

Я.П. ДІДУХ¹, К.Ю. РОМАЩЕНКО^{1,3}, О.А. ФУТОРНА^{1,2}

¹ Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
ya.didukh@gmail.com

² Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

³ Смітсонівський інститут, відділ ботаніки, Національний музей природничої історії
P.O. Box 37012, Washington, DC 20013-7012

ЕТАПИ ЕВОЛЮЦІЇ РОДУ *STIPA* І ФОРМУВАННЯ СТЕПІВ

Didukh Ya.P.¹, Romashchenko K.Y.,^{1,3} Futorna O.A.^{1,2} **Stages in the evolution of the genus *Stipa* and formation of steppes.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(1): 21–32.

¹ M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

² O.V. Fomin Botanical Garden, Scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv

³ Department of Botany, MRC-166, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution
P.O. Box 37012, Washington, DC 20013-7012

Abstract. The use of modern methods of molecular phylogeny has allowed to establish the boundaries of the genus *Stipa* L. and its relationships at the genetic level. It was found that species of *Stipa* are of Eurasian origin. Using methods of molecular clock and genome cloning, the time of origin of different phylogenetic groups in *Stipa* was estimated and consequences of ancient intergeneric hybridization were identified. The main points of formation of steppes from paleosavannas (in the Neogene), tundra-steppe (in the Pleistocene) to the steppes of the Holocene were specified. The issues on coevolution of *Stipeae* and zoocomplexes due to changes in environmental conditions are considered. It is concluded that for protection of the steppe it is necessary to introduce a moderate level of sheep grazing.

Key words: molecular phylogeny, *Stipeae*, paleosavanna, steppe, biogeography

Степовий біом (разом із преріями і пампасами) на земній кулі займає близько 6 % площі суходолу і є одним із головних у функціонуванні біосфери. Степи акумулюють енергетичні ресурси в найбагатших за вмістом гумусу чорноземних ґрунтах, що забезпечують високі врожаї сільськогосподарських культур. Разом з тим вони нещадно експлуатуються, а тому деградація степового біому та скорочення площі природних екосистем нині настільки значні, що про збереження їхньої цілісності та всього різноманіття вже не йдеться. Ступінь розораності територій степів в Україні сягає 87–96 %, значні їхні площі деградовані, а таких, що мають природну структуру, — всього 1–3 %. Загальна втрата запасів гумусу варіює у межах 4,3–3,5 %, що призводить до виснаження їх енергетичного потенціалу (Medvedev, 2002).

Степи були колискою високого видового біотичного різноманіття, в результаті чого сформувалися специфічні ксерофітні біотопи трав'янистого типу (злаковники) та пасовищної фауни, що історично тісно взаємопов'язані. З метою збереження вцілілих клаптиків і

виконання екосистемами властивих їм функцій, з-поміж іншого, важливим є дослідження історії формування степових таксонів та екосистем. Ці питання перебували в полі зору багатьох відомих учених, викликали гострі дискусії, і хоча вони далекі від остаточного вирішення, але сприяють розвитку теорії степознавства й еволюції природи. Використання нових підходів, сучасних методів досліджень відкриває невідомі сторінки історії формування степів, що наближає нас до уявлення цілісної картини цього складного і багатогранного процесу. Водночас знання такої історії важливе для розробки заходів зі збереження степів.

З цього погляду перспективним є дослідження триби *Stipeae* Dumort. як найтипівшого елементу степової біоти. Метою роботи було встановлення філогенетичних відносин між представниками триби *Stipeae*, оцінка таксономічної структури триби на основі молекулярних даних (ДНК) і мікроморфологічних ознак, виявлення біогеографічних закономірностей та часу формування представників триби, напрямків їх розселення; визначення етапності розвитку степів у зв'язку з кліматичними змінами й еволюцією інших природних складових, зокрема зоокомпонентів.

Об'єкти та методи досліджень

Для повної репрезентації філогенетичних груп використано гербарний матеріал Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (KW), Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН, Росія (LE) та Смітсонівського інституту, США (USNC). Ампліфікацію ДНК видів триби *Stipeae* проведено в лабораторії Смітсонівського інституту й Інституту ботаніки в Барселоні (Іспанія). Для аналізу були обрані десять маркерів із хлоропластного геному — *rpl32-trnL*, *rps16-trnK*, *rps16 intron*, *trnK-matK*, *matK*, *trnh-psbA*, *trnL-F*, *ccsA*, *ndhF* і *ndhA*; інтергенний регіон із нуклеарного геному — ITS і два гени низької копії At103 і AroB з нуклеарного геному. Протоколи й умови ампліфікації, а також розроблені ДНК-праймери описані в роботі К.Ю. Ромащенко та ін. (Romaschenko et al., 2011, 2014). Усього проаналізовано 396 зразків світових *Stipeae*, з них 111 належать до групи справжніх ковилів, серед яких більшість українських видів. Загалом отримали 1961 генетичний сиквенс, які розміщені в базі Генбанку NCBI та Базі даних ДНК-баркодингу.

Клонування та пряма ампліфікація At103 гена здійснені в Лабораторії Інституту ботаніки Барселони, а клонування та пряма ампліфікація гена AroB — у Смітсонівському інституті за тією самою методикою. Для побудови філогенетичного дерева застосовано парсимоніальний аналіз (програма PAUP 4b.10), аналіз максимальної подібності (програма GARLI 2.0) та аналіз Баєсівської інференції (програма MrBayes 3.1.2). Для статистичної підтримки клад філогенетичного дерева використовували бутстреп аналіз і параметри постеріорної вірогідності. Для дослідження давньої гібридизації між видами слугував генетичний ретикулярний аналіз (програма Splitstree 4.11.3). Період диверсифікації головних філогенетичних груп розраховано методом молекулярного годинника із аналізом Баєсівської інференції (програма BEAST 1.5.1), що відображає різницю темпів мутацій між генетичними маркерами та філогенетичними групами. З метою побудови генеалогічної схеми за набором гаплотипів AroB використано програму TCS 1.21, що працює за принципами статистичної парсимонії.

Результати досліджень та їх обговорення

Філогенія та генеалогія роду *Stipa*. Методика молекулярного годинника дала змогу визначити періоди виникнення головних груп у *Stipeae*

та швидкість генетичних змін у межах різних еволюційних ліній (рис. 1). Приблизні дати утворення головних філогенетичних груп *Stipeae* такі. Євразійська група виникла 21 млн років тому. В її межах рід *Stipa* з'явився на початку міоценового кліматичного оптимуму та близько 11 млн років тому розділився на дві групи, які переважно охоплюють азійські та європейські *Stipa*. Як і очікувалося, дати виникнення *Ptilagrostis* Griseb., за аналізом послідовності нуклеарної та хлоропластної ДНК, не збігаються (3 і 6 млн років відповідно). Це свідчить про самостійне походження хлоропластних ліній, які старші за нуклеарні. Зіставлення результатів аналізу молекулярного годинника для нуклеарних і хлоропластних даних допомогло реконструювати генетичну еволюцію базових груп триби *Stipeae* у міоцені—пліоцені. Ми припускаємо існування на початку міоцену на території Азії трьох головних нуклеотипів — це ксеро-ірано-туранський (proto-*Ampelodesmos*, *Psammochloa* та *Neotrinia*), мезо-ірано-туранський (proto-*Trikeriaia* та proto-*Oryzopsis*) і східноазійський (proto-*Patis* I). Відразу після кліматичного оптимуму, в середньому міоцені, геноми *Oryzopsis* Michx. і *Trikeriaia* Vog. відмежувалися. Близько 13 млн років тому відбулася інтрогресія геному *Oryzopsis* до proto-*Patis* I і формування геному proto-*Patis* II. Приблизно 13 млн років тому *Oryzopsis* мігрував до Америки через Берингію, і цей таксон повністю зник з території Євразії. Близько 9 млн років тому відбулося відділення *Patis obtusa* (Stapf ex Oliv.) Romasch., P.M. Peterson & Soreng і формування геному para-*Patis* I. Приблизно 5–6 млн років тому могла статися зворотна міграція proto-*Ptilagrostis* з Американського континенту в Азію, в результаті чого відбулась інтрогресія американського нуклеотипу до Para-*patis* I та proto-*Trikeriaia*, що призвело до формування геному para-*Patis* II і сучасної *Trikeriaia*. Через патернальне зворотне схрещування з батьківськими формами утворилися дві групи видів *Ptilagrostis*: одна має гаплотип *Trikeriaia* (більшість існуючих видів *Ptilagrostis*), а друга — гаплотип *Patis* (*Ptilagrostis alpina* (F. Schmidt) Sipliv. і *P. porteri* (Rydb.) W.A. Weber). Останній 1,7–2,9 млн років тому, в час осциляції льодовиків, мігрував до Америки. Дещо раніше (4,3 млн років тому) розділилися *Patis coreana* (Honda) Ohwi та *P. racemosa* (Sm.) Romasch., P.M. Peterson & Soreng, що теж мігрував до Америки. Отже, генетичний обмін відбувався через ірано-туранські території

