

Турубанова Светлана Афанасьевна

**Экологический сценарий истории формирования живого
покрова Европейской России и сопредельных
территорий на основе реконструкции ареалов ключевых
видов животных и растений**

Специальность 03.00.16 - Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва, 2002

Работа выполнена в Пушчинском государственном университете

Научные руководители: д.б.н., профессор Смирнова О.В.

к.б.н. Калякин В.Н.

Официальные оппоненты: д.б.н., профессор Абатуров Б.Д.

д.б.н., профессор Соловьев В.А.

Ведущая организация: Институт биологии Карельского научного центра РАН

Защита состоится “ 5 “ июня 2002 года в _____ часов на заседании диссертационного совета Д.004.007.01 в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу 167982 г. Сыктывкар ул. Коммунистическая д. 28.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра УрО РАН по адресу г. Сыктывкар ул. Коммунистическая д. 24.

Автореферат разослан “ 30 “ апреля 2002 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

 Кудяшева А.Г.

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Одна из глобальных проблем человечества - проблема сохранения биологического разнообразия биосферы Земли. Решение этой проблемы предполагает не только анализ современного биоразнообразия, но и исторические реконструкции биоразнообразия прошлых эпох. Это дает возможность более четко представить экологические механизмы и причины формирования современного биоценотического покрова. В настоящее время нет однозначных представлений о темпах и способах формирования биоценотического покрова Европейской России и сопредельных территорий за последние 12000-10000 лет. Систематизация и осмысление с позиций теоретической экологии материалов по составу и распространению ключевых видов животных и растений, накопленных в разных областях науки: биологии, географии, археологии - и использование современных геоинформационных технологий, может облегчить решение проблемы реконструкции природной обстановки прошлых эпох с экологических позиций.

Цель, задачи, методы исследования.

Цель: выявить основные изменения состава и распространения ключевых видов живого покрова Европейской России и сопредельных территорий за последние 12000-10000 лет и предложить экологическое объяснение этих процессов.

Задачи: 1. Создать пространственную базу палинологических и остеологических данных на основе анализа литературы и представить результаты в сети Интернет.

2. Построить серии ретроспективных карт точечных ареалов ключевых видов животных и растений и их комплексов в различные периоды голоцена с помощью геоинформационной системы (ГИС).

3. Проанализировать состав и распространение ключевых видов животных и растений на четырех временных срезах с конца плейстоцена до позднего голоцена.

4. Предложить экологически обоснованный сценарий формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий в голоцене.

Научная новизна. Впервые на основе обобщения палеоботанических, палеозоологических и археологических материалов создана специализированная пространственная база данных по ключевым видам животных и растений Европейской России и сопредельных территорий (в границах европейской части бывшей территории СССР). Она представлена в сети Интернет (www.paleobase.narod.ru). Построены компьютерные карты точечных ареалов для 25 ключевых видов и родов животных и растений и их групп на четырех временных срезах голоцена. Для сохранившихся до современности ключевых видов проведено сопоставление точечных ареалов с современными контурными ареалами. Впервые современные представления теоретической экологии о мозаично-циклической организации экосистем и средообразующей роли ключевых видов использованы для создания сценария истории формирования живого покрова с экологических позиций.

Теоретическая и практическая значимость. На основании концепций теоретической экологии о мозаично-циклической организации экосистем и о роли ключевых видов в поддержании высокого уровня биологического разнообразия проанализирована история развития живого покрова Европейской России и сопредельных территорий в течение голоцена. Подтверждено представление многих исследователей (Пидопличко, 1951; Дорофеев, 1963; Горлова, 1968; Артюшенко, 1970; Верещагин, Громов, 1977; Пучков, 1989, 1992, 1993; Olff et al., 1999 и др.) о “смешанном” (характеризующемся совместным обитанием видов, ареалы которых в настоящее время пространственно разделены) характере флоры и фауны в конце плейстоцена. Выявлено сохранение комплексного характера флоры и фауны до позднего голоцена. Высказано предположение, что возникновение пояса сомкнутых лесов на анализируемой территории в конце плейстоцена – первой половине голоцена есть результат гибели гигантов-фитофагов мамонтового комплекса; а формирование современных природных комплексов – следствие преобразования ареалов и полного или частичного уничтожения ключевых видов животных и растений в результате антропогенных воздействий. Представленная в Интернете пространственная база данных может быть использована в исследовательских и учебных целях. Результаты исследования применяются в курсах биоценологии, исторической биогеографии и природопользования в Пущинском госуниверситете.

Апробация работы. Материалы диссертации обсуждались на 6 съезде Териологического общества (Москва, 1999), на международном симпозиуме “Информационно-поисковые системы в Зоологии и Ботанике” (С.-Петербург, 1999), на конференциях “Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения” (Петрозаводск, 1999), “Итоги и перспективы развития териологии Сибири” (Иркутск, 2001), на заседании комиссии биогеографии Русского географического общества (Москва, 1999), на 5 всероссийском семинаре “Популяция, сообщество, эволюция” (Казань, 2001), на научном семинаре учебного центра почвоведения, экологии и природопользования Пущинского государственного университета (Пущино, 2000, 2001), на заседании кафедры зоологии Московского государственного педагогического университета (2002).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 печатных работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав и выводов, изложена на 198 страницах, содержит 3 таблицы и 29 рисунков. Список литературы содержит 714 источников, в том числе 22 на иностранном языке.

