

ФІЛОГЕОГРАФІЯ ТА ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗСЕЛЕННЯ РОСЛИН ЄВРОПИ У ПІЗНЬОМУ ПЛЕЙСТОЦЕНІ — ГОЛОЦЕНІ

Філогеографія — популярний сучасний напрям досліджень, який поєднує методи та підходи молекулярної філогенетики, популяційної екології, палеобіології, систематики та інших біологічних та геолого-географічних наук. У статті проаналізовано та узагальнено матеріали з філогеографії деяких, переважно деревних, судинних рослин Європи. Розглянуто проблеми та перспективи використання сучасних даних філогеографії для палеоботанічних та палеогеографічних реконструкцій квартеру. Висвітлено роль філогеографії при вирішенні актуальних питань історичної фітогеографії, зокрема проблеми реліктів та рефугіумів. Різноманітна флора судинних рослин України має у своєму складі численні реліктові, ендемічні та інші важливі таксони (сконцентровані переважно у Карпатах, Криму, на Волино-Поділлі та інших територіях), які є перспективними для застосування методів філогеографії. Філогеографічний підхід створює надійну основу для реконструкції історії формування європейської біоти в комплексі з традиційними палеоботанічними та екологічними дослідженнями.

Вступ

Сучасні дослідження із систематики й екології рослин, геоботаніки, ботанічної географії мають містити історично-біогеографічну компоненту. Історична біогеографія розглядає біоту та її компоненти у контексті еволюційного часу і простору, що дає змогу дійти переконливих висновків про походження, історію формування та розвитку компонентів біосфери [1]. Історичний та біогеографічний підхід є досить характерним для вітчизняної ботаніки. На українському ботанічному матеріалі значною мірою формувалися біогеографічні погляди Й. К. Пачоського, М. Г. Попова, Є. В. Вульфа, Є. М. Лавренка та інших видатних ботаніко-географів. Серед українських ботанічних праць з глибокими історико-біогеографічними висновками варто згадати класичні роботи Д. К. Зерова, Ю. Д. Клеопова, М. В. Клокова, Б. В. Заверухи. Питанням історії формування флори та рослинності українські палеоботаніки приділяють значну увагу. Детальні знання про глобальні події плейстоцену і голоцену [2; 3 та ін.] мають вирішальне значення як для розуміння закономірностей формування сучасних флори і рослинності [4; 5 та ін.], так і для обґрунтованих прогнозів на майбутнє, особливо враховуючи зростання антропогенного впливу, глобальне потепління [6] тощо.

Проте поза увагою вітчизняних авторів здебільшого лишається величезний масив свідчень, які містяться у численних недавніх публікаціях з філогеографії - нового напрямку, який виник на стику молекулярної філогенетики, систематики, біогеографії та екології. Отже, ми вважаємо

за необхідне привернути увагу українських дослідників (а особливо молоді) до перспективності використання в історично-біогеографічних побудовах матеріалів сучасної філогеографії, що стосуються принаймні судинних рослин Європи.

Методи та підходи філогеографії

Термін «філогеографія» був запропонований 1987 р. Дж. Евісом зі співавторами [7] у праці, присвяченій географічному поширенню філогенетичних груп мітохондріальної ДНК у тварин. Іншими словами, філогеографія зароджувалася як дослідження принципів та процесів, які зумовлюють географічне поширення генеалогічних ліній на внутрішньовидовому рівні, з використанням переважно мітохондріальної ДНК (mtDNA) у тварин та хлоропластної ДНК (cpDNA) у рослин [1; 7; 8 та ін.]. Сьогодні дедалі ширше застосовують і інші молекулярні маркери, методи і підходи [8-19 та ін.]. Спочатку виявляють певні особливості генотипу особин у популяціях, а потім визначають належність цих особин до певних філогенетичних клад. Отриману філогенетичну схему аналізують щодо географічного поширення клад або їх еколого-ценотичної належності. Філогеографічний підхід має на меті, серед іншого, виявлення історії поширення популяцій та історії змін і формування ареалів видів та популяцій [1; 8].