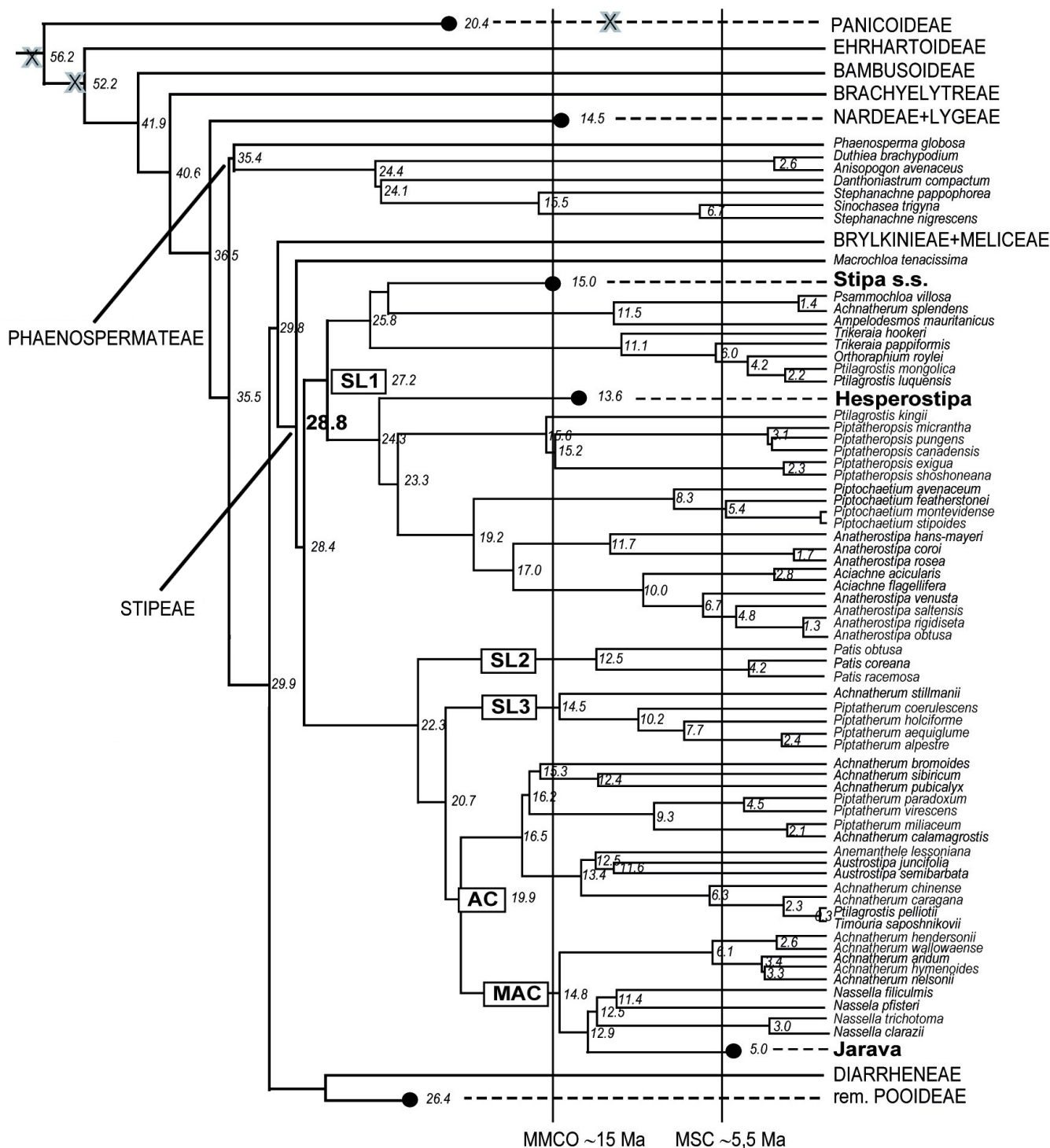


Рис. 1. Попередня оцінка часу походження *Stipeae*
 Fig. 1. Preliminary assessment of the time of origin for *Stipeae*

та поширювався в західному напрямку. Ксеротичні ірано-туранські таксони не брали участі в цьому геномному обміні. Таким чином, отримані дані

свідчать, що до Берингової протоки було дві хвилі азійсько-американської міграції *Stipeae* — 13 та близько 5 млн років тому (рис. 1).

Попри те, що групи азійських і європейських *Stipa* розділилися раніш як 10 млн років тому, генетична різноманітність у межах цих груп є дуже низькою. Це свідчить про швидку генетичну радіацію сучасних *Stipa*. Серед низки тестованих хлоропластних і нуклеарних маркерів єдиним, що відобразив певну диференціацію філогенетичних груп, був маркер AroB. Встановлено, що всі види азійських *Stipa* мають дві копії гена, одна з яких належить до *Ptilagrostis*. Цим пояснюється наявність перехідних морфологічних ознак у видів даної групи, які часто відносили до *Ptilagrostis*, тому ми запропонували розглядати їх у ранзі підроду *Pseudoptilagrostis* Tzvelev, до якого належать *S. capillacea* Keng, *S. regeliana* Hack., *S. subsesilliflora* (Rubr.) Roshev., *S. purpurea* Griseb., *S. penicillata* Hand.-Mazz., *S. rohmooiana* Noltie та *S. aliena* Keng. Решта видів об'єднана в subgen. *Stipa*, де базовими є секції *Barbatae* Junge, *Smirnovia* Tzvelev, *Leiostipa* Dumort. та група азійських видів роду *Stipa*, що охоплює *S. brevifolia* Griseb. і *S. bungeana* Trin. Давньосередземноморська секція *Barbatae* виявилася базовою для решти видів. Вона поділяється на дві клади — середземноморську, що містить *S. barbata* Desf. і *S. lagascae*, та середньоазійську, яка охоплює *S. meyeriana* (Trin. et Rupr.) Grossh., *S. hohenackeriana* Trin. et Rupr. і *S. badachshanica* Roshev. Усі інші види *Stipa*, котрих іноді відносили до цієї секції, належать до *Leiostipa* або формують самостійні лінії (рис. 1). На наступному етапі відгалузилась азійська група (види *S. bungeana* та *S. brevifolia*), що, як і види subgen. *Pseudoptilagrostis* Tzvelev, отримали додаткові копії гена AroB. Це свідчить про генетичний обмін із родом *Ptilagrostis*. Дві монофілетичні групи *Smirnovia* та *Leiostipa* є сестринськими, вони об'єднані в спільну кладу. Типовий вид групи *Leiostipa* — *S. capillata* L. Він має специфічну структуру генеалогічного сиквенсу, яка стабільна в усіх зразках — від Західного Середземномор'я до України, Кавказу та Казахстану. До *Leiostipa* також належать *S. macroglossa* P.A. Smirn., *S. krylovii* Roshev., *S. baicalensis* Roshev., *S. daghestanica* Grossh., *S. grandis* P.A. Smirn., *S. karatabinica* і *S. areptana* A. Beck. До групи *Smirnovia* відносять *S. desertorum* (Roshev.) Ikonn., *S. caucasica* Schmalh., *S. longiplumosa* Roshev., *S. drobovii* (Tzvelev) Chern. і *S. iskanderkulica* (Tzvelev) Chern. До однієї клади зі *Smirnovia* та *Leiostipa* належать види, які формують незалежні лінії, — *S. spiridonovii* Roshev., *S. richteriana*

Kar. & Kir., *S. himalaica* Roshev., *S. brauneri* (Pacz.) Klokov та *S. lessingiana* Trin & Rupr.

