне общего похолодания. Эти особенности климата обусловили развитие двух основных черт флоры и растительности — их ксерофитизацию и криофитизацию, которые стали причиной обеднения состава господствующей вначале лесной флоры за счет выпадения тене-, влаго- и теплолюбивых форм — остатков палеогеновых флор. Наряду с образованием ксерофитных лесных сообществ, на равнинах развивался травянистый тип растительности. Единичные находки пыльцы ксерофильных травянистых растений были отмечены уже в палеогеновых отложениях [61]. В миоценовую эпоху значительно возрастает количество и разнообразие представителей степной флоры. В течение неогена формирование растительного покрова юга Евразии происходило под знаком всеобщего «остепенения» лесных пространств [41, 42], которое выражалось в сокращении лесов и развитии на их месте открытых травянистых ландшафтов (саванноидных, степных, пустынных).

На основании палеоботанических [1, 7, 55, 56, 61] и палеозоологических [44, 45] данных известно, что широкое развитие ксерофильной травянистой флоры и появление ясно выраженных открытых травянистых ландшафтов относится к миоцену. В конце миоцена–плиоцене формируется зона степей, которая в позднем плиоцене в основных чертах приобретает современный вид. М.В. Клоков [25, 26, 27] на основании изучения отдельных систематических групп степной флоры из родов *Jurinea* Cass., *Euonymus* L.,

Asperula L., *Crataegus* L. и др. начало развития ксерофильной флоры современного типа относит ко второй половине миоцена. По его мнению, первые группировки саванноидного и фриганоидного типов могли появиться еще в конце палеогена. О существовании в Причерноморье саванноидных сообществ с видами *Acacia* Hill. и характерными длиннокорневищными злаками свидетельствует присутствие пыльцы рода *Acacia* в спорово-пыльцевых комплексах неогена [61, 62, 63], а также наличие в регионе древних злаков с субтропическими и тропическими флорогенетическими связями (*Botriochloa ischaetum* (L.) Keng., *Tragus racemosus* (L.) All., *Cleistogenes bulgarica* (Bornm.) Keng., *Cynodon dactylon* (L.) Pers. и др.), которые по мнению М. В. Клокова [27] сыграли значительную ценообразующую роль в формировании третичной саванны. Фриганоидные группировки дошли до наших дней в виде сообществ тимьянников и других кустарничковых и полукустарничковых сообществ. В состав саванноидных и фриганоидных фитоценозов входили, вероятно, и ковыли из наиболее древней секции *Parastipa* Klokov [28].

Палеоботанические данные, касающиеся сарматских слоев ПЗС и Причерноморья вообще [14, 39, 58, 59, 60, 61, 62, 63], свидетельствуют о преобладании здесь в раннем сармате древесно-кустарниковой теплоумеренной листопадной флоры с единичными представителями субтропических элементов, а также о незначительном присутствии травянистых растений из семейств *Chenopodiaceae*, *Liliaceae*, *Rubiaceae*, *Poaceae*.

В среднем сармате, в связи с трансгрессией Сарматского бассейна, наступило заметное похолодание и аридизация климата, что вызвало усиление развития черт ксероморфности растительного мира. По данным спорово-пыльцевого анализа [60, 61, 62, 63], в это время уже существовали светлые умеренно холодостойкие дубовые леса, в составе которых формировался субнеморальный комплекс гелиофильной флоры из представителей семейств *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Anacardiaceae*, *Ulmaceae*. Виды, его составляющие (представители родов *Corylus* L., *Pyrus* L., *Malus* Mill., *Crataegus* L., *Rosa* L., *Cotinus* Mill., *Cornus* L., *Ulmus* L.), можно охарактеризовать как лесостепные. Сопряженно с древесно-кустарниковыми светолюбивыми элементами развивалась и травянистая ксерофильная флора [27].

Изменение климата в конце среднего сармата было всеобщим явлением для большинства регионов Европы. На территории Левобережной Украины и Нижнего Дона в это время преобладали ландшафты открытого типа [1, 61], на Балканском полуострове началось господство ксерофильной растительности.

