

## Вікаріантна та дисперсалістська парадигми у розвитку глобальної історичної фітогеографії

МОСЯКІН СЕРГІЙ ЛЕОНІДОВИЧ

MOSYAKIN S. L. 2005: **Paradigms of vicariance and dispersalism in the development of global historical phytogeography.** *Chorn. Botan. Journ.*, vol. 1, № 1: 7-18.

An overview of the role of vicariance-based and dispersal-based concepts in the development of global historical geography of plants is provided. Formation of evolutionary historical biogeography as a science and development of the dynamic evolutionary paradigm of biogeography became possible only after evolutionary works of CH. R. DARWIN and A. R. WALLACE. The names of DARWIN, WALLACE and J. D. HOOKER are closely tied to the formation of dispersal-based and vicariance-based approaches and paradigms. Basic directions, concepts and contemporary trends of development of global historical phytogeography are considered in a historical aspect. It is shown that basic concepts and principles underlying the modern historical phytogeographical analysis are (1) the evolutionary approach and incorporation of phylogeny into the taxonomic systems and phytogeographical schemes; (2) principle of actualism (uniformitarianism), with the use of paleobotanical data; (3) contemporary paleogeographic and paleogeological reconstructions and concept (global tectonics, glacial theory and others); (4) theory and the methods of vicariance biogeography; (5) theory and methods of dispersal biogeography; (6) testing hypotheses with the aid of molecular methods, etc.

*Keywords:* biogeography, historical phytogeography, phylogeography, dispersalism, vicariance

*Ключові слова:* біогеографія, історична фітогеографія, філогеографія, дисперсалізм, вікаріанс

Процеси еволюції рослин відбуваються у часі та просторі, і саме тому філогенетика та систематика рослин невідривні від фітогеографії. Після проведення філогенетичної реконструкції історії певної групи рослин постає проблема розробки заснованої на ній історико-фітогеографічної реконструкції. А це – завдання сучасної історичної фітогеографії (історичної географії рослин), яка у своєму розвитку пройшла кілька стадій і зараз також знаходиться на етапі докорінної концептуальної трансформації [ПАТТЕРСОН, 1998; ARBOGAST, KENAGY, 2001; AVISE, 1998, 2004; CRISCI, 2001, MORRONE, CRISCI, 1995, SPELLENBERG, SAWYER, 1999 та ін.].

Коли перечитуєш дві відомі глави про географічне поширення організмів у праці Ч. Р. ДАРВІНА "Походження видів" [1859], то деякі положення дискусії зараз здаються зовсім зайвими через свою самоочевидність. Дійсно, навіщо довго доводити, що певні види саме потрапили якимось чином до віддалених океанічних островів, а не існували там "від початку часів". Але, дивуючись, чому Ч. Р. ДАРВІН вважає за потрібне доводити начебто очевидні речі, ми забуваємо, що ці основи біогеографії зовсім не

здавалися такими очевидними нашим попередникам, навіть освіченим біологам першої половини ХІХ століття. Ми вважаємо аксіомою, що певний вид, або ж певна таксономічна група вищого рангу, виникли у певному регіоні протягом певного проміжку історичного часу, а після того розселилися в інші регіони, згодом можливо скоротили свій ареал, і таке інше. Ми при цьому забуваємо про те, що такий динамічний погляд на фітогеографію є в основі своїй еволюційним, що еволюційна парадигма зараз вже вкорінена у нашій свідомості чи навіть підсвідомості та є базою для сучасних фітогеографічних інтерпретацій. Разом з тим, без усвідомлення етапів розвитку основних ідей та концепцій історичної фітогеографії неможливо належним чином оцінити результати та висновки геоісторичних інтерпретацій розвитку та розселення різних таксономічних груп рослин.

У даній оглядовій статті (яка частково базується на одному з вступних розділів неопублікованого рукопису докторської дисертації автора [МОСЯКІН, 2003]) я вважаю за потрібне розглянути деякі найважливіші етапи історичного розвитку основних концепцій історичної фітогеографії, а також паралельно – до певної міри і пов'язані з цим зміни поглядів вчених на еволюцію земної поверхні. Відразу зазначу, що тут будуть розглянуті лише основні, загальні, глобальні фітогеографічні концепції, що стосуються історичних пояснень сучасного поширення наземних судинних рослин на земній кулі (тобто, переважно на рівні континентів) з точки зору вікаріансу та дисперсалізму. Регіональні фітогеографічні концепції у даній статті не розглядаються.

Сучасні ареали різних таксонів (або, точніше, філогенетичних груп організмів) сформувалися під дією двох основних груп факторів: еволюційної приуроченості й адаптованості організмів до певних природних зон (ландшафтних, кліматичних, едафічних тощо) та історії формування ареалу (центри походження, еволюційні зміни, час та напрямки розселення, наявність міграційних коридорів або бар'єрів тощо). Саме ці групи чинників визначають "вододіл" між екологічною (ландшафтною, екофізіологічною, геоботанічною тощо) та історичною біогеографією [ЄСЬКОВ, 2000; SPELLENBERG, SAWYER, 1999 та ін.]. Нас у даній статті найбільше цікавить саме еволюційно-історичний аспект фітогеографії.

З точки зору традиційного креаціонізму питання про походження та поширення таксонів рослин не виникає взагалі, або ж розглядається у досить своєрідному аспекті. Зокрема, у додарвінівський період у динаміці розглядалися локальні та регіональні вимирання та міграції, можливі шляхи розселення незмінних або майже незмінних видів рослин та тварин з "Едемського саду" або з місця, де зупинився Ноев ковчег (при цьому К. ЛІННЕЙ, досить оригінально з біогеографічної точки зору, пояснив походження природно-кліматичних зон та біомів за рахунок вертикальної зональності гори Арарат [НЕЛЬСОН, 1988]), тощо.