Отже, останні два види, поширені в Україні, належать не до секції *Barbatae*, а до клади *Smirnovia* — *Leiostipa*.

У свою чергу, в складі секції *Barbatae* виокремлюється група *Arabica* (*Barbatae* II) (*S. arabica* Trin. & Rupr., *S. trichoides* P.A. Smirn. і *S. turkestanica* Hack.), яка заслуговує на виділення в окрему секцію (Romaschenko et al., 2014). Саме вона є сестринською щодо українських (європейських) секцій *Pennatae* та *Pulcherrimae*. При цьому група *Pulcherrimae* монофілетична, тоді як *Pennatae* — парафілетична (рис. 1). На жаль, маркер AroB не надає достатньої інформації для підтвердження або заперечення існування групи *Pennatae* як філогенетичної одиниці, для цього потрібен пошук інших маркерів. До групи *Pennatae* відносять поширені в Україні *S. tirsia* Stev., *S. lithophila* P.A. Smirn. (а не до *Pulcherrimae*, як вважалося раніше), *S. disjuncta* Klokov, *S. graniticola* Klokov, *S. borysthenica* Klokov ex Prokudin, *S. asperella* Klokov & Ossyczjuk, *S. pontica* P.A. Smirn. і *S. maeotica* Klokov & Ossyczjuk. Останні три види формують окрему кладу, що суперечить виділенню групи *Atlanticae*, до якої вносили *S. asperella* P.A. Smirn., *S. iberica* Martinovský та *S. atlantica* P.A. Smirn. з опушеною адаксіальною поверхнею листкової пластинки (Klokov, 1975; Martinovsky, 1966). З іншого боку, *S. asperella*, *S. pontica* та *S. maeotica* мають жорстке опушення на абаксіальному боці листкової пластинки, що є кращою філогенетичною ознакою. Незважаючи на велику морфологічну подібність *S. disjuncta*, *S. graniticola*, *S. pennata* (*S. joannis* Celak.) і *S. borysthenica*, остання вирізняється специфічною структурою генетичного сиквенсу, яка витримується для всіх зразків із материкової частини України, Криму, Кавказу, тому сумніву щодо її видового статусу не має бути. Відзначимо, що з екологічного погляду цей псамофітний вид чітко відрізняється від інших степових.

Молекулярний аналіз показав, що генетична структура групи *Pulcherrimae* в Україні не є гомогенною. Кримські види відокремлені та мають сильніші зв'язки з кавказькими, ніж з рештою східно-, центрально- та західноукраїнських видів. До кримської групи належать *S. heterophylla* Klokov, *S. oreades* Klokov, *S. glabrinoda* Klokov, а з Кавказу — *S. araxensis* Grossh. і *S. pulcherrima*. Паннонська *S. transcarpatica* Klokov виявляє

тісні генетичні зв'язки з піренейською *S. iberica* Martinovský. Окремі клади формують балканські та південноєвропейські *S. eriocaulis* Borbás, з України — степові з *S. pulcherrima*, що генетично відмежовані від кавказьких *S. dasyphylla* і *S. zaleskii* Wilensky. Отже, остання належить не до групи Pennatae, а до Pulcherrimae.

Встановлено, що *Stipa adoxa* Klokov & Ossycznjuk і *S. syreistschikovii* P.A. Smirn. формують окремі лінії, а *Stipa oreades* має гібридне походження.

Для з'ясування генеалогічних зв'язків в окремих групах *Stipa* здійснено аналіз статистичної парсимонії. Метод дає можливість проаналізувати послідовність накопичення мутацій; види, які розміщуються вище, вважаються молодшими, ніж ті, що нижче. За цим аналізом доведено, що групи Pennatae і Pulcherrimae є дериватними. Базовий у межах Pulcherrimae — гаплотип *S. syreistschikovii*, а всі інші — похідні. Незрозумілим залишається гаплотип *S. eriocaulis*. Наймолодші за генеалогічним аналізом європейські види з Іспанії (*S. iberica*) та Карпат (*S. transcarpatica*). У групі Pennatae базовою для *S. maeotica* і *S. pontica* виступає *S. asperella* (рис. 1).

Встановлено, що, на відміну від груп Pennatae та Pulcherrima, всі інші групи *Stipa* характеризуються великою кількістю нереалізованих гаплотипів. Це свідчить про високий ступінь зникнення таксонів у ході еволюції та значну тривалість еволюційних процесів. Порівняно з цими групами в групах Pennatae і Pulcherrimae нереалізованих гаплотипів

майже немає, і генеалогічна схема загалом репрезентує швидку радіацію видів, для оцінки яких потрібен пошук інших маркерів. Це означає, що, незважаючи на широке розповсюдження, Pennatae та Pulcherrimae є молодими групами і швидко еволюціонують у зв'язку з розширенням зони аридних територій, кліматичними змінами плейстоцен—голоцену, формуванням зоокомплексів пасовищного типу, кочівництвом і скотарством.

Вплив еколого-кліматичних змін і зоокомплексів на формування степів. Підходи до технології їх збереження. Використання молекулярного годинника на основі молекулярно-генетичного аналізу дає змогу встановити часові (реперні) точки відліку появи тих чи тих таксонів. Однак багато аспектів, пов'язаних із формуванням новітніх близькоспоріднених таксонів, усе ще залишаються невідомими. У цьому плані поряд із пошуком відповідних молекулярно-генетичних маркерів перспективним є застосування класичних методів флорогенетичного аналізу (Vulf, 1944; Попов, 1963; Kamelin, 1979) у комплексі з сучасними даними палеонтології, палеокліматології, палеоекології (Velychko, 1973; Vereshhagin, 1979; Lavrenko, 1981). Це дає можливість відобразити характер кореляції між зміною зовнішніх чинників та еволюцією ознак як способів адаптації до навколишнього середовища і визначити основні моменти формування степів, зокрема, простежити зв'язок із еволюцією палеозоокомплексів (рис. 2).