В течение позднего сармата на территории ПЗС продолжали существовать лесостепные ландшафты, в растительных сообществах которых возрастала роль покрытосеменных, а среди них — травянистых растений. В отложениях верхнего сармата изредка встречались *Laurus* L., *Podocarpus* и были хорошо представлены теплолюбивые формы — *Liriodendron* L., *Liquidambar* L., *Magnolia* L., *Paliurus* Mill., *Acacia* Hill., виды семейств *Sapindaceae*, *Theaceae* и др. [61]. Существование в среднем и позднем сармате на территории ПЗС лесных и степных ландшафтов подтверждается также данными палеозоологии [45]. Однако, по замечанию П. И. Дорофеева [17], современное название «степь» неправильно применять для безлесного сарматского ландшафта, который был саваннообразным и содержал элементы современной степной флоры. В конце позднего сармата все Причерноморье, за исключением некоторых районов Крыма, превратилось в степную пониженную равнину с известьсодержащими почвами [44]. Позднесарматская аридизация климата сыграла большую роль в формировании ксерофильных элементов, образующих растительный покров не только Правобережного Причерноморья, но также и Нижнего Дона [1].

Мэотическую флору исследуемой территории изучали многие ученые [7, 15, 33, 61, 63]. Сведения о флоре и фауне региона в мэотическом веке содержатся также в работах Г. И. Молявко и И. Г. Пидопличко [45], Г. И. Молявко [44]. По их данным, в раннем мэотисе ландшафты открытого типа сочетались с лесными. Леса были лиственными, с

участием видов *Quercus* L., *Ulmus* L., *Alnus* Mill., *Salix* L., *Moraceae*, а также *Fagus* L., *Acer* L., *Tilia* L., *Carpinus* L., *Betula* L., с минимальным присутствием представителей семейства *Juglandaceae* и родов *Ostrya* Scop., *Parottia* C.A. Mey., *Liquidambar* L. В образовании травянистых сообществ принимали участие растения из семейств *Chenopodiaceae*, *Rubiaceae*, *Brassicaceae*, спорадически встречались виды из семейств *Saxifragaceae* и *Poaceae*. П.И. Дорофеев [15] на основании изучения семян ископаемых растений мезотических флор окрестностей Одессы и сравнения их с семенами видов современных флор, установил связи мезотических растений с восточноазиатской (*Actinidia* Lindl., *Aralia* L.), североамериканской (*Azolla tomentosa*, *Selaginella* P. Beauv., *Liriodendron tulipiferum* L.) и средиземноморской (*Ranunculus brutius* Ten.) флорами. Однако мезотическая флора юга Украины, по мнению П.И. Дорофеева, является по происхождению не китайско-японской или американской, а типичной тургайской. К сходным выводам приходит также А.Г. Негру [47].

Начало понтического века, открывшего следующую эпоху неогена–плиоцен, ознаменовалось морской трансгрессией, вызванной новой фазой орогенеза. Северная береговая линия Понтического моря проходила по черте Кагул–Бендеры–Тирасполь–Вознесенск–Кривой Рог–Запорожье. Оборвалась связь Черноморского и Каспийского бассейнов. Сведения о понтической флоре ПЗС касаются только нижнепонтических отложений крайнего юго-запада Одесской области: с. Васильевка [57, 61, 62], с. Табаки [16], с. Владычень [51]. По данным спорово-пыльцевого анализа [61], в сложении систематической структуры раннепонтической древесно-кустарниковой флоры, которая была богаче и разнообразнее современной, ведущую роль играли семейства *Juglandaceae* (*Juglans* L., *Carya* Nutt., *Pterocarya* Kunth, *Engelgardtia*); *Betulaceae* (*Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Coryllus*, *Ostrya* Scop.); *Ulmaceae* (*Zelkova* Spach, *Ulmus*, *Celtis* L., *Planera*). В недрах раннепонтической флоры еще сохранялись остатки вечнозеленой субтропической флоры (*Magnolia*, *Liquidambar*, *Smilax*), широко присутствовали теплолюбивые формы, однако наряду с ними существовали и современные флористические элементы или их аналоги (*Alnus*, *Betula*, *Quercus* и др.). Богатым и разнообразным был состав травянистых и полудревесных растений. Ведущим семейством среди них было *Chenopodiaceae*, менее значительными — *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Urticaceae*, *Polygonaceae*, *Violaceae*, *Dipsacaceae*, *Asteraceae*. Очень важны находки пыльцы видов родов *Crataegus*, *Rosa*, *Chamaecytisus* Link и др. Эти светлолюбивые кустарники, селившиеся на лесных опушках вместе с характерными травянистыми растениями, стали основой субнеморального комплекса, играющего важную роль в происхождении степных комплексов флоры.