Благодарности

Я благодарю своих научных руководителей О. В. Смирнову и В. Н. Калякина за неоценимый вклад и огромную помощь в подготовке и написании диссертации. Благодарю Н.А. Березину и И.В. Кириллову за ценные советы и за представленные результаты палинологического и остеологического анализов, Маркову А.К. за ценные советы и предоставление труднодоступной литературы, а также сотрудников Пущинского госуниверситета и товарищей по работе за поддержку и помощь в сборе материала.

Основное содержание работы

Глава 1. Закономерности природной организации современного живого покрова

Согласно концепции мозаично-циклической организации экосистем живой (биоценотический) покров есть иерархия популяционных мозаик видов разных трофических групп (The mosaic-cycle..., 1991; Смирнова, 1998; Заугольнова, 1999; Смирнова и др., 2001). Механизмом, интегрирующим эту разномасштабную мозаику и приводящим к формированию биотической составляющей экосистем (биоценозов) как популяционных множеств (совокупностей), выступает популяционная жизнь наиболее мощных средообразователей – эдификаторов или ключевых видов (key species). В диссертации термин “ключевые виды” употребляется в значении – наиболее мощные средообразователи (The mosaic-cycle, 1991; Пучков, 1991-1992, 2001; Маслов, Антипина, 1994; Olf et al., 1999 и др.). Ключевые виды в результате жизни и смерти организмов образуют наиболее крупные и долго существующие популяционные мозаики и производят наибольшие преобразования среды обитания. Средообразующий эффект ключевых видов определяется размерами их популяционных мозаик и проявляется на разных уровнях: от локального до регионального. Изменения абиогенной и биогенной среды ключевыми видами обеспечивают устойчивое существование компаний подчиненных видов (ассектаторов) с более мелкими и коротко существующими популяционными мозаиками (The mosaic-cycle, 1991; Оценка и сохранение..., 2000; Vera, 2000). Представления современной экологии о ключевых видах весьма перспективны для решения задач восстановления природной обстановки прошлых эпох (Owen-Smith, 1987; Пучков, 1989, 1992). Специфика использования представлений о ключевых видах состоит в том, что по особенностям их распространения можно судить о распространении сообществ, индикаторами которых они выступают. В диссертации в соответствии с принципом актуализма, широко употребляемом в палеонтологии и палеоклиматологии, делается допущение, что наиболее существенные биологические (включая в первую очередь поведенческие) особенности и экологические свойства ключевых видов принципиально не изменились с конца плейстоцена до современности. Особенности жизни и средообразующей деятельности видов позволили объединить их в несколько функциональных групп (Смирнова, 1998). На территории Евразии с конца плейстоцена - исходного момента в формировании современной зональности - существовали и отчасти сохранились до настоящего времени ключевые виды следующих функциональных групп.

А - ключевые виды пастбищных экосистем – гигантские и крупные животные-фитофаги. Их функциональные воздействия проявляются: 1) в формировании (в гумидных областях) и поддержании (в аридных областях) полуоткрытых или открытых ландшафтов мезо- и макромасштаба с травянистыми экосистемами; 2) в обеспечении устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны; 3) в формировании высокопродуктивных травяных сообществ вследствие пастбы и удобрения почвы; 4) в стравливании растительности при пастбе, в формировании обнаженных субстратов и возникновении эрозионных

процессов микро- и мезомасштаба; 5) в роющей деятельности, регулирующей гидрологический и почвенный режим (Абатуров, 1976, 1979, 1986 и др.)

Б - ключевые виды детритных экосистем - деревья. Функциональные воздействия деревьев проявляются: 1) в создании взрослыми деревьями затененных местообитаний с выровненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим существование теневой флоры и фауны; 2) в появлении прорывов в пологом леса вследствие смерти старых деревьев, сопровождающихся образованием ветровально-почвенных комплексов и пертурбациями почвы; 3) вывалы деревьев приводят к гетерогенности среды микро- и мезомасштаба, 4) способствуют развитию молодого поколения деревьев и 5) обеспечивают постоянное присутствие в лесных экосистемах видов полуоткрытых местообитаний (Восточноевропейские..., 1994).

В - ключевой вид долинных ландшафтов малых и средних рек - бобр. Функциональные воздействия этого вида проявляются: 1) в изменении режима влажности на мезо- и макроуровне и увеличении лесистости полуаридных и аридных территорий; 2) в изменении уровня грунтовых вод вследствие постройки плотин и формировании открытых водных пространств и регулировании гидрологического режима на мезо- и макроуровне; 3) в затоплении лесов, образовании низинных болот и лугов; 4) в уничтожении древесной растительности по берегам малых водотоков и формировании травянистых экосистем (Скалон, 1951 и др.).

