

УДК 581.527.2:581.9(235.21)

**В. И. Авдеев****Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Эпохи палеогена**

В статье освещаются процессы формирования флоры степей, происходившие в эпохи палеогена (палеоцен, эоцен и олигоцен).

**Ключевые слова:** палеоген, климат, древние таксоны степей.

В третичном периоде изменения в ландшафтной обстановке связаны с продолжавшимся с конца мелового периода увлажнением климата, а больше — со снижением среднегодовой температуры воздуха. Однако похолодание было цикличным. Если в меловом периоде эта температура составляла  $+18...+21^{\circ}\text{C}$ , то в палеоцене снизилась на  $2-3^{\circ}$ , но в эоцене восстановилась (даже оказалась выше прежней), а во второй половине олигоцена упала до  $+15...+18^{\circ}\text{C}$  и продолжала снижаться [1]. Это привело к тому, что в середине эоцена (50 млн. лет назад) аридный пояс климата покинул зону современных степей Северной Евразии. Но эти степи во второй половине эоцена пересекала граница раздела флор Тургайской умеренной области и Полтавской области с субтропическим и местами тропическим климатом [2, 3]. Смешанные тургайские леса достигли в степях своих южных пределов от восточной окраины Западной Сибири и до Забайкалья и Приамурья (от  $45$  до  $55^{\circ}$  с.ш.). При этом вся территория Западной Сибири с конца мелового периода — начала палеоцена была затоплена водами Западносибирского моря, которое в первой половине эоцена через широкий Тургайский пролив соединялось на юге с Тетисом. Подавляющая же часть территории современных степей от Восточной Европы, Кавказа, Средней Азии и Казахстана и много южнее, на востоке — до Монголии, северо-востока Китая приходилась в эоцене на Полтавскую область.

При последующем похолодании в конце олигоцена (а в его начале почти полностью исчезли Тургайский пролив и Западносибирское море) тургайские леса, расселившись на юг Евразии — от Дальнего Востока, через Южную Сибирь, Казахстан, включая Центральную Европу, — почти заняли современную степную зону Евразии. Однако районы Центральной Азии (Джунгария, Монголия и др.), покрытые с самого начала мелового периода флорой субтропических саванн, продолжали пребывать в аридном климате этого усыхающего региона.

Зачатки образования древних степей нужно относить к началу третичного периода. В первой половине эоцена (53...45 млн. лет назад) началось сильное повышение температуры, отчего зона теплолюбивой растительности на востоке Евразии проникла местами до  $55-60^{\circ}$  с.ш., в том числе на основную часть Европы, кроме её крайнего северо-востока [3]. По другим данным, эта зона в ряде мест сместилась вплоть до  $65-70^{\circ}$  с.ш. Так, известно, что сухой субтропический климат установился даже на Чукотке, аридная и семиаридная зона охватывала территорию от Малой и до Средней Азии, Казахстан, южную часть Сибири, всю Центральную Азию и юг Азии, кроме Индокитая [1]. Среди разнообразной теплолюбивой флоры по всему периметру этой засушливой зоны произрастали холодостойкие виды пальмы (рода *Sabal*, *Trachycarpus* и др.) и целый ряд других субтропических, местами даже тропических растений, общих для всей территории Евразии — от Восточной Азии и до Европы [3, 4 и др.].