Со среднесарматской регрессией М.В. Клоков [27] связывает первую фазу (от среднего сармата до верхнего понта) развития современной ксерофильной флоры, представляющую собой период формирования палеоэндемического, по терминологии Д.Н. Доброчаевой [13] и М.В. Клокова [25, 26, 27], палеопонтического, автохтонного ядра степной флоры Причерноморья. Назвать конкретные примеры эуэндемических видов, становление которых совпало с первой фазой развития ксерофильной флоры, затруднительно, поскольку развитие флоры региона было прервано трансгрессией Понтического моря. Однако приведенные выше данные палеогеографии и палеоботаники свидетельствуют о том, что флора ПЗС развивалась в тесной связи с флорами соседних территорий. К такому же выводу мы пришли, изучая дизъюнктивные, эндемические и викарные элементы флоры.

Анализ фило- и флорогенезисных связей палеоэндемиков, входящих в состав степной и петрофильной флоры ПЗС, показал, что они формировались в соседних флористических центрах (Волыно-Подолия, Восточное Причерноморье, Горный Крым, Приднепровская возвышенность и др.) на древнесредиземноморской (*Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht., *Cymbocasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klokov et Zoz, *Eremogone cephalotes* (M. Bieb.) Fenzl) и палеопонтической основе (*Chamaecytisus skrobiszewskii* (Pacz.)

Klásková, *Rosa diplodonta* Dubovik). Они возникли как элементы южной ветви тургайской флоры (*Gymnospermium odessanum*, *Corydalis paczoskii* N. Busch), палеопонтического субнеморального комплекса (*Crataegus praearmata* Klokov, *Rosa diplodonta*) и палеопонтического петрофитона (*Eremogone cephalotes*, *Chamaecytisus skrobiszewskii*, *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Cymbocasma borysthenica*). В ПЗС указанные виды распространились в плиоцене после регрессии Понтического моря.

Начало непрерывного развития флоры и растительности ПЗС относится к концу понтического века, когда территория региона окончательно освободилась от вод Понтического моря и стала развиваться как суша в тесной связи с другими регионами Причерноморья. Регрессия Понтического моря способствовала образованию широкой полосы суши, объединяющей юг Украины с Крымом, Кавказом и Балканским полуостровом. Начиная с сармата до конца плиоцена, благодаря общей линии литорали существовала связь между Средиземноморьем, Причерноморьем и Прикаспием. Территории, непосредственно примыкающие к ПЗС (Добруджа, Волыно-Подолія, Приднепровская и Приазовская возвышенности), освободились от моря еще в миоцене и уже служили ареной флорогенеза. Связи территорий способствовали проникновению в изучаемый регион аллохтонных по отношению к его флоре элементов, обогащающих флору и способствующих формированию ее автохтонного ядра.

На протяжении среднего и позднего плиоцена на территории ПЗС происходила трансформация древних плиоценовых комплексов в современные в направлении ксерофитизации и криофитизации. В киммерийском веке уже существовала четко выраженная фитоклиматическая зональность. На открытых пространствах по берегам Киммерийского моря формировались плиоценовые комплексы травянистой флоры — степной, полупустынный, прибрежно-водный. На обнажениях понтических известняков развивается кальцепетрофитон. В долинах рек, по балкам, располагаются леса, в состав которых еще входит незначительное количество субтропических растений.

Куяльницкий и последующие века плиоцена характеризовались широкой деятельностью рек, что способствовало рассолению почв и влияло на характер флоры и растительности. По данным Н. А. Шекиной [55, 56], в позднекуяльницкое время в Причерноморье преобладали галофитные степи и полупустынная растительность с доминированием *Chenopodiaceae* и видов рода *Artemisia* L. Формирование ландшафтов с травянистой растительностью при общей направленности адаптации, вызванной усилением континентальности климата, отличалось неравномерностью, что было связано с изменением палеогеографической и палеоклиматической обстановки. Так, в акчагыльском веке существовала кратковременная связь Эвксинского и Каспийского бассейнов через узкий пролив, проходивший вдоль северных склонов Главного Кавказского хребта [64]. Это привело к повышению уровня грунтовых вод и увеличению площади лесов. В конце акчагыльского века климат Западного Причерноморья снова приобрел черты аридности, что вызвало преимущественное развитие ксерофильной флоры. По сведениям, касающимся верхнеплиоценовых отложений с территории ПЗС [2], известно, что в апшеронском веке уже преобладала травянистая растительность. Причерноморские степи позднего плиоцена носили черты мезофильности, о чем свидетельствует присутствие разнотравья из семейств *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae* и др. В состав лесов входили немногочисленные растения тургайской флоры (*Juglans*, *Pterocarya*, *Moraceae*). Палеоботанические данные по верхнему плиоцену [2, 55, 56] свидетельствуют о сохранении в это время основной линии адаптации ксерофильной флоры.