З цієї причини можна стверджувати, що історична біогеографія як наука (або динамічний еволюційний підхід як парадигма загальної біогеографії) стала можливою лише після еволюційних робіт Ч. Р. ДАРВІНА та А. Р. УОЛЛЕСА. Стихійно-еволюційні погляди та концепції попередників Дарвіна не справили помітного впливу на становлення й розвиток історичної біогеографії, оскільки не являли собою завершеної наукової концепції, а тому додарвінівський період формування історичної біогеографії тут не розглядається. Проте, історичний підхід у геології передував еволюційному підходу в біології.

На еволюційні погляди Ч. ДАРВІНА величезний вплив справили геологічні концепції У. СМІТА, Т. ХАТТОНА (ГЕТТОНА) та особливо Ч. ЛАЙЄЛЯ, одного з творців динамічної геології. Зокрема, Ч. ЛАЙЄЛЬ вважав, що хіба що не кожна суша колись була морем, а кожна морська територія колись була сушею. Трансформаційно-еволюційні погляди Ч. ЛАЙЄЛЯ досить добре вписувалися у переможну ходу дарвінізму, але Ч. ДАРВІН, який і сам мав дуже хорошу геологічну підготовку, не в усьому погоджувався зі своїм старшим колегою. Зокрема, це проявилось у відомій дискусії

Ч. ДАРВІНА та Дж. Д. ХУКЕРА [ЕСЬКОВ, 1984, 2000; ХАМФРИЗ, 1988, НООКЕР, 1853] стосовно походження та зв'язків флор південних континентів. Дж. Д. ХУКЕР [64] схилився до думки про те, що ці зв'язки (зокрема, між Австралією, Новою Зеландією, Південною Америкою та частию Південною Африкою та деякими острівними флорами) можуть бути пояснені існуванням у минулому мостів суші між цими зараз віддаленими масивами суходолу. Ч. ДАРВІН, беручи до уваги вже відомі на той час особливості геологічної будови океанічних та континентальних частин земної кори, схилився до дисперсалістських пояснень (і навіть провів власні оригінальні експерименти з розселення рослин), які дуже обґрунтовано викладені у двох згаданих географічних розділах "Походження видів" [59].

Лише через кілька років погляди Ч. ДАРВІНА отримали підтримку та додаткове геологічне обґрунтування. У 1863 р. вийшла книга американського геолога Дж. Д. ДАНА [DANA 1863; ROSS, 1976]), у якій він чітко виклав концепцію відмін між океанічною та континентальною корою, тим самим заклавши дійсно наукові основи геологічної концепції фіксизму. Дж. Д. ДАНА вважав, що трансформації континентальної кори в океанічну та навпаки практично неможливі, а отже й континенти та океани завжди займали приблизно ті ж самі позиції що й зараз. Він допускав, що у минулому з різних причин відбувалися морські трансгресії та регресії, але вони мали здебільшого локальний або регіональний та тимчасовий характер, не впливаючи суттєво на розподіл океанів та суходолу на поверхні земної кулі. Концепція фіксизму (у різних її модифікаціях) займала панівне положення в геології протягом значного проміжку часу, аж до виникнення мобілістської концепції А. ВЕГЕНЕРА. При пануванні фіксистської концепції такі популярні серед біогеографів мости суші (за винятком локальних "містків" на місцях епіконтинентальних морів, на зразок Берингії та Американського перешийку) значно втратили аргументованість як пояснення особливостей міжконтинентального поширення тих чи інших груп рослин чи тварин.

Е. ЗЮСС розробив свою відому концепцію Гондвани на основі саме фіксистських, а не мобілістських уявлень [ROSS, 1976]. Тобто, на його думку, частини південного суперконтиненту були пов'язані між собою саме ділянками суходолу на теренах, що зараз вкриті океанами. Таким чином, ця концепція була певною мірою поверненням до динамічно-трансформістських поглядів Ч. ЛАЙЄЛЯ. Концепція Гондвани була активно використана біогеографами для пояснення диз'юнктивного поширення різних груп живих організмів на південних континентах, але геологічні та біологічні обґрунтування таких пояснень здебільшого лишалися спекулятивними або, у кращому разі, гіпотетичними.

Такими вони лишалися до часів розробки революційної мобілістської концепції А. ВЕГЕНЕРА [ВЕГЕНЕР, 1984; ЕСЬКОВ, 1984, 2000; МОРОЗ, 1996; НЕЛЬСОН, 1988; УЕДА, 1980; RAVEN, AXELROD, 1974; ROSS, 1976], яка докорінно змінила наші уявлення про Землю та, зрештою, і про історію біосфери. Далеко не всі біогеографи визнали концепцію мобілізму відразу після її опублікування. Для багатьох геологів залишалися незрозумілими рушійні сили та механізми переміщення літосферних плит. Сам А. ВЕГЕНЕР на рівні науки свого часу не зміг показати ці механізми (точніше, навіть помилкове пояснення "екваторіального дрейфу" та розходження континентів у напрямках схід-захід через обертання Землі та припливно-відпливну дія Місяця та Сонця), а наведені ним докази здебільшого допускали подвійне тлумачення. Отже й не дивно, що у середині ХХ століття мобілістські погляди у фітогеографії відстоювали переважно біогеографи Південної півкулі, які мали перед собою численні приклади здогадно гондванських диз'юнкцій [МАКРИДИН, 1988; НАУМОВ, 1969; ПАТТЕРСОН, 1988; ХАМФРИЗ, 1988; DU RIETZ, 1940; MANOS, 1997]. Дещо несподівана підтримка мобілізму державними колами Третього Рейху (до чого А. ВЕГЕНЕР не мав жодного відношення) також не сприяла популярності його ідей поза межами Німеччини та окупованих під час Другої Світової війни частин Європи [BUFFETAUT, 2003].

Інколи навіть один і той же вчений-біогеограф у різні періоди своєї наукової біографії по-різному ставився до концепції переміщення літосферних плит. Варто порівняти, наприклад, заголовки статей Д. АКСЕЛЬРОДА [AXELROD 1963; RAVEN, AXELROD 1972, 1974] – перша стаття Д. АКСЕЛЬРОДА категорично відкидає мобілістські пояснення у фітогеографії, а наступні статті з ентузіазмом підтримують мобілістські реконструкції.

Вдумливий фітогеографічно-історичний підхід у найкращих "енглерівських" традиціях продемонстрував у своїх фундаментальних монографіях Є. Вульф (E. WULF) [1936, 1943, 1944] який ці традиції збагатив та значно розширив. Зокрема, він був переконаним прибічником теорії А. ВЕГЕНЕРА вже в ті часи, коли переміщення континентів вважалися більшістю фітогеографів безпідставною спекуляцією. У передмові до англійського перекладу монографії E. WULF [1943] Е. МЕРРІЛЛ (E. MERRILL) відмічає мобілістські погляди принаймні як щось незвичне у ботанічній географії, як певну оригінальність автора, яку можна вибачити з огляду на його ботанічну ерудицію. Час довів справедливість мобілізму та підтвердив багато висновків Є. ВУЛЬФА, тим самим забезпечивши йому одне з чільних місць серед фітогеографів ХХ століття.

Наочно показати різне ставлення видатних фітогеографів радянських ботанічних шкіл до концепції мобілізму можна на прикладах Є. Вульфа, який цю концепцію підтримував, М. ПОПОВА [1983а,б], який схилився до теорії мостів суші (зокрема, Лемурії), та М. КЛОКОВА [1963], який взагалі відкидав мобілізм як невиправдане гіпотетичне припущення, до того ж катастрофістське за своєю сутністю (тобто, ще й ідеологічно неприйнятне).

Отже, повертаючись до дискусії Ч. ДАРВИНА та Дж. Д. ХУКЕРА про походження флор південних континентів, можемо констатувати, що, як це часто буває в науці, обидві сторони виявилися і правими, і неправими. Ч. ДАРВІН помилився, повністю відкинувши ідею про давні наземні зв'язки південних континентів та запропонувавши суто дисперсалістське пояснення (міграції з північних континентів). Проте, його несприйняття концепції трансокеанічних мостів суші було по суті вірним. Дж. Д. ХУКЕР був правий у своєму біогеографічному передбаченні пізнішої концепції Гондвани та (частково) у поясненнях деяких нотальних диз'юнкцій, але помилився у поясненні механізмів виникнення цих диз'юнкцій, висунувши концепцію мостів суші.

Таким чином, начебто конкретна та спеціальна проблема пояснення дивних нотальних диз'юнкцій та походження біоти південних материків призвела до виникнення двох надзвичайно важливих глобальних біогеографічних концепцій: концепції Ч. ДАРВИНА-А. Р. УОЛЛЕСА та концепції Дж. Д. ХУКЕРА [ЕСЬКОВ, 2000]. За першою концепцією, Північна півкуля – еволюційна колиска хіба що не всіх флор (і фаун) Землі, звідки вони поширилися, переважно сушею, до південних континентів. Відповідно до цього, саме до південних континентів були витіснені архаїчні та реліктові групи організмів, де вони частково збереглися й дотепер. Саме тому ця концепція згодом отримала назву "теорії відтиснутих реліктів" (або "витіснення реліктів"), і її, відповідно, можна вважати предтечею сучасних глобальних дисперсалістських біогеографічних концепцій [ЕСЬКОВ, 2000; ROSS, 1976 та ін.].

За другою концепцією, Південна півкуля – колиска та регіон автохтонного розвитку багатьох нотальних флор (та фаун), причому основним джерелом формування цих флор була Гондванська суша (включаючи Антарктиду) [CHALONER, CREBER, 1989; DETTMAN, 1989; TRUSWELL, 1990]. Отже, у рамках цієї концепції основна увага приділялася єдності нотальної біоти та механізмам її розселення [ЕСЬКОВ, 1984, 2000]. Фактично концепцію Дж. Д. ХУКЕРА можна вважати предтечею глобальної концепції вікаріантної біогеографії.

По суті ж, ці дві базові концепції історичної біогеографії є не взаємовиключними, а взаємодоповнюваними, і мають співіснувати у межах сучасної синтетичної історичної

біогеографії. Для різних груп судинних рослин зараз чітко доведені як приклади дії біогеографічної моделі "відтиснення бореальних реліктів", так і пояснення за рахунок "єдності нотальної біоти" у межах Гондвани [ЕСЬКОВ, 1984; 1994, 2000; НЕЛЬСОН, 1988; ТАХТАДЖЯН, 1970, 1978; ХАМФРИЗ, 1988; BARLOW, 1981; CRISP et al., 1999, 2001; RAVEN, AXELROD, 1972, 1974 та ін.]. Як вірно зазначає К. ЕСЬКОВ [1984, 1994, 2000], ці дві концепції розглядають предмет дослідження (ареал певної філогенетичної групи) з різних боків і лише у комплексі дають про нього адекватне уявлення; отже, можна сказати, що модель Уоллеса намагається дати проекцію історичного часу на простір, а модель Хукера – проекцію просторових стосунків у часі.

На думку багатьох фітогеографів, основним центром макроеволюційних новацій (і, відповідно, основною "колискою флор") був і лишається тропічний пояс (хоча зараз основними осередками збереження реліктів є здебільшого субтропіки, або ж гірські регіони у тропіках), звідки нові групи організмів згодом мігрували до помірніших регіонів Земної кулі. У відповідності з цим, С. МЕЙЄН [1987, 1988; MEYEN, 1987] сформулював концепцію фітоспреди́нгу, розселення нових таксономічних груп та флор з тропічних регіонів, подальшої спеціалізації у позатропічних (зокрема, субтропічних) регіонах та збереження реліктових форм поза межами тропіків. На думку С. МЕЙЄНА, висока інтенсивність макроеволюційних процесів у тропіках пояснюється надзвичайно високою біотичною конкуренцією у поєднанні зі зниженням неселективної абіотичної компоненти добору, завдяки чому значні морфологічні новації на початковому етапі мають шанс на збереження та закріплення (але згодом здебільшого вибраковуються відбором за рахунок тої ж високої біотичної конкуренції). Цим, зокрема, можна пояснити виникнення диз'юнктивних амфітропічних ареалів, загадка яких тривалий час бентежила біогеографів [ХАМФРИЗ, 1988; DU RIETZ, 1940; ROSS, 1976 та ін.]. Концепція фітоспреди́нгу С. МЕЙЄНА подібна до концепції "екваторіальної помпи" Ф. ДАРЛІНГТОНА [ЕСЬКОВ, 2000; РАСНИЦЫН, 1989; ROSS, 1976] і суперечить широко відомій концепції флор Гінкго та Вельвічії М. ПОПОВА [1983а].

Разом з тим, постійне існування або давнє виникнення тропічного та екваторіального поясів у сучасному або подібному до сучасного вигляді піддаються сумніву; більше того, висувуються концепції порівняно недавнього формування флор цих кліматичних поясів та їх флор [ЖЕРИХИН, 2003; SHOWN, GASTON, 2000]. Альтернативна концепція "зональної стратифікації" [ЖЕРИХИН, 2003] пояснює біогеографічно значущі глобальні міграційні та еволюційні явища докорінною кліматичною перебудовою біоти (яка, зокрема, відбулася наприкінці палеогену) під впливом диференціації єдиної помірно-субтропічної зони Землі. Перехід від планетарної "термоери" до "кріоери" (епохи різко вираженої широтної зональності) що особливо вплинув на екваторіальні та приполярні регіони. Ці дві альтернативні глобальні біогеографічні моделі були оригінально поєднані К. ЕСЬКОВИМ [ЕСЬКОВ, 1994, 2000], який вважає, що єдиний механізм "фітоспреди́нга" може працювати у різних режимах, які диктуються зовнішніми (переважно абіотичними, макрокліматичними) умовами. Фітоспреди́нг працює у режимі "екваторіальної помпи" у періоди різкої широтної зональності (кріоери), а у епохи слабшої широтної зональності (термоери) центри макроеволюції не локалізовані в екваторіальній зоні, а розподілені більш дифузно. На думку К. ЕСЬКОВА, фітоспреди́нг є універсальним біогеографічним (у тому числі флорогенезисним) механізмом; він має три режими роботи, обумовлених глобальними кліматичними закономірностями. Ці режими формують тричленний цикл: "екваторіальна помпа" (пізній палеозой, кріоера) – "дифузні центри формоутворення" (мезозой – ранній палеоген, термоера) – "зональна стратифікація" (пізній палеоген, перехід від термоери до кріоери) – знову "екваторіальна помпа" (неоген, кріоера). Ця глобальна біогеографічна модель є дуже привабливою з точки зору логічності пояснення глобальних біогеографічних змін, але вимагає подальшої розробки та перевірки на широкому біогеографічному матеріалі.

К. ПАТТЕРСОН [1988] виділяє чотири основні групи методів історичної біогеографії: "метод Уоллеса" (фактично, формування принципів історичної біогеографії на ранніх стадіях її розвитку), методи "рівноваги" (скоріше, методи біогеографічного балансу, які у розумінні К. ПАТТЕРСОНА наближуються до теорії острівної біогеографії Р. МАКАРТУРА та Е. ВІЛСОНА), фенетичні методи та кладистичні методи. Він вважає за доцільне проводити головне розділення не між вікаріансом та дисперсалізмом як біогеографічними концепціями, а між "фенетичним" методом (куди він відносить як вікаріантну за своєю суттю панбіогеографію Л. КРУАЗА, так і численні дисперсалістські моделі) та кладистичними методиками. Такий підхід правомірний, якщо мова йде суто про методи, але, очевидно, набагато важливіше та цікавіше простежити саме розвиток концепцій, парадигм, теоретичних засад історичної біогеографії. Саме тому я вважаю за потрібне приділити більшу увагу двом основним течіям або концепціям, які намітилися та теоретично оформилися у другій половині ХХ століття: вікаріантна та дисперсалістська біогеографія. Питання ж про використання тими чи іншими авторами формально-кладистичних або суто традиційних ("фенетичних", за термінологією К. ПАТТЕРСОНА) методів здається менш суттєвим, хоча кладистичний підхід виразно домінував саме у вікаріантній біогеографії.

Панбіогеографічний підхід Л. КРУАЗА [COX, 1998; CROIZAT, 1973; CROIZAT et al., 1974] концептуально до певної міри виводиться з біогеографічних традицій Дж. Д. ХУКЕРА та тісно пов'язаний з напрямком вікаріантної біогеографії [23, 24, 52, 68, 71, 74, 81]. Л. Круаза звертає основну увагу на концепції центрів походження та еволюції *in situ*, а також на виявлення узагальнених міграційних шляхів (треків, "слідів") біоти (*generalized tracks*). Відповідно до цього, основним інструментом панбіогеографічних побудов виступають детальні еволюційно-таксономічні дослідження, аналіз конфігурацій ареалів та можливих міграційних шляхів (*pattern-and-track analysis*). Ареалогічні принципи А. І. ТОЛМАЧОВА [1974, 1976] досить подібні до деяких базових принципів панбіогеографії Л. КРУАЗА, хоча й ці автори працювали цілком незалежно.

Вікаріантна біогеографія намагається узгодити послідовність філогенетичних подій у різних групах організмів з реконструйованою послідовністю палеогеографічних подій (зокрема, але не виключно, з послідовністю фрагментації Пангеї, Гондвани, Лавразії та інших континентів, орогенезами, морськими регресіями і трансгресіями, зледеніннями тощо). При цьому здебільшого використовується формалізована кладистична методика; як об'єкти аналізу часто виступають території з певним набором видів чи таксонів інших рангів; ці території (біогеографічні одиниці аналізу) виступають аналогами таксонів (з точки зору методики традиційного таксономічного кладистичного аналізу), а таксони при біогеографічному аналізі виступають як аналоги ознак таксонів у систематиці. Тобто, як вид у таксономічній кладистиці характеризується певним набором ознак або станів ознак, так і біогеографічна одиниця у вікаріантній кладистиці характеризується через певний набір видів (або таксонів інших рангів). Вікаріантна біогеографія на глобальному (планетарному) рівні біогеографічних реконструкцій має глибокі корені у концепціях єдності нотальних флор Дж. Д. ХУКЕРА, Гондвани Е. ЗЮССА, мобілізму А. ВЕГЕНЕРА та сучасній глобальній тектоніці, а також методично витікає з панбіогеографічного підходу Л. КРУАЗА та кладистичних методів В. ХЕННІГА.

Послідовники дисперсалістських концепцій у біогеографії здебільшого досить критично ставляться до побудов вікаріантної кладистики, вважаючи, що останній напрямком недооцінює можливості (у тому числі стохастичні) розселення видів протягом тривалих проміжків часу [CAIN et al., 2000; CARLQUIST, 1967; CHALONER, CREBER, 1989 та ін.]: види рухаються легше, ніж материки. Отже, дисперсалістські пояснення виникнення сучасних ареалів організмів ближчі до концепцій Ч. ДАРВІНА та

А. Уоллеса, теорії острівної біогеографії Р. Макатура та Е. Вілсона та новітніх поглядів на динамічні закономірності розповсюдження і розселення організмів.

У цій класифікації можна до певної міри вказати й місце принаймні деяких видатних біогеографів радянської школи. Погляди Є. Вульфа ближче до вікаріансу, а погляди М. Попова тяжіють до дисперсалізму, хоча обидва ці дослідники не обмежувалися лише однозначними поясненнями. Наприклад, гляціалістські палеофлористичні реконструкції Є. Вульфа виразно тяжіють до дисперсалістських поглядів (які зараз отримують дедалі більше підтверджень саме у палеобіогеографії плейстоцену та голоцену [CAIN et al., 2000; COMES, KADEREIT, 2003; TABERLET et al., 1998 та ін.]). У цій системі погляди М. Клокова, з його концепцією переважно автохтонного розвитку флор та вікарних морфолого-географічних рас [Клоков, 1963; 1978 та ін.], стоять ближче до вікаріантних концепцій (хоча сам він, безперечно, таким чином свої погляди не класифікував), ніж до дисперсалізму. Як не дивно, але тяжіння по суті до вікаріантної біогеографії у М. Клокова поєднувалося з різким антигляціалізмом та антимобілізмом.

Значний вплив на погляди фітогеографів вітчизняних шкіл справили палеоботанічні реконструкції А. Криштофовича [1946], який, свідомо чи підсвідомо, досить часто викладав свої ідеї у категоріях міграцій цілих флор та флористичних комплексів, хоча механізми таких структурних біогеографічних перебудов залишалися здебільшого поза обговоренням. Один з провідних палеоботаніків та палеофітогеографів сучасності С. Мейєн [Макридин, Мейєн, 1988; Мейєн, 1987, 1988; Мейєн, 1987] також комплексно розглядав еволюцію флори та рослинності.

Для багатьох фітогеографів та геоботаніків радянських (а тепер російських, українських та інших) наукових шкіл та традицій характерним є поєднання по суті історичного та екологічного підходів, прагнення до вивчення не стільки філогенезу та флорогенезу, скільки флороценогенезу та філоценогенезу, що помітно у роботах Ю. Клеопова, Є. Лавренка, А. Толмачова, Б. Заверухи, Б. Юрцева, Р. Камеліна, Ю. Шеляга-Сосонка, Я. Дідуха та інших багатьох дослідників [Заверуха, 1985; Камелин, 1973; Клеопов, 1990; Клоков, 1963; Толмачев, 1974, 1986 та ін.]. Особливої уваги заслуговує оригінальна концепція філоценогенезу, запропонована В. Жеріхіним [2003].

На думку Й. Спелленберга та Дж. Соєра [Spellenberg, Sawyer, 1999], особливості географічного поширення сучасних організмів, серед іншого, визначаються наступними основними групами чинників: 1) процес еволюції, 2) фізіологічні адаптації, 3) механізми розселення, 4) конкурентні або мутуалістичні стосунки між видами, 5) інтегративні екологічні чинники (у тому числі сукцесії), 6) кліматичні зміни, 7) зміни рівня океанів та морів, 8) переміщення континентів (глобальна тектоніка літосферних плит), 9) прямий або опосередкований вплив людини. Як бачимо, ці чинники приблизно відповідають деяким з основних напрямків глобальної біогеографії. Зокрема, дисперсалістська концепція звертає основну увагу на механізми розселення та пов'язані з ними фізіолого-екологічні чинники (пункти 2 та 4-6). Вікаріантна біогеографія та споріднена панбіогеографічна концепція основний наголос роблять на еволюційних процесах (пункт 1) на тлі глобальних палеогеографічних змін (пункти 6-8). Екологічна (та екофізіологічна) біогеографія пояснює поширення організмів переважно чинниками 2-6, а новітні підходи до вивчення антропогенної динаміки флор та фаун звертають основну увагу на прямий або опосередкований вплив людини (пункт 9).

У своєрідній "таксономії" сучасних концептуальних підходів історичної біогеографії [CRISCI, 2001] запропоновано виділяти принаймні дев'ять основних: 1) підхід з точки зору центрів походження та шляхів розселення; 2) панбіогеографія; 3) філогенетична біогеографія, 4) кладистична біогеографія; 5) філогеографія; 6) аналіз ендемізму за принципом парсимонії (максимальної економії); 7) методи, що базуються

на біогеографічно значущих подіях; 8) аналіз предкових ареалів; 9) експериментальна біогеографія. Згадані методи та підходи часто тісно пов'язані між собою, а межі між ними досить умовні. Наприклад, філогеографія використовує методи кладистичної біогеографії, а її відмінність від філогенетичної біогеографії взагалі умовна.