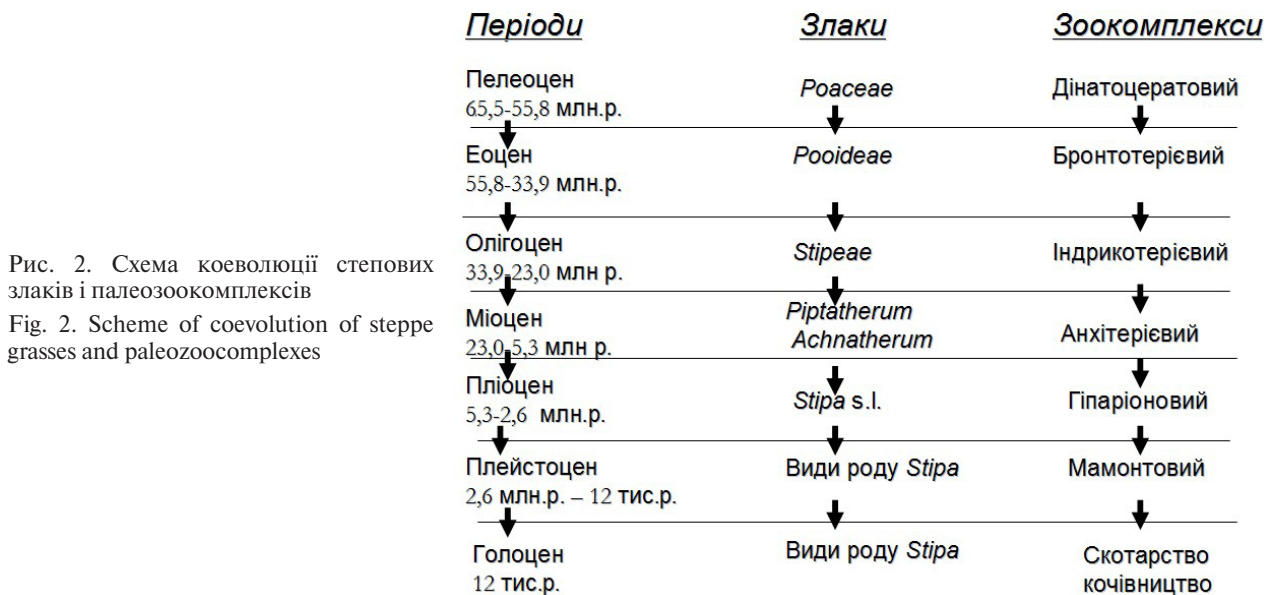


Рис. 2. Схема коеволуції степових злаків і палеозоокомплексів

Fig. 2. Scheme of coevolution of steppe grasses and paleozoocomplexes

На початку палеогену (палеоцен—нижній еоцен), коли з'явилися злаки, сформувався **диноцератовий** палеозоокомплекс, який утворювали древні ссавці, представлені великими тваринами. Вони населяли ліси та заболочені місцевості і розвивалися в умовах субтропічного та тропічного клімату всієї Північної півкулі. Вважається, що в цей період зональність означеної території недостатньо виражена, бо диференціація фауни не проявляється. Панували великі трав'яні носорогоподібні (диноцерати, аміноднти, гіракоднти), предки слонів (пантоламбди), тапірів (гірахуси, ореоднти), копитних (кондиляртри), зокрема коней (гіракотерії, орогіппуси), тощо (Vazhanov, Erofeev, 1971). В еоцені пра-Євразія відділилася від пра-Північної Америки, а в середньому еоцені Тургайське (Сибірське) море розділило Євразію на західну та східну частини, що спричинило територіальну ізоляцію континентів і подальшу еволюцію ссавців та рослин. У верхньому еоцені—нижньому олігоцені диноцератовий палеозоокомплекс змінився на **бронтотерієвий** (бронтотерії, аміноднти, ентелоднти, халікотерії, прістотерії, предки коней — палеотерії), що населяли вологі ландшафти тургайського типу теперішньої Євразії (Vazhanov, Erofeev, 1971). У цей період вичленилися древні представники триби *Pooidae*, які, очевидно, були лісовими елементами тургайської флори.

У середньому та верхньому олігоцені в ландшафтах усе ще переважали лісові та болотні типи, що заселялися великими жуйними ссавцями **індрикотерієвого** палеозоокомплексу (індрикотерії, гіракоднти, аміноднти, тапіроїди, халікотерії, ентелоднти, антракотерії тощо). У складі злаків виділяється триба *Stipeae* та інші.

З переходом від палеогену до неогену (верхній олігоцен—міоцен) у Північній півкулі вже спостерігається диференціація клімату за ознаками термічності та континентальності, що спричинилося підняттям суші (Гімалаїв) і висиханням величезного Тургайського моря на території сучасної Західносибірської низовини і, як наслідок, — сформувалися пралісовий і прасаванний типи біоти. Деревний ярус прасаван мав вигляд ксеротичних рідколісь, утворених видами східноазійського походження (Diels, 1910), що сприяло інтенсивному розвитку трав'яного покриву, зокрема злаковників. Диференціація злаків відбувається на рівні сучасних родів у трибі

Stipeae — *Achnatherum*, *Piptatherum* і в інших трибах, анцестральні форми яких були все ще лісовими видами — представники *Poa* L. (sect. *Homalopoa* Dumort.), *Festuca* L. (subgen. *Drymanthele* V.I. Krecz. & Bobrov, *Schedonorus* (P. Beauv.) Peterm.), *Dactylis* L.; однак формуються таксони і ксерофітного, геліофітного типів палеосаван. Еволюція ссавців відбувається в напрямку скорочення жуйних і розширення розмаїття тварин **анхітерієвого** палеозоокомплексу, пристосованих до швидкого бігу, які живилися сухими жорсткими травами.

Цей анхітерієвий міоценовий палеозоокомплекс, який, окрім видів саван, охоплював і лісових предків коней (*Parahippus-Meryhippus-Dinohippus*), носорогів (*Rhinoceroidea*), мастодонтів (*Gomphoterium*), оленів-мунтажків (*Muntiacus muntjak*), свиноподібних, газелей, халікотеріїв, динотеріїв, гризунів тощо, значною мірою впливав і на еволюцію рослинного світу. Взаємозв'язок між зоо- та флористичною складовими визначав характер і напрямок коеволюції (рис. 2). Саме з початком неогену біоморфи трав'яного типу починають виступати як домінанти і виникають анцестральні форми сучасних типів екосистем. Щодо тодішніх палеосаван, то в майбутньому на їхній основі у тропічній зоні формувалися савани, а в помірній — степи та прерії.

У цей період, 10—20 млн років тому, в трибі *Stipeae* виникли основні групи рослин, які мали довгі та короткі клітини епідерми, та окремі роди, зокрема рід *Stipa* (15 млн років тому).

У міоцен—пліоцені (2—12 млн років тому) тривали подальша інтенсивна еволюція тварин відкритих просторів саванового типу, зокрема копитних, і формування **гіпаріонової** фауни, що мігрувала на великі території, очевидно, через сезонні зміни клімату та припинення вегетації рослин у посушливі періоди. У складі гіпаріонової фауни відзначені конеподібні (*Plesiohippus*, *Hipparion*), носороги (*Aceratherium*, *Elasmotherium*), хоботні (*Anancus*, *Mastodon*), антилопи (*Gasellopsira*), верблюди (*Paracamelus*), олені (*Eucladoceros*, *Cervus*, *Arvernoceros*, *Libralces*), жирафи (*Palaeotragus*) (Korotkevich 1988; Iordanskij, 2001), значне розмаїття регіональних зоокомплексів (кучурганський, хапровський, молдавський, таманський, тираспольський), що відображають різні стадії живлення (Logvunenکو, 2002; Titov, 2008). Рештки викопної фауни та характер пилкових спектрів із *Artemisia* L. і *Chenopodiaceae*

опосередковано свідчать про ксеричний характер природних умов зі збереженням великих лісових масивів у долинах рік, що сприяло еволюції та розселенню представників біоти. Зокрема, досягли свого розквіту порожньорогі (*Bovinae*), які були предками овець і кіз та зіграли велику роль у розселенні й еволюції ковилів. У цей період у межах триби *Stipeae* відбуваються родова диференціація, їхня міграція, зокрема в Північну Америку та в зворотний бік. 5–7 млн років тому скорочувалися морські басейни Сарматського, а пізніше (2–3 млн років тому) — і Меотичного морів. Це спричинило посилення континенталізації та потужну експансію аридного біотичного комплексу зі Східної до Центральної Азії в Європу, але до Атлантики. Цей ксеротичний ірано-туранський комплекс, в основі якого були групи *Barbatae*, *Smirnovia*, *Leostipa*, цілковито ізолювався.

Як вважали Є.М. Лавренко та В.С. Говорухін (Lavrenko, Govorukhin, 2000), наприкінці пліоцену відбулася заміна саванового комплексу степовим, хоча елементи степового типу існували і раніше у високогір'ях; власне степова зона як географічне, зональне явище вичленувалася значно пізніше, в голоцені.

Перехід від пліоцену до плейстоцену (2–4 млн років тому) характеризувався наростанням похолодань, що зумовило зміну гіпаріонової фауни та появу тварин з довгою шерстю. У цей період з'явилися коні (*Equus*), великорогі олені (*Megaloceros giganteus*), еламотерії (*Elasmotherium* sp.), мамонти (*Mammuthus trogontherii*, *M. primigenius* та ін.), верблюди (*Camelidae* sp.), шерстисті носороги (*Coelodonta antiquitatis*), степові бізони (*Bison priscus*), тури (*Bos primigenius*), вівцебики (*Ovibos moschatus*), сайги (*Saiga tatarica* s.l.). Дані молекулярної філогенії засвідчують, що предки сучасних коней, які з'явилися 4–4,5 млн років тому, вівцебиків (*Ovibos*) та овець (рід *Ovis*, родини *Bovidae*) — азійського походження (Campos et al., 2010; Orlando et al., 2013). Останні були представлені в цьому фауністичному комплексі 3 млн років тому і через Північну Азію, Беринговий міст мігрували, з одного боку, до Америки, а з другого — до Європи, де їхнє розселення було пов'язане з гірськими масивами (муфлони, архари) (Shnirelman, 1980; Rezaei et al., 2010). Очевидно, це сприяло подальшій диференціації і в складі триби *Stipeae*.