С регрессией Понтического моря М. В. Клоков [27] связывает начало второй фазы (от верхов плиоцена до середины плейстоцена) развития ксерофильной флоры Восточной Европы, с которой совпадает этап формирования мезохроноэндемиков. Отступление Понтического моря и связанное с ним заселение освободившейся суши вызвало волну

видообразования. Роль биотопа, обладающего оптимальными экологическими параметрами среды, сыграли при этом обнажения понтических известняков. Эколого-ценотический анализ мезохроноэндемиков показал, что их становление происходило преимущественно в пределах кальцепетрофитона (*Minuartia bilykiana* Klokov, *M. hypanica* Klokov, *Gypsophila collina* Steven ex Ser., *Genista scythica* Pacz., *Onobrychis tesquicola* Krytzjka, *Astragalus abruptus* Krytzjka, *Astragalus hypanicus* Krytzjka, *A. glaucus* M. Bieb., *Onosma rigida* Ledeb., *Anchusa pseudoochroleuca* Des.-Shost. и др.). Незначительная часть видов оформилась в субнеморальном комплексе (*Euonymus moldavica* Klokov, *Crataegus popovii* Chrshan.) и степофитоне (*Stipa majalis* Klokov, *S. setulosissima* Klokov). Ведущую роль в формировании автохтонного флористического ядра на данном этапе сыграли Понтический центр флоры и Восточное Средиземноморье. С первым из них связано происхождение *Gypsophila collina* Steven ex Ser., *Euonymus moldavica* Klokov, *Tulipa hypanica* Klokov et Zoz, *Astragalus abruptus*, *Bromopsis pseudocappadocica* Klokov и др.), со вторым — *Minuartia bilykiana* Klokov, *M. hypanica* Klokov, *Crataegus popovii*, *Genista scythica*, *Astragalus glaucus* M. Bieb. Наряду с этим, в позднем плиоцене–среднем плестоцене уже обнаруживается влияние флоры ПЗС на флоры других регионов, о чем свидетельствуют примеры присивашского эндемика *Minuartia birjuczensis* Klokov и европейского вида *Euonymus europaea* L., которые являются дериватами эндемических видов *Minuartia hypanica* и *Euonymus moldavica*. Анализ мезохроноэндемического ядра флоры ПЗС обнаружил обширные связи его видов с флорами близких регионов (Волыно-Подолія, Горный Крым, Приазовье, Нижний Днепр) и более отдаленных (Балканский полуостров, Малая Азия, Кавказ, Горная Средняя Азия, Центральная Европа). Наличие флорогенетических связей подтверждается многочисленными замещениями и дизъюнкциями ареалов конфинитных и экстензивных мезохроноэндемиков. Так, одесский эуэндемик *Tulipa hypanica* замещается на Северном Кавказе *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. f., в Приазовье и Донецкой Лесостепи — *T. ophiophylla* Klokov et Zoz, в Нижнем Приднепровье — *T. scythica* Klokov et Zoz. Викариантом одесского эуэндемика *Astragalus abruptus* является крымский эуэндемик *A. subuliformis* DC. Крымско-одесский вид *Crataegus popovii* замещается на Балканах *C. azarella* Griseb., в Средиземноморье — *C. granatensis* Boiss. и *C. brevispina*, в низовьях Южного Буга и Днепра — *C. alutacea* Klokov.

Со временем формирования мезохроноэндемиков связаны дизъюнкции ареалов *Rosa diplodonta*, *Hedysarum grandiflorum* Pall. (одесско-приазовская), *Sternbergia colchiciflora* Waldst. et Kit. (западнопричерноморско-малоазиатская), *Crataegus praearmata* Klokov (южноподольско-южнобугская), а также одесско-присивашская (*Allium firmotunicatum* Fomin, *Rubus canescens* DC.), одесско-нижнеднепровская (*Prunus moldavica* Kotov, *Cerastium ucrainicum* Pacz. ex Klokov). Ко времени существования Чаудинского бассейна (поздний плиоцен — раннечетвертичное время) относятся большинство одесско-крымских дизъюнкций ареалов, например, у видов *Minuartia hypanica*, *Crataegus popovii*, *Onosma rigida* Ledeb., *Bromopsis pseudocappadocica*, *Astragalus glaucus* и др.