Глава 2. Материал и методы исследования

Объекты. Исходя из биологических и экологических особенностей ключевых видов и их роли в наименее нарушенных участках современного биоценотического покрова Европейской России и сопредельных территорий (Восточноевропейские..., 1994; Оценка..., 2000; Смирнова и др..., 2001), были выбраны следующие **объекты исследования**: 1) растения: ель (*Picea* sp.), пихта (*Abies* sp.), бук (*Fagus* sp.), дуб (*Quercus* sp.), вяз (*Ulmus* sp.), клен (*Acer* sp.), граб (*Carpinus* sp.), лещина (*Corylus* sp.), липа (*Tilia* sp.), ясень (*Fraxinus* sp.); 2) животные: вымершие виды мамонтового комплекса: гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), бизон (*Bison priscus*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), мамонт (*Mammuthus primigenius*); сохранившиеся до наших дней виды мамонтового комплекса: сурок (*Marmota* sp.), бобр (*Castor fiber*), кабан (*Sus scrofa*), благородный олень (*Cervus elaphus*), косуля (*Capreolus capreolus*), лось (*Alces alces*), северный олень (*Rangifer tarandus*), тур (*Bos primigenius*), зубр (*Bison bonasus*), сайга (*Saiga tatarica*), дикая лошадь (*Equus* sp.)

Данные о местонахождениях пыльцы и макроостатков растений и костей животных были собраны из литературных источников. Следует отметить, что исходный (палинологический и остеологический) материал имеет разную степень сохранности и не всегда определен до вида, а его участие в местонахождениях по разным причинам не адекватно его участию в природных сообществах прошлых эпох. В связи с этим, помимо анализа ареалов перечисленных видов или родов, был сделан анализ ареалов зональных комплексов видов растений и животных. Для составления ареалов этих комплексов видов (или суммарных ареалов)

учитывались все местонахождения, где присутствовал хотя бы один вид из данного комплекса. Исходя из особенностей современного распространения и экологии, ель и пихта отнесены к темнохвойному комплексу, который включает набор подчиненных бореальных видов, а дуб, бук, липа, клен, ясень, вяз, граб и лещина – к широколиственному комплексу, который включает набор подчиненных неморальных видов (Оценка..., 2000). Виды животных объединены в четыре группы: первую составляют вымершие виды мамонтового комплекса (мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень, бизон), остальные три группы составляют сохранившиеся до настоящего времени виды мамонтового комплекса: 1) степные виды (сайга, лошадь, сурок), 2) лесные (зубр, тур, благородный олень, лось, кабан, косуля, бобр), 3) тундровые (северный олень).

Хронологические периоды. В связи с тем, что детальность периодизации голоцена сильно отличается у разных авторов, мы воспользовались наименее дробной периодизацией (Таблица 1), приведя в соответствие с ней другие материалы. Для каждого временного среза, кроме геохронологической, приведена археологическая шкала (Таблица 1). Материал анализировался на четырех временных срезах: 1) конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит), 2) ранний (мезолит), 3) средний (неолит и бронза) и 4) поздний голоцен (эпоха железа).

Таблица 1

Сопоставление геохронологических и археологической периодизаций голоцена

Схема подразделения голоцена (Нейштадт, 1957)		Модернизированная схема Блитта-Сернандера (Хотинский, 1983)			Археологические периоды (Бадер, 1974)
период		период		нижняя граница	
поздний голоцен (HL-4)	0-2500	субатлантический	SA-3	800	эпоха железа
			SA-2	1800	
			SA-1	2500	
средний голоцен (HL-3)	2500-7700	суббореальный	SB-3	3200	эпоха бронзы
			SB-2	4200	
			SB-1	4600	
		атлантический	AT-3	6000	неолит
			AT-2	7000	
			AT-1	8000	
ранний голоцен (HL-2)	7700-9800	бореальный	BO-3	8300	мезолит
			BO-2	8900	
			BO-1	9300	
		пребореальный	PB-2	10000	палеолит
			PB-1	10300	
древний голоцен (HL-1)	9800-12000	дриас аллеред	Dr	11000	
			Al	12000	

Методы исследования: 1. Анализ литературы по находкам ископаемых остатков флоры и фауны и динамике растительного покрова и животного мира с конца плейстоцена до позднего голоцена. 2. Создание и визуализация пространственной Базы Данных (БД) для различных исторических периодов, построение и анализ карт. 3. Создание электронных карт современных контурных ареалов растений и животных. 4. Сопоставление точечных палеоареалов ключевых видов и их групп в каждый из четырех периодов голоцена с современными контурными ареалами.

Объем материала: Для построения точечных палеоареалов ключевых видов созданы БД отдельно для остеологического и палеонтологического материала. Базы данных включают местонахождения макроостатков животных и растений и результаты спорово-пыльцевого анализа. БД реализованы в СУБД (Система Управления Базами Данных) DateEase и имеет следующие поля: местонахождение; род; вид; форма захоронения; возраст находки: а) по геохронологической и археологической периодизации, б) по радиоуглеродным датировкам; источник информации и др. В настоящее время БД содержит информацию о 2717 находках животных и о 6990 находках растений. Из более тысячