

Генезис флори південного Поділля

ІРИНА ВОЛОДИМИРІВНА КОВТУН

КОВТУН І. В., 2009: Генезис флори південного Поділля. *Чорноморськ. бот. ж.*, т. 5, №4: 524-540.

Внаслідок проведеного флорогенетичного аналізу зроблено висновок, що формування флори дослідженого регіону розпочалось не раніше останнього зледеніння, а сама флора є міграційною. Виділено два типи реліктів – періоду валдайського зледеніння та атлантичного періоду голоцену. За допомогою теорії синергетики обґрунтовано нерівномірність у часі видоутворення на різних таксономічних рівнях.

Ключові слова: флора, релікти, Поділля

KOVTUN I. V., 2009: **Genesis of southern Podolya's flora.** *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 5, №4: 524-540.

Florogenetic analysis showed that the studied flora had started forming since last glacial period with being completely migratory. The two types of relicts – the Valday and Atlantic ones – are established. On the base of synergetic theory the irregularity of specification in time was proved on the different taxonomic levels.

Key words: flora, relict, Podolia

КОВТУН И. В., 2009: Генезис флоры южного Подолья. *Черноморск. ботан. ж.*, Т. 5, №4: 524-540.

В результате проведенного флорогенетического анализа сделан вывод о том, что формирование флоры исследованного региона началось не раньше последнего оледенения, а сама флора является миграционной. Выделено два типа реликтов – периода валдайского оледенения и атлантического периода голоцена. С помощью теории синергетики обоснована неравномерность во времени видообразовательных процессов на разных таксономических уровнях.

Ключевые слова: флора, реликты, Подолье

Волино-Подільська височина здавна привертала увагу флорогенетиків, оскільки ця територія не була вкрита водою з часу регресії сарматського моря та зовсім не покривалась льодовиками. До того ж тут зростає досить велика кількість видів, що мають ознаки реліктовості. Проте дуже значні розходження виникають у трактуванні різними авторами віку цих реліктів та шляхів їх проникнення у флору цієї території.

Для уникнення непорозумінь щодо різного трактування термінології зробимо уточнення. Услід за С. Шретером (цит. за [ЕЛЕНЕВСКИЙ, РАДЫГИНА, 2002]) ми приймаємо розуміння релікту як географічного поняття, яке розглядається тільки в зв'язку з реліктовим ареалом. Важливо підкреслити, що вид – релікт тоді, коли він має реліктовий ареал. Тобто в одних фрагментах ареалу вид може бути реліктом, в других – ні. Ознаки реліктового ареалу, за С. Шретером, наступні: 1) просторова обмеженість; 2) рідкісність виду, тобто невелика чисельність; 3) ареал знаходиться в процесі скорочення; 4) диз'юнкція має тільки природно-історичні (не антропогенні) причини.

Крім того, автор підкреслює, що в межах реліктового ареалу вид знаходиться в дисгармонії з сучасними умовами існування. Якщо ареал диз'юнктивний, але вид

знаходиться в гармонії з навколишніми умовами, то його до реліктів відносити не можна.

Вік релікта визначається часом проникнення виду у дану флору, з якого він безперервно тут зростає. Наприклад, хоч і існують достовірні докази того, що *Juglans regia* L. входив у склад вологих субтропічних лісів Поділля у третинний час, його не можна вважати третинним реліктом у цьому регіоні. Цей вид випав з природних ценозів в зв'язку з плейстоценовими похолоданнями, а зараз культивується людиною і навіть дичавіє. Тому у складі дослідженої флори це адвентивний вид, ергазіофіт за способом занесення.

Повернемось до реліктів нашого об'єкту досліджень. Намагаючись якось пояснити величезні диз'юнкції між частинами ареалів деяких подільських видів, Й. Пачоський приходять до висновку, що флора Подільської височини розвивалась автохтонно по меншій мірі з міоцену. Він вважає, що хоч вона і значно збідніла, проте не лише лягла в основу сучасної флори цієї області, але й стала головним джерелом заселення Полісся та причорноморських степів [ПАЧОСКИЙ, 1910]. Для середньої та західної частини лісостепу він наводить 51 вид, що є третинними реліктами: *Euonymus nana* M. Bieb, *Thalictrum foetidum* L., *Arabis turrita* L., *Coronilla elegans* Pančić та ін. Що ж стосується досить потужних шарів лесових утворень, розвинутих у давньому лісостепу, цей автор вважає, що вони формувались дуже повільно, не заважаючи зростанню рослин та не порушуючи загального характеру флори [ПАЧОСКИЙ, 1915].

Така точка зору не враховує той факт, що під кожним типом рослинності формуються особливі, притаманні лише цьому типу ґрунти. Так, під лісовою рослинністю формуються різноманітні підзолисті ґрунти, під степовою – чорноземи тощо. Тому справедливою є думка А.О. Величко [1961; С. 95]: "... визначивши тип похованого ґрунту, ми отримуємо дані не лише про характер ґрунтового покриву, а й про рослинність, що дозволяє робити надійні висновки про клімат та про ландшафтну обстановку". І якщо процеси лесоутворення не переривали б розвитку термофільної широколистої флори, як вважав Й. Пачоський, то у викопних рештках замість шарів чистих лесів, перемежованих прошарками ґрунту, знаходили б деяку суміш ґрунтів з лесами. Проте такого типу відкладів до цього часу виявлено не було. Натомість є чітко відмежовані шари, що відрізняються між собою речовинним складом, умовами залягання, розвитком тих чи інших генетичних типів [Куниця, 1965, 1966, 1981; Величко, 1972, 1981; Богуцький, Величко, Нечаев, 1975]. Шари лесів у долині Дністра мають різну потужність (до 4 м в середню – головну – холодну стадію (бузький час), що відповідає льодовиковому максимуму валдаю). Вони включають аркто-бореально-альпійську, кріофільну та ейритермну малакофауну відкритих безлісних просторів. Періодам інтергляціалів відповідають шари викопного ґрунту (до 2 м) [Куниця, 1981]. Тобто відомі повні розрізи, що охоплюють кілька міжльодовикових періодів від перигляціальної флори попереднього зледеніння, через оптимум інтергляціалу, який характеризується розповсюдженням термофільної рослинності, до перигляціальної флори наступного зледеніння. Тому про поступове збіднення флори таких рівнинних територій як Поділля в плейстоцені можна говорити, лише зіставляючи флори інтергляціалів, оскільки в льодовикові епохи відбувалось майже повне вимирання теплолюбної флори. При повторних заселеннях (під час інтергляціалів) з її складу випадала все більша кількість термофільних видів [Гросет, 1969; Величко, 1973; Гричук, 1989].

Тут варто процитувати В. М. Сукачова [1938; С. 24]: "яким би чином не відкладався лес (водним чи еоловим), однаково важко собі уявити, щоб в області лесів "гірські сосняки" з третинними реліктами змогли пережити період плейстоцену". Тобто кліматичні умови під час утворення лесів були настільки жорсткими, що навіть переривали процеси ґрунтоутворення, а домінуючими були процеси утворення лесів. А

І. П. Герасимов висловився так: "Безумовно, що лесоутворення притаманне сухому клімату, в іншому випадку в ньому не відбувалось би накопичення вапняку, а це суперечить можливості розвитку широколистяних лісів" [СОВЕЩАНИЕ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР, 1938; С. 25]. Таку ж точку зору розділяє Ю. Д. Клеопов: "... якщо б під час седиментації лесу існувала б лісова рослинність, вже були б до цього часу знайдені її макроскопічні залишки *in situ* типу похованих флор Західного Сибіру та Польщі" [там же; С. 21-22].

Про ритмічні зміни клімату протягом плейстоцену та голоцену свідчить велика кількість палеоботанічних, палеогеографічних та малакофауністичних даних [МАРКОВ, 1951, 1965; ГРОССЕТ, 1962; КУНИЦЯ, 1965, 1966, 1981; ВЕЛИЧКО, 1968, 1973; БОГУЦКИЙ, ВЕЛИЧКО, НЕЧАЕВ, 1975; ГРИЩУК, 1989]. У ряді цікавих праць В. І. КРОКОСА [1927, 1930] та О. І. НАБОКИХ [1911, 1915] відображене існування декількох шарів лесу, що перемежаються похованими ґрунтами степового, лісового і навіть болотяного характеру. Різке похолодання клімату під час зледенінь підтверджується і викопними слідами мерзлотних явищ, що поширювались далеко до півдня від меж зледенінь. А. Б. БОГУЦКИЙ, А. О. ВЕЛЧКО та В. П. НЕЧАЄВ [1975] звертають увагу на те, що на Волино-Поділлі – регіоні, що має достатньо південне положення в межах перигляціально-лесової області – кріогенні структури досить широко розповсюджені, різноманітні за типом та віком. Так, на ділянці залізниці від м. Шепетівка та далі до м. Кам'янець-Подільського А. А. КРАСЮК [1916] [цит. за НОВОСЕЛЬСКАЯ, 1961] описав викопний ґрунтовий горизонт, утворення якого автор відносить до льодовикового періоду максимальної епохи зледеніння, в якому він знайшов чисельні "мерзлотні клини" – сліди багаторічної мерзлоти. Залишками кріогенних процесів, що найбільш широко розповсюджені на території України, І. Г. Підоплічко в одній з своїх ранніх робіт вважав термокарстові утвори, до яких відносяться степові блюдця, або поди [Підоплічко, 1932]. Цікаво, що його висновки дуже логічно обґрунтовані в цій публікації. На жаль, пізніше він починає притримуватись антигляціалістських поглядів.