Неоген был временем развития многочисленных эндемических групп растений. В результате приспособления к аридной обстановке на юге Восточной Европы образовались эндемические древесно-кустарниковые виды [27], которые входят в состав современной флоры: *Crataegus lipskyi* Klokov, *C. popovii*, *Euonymus odessana* Klokov, *E. moldavica* Klokov, *E. suberosa* Klokov, *Rosa diplodonta*, *R. bordzilowskii* Chrshan., *Genista scythica*, *G. milii* Heldr. ex Boiss. и др. В составе травянистой флоры также существовало эндемическое ядро: *Cymbopasma borystenica*, *Astragalus odessanus* Besser, *A. corniculatus* M. Bieb., *A. hypanicus*, *Eremogone cephalotes*, *Dianthus carbonatus* Klokov, *Jurinea brachycephala* Klokov, *Otites hellmannii* (Claus) Klokov и др. Вероятно, к концу плиоцена относится начало развития эндемического ряда *Tuberosae* рода *Phlomis* L., наиболее древние виды которого *Ph. hypanica* Des.-Shost. и *Ph. hybrida* Zelen. значительно моложе самого ряда.

В конце плиоцена флора ПЗС в основном приобретает современный вид. В отношении преемственности флоры плейстоцена существуют разные взгляды исследователей. Некоторые из них [10, 11, 23, 24, 40] придерживаются мнения о том, что современная степная флора имеет миграционное происхождение. Однако ряд авторов [2, 3, 6, 9, 17, 21, 27, 48, 63] и др. утверждают, что флора плейстоцена развивалась на базе плиоценового автохтонного ядра. Так, по данным А.Т. Артюшенко [2], в раннечетвертичное время плейстоцена флора и растительность степной зоны сохранила основные черты флоры верхнего плиоцена в обедненном составе.

В плейстоцене неоднократно наступали периоды похолодания, чередовавшиеся с периодами потепления, которые не могли не сказаться на флоре региона. Общая направленность изменений климата плейстоцена — аридизация и похолодание. Под влиянием названных условий на юге Европейской части СССР преобладает травянистая растительность ксеротического типа. На плакорах степной зоны безраздельно господствует травянистая растительность. Леса приурочены только к поймам рек, и носят интразональный характер. В голоцене климат становится более теплым. Степи принимают современный облик.

С концом плейстоцена–голоценом связана третья, современная, фаза развития ксерофильной флоры юга Восточной Европы [27]. Она совпадает со временем образования неоэндемиков исследуемой флоры. Ведущая роль в формировании эндемических видов в плейстоцене–голоцене принадлежит кальцепетрофитону и степофитону, окончательное оформление которого происходит в плейстоцене. С первым из этих флорокомплексов связаны *Astragalus pseudoglaucus* Klokov, *Linum linearifolium* Jáv., *Galium odessanum* Klokov, *G. hypanicum* Klokov, *Polygala moldavica* Kotov, *Acinos subcrispus* Klokov, *Minuartia leiosperma* Klokov, *Centaurea marschalliana* Spreng., со вторым: *Tragopogon tesquicola* Klokov, *Stipa asperella* Klokov et Ossychnjuk, *Jurinea mollissima* Klokov, *Medicago kotovii* Wissjul., *Silene ucrainica* Klokov, *Otites chersonensis* (Zapał.) Klokov, *Linaria biebersteinii* Besser, *Koelereea stepposa* Klokov и др. Интенсивное видообразование, лежащее в основе развития неоэндемиков, обусловило прогрессивность эндемизма флоры ПЗС.

Развитие флоры региона на новом этапе происходило в тесной взаимосвязи с развитием флор Причерноморья, Евразийской степной области и других хорионов. Оформление современной фитоклиматической зональности и образование степной зоны Евразии стало причиной того, что с конца плейстоцена во флоре степей и известняковых обнажений региона преобладают широтные связи и, как показал хорологический анализ, ареалы молодых видов располагаются в широтном направлении, преимущественно в пределах Евразийской степной области (паннонско-причерноморско-казахстанская, причерноморско-казахстанская, паннонско-причерноморская, причерноморско-прикаспийская, причерноморская и др. группы ареала). Широтные связи выражаются и во многочисленных замещениях ареалов видов, входящих в состав флоры ПЗС и других флор. Анализ викаризма молодых видов обнаружил тесные связи исследуемой флоры с флорами Паннонской низменности, Приазовья, Нижнего Днепра, Присивашья, Нижнего Дона, Северного Прикаспия, Южного Урала, Прибалхашья.

Наряду с этим существуют и радиальные связи как результат современного развития степных и петрофитных флор соседних регионов: Молдовы, Вольно-Подольи, Приднепровской возвышенности, Донецкого края.

