

О.О. АНДРЕЄВА

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026

ПРО АДЕКВАТНІСТЬ СТАНДАРТНИХ МЕТОДІВ СПОРОВО-ПІЛКОВОГО АНАЛІЗУ ЗАВДАННЯМ ПАЛЕОЕКОФЛОРОЛОГІЇ

ключові слова: спорово-пилковий аналіз, релікт, плейстоцен
key words: pollen analysis, relict, pleistocene

O.O. ANDRYEYEVA

ABOUT ADEQUACY OF STANDARD METHODS OF THE POLLEN ANALYSIS TO TASKS OF THE PALEOECOFLOROLOGY

Institute of the ecology of the Carpathians
4 Kozelnitska str., Lviv, 79011, Ukraine

The opportunity of use of the pollen analysis for specification of the location of the refuges in which thermophilic plants experienced geological epoch with extreme climatic conditions is considered in given article. In structure of modern flora such taxon name relicts. As pollen grains of the oppressed kinds cannot be much in composition of pollen spectra, it creates problems at interpretation of results of the analysis. For the decision of similar problems is proposed to select samples for the pollen ptvanalysis in three reiterations in limits geomorphological homogeneous territory. It is recommended to use the complex approach at paleoecoflorystical researches.

У сучасній ботанічній географії ще й досі лишається дискусійним питання про можливість збереження теплолюбної фракції флори, що відіграє важливу роль у сучасному рослинному покриві України, та реліктів протягом геологічних епох з екстремальними кліматичними умовами. За визначенням, релікти – це види (роди) рослин, які в певні геологічні епохи були широко розповсюджені завдяки сприятливим для них умовам середовища, а зараз мають обмежений, чи сильно диз'юнктивний ареал і перебувають у певному еколого-ценотичному дисонансі зі сучасними умовами існування [2, 24]. Отже, необхідно диференціювати релікти за періодами їхнього максимального поширення на досліджуваній території, на палеозойські, третинні й плейстоценові, відповідно до геологічних епох [10]. Негативними умовами середовища, які могли вплинути на поширення рослин, були значні зміни рельєфу, такі, як пліоцен-плейстоценовий орогенез і плейстоценові зледеніння [15, 29]. Наслідками плейстоценових зледенень були похолодання й ксерофітизація, які й були головною причиною випадання зі складу рослинного покриву видів третинної флори. Рослини є дуже залежними від умов середовища, оскільки, на відміну від багатьох тварин, не здатні швидко змінювати місця існування. Очевидно, що такі події сильно відобразилися на флористичному складі рослинного покриву. Виникає питання про те, як саме певні види переживали такі екстремальні умови.

З цього приводу в літературі існує два діаметрально протилежні погляди: 1) рефугіальна теорія (статично-консерваційна); 2) міграційна теорія (динамічно-міграційна).

Прихильники першої теорії (І.К. Пачоський, Є.М. Лавренко, О.Т. Артюшенко) висловлюють припущення, що під час багаторазових різких кліматичних змін протягом геологічної історії жодного разу не відбувалося повного знищення рослинного покриву на території України, а існували рефугіуми, з певним, відносно сприятливим, мікрокліматом, в яких рослинність могла пережити такі часи, і, пізніше, після відступання льодовика, з них радіально розселювалася. І.К.Пачоський [17] і Ю.Д.Клеопов [9, 10] вважають, що флора рис-в'юрмського міжльодовиків'я могла зберігатися в Подільському рефугіумі. Є.М.Лавренко [12] виділяє реліктовий Бессарабсько-Подільсько-Волинський район. В.Г.Козій [11] указує на велике значення Подільсько-Карпатських рефугіумів у формуванні рослинності голоцену. Б.В.Заверуха [7, 8], базуючись на даних флорогенетичного аналізу і, зважаючи на особливості рельєфу, доходять висновку, що протягом усього плейстоцену на території Поділля існували умови мікрорефугіального характеру, сприятливі для збереження основного ядра комплексів флори, яке трансформувалося в сучасний стан. Сильно почленований рельєф Поділля відповідає вимогам до рефугіумів, на які вказали І.Ф.Удра й А.П.Хохряков [28].