Перебуваючи під впливом робіт Й. ПАЧОСЬКОГО [1910], Є. М. ЛАВРЕНКО [1930], проаналізувавши територіальну приуроченість диз'юнктивних частин ареалів таких видів, виділяє 6 центрів "консервації" третинних реліктів широколистяних лісів, пов'язаних з підвищеною місцевістю, одним з яких є Бесарабсько-Подільсько-Волинська височина. Аргументи ті ж самі: існування ряду видів з розірваними ареалами та характер їх поширення. До таких третинних реліктів він відносить *Euonymus nana*, *Gentiana ciliata* L., *Hedera helix* L., *Scrophularia vernalis* L., *Pulmonaria molissima* A.Kern., *Scopolia carniolica* Jacq., *Dentaria glandulosa* Waldst. & Kit. та ін. Думку про можливість збереження на Подільській височині третинних реліктів висловлювали Є. В. ВУЛЬФ [1941, 1944] та В. ШАФЕР [Szafer, 1923, 1935]. Обґрунтовуючи тими ж самими диз'юнкціями деяких видів, що мають на Подільській височині основне місцезнаходження, В. Шафер вважає третинними реліктами 17 видів: *Euonymus nana*, *Schivereckia podolica* Andrzej. ex DC., *Thalictrum foetidum*, *Allium flavescens* Besser, *Scilla bifolia* L. та ін. [SZAFER, 1935]. Правда, пізніше він скорочує кількість третинних реліктів з 17 до 8 видів.

Але поступово накопичувався флористичний матеріал, який не вкладався у рамки цих уявлень. Виявлялись все нові ізольовані місцезнаходження термофільних лісових видів на територіях, що були охоплені максимальним зледенінням. Заслугою Д. ЛІТВИНОВА [1927] та Б. КОЗО-ПОЛЯНСЬКОГО [1931] є виділення комплексу реліктів "знижених альп", пов'язаних з залишками перигляціальних степів та "гірських сосняків". Ю. Д. Клеопов, критично аналізуючи погляди попередніх авторів та беручи до уваги, що значна кількість ізольованих місцезнаходжень широколисто-лісових видів зростають не лише в центрах "консервування" Є. Лавренка, а навпаки, на території Дніпровського льодовикового "язика", поділяє широколисті релікти на третинні

(пліоценові) та міжльодовикові. Перші, за Ю.Д. Клеоповим [1938, 1941а, б, 1990], крім Криму та Кавказу, могли зберегтись ще під захистом Уральських гір; а на рівнинних територіях розповсюджені лише міжльодовикові релікти дніпровсько-валдайського інтергляціалу, оскільки вони зростають і в районах дніпровсько-донського (риського) зледеніння. Релікти перигляціальних зниженогірських степів та гірських сосняків він датує часом максимального дніпровсько-донського зледеніння. Ксерофітні релікти кам'янистих відслонень він пов'язує з періодами лесоутворення, особливо під час останнього (валдайського) зледеніння [КЛЕОПОВ, 1930]. Пізніше дослідник прийшов до висновку про необхідність виділення реліктів березової стадії розвитку ландшафтів європейського лісостепу.

Щоб якось пояснити екологічну неоднорідність «третинних» реліктів (сюди увійшли і лісові, і степові види, рослини відслонень та інших зовсім різних екологічних груп), Й. Пачоський визнає лісостеп найбільш древнім, найбільш сформованим типом, а порівняно з ним трав'яні (степ) та лісові (тайга) угруповання, що простягаються без перерв на величезні простори, слід вважати лише дериватами лісостепу, що не встигли диференціюватись.

Відносно віку лісостепу існують й інші точки зору. Відомий дослідник ґрунтів України О. Набоких розвинув думку про несталість лісостепу, розглядаючи його як безладний агрегат цілого ряду різнорідних фізико-географічних ділянок; місцевість, що витримала нещодавно суттєві кліматичні пертурбації, які, хоч і не знищили усіх попередніх елементів її природи, але порушили їх початкову узгодженість та викликали ряд процесів, що ще не закінчились [НАБОКИХ, 1911]. Так, К. К. МАРКОВ [1951, 1965], Д. К. ЗЕРОВ [1948, 1952], Д. К. ЗЕРОВ, А. Т. АРТЮШЕНКО [1961] відносять виникнення лісостепу до четвертинного періоду, базуючись на даних палеоботаніки та спорово-пилкового аналізу.

Як визначає Д. К. ЗЕРОВ [1948], льодовиковий лісостеп на території України за своїм характером швидше нагадував сучасний лісостеп Західного Сибіру, тобто невеликі лісові масиви були складені сосною та березою. Такого вигляду лісостеп набуває в період після останнього валдайського (в'юрмського) зледеніння.

За результатами пилкового аналізу під час дніпровського зледеніння, в прильодовиковій смузі була поширена безлісна тундра з гляціально-дріасовою флорою, що складалась з арктичних, степових та аркто-альпійських видів [ЗЕРОВ, 1952]. Під впливом аргументів Ю. Д. Клеопова змінює свої погляди на рослинність цього періоду і Є. М. Лавренко. Він приходить до висновку, що під час дніпровського (риського) зледеніння широколисті ліси не могли зберегтись на Подільській височині. Занадто близько від неї був льодовик, що викликав сильне похолодання та ксерофітизацію клімату. Потужні зледеніння рівнин та гір, в першу чергу, сприяли розвитку та розповсюдженню гольцово-тундрових груп, які розміщувались в околицях льодовиків. Але на деякій відстані від останніх (можливо на відстані десятків та навіть сотень кілометрів), на більш підвищених місцях, на які не вплинули льодовикові розливи, розміщувались групи перигляціальних степів (або лісостепу), де степові ксерофіти були змішані з альпійськими та аркто-альпійськими формами.

Несприятливі умови призводили до відступання рослинності на південь під захист гір. Таким пристанищем могли бути гірські масиви Європи (південні Карпати, Балкани, гори Криму та Кавказу).

Зміни клімату під час оптимуму дніпровсько-валдайського (рис-в'юрмського) інтергляціалу сприяли поширенню широколистих порід та їх супутників на північ. Похолодання та пов'язане з ним збільшення сухості клімату під час валдайського (в'юрмського) зледеніння спричинили знищення широколистих порід та їх супутників на плато [ЛАВРЕНКО, 1938, 1946]. Зледеніння сильно впливало і на всю широку перигляціальну смугу. Рослинний покрив цієї території підпадав під вплив холоду та

різкої ксерофітизації клімату [ГРОССЕТ, 1935, 1962, 1966, 1969, 1971]. Малосніжні довгі холодні зими сприяли розвитку багаторічної мерзлоти [ГРИГОРЬЕВ, 1946]. Малоімовірно, щоб ці умови могла витримати термофільна неогенова флора. Вона повинна була відступати далеко на південь, а на її місце приходили більш кріофільні та ксерофільні види, здатні існувати в перигляціалній зоні.