Особое место в развитии изучаемой флоры в конце плейстоцена–голоцене занимают флоры Балканского полуострова и Крыма, генетически связанные между собой [8, 31, 32] и др. Флоры этих регионов оказали большое влияние на формирование степной и петрофильной флоры ПЗС, выражающееся в одесско-балканских и одесско-крымских филогенезисных связях ее эндемического ядра. Анализ викаризма неоэндемических и одновозрастных с ними элементов свидетельствует об ослаблении влияния других

регионов Средиземноморья на изучаемую флору, которая обнаруживает с ними на данном этапе уже опосредствованные связи как часть флоры Причерноморья (одесско-нижнеднепровско-средиземноморские, западнопричерноморско-малоазиатские, западнопричерноморско-средиземноморские, причерноморско-средиземноморские связи).

Плейстоценовые похолодания способствовали проникновению в регион более северных лесных (*Scilla siberica* Haw., *Corydalis bulbosa* (L.) DC., *C. solida* (L.) Clairv., *Viola suavis* M. Bieb., *V. odorata* L., *Solanum dulcamara* L. и др.), луговых (*Ranunculus polyanthemus* Boreau, *R. pedatus* Waldst. et Kit., *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Rumex confertus* Willd., *Potentilla reptans* L., *Ononis arvensis* L., *Medicago lupulina* L., *Trifolium repens* L., *Ajuga genevensis* L., *Poa pratensis* L. и др.), лугово-степных (*Thalictrum minus* L., *Otites eugeniae* (Kleopow) Klokov, *Dianthus membranaceus* Borbás, *Astragalus onobrychis* L., *Coronilla varia*, *Lathyrus tuberosus* L., *Plantago lanceolata* L. и других элементов).

С образованием автохтонного эндемического ядра и формированием основных флорокомплексов флора ПЗС приобрела свою специфику как преимущественно ксерофильная, кальцефильная флора с прогрессивным эндемизмом и обширными связями, охватывающими в большинстве своем умеренно-холодные и умеренно-теплые регионы Северного полушария, возникшая на автохтонной палеопонтической и миграционной, главным образом, древнесредиземноморской основе.

В результате сопряженного развития оформилась также степная растительность, особенности которой сохранились до настоящего времени [49].

Литература

1. Ананова Е.Н. Палинологические данные к вопросу о происхождении стезей на юге Европейской равнины // Ботан. журн. — 1954. — 39, 3. — С. 343–356.
2. Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. — Киев : Наук. думка, 1970. — 174 с.
3. Артюшенко А.Т. Растительные реликты, их местонахождения на Украине в четвертичном периоде // Морфология пыльцы реликтовых, эндемических и редких видов флоры Украины. — Киев : Наук. думка, 1984. — С. 4–15.
4. Берг Л.С. Природа СССР. — М.; Л. : Учпедгиз, 1937. — 286 с.
5. Бондарчук В.Г. Геоморфология УРСР. — К. : «Рад. школа», 1949. — 243 с.
6. Васильев В.Н. Реликты и эндемы северо-западной Европы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. — Вып. 4. — С. 239–284.
7. Воронова И.Н. Мэотическая флора юга Украины // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1951. — 24 с.
8. Вульф Е.В. Материалы для истории флоры Крыма // Юбил. сб., посвященный В.Л. Комарову. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1939. — С. 199–218.
9. Гричук В.П. К истории растительности Европейской части СССР в четвертичном периоде // Тр. Ин-та географии АН СССР. — 1946. — Вып. 37. — С. 249–266.
10. Гроссет Г.Э. Антигляциализм в ботанической географии // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1966. — 71, № 2. — С. 147–158.
11. Гроссет Г.Э. Еще об антигляциализме в ботанической географии // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1969. — 74, № 1. — С. 71–84.
12. Дмитриев Н.И. Геоморфологическое расчленение Украины // Изв. гос. Геогр. об-ва. — 1934. — 66, вып. 1. — С. 9–25.
13. Добрачаева Д.М. Волошки УРСР, їх поширення та історія розвитку // Ботан. журн. АН УРСР. — 1949. — 6, № 2. — С. 63–77.
14. Дорофеев П.И. Сарматские растения с рек Тилигула и Южного Буга // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. — 1955 а. — Вып. 2. — С. 144–160.
15. Дорофеев П.И. Меотическая флора из окрестностей г. Одессы // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. — 1955 б. — Вып. 2. — С. 109–143.
16. Дорофеев П.И. О находке понтической флоры на Украине // Докл. АН СССР. — 1955 в. — 102, № 5. — С. 1017–1018.
17. Дорофеев П.И. Нове данніе о плейстоценових флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растит. СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. — Вып. 4. — С. 5–180.
18. Дорофеев П.И. О некоторых проблемах истории флоры // Ботан. журн. — 1965. — 50. — С. 1509–1522.
19. Жилин С.Г. О содержании понятия «полтавская флора» // Тез. докл. VII делегат. Съезда ВБО. — Л. : Наука, 1983. — С. 59.
20. Заморій П.К., Ромоданова А.П. Геоморфологія межиріччя Дніпро–Південний Буг в межах Причорноморської западини // Геолог. журн. АН УРСР. — 1950. — 10, вип. 3. — С. 39–46.