У процесі розвитку філогеографічний напрям значно розширив свої межі і нині поєднує декілька інших методів та підходів. Широкомасштабні філогеографічні дослідження стали можливими та доступнішими завдяки технічним удосконаленням та значному зменшенню вартості молекулярних

методів. Паралельно з інструментальними методами розвивалися й методи філогенетичного та статистичного аналізу, математичної та еволюційної інтерпретації отриманих даних [9; 11; 19; 20].

Молекулярно-біологічні методи в екологічних та біогеографічних дослідженнях прогресували паралельно з інтенсивним розвитком молекулярної біології. Наприклад, у 1960-х роках у філогенетичних дослідженнях широко використовувався електрофорез ферментів, а 1970-ті роки відзначилися розвитком методів з використанням рекомбінантних технологій. У 1980-х роках набуло популярності секвенування ДНК за допомогою клонуваних фрагментів. 1990-ті роки стали періодом розробки та застосування методів з використанням полімеразної ланцюгової реакції (PCR). Серед цих методів особливо широке застосування у філогеографії рослин отримали виявлення послідовності нуклеотидів (секвенування, особливо після появи автоматичних секвенаторів, перший з яких з'явився у 1986 р.), а також RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA, 1990 р. [9; 18]), AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, 1995 р. [13; 15; 18]) та деякі інші. Вибір методу залежить передусім від цілей та завдань дослідження, а також від інших факторів.

Для виявлення «глибокої філогенії» (ймовірних еволюційних подій, які відбувалися багато мільйонів або й навіть сотень мільйонів років тому) використовують інші гени, ніж для реконструкції подій недавнього минулого. Деякі нуклеотидні послідовності (зазвичай саме ті, які не кодують певні білки) відзначаються високими еволюційними темпами селективно нейтральних або майже нейтральних для виду заміни нуклеотидів, атому можуть з успіхом використовуватися для виявлення філогенії на родовому, видовому й навіть внутрішньовидовому рівнях. Наприклад, транскрибовані спейсери ITS 1 та ITS2 ядерного рибосомального цистрону 18S-5.8S-26S досить часто застосовують для філогенетичних досліджень саме на родовому та нижчих таксономічних рівнях [10]. Аналіз вкопної ДНК дає змогу буквально «зазирнути у минуле», хоча методики таких досліджень є поки що достатньо складними і викликають застереження щодо їх точності, можливої контамінації та руйнації зразків, а також інших факторів (див. огляд [21]).

Роль і місце сучасної філогеографії у реконструкціях рослинного покриву минулого

До формування сучасної філогеографії залучені молекулярно-філогенетичні дослідження, молекулярна екологія, методи історичної біогеографії, кладистичні методи систематики і біогеографії тощо. Отже, філогеографія є ін-

тегративним підходом у межах історичної біогеографії [22; 23]. Філогеографія працює переважно на внутрішньовидовому або популяційному рівнях, рідше - на рівні виду або груп близькоспоріднених видів. Цей напрям глибоко вкорінений в історичній біогеографії та популяційній генетиці, а тому його розглядають як важливу об'єднуючу ланку в дослідженнях як мікро-еволюційних, так і макроеволюційних процесів [8; 23-25], у реконструкціях як давньої історії біот, так і дослідженнях порівняно недавніх (наприклад, голоценових) змін [26]. Образно кажучи, філогеографія дає змогу спостерігати поширення та еволюцію генів у просторі й часі [24].

Філогеографія також може надавати матеріал і для практичних висновків, що впливають, серед іншого, на стратегію збереження сучасного біорізноманіття на видовому та популяційному рівнях. Для функціонально дієвого збереження різноманіття живого слід охороняти не тільки види, популяції та інші біологічні *об'єкти* на усіх рівнях, а й намагатися зберігати та підтримувати функціональні природні (насамперед еволюційні) *процеси*, що зумовлюють та підтримують це біорізноманіття [27; 28]. Дедалі актуальнішим стає збереження основних еволюційних ліній у межах того чи іншого виду, тобто збереження внутрішньовидового різноманіття, історично сформованої структури популяцій та внутрішньовидових одиниць [13; 14; 25; 29; 30]. У цьому відношенні першочерговим є збереження саме реліктових або рефугіальних популяцій європейських рослин, які відзначаються високим рівнем анцестральної генетичної різноманітності.

Слід зазначити, що дані молекулярної філогенетики та філогеографії є *опосередкованими* свідченнями, для яких критичним є момент інтерпретації та її методика. Палеоботанічні ж дані, у тому числі й палеопалінологічні, надають *безпосередні* свідчення з історії рослинного покриву певної території. Історично-фітогеографічні реконструкції мають базуватися не тільки на актуоботанічних даних (якими технічно «просунутими» вони б не були), а й на даних палеобіології, палеогеографії, геології та інших історичних наук про Землю та життя на ній, або ж ці реконструкції принаймні не повинні суперечити таким даним.

У цій статті, звичайно ж, неможливо подати навіть побіжний огляд усіх основних напрямів та новітніх досягнень філогеографії рослин Європи. Тому ми детальніше проаналізуємо філогеографічні дослідження деревних рослин, а також деякі загальні висновки, що стосуються закономірностей розвитку рослинного світу Європи у пізньому плейстоцені - голоцені, з основною увагою на проблеми реліктів, рефугіумів та післяльодовикових міграційних шляхів.

Огляд філогеографічних досліджень деревних рослин Європи

Дослідження історії фаз скорочення ареалів та розселення деревних рослин у Європі у плейстоцені - голоцені мають велике значення для реконструкції загального характеру рослинного покриву минулого, а також і для розуміння формування та навіть подальшого розвитку сучасних флори і рослинності. Саме тому варті уваги численні філогеографічні дослідження європейських деревних рослин [8; 17; 24; 25; 29-44 та ін.]. Висновки цих праць можуть значно доповнити наявні палеопалінологічні та палеоботанічні дані стосовно розвитку рослинного покриву України або навіть дати цим даним нову інтерпретацію. З іншого боку, палеоботанічні дані дають змогу критично оцінити й перевірити філогеографічні висновки.

Палеопалінологічні дані свідчать про значний вплив кліматичних умов максимуму валдайського (вюрмського) зледеніння на рослинний покрив України. 18 000-20 000 років тому тут панувала перигляціальна рослинність, до складу якої входили степові, пустельно-степові, тундрові та бореально-лісові види. Помітною була роль як мікротермних видів, так і рослин, характерних для порушених та засолених місцезростань. Такі умови роблять проблематичним існування в той час рефугіумів тепло- та вологолюбної флори. Початок формування лісового поясу фіксується на заході України в міжстадіалі алеред (останній кліматичний ритм пізньюлодовиків'я). У формуванні лісів алереду в незначній кількості брали участь широколисті породи (*Quercus* L., *Ulmus* L., *Tilia* L., *Fraxinus* L. тощо). Максимум поширення широколистих лісів та лісів з участю широколистих порід спостерігається в середньому голоцені (6000 років тому). Природні березові ліси набули свого максимального поширення в ранньому голоцені в інтервалі 9500-10 000 років (PB-2), соснові - в бореальний час. Дубові та липові ліси мали максимальне поширення в середньому голоцені в інтервалі 4500-6000 років. Здебільшого збільшення площ липових лісів відбувалося раніше максимуму поширення дубових лісів та інших лісів з участю дуба. Наприкінці атлантичного часу голоцену (AT-3) розширились площі грабових та букових лісів. Основна експансія бука у складі лісової рослинності відбулася в субатлантичний час голоцену.

Найбільш ґрунтовні філогеографічні дані було отримано під час вивчення європейських видів дубів, зокрема *Quercus robur* L. та *Q. petraea* Liebl. Завдяки детальним дослідженням [25; 31; 34; 37; 41; 42; 44 та ін.] представники роду стали, очевидно, найґрунтовніше вивченою у філогеографічному відношенні групою в європейській флорі. При цьому було виявлено основні плей-

стоценові рефугіуми та голоценові шляхи реколонізації; деякі з них розглянуто нижче.

Рід бук (*Fagus* L.) вважають важливим показником кліматичних змін у плейстоцені та голоцені [32; 33]. Значна мінливість у популяціях *F. sylvatica* L. s. l. надала можливість описати декілька окремих видів або підвидів з Південно-Східної Європи та прилеглих частин Азії. Філогенетичні дослідження із застосуванням аналізу ITS-регіону ядерної ДНК показали, що морфологічні та молекулярні ознаки географічних рас широко перекриваються, а тому автори схильні визнавати у Європі лише один поліморфний вид [33]. Аналіз та узагальнення філогеографічних та палеопалінологічних даних свідчать про те, що під час останнього зледеніння бук у Європі зберігся лише у південних рефугіумах на території південної Італії та Балкан, звідки й відбулася голоценова реколонізація у північному та східному напрямках. Найбільша різноманітність за морфологічними та молекулярними ознаками спостерігається у Малій Азії, оскільки популяції бука на цій території не зазнали значного впливу плейстоценових зледенінь.

Д. Гріве та Р. Пті [29] дослідили 36 європейських популяцій граба (*Carpinus betulus* L.) та 5 популяцій *C. orientalis* Mill. з використанням трьох типів маркерів хлоропластної ДНК (PCR-RFLP, мікросателіти та послідовності обраних фрагментів ДНК). Серед результатів роботи заслуговує уваги визначення двох гаплотипів, характерних лише для *C. orientalis*, що, очевидно, свідчить про відсутність сучасної міжвидової гібридизації.

Дослідження еволюційної історії та варіабельності хлоропластної ДНК у декількох європейських видів берези (*Betula* L.), ліщини (*Corylus* L.) та верби (*Salix* L.) [38-40] дали змогу отримати цікаві дані про особливості постплейстоценової реколонізації та роль гібридизації у формуванні сучасної філогеографічної структури *Corylus avellana* L., *Betula pendula* Roth та *Salix caprea* L. Виявилося, що для кожного виду в голоцені була властива своя унікальна історія та картина розселення. Генетична структура популяцій *C. avellana* була подібною до аналогічної структури багатьох європейських термофільних лісових деревних рослин [40]. Післяльодовикова колонізація більшої частини Європи ліщиною відбувалася переважно рослинами з рефугіуму на півдні Франції (очевидно, біля Піренеїв), а Балкани та Апеннінський півострів були заселені рослинами з південно-східного рефугіуму. Філогеографічна структура популяцій *B. pendula* та *S. caprea* свідчить про плейстоценове виживання цих видів не тільки у південних гірських рефугіумах. Окремі популяції *B. pendula* та *S. caprea* пережили останнє зледеніння у більш

помірних широтах, у тому числі и на рівнинах Центральної Європи, а популяції з «класичних» південних рефугіумів (Кавказ, Балкани тощо) відігравали у голоценовому розселенні лише незначну роль [38; 39]. Слід зазначити, що за палеопалінологічними даними деякі деревні породи (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix* sp., *Alnus* sp.) брали участь у формуванні перигляціальних ценозів на території України під час максимуму валдайського зледеніння.

За палеоботанічними даними було ідентифіковано чотири льодовикові рефугіуми вільхи (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), а філогеографічні дослідження [35] дали змогу не тільки підтвердити ці дані, а й довести на основі аналізу поширення виявлених 13 гаплотипів, що більша частина території Центральної та Східної Європи була колонізована вільхою з рефугіуму, що був розташований у Карпатах.

Ці та інші дані вказують на високу ймовірність виживання бореальних та почасти неморальних (але не виразно термофільних!) видів деревних рослин у «криптичних» рефугіумах на європейських рівнинах та височинах, на північ від поступованих «класичних» рефугіумів [41; 44–46].

На прикладах 22 видів деревних та кущових рослин Європи (у тому числі представників родів *Acer* L., *Alnus* L., *Betula*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus* L., *Hedera* L., *Populus* L., *Quercus*, *Salix*, *Sorbus* L., *Tilia* L., *Ulmus* L.) було доведено [47; 48], що варіабельність хлоропластної ДНК цих рослин у південних льодовикових рефугіумах є значно нижчою, ніж відповідна варіабельність на північніших помірноширотних територіях. Тобто гляціальні рефугіуми європейських деревних рослин є осередками збереження анцестральних генотипів, але генетично найрізноманітніші популяції цих видів сформувалися саме під час спрямованої на північ постгляціальної колонізації, коли відбувалося змішування та почасти схрещування різних генетичних ліній.

На цих та багатьох інших прикладах європейських рослин було показано, що міграції з південніших рефугіумів були ускладненими або взагалі неможливими, якщо на північ від цих основних рефугіумів існували реліктові популяції того самого виду (або ж близьких видів). Це підкреслює загальну екологічну та біогеографічну закономірність: міграція популяцій певного виду на певну територію ускладнена або неможлива тоді, коли відповідна екологічна ніша на цій території вже зайнята місцевими популяціями того самого або близького виду. Як ми бачимо на прикладах деревних рослин, з цієї причини роль популяцій з деяких середземноморських, малоазійських та кавказьких рефугіумів у післяльодовиковому заселенні рівнинної частини Європи була незначною саме тоді, коли популяції цих са-

мих видів збереглися у пізньому плейстоцені на північ від основних південних рефугіумів.

Філогеографічні дані та висновки на прикладі багатьох видів деревних рослин можуть бути критично перевірені за допомогою модифікованих та вдосконалених палеопалінологічних методів та підходів, як це було зроблено на прикладі їстівного каштану (*Castanea sativa* Mill.) [36], дуба (*Quercus* spp.) [31; 41 та ін.] та деяких інших видів.

Загальні закономірності постгляціальних міграцій у Європі

Накопичення значної кількості філогеографічних даних стосовно європейських рослин та тварин дало змогу виокремити декілька типових моделей виживання у рефугіумах та подальшої реколонізації Європи після відступу льодовиків. Зокрема, для виявлення ймовірних загальних філогеографічних моделей у Європі було проведено порівняння [43; 44] філогеографічних особливостей десяти добре вивчених у цьому відношенні модельних таксонів з різних груп: 4 групи ссавців (бурий ведмідь *Ursus arctos* L., землерийки родів *Sorex* spp. та *Crocidura* spp., водяні полівки *Arvicola* spp.), 1 група амфібій (тритони *Triturus* spp.), 1 вид комах [коник *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt)] та чотири групи рослин (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Fagus sylvatica*, *Quercus* spp.).

Висновки, отримані на основі цих та інших філогеографічних даних, можна звести до декількох положень. Підтверджується існування на території Європи трьох основних плейстоценових рефугіумів термофільної або помірно термофільної флори на Іберійському, Апеннінському та Балканському півостровах. Основна колонізація північніших територій Європи відбувалася переважно з Іберійського та/або Балканського рефугіумів. Колонізація з Італії була значно ускладнена через наявність Альпійського бар'єру, котрий перешкоджав вільному розселенню рослин та тварин наприкінці плейстоцену — на початку голоцену. Піренейська гірська система також була перешкодою для розселення видів, але значно меншою, ніж Альпи.

