

УДК 911.2:581.9

## ДО ПИТАННЯ РЕФУГІУМІВ ТА ПІСЛЯЛЬОДОВИКОВИХ МІГРАЦІЙНИХ ШЛЯХІВ У МЕЖАХ УКРАЇНИ

Лілія Юрків

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка,  
вул. Володимирська, 64, 01601 м. Київ, Україна*

Розглянуто питання дослідження рефугіального поширення та виживання широколистяних лісів. Обґрунтовано використання положень як традиційних (історичний, біогеографічний, палеоботанічний, палеопедологічний, палеонтологічний), так і сучасних методів та підходів до дослідження, зокрема, теорії філогеографії. Наголошено на наявності вторинних рефугіумів у межах території України. А також визначено тенденцію змін уявлень про рефугіальне поширення широколистяних видів та наведено основні результати практичного застосування цих положень.

*Ключові слова:* рефугіуми (первинні, вторинні), постгляціальна міграція, філогеографія.

Постгляціальна зона Східної Європи розглядається науковцями як арена еволюційних подій, де формувалося криптичне різноманіття флори та фауни. Побутує думка про те, що в час зледеніння в помірних широтах були умови для збереження т. зв. ядер “консервації” флори широколистяних лісів, локалітети яких, за різними авторами, відрізняються масштабами, набором видів, характером і напрямками розселення. Це питання часто розглядали через призму тієї, чи іншої панівної концепції (наприклад, під впливом антигляціальних концепцій – І. Підоплічко, М. Гросвальд, С. Lyell).

Четвертинний період відзначається неодноразовим чергуванням гляціальних та міжгляціальних епох, які, своєю чергою, характеризуються фазами потепління і похолодання, підвищенням та зниженням вологості, сухості клімату. Результати дослідження цього часового проміжку можуть дати можливість визначити особливості зміни ландшафтних умов, встановити визначальні причинно-наслідкові зв'язки для перебігу сучасних фізико-географічних процесів, зрозуміти закономірності формування сучасної рослинності тощо.

**Постановка проблеми і завдання.** Питання реконструкції змін рослинного покриву, проблеми реліктів, рефугіумів (первинних, вторинних) та постгляціальних міграцій у межах території України залишаються актуальними й на сьогодні, оскільки погляди вчених щодо ядер “консервації” біологічного різноманіття в епоху зледеніння є досить різними. Одними з головних причин цього є:

- 1) брак необхідної інформації та її достовірність:
  - палеоботанічний метод не дає змоги прослідкувати динаміку ареалу виду через рідкісність знахідок його макрозалишків і не завжди дає точне визначення видів з вегетативних органів;

- палеопалінологічний метод зазвичай не дає змоги фіксувати достовірну межу ареалу, бо пилок (частіше нежиттєздатний) переноситься вітром і перевідкладається водою на значній відстані від популяції [5, с. 30];
- 2) наявність великої кількості інтерпретацій розвитку території;
- 3) недостатня увага екологічним умовам зростання видів;
- 4) своєрідна ізольованість вітчизняних хорологічних результатів від принципів та загальної картини районування в країнах-сусідах, до деякої міри відставання нашої науки від сучасних процесів у світовій біогеографії.

Отже, такого роду дослідження є досить складними і потребують відповідної лабораторної бази. Тому на цьому етапі наявна інформація не дає можливості повною мірою визначити природні умови льодовикового та міжльодовикових періодів четвертинного періоду, хоча справа не стільки в даних, як в їхній інтерпретації.