Прихильники другої теорії (С.І.Коржинський, Г.Є.Гроссет, А.Н.Криштофович, А.Ч.Сьюорд) вважають, що льодовики повністю знищували всю рослинність, або вона мігрувала в райони з відповідним, сприятливим, кліматом, а після відступання льодовика поверталася знов, тобто відбувалися багаторазові (відповідно до кількості міжльодовикових епох) постгляціальні сукцесії. Отже, за цією гіпотезою, уся флора України є міграційною за характером. Але при цьому не враховується потенційна швидкість міграції рослин і біоекологічні й біоморфологічні властивості видів [27, 28]. Також палеоботанічні дані підтверджують, що повного знищення рослинності на території України не відбувалося [1].

У деяких дослідників є схильність до абсолютизації цих гіпотез. Але цілком достовірними їх уважати не можна, оскільки вони створені лише на основі сучасних флористичних й ареалогічних досліджень, без достатнього підтвердження фактичним палеоботанічним матеріалом. Навіть за наявності палеоботанічних даних історію кожного конкретного виду необхідно вивчати окремо, а не намагатися поширити дані про один вид на інший, навіть близький [24]. Також потрібно враховувати, що міграція видів навряд чи відбувалася автономно від відповідних угруповань, оскільки більшість видів не тільки паралельно розвиваються, але й спряжено мігрують цілими флористичними комплексами. З точки зору дослідника така міграція флористичних комплексів під час різких кліматичних змін, як, наприклад, насування льодовика, виглядає як зміна флор, хоча насправді відбувається формування нової флори за рахунок старих компонентів і нових, які мігрували [24, 25, 27].

Досі немає єдиної думки відносно кількості льодовиків на території Роської височини, що додатково ускладнює розв'язання цієї проблеми та визначення віку реліктів. Більшість дослідників визнають чотири стадії зледеніння і три міжльодовикові епохи в плейстоцені, без урахування стадіалів і

міжстадіалів. Н.О.Сиренко, С.І.Турло та О.Т.Артюшенко [22, 26] виділяють 15 палеогеографічних етапів (7 теплих, 8 холодних). І.Г.Підоплічко й П.С.Макєєв [18, 19] вважають, що протягом плейстоцену було тільки одне похолодання, яке не супроводжувалося материковим покривним зледенінням, отже, на їх думку, лісостеповий ландшафт південної частини України протягом плейстоцену дещо змінився, але основні флористичні й фауністичні доплейстоценові комплекси збереглися і подальший розвиток біоценозів відбувався без катастрофічних перерв, які спричиняли льодовики.

Ураховуючи вищесказане, правомірний висновок, що тільки палеоботанічні дослідження можуть дати фактичний матеріал, необхідний для розв'язання цієї проблеми. Але під час будь-яких палеонтологічних дослідженнях потрібно враховувати їх певну двозначність, яка полягає в тому, що їхні результати є абсолютно достовірні, але в той же час обов'язково неповні, оскільки в результаті дії на рештки організмів факторів середовища відбувається спотворення первинного якісного й кількісного складу організмів, пов'язаних попередньо єдиним біотопом, а також порушення прижиттєвих співвідношень видів, які склалися в біоценозі. Нерідко руйнування і зміни складових частин скупчень викопних решток відбуваються випадково, хоча за допомогою даних тафономії можна, до деякої міри, визначити, які саме рештки й за яких умов не зберігаються [30]. Отже, для інтерпретації викопних даних завжди потрібно зважати на обидва ці моменти.