Важливим етапом в еволюції ксеротичного, аридного біотичного комплексу був період плейстоцену (2 млн — 12 тис. років тому), коли спостерігався відступ льодовиків. Так, на думку В.Я. Сергіна та С.Я. Сергіна (Sergin, Sergin, 1993), наростання льодовиків спричинило похолодання та посилення зволоження, а їхній відступ супроводжувався ксеризацією за холодного клімату, яка потім змінювалася потеплінням. Наступний етап потепління пов'язаний із зростанням гумідизації, зволоженням, похолоданням і знову — наступом льодовиків. Такі зміни суттєво впливали на еволюцію степової біоти. Очевидно, її формування відбувалося від палеосаванового типу через прастеповий, тундро-степовий до степового, коли з похолоданням наростала і континенталізація, а теплолюбні деревні види саван змінювалися холодостійкими пребореальними тундро-степовими. Для таких біотопів характерний спорово-пилковий комплекс із переважанням пилку *Pinus* L. sp. (90 %), а з трав'янистих видів — *Chenopodiaceae* (30 %), *Artemisia* (20 %), *Rosaceae* і *Fabaceae* (до 10 %), хоча не вони визначали характер рослинності, а були індикаторами наростання ксеротичної складової. У ній важливу роль відігравали злаки та складноцвіті, пилки яких зберігається гірше. У фауністичному аспекті для плейстоцену характерний **мамонтівий** палеозоокомплекс, що сформувався на основі гіпаріонової фауни і був адаптований до континентальних умов, бо тварини мали густу та довгу шерсть (Zazula et al., 2003; Levchenko, 2004; Burroughs, 2005; Smirnova, 2006). Суттєвий вплив на формування степів і тундростепів пов'язують з в'юрмським періодом, що тривав понад 50 тисячоліть, під час якого тундрові та степові комплекси поєднувалися. Такі тварини, як сайга, проникали далеко на північ, а вівцебики — на південь, до зони сучасного лісостепу (Vangengeim, 1977). Н.К. Верещагін (Vereshhagin, 1979) наводить для цього комплексу близько 40–50 видів копитних, гризунів та інших тварин, які безпосередньо харчувалися травами, що, звісно, впливало на формування ценозів. Анатомо-морфологічні ознаки видів роду *Stipa* свідчать, що для утворення дернин потрібні витоптування та випасання, а перенесення плодів відбувається вітром і в довгій шерсті тварин. Його представниками були шерстистий мамонт (*Mammuthus primigenium*), шерстистий носоріг (*Coelodonta antiquitatis*),

степовий бізон (*Bison priscus*), тур (*Bos primigenius*), вівцебик (*Ovibos moschatus*), у харчуванні багатьох із яких переважали злаки й осоки (Ukrainitseva, 2002; Iordanskij, 2010). Наприкінці плейстоцену з'явилися великі барани (*Ovis* cf. *ammon*). Саме такі кліматичні умови та фауністичний комплекс визначали переважання екосистем пасовищного типу («мамонтові степи»), сприятливого для лучних і степових злаків, зокрема ковили (рис. 4). При цьому формувалися два комплекси: північний холодний, власне мамонтовий (*Mammutus*, *Equus caballus*, *Bison priscus*, *Coelodonta*, *Saiga tatarica*) і південний, з наявністю (*Bison*, *Equus hemionus*, *Coelodonta*, *Ovis* cf. *ammon*). Якщо з першим пов'язано утворення тундро-степів, аналогом яких Є.М. Лавренко (Lavrenko, 1981) вважає степові угруповання Якутії, де в ценозах домінують *Festuca* (*F. lenensis* Drob.), *Koeleria* Pers. (*K. cristata* (L.) Pers., *Carex* L. (*C. pediformis* C.A. Mey., *C. duriuscula* C.A. Mey.), *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv., *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard, *Stipa* (група *Leiostipa*), то з останнім — прастепів, де основу становлять елементи південніших територій Монголії та Середньої Азії.

На таких відкритих просторах росли й дерева у вигляді рідколісь (*Pinus* L., *Larix* Mill., *Betula* L.), хоча їхній пилок і становить дуже великий відсоток у спорово-пилкових спектрах (Grichuk, Grichuk, 1960), однак на основі сучасних методів інтерпретації таких спектрів доведено, що панували тоді трав'янисті, а не лісові ландшафти (Kopovalov, Ivanov, 2007). Цілком логічно, що межі між ними не були різкими, траплялися рідколісся від ксерофітного до мезофітного типів (Didukh, 2007). Саме з останніми ми пов'язуємо існування анцестральних елементів майбутніх степових і лучних угруповань, що мають генетичні зв'язки, простежені нами на прикладі родів *Poa*, *Festuca*, *Dactylis*, *Carex*, із прабореальними, а не неморальними комплексами (Didukh, 1992).

Плейстоцен характеризувався чергуванням чотирьох льодовикових і міжльодовикових епох, що спричинило відповідні зміни природних умов. Діагностувати специфіку кожної з них щодо еволюції степової флори сьогодні ще неможливо. Молекулярно-генетичний аналіз відображає лише деякі моменти. В льодовикові епохи на прильодовикових територіях відклалися потужні товщі лесу, які слугували ареною для заселення ксерофітних видів. Тут відбувалися

інтрогресивна гібридизація та радіальна еволюція рослин. Саме останнє утруднює застосування молекулярних маркерів. Тому в цьому випадку використовують опосередковані дані, наприклад, особливості екологічних умов, географічні зв'язки між таксонами, характер диз'юнкції їхніх ареалів тощо. Так, встановлені на основі молекулярних маркерів тісні зв'язки між кавказькими та кримськими видами *Stipa*, з одного боку, і карпатськими й іберійськими — з другого, паралельно з диз'юнкціями інших таксонів свідчать про найпізніший зв'язок між кримсько-кавказьким і європейським ексклавами у ресс-в'юрмі, а між ними — в міндель-рессі. Отже, ресський льодовик спричинив розрив між Південно-Західною Європою та Евксинським регіоном. У свою чергу, найпізніший зв'язок між Кримом і Кавказом міг бути лише в ресс-в'юрмі. Це спостерігається у структурі ареалів багатьох видів різних систематичних груп (роди *Thymus*, *Stipa*, *Eremurus* M.Bieb., *Helianthemum* Gray., *Jurinea* Cass.) і в їхніх відмінностях на расовому рівні, яким деякі автори надавали рангу видів (Klokov, 1973). Ці зв'язки переривалися не лише через кліматичні, а й інші суттєві зміни комплексу факторів, наприклад, потужних відкладів лесу, піскових морен, що визначали розвиток екосистем й окремих складових біоти і ґрунтотворення. На підтвердження диз'юнкцій цього періоду С. Фірбас (Firbas, 1949) наводить факти зростання кількох видів роду *Helianthemum* у Скандинавії, які вважає в'юрмськими реліктами.

Саме з постресським, а пізніше — з поств'юрмським періодами пов'язане поступове формування псамофітного степового комплексу, характерними компонентами якого є *Centaurea* L. ser. *Arenariae* (Hayek) Dostál (*C. borysthenea* Gruner, *C. arenaria* M. Bieb. ex Willd.), ser. *Margaritaceae* Klokov (*C. margaritacea*, *C. margaritalba* Klokov, *C. protomargaritacea* Klokov, *C. paczoskii* Kotov & Klokov, *C. konke* Klokov, *C. appendicata* Klokov, *C. donetzica* Klokov), *Thymus* ser. *Thymiciliani* (*Th. borystheneus* Klokov & Des.-Shost., *Th. odoratissimus* Mill.), *Agropyron* Gaertn. (*A. dasyanthum* Ledeb., *A. tanaiticum* Nevski, *A. cristatum* subsp. *sabulosum* Lavrenko, *A. cimmericum* Nevski), *Dianthus* L., *Orites* Adans., *Jurinea*. (Lavrenko, 1936, Klokov, 1981). Очевидно, до цього комплексу слід віднести й *Stipa borysthenea*. Цей псамофітний комплекс пов'язаний не тільки з

боровими терасами, що сформувалися в часи пізнього плейстоцену (поств'юрму), а й із більш ранніми пострисськими піщаними відкладами, які на правих, підвищених, берегах рік Донецької та Середньоруської височин залягають на крейдянних відкладах і не перекриваються лесовими.