Здавалося б, що повернення до поглядів про третинні релікти на Поділлі вже не буде, оскільки і геологічні, і малакофауністичні дані, і дані спорово-пилкового аналізу, і аналіз сучасного поширення видів доводять фізичну неможливість їх збереження. С. Ю. ЛІПШИЦ [1977; С. 119] відносно цього висловився так: "чудові роботи Г. Е. Гроссета ігноруються рядом українських ботаніків, які намагаються їх не помічати. Але штучне ігнорування обґрунтованих та новаторських публікацій не є методом наукової полеміки, і істина проб'є собі дорогу". Проте, і через багато років певна частина українських ботаніків знов і знов реанімують антигляціалістські ідеї, наводячи третинні релікти для територій, які або були вкриті льодовиками, або зазнали їх безпосереднього впливу [ЗАВЕРУХА, 1985; МЕЛЬНИК, 2000; КАГАЛО, 2002; КАГАЛО, ПАНЬКІВ, 2002; СМАРАГДОВІ ПЕРЛИНИ ВОЛИНИ, 2004]. Найбільше нас здивував малюнок із роботи В. І. МЕЛЬНИКА [2000], на якому він одночасно показує межу зледеніння та рефугіями лісових третинних реліктів. Цікаво, що два рефугіуми знаходяться безпосередньо під льодовиком. На жаль, автор ніяких доводів чи пояснень цього не наводить. У даному випадку ми маємо справу не з антигляціалістичними поглядами, а з нерозумінням суті термінології. Такі публікації шкідливі, оскільки дослідники-початківці цитують інформацію з цих робіт, що призводить до багаторазового дублювання помилок. Ще гірше, якщо такі автори готують статті до видань рівня Червоної книги України, документу, що має юридичну силу. І гуляють після цього із статті в статтю третинні релікти по всій території України.

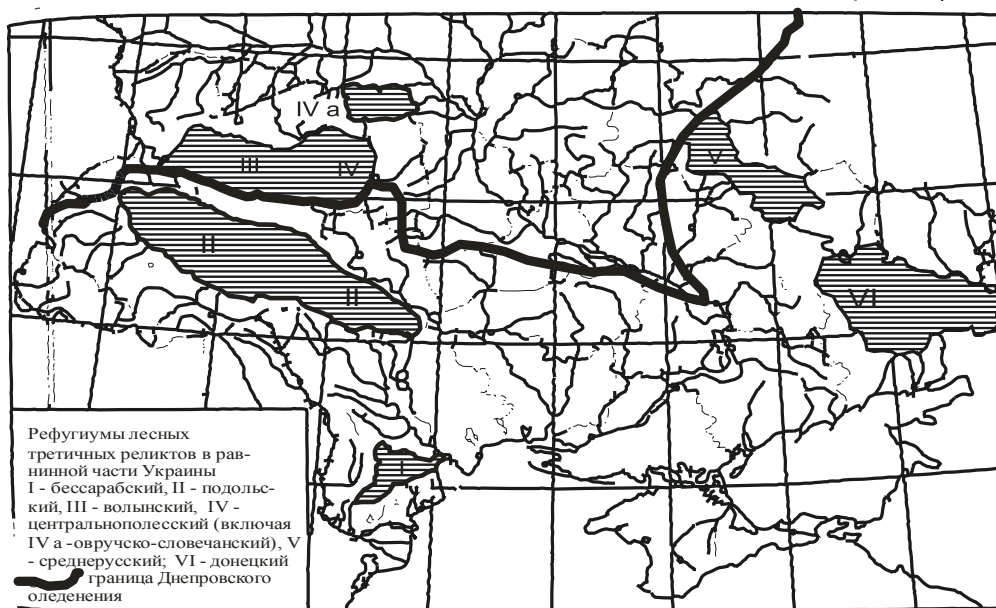


Рис. 1. Картохема з роботи В. І. Мельника, на якій показані рефугіуми лісових третинних реліктів (Мельник, 2000; С. 67; Рис. 16).

Fig. 1. Schematic map of forest tertiary relicts refugia (V. I. Melnik, 2000; P. 67; fig. 16).

Більшість авторів якось намагались обґрунтувати свої погляди. Дуже коротко розглянемо їх аргументи. Одним з них була наявність ендемічних видів на Поділлі. В. М. ВАСИЛЬСВ [1963] вважав, що зовсім виключена можливість формування нових видів протягом голоцену, тривалість якого не перевищує 10 тис. років. Хадач (Hadač), (цитуюмо за В. М. ВАСИЛЬСВИМ [1963]), намагається довести, що найбільш давні види арктичної флори повинні мати вік більше мільйону років, більша частина видів цієї флори має вік близько 400-600 тис. років і відповідно вік найбільш молодих видів варіює в межах 50-250 тис. років. Б. В. ЗАВЕРУХА [1985], посилаючись на ці міркування, намагається довести, що для утворення ендемічних географічних рас, приурочених до території Волино-Поділля, був необхідний значний відрізок часу, що вимірюється сотнями тисяч років. У всякому випадку, за цим автором, навіть наймолодша ендемічна раса не змогла тут виникнути та сформуватись протягом лише голоцену, бо це дуже незначний часовий відрізок для такого складного та поступового процесу. Правда, тут же ним оговорюється, що мова іде про дивергентно-еволюційний шлях розвитку, і, можливо, гібридогенний та мутагенний шляхи видоутворення характеризуються більш швидкими темпами.

Гіпотеза про поступове виникнення виду не підтверджується існуючими реальними фактами. Дослідження палеоботаніків демонструють, що навіть цілі поліхронні флори – псилофітова, археоптерисова, кам'яновугільна вестфальська, юрська та ангіофітова – змінюють одна одну не поступово, а раптово. Так, А. Н. Криштофович [1946; С. 31] відмічає: "... типовою ознакою поліхронних флор є їх дуже постійний та одноманітний склад протягом довгих епох їх існування (десятки мільйонів років). Така постійність спостерігається не лише у відношенні розвитку тих же класів, але також родів та видів, хоч би й в широкому смислі. Навпаки, при переході до кожної наступної поліхронної флори відмічається різка зміна рішуче усіх компонентів аж до появи панування нових класів та навіть більш крупних категорій". Далі він відмічає: "... ніде зовсім поступового переходу палеозойської флори в мезозойську не існує", а відносно покритонасінних: "що, де і як створило покритонасінні і зробило їх володарями рослинного царства, є ще важчою для розв'язання проблемою як у відношенні виявлення їх пращурів, так і у відношенні місця, умов та причин їх виникнення та розповсюдження". Сам Ч. Дарвін виникнення покритонасінних називав "жахливою таємницею".

Не спрацьовує тут і ідея про те, що покритонасінні виникли поступово, інтразонально, в якихось невеличких і не характерних для юрської флори екологічних нішах, а потім, в зв'язку із різкою зміною кліматичних умов, просто швидко розповсюдились на території, що звільнились через вимирання представників попередньої флори. Виявні рештки показують раптову одночасну появу великого різноманіття покритонасінних. Тобто у випадку поступового довготривалого утворення нових видів, а тим більш родів і вищих таксономічних категорій у цих невеличких інтразональних ділянках попередньої поліхронної флори поступово повинні були сформуватись зачатки покритонасінних в усьому своєму різноманітті, яке потім просто дуже швидко поширилось. Або ж, що більше відповідає логіці, якщо родоначальник покритонасінної флори і сформувався у нетипових для попередньої флори екологічних нішах, то при різкій зміні умов середовища він все одно не просто розповсюдився, а став початком вибухоподібного утворення не тільки видів, а родів, родин і порядків. Тобто і в цьому випадку доводиться зробити висновок, що еволюційний розвиток відбувався не поступово, а стрибкоподібно.

Всі ці явища пояснює теорія самоорганізації матерії бельгійського вченого російського походження І. Пригожина [ПРИГОЖИН, 1991, 1997, 1998; ПРИГОЖИН, СТЕНГЕРС, 2000]. Займаючись нерівноважною термодинамікою відкритих систем, яких в природі більшість (закриті системи – лише частковий випадок), він доводить, що в

нерівноважних системах можуть спонтанно виникати нові типи структур. В сильно нерівноважних умовах може здійснюватись перехід від безладу, теплового хаосу, до порядку, спостерігаються процеси самоорганізації. Можуть виникати нові структури, які він називає дисипативними. При поступовому збільшенні флуктуацій (коливань) нерівноважна система спочатку якісно не змінюється, а потім (він називає це точкою біфуркації) відбувається самоорганізація матерії, виникнення нових структур. При цьому не можна заздалегідь вирахувати, в якому напрямку піде розвиток, оскільки в точках біфуркації все вирішує випадок. Поблизу точок біфуркації в системах спостерігаються значні флуктуації. Такі системи ніби "коливаються" перед вибором одного чи кількох шляхів еволюції, і відомий закон великих чисел перестає діяти. Невелика флуктуація може слугувати початком еволюції в зовсім іншому напрямку, який різко змінить всю поведінку макроскопічної системи

У ситуації, далекої від рівноваги, диференціальні рівняння, що моделюють той чи інший природний процес, стають нелінійними, а нелінійне рівняння зазвичай має більш, ніж один тип рішень. Тому в будь-який момент часу може виникнути новий тип рішення, який не зводиться до попереднього, а в точках зміни типів рішень – у точках біфуркації – може відбуватися зміна просторово-тимчасової організації об'єкта.

Такі явища широко розповсюджені в світі живого. Важливо, що тип дисипативної структури значною мірою залежить від умов її утворення. Суттєву роль у відборі механізму самоорганізації можуть відігравати зовнішні поля, наприклад гравітаційне поле Землі чи магнітне поле.