21. Зеров Д.К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень // Ботан. журн. АН УРСР. — 1962. — 8, № 4. — С. 5–19.
22. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Л. : Наука, 1973. — 355 с.
23. Клеопов Ю.Д. До історії рослинного вкриття України // Четвертинний період. — 1930. — Вип. 1–2. — С. 123–151.
24. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1941. — Вып. 1. — С. 183–256.
25. Клоков М.В. Рід *Jurinea* Cass. та його значення в історії розвитку флори Української РСР. I. Група *Molliformes* Клок. // Ботан. журн. АН УРСР. — 1950. — 7, № 4. — С. 39–54.
26. Клоков М.В. Рід *Jurinea* Cass. та його значення в історії розвитку флори Української РСР. II. Група *Suaipoides* Jlin // Ботан. журн. АН УРСР. — 1951. — 8, № 4. — С. 47–70.
27. Клоков М.В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М.; Л. : Изд-во Наука, 1963. — Вып. 4. — С. 377–406.
28. Клоков М.В., Осычнюк В.В. Ковыли Украины // Новости сист. высш. и низш. раст., 1975. — Київ : Наук. думка, 1976. — С. 7–98.
29. Ковалевский С.А. Из далекого прошлого. Происхождение Крыма и Черного моря // Природа. — 1936. — №3. — С. 108–113.
30. Козин Я.Д. Геологическое прошлое Крыма. — М. : Изд-во АН СССР, 1954. — 128 с.
31. Котов М.І. Походження флори Криму і її зв'язки з флорами Балкан і Кавказу // Укр. ботан. журн. — 1965. — 22, № 5. — С. 62–66.
32. Котов М.І. Походження флори Криму в світлі нових геологічних досліджень // Укр. ботан. журн. — 1967. — 24, № 1. — С. 66–68.
33. Криштофович А.Н. Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в Южной России // Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт. — 1912. — 39. — С. 1–8.
34. Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода // Сов. ботаника. — 1936. — №3. — С. 9–24.
35. Криштофович А.Н. Миоценовая флора Украины и ее связь через Урал с третичной флорой Азии // Збірник праць, присвячений пам'яті академіка О.В. Фоміна. — К. : Вид-во АН УРСР, 1938. — С. 73–105.
36. Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1946. — Вып. 2. — С. 21–86.
37. Криштофович А.Н. Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. — С. 5–27.
38. Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. — М.: Изд-во АН СССР, 1955. — 2. — С. 824–844.
39. Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. Сарматская флора р. Крынки. — М.; Л. : Наука, 1965. — 135 с.
40. Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. — I. — С. 235–296.
41. Марков К.К. Палеогеография. — М.: Изд-во МГУ, 1960. — 267 с.
42. Марков К.К., Гричук В.П., Чеботарева И.С. Взаимоотношения леса и степи в историческом освещении // Вопр. географии. — 1950. — 23. — С. 85–120.
43. Молявко Г.І. Палеогеографічний нарис України та суміжних областей в міоценову епоху // Геол. журн. АН УРСР. — 1956. — 16, вип. 3. — С. 13–27.
44. Молявко Г.І. Неоген півдня України. — К. : Вид-во АН УРСР, 1960. — 208 с.
45. Молявко Г.І., Підоплічко І.Г. До палеогеографії Причорноморських степів півдня УРСР у неогені й антропогені // Геол. журн. АН УРСР. — 1955. — 15, вип. 1. — С. 9–25.
46. Муратов М.В. История Черноморского бассейна в связи с развитием окружающих его областей // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы; Отд. геологии. — 1951. — 26, № 1. — С. 7–34.
47. Негру А.Г. Материалы к мезотической флоре Северо-западного Причерноморья // Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО. — Л. : Наука, 1983. — С. 60–61.
48. Осычнюк В.В. Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. — К. : Наук. думка, 1973. — С. 249–315.
49. Осычнюк В.В. Степи и сельскохозяйственные земли на их месте // География растительного покрова Украины. — Київ : Наук. думка, 1982. — С. 158–220.
50. Попов М.Г. Основы флорогенетики. — М. : Изд-во АН СССР, 1963. — 135 с.
51. Попова А.А., Негру А.Г. Спорово-пыльцевые комплексы понтических бурых углей Одесской области // Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. — Л. : Наука, 1978. — С. 359.

52. Толмачев А.И. Ареал вида и его развитие // Проблема вида в ботанике. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. — 1. — С. 293–316.
53. Толмачев А.И. Введение в географию растений. — Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. — 244 с.
54. Физико-географическое районирование Украинской ССР / Под ред. В.П. Попова, А.М. Маринича, А.И. Ланько. — Киев : Изд-во Киев. ун-та, 1967. — 683 с.
55. Щекіна Н.А. История флоры и растительности юга Украины в плиоцене // Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. — 1966 а. — С. 184–188.
56. Щекіна Н.О. Матеріали до історії рослинного покриву півдня України в пліоцені та антропогені. — К. : Наук. думка. — 1966 б. — С. 26–37.
57. Щекіна Н.О. Нові дані до флори понтичного віку південно-західної частини України // Укр. ботан. журн. — 1971. — 28, № 6. — С. 734–739.
58. Щекіна Н.А. История развития растительного покрова Херсонской и Николаевской областей в сарматском веке // Флора, систематика и филогения растений. — Киев : Наук. думка, 1975. — С. 265–278.
59. Щекіна Н.А. История развития растительного покрова Одесской области в конце миоцена–начале плиоцена // Палинологические исследования осадочных пород Украины и смежных регионов. — Киев : Наук. Думка, 1976. — С. 64–77.
60. Щекіна Н.А. История развития растительного покрова юга Украины в позднем миоцене–раннем плиоцене // Тез. VI делегат. съезда ВБО. — Л. : Наука, 1978. — С. 367–368.
61. Щекіна Н.А. История флоры и растительности юга европейской части СССР в позднем миоцене–раннем плиоцене. — Киев : Наук. думка, 1979 а. — 198 с.
62. Щекіна Н.О. Рослинний покрив України у сарматському віці // Укр. ботан. журн. — 1979 б. — 36, № 5. — С. 468–471.
63. Щекіна Н.А. История развития растительного покрова юга Украины в позднем олигоцене, раннем и среднем миоцене // История развития растительного покрова Украины в миоцене. — Киев : Наук. думка. — 1983. — С. 73–96.
64. Эберзин А.Г. Средний и верхний плиоцен Черноморской области // Стратиграфия СССР. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1940. — 12. — С. 149–186.

Л.І. Крицька

Національний науково-природничий музей НАН України

Основні риси розвитку флори степів та вапнякових відслонень Правобережного Злакового степу (Північно-західне Причорномор'я)

Подано характеристику основних етапів формування флори Правобережного Злакового степу. Підкреслено, що загальний розвиток флори відбувався під впливом аридизації клімату в напрямку поступової кріофітизації і ксерофітизації. На прикладі історії формування палеоендемів, мезохроноендемів та неоендемів показано, що флора регіону є гетерохронною за віком та автохтонно-алохтонною за походженням. Важливу роль у становленні досліджуваної флори зіграли Давнє Середзем'я та Причорномор'я, а серед їх регіонів — Балкани, Мала Азія, Гірський Крим, Гірська Середня Азія, Приазов'я, Нижній Дон.

Ключові слова: *історія розвитку флори, палеоботаніка, палеогеографія, флорогенетичні зв'язки, Правобережний Злаковий степ, Україна*

L.I. Krytsjka

National Museum of Natural History NAS of Ukraine

The main features of flora of the steppes and limestone outcrops Right-Bank Cereal Step (north-western Black Sea region)

Presented is the main stages of flora Right-Bank Cereal Step. It is emphasized that the overall development of flora under the influence of climate aridization towards gradual krio-fityzation and kserofityzation. On the example of the formation paleoendemics, mezohronoendemics and neoendemics shown that flora is heterohronnoyu age and alohtonnoyu-autochthonous origin. Important role in the formation of the studied flora played The ancient Middle-earthand and Black Sea region, and among their regions — the Balkans, Asia Minor, Mountain Crimea, Mountain Central Asia, Azov region, Lower Don.

Key words: *history of flora, paleobotany, paleogeography, florogenetics, Right-Bank Cereal Step, Ukraine*