Значимо, що стрімко збільшується популярність нових методів та підходів до дослідження (наприклад, філогеографія), що їх застосовують з традиційними: палеоботанічним (палеопалінологічним), історичним, біогеографічним методами. Філогеографія (Avisé, 1987) виникла на стику молекулярної філогенетики, систематики, біогеографії та екології, вона стала потужним інструментом для реконструкції історії розвитку біоти, “оформила” філогенетичну концепцію виду, яка на європейських теренах практично витіснила біологічну (Майр, 1971, 1996). Хоча дані молекулярної філогенетики та філогеографії є опосередкованими свідченнями, критичним для них є момент інтерпретації та методика [9, с. 14]. Втім, результати філогеографічних досліджень деревних рослин, які дуже популярні в європейських країнах, можуть значно доповнити наявні палеопалінологічні та палеоботанічні дані щодо розвитку рослинного покриву України і дати їм нову інтерпретацію.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Історія флори четвертинного періоду та формування сучасного рослинного покриву входила в сферу інтересів багатьох науковців. Головні закономірності розвитку ландшафтів четвертинного періоду визначені у роботах К. Маркова, М. Веклича, А. Величка, М. Куниці, І. Мельничука, В. Гричука, І. Удри; також заслуговують уваги біогеографічні погляди Й. Пачоського, М. Попова, В. Сукачова, Є. Вульфа, Є. Лавренка, класичні роботи Д. Зерова, Ю. Клеопова, Б. Заверухи.

Сучасним результатам дослідження реліктів та рефугіумів присвячено низку наукових робіт С. Мосякіна та Л. Безусько, також Я. Дідух працює в цьому напрямку. Можна з впевненістю констатувати той факт, що за результатами досліджень реліктовий статус окремих таксономічних груп термофільних видів на рівнинній частині України є недостатньо обґрунтований. Останнім часом все частіше науковці приходять до висновку про неможливість існування первинних рефугіумів теплолюбних та вологолюбних деревних порід на рівнинній території України протягом максимуму останнього зледеніння (С. Мосякін, Л. Безусько, Я. Дідух). Водночас не виключається можливість існування вторинних рефугіумів на території Українських Карпат, а також прилеглих до них регіонів у пізньольодовиковий час [2, 3, 9].

**Виклад основного матеріалу дослідження.** Зауважимо, що думки та теорії науковців різняться залежно від того, чи вони прихильники концепції катастрофічного впливу дніпровського льодовика на природне середовище Східноєвропейської рівнини, чи висловлюють точку зору про менш різкі зміни клімату четвертинного періоду у помірних широтах Північної півкулі, що дали змогу вижити основному ядру сучасних широколистяних лісів

у багатьох ядрах “консервації”, тобто рефугіумах – центрах збереження реліктової флори, з яких згодом відбувалося її розселення та міграція по всій території Східноєвропейської рівнини.

Треба зазначити той факт, що кожному виду в голоцені були властиві унікальні особливості розселення по території, оскільки при чергуванні стадіалів і міжстадіалів змінювалася температура, гідротермічний режим – лімітаційні кліматичні чинники, за якими визначають розподіл рослинності, а також сучасну зональність. Значні коливання клімату протягом плейстоцену спричинили доволі істотні зміни як місцеположення, так і “змісту” ландшафтних зон. Однак як у льодовикові, так і в міжльодовикові періоди існували три зони, межі між якими змінювались, але тяжіли до певних ліній (М. Гродзинський, Є. Лавренко).

На думку В. Гричука [4, с. 87], в четвертинний період при несприятливих кліматичних умовах флора широколистяних лісів вижила на території Європи. Розміщувалися такі “сховища” у різні епохи зледеніння по-різному. В епоху максимального Дніпровського льодовика (за даними Є. Лавренка та Ю. Клеопова) існували балканський, кавказький та південно-український центри “консервації” флори [6, с. 247–248], а Ламермеєр (1923) вказує на ще один локалітет у межах Західної Європи [4, с. 85].

В’юрмський період хоча і характеризує меншим масштабом зледеніння, що доходило до Білорусі, проте більш континентальним кліматом [5, с. 49]. На думку М. Куниці, в епоху останнього Валдайського зледеніння територія України була значно віддалена від краю льодовика, перигляціальною була тільки частина Полісся [7, с. 87]. У цей період скоротився ареал неморальних лісів, але похолодання не призвело до повного зникнення неморальної флори, що зберігалася в регіонах з розсіченим рельєфом – на Поділлі, Донецькому кряжі чи в Гірському Криму, хоча деякі дослідники вважають, що неморальні ліси відступили у Закавказзя та Середземномор’я (Гроссет, 1935, 1969; Schwarzbach, 1961) [5, с. 49]. У контексті нашої статті ми підтримуємо точку зору, що суворі кліматичні умови суттєво впливали на розвиток рослинного покриву протягом максимуму останнього зледеніння, але визнаємо той факт, що не тільки льодові масиви, а насамперед “водні пертурбації” (за І. Удрою) катастрофічно вплинули на розподіл масивів широколистяних лісів.

Останнім часом все більше матеріалів (палеоботанічних та палінологічних Л. Безусько, С. Мосякіна, Н. Боліховської) свідчать про високу ймовірність виживання бореальних та неморальних (але невиразно термофільних) видів деревних рослин у “критичних” рефугіумах на європейських рівнинах та височинах, на північ від “класичних” південних [9, с. 11]. Було ідентифіковано чотири льодовикові рефугіуми вільхи (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), а філогеографічні дослідження засвідчили, що більша частина території Центральної та Східної Європи була колонізована вільхою з Карпатського рефугіуму. Також доведено, що деякі деревні породи (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix* sp., *Alnus* sp.) брали участь у формуванні перигляціальних ценозів на території України під час максимуму валдайського зледеніння [9, с. 16].

Наявність рефугіумів засвідчена також палеоботанічними матеріалами на території Передкарпаття, Розточчя та Поділля [1, с. 119], на велике значення Подільсько-Карпатських рефугіумів вказують В. Козій та V. Szafer. Є. Лавренко (1927) виділяв Карпатсько-Північно-балканський центр, який відіграв основну роль у формуванні листяних та частково мішаних лісів України [8, с. 33]. За даними вивчення міндель-риських відкладів підтверджено, що ліси паркового характеру (соснові за участю берези та поодиноких елементів мішано-ду-

бового лісу) не покидали території західних областей України, але водночас збільшилася площа під степовою рослинністю [1, с. 119].

У давньому голоцені рефугіуми широколистяних видів були нечисленні та розділені в зв'язку з суворими кліматичними умовами. Вже з кінця плейстоцену (пізній або фінальний палеоліт) однією з причин зміни та фрагментації біотичного покриву, в т. ч. скорочення ареалу широколистяних порід, стала антропогенна діяльність, через яку продовжується інтенсивне трансформування природних процесів. Також необхідно наголосити, що суттєвий середовищезформуючий вплив диких стадних копитних, які в умовах суворого клімату в кінці плейстоцену–давньому голоцені на території Східної Європи сприяли збільшенню площі відкритих та напіввідкритих ландшафтів.

Сприятливі кліматичні умови (підвищення вологості та температури) стали каталізатором для поширення широколистяних видів. За палінологічними матеріалами в алереди розпочинається процес формування лісового поясу Європи (Э. Зеликсон, 1994), хоча на території рівнинної частини України участь широколистяних порід у складі лісової рослинності була невеликою (Л. Безусько, 1999, 2003; Н. Герасименко 1997). Натомість вже в пізньому дріасі помітне похолодання спричинило відновлення перигляціальної рослинності та суттєве скорочення площ, зайнятих лісами, короткочасне відновлення міжсезонної мерзлоти [2, с. 377].

Панування перигляціального типу рослинності, який поєднував лісові, степові та тундрові елементи (явище гіперсональності [3, с. 6]), тобто комплексів, які не мають теперішніх аналогів у флорі та фауні Східноєвропейської рівнини, зміни повноводності та русел річок (прориви нових русел), а отже, зміни клімату глобального характеру зумовили багаторазові переміщення ареалів та структури географічної мінливості видів. Нестабільні умови дії гляціалів формували нові ніші і спричинили відповідні еволюційні ефекти. Екосистеми постгляціальних зон ставали новим середовищем існування для змінених гляціальними впливами популяцій, що стимулювало процеси диференціації.