З цієї точки зору стають зрозумілими розглянуті нами вище факти. Усі живі системи – відкриті, як і вся планетарна система в цілому. У ситуації, близькій до рівноваги, значних змін не відбувається. При зміні якогось зовнішнього фактора (сонячна радіація, різке похолодання або потепління клімату, а зараз таким фактором може стати й антропогенний прес) рівновага в існуючих системах порушується, і виникають нові типи структур різних таксономічних рівнів – нові види, роди, родини, нові рослинні угруповання. Якщо зміни якогось чинника незначні, відбуваються лише флуктуації (коливання). Якщо ж зміни суттєві – тобто такі, що ставлять біологічні системи у край нерівноважні умови – відбувається утворення нових структур. А.Н Криштофович [1936] вважає, що поступові (в геологічному масштабі) зміни зовнішніх умов, до яких відносяться навіть відступання та наступання льодовиків, призводять лише до міграцій зональної рослинності. До створення нової поліхронної флори приводять катастрофічні зміни клімату, коли різко змінюються умови існування на великих суцільних територіях (Підкреслення наше – І. К.).

Тобто еволюція відбувається стрибкоподібно, і версія про необхідність тривалого часу для виникнення нового виду не підтверджується. Необхідними виявляються якісь зміни зовнішніх умов існування. Причому, чим швидше вони відбуваються, і чим вище їх амплітуда, тим більше змінюються темпи еволюції у різних груп організмів. У одних групах темпи еволюції збільшуються; у інших іноді майже зовсім зупиняються, а то й навіть елімінуються цілі групи організмів. Такі зміни в темпах еволюції ми можемо спостерігати й зараз. Приклади швидкого видоутворення спостерігаються у адвентивних рослин [ТОКНТАР', WITIG, 2008]. Зміни у просторовому відношенні ми можемо спостерігати на прикладі утворення нових таксономічних одиниць видового та нижче рангів на межах ареалів видів з великою площею. У екологічному відношенні такі зміни в темпах еволюції (виникнення нових дисипативних структур) відбуваються в умовах, близьких до екстремальних (порушення рівноваги) – це швидке (в геологічному розумінні) видоутворення в гірських системах, в ектопах вапнякових та крейдових відслонень та ін.

Що ж стосується субендемичних для КП видів, які Б. В. ЗАВЕРУХА [1985] наводить як ендеміки Волино-Поділля, то більшість з них – молоді види, деякі навіть

багатьма авторами не визнаються за окремі види, а наводяться як підвиди, що теж свідчить про відносно молодий їх вік. Так, *Spiraea polonica* Blocki більшістю систематиків приймається як *Spiraea media* F.Schmidt subsp. *polonica* (Blocki) Pawl; *Vicia biebersteinii* Besser ex M. Bieb. як *Vicia grandiflora* Scop. var. *biebersteinii* (Bess.) Griseb.; *Gypsophila thyraica* A. Krasnova як *G. altissima* L. Монограф роду *Gypsophila* L. О. М. Царенко пише так: "Аналіз морфолого-анатомічних особливостей вегетативних та репродуктивних органів *G. thyraica* та *G. Oligosperma*, виділених А. М. Красновою (1971) з *G. altissima* L. – виду, описаного К. Ліннеєм, свідчить про те, що ознаки, на основі яких вони виділені, досить варіабельні та інколи трапляються в одній і тій же рослині кожного "виду". Крім того, в результаті проведених біоморфологічних, карполого-анатомічних, палинологічних досліджень ми не виявили будь-яких додаткових ознак, за якими можна було б розмежувати *G. altissima*, *G. thyraica*, *G. oligosperma*. На основі встановленої подібності даних видів ми розглядаємо *G. thyraica* та *G. oligosperma* як синоніми *G. altissima*" [ЦАРЕНКО, 1989; С. 436]. Цікаво, що Б. В. Заверуха ці види вважає згасаючими палеоендеміками, що мають яскраво виражений реліктовий характер. Незрозуміло, звідки випливає цей висновок, оскільки більшість авторів [БИРШТЕЙН, 1947; ДИДУХ, 1988; ЕЛЕНЕВСКИЙ, РАДЫГИНА, 2002] однією з основних ознак реліктової вважають систематичну ізольованість (тобто або це один вид в секції, роді, а іноді навіть в родині, або, якщо і існують інші види в цьому роді, то вони мають настільки чіткі морфологічні відміни, що сплутати ці види між собою неможливо).

Цей же автор в цій же роботі [ЗАВЕРУХА, 1985; С. 86] пише: "Неоендеміки є відносно молодими утвореннями філофлорогенезу, ареали яких знаходяться переважно в стадії прогресивного розвитку, своєрідної флористичної експансії по "захопленню" нових територій. Переважно це географічні раси, що виникли нещодавно (в історико-геологічному розумінні), близькі між собою, доволі часто нестійкі у проявах свого фенотипічного обліку за біоморфологічними ознаками. Вони нерідко утворюють більш менш чіткі плеяди заміщуючих, або вікарних, географо-екологічних рас." І невідомо, на підставі чого далі він наводить 7 видів з роду *Galium*, що належать не тільки до однієї секції (*Galium*), а навіть до одного циклу (*Molluginia* Klok.), всі зростають на Волино-Поділлі, як "безсумнівно реліктові ендеміки, що сформувались в умовах древнього пліоценового саваноїдного лісостепу" – *Galium besseri* Klok., *G. sphenophyllum* Klok., *G. subnemorale* Klok. et Zaverucha, *G. attenuatum* Klok. et Zaverucha, *G. macilentum* Klok. et Zaverucha, *G. congestum* Klok. et Zaverucha та *G. tyraicum* Klok. Така ж сама історія з *Euphorbia volhynica* Besser ex Racib. та *E. valdevillosocarpa* Arvat & Nyar., дуже близькими видами, ареали яких накладаються один на одного.

Таких ендеміків-реліктів (колись мали великий ареал, що почав деградувати, ставши спочатку диз'юнктивним, а потім з цих диз'юнктивних частин залишилась лише одна, і вид став реліктовим ендеміком) взагалі дуже мало, значно менше, ніж молодих ендеміків, що виникли нещодавно. А. М. Криштофович розрізняє їх як протендеміки та ліптендеміки, і як приклади ендеміків-реліктів наводить азіатський *Ginkgo biloba* L. та американський *Comptonia peregrina* (L.) Coult. [КРИШТОФОВИЧ, 1936].

Таким чином, ендемізм Волино-Подільських видів значно перебільшений, і багато з них є неоендеміками. Це види з високою життєвістю, мають невеликий ареал, бо виникли недавно і просто не встигли розповсюдитись. Підтвердженням того, що вони знаходяться в стадії розселення є рівномірність їх життєвості в межах всього ареалу (не зменшується на межах ареалу) та постійне розповсюдження на все нові й нові території. Так, *Poa versicolor* Besser не просто широко поширений в природних угрупованнях, а й зростає на штучно створених середовищах, які за своїми

властивостями схожі до його природних місцезростань – мури та будівлі, побудовані з вапняку.

При аналізі ареалів видів флори КП виявилось, що всі субендемичні види (12 видів) можна поділити на дві групи:

1) рослини відслонень та степових схилів (*Poa versicolor*, *Minuartia thyratica* Klokov, *Salvia cremenecensis* Besser, *S. dumetorum*, *Thymus* × *oblongifolius* Opiz, *Linum basarabicum* (Săvul. & Rayss) Klokov ex Juz., *Thalictrum uncinatum* Rehman, *Galium exoletum* Klokov, *G. tyraicum*, *Euphorbia volhynica*)

2) рослини неморальних лісів та чагарників (*Symphytum microcalyx* Opiz, *Spirea media* F.Schmidt subsp. *polonica*)

Тобто, ці дві групи субендемів КП корелюють з виділеними нами нижче двома групами реліктів. При цьому за кількістю видів у флорі КП переважає перша група – чим більш екстремальні умови зростання виду (нерівноважність відкритої системи), тим швидше темпи видоутворення. Це види, що утворились нещодавно (в геологічному розумінні) і генетично пов'язані з видами, поширеними в Центральній та Південній Європі та Азії, де зростають на скелях, степових схилах і кам'янистих відслоненнях в горах або на рівнині. Винятком є лише *Thalictrum uncinatum*, близький до *T. petaloideum* L. (sect. *Euthalictrum* DC.), поширеного в Сибіру, Східній та Середній Азії.

Що ж стосується видів, які за своїм походженням пов'язані з широколистяними лісами Середньої Європи, то важливо відмітити, що і вони зростають саме у тих місцях, де близько знаходяться виходи вапняку – на крутих схилах. Тобто високий вміст вапняку у складі ґрунту на цій території є тим фактором, який дав можливість цим таксонам не елімінувати в умовах крайньої нерівноваги з навколишнім середовищем, як це сталося там, де цього надлишку немає. Проте ці таксони досягли точок біфуркації (за якими йде утворення нових структур), що й спричинило утворення нових видів.

Таким чином, флора КП молодша, ніж вважали попередники, і за походженням носить міграційний характер у розумінні Є. М. ЛАВРЕНКА [1938]. Це флора, що складається головним чином з елементів, які мігрували з більш чи менш віддалених центрів. Території, зайняті флорами такого типу, характеризуються в минулому різкими і, як правило, багаторазовими змінами екологічних умов, що перешкоджало збереженню *in situ* більш чи менш древніх форм або довготривалому процесу видоутворення.

Ніяких прямих палеоботанічних доказів безперервного існування видів дослідженої флори з третинного періоду не існує. Підсумовуючи вищесказане, ми вважаємо, що реліктові диз'юнктивноареальні види КП можна поділити на дві групи:

1) релікти льодовикового періоду (супутники соснових лісів: *Lycopodium clavatum* L., *Pyrola rotundifolia* L., *P. minor* L., *Vaccinium myrtillus* L. та *V. vitis idea* L.; степові та вапнякові релікти та релікти гірського походження: *Carex humilis* Leys., *Thalictrum foetidum*, *Sesleria heufleriana* Schur, *Carex alba* Scop., *Allium strictum* Schrad., *A. obliquum* L. та ін.). Це види, основний ареал яких лежить на північ від досліджуваної території, якщо й є ізольовані місцезростання на півдні, то вони приурочені до гірських систем. Як правило, у систематичному відношенні вони представлені таксонами, які домінують у сучасних флорах північних широт: з однодольних – представники родини Poaceae та роду *Carex*, а з дводольних – представники родини Brassicaceae. Ще однією ознакою кріофільності цих видів є те, що квітнуть вони, як правило, холодною ранньою весною. В межах свого ареалу входять у склад різних ценозів – зростають і в соснових лісах, і в горах, і на степових та вапнякових схилах. Більшість з них не здатні поширюватись на нові місця, навіть цілком придатні в екологічному відношенні (*Carex alba*, *Allium strictum*, *A. obliquum* та ін.) – ознака реліктовості, відмічена ще В. Вангерінім [цит. за ЕЛЕНЕВСКИЙ, РАДЫГИНА, 2002];

2) термофільні релікти кліматичного максимуму останнього інтергляціалу (післяв'юрмського): *Euonymus nana*, та інші вологолюбні лісові листопадні та вічнозелені диз'юнктивноареальні види. Як правило, такі види або квітують в другій половині літа, плодоносять рідко, або плоди не встигають визрівати, або види зовсім не квітують і розмножуються лише вегетативно. До речі, *Hedera helix*, що деякими дослідниками вважався третинним реліктом (В. Худякова [2008] наводить його як третинний релікт у флорі Білорусі, яка безпосередньо була під льодовиком), взагалі не релікт. Це вологолюбний атлантичний вид, який на даній території знаходиться на межі свого ареалу. У багатьох місцях його місцезростання вторинні.

Важливо звернути увагу на те, чому ми вважаємо, релікти перигляціальних степів у флорі КП не старіше останнього зледеніння, чому ми не надаємо їм дніпровського віку. Справа в тому, що і зараз, після термічного максимуму післяльодовиків'я ці види почувають себе тут досить погано – *Carex alba* та *Allium obliquum* мають у КП єдині для України місцезнаходження, при чому популяції дуже невеличкі. А численні спорово-пилкові дослідження четвертинних відкладів [ЗЕРОВ, 1952, 1963; ЗЕРОВ, АРТЮШЕНКО, 1961] свідчать про те, що термічний максимум останнього дніпровсько-валдайського (рис-в'юрмського) інтергляціалу був значно вищим за сучасний. Так, дуб просувався принаймні на 500-600 км на північ від сучасної межі його поширення, граб – принаймні на 1000 км на північний схід, а *Tilia platyphyllos* – на 1400 км. Під час оптимальних фаз дніпровсько-валдайського інтергляціалу на території Східної Європи були більш сприятливі, ніж в польодовикові часи, умови для поширення широколистих лісів з усім комплексом характерних для них видів [ЗЕРОВ, 1963]. Тобто навряд чи могли зберегтись в таких занадто теплих та вологих для ксерокріофільних видів умовах види перигляціальних степів. Швидше за все вони відступали значно на північ або вище в гори.

Ще одним доказом перигляціальної природи видів першої групи є їх сучасне острівне місцезростання саме на ґрунтах, багатих вапняками. Як відомо, лесові відклади багаті вапном. Про його природу існують різні точки зору: Б. Н. Городков вважає, що це пов'язане зі складом материнських порід [ГОРОДКОВ, 1938а,б]. Проте більшість вчених не без підстав бачать у цьому відображення особливостей кліматичних умов під час утворення лесів. Так, І. П. Герасимов при обговоренні доповіді Б. Н. Городкова висловився так: "Відхилення доповідачем еолового походження лесу не виключає припущення про те, що кліматичні умови в зоні накопичення лесу були достатньо континентальними та сухими. Тільки в таких умовах могло накопичитись в лесі вапно" [СОВЕЩАНИЕ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР, 1938; С. 59]. А Ю. Д. Клеопов вважає, що: "...надлишок вапнякових стягнень у лесі свідчить про сухі умови утворення лесу" [там же; С. 22-23]. Йому довелось спостерігати в Молдові на стінках усіх ярусів лесу відбитки звапнованих корінців степових злаків; достатні проміжки між ними свідчать про ксерофітні умови лесоутворення. Під час останнього в'юрмського льодовиків'я ці види були поширені широкою перигляціальною смугою.

Що ж стосується другої групи видів, то існувала гіпотеза, що такі диз'юнктивноареальні термофільні види могли бути реліктами дніпровсько-валдайського (рис-в'юрмського) міжльодовикового періоду, яким вдалось вижити під час валдайського зледеніння [ЗЕРОВ, 1952; КЛЕОПОВ, 1941а; ЛАВРЕНКО, 1946]. Але ми дотримуємося думки Г. Е. Гроссета, що хоча валдайське зледеніння і було меншим за риське, але клімат льодовикових епох, в рівній мірі, як і клімат останньої в'юрмської льодовикової епохи, був надто суворим і континентальним [ГРОССЕТ, 1935]. Крім того, дослідження геолога А. А. Величко дають підстави зробити висновок, що хоч валдайське зледеніння і було меншим, але кліматичні умови були суворішими

[ВЕЛИЧКО, 1968]. До того ж, і дослідження палеогеографів на території КП це підтверджують (наявність 1-1,5 м, на схилах до 3 м лесових відкладів) [КУНИЦА, 1981].

Б. А. Тихоміров в результаті досліджень викопних рослинних решток з торфовищ післяльодовикових північних територій (В. та М. Ямал), півночі Якутії (дельта Лени та околиці бухти Тіксі) та з Далекого Сходу (Чукотка, басейн р. Пенжини), а також аналізу відомих в літературі даних, встановлює наявність лісової фази в післяльодовиковій історії рослинності північних територій. Ця фаза співпадала з післяльодовиковим термічним максимумом та характерна більш широким, ніж зараз, просуванням на північ як деревних порід, так і інших елементів лісової світи. Полярна межа деревних порід (*Betula alba* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata*) в післяльодовиковий термічний максимум знаходилась північніше сучасної на 2-2,5° та навіть на 3° [ТИХОМИРОВ, 1938, 1941]. А В. Б. Сочава висловився так: "...можна не сумніватись, враховуючи ті знахідки деревини, які зробив колись ще Волосович, що територія сучасної Арктичної підзони була в цей період так чи інакше облісненою." [СОВЕЩАНИЕ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР, 1938; С. 65].

Тобто є всі підстави вважати вологолюбні термофільні диз'юнктивноареальні види, які ми віднесли до другої групи, за види, що пережили в умовах Кам'янецького Придністров'я післяльодовикове похолодання.

SCHIVERECKIA podolica Andrz. ex DC. s. l.

Диз'юнктивноареальний вид, перигляціальний релікт. Поширений у Кам'янецькому Придністров'ї, Східному Лісостепу та Степу (Харківська, Донецька та Луганська області), Румунії (Добруджа), Росії (центр. райони Сх.-Європейської рівнини, Урал, північному сході європейської частини Росії [АЛЕКСЕЕНКО, 1946; ЮДИН, 1963].