На території Європи можна виділити декілька зон контакту (suture zones) між генетично відмінними популяціями (у тому числі різними гаплотипами), які зустрілися тут у процесі післяльодовикового розселення після ізоляції у різних рефугіумах. У цих зонах відбувається здебільшого гібридизація між генетично відмінними лініями, які виявилися під час виживання в ізованих рефугіумах. На теренах Європи можна умовно виокремити принаймні чотири основні зони контакту:

Альпійська зона контакту розділяє (філо-) генетичні лінії, що збереглися в Італії, та північніші лінії, котрі здебільшого колонізували терени Європи з Іберійського чи Балканського рефугіумів, або ж з менших рефугіумів помірно термofilних рослин;

Середньоевропейська зона контакту розташована приблизно біля кордонів Франції та Німеччини. Фізико-географічними бар'єрами тут є Арденни, Вогези, долини Рейну та деяких інших річок, проте для деяких видів зона контакту проходить і рівнинними територіями. Саме ця обставина зумовлює нечітку локалізацію цієї зони (для різних видів - майже від Піренейів до Центрально-Східної Європи). Середньоевропейська зона є смугою контакту колоністів з піренейського та балканського рефугіумів;

Піренейська зона контакту є «зоною зустрічі» двох міграційних потоків (піренейського та розташованих далі на схід);

Скандинавська зона контакту широтно розташована на території Швеції та Норвегії від Північного до Балтійського морів. Така особливість поширення генетичних ліній у Скандинавії свідчить про те, що деякі види колонізували Фенноскандію у голоцені принаймні з двох напрямків - з півдня або південного заходу та з півночі чи північного сходу. Саме цю модель розселення демонструють такі різні організми, як дуб (*Quercus robur*), бурий ведмідь тощо [43; 44].

Без сумніву, в Європі можна виділити й інші постплейстоценові контактні зони. Вони, очевидно, існують і на території України, але відомостей про них немає з відомих причин - наша територія у філогеографічному плані поки що практично лишається білою плямою у центрі Європи, хоча багата й різноманітна флора судинних рослин нашої країни надає

багато чудових об'єктів та проблем для таких студій. Багато таксономічних, фітогеографічних і палеоботанічних проблем, які стосуються рослин України, може бути успішно вирішено за допомогою методів філогеографії. Найбільш цікавими та перспективними модельними групами можуть бути ендеміки і релікти, диз'юнктивноареальні види, деякі види деревних рослин (наприклад, таксономічно складні видові комплекси *Betula*, добре досліджені у зарубіжній Європі види *Quercus* тощо) та інші таксони, що є вкрай важливими для розуміння складних закономірностей розвитку рослинного покриву України та й усієї Європи. Географічно ці види переважно сконцентровані у Карпатах, Криму, на Волино-Поділі та почасти у деяких осередках на території степової та лісової зон. Саме ці території мають привернути найбільшу увагу та сформувати мережу майбутніх філогеографічних досліджень в Україні.

Висновки

Таким чином, філогеографічні дослідження є потужним інструментом для реконструкції історії формування сучасної біогеографічної мозаїки. Філогеографічні дані стосовно плейстоценової та голоценової історії європейської біоти в основному не суперечать традиційній гляціалістській концепції та реконструкціям подій плейстоцену - голоцену, які були розроблені декількома поколіннями палеоботаніків (зокрема, палеопалінологів), палеонтологів, археологів, палеогеографів, палеокліматологів та представників інших наук. Нагальною потребою нині є розвиток філогеографічних досліджень рослин України у комплексі з подальшими палеоботанічними дослідженнями.