© Авдеев В. И., 2015

В Евразии палеосвидетельства степных ландшафтов были отмечены на востоке. На северо-востоке современного Казахстана, на восточном побережье Тургайского пролива (Чаганское море) во второй половине эоцена (40–45 млн. лет назад) среди аридных редколесий типа саванн из джужгуна (*Calligonum L.*), эфедры, саксаула и других видов росли представители бобовых. Поблизости были ксерофитные леса из падуба (*Ilex L.*), каштанодуба (*Castanopsis Spach*), дуба, миррики, мирта и др., сохраняющиеся ещё с палеоцена по всей Средней Азии и далеко за её пределами [2–7]. Из других родов в более влажных условиях на севере Казахстана (Мугоджары, Приуралье и др.) произрастал большой набор таксонов — болотный кипарис, берёза, аралия, калина, инжир, шелковица, каштан, лавр, пальма и др. По берегам же водоёмов из злаков были распространены тростник (*Phragmites Adans.*), арундо (*Arundo L.*), они известны с конца мелового периода, а также лотос (*Nelumbo Adans.*). Ещё севернее и восточнее флора была больше умеренного (тургайского) типа: орех, клёны, тополь, сосна, много полыней, видов розанных, но примешивались к ним мирт, саговники, вельвичия, развивались субтропические и макротермные степи. Тогда же (45 млн. лет назад) на западе Средней Азии в хорошо изученной флоре Бадхыза среди различных по экологии видов (мирт, с одной стороны, орех — с другой) были отмечены рода цезальпиниевых (*Cassia L.*), бобовых и арундо. Среди групп растительности, появившихся в палеоцене Средней Азии (в том числе на Памире), выделялись субтропические пойменные леса из прутняка (*Vitex L.*), платана, зизифуса и ряда др. [6]. Тогда же появились и травянистые рода злаков из древних триб бородачёвниковых (сахарный тростник, шерстоцвет, императа, золотобородник), тростниковых (тростник, арундо), дантониевых (слабоостник, двулопастник), овсовых (вейник), просовых (остянка, щетинник), свиноевых (свиной, полевичка), триостренницевых (селин) и т.д.

В соседнем Памире (юго-восток Средней Азии) в конце эоцена — начале олигоцена (около 40 млн. лет назад) в условиях влажного климата росли падуб, сосна, гинкго, пальма, дуб, пекан, клён, ива, эфедра, кедр и мн. др., а вместе с ними и многие рода травянистых и полукустарниковых растений — полынь, осока, виды гвоздичных, гречишных, лютиковых, мареновых, маревых и др. [7–9]. На Памире травянистые виды принадлежали к саваннам, а позднее там же возникли древние субтропические степи [10], восточнее, в Афгано-Таджикской депрессии, в конце эоцена произрастала сходная флора. В первой половине палеогена в Приангарье (юг Средней Сибири) росли, по мнению некоторых авторов [11], те же самые ксерофитные леса островного (паркового) типа с участием видов полыни, нитрарии. Но это были ещё не компоненты типичной степи, как это полагают. Более того, в первой половине палеогена (до 45 млн. лет назад, середины эоцена) на территорию Приангарья уже не приходился ксерофитный пояс; флора региона была переходного, смешанного, мезофитного типа. Тем более что нельзя считать островные ксерофитные леса и растущие среди них травянистые виды Приангарья реликтами флоры ОДС, к которой они не имели отношения. Травянистые растения отражали возникшие в ту пору из-за иссушения климата лишь отдельные участки древней степи, а злаки тростник, арундо — участки очень древних тугаев, пойменной флоры [6]. Даже в более влажных условиях Северного Тянь-Шаня с эоцена (50–55 млн. лет назад) росли именно смешанные леса из бука, ореха, ели, сумаха, мирта и др., однако степей в современном понимании ещё не было. И только лишь 35–40 млн. лет назад в начале олигоцена с притоком числа осадков, заметным снижением температуры воздуха (но климат оставался теплоумеренным) в этих лесах стали появляться травы, а нынешние степи формировались гораздо позднее.

Из травянистых растений в конце олигоцена в указанных выше районах Казахстана впервые отмечен мятлик, известные повсюду полыни, осоки, по рекам — водяной орех

(*Trapa L.*). Кроме названных злаков, здесь же с начала олигоцена росли травянистые и кустарниковые рода из семейств сельдерейных, маковых, бобовых, розанных, лилейных, маревых и ряд др. [2, 7, 9]. На северо-западе Казахстана и в Приаралье во второй половине олигоцена — начале миоцена (25–30 млн. лет назад) произрастали те же злаки, лотос, водяной орех, с широким набором распространённых родов (виноград, крушина, клён, берёза, комптония, лавр, метасеквойя, туя, орех, липа и др.); они формировались здесь после исчезновения в начале олигоцена Тургайского пролива [9]. Б. А. Быков [7] считал, что в это же время (видимо, в начале олигоцена) в Центральной Азии и возникли первые кустарниковые степи. Судя по данным Г. А. Пешковой [11], в Приангарье настоящие степи стали появляться лишь к концу олигоцена — началу миоцена, но только не в палеоцене. Из данных П. А. Гоголевой можно заключить, что в Якутии (Восточная Сибирь) тогда же стали формироваться те же степи, имея самые прямые родственные связи со степями байкальского региона, Монголии и Северной Америки [11]. В Китае (провинции Шэньси, Шаньси и др.) в палеоцене, эоцене, олигоцене ещё не было широко известных сейчас на востоке Центральной Азии горных степей (см. [12]).

Менее ясная информация имеется относительно степей Европы. Если в эоцене в восточной части Евразии резко усилилась аридизация климата, так что в Казахстане появились не только нитрария, маревые, бобовые, эфедра, но и даже типично пустынные растения (гнетум, вельвичия), то в Восточной Европе и западнее этих растений было мало [2]. Благодаря Тетису климат в Европе был теплее и мягче, здесь преобладали субтропические и даже тропические лесные виды. Такая флора, близкая по родам к Азии, в Европе сохранялась до конца олигоцена. Однако предполагали, что в Европе с палеоцена — эоцена росли рода гвоздичных, маревых, капустных, лилейных и др., а флора с палудом, миртом, зизуфусом, фисташкой, дубом и травянистыми родами из сельдерейных, бобовых, розанных и пр. сложилась на востоке Европы в середине миоцена, на западе Европы — уже позднее, в плиоцене [2]. Е. В. Вульф для палеогена (видимо, это олигоцен, 35–40 млн. лет назад) южной части Европы приводит следующие данные: на Пиренейском полуострове росли терескен (*Eurotia ceratoides*), кохия (*Kochia prostrata*) — это рода довольно древние, а на песках, солончаках, скалах — виды смолёвки (*Silene L.*), тонконога (*Koeleria Pers.*). В Пиренеях в эоцене — олигоцене от прибрежных солончаков до ещё низких гор обитали бобовые (*Astragalus L.*, *Genista L.*), а из цезальпиниевых отмечен род *Cassia*, также были виды фиалки, тимьяна, полыни [5].

Из этих данных и ранее опубликованных сведений [12] можно сделать следующие выводы.

Древнейшими были ландшафты тугаев, местами возникших прастепей, пралесостепей и саванн, которые охватили пространство в Евразии от южной и средней части Европы до севера Восточной Азии и на соседних территориях Африки. Район их генезиса можно назвать Афро-Западноевразийским центром (АЗЕЦ). Как отмечалось [12], виды редколесных саванн из Африки расселились в Южную Америку, а более молодые виды прастеппей, пралесостепей позже попали и в Северную Америку. За пределами Евразии саванны достигли в третичном периоде континентов в Тихом океане, вплоть до Австралии и даже южнее. Итак, субтропические степи были древнейшими степями в Евразии [12], в составе ксерофитных редколесий они появились на её западе (в том числе в Европе, от Малой до Средней Азии) и на севере Африки сравнительно давно, но не позднее конца мелового периода. Современные степные виды, преемственно развившиеся на основе этих древних ландшафтов, возникли на востоке Евразии на территории выделяемого нами Центральноазиатского центра (ЦАЦ) мелового возраста, стали распространяться на запад Евразии, до Закавказья, Центральной и Южной Европы. Именно движение с

востока на запад флоры северных степей и описано в литературе целым рядом известных авторов [5, 7 и др.]. Это движение было связано с угасанием древнейших степных ландшафтов в Европе на фоне сильной трансгрессии Тетиса в палеоцене, затем увлажнения климата, массового расселения мезофитных лесов в олигоцене. В это же время в сухопутной Центральной Азии (ЦАЦ) за счёт стабильно сохраняющейся аридизации и иссушения климата начали формироваться уже северные степи, источником флоры которых являлись травянистые виды, мигрировавшие с севера из зоны пребореальных лесов и из пограничных суббореальных частей Области Древнего Средиземноморья (ОДС).

Таким образом, в олигоцене Евразии ксерофитный центр древнейшей флоры (ЦАЦ) хорошо сохранился в Центральной Азии, хотя и генетически он был лишь вторичным по отношению к АЗЕЦ. Помимо степных видов здесь с палеоцена — эоцена произрастали виды комптонии, сосны, вяза, тополя, караганы [5 и др.]. Используя терминологию М. Г. Попова [13], степи олигоцена образовали здесь Дауро-Монгольский первичный степной центр (ПСЦ), влияние которого распространилось позднее далеко за его пределы [14]. М. Г. Попов полагал, что этот ПСЦ и ОДС из злаков связывает по генезису вид серобородник сибирский (*Spodiopogon sibiricus*). Но из трибы бородачѳвниковых в Центральной Азии растут и виды шерстоцвета, императы, бородача, ряда других, причём первый — явно древний, обитающий в Евразии, Африке, Америке. В палеогене помимо злаков в состав этого ПСЦ входил большой набор таксонов двудольных растений [7, 14].

На территории Северной Америки, преимущественно на её юго-западе (Калифорния, Сонора и др.) и в соседних районах Мексики, с середины эоцена также формировалась засушливая Мадро-третичная область в виде скребов, чаппаралей и др. Эта флора возникла как на основе местных видов всего американского континента, так и за счёт тесных связей его с ОДС и отчасти с Бореальной флорой Евразии [4], которые развивались с мелового периода (злаки, цезальпиниевые, бобовые и т.д.). Связи ОДС и вообще флоры востока Евразии с Новой Зеландией, Австралией могли возникнуть к концу олигоцена — началу миоцена в связи с их дрейфом со стороны Антарктиды; только тогда эти два гондванских континента могли заполучить ксерофитную флору Евразии. О том, что эти гондванские континенты лишь недавно появились вблизи Евразии, говорит почти полное отсутствие на них видов древнейших злаков. Так, из космополитов известен тростник (*Phragmites*), обитатель тугаев, из заносных видов в Австралии — щетинник сизый (*Setaria glauca*). Из родов Африки, юга Евразии, юго-востока Северной Америки, Кубы встречается в Австралии древний род золотобородник (местообитание — пески, лесная зона). Из родов, известных также и в Центральной Азии на сухих местообитаниях, в степях, можно назвать древнейшие рода хлорис (например, *Chloris virgata*) и свинойрой [*Cynodon dactylon*, но он — сорняк], ареал которых доходит до Австралии. Ранее [12] были названы древнейшие рода цезальпиниевых, мимозовых и бобовых, довольно широко расселённые на различных континентах Земли, включая засушливые районы Австралии.

Обобщая различные палеосведения, молекулярные данные, рассмотрим историю развития основных родов древней степи начиная с эпох палеогена. В качестве первого ориентира на возраст видов северной степи остановимся на мятлике (*Poa L.*). Его палеонаходки в конце олигоцена Казахстана приходятся на северные районы (Тургай, север Приаралья), где мятлик произрастал в зоне богатых смешанных хвойно-лиственных лесов субтропического типа (рода гинкго, сосна, ель, пихта, лавр, орех, берёза и т.д.). Наличие же влаголюбивых растений (арундо, тростник, ивы и др.) говорит о том, что вблизи были влажные речные или приморские места — остатки Тетиса (Сарматское море). Этот район приходился на самую южную, окраинную часть тургайских лесов [3], которую Б. А. Быков [7] называл пребореальной лесной зоной. Иначе говоря, эта очень древняя

палеонаходка видов мятлика должна относиться лишь к луговым (лесостепным) мятликам. Это проясняет возникшую проблему, поскольку по белковым маркерам (БМ) изученный нами мятлик луговой (*Poa pratensis ssp. pratensis*), имеющий сейчас огромный ареал в лесостепях, степях Евразии, достигающий до Северной Америки, является эволюционно очень молодым видом. На такой молодой возраст указывают его исключительно полиплоидный кариотип, полное отсутствие высокомолекулярных фракций проламинов и в то же время наличие их низкомолекулярной БП-фракции [15]. Следовательно, к наиболее древним мятликам могут относиться диплоидные виды, произрастающие на лугах, имеющие более-менее крупные ареалы. Ими являются мятлики сибирский, расставленный, также и мятлик обыкновенный — *Poa trivialis L. s.l.* [16]. Зная, что древний ареал мятлика приходится на центр Евразии, возраст названной выше палеонаходки мятлика определяют в 25–28 млн. лет, а в Северную Америку вид *Poa pratensis* мог попасть через Берингский флористический мост. Но Б. А. Быков [7] считал род *Poa* ещё более древним, по меньшей мере верхнеэоценовым (около 40 млн. лет). Правда, этот возраст он связывал с гондванским генезисом мятлика, как и ряда других родов. В этой работе Б. А. Быков относил *Poa pratensis* к луговым видам северных елово-пихтовых лесов. В то же время он считал *Poa* и таксоном субтропической зоны, даже саванн, т.е. засушливых мест. Из этого можно заключить, что в роде *Poa* древними были и ксерофитные степные виды, развившиеся на контакте лесов и саванн в олигоцене. К ним Б. А. Быков [7] причислял и мятлик степной [*Poa vesicolor ssp. stepposa (Kryl.) Tzvel.*], ряд других видов (см. [16]).

Род овсяница (*Festuca L.*) относят к тем же древним злакам, что и мятлик. По БМ изученные подвиды типчака — овсяницы бороздчатая, ложноовечья [16] — содержат полнейший набор высокомолекулярных проламинов, но у них и значителен состав БП-зоны, что является результатом гибридизации овсяниц с родом плевел — *Lolium L.* Таким образом, «чистые» виды овсяницы по БМ, имея древнюю  $\omega$ -зону, старше, чем род мятлик [15]. Генезис овсяницы относят только к лесостепной зоне [7]. Но высокая экологическая адаптация типчака показывает, что он и ему подобные древние степные виды возникли на самом деле в более южной, переходной к суббореальной зоне части флоры [17]. Овсяница чаще представлена в восточных степях (Алтайско-Монгольская область Б. А. Быкова [7]). Очаг зарождения овсяницы нужно искать на северо-востоке Казахстана, где в самом конце эоцена — начале олигоцена (35–40 млн. лет назад) близко совмещались лесной и аридный пояса Евразии.

Конечно, в те времена росли не только мятликовые. Одними из древних злаков стали рода из трибы пшеницевых, также имеющие полный набор высокомолекулярных фракций проламинов. Более древними являются рожь, ячмень, пшеница, эгилопс, мортук, сравнительно древними — житняк, затем пырей (см. [18]). Житняк, пырей — корневищные злаки, тяготеющие к лугам, лесным полянам, однако освоившие и влажные места в степях. Диплоидные виды пшеницы (беотическая, Урарту) — таксоны суббореальной зоны ОДС, они возникли на западе субтропической Евразии не позднее конца эоцена, 38–40 млн. лет назад. Именно они на западе (в Европе), затем только более молодой эгилопс на востоке ОДС стали составной, значительной частью древних ксерофитных степей Евразии. Где-то в конце олигоцена ареал пшеницы резко сократился в Западной Азии (ОДС). Практически одновременно с пшеницами в пребореальной зоне возникли рода житняк и пырей. Однако житняк, имея особенный геном, сформировался на западной окраине (т.е. в пребореальной зоне) лесной Центральной Азии (Джунгария, север Монголии); отсюда житняк имел возможность расселиться в неогене до Австралии, Новой Зеландии, а также и намного западнее — до Западной и Южной Европы, Северной Африки. Пырей как род формировался в пребореальных лесах востока Европы или же на

стыке Европы и Азии (например, в Приуралье). Здесь и западнее в эоцене зона контакта лесного и аридного поясов была особенно широкой [3], что создавало условия для обитания разных по экологии родов. Ареал пырея огромный, однако в основном приходится на Евразию, а в Северной Америке он считается заносным. Его виды — пырей удлиненный, ситниковый и ряд др. [16] — в диплоидном состоянии при миграции из пребореальных лесов в пределы ОДС в конце олигоцена заполучили гены эгилопса и гены пшениц, сокращающих свой ареал. Что касается пырея дернистого, то он возник преимущественно путём гибридизации эгилопсов и пшеницы уже на территории ОДС в олигоцене; этот вид не выявляет молекулярных связей с изученными видами пырея (см. [18]).

Структуру генома ячменя считают древнейшей в трибе пшеницевых. Изученный мортук пшеничный по БМ весьма сходен с ячменём Невского; они имеют древний компонент  $\omega_8$ , которого нет у диплоидных пшениц Урарту и беотической [15]. Все эти данные позволяют считать, что род-терофит мортук, как и род ячмень, — это одни из древних верхнеэоценовых (38–40 млн. лет) обитателей суббореальной зоны ОДС. Они возникли в субтропических степях Европы, но более древний ячмень расселился через Североатлантическую сушу в Северную Америку [17], а мортук — лишь на соседний север Африки и восток Евразии. Род рожь по организации генома близка к пшенице, однако содержит компонент  $\omega_8$  и ряд других особенностей. Так, у неё вовсе отсутствуют  $\alpha$ -проламины, а в высокомолекулярной зоне БМ есть группа компонентов  $\omega_{234}$ , которая контролируется геномным локусом короткого плеча первой хромосомы. При этом вид-терофит рожь дикая (*Secale sylvestre Host*), имея среди БМ лишь только  $\omega$ -зону, может считаться древнейшим видом ржи [17], возникшим в конце эоцена в пребореальной зоне Европы. Ареал видов ржи приходится на Евразию, но имеет реликтовый характер.

Древней считается и триба костровых [16]. В самом деле, изученные виды костра, неравноцветника имеют большой набор  $\omega$ -полипептидов, у них нет БП-зоны [19]. Так, костёр растопыренный занимает в Евразии ареал от Южной и Восточной Европы, Малой и Передней Азии, через Кавказ, юг Сибири, север Средней Азии до Джунгарии, Гималаев и Дальнего Востока. Это довольно монотипный по БМ, диплоидный вид мог возникнуть в юго-восточной Европе в начале олигоцена в суббореальных степях ОДС. Род мортук доходит до севера и юга Африки. Ту же историю имеет и неравноцветник кровельный, но его ареал поменьше, произрастает он до Китая. Поскольку его нет в Монголии и он заносной на Дальнем Востоке, центр генезиса рода *Anisantha C. Koch* приходился изначально на территорию юга Средней Азии. Б. А. Быков [7] виды неравноцветник кровельный, а также неравноцветник шелковистый [*Anisantha sericea (Drob.) Nevski*] считал древними элементами ксерофитных лесов, даже саванн Средней Азии. Таким образом, хотя эти два вида неравноцветника являются терофитами, они на территории Евразии произрастают уже не менее 35 млн. лет.

Ранее [17] говорилось, что ковыль (*Stipa L.*) — это средневозрастный род, возникший в конце олигоцена. Но он содержит виды разного возраста, при этом ковыль Лессинга, известный в степях, по доле азота и серы в семенах можно считать скорее средневозрастным, но не столь молодым видом. Полученные спектры ковыля Лессинга [18] показывают, что у него нет БП-зоны, бедные  $\alpha\beta$ -зоны, но есть (как у диплоидной пшеницы) компоненты  $\omega_{246}$ . Такой спектр, конечно, нужно считать действительно средневозрастным, ибо в нём примерно равное соотношение древних и молодых компонентов. Рода ковылевых имеют мелкие хромосомы, их геном чаще анеуплоидный, т.е. он вторичный, что не позволяет считать этот род очень древним. Сам он возник в Центральной Азии между суббореальной зоной ОДС и зоной пребореальных лесов около 30 млн. лет назад [17].

Молодые виды рода *Stipa* (ковыли сарептский, бородатый и ряд др.) сформировались несколько позже, в миоцене и плиоцене.

Об ареалах и БМ ряда видов овсовых сказано ранее [17]. У всех у них совсем нет  $\omega$ -зоны, однако резко выражена БП-зона. Кроме этой зоны, у видов тонконог Люэрсена, полевица гигантская есть  $\alpha\beta\gamma$ -зоны, у райграса высокого — только  $\alpha\beta$ -зоны, у цингерии Биберштейна и щучки дернистой —  $\alpha$ -зона. В эволюционном плане такие виды являются молодыми. По нашим данным, тонконоги гребенчатый и жёстколистный не имеют БП и  $\omega$ -зоны, т.е. являются более древними [18]. Однако тип ареала у этих видов различный. Так, тонконог жёстколистный растёт на меловых почвах от низовий Дона, Волги до Урала, юга Западной Сибири, заходит в Среднюю Азию. Тонконог же гребенчатый расселён от Африки, через север Евразии до Южной Америки, произрастая в разных экологических условиях. Но возможно, что в Африке и Америке этот вид заносной. В Евразии ареал его и райграса высокого является также довольно крупным. У полевицы гигантской ареал значительный, экологические предпочтения её весьма различные, тонконог Люэрсена растёт только на Кавказе. Щучка дернистая — вид с крупным, но северным ареалом от Европы до Восточной Азии и Северной Америки. Цингерия Биберштейна встречается на чрезвычайно малой территории, от низовий Дона, Волги и до Крыма, она — эндем [16], но это явно молодой вид-анеуплоид [17]. Хромосомы у всех родов самые крупные ( $x = 7$ ), у щучки отмечен и анеуполиплоидный геном ( $x = 13$ ), у цингерии только  $x = 2$  [16].

Вполне возможно, что в палеогене на юге Евразии росли и виды бамбука, известные с мелового периода и растущие сейчас в её северных районах — в Восточной Азии и на Дальнем Востоке. Все эти высокорослые растения, а также ряд других родов (императа, эриантус, бородач и т.д.) составляли тогда древнюю саванную растительность [10], которая занимала значительную часть ОДС. Но В. А. Николаев считает, что на востоке Евразии (Западная Сибирь, Центральный Казахстан) субтропические степи и саванны существовали вплоть до начала неогена [11]. Однако в конце олигоцена все эти регионы были заняты тургайскими лесами. По данным В. С. Корниловой [2], в Казахстане в середине олигоцена господствовали мезофитные леса, а парковые леса из ксерофитных теплолюбивых растений (фисташка, мирт, зизифус, миндаль, сосна и мн. др.) с обилием видов трав из бобовых, розанных, зонтичных и др. занимали лишь отдельные участки. Возникали варианты смешанных лесов, по основному типу близкие к современным лесам Дальнего Востока, Восточной Азии. До самого конца олигоцена эти леса в Казахстане сохранялись, однако началось формирование кустарниковой степи. Это было связано с тем, что постепенно началась аридизация климата, но климат стал и холоднее, так что в Казахстане с юга стала расселяться ксерофитная флора субтропических степей ОДС, но только не флора саванн. Такие же смешанные леса возникли в это же время на Урале, однако позднее — в Европе [2, 3]. Заметим, что под саваннами ныне понимают редколесные (и даже безлесные) высокотравные экосистемы сезонного развития или же с постоянно развитым высокорослым (не менее 80 см высотой) травянистым ярусом [20]. В олигоцене, а тем более позднее саванн в чистом виде на севере Евразии не могло быть. Их заменили экосистемы, по составу средние между саваннами и субтропической степью, или же тогда были развиты только обширные субтропические степи.

#### Список использованной литературы

1. Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли. М. : Мысль, 1984. 206 с.
2. Корнилова В. С. Очерк истории флоры и растительности Казахстана // Растительный покров Казахстана. Алма-Ата : Наука, 1966. С. 37–190.

3. Вахрамеев В. А., Мейен С. В. Флоры и климаты Евразии в геологическом прошлом // Природа. 1970. № 11. С. 32–41.
4. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. : Наука, 1970. 147 с.
5. Вульф Е. В. Историческая география растений. М. ; Л. : АН СССР, 1944. 648 с.
6. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 256 с.
7. Быков Б. А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата : АН КазССР, 1979. 108 с.
8. Васильев В. А. Кайнозой Памира (континентальные отложения). Душанбе : Дониш, 1966. 221 с.
9. Выходцев И. В. Являются ли плодовые леса Южной Киргизии реликтами от третичного времени? // Материалы совещания по развитию ореховодства. Фрунзе : Кыргызстан, 1970. С. 38–42.
10. Авдеев В. И. Проблемы происхождения южных горных степей (на примере Памира) // Состояние, перспективы экономико-технологического развития и экологически безопасного производства в АПК : материалы междунар. науч.-практ. конф. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2010. Ч. 1. С. 434–441.
11. Степи Северной Евразии : материалы IV междунар. симпозиума / под ред. чл.-кор. РАН А. А. Чибилёва. Оренбург : УрО РАН, 2006. 488 с.
12. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Меловой период [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 4 (12). С. 1–6. URL: [http://vestospu.ru/archive/2014/articles/1\\_12\\_2014.pdf](http://vestospu.ru/archive/2014/articles/1_12_2014.pdf)
13. Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика: избранные труды. Киев : Наукова думка, 1983. Ч. 1. 280 с.
14. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Геофлорогенетические аспекты // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 1. С. 252–256.
15. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Белковые маркёры ряда дикорастущих злаков Оренбуржья и проблемы биосистематики [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 1 (9). С. 7–11. URL: [http://vestospu.ru/archive/2014/articles/2\\_9\\_2014.pdf](http://vestospu.ru/archive/2014/articles/2_9_2014.pdf)
16. Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
17. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poa-seae* // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2009. № 2. С. 59–65.
18. Авдеев В. И. Молекулярно-биологические аспекты ареаловедения видов злаков подтрибы пшеницевых [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 2 (6). С. 1–8. URL: [http://vestospu.ru/archive/2013/articles/avdeev\\_2013\\_2.pdf](http://vestospu.ru/archive/2013/articles/avdeev_2013_2.pdf)
19. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Новые данные по белковым маркёрам дикорастущих видов злаков Крыма и Приуралья [Электронный ресурс] // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 3 (11). С. 9–14. URL: [http://vestospu.ru/archive/2014/articles/2\\_11\\_2014.pdf](http://vestospu.ru/archive/2014/articles/2_11_2014.pdf)
20. Леме Ж. Основы биогеографии. М. : Прогресс, 1976. 312 с.

Поступила в редакцию 19.01.2015 г.

**Авдеев Владимир Иванович**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
 Оренбургский государственный аграрный университет  
 460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18  
 E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)



UDC 581.527.2:581.9(235.21)

**V. I. Avdeev**

**Gradual formation of steppe landscapes in Eurasia. The Paleogene epochs**

The paper dwells on the formation processes of the steppe flora during the Paleogene epochs (the Paleocene, the Eocene and the Oligocene)

**Key words:** The Paleogene, climate, ancient steppe taxons.

*Avdeev Vladimir Ivanovich*, Doctor of Agricultural Sciences, Professor  
Orenburg State Agrarian University  
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18  
E-mail: [avdeev\\_vl\\_iv@mail.ru](mailto:avdeev_vl_iv@mail.ru)