Б. В. ЗАВЕРУХА [1985] та В. ШАФЕР [SZAFFER, 1923, 1935] вважають кальце-термогеліофільним третинним реліктом. Справжні термофільні види на Поділлі квітують або у другій половині літа, або зовсім не квітують. *Schivereckia podolica* поводить себе як кріофільний вид – квітує ранньою весною, коли більшість літньозелених термофільних видів ще не почала вегетації. Крім того, більша частина ареалу лежить на північ від даної території, аж до тундрової зони, де вид зростає серед чагарників [ЮДИН, 1963].

Одною з рис древнього виду є стабільність морфологічних ознак. Тут же, навпаки, різниця морфологічних ознак виду в межах диз'юнктивного ареалу дозволила М. І. Алексеєнко виділити в межах *Schivereckia podolica* s. l. 4 види, а саме: *Sch. podolica* Andrz. s. str. (Поділля, Румунія), *Sch. berteroides* Fisch. ex Alexejenko (Південний Урал), *Sch. mutabilis* Alexejenko (Харківська, Донецька та Луганська обл.), *Sch. kusnzovii* Alexejenko (Середній Урал) [АЛЕКСЕЕНКО, 1946].

Під час в'юрмського льодовиків'я вид входив у склад кріофільних перегляціальних груп. Під час відступу льодовика деградація ареалу супроводжувалась видовою диференціацією. Ю. Д. КЛЕОПОВ [1990] теж вважав її реліктовим видом перигляціальних степів.

CAREX alba Scop.

Вид поширений в арктичній зоні Європи (басейни річок Адзиви та Пимва-шор), у гірських системах (Альпи, Східні Піренеї, Західні Карпати, Урал, Кавказ, Алтай, Тянь-Шань, Джунгарський Алатау), Сибіру (північна частина басейну Єнісею, Іртишу, Лени) та в Якутії. В Україні вперше був знайдений біля с. Врубівці Кам'янець-Подільського р-ну у 1926 році, з того часу, незважаючи на пошуки, місцезнаходження не підтверджувалось. Нещодавно знайдено нове місцезнаходження біля с. Демшин того ж району [КОВТУН, ГОНЧАРЕНКО, 2001; КОВТУН, 2004].

Екологічно приурочений у межах майже всього ареалу до сухих світлих хвойних та мішаних лісів, як правило, відслонення вапняків, та відкритих кам'янистих, більшою частиною вапнякових схилів; зустрічається на височинах і в лісовому та верхньому поясах гір.

В Україні зростає у середньовіковому дубово-грабовому лісі, у верхній частині дуже стрімкого схилу з нахилом поверхні 35⁰-40⁰. Ґрунти дерново-підзолисті карбонатні (рендзини) дуже змиті, бідні на гумус, у зв'язку з крутизною схилу мають дуже тонкий нещільний шар, під яким відслонюються вапняки.

Carex alba, як і решта видів цієї секції, є, безумовно, дуже древнім видом, про що свідчить як структура ареалу, так і морфологічна стабільність ознак протягом всього величезного ареалу (ознака давньої високої спеціалізації виду). Крім *Carex alba* до секції *Albae* Aschers. відносяться *Carex ussuriensis* Kovn. (Далекий Схід) [ЕГОРОВА, 1999; СМАГИН, 1965; СОЧАВА, 1946] та *C. eburnea* Boott. (Північна Америка) [MANUAL..., 1982]. Хоч Кречетович і відносив ці види разом з деякими іншими до секції *Lamprochlaenae* Drejer, проте *Carex alba*, *C. ussuriensis* та *C. eburnea* він виділяв у окремий ангаро-пацифічний цикл, визнаючи тим самим спорідненість цих трьох осок і відокремленість їх від решти видів з цієї секції [КРЕЧЕТОВИЧ, 1935].

Що ж стосується віку цього релікту у флорі Поділля, то навряд чи можна вважати його третинним, як це робить О. О. КАГАЛО [2002]. Викликає сумнів і термофільність (за тим же автором) виду, який у більшій частині свого ареалу зростає у хвойних лісах типу "гірських сосняків" і навіть заходить в арктичну зону, а в Європі має гірські місцезнаходження. Ми вважаємо цей вид залишком перигляціальних степів.

CAREX humilis Leys.

Поширений у Західній та Середній Європі, на Балканському півострові, в південній Польщі, лісостеповій смузі Східної Європи, у Криму, на Кавказі, в Алтаї та Західному Сибіру. У межах всього ареалу приурочений до степів, степових дрібноземистих та кам'янистих схилів, світлих сухих лісів на карбонатних ґрунтах; зустрічається на рівнині та в нижньому і середньому поясах гір [ЕГОРОВА, 1999].

Подільські місцезнаходження відірвані від загального ареалу в Європі. У 1953 Г. О. Кузнєцова відмічала, що цей вид утворює великі зарості на степових ділянках [КУЗНЄЦОВА, 1953]. Зараз можна знайти окремі плями, в основному вздовж р. Дністер та його приток. Ю. Д. Клепов вважає її компонентом перигляціальних степів разом з *Poa sterilis* M. Vieb та *Polygala sibirica* L. [КЛЕПОВ, 1990]. Ми також притримуємось цієї думки.

Природних соснових лісів у КП немає, але зрідка трапляються види-супутники соснових лісів – у Заліщицькому Придністров'ї: *Lycopodium clavatum* L. [GAJEWSKI, 1931]; у с. Іванківці Сатанівського району: *Pyrola rotundifolia* L., *P. minor* та *Ramischia secunda* (L.) Garce [КОТОВ, 1930]; у лісі коло с. Зелений Гай Заліщицького р-ну: *Vaccinium myrtillus* та *V. vitis idaea* [GAJEWSKI, 1931]. Для двох останніх видів південна межа поширення проходить по південній межі Полісся. Усі перелічені види – супутники соснових лісів – на Поділлі можна вважати реліктами льодовикового періоду.

EUONYMUS nana M. Vieb.

Поширений у Західному та Правобережному Лісостепу (переважно Подільська та Придніпровська височини), Гірський Крим, Центральна (Румунія, Польща) та Східна (Молдова) Європа, Північний Кавказ, Центральна Азія (Монголія та Китай).

Це сланкий вічнозелений кущ, який цвіте у липні, плодоносить рідко у серпні-вересні, розмножується переважно вегетативно. Тобто умови зростання цього виду і

зараз на Поділлі екстремальні (вид рідко плодоносить), тут проходить північна межа його поширення. Це в той час, коли на материку зовсім немає зледеніння. Навряд чи можливе збереження цього вологолюбного термофільного виду в умовах перигляціального степу, оскільки протягом всього свого ареалу вид зростає тільки під пологом лісів або чагарників. На нашу думку, час його входження в нашу флору – термічний оптимум післяльодовиків'я. І. ПАЧОСЬКИЙ [1910], W. SZAFER [1923], Б. В. ЗАВЕРУХА [1996] та В. І. МЕЛЬНИК [2000] вважали третиннореліктовим видом. Цікаво, що останній автор аргументує свою точку зору наявністю викопних залишків цього виду у неогенових відкладах Європи та Кавказу. Проте, щоб надати виду такий вік, необхідно обґрунтувати можливість його неперервного зростання на даній території. Звичайно, що не існує ні таких викопних залишків, та й палеокліматичні умови, особливо протягом плейстоцену, не давали можливості цьому вологолюбному виду зберегтись в умовах перигляціального степу.

Нарешті відзначимо, що навіть такий короткий огляд цього питання дозволяє зробити наступні висновки. Хоч територія КП і стала розвиватись як суходіл, звільнившись від вод сарматського моря під час морської трансгресії, проте розвиток флори з тих часів не можна вважати неперервним, оскільки суттєві кліматичні зміни протягом плейстоцену (та в меншій мірі голоцену) з його зледеніннями, трансгресіями та супутніми коливаннями клімату та змінами фізичних та екологічних умов призводили до корінних перетворень самої флори.

Як свідчать палеоботанічні дані [Криштофович, 1936], еоценова та нижньоолігоценова флора України складалась в основному з вічнозелених рослин тропічного чи субтропічного типу. Тут зростали такі види, як пальми *Sabal* та *Nipa*, представники мангрових – папороть *Chrysodium*, багаточисельні види лаврових, як *Cinatomum*, *Oreodaphne*, *Laurus*. З олігоцену сюди починають проникати середземноморські типи, частково деривати того ж полтавського комплексу, але розвинуті в дещо інших кліматичних умовах (наявність сухого літа та зимових опадів). Ці типи, теж вічнозелені, були домішкою в тропічній та субтропічній рослинності Європи олігоцену. З початку олігоцену в Європу починають проникати тургайські типи. Поступово з'являються представники родів *Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Comptonia*, в основному вже листопадні, і до кінця міоцену рослинність Європи мала приблизно той же склад та характер, що і рослинність північної половини та сходу Азії на початку третинного періоду, тобто рослинність, яка в Азії зародилась у вигляді цілого комплексу, прототипу, ще в кінці крейди. Такі побудови не тільки підтверджуються палеоботанічними залишками, а й враховують переміщення полюсу, напрямок якого, за Вегенером, проходив з північних районів Тихого океану через Берингів пересип в область Арктики. При такій міграції полюсу зовсім неможливо було б говорити про синхронність розвитку певних рослинних комплексів в Європі, Азії та Америці [Ярмоленко, 1941].

Сучасна флора дослідженої території є відносно молодого. Вплив льодовикових епох (міндель, рис та в'юрм) призводив до корінних змін флори. КП не було безпосередньо вкрите льодовиком, але палеоботанічні та геологічні дослідження свідчать, що в ці періоди тут панувала ксерокріофільна рослинність типу тундростепу. Можливо, зберігались залишки хвойних лісів типу гірських сосняків. Під час інтергляціалів термофільна флора знов мігрувала на цю територію, але кожний раз у збідненому складі. Останнє в'юрмське зледеніння, хоча і було меншим за риське, але зміни, до яких воно призвело, не дозволяють припускати збереження на цій території залишків термофільної рослинності [Величко, 1973]. Отже, найдавнішими елементами сучасної флори КП є мігранти льодовикової епохи (це релікти перигляціальних степів та березово-соснової стадії післягляціалу). Наступна стадія розвитку флори співпадає з відступанням в'юрмського льодовика. В цей час в її склад увійшла більшість сучасних

видів помірно-широтної флори. З часом термічного оптимуму пов'язане поповнення дослідженої флори вихідцями з південних флор (*Euonymus nana* та ін.), більшість з яких з наступанням похолодання відступили на південні території, а вказані види залишилися як релікти. Наймолодшими автохтонними видами є неоендеміки, які виникли відносно нещодавно, не встигли розповсюдитись (субендемі). Їх походження генетично пов'язане з реліктами обох типів (гляціальними та термічного оптимуму), які в даних кліматичних умовах знаходяться в стані нерівноваги з навколишнім середовищем і досягають точок біфуркації, коли відбувається виникнення нових видів.

Сучасний етап розвитку флори пов'язаний з появою нового потужного фактора – антропогенного, вплив якого призводить до порушення рівноваги в живих системах, що спричинює ті ж самі явища – імміграцію нових видів (адвентів) та новий спалах видоутворення. В якому напрямку піде розвиток в таких умовах передбачити неможливо (відбуваються незворотні та недетерміновані процеси). Задача дослідників спостерігати за глобальними змінами, що відбуваються, та, по можливості, зберегти в стані рівноваги непорушеними природні системи на природоохоронних територіях з метою збереження біорізноманіття тієї флори, що залишилась нам у спадщину від природи.

Список літератури

- АЛЕКСЕЕНКО М. И. Новые виды рода *Schivereckia* Andrż // Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. – 1946. – Т. 9, № 4-12. – С. 215-231.
- БИРШТЕЙН Я. А. Понятие “реликт” в биологии // Зоологический журн. – 1947. – Т. 26, №4 – С. 313-330.
- БОГУЦКИЙ А. Б., ВЕЛИЧКО А. А., НЕЧАЕВ В. П. Палеокриогенные процессы на западе Украины в верхнем и среднем плейстоцене // Проблемы палеогеографии лессовых и перигляциальных областей. – М.: АН СССР, 1975. – С. 80-90.
- ВАСИЛЬЕВ В. Н. Реликты и эндеми северо-западной Европы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Т.4. – М.-Л.: АН СССР, 1963. – С. 239-284.
- ВЕЛИЧКО А. А. Стратиграфия лессовых отложений в перигляциальной зоне валдайского и московского оледенений // Палеогеография четвертичного периода СССР. – М.: МГУ, 1961. – С. 93-108.
- ВЕЛИЧКО А. А. Главный климатический рубеж и этапы плейстоцена // Изв. акад. наук СССР. Серия географическая. – 1968. – №3. – С. 5-17.
- ВЕЛИЧКО А. А. Лессы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. – М.: Наука, 1972. – 155 с.
- ВЕЛИЧКО А. А. Природный процесс в плейстоцене. – М.: Наука, 1973. – 255 с.
- ВЕЛИЧКО А. А. Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. – М.: Наука, 1981. – 252 с.
- ВУЛЬФ Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Вып. I. – М.-Л.: АН СССР, 1941. – С. 28-60.
- ВУЛЬФ Е. В. Историческая география растений. – М.-Л.: АН СССР, 1944. – 545 с.
- ГОРОДКОВ Б. Н. Степные реликты в Арктике // Проблема реликтов во флоре СССР. Вып. 1. – М.-Л.: АН СССР, 1938а. – С. 62-63.
- ГОРОДКОВ Б. Н. Степные реликты в Арктике // Сов. ботан. – 1938б. – № 2. – С. 58-60.
- ГРИГОРЬЕВ А. А. Циркуляция атмосферы в период максимального оледенения как база для реконструкции климата ледниковой эпохи // Проблемы палеогеографии четвертичного периода. Тр. Ин-та географии АН СССР. – 1946. – Т. 37. – С. 19-34.
- ГРИЧУК В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. – М.: Наука, 1989. – 183 с.
- ГРОССЕТ Г. Э. О возрасте реликтовой флоры равнинной европейской части СССР. (Критический анализ реликтового вопроса) // Землеведение. – 1935. – Т. 37, № 3. – С. 185-234.
- ГРОССЕТ Г. Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией Плейстоцена и Голоцена // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биологии. – 1962. – Т. 67, № 3. – С. 94-109.
- ГРОССЕТ Г. Э. Антигляциализм в ботанической географии // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. – 1966. – Т. 71, № 2. – С. 147-158.
- ГРОССЕТ Г. Э. Еще об антигляциализме в ботанической географии // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. – 1969. – Т. 74, № 1. – С. 71-84.

- ГРОССЕТ Г. Э. Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы и возраст реликтов этой формации // Там же. – 1971. – Т. 76, № 1. – С. 18-36.
- ДИДУХ Я. П. Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории отгеснения реликтов // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, № 12. – С. 1686-1698.
- ЕГОРОВА Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.; Сент-Луис, 1999. – С. 320-321.
- ЕЛЕНЕВСКИЙ А. Г., РАДЫГИНА В. И. О понятии "реликт" и реликтомании в географии растений // Бюл. моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 2002. – Т. 107, №3. – С. 39-48.
- ЗАВЕРУХА Б. В. Флора Вольно-Подолли и её генезис. – К.: Наук. думка, 1985. – 192 с.
- ЗАВЕРУХА Б. В. Бруслина карликова // Червона книга України. Рослинний світ. – К.: УЕ, 1996. – 608 с.
- ЗЕРОВ Д. К. Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР // Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу, 1948. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1950. – С. 43-61.
- ЗЕРОВ Д. К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертичному періоді на основі палеоботанічних досліджень // Ботан. журн. АН УРСР. – 1952. – Т. 9, № 4. – С. 3-18.
- ЗЕРОВ Д. К., АРТУШЕНКО А. Т. История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа // Четвертичный период. – 1961. – Т. 13-15. – С. 300-320.
- ЗЕРОВ Д. К. Хвощ великий (*Equisetum majus* Gars.) і хвощ строкатий (*E. variegatum* Shleish.) в околицях Києва // Укр. ботан. журн. – 1963. – Т. 20, № 6. – С. 74-80.
- КАГАЛО О. О. Историчні передумови формування раритетної компоненти рослинного покриву Волино-Поділля // Ю. Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука. Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю. Д. Клеопова (Київ, 10-13 листопада 2002 р.) – Київ: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 93-105.
- КАГАЛО О. О., ПАНЬКІВ Н. Є. Флороценогенетична зумовленість поширення *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) у центральній Європі // Ю. Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука. Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю. Д. Клеопова (Київ, 10-13 листопада 2002 р.) – Київ: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 215-219.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. До історії рослинного вкриття України // Четвертинний період. – 1930. – № 1-2. – С. 123-150.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР // Проблемы реликтов во флоре СССР (Тез. совещ.) – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – Вып.2. – С. 16-25.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – 1941а. – Вып. 1. – С. 183-256.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. Перигляциальные степи Европейской части СССР. // Тр. НИИ ботаники. – 1941б. – Т. 4. – С. 167-181.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 352 с.
- КОВТУН І., ГОНЧАРЕНКО І. Нове місцезнаходження рідкісного для України виду *Carex alba* Scop. // Акт. пробл. ботаніки та екології: мат-ли конф. молод. уч. – Ніжин: Наука-Сервіс, 2001. – С. 37-38.
- КОВТУН І. В. *Carex alba* Scop. (Сурегасеае) в Україні // Укр. ботан. журн. – 2004. – Т. 61, № 1. – С. 55-61.
- КОЗО-ПОЛЯНСКИЙ Б. М. В стране живых ископаемых: Очерк из истории горных боров на степной равнине Центрально-Черноземной области. – М.: Учпедгиз, 1931. – 184 с.
- КОТОВ М. И. Геоботанический очерк буковых лесов по р. Збруч. // Журн. рус. ботан. о-ва. – 1930. – Т.15, № ½. – С. 139-148.
- КРЕЧЕТОВИЧ В. И. Род *Carex* L. // Флора СССР. – Т. 3. – 1935. – С.111-464.
- КРИШТОФОВИЧ А. Н. Развитие ботанико-географических провинций в северном полушарии с конца мелового периода // Сов. ботан. – 1936.– № 3. – С. 19-24.
- КРИШТОФОВИЧ А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Т. 2. – М.-Л.: АН СССР, 1946. – С. 21-87.
- КРОКОС В. И. Материалы для характеристики четвертичных отложений восточной и южной Украины // Мат. дослідж. ґрунтів України. – 1927. – Т. 5, № 10. – С. 10-40.
- КРОКОС В. І. Четвертинні поклади Лубенщини // Вісн. укр. район. геолого-розвідк. управи. – 1930. – С. 1-10.
- КУЗНЕЦОВА Г. О. Флора і рослинність Середнього Придністров'я та можливості використання їх в народному господарстві: Дис.... канд. біол. наук: 03.00.05. – К., 1953. – 453 с.
- КУНИЦА М. О. До питання про будову і умови утворення терасових відкладів середнього Дністра // Геоморфологія річкових долин України / М. Ф. Веклич. – К.: АН УРСР, 1965. – С. 69-78.
- КУНИЦА Н. А. О возрасте плейстоценовых террас Днестра по данным фауны моллюсков // Докл. АН СССР. – 1966. – № 1. – С. 179-181.

- Куница Н. А. Плейстоценовые отложения долины Днестра в районе строительства Днестровской ГЭС // Воздействие гидротехнического строительства на природу и хоз-во Средн. Приднестровья. – Л.: Наука, 1981. – С. 32-40.
- ЛАВРЕНКО Е. М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. русск. ботан. общ-ва. – 1930. – Т. 15, № 4. – С. 351-363.
- ЛАВРЕНКО Е. М. История флоры и растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. – Т. 1. – Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – С. 235-296.
- ЛАВРЕНКО Е. М. Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии (Палеарктики) в четвертичное время // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. – 1946. – Т. 37. – С. 315-318.
- ЛИПШИЦ С. Ю. Некоторые мысли о реликтах // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – Л.: Наука, 1977. – С. 119-124.
- ЛИТВИНОВ Д. И. О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. – Л.: Изд. автора, 1927. – 15 с.
- МАРКОВ К. К. Палеогеография. – М.: Гос. изд-во Геогр. лит-ры, 1951. – 274 с.
- МАРКОВ К. К. Район Европейского ледникового щита // Четвертичный период. – М.: Наука, 1965. – С. 37-150.
- МЕЛЬНИК В. И. Редкие виды равнинных лесов Украины – Киев: Фитосоцицентр, 2000. – 212 с.
- НАБОКИХ А. И. Состав и происхождение различных горизонтов некоторых южно-русских почв и грунтов // Сельск.-хоз. и лесоводство. – 1911. – Т. 71, № 2. – С. 227-247; – 1912. – Т. 71, №1. – С. 3-17.
- НАБОКИХ А. И. Краткие заметки о грунтах Подольской губернии и соседних местностей // Зап. Подол. о-ва естествоисп. и любителей природы. – Винница, 1915. – Т. 3. – С. 3-101.
- НОВОСЕЛЬСКАЯ Н. Б. Следы существования многолетнемерзлых пород в пределах европейской части СССР вне области их современного распространения // Тр. Ин-та мерзлотоведения АН СССР, 1961. – Т. 17. – С. 78-93.
- ПАЧОСКИЙ И. Основные черты развития флоры Юго-Западной России. / Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей. – 1910. – Т. 34. – С. 1-430.
- ПАЧОСКИЙ И. К. К флоре юго-западной России // Вестн. рус. флоры. – 1915. – Т. 1, № 2. – С. 57-65.
- ПІДОПЛІЧКО І. Г. Про походження степових блюдець // Журнал геолого-географічного циклу. – 1932. – №3. – С. 93-97.
- ПРИГОЖИН И. Философия нестабильности // Вопросы философии. – 1991. – №6. – С. 46-57.
- ПРИГОЖИН И. Наука, Разум и Страсть // Знание-Сила. – 1997. – Т. 21, №9. – http://www.accessnet.ru/vivovoco/VV/PAPERS/NATURE/VV_SC31W.HTM
- ПРИГОЖИН. И. Постигание Реальности // Природа. – 1998. – Т. 6, №3. – <http://www.accessnet.ru/vivovoco/VV/PAPERS/NATURE/PRIG.HTM>
- ПРИГОЖИН И. Р., СТЕНГЕРС И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. – Эдиториал УРСС, 2000. – 312 с.
- СМАГИН В. Н. Леса бассейна р. Уссури. – М.: Наука, 1965. – 269 с.
- СМАРАГДОВІ ПЕРЛИНИ ВОЛИНИ / А. Б. Філіпенко, В. К. Терлецький, В. Г. Собко, В. С. Собко, О. В. Решетюк, Г. Г. Лисак, О. Р. Баранський. – Київ: Фітосоціоцентр, 2004. – 220 с.
- СОВЕЩАНИЕ ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР. (Ленинград, 25.01 – 29.01.1938) // Сов. ботаника. – 1938. – № 2. – С. 8-87.
- СОЧАВА В. Б. Вопросы флорогенеза и филогенеза маньчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растительности СССР – Вып. 2. – М.-Л.: АН СССР, 1946. – С. 283-320.
- СУКАЧЕВ В. Н. История флоры СССР в течение Плейстоцена на основании палеонтологических данных // Сов. ботаника. – 1938. – № 2. – С. 20-26.
- ТИХОМИРОВ Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и её реликтах в современной тундре // Сов. бот. – 1938. – № 2. – С. 62-65.
- ТИХОМИРОВ Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и её реликтах в современной тундре. // Материалы по истории флоры и растительности СССР – 1941. – Вып. 1. – С. 315-374.
- ХУДЯКОВА В. Реликт Беловежской пуши // Лесное и охотничье хозяйство. – 2008. – № 12. – С. 33-35.
- ЦАРЕНКО О. М. Критико-систематичний огляд видів роду *Gypsophylla* L. (Caryophyllaceae Juss.) флори України // Укр. ботан. журн. – 1989. – Т. 55, № 6. – С. 634-639.
- ЮДИН Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР – Вып. IV. – М.-Л.: АН СССР, 1963. – С. 493-571.
- ЯРМОЛЕНКО А. В. Палеогеографические условия третичного и четвертичного периодов в свете гипотезы о перемещении полюсов // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Вып. 1. – М.-Л.: АН СССР, 1941. – С. 374-398.
- GAJEWSKI W. Szczałki flory pierwotnej w jarze Dniestru // Ibid. – 1931. – N 11. – S. 10-40.
- MANUAL of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada / Henry A. Gleason and Artur Cronquist. – 2nd ed. – 1982. – 910 p.

SZAFER W. Trzecieorzędowe rośliny górskie na wale scytyjskim w ostoje podolsko-wolynskiej // Acta Soc. bot. pol. – 1923. – V. 1, N 2. – S. 97-119.

SZAFER W. Las i step na zachodnim Podolu // Ibid. – 1935. – V. 71. – S. 1-123.

ТОКНТАР'В., Wittig R. Divergence of morphological floral traits among European *Oenothera* L. populations // Вестник Белгородского государственного университета. – 2008. – С. 56-62.

Рекомендує до друку
І.І. Мойсієнко

Отримано 28.04.2009 р.

Адреса автора:

*І.В. Ковтун
Науковий центр екомоніторингу та
біорізноманіття мегаполісу НАН України
вул. Академіка Лебедєва, 37,
м. Київ, Україна
03143,
E-mail: irakovtun@mail.ru*

Author's address:

*I.V. Kovtun
Megapolis ecological biodiversity research
centre NAS Ukraine
37 Lebedeva str.,
Kyiv,
Ukraine
03143,
E-mail: irakovtun@mail.ru*