1. Crisci J. V. The voice of historical biogeography II J. Biogeography. -2001. -Vol.28. -P. 157-168.
2. Webb J. T., Bartlein P. J. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses //Annual Review of Ecology and Systematics. -1992. -Vol.23. -P. 141-173.
3. Имбри Д., Имбри К. П. Тайны ледниковых эпох. Полтора века в поисках разгадки / Пер. с англ. - М.: Прогресс, 1988. -264 с.
4. Артюшенко А. Т., Арап Р. Я., Безусько Л. Г. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. -К.: Наук. думка, 1982. -136 с.
5. Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. -М.: Наука, 1989. -183 с.
6. Thuiller W., Lavorel S., Araujo M. B. et al. Climate change threats to plant diversity in Europe II Proc. Natl. Acad. Sci. USA. -2005. -Vol. 102. -P. 8245-8250.
7. Avise J. C, Arnold J., Ball R. M. et al. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between populations genetics and systematics II Annual Review of Ecology and Systematics. -1987. -Vol.3. -P. 457-498.
8. Avise J. C Phylogeography. - Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 2000. -viii + 447 pp.
9. Heй M., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика/ Пер. с англ. -К.:КВШ, 2004. -418 с.
10. Alvarez J., Wendel J. F. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference II Mol. Phylog. Evol. -2003. -Vol. 29. -P. 417-434.
11. Crawford D. J. Plant macromolecular systematics in the past 50 years: one view II Taxon. -2000. -Vol.49. -P. 479-501.
12. Cruzan M. B. Genetic markers in plant evolutionary ecology II Ecology. -1998. -Vol.79. -P. 400-412.
13. Lucchini V. AFLP: a useful tool for biodiversity conservation and management II Comptes Rendus Biologies. -2003. -Vol. 326. -P. S43-S48.
14. Morin P. A., Luikart C, Wayne R. K., SNP Workshop Group. SNPs in ecology, evolution, and conservation II Trends in Ecology and Evolution. -2004. -Vol. 19. -P. 208-216.
15. Mueller U. G., Wolfenbarger L. L. AFLP genotyping and fingerprinting II Trends in Ecology and Evolution. -1999. -Vol. 14. -P. 389-394.
16. Sunnucks P. Efficient genetic markers for population biology II Trends in Ecology and Evolution. -2000. -Vol. 15. -P. 199-203.