Гляціальні рефугіуми європейських рослин відзначаються високим рівнем анцестральної (предкової) генетичної різноманітності, але генетично найрізноманітніші популяції формуються під час постгляціальної колонізації, коли відбувалося змішування та схрещування різних генетичних ліній. За результатами філогеографічних досліджень було виділено в межах Європи декілька зон контакту (*suture zones*) між генетично відмінними популяціями, які перетнулися у процесі післяльодовикового розселення після рефугіальної ізоляції: Альпійська, Середньоевропейська, Піренейська та Скандинавська зони контакту [9, с.16–17], що розділяють міграційні лінії, котрі колонізували терени Європи з південних рефугіумів, або з локальних центрів “консервації”. Без сумніву, в Європі можна виділити інші постплейстоценові контактні зони, наявність яких в Україні не виключена, але відомостей про них немає, оскільки наша територія у філогеографічному плані поки що практично не вивчена.

С. Мосякін та Л. Безусько в своїх дослідженнях наводять декілька моделей розвитку рефугіумів та їхню дальшу реколонізацію Європи після відступу льодовика [3, с. 4–7], за якими міграції з південніших рефугіумів були ускладненими або взагалі неможливими, якщо на північ від цих основних рефугіумів існували реліктові популяції того, або близьких видів. З цієї причини роль популяцій з деяких середземноморських, малоазійських та кавказьких рефугіумів у післяльодовиковому заселенні рівнинної частини Європи була незначною, оскільки популяції цих самих видів збереглися у пізньому плейстоцені на північ від південних рефугіумів.

Мозаїчно-пульсуюча динаміка широколистяних лісів визначалася темпами десимінації видів (Нейштадт, 1957). Отже, основним аргументом для визнання тих, чи інших рефугіумів є швидкість міграції видів. Грунтуючись на тому, що рослини не є статичними, малорухливими організмами, Я. Дідух наголошує, що вони можуть розселитися швидко і на значні відстані, тобто погоджується з теорією дисперсолістської концепції [5, с. 100], за якою є можливість далекого розселення, чим і пояснюють диз'юнкції ареалів. Якщо визнавати поступове поширення ареалів, тоді широкомасштабні інвазії видів неможливі. В цьому випадку є вірогідність їхньої постійної присутності в невеликих за площею рефугіумах, з яких вони за досить короткий час змогли поширитися на сусідні території. І. Удра (1988) зазначає, що рослини не здатні розселитися безмежно і кожен вид має свої темпи міграції [10, с. 114], тобто визнає, що зміни клімату четвертинного періоду не були катастрофічними в помірних широтах Північної півкулі, чим дали змогу вижити сучасним широколистяним лісам у багатьох ядрах "консервації" Східноєвропейської рівнини. Протягом усього плейстоцену термофільна флора розвивалася на території Подільської, Придніпровської, Середньоросійської, Приволзької височин та Донецького кряжу [10, с. 163], ділянки яких можна вважати вторинними рефугіумами.

Отже, вважаємо, що вторинні (пізні, тимчасові) ділянки теплолюбних і вологолюбних деревних порід найбільш імовірно існували в Україні протягом пізньольодовикового часу на заході країни (Карпатський регіон та прилеглі території) та відігравали головну роль у формуванні широколистяних лісів на території України протягом голоцену. Зазначимо також, що колонізація території України широколистяними лісовими видами в голоцені відбувалася не лише з боку Карпат, а доцільно було б розглянути інші напрямки, наприклад, з височин Молдови.

**Висновки.** Поширення рівнинних широколистяних лісів України потребує узагальнення і вдосконалення, оскільки вони суттєво відрізняються не тільки від західноєвропейських, а й між собою (залежно від міграційного потоку, з якого вони поширилися). Більшість дослідників вважає, що саме завдяки захисту гірських систем змогли зберегтися представники рефугіальної флори, а кліматичні умови пізньольодовиків'я (особливо періодів міжстадіальних потеплінь) були сприятливими для поширення у західних регіонах України вторинних рефугіумів тепло- і вологолюбних деревних порід. Зважаючи на все сказане, припускаємо, що останнє зледеніння дало можливість вижити на території України низці локальних вторинних рефугіумів (ураховано швидкість міграції видів та палеоботанічні дослідження).

**Перспективи досліджень.** Нагальною потребою нині є розвиток філогеографічних досліджень рослин України у комплексі з палеоботанічними розвідками. Вони мають бути спрямовані на підтвердження, або спростування наведених припусків, та не протирічити законам розвитку живих організмів. Багато таксономічних і палеоботанічних проблем, які стосуються рослин України, можуть бути успішно вирішені за допомогою методів філогеографії.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Артюшенко А. Т.* История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде / А. Т. Артюшенко, Р. Я. Арап, Л. Г. Безусько – Киев : Наук. думка, 1982. – 136 с.