Другою такою ареною інтенсивного видоутворення були крейдяні та гранітні відслонення в степовій зоні. Саме тут описано багато дрібних видів і рас, що мають генетичні зв'язки зі псамофітними та степовими видами (*Stipa granitica* Klokov, *Orites hellmannii* (Claus) Klokov, *O. dolichocarpa* Klokov, *O. maeotica* Klokov, *Onosma granitica* Klokov, *Thymus kaljmijussicus* Klokov & Des.-Shost.). Водночас у цих умовах знайшли прихисток елементи так званої гісопової флори, що генезисно пов'язана з Передньоазійсько-середньоазійським флористичним центром.

Наступний етап інтенсивного розвитку степових екосистем і їхньої флори припадає на голоценовий період. Саме в голоцені могла сформуватися степова зона як географічне явище, характерною ознакою якої є домінування дерновинних злаків (Lavrenko, 1940; Lavrenko, Govorukhin, 2000). Значною мірою це пов'язано з розвитком кочівництва та скотарства. Так, на основі палеозоологічних даних встановлено, що одними з перших тварин, приручених у часи палеоліту—неоліту (8–12 тис. років тому), були вівці, предком яких виступав дикий гірський баран — муфлон, що живе в умовах суворого аридного клімату (Shnidelman, 1980; Rezaei et al., 2010). Після винищення фауни пасовищного типу інтенсивний розвиток кочівництва, скотарства, зокрема вівчарства, спричинив формування степової рослинності, в угрупованнях якої домінувала *Stipa* (Avdeev, 1948). Доказом цього є те, що ані коротка шерсть корови чи коня, а лише вовна вівці чи кози може забезпечити перенесення зернівки, яка угвинчується у вовну і відламується. Цьому сприяє і гвинтоподібно заточений носик зернівки, коліновигнута вість, що нагадує буравчик.

Як показують експериментальні дані, для збереження та відновлення степових ковилових угруповань у Національному парку «Віденський ліс» організовано випас овець, які інтенсивно виїдають рослини до основи дернини, ущільнюють ґрунт, а після випасу, стресової для ковили ситуації, наступного року вона інтенсивно квітне. Отже,

одним із факторів втрати степової компоненти в наших степах є відсутність випасу, зокрема овець.

Намагання зберегти степову основу за відсутності випасання призводить до того, що надмірні енергетичні запаси не відчужуються, відтак екосистема зазнає відповідних змін, які відомі з класичних законів ендоекогенетичних сукцесій. Рослинні угруповання не відтворюють собі подібних, а характеризуються певним зміщенням, напрямком і швидкістю якого регулюється впливом зовнішніх чинників (Didukh, 2008). Навіть за досягнення певної рівноваги щодо зовнішніх умов і стійкого стану вони продовжують змінюватися; в результаті їхня першооснова руйнується і переходить в якісно інший стан, який неможливо передбачити через складну взаємодію і кумулятивний ефект впливу зовнішніх факторів, що продовжують трансформуватися. Ксерофітні степові дерновинні угруповання змінюються короткочореними злаками, потім — різнотрав'ям, нітрофільними видами, з'являються чагарники, дерева, формуються лігнозні типи угруповань (Tkachenko, 2004).

Щоб зберегти існуючий стан екосистеми, необхідно відчужувати певні запаси енергії, не давати змоги їй накопичуватися (Didukh, 2014). Раніше функцію відчуження виконували дикі тварини, які до освоєння людиною населяли степи у великій кількості, а згодом тривав потужний випас свійських тварин (Avdeev, 1948). Але в степових заповідниках цей випас був припинений, відтак почалися суттєві зміни екотопів.

Особливої гостроти ця проблема набула для степових заповідників ще в 60-ті роки ХХ ст., коли в умовах абсолютного заповідання вони почали втрачати степову компоненту, з'явилися лучні види, кущі, дерева і т.д. Відомі вчені — Г.І. Білик, В.В. Осичнюк і В.С. Ткаченко — запропонували замінити випас сінокосінням, яке би стримувало швидкість змін, але це кардинально не поліпшило ситуації. Сьогодні залучення та закушення степових ділянок у заповідниках триває швидкими темпами. Це спричинено і кліматичними змінами: адже в степовій зоні за останні сто років кількість річних опадів збільшилася на 100 мм. Тому в заповідниках ми втрачаємо степові екосистеми, паралельно там скорочуються і популяції рідкісних видів.

Отже, ми вважаємо, що в розробці технології щодо режимів заповідання, збереження екосистем

слід опиратися на глибоке знання історичного формування біоти у взаємозв'язку зі зміною навколишнього середовища. Використання молекулярно-генетичного аналізу в комплексі з анатомо-морфологічними даними, еколого-флорогенетичними підходами дає важливі результати і є основою для розробки менеджмент-плану організації степових заповідників (Didukh, 2014).

Висновки

Отримані молекулярно-генетичні дані допомогли встановити періоди виникнення головних груп у *Stipeae* та швидкість генетичних змін еволюційних ліній. Приблизна дата появи головних філогенетичних груп триби *Stipeae* — 16–21 млн років тому. Рід *Stipa* з'явився на початку міоценового кліматичного оптимуму і близько 11 млн років тому розділився на дві групи, які переважно охоплюють азійські та європейські *Stipa*, а 5 млн років тому, наприкінці міоцену, виникла «справжня» *Stipa*.

На основі молекулярно-генетичного аналізу доведено, що генетична структура групи *Pulcherrimae* в Україні не є гомогенною. Кримські види перебувають ізольовано і мають сильніші зв'язки з кавказькими, ніж з рештою українських видів. З'ясовано, що *S. zaleski* належить не до групи *Pennatae*, а до *Pulcherrimae*. *Stipa adoxa* та *S. syreistschikovii* формують окремі лінії, а *Stipa oreades* — гібридного походження. *S. lessingiana* і *S. brauneri* належать до групи *Smirnovia–Leiostipa*.

На основі статистичної парсимонії встановлено, що групи *Pennatae* і *Pulcherrimae* — похідні від *Barbatae*. Базовим у межах *Pulcherrimae* є гаплотип *S. syreistschikovii*. Наймолодшими видами за генеалогічним аналізом визнано види з Іспанії (*S. iberica*) та карпатські *S. transcarpatica*.

У групі *Pennatae* базовою для *S. meotica* і *S. pontica* є *S. asperella*, а *S. borysthenica* розглядається як самостійний вид. Молекулярно-генетичний аналіз у комплексі з флорогенезисними, палеонтологічними, палеокліматичними, палеоекологічними даними відображають характер кореляції між зміною зовнішніх умов та еволюцією ознак як способів адаптації до навколишнього середовища. Це дало змогу визначити основні моменти формування степів від палеосаван (у неогені), тундро-степів (у плейстоцені) до степів у голоцені. Такий розвиток саваново-

степових елементів пов'язаний із коеволуцією зоокомплексів пасовищного типу.