17. Schaal B. A., Hayworth D. A., Olsen K. M. et al. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects II Molecular Ecology. -1998. -Vol.7. -P. 465-474.
18. Vicente M. C de, Fulton T. Using molecular marker technology in studies on plant genetic diversity. - IPGRI, Rome, Italy and Institute for Genetic Diversity, Ithaca, New York, USA, 2003. (CD-ROM).
19. Whelan S., Lid P., Goldman N. Molecular phylogenetics: state-of-the-art methods for looking into the past II Trends in Genetics. -2001. -Vol. 17. -P. 262-272.
20. Doyle J. J., Gaut B. S. Evolution of genes and taxa: a primer II Plant Moï. Biol. -2000. -Vol.42. -P. 1-23.
21. Paabo S., Poinar H., Serre D. et al. Genetic analysis from ancient DNA//Annual Review of Genetics. -2004. -Vol.38. -P. 645-679.
22. Arbogast B. S., Kenagy G. J. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography II J. Biogeography. -2001. -Vol.28. -P. 819-825.
23. Bermingham E., Moritz C. Comparative phylogeography: concepts and applications II Molecular Ecology. - 1998. - Vol. 7. - P. 367-369.
24. Hewitt G. M. Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time II Molecular Ecology. -2001. - Vol. 10. - P. 537-549.
25. Hewitt G. M. The structure of biodiversity - insights from molecular phylogeography II Frontiers in Zoology. -2004. -Vol. 1: 4 (16 pp.). -<http://www.frontiersinzoology.com/content/1/1/4>.
26. Riddle B. R. The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biotas II Trends in Ecology and Evolution. -1996. -Vol. 11. -P. 207-211.
27. Moritz C. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it II Syst. Biol. - 2002. - Vol. 51. - P. 238-254.
28. Moritz C., Faith D. P. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation II Molecular Ecology. -1998. -Vol.7. -P. 419-429.
29. Grivet D., Petit R. J. Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: Evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization II Conservation Genetics. -2003. - Vol.4. - P. 47-56.
30. Newton A. C., Allmitt T. R., Gillies A. C. M. et al. Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species //Trends in Ecology and Evolution. - 1999. - Vol. 14. - P. 140-145.
31. Brewer S., Cheddadi R., Beaulieu J. L. de et al. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period II Forest Ecology and Management. - 2002. - Vol. 156. -P. 27-48.
32. Demesure B., Comps B., Petit R. J. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe //Evolution. -1996. -Vol.50. -P. 2115-2120.
33. Denk T., Grimm G., Stogerer K. et al. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record II Plant Syst. Evol. -2002. -Vol. 232. -P. 213-236.
34. Dumolin-Lapegue S., Demesure B., Fineschi S. et al. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent II Genetics. -1997. -Vol. 146. -P. 1475-1487.
35. King R. A., Ferris C. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. II Molecular Ecology. - 1998. - Vol.7. -P. 1151-1161.
36. Krebs P., Conedera M., Pradella M. et al. Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynological approach II Veget. Hist. Archaeobot. - 2004. - Vol. 13. -P. 145-160.
37. Lascoux M., Palme A. E., Cheddadi R., Latta R. G. Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs II Philos. Trans. Royal Soc., Biol. Sci. - 2004. - Vol. 359(1442). -P. 197-207.
38. Palme A. E. Evolutionary history and chloroplast DNA variation in three plant genera: *Betula*, *Corylus* and *Salix*. The impact of post-glacial colonisation and hybridisation //Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the Faculty of Science and Technology 795. - Uppsala, 2003. - 59 p.
39. Palme A. E., Su Q., Rautenberg A. et al. Postglacial «colonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula* II Molecular Ecology. -2003. -Vol. 12. -P. 201-212.
40. Palme A. E., Vendramin G. G. Chloroplast DNA variation, postglacial «colonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana* II Molecular Ecology. -2002. -Vol. 11. -P. 1769-1779.
41. Petit R. J., Brewer S., Bordacs S. et al. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence II Forest Ecology and Management. -2002. -Vol. 156. -P. 49-74.
42. Petit R. J., Csakl U. M., Bordacs S. et al. Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations II Forest Ecology and Management. - 2002. - Vol. 156. -P. 5-26.
43. Taberlet P. Biodiversity at the intraspecific level: The comparative phylogeographic approach II J. Biotechnology. - 1998. - Vol.64. -P. 91-100.
44. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cosson J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe II Molecular Ecology. - 1998. - Vol. 7. -P. 453-464.
45. Comes H. P., Kadereit J. W. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution II Trends in Plant Science. -1998. -Vol.3. -P. 432-438.
46. 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.
47. Petit R. J., Aguinalde I., Beaulieu J.-L. de et al. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity II Science. -2003. -Vol.300. -P. 1563-1565.
48. Widmer A., Lexer Ch. Glacial refugia: sanctuaries for allelic richness, but not for gene diversity II Trends in Ecology and Evolution. -2001. -Vol. 16. -P. 267-269.

S. Mosyakin, L. Bezusko, A. Mosyakin

PHYLOGEOGRAPHY AND MAJOR PATTERNS OF DISTRIBUTION AND DISPERSAL OF EUROPEAN PLANTS IN THE LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE

Phylogeography is a booming modern field of research combining the methods and approaches of molecular phylogenetics, biogeography, population ecology, paleobiology, taxonomy, and other biological and Earth sciences. The article provides an analysis and generalization of phylogeographical data on some vascular plants of Europe (mainly trees and shrubs). Problems and prospects of using modern data of phylogeography for paleobotanical and paleogeographical reconstructions of the Quaternary are discussed.

The role of phylogeography in solving important issues of historical phytogeography (in particular, the problem of relicts and glacial refugia) is considered. The diverse vascular flora of Ukraine contains many relict, endemic and otherwise interesting taxa (concentrated mainly in the Carpathians, Crimea, the Volhynian and Podolian area, and some other areas), which are promising for applying phylogeographical methods. The phylogeographical approach, in combination with traditional paleobotanical and ecological methods, provides a reliable base for reconstructing the history of formation of the European biota.