2. *Безусько Л. Г.* Нові палеокліматичні реконструкції для аллереду та пізнього дріасу рівнинної частини України / Л. Г. Безусько // Укр. бот. ж-л. – 2010. – Т. 67. – № 3 – С. 373–380.
3. *Безусько Л. Г.* Палеокліматичні реконструкції для пізнього плейстоцену рівнинної частини України / Л. Г. Безусько, С. Л. Мосякін, А. Безусько // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. геогр. – 2010. – Вип. 38. – С. 3–11.
4. *Гричук В. П.* К познанию процесса формирования широколиственных лесов Восточноевропейской равнины в четвертичном периоде / В. П. Гричук // Вопр. географии. – 1949. – № 12. – С. 79–96.
5. *Дідух Я. П.* Етюди фітоекології / Я. П. Дідух. – К. : Арістей, 2008. – 268 с.
6. *Клеопов Ю. Д.* Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР / Ю. Д. Клеопов. – Киев : Наук. думка, 1990. – 352 с.
7. *Куница Н. А.* Природные ландшафты территории Украины в последнее ледниковье / Н. А. Куница // Физ. геогр. и геоморфология. – 1978. – Вып. 20. – С. 86–97.
8. *Лавренко С. М.* Рослинність України / С. М. Лавренко // Вісн. природознавства. – 1927. – Вип. 1–2. – С. 1–41.
9. *Мосякін С. Л.* Філогеографія та основні закономірності розселення рослин Європи у пізньому плейстоцені/голоцені [електронний ресурс] / С. Л. Мосякін, Л. Г. Безусько, А. С. Мосякін // Наук. записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2005. – Т. 43. – С. 13–19 – Режим доступу : [http://esteticamente.ru/portal/soc\\_gum/naukma/Biol/2005\\_43/03\\_mosyakin\\_s.pdf](http://esteticamente.ru/portal/soc_gum/naukma/Biol/2005_43/03_mosyakin_s.pdf)
10. *Удра И. Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии / И. Ф. Удра. – Киев : Наук. думка, 1988. – 200 с.

*Стаття надійшла до редакції 05.03.2014 р.*

*Доопрацьована 15.04.2014 р.*

*Прийнята до друку 26.06.2014 р.*

## **REFUGIA AND POSTGLACIAL MIGRATION ROUTES WITHIN THE TERRITORY OF UKRAINE**

**Lilia Iurkiv**

*Taras Shevchenko National University of Kyiv  
Volodymyrska st., 64, UA – 01601 Kyiv, Ukraina*

The paper considers questions about distribution and survival refugia of broad leaved forest. Use provisions of traditional (**historical, biogeographical, paleobotanical, paleopedological, palynological**) and modern approaches (phylogeography) to research were substantiated. Emphasizes the existence of secondary refugia in the territory of Ukraine. The tendency of the changing dominant ideas about refugia distribution broad leaf species was determined.

*Key words:* refugia (primary, secondary), postglacial migration, phylogeography.

## **К ВОПРОСУ РЕФУГИУМОВ И ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫХ МИГРАЦИОННЫХ ПУТЕЙ В ПРЕДЕЛАХ УКРАИНЫ**

**Лилия Юрків**

*Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко  
ул. Владимирская 64, 01601 г. Киев, Украина*

Рассмотрены вопросы исследования рефугиального распространения и выживания широколиственных лесов. Обосновано использование положений как традиционных (исторический, биогеографический, палеоботанический, палеопедологический, палинологический), так и современных методов и подходов к исследованию, в частности теории филогеографии. Делается упор на существовании вторичных рефугиумов в пределах территории Украины. А также определены тенденции изменений господствующих представлений о рефугиальном распространении широколиственных видов и приведены основные результаты практического применения этих положений.

*Ключевые слова:* рефугиумы (первичные, вторичные), постгляциальная миграция, филогеография.