Формування сучасних степів зумовлено розвитком кочівництва та скотарства, а для збереження ковилових ценозів необхідний помірний випас овець.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Avdeev V.D. *Vozniknovenie stepey v Zakam'e*, Kazan: Tatgosizdat, 1948, 51 pp. [Авдеев В.Д. *Возникновение степей в Закамье*. — Казань: Татгосиздат, 1948. — 51 с.]
- Bazhanov V.S., Erofeev V.S. Smena teriofaun Kaynozoya basseyna verkhnego Irtysha na fone tektonicheskogo rezhima i klimaticheskoy obstanovki. In: *Yskopaemaya fauna y flora Tsentralnoho y vostochnoho Kazakhstana*, Alma-Ata: Nauka, 1971, vol. 5, pp. 63–66. [Бажанов В.С., Ерофеев В.С. Смена териофаун Кайнозоя бассейна верхнего Иртыша на фоне тектонического режима и климатической обстановки // *Ископаемая фауна и флора Центрального и Восточного Казахстана*/ Отв. ред. Б.С. Кожамкулова. — Алма-Ата: Наука, 1971. — Т. 5. — С. 63–66].
- Bilyk G. I. Luchni stepy. In: *Roslynnist URSS: Stepy, kam'yanisti vidslonennya, pisky*, Kyiv: Naukova Dumka, 1973, pp. 33–94. [Білик Г.І. Лучні степи // *Рослинність УРСР: Степи, кам'яністі відслонення, піски* / Відп. ред. А. І. Барбарич. — К.: Наук. думка, 1973. — С. 33–94].
- Campos P.F., Willerslev E., Sher A., Orlando L., Axelsson E., Tikhonov A., Aaris-Sorensen K., Greenwood A.D., Kahlke R.-D., Kosintsev P., Krakhmalnaya T., Kuznetsova T., Lemey Ph., MacPhee R., Norris C.A., Shepherd K., Suchard M.A., Zuloaga G.D., Shapiro B., Gilbert T.P. Ancient DNA analyses exclude humans as the driving force behind late Pleistocene musk ox (*Ovibos moschatus*) population dynamics, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, **107**(12): 5675–5680.
- Cialdella, A.M., Sede S.M., Romaschenko K., Peterson P.M., Soreng R.J., Zuloaga F.O., Morrone O. Phylogeny of *Nassella* (*Stipeae*, *Pooideae*, *Poaceae*) Based on Analyses of Chloroplast and Nuclear Ribosomal DNA and Morphology, *Systematic Botany*, 2014, **39** (3): 814–828.
- Didukh Ya.P. *Rastitelnyi pokrov Gornogo Kryma (struktura, dinamika, evolyutsiya i okhrana)*, Kyiv: Naukova Dumka, 1992, 256 pp. [Дидух Я. П. *Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана)*. — Киев: Наук. думка, 1992. — 256 с.]
- Didukh Ya.P. *Rol ekologii ta geografii roslin u rozrobti problem rozvitku roslinnogo pokrivu. Etyudi fitoekologii*, Kyiv: Aristej, 2008, pp. 27–64. [Дідух Я. П. *Роль екології та географії рослин у розробці проблем розвитку рослинного покриву. Етюди фітоєкології*. — К.: Арістей, 2008. — С. 27–64].
- Didukh Ya.P. *Stepnoy bull.*, 2014, **40**: 8–10. [Дидух Я. П. Что мы должны охранять в степных заповедниках? // *Степной бюл.* — 2014. — **40**. — С. 8–10].
- Didukh Ya.P. Chto takoe lesostep? In: *Botanika i mikolohiya: Sovremennye horizonty*, Kyiv: Akadempriodika, 2007, pp. 40–53. [Дидух Я. П. Что такое лесостепь? // *Бо-*

- таніка і мікологія: *Современные горизонты*: Сб. тр. / Отв. ред. А.А. Созинов. – Киев: Академперіодика, 2007. – С. 40–53].
- Diels L. Genetische Elemente in der Flora der Alpen, *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, Beiblatt, 1910, **44**(4): 7–46.
- Firbas S. *Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen*. In: Allgemeine Waldgeschichte, Jena, 1949, Bd. 1, 480 pp.
- Grichuk M.P., Grichuk V.P. О приледниковой растительности на территории СССР. In: *Periglyatsialnye yavleniya na territorii SSSR*, Moscow: Izd-vo MGU, 1960, pp. 66–100. [Гричук М.П., Гричук В.П. О приледниковой растительности на территории СССР // *Перигляциальные явления на территории СССР*. – М.: Изд-во МГУ, 1960 – С. 66–100].
- Jordanskij N.N. *Evoljutsiya zhizni*, Moscow: Akademia, 2001, 425 pp. [Иорданский Н. Н. *Эволюция жизни*. – М.: Академия, 2001. – 425 с.].
- Kamelin R.V. *Kukhystanskiy okruh hornoy Sredney Azii*, Leningrad: Nauka, 1979, 117 pp. [Камелин Р.В. *Кухистанский округ горной Средней Азии*. – Л.: Наука, 1979. – 117 с.].
- Klovok M.V. Psammofilnye floristicheskie komplekxy na territorii USSR (opyt analiza psammofitona). In: *Novosti sistematiki vysshikh i nizshikh rasteniy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1981, pp. 90–150. [Клоков М.В. Псаммофильные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона) // *Новости систематики высших и низших растений*. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 90–150].
- Klovok M.V., Osychnyuk V.V. Kovyli Ukrainy. In: *Novosti sistematiki vysshikh i nizshikh rasteniy*, 1975. Kyiv: Naukova Dumka, 1975, pp. 7–92. [Клоков М.В., Осычнюк В.В. Ковыли Украины // *Новости систематики высших и низших растений*. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 7–92].
- Konovalov A.A., Ivanov C.N. *Izvestiya Chelyab. nauch. tsentra*. Ser. Biologiya, 2007, **1**(35): 125–130. [Коновалов А.А., Иванов С.Н. Новый способ реконструкции палеоклимата по спорово-пыльцевым спектрам // *Изв. Челябин. науч. центра*. Сер. Биол. – 2007. – Вып. 1(35). – С. 125–130].
- Korotkevich E.L. *Istoriya formirovaniya hipparionovoy fauny Vostochnoy Evropy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1988, 164 pp. [Короткевич Е.Л. *История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы*. – Киев.: Наук. думка, 1988. – 164 с.].
- Lavrenko E.M. *Izv. gosud. geogr. ob-va*, 1936, **68**(1): 1989–1995. [Лавренко Е.М. К вопросу о возрасте псаммоэндемизма на юге Европейской части СРСР // *Изв. гос. геогр. об-ва*. – 1936. – **68**(1). – С. 1989–1995].
- Lavrenko E.M. *Izv. AN SSSR*, 1940, **2**: 1–265. [Лавренко Е.М. Степи СССР // *Изв. АН СССР*. – 1940. – **2**. – С. 1–265].
- Lavrenko E.M. *Bot. J.*, 1981, **66**(3): 313–327. [Лавренко Е.М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // *Ботан. журн.*. – 1981. – **66**(3). – С. 313–327].
- Lavrenko E.M., Govorukhin V.S. Holarkticheskaya oblast. In: *Izbrannye trudy*, St. Petersburg: Izd-vo SPb GU, 2000, pp. 325–336. [Лавренко Е.М., Говорухин В.С. Голарктическая область // *Избранные труды*. – СПб.: Изд-во СПб. ГУ, 2000. – С. 325–336].
- Levchenko V. F. *Evoljutsiya biosfery do i posle poyavleniya cheloveka*. Ed. V.V. Khlebovych, St. Petersburg: Nauka, 2004, 166 pp. [Левченко В.Ф. *Эволюция биосферы до и после появления человека* / Отв. ред. В.В. Хлебкович – СПб.: Наука, 2004. – 166 с.].
- Logvynenko V.M. *Veliki ssavtsi (Proboscidea, Perissodactyla, Tylopoda, Artiodactyla) pliootsenu, eopleystotsenu ta rannogo pleystotsenu Ukrainy, yikh biostratigrafichne ta paleoekologichne znachennya (The large mammals (Proboscidea, Perissodactyla, Tylopoda, Artiodactyla) of the Pliocene, Eopleistocene and Early Pleistocene of Ukraine, their biostratigraphic and palaeoecological significance)*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2002, 19 pp. [Логвиненко В. М. *Великі ссавці (Proboscidea, Perissodactyla, Tylopoda, Artiodactyla) пліоцену, еоплейстоцену та раннього плейстоцену України, їх біостратиграфічне та палеоекологічне значення*: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.08 «зоологія». – К., 2002. – 19 с.].
- Martinovskij J.O. Zwei neue südeuropäische Federgrassippen IX., Beitrag zur Kenntniss der europäischen Stipa-Sippen, *Feddes Repertorium*, 1966, **73**(3): 141–152.
- Medvedev V.V. *Monitorinh pochv Ukrainy. Kontseptsiya, predvartelnye rezultaty, zadachy*, Kharkiv: Antiqua, 2002, 428 pp. [Медведев В.В. *Мониторинг почв Украины. Концепция, предварительные результаты, задачи*. – Харьков: Антика, 2002. – 428 с.].
- Orlando L, Ginolhac A, Zhang G, Froese D, Albrechtsen A, Stiller M, Schubert M, Cappellini E, Petersen B, Moltke I, Johnson PL, Fumagalli M, Vilstrup JT, Raghavan M, Korneliusson T, Malaspinas AS, Vogt J, Szklarczyk D, Kelstrup CD, Vinther J, Dolocan A, Stenderup J, Velazquez AM, Cahill J, Rasmussen M, Wang X, Min J, Zazula GD, Seguin-Orlando A, Mortensen C, Magness K, Thompson JF, Weinstock J, Gregersen K, Røed KH, Eisenmann V, Rubin CJ, Miller DC, Antczak DF, Bertelsen MF, Brunak S, Al-Rasheid KA, Ryder O, Andersson L, Mundy J, Krogh A, Gilbert MT, Kjær K, Sicheritz-Ponten T, Jensen LJ, Olsen JV, Hofreiter M, Nielsen R, Shapiro B, Wang J, Willerslev E. Recalibrating *Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse, *Nature*, 2013, **499**(7456): 74–81. doi: 10.1038/nature12323.
- Popov M.G. *Osnovy florogenetiki*, Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 135 pp. [Попов М. Г. *Основы флорогенетики*. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.].
- Rezaei H.R., Naderi S, Chintauan-Marquier I.C., Taberlet P., Virk A.T., Naghash H.R., Rioux D., Kaboli M., Pompanon F. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis* (*Mammalia, Artiodactyla, Bovidae*), *Molec. Phylogenet. Evol.*, 2010, **54** (2): 315–326. doi: 10.1016/j.ympev.2009.10.037.
- Romaschenko K., Peterson P.M., Soreng R.J., Futorna O. Phylogenetics of *Piptatherum* s. l. (*Poaceae: Stipeae*): Evidence for a new genus, *Piptatheropsis* and resurrection of *Patis*, *Taxon*, 2011, **60**(6): 1703 – 1716.
- Romaschenko K.N. Garcia-Jacas P.M., Peterson R.J., Soreng R. Vilatersana, A Susanna. Miocene–Pliocene speciation, introgression, and migration of *Patis* and *Ptilagrostis* (*Poaceae: Stipeae*), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2014, **70**: 244–259.