З огляду на це, одним з найінформативніших і найзручніших є метод спорово-пилкового аналізу. Позитивними аспектами цього методу є масовість продукування пилку та спор рослинами, добра збереженість їх у різного типу відкладах за рахунок наявності в оболонках спорополеніну. Це дає можливість статистичних обрахунків, отже, дає інформацію не тільки про склад флори, але й про рослинність. Навіть з відкладів, які досі вважалися “німи”, можна отримувати інформацію. Палінологічні дані, на відміну від аналізу макрорешток, більшою мірою відображають специфіку флор, залежних від фаціальних умов. Разом з тим, успіхи палеопалінології певною мірою лімітуються рівнем розробки методичних питань і ступенем вивчення морфології та ультраструктур сучасних пилкових зерен і спор [20].

Найбільшу проблему в ході спорово-пилкового аналізу створює фактор випадковості – занесення пилкових зерен з віддалених територій, перевідкладення і цілком випадкові моменти, зумовлені особливостями відкладення і збереження їх у викопному стані. Щоб мінімізувати значення цього фактора випадковості, необхідно мати можливість однозначної оцінки причин спотворень у спорово-пилкових спектрах, зумовлених його впливом. У нашому випадку це набуває величезного значення тому, що нас цікавлять саме реліктові види, які перебували на той час у рефугіальних умовах. Оскільки умови середовища були дуже несприятливими, ці види не могли бути домінантами рослинного покриву, отже пилкових зерен цих видів не може бути багато у спорово-пилкових спектрах. Важливо знати, чи кілька пилкових зерен певного виду в пробі це випадковість, чи закономірність. Сучасні методики проведення спорово-пилкового аналізу не дають можливості такої оцінки, оскільки вони здебільшого спрямовані на виявлення загальних особливостей рослинного покриву великих територій, а у випадку завдань наших досліджень, ва-

жливою є історія рослинності дрібних ділянок рельєфу (до фаціального рівня включно). Отже, необхідно модифікувати методик, оскільки питання випадковості можливо розв'язати тільки на рівні відбору значної кількості однорідних проб (тобто, у спосіб статистичної перевірки отриманих результатів за допомогою аналізу повторності). Необхідною умовою є відбір проб мінімум у 3 повторностях, але в геоморфологічно однорідній ділянці палеорельєфу. Таким чином, якщо пилокві зерна певного виду, хоч і поодинокі, трапляються в серії паралельних проб, можна зробити припущення про наявність цього виду на досліджуваній території в пригніченому стані. Відповідно, під час проведення таких досліджень необхідно враховувати здатність певних видів до продукування певної кількості пилоквіх зерен за один вегетаційний період.

Отже, для вирішення зазначених питань варто застосовувати комплексний підхід до проведення досліджень. Отримані висновки бажано зіставити з результатами ареалогічних, екологічних, біоморфологічних, малакофауністичних, палеокліматичних, палеопедологічних і геоморфологічних досліджень. Лише за умови поєднання усіх цих методів, отримуємо відносно реальну загальну картину. Це важливо під час палеодосліджень, оскільки в такому випадку маємо справу не безпосередньо з живим об'єктом, а лише з рештками, тому й висновки потрібно робити дуже обережно, за можливістю уникаючи суб'єктивності, яка притаманна будь-яким палеонтологічним дослідженням.

З усього вищенаведеного випливає низка методичних вимог до проведення палеоекофлористичних досліджень, а саме:

- 1) максимально диференційований підхід при виділенні історичних реліктових груп у складі флори;
- 2) необхідність тісної ув'язки реліктів з певними флорокомплексами;
- 3) комплексний підхід під час палеоекофлористичних досліджень (ареалогічний метод, аналіз екологічної приуроченості сучасних таксонів, поєднання всіх палеоботанічних методів);
- 4) відбір проб для спорово-пилкового аналізу у трьох повторностях, з урахуванням даних геології та геоморфології.

ЛІТЕРАТУРА

1. **Артюшенко А.Т.** Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа). – К.: Наук. думка, 1970. – 173 с.
2. **Вульф Е.В.** Историческая география растений. История флор земного шара. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – 546 с.
3. **Гроссет Г.Э.** Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Восточной Европы // Землеведение. – 1933. – **35**, № 4. – С. 273-312.
4. **Гроссет Г.Э.** О возрасте реликтовой флоры равнинной европейской части СССР // Там же. – 1935. – **37**, № 3. – С. 185 – 234.
5. **Гроссет Г.Э.** Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1962. – **67**, Вып. 3. – С. 94-109.
6. **Гроссет Г.Э.** Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы и возраст реликтов этой формации // Там же. – 1971. – **76**, Вып. 1. – С. 18 – 36.
7. **Заверуха Б.В.** Нові відомості про поширення реліктового виду *Coronilla coronata* L. на Поділлі // Укр. ботан. журн. – 1982. – **39**, № 2. – С. 81-85.

- 8. Заверуха Б.В.** Флора Вольно-Подоллии и ее генезис. – К.: Наук. думка, 1985. – 192 с.
- 9. Клеопов Ю.Д.** До історії рослинного вкриття України // Четвертинний період. – К.: Вид-во АН УРСР, 1930. – Вип. 1/2. – С. 123-150.
- 10. Клеопов Ю.Д.** Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – К.: Наук. думка, 1990. – 352 с.
- 11. Козій Г.В.** Вододільні болота карстових западин в районі Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 1962. – Вип. 1. – С. 3-21.
- 12. Лавренко Є.М.** Рослинність України // Вісн. природознавства. – 1927. – № 1/2. – С. 1-41.
- 13. Лавренко Е.М.** Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. рус. ботан. о-ва. – 1930. – 15, № 4. – С. 351-363.
- 14. Лавренко Е.М.** История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. – Т. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – С. 235-296.
- 15. Марков К.К., Величко А.А., Лазуков Г.И., Николаев В.А.** Плейстоцен. – М.: Высш. школа, 1968. – 303 с.
- 16. Палеопалинология.** – Т.1, 2. – Л., 1966. – 351 с.
- 17. Пачосский И.К.** Основные черты развития флоры юго-западной России. – Херсон, 1910. – 430 с.
- 18. Пидопличко И.Г., Макеев П.С.** О климатах и ландшафтах прошлого. – К.: Изд-во АН УРСР, 1955. – Вып. 2. – 173 с.
- 19. Пидопличко И.Г., Макеев П.С.** О климатах и ландшафтах прошлого. – К.: Изд-во АН УРСР, 1955. – Вып. 3. – 142 с.
- 20. Покровская И.М.** Пыльцевой анализ. – М.: Госгеолиздат, 1950. – 570 с.
- 21. Савицький В.Д.** Напрямки розвитку палинологічних досліджень на Україні // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, № 6. – С. 11-15
- 22. Сиренко Н.А., Турло С.И.** Развитие почв и растительности Украины в плиocene и плейстоцене. – К.: Наук. думка, 1986. – 186 с.
- 23. Сьюорд А.Ч.** Века и растения: Обзор растительности прошлых геол. периодов / Пер. под ред. А.Н. Криштофовича. – Ленинград, Москва, 1936.
- 24. Толмачев А.И.** Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Лен. ун-та, 1974. – 244 с.
- 25. Толмачев А.И.** Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 196 с.
- 26. Турло С.И., Артюшенко А.Т.** Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения лессовых отложений Украины // Четвертичный период. Палеогеография и литология. – Кишинев, 1989. – С. 178-185.
- 27. Удра И.Ф.** Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. – К.: Наук. думка, 1988. – 200 с.
- 28. Удра И.Ф., Хохряков А.П.** Особенности выживания третичных реликтов в рефугиумах Восточно-Европейской равнины в экстремальные эпохи четвертинного периода // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – 97, Вып. 2. – С. 71-80.
- 29. Цись П.М.** Геоморфологія УРСР. – Львів: В-во Львів. ун-ту, 1962. – 224 с.
- 30. Янин Б.Т.** Основы тафономии. – Москва: Недра, 1983. – 184 с.