На нашу думку, усі ці підходи правомірні (залежно від поставлених завдань того чи іншого дослідження), але глобальна історична біогеографія має прагнути до урахування усіх факторів, що впливають на поширення організмів, та до поєднання усіх цих підходів у єдиній концепції філогенетичного, еколого-ценотичного та географічного синтезу. Наслідком такого синтезу могла б стати екофілогенетична біогеографія, яка враховує екологічні вимоги та адаптації організмів, їх еволюційну історію та філогенію, міграційні тенденції залежно від палеогеографічних та палеоекологічних змін тощо. У такому біогеографічному синтезі знайдуть своє належне місце усі продуктивні парадигми, теорії та концепції біології, географії та геології, які стосуються пояснень поширення живих організмів, їх угруповань та екосистем на земній кулі.

Ми вже бачимо, що елементи та положення колись суперечливих та начебто протилежних концепцій знаходять своє належне місце у новітньому синтезі: згадаймо концепції витіснення бореальних реліктів та автохтонного розвитку нотальних флор, вікаріантну та дисперсалістську біогеографію, флорогенетику М. ПОПОВА та глобальну історичну фітогеографію В. ВУЛЬФА тощо.

Особливе значення для перевірки дисперсалістських та вікаріантних моделей та пояснень особливостей поширення, розселення та еволюції рослин мають зараз методи молекулярної філогенетики [НЕЙ, КУМАР, 2004; BALDAUF, 2003; WHELAN et al., 2001 та ін.] та молекулярної екології. Завдяки молекулярно-філогенетичним дослідженням добре обґрунтовані, переконливі й переважно дисперсалістські пояснення отримані для цілих флор та окремих груп рослин океанічних островів [EMERSON, 2002; LINDQVIST, ALBERT, 2002; WAGNER, FUNK, 1995 та ін.], південних [CRISP et al., 2001, 2004; WINKWORTH et al., 2002; WRIGHT et al., 2000 та ін.] та північних [XIANG QIU-YUN, SOLTIS, 2001 та ін.] континентів.

Особливо цікаві дані були отримані у рамках нового напрямку філогеографії, що зараз активно розвивається [МОСЯКІН та ін., у друці; ARBOGAST, KENAGY, 2001; AVISE, 2004; BERMINGHAM, MORITZ, 1998; HEWITT, 2004]. Молекулярні філогеографічні дослідження рослин дозволили достовірно виявити плейстоценові рефугіуми, реконструювати міграційні шляхи та закономірності формування сучасної флори і рослинності Європи та, меншою мірою, інших континентів у плейстоцені-голоцені [BROCHMANN et al., 2003; COMES, KADEREIT, 1998, 2003; HEWITT, 2004; SOLTIS et al., 1997; STENLIK, 2003; STEWART, LISTER, 2001; TABERLET et al., 1998; та ін.], а також переконливо спростували припущення антигляціалістських фітогеографічних концепцій [КЛОКОВ, 1963; УДРА, 1988]. На жаль, обмежений обсяг даної статті не дозволяє розглянути ці надзвичайно цікаві результати детальніше, але відповідні огляди готуються нами до друку [МОСЯКІН та ін., у друці].

Таким чином, сучасний історико-фітогеографічний аналіз ґрунтується переважно на таких основних концептуальних, методичних та теоретичних засадах: 1) еволюційний підхід та принцип відображення філогенії у систематиці; 2) принцип актуалізму (уніформізму) у палеофітогеографічних реконструкціях та використання наявних палеоботанічних даних; 3) сучасні палеогеографічні та палеогеологічні реконструкції та концепції; зокрема, теорія глобальної тектоніки літосферних плит (мобілізм) та льодовикова теорія (гляціалізм); 4) теорія та методи вікаріантної біогеографії; 5) теорія та методи дисперсалістської біогеографії на основі аналізу можливостей та ймовірності розселення видів, виходячи з їх біологічних особливостей; 6) широка та ґрунтовна перевірка гіпотез за допомогою наявних молекулярних методів досліджень.



## Список літератури

- ВЕГЕНЕР А. Происхождение континентов и океанов / Пер. с нем. – Л.: Наука, 1984. – 285 с.
- ВУЛЬФ Е. В. Историческая география растений. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 323 с.
- ВУЛЬФ Е. В. Историческая география растений. История флор Земного шара. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 548 с.
- ЕСЬКОВ К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 24-92.
- ЕСЬКОВ К. Ю. О макробиогеографических закономерностях филогенеза // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 199-205.
- ЕСЬКОВ К. Ю. История Земли и жизни на ней. – М.: МИРОС-МАИК "Наука/Интерпериодика", 2000. – 352 с.
- ЖЕРИХИН В. В. История биома дождевых тропических лесов // Журн. общ. биол. – 1993. – Т. 54, № 6. – С. 659-667.
- ЖЕРИХИН В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. – М., Т-во научных изданий КМК, 2003. – vi + 542 с.
- ЗАВЕРУХА Б. В. Флора Вольно-Подоллии и ее генезис. – К.: Наукова думка, 1985. – 192 с.
- КАМЕЛИН Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – М.; Л.: Наука, 1973. – 354 с.
- КЛЕОПОВ Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. – К.: Наукова думка, 1990. – 352 с.
- КЛОКОВ М. В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – Вып. 4. – С. 376-406.
- КЛОКОВ М. В. Род рогоглавник (*Ceratocephala* Moench) в аспекте общей биологической дифференциации // Новости сист. высш. и низш. раст. 1977. – К.: Наукова думка, 1978. – С. 7-73.
- 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.
- МАКРИДИН В. П., МЕЙЕН С. В. Палеобиогеографические исследования // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение / Ред. В. В. Меннер, В. П. Макридин. – М.: Недра, 1988. – Т. 2. – С. 5-31.
- МЕЙЕН С. В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. – 1987. – Т. 48, №3. – С. 291-309.
- МЕЙЕН С. В. Методы палеофлористических исследований и проблемы флорогенеза // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение / Ред. В. В. Меннер, В. П. Макридин. – М.: Недра, 1988. – Т. 2. – С. 31-44.
- МОРОЗ С. А. Історія біосфери Землі. – К.: Заповіт, 1996. – Кн. 1. Теоретико-методологічні засади пізнання. – 440 с. – Кн. 2. Геолого-палеонтологічний життєпис. – 422 с.
- МОСЯКІН С. Л. Систематика, фітогеографія та генезис родини *Chenopodiaceae* Vent.: Дис. ... д-ра біол. наук. – К., 2003. – 525 с.
- МОСЯКІН С.Л., БЕЗУСЬКО Л.Г., МОСЯКІН А.С. Огляд фітогеографічних свідчень з історії флори і рослинності Європи у плейстоцені-голоцені // Укр. ботан. журн. (у друці).
- НАУМОВ Г. В. Краткая история биогеографии. – М.: Наука, 1969. – 201 с.
- НЕЙ М., КУМАР С. Молекулярная эволюция и филогенетика / Пер. с англ. – К.: КВІЦ, 2004. – 418 с.
- НЕЛЬСОН Г. Викарианс и кладистика: историческая ретроспектива и выводы на будущее // Биосфера: эволюция, пространство, время / Ред. Ю. И. Чернов. – М.: Прогресс, 1988. – С. 400-422.
- ПАТТЕРСОН К. Задачи и методы биогеографии // Биосфера: эволюция, пространство, время / Ред. Ю. И. Чернов. – М.: Прогресс, 1988. – С. 12-35.
- ПОПОВ М. Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с. [Переиздание в книге: М. Г. Попов. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды. – К.: Наукова думка, 1983. – Часть 1. – С. 132-237.]

- ПОПОВ М. Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae* s.s.) на основе теоретических построений // М. Г. Попов. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды. – К.: Наукова думка, 1983. – Часть 2. – С. 361-447.
- РАСНИЦЫН А. П. Фитоспрединг с точки зрения селекциониста // Журн. общ. биол. – 1989. – Т. 50, №5. – С. 581-583.
- ТАХТАДЖЯН А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, 1970. – 146 с.
- ТАХТАДЖЯН А. Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- ТОЛМАЧЕВ А. И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
- ТОЛМАЧЕВ А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 196 с.
- УДРА И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. – К.: Наукова думка, 1988. – 200 с.
- УЕДА С. Новый взгляд на Землю / Пер. с англ. – М.: Мир, 1980. – 216 с.
- ХАМФРИЗ К. ДЖ. Биогеографические объяснения и южные буки // Биосфера: эволюция, пространство, время / Ред. Ю. И. Чернов. – М.: Прогресс, 1988. – С. 292-318.
- ARBOGAST B. S., KENAGY G. J. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – P. 819-825.
- AVISE J. C. The history and purview of phylogeography: a personal reflection // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 371-379.
- AVISE J. C. What is the field of biogeography, and where it is going? // Taxon. – 2004. – Vol. 53. – P. 893-898.
- AXELROD D. I. Fossil floras suggest stable, not drifting, continents // Journ. Geophys. Res. – 1963. – Vol. 68. – P. 3257-3263.
- BALDAUF S. L. Phylogeny for the faint of heart: a tutorial // Trends in Genetics. – 2003. – Vol. 19. – P. 345-351.
- BARLOW B. A. The Australian flora: its origin and evolution // Flora of Australia. – Vol. 1. Introduction. – Canberra: Australian Government Publishing Service, 1981. – P. 25-75.
- BERMINGHAM E., MORITZ C. Comparative phylogeography: concepts and applications // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 367-369.
- BROCHMANN C., GABRIELSEN T. M., NORDAL I. *et al.* Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. – 2003. – Vol. 52. – P. 417-450.
- BUFFETAUT E. Continental drift under the Third Reich // Endeavour. – 2003. – Vol. 27. – P. 171-174.
- CAIN M. L., MILLIGAN B. G., STRAND A. E. Long-distance dispersal in plant populations // Amer. J. Bot. – 2000. – Vol. 87. – P. 1217-1227.
- CARLQUIST SH. The biota of long-distance dispersal. I. Principles of dispersal and evolution // Quart. Review Biol. – 1966. – Vol. 41. – P. 247-270.
- CARLQUIST SH. The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific Islands // Bull. Torrey Bot. Club. – 1967. – Vol. 94. – P. 129-162.
- CHALONER W. G., CREBER G. T. The phenomenon of forest growth in Antarctica: a review // J. A. Crame (ed.). Origins and evolution of the Antarctic biota. Geol. Soc. Special Publ. No. 47. – London: Geol. Soc., 1989. – P. 85-88.
- CHOWN S. L., GASTON K. J. Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness // Trends in Ecology and Evolution. – 2000. – Vol. 15. – P. 311-315.
- COMES H. P., KADEREIT J. W. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution // Trends in Plant Science. – 1998. – Vol. 3. – P. 432-438.
- COMES H. P., KADEREIT J. W. Spatial and temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System // Taxon. – 2003. – Vol. 52. – P. 451-462.
- COX C. B. From generalized tracks to ocean basins — how useful is Panbiogeography? // Journal of Biogeography. – 1998. – Vol. 25. – P. 813-828.
- CRISCI J. V. The voice of historical biogeography // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – P. 157-168.
- CRISP M. D., COOK L. G., STEANE D. A. Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? // Philos. Trans. Royal Soc. London Ser. B, Biol. Sci. – 2004. – Vol. 359. – P. 1551-1571.

- CRISP M. D., LAFFAN C., LINDER H. P., MONRO A. Endemism in the Australian flora // *Journal of Biogeography*. – 2001. – Vol. 28. – P. 183-198.
- CRISP M. D., WEST J. G., LINDER H. P. Biogeography of the terrestrial flora // *Flora of Australia*. – Ed. 2. – Melbourne: ABR/CSIRO Australia, 1999. – Vol. 1. Introduction. – P. 321-367.
- CROIZAT L. La "panbiogeografia" in breve // *Webbia*. – 1973. – Vol. 28. – P. 189-226.
- CROIZAT L., NELSON G., ROSEN D. E. Centres of origin and related concepts // *Syst. Zool.* – 1974. – Vol. 23. – P. 265-287.
- DANA J. D. *Manual of geology*. – Philadelphia, Pa., 1863. – 812 p.
- DARWIN CH. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. – London: Murray, 1859. – ix + 490 p. [Repr. 1964 by Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.]
- DETTMANN M. E. Antarctica: Cretaceous cradle of austral temperate rainforests? // J. A. Crame (ed.). *Origins and evolution of the Antarctic biota*. Geol. Soc. Special Publ. No. 47. – London: Geol. Soc., 1989. – P. 89-105.
- DU RIETZ G. E. Problems of bipolar plant distribution // *Acta Phytogeogr. Suecica*. – 1940. – Vol. 13. – P. 215-282.
- EMERSON B. C. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process // *Molecular Ecology*. – 2002. – Vol. 11. – P. 951-966.
- HEWITT G. M. The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography // *Frontiers in Zoology*. – 2004. – 1: 4 (16 pp.) <http://www.frontiersinzoology.com/content/1/1/4>
- HOOKE J. D. *Flora Novae Zealandiae*. Introductory essay // *The Botany of the Antarctic voyage of H.M. Discovery Ships "Erebus" and "Terror" in the years 1853–1855*. – London: Lovell Reeve, 1853. – P. i–xxxix.
- LINDQVIST CH., ALBERT V. A. Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys (Lamiaceae)* // *Amer. J. Bot.* – 2002. – Vol. 89. – P. 1709-1724.
- MANOS P. S. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences // *Am. J. Bot.* – 1997. – Vol. 84. – P. 1137-1155.
- MEYEN S. V. *Fundamentals of palaeobotany*. – London & New York: Chapman and Hall Ltd., 1987. – xxi + 432 p.
- MORLEY R. J. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2003. – Vol. 6(1,2). – P. 5-20.
- MORRONE J. J., CRISCI J. V. Historical biogeography: Introduction to methods // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1995. – Vol. 26. – P. 373-401.
- RAVEN P. H., AXELROD D. I. Plate tectonics and Australasian paleobiogeography // *Science*. – 1972. – Vol. 176. – P. 1379-1386.
- RAVEN P. H., AXELROD D. I. Angiosperm biogeography and past continental movements // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1974. – Vol. 61. – P. 539-673.
- ROSS C. A. (ed.). *Palaeobiogeography (Benchmark Papers in Geology series, vol. 31)*. – Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1976. – xv + 430 p.
- SOLTIS D. E., GITZENDANNER M. A., STRENGE D. D., SOLTIS P. S. Chloroplast DNA intraspecific phylogeography of plants from the Pacific Northwest of North America // *Pl. Syst. Evol.* – 1997. – Vol. 206. – P. 353-373.
- SPELLENBERG I. F., SAWYER J. W. D. *An introduction to applied biogeography*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. – xiv + 241 p.
- STEHLIK I. Resistance or immigration? Response of alpine plants to ice ages // *Taxon*. – 2003. – Vol. 52. – P. 499-510.
- STEWART J. R., LISTER A. M. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2001. – Vol. 16. – P. 608-613.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SAUCY A.-G., COSSON J.-F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7. – P. 453-464.
- TRUSWELL E. M. Cretaceous and Tertiary vegetation of Antarctica: a palynological perspective // T. N. Taylor & E. L. Taylor (eds.). *Antarctic paleobiology: its role in the reconstruction of Gondwana*. – New York: Springer-Verlag, 1990. – P. 71-88.
- WAGNER W. L., FUNK V. A. *Hawaiian biogeography. Evolution in a hot spot archipelago*. – Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1995. – 467 p.

- WHELAN S., LIÒ P., GOLDMAN N. Molecular phylogenetics: state-of-the-art methods for looking into the past // Trends in Genetics. – 2001. – Vol. 17. – P. 262-272.
- WILEY E. O. Vicariance biogeography // Ann. Review Ecol. Syst. – 1988. – Vol. 19. – P. 513-542.
- WINKWORTH R. C., WAGSTAFF S. J., GLENNY D., LOCKHART P. J. Plant dispersal N.E.W.S. from New Zealand // Trends in Ecology and Evolution. – 2002. – Vol. 17. – P. 514-520.
- WRIGHT S. D., YONG C. G., DAWSON J. W. *et al.* Riding the ice age El Niño? Pacific biogeography and evolution of *Metrosideros* subg. *Metrosideros* (*Myrtaceae*) inferred from nuclear ribosomal DNA // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2000. – Vol. 97. – P. 4118-4123.
- WULFF E. V. An introduction to historical plant geography / Transl. from Russian. – Waltham, Mass., 1943. – 273 p.
- XIANG QIU-YUN, SOLTIS D. E. Dispersal-vicariance analyses of intercontinental disjuncts: historical biogeographical implications for angiosperms in the Northern Hemisphere // Int. J. Plant Sci. – 2001. – Vol. 162 (6 Suppl.). – P. S29-S39.

Рекомендує до друку  
О.Є. Ходосовцев

Отримано 08.04.2005 р.

Адреса автора:

Мосякін С.Л.  
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН  
України,  
вул. Терещенківська, 2,  
Київ, 01601  
Україна

Author address:

Mosyakin S. L.  
M. G. Kholodny Institute of Botany, National  
Academy of Sciences of Ukraine,  
2 Tereshchenkivska Str.,  
Kiev, 01601  
Ukraine