- Sergin V.Ya., Sergin S.Ya. *Osnovy floroheheniki. Pryroda hlobalnykh heolohycheskykh tsyklov. Systemnyi podkhod*, Moscow: Nauka, 1993, 123 pp. [Сергин В. Я., Сергин С. Я. *Основы филогенетики. Природа глобальных геологических циклов. Системный подход*. — М.: Наука, 1993. — 123 с.].
- Shnirelman V.A. *Proiskhozhdenie skotovodstva*, Moscow: Nauka, 1980, 333 pp. [Шнирельман В.А. *Происхождение скотоводства*. — М.: Наука, 1980. — 333 с.].
- Smirnova O.V. In: *Dinamika sovremennykh ekosistem v golotsene: materialy rossyskoy nauchnoy konf.*, Moscow: Izd-vo KMK, pp. 217–223. [Смирнова О.В. Реконструкция истории формирования и развития лесного пояса Восточной Европы в голоцене // *Динамика современных экосистем в голоцене*: (2–3 февраля 2006 г.). — М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. — С. 217–223].
- Titov V.V. *Kрупnye mlekopitayushchie pozdneho pliotsena Severo-Vostochnoho Pryazovya*, Rostov-na-Donu: Izd-vo RAN, 2008, 264 pp. [Титов В.В. *Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья*. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. — 2008. — 264 с.].
- Tkachenko V.S. *Fitotsenotichnyi monitoring rezervatnykh suktsesiy v Ukrainському степовому природному заповіднику*, Kyiv: Phytosociocentre, 2004, 184 pp. [Ткаченко В. С. *Фитоценотический мониторинг резерватных сукцесий в Украинському степовому природному заповіднику*. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — 184 с.].
- Tzvelev N.N. O proiskhozhdenii i evolyutsii kovyley (*Stipa* L.). In: *Problemy ekologii, geobotaniki, botanicheskoy geografii i floristiki*, Leningrad: Nauka, 1977, pp. 139–150. [Цвелев Н.Н. О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) // *Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики*. — Л.: Наука, 1977. — С. 139–150].
- Ukrainitseva V.V. *Rastitelnost i klimat Sibiri epokhi mamonta*, Krasnojarsk: MPR RF, 2002, 192 pp. [Украинцева В.В. *Растительность и климат Сибири эпохи мамонта*. — Красноярск: МПР РФ, 2002. — 192 с.].
- Vangengeim E.A. *Paleontologicheskoe obosnovanye stratyrfayy antropogena Severnoy Azyi (po mlekopitayushchym)*. Moscow: Nauka, 1977, 170 pp. [Вангенгейм Э.А. *Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим)*. — М.: Наука, 1977. — 170 с.].
- Velichko A.A. *Prirodnyi protsess v pleystotsene*, Moscow: Nauka, 1973, 254 pp. [Величко А. А. *Природный процесс в плейстоцене*. — М.: Наука, 1973. — 254 с.].
- Vereschagin N.K. *Pochemu vumerty mamonty*, Leningrad: Nauka, 1979, 196 pp. [Верещагин Н. К. *Почему вымерли мамонты?* — Л.: Наука, 1979. — 196 с.].
- Vulf E.V. *Istoricheskaye geografija rasteniy*, Moscow: Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1944, 546 pp. [Вульф Е.В. *Историческая география растений*. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 546 с.].
- Zazula G.D., Froese D.G., Schweger C.E., Mathewes R.W., Alwynne B.B., Telka A.M., Harington C.R., Westgate J.A. Ice age steppe vegetation in east Beringia, *Nature*, 2003, **423**: 603.
- Дідух Я.П.¹, Ромашенко К.Ю.^{1,3}, Футорна О.А.^{1,2}
Етапи еволюції *Stipa* і формування степів. — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(1): 21–32.
- ¹ Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
² Ботанічний сад імені акад. О.В. Фомина Київського національного університету імені Тараса Шевченка вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна
³ Смітсонівський інститут, відділ ботаніки, Національний музей природничої історії Р.О. Вох 37012, Washington, DC 20013-7012
- Використання сучасних методів молекулярної філогенії дало змогу визначити межі роду *Stipa* L. і родові відносини на генетичному рівні. З'ясовано, що види роду *Stipa* євроазійського походження. Застосування методів молекулярного годинника й аналізу геному уможливило встановлення часу походження різних філогенетичних груп у роді *Stipa* та наслідки давньої міжродової гібридизації. Визначено основні моменти формування степів від палеосаван (у неогені), тундро-степів (у плейстоцені) до степів (у голоцені). Розглянуто питання коеволуції *Stipeae* і палеозоокомплексів у зв'язку зі змінами природних умов. Обґрунтовується висновок, що для охорони степів необхідно організувати помірний випас овець.
- Ключові слова:** молекулярна філогенія, *Stipeae*, палеосавани, степи, біогеографія.
- Дідух Я.П., Ромашенко К.Ю., Футорна О.А. **Этапы эволюции рода *Stipa* и формирование степей**. — Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(1): 21–32.
- ¹ Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН України вул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина
² Ботанический сад имени акад. А.В. Фомина Киевского национального университета имени Тараса Шевченко вул. Симона Петлюры, 1, г. Киев, 01032, Украина
³ Смитсоновский институт, отдел ботаники, Национальный музей естественной истории Р.О. Вох 37012, Вашингтон, DC 20013-7012
- Использование современных методов молекулярной филогении позволило определить границы рода *Stipa* L. и видовые отношения на генетическом уровне. Установлено, что виды рода *Stipa* евроазиатского происхождения. Применение методов молекулярных часов и клонирования генома позволило определить время происхождения различных филогенетических групп в роде *Stipa* и последствия древней межродовой гибридизации. Установлены основные моменты формирования степей от палеосаванн (в неогене), тундро-степей (в плейстоцене) до степей в голоцене. Рассмотрены вопросы коэволюции *Stipeae* и зоокомплексов в связи с изменениями природных условий. Обосновывается вывод, что для охраны степей необходим умеренный выпас овец.
- Ключевые слова:** молекулярная филогения, *Stipeae*, палеосаванны, степи, биogeография.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 04.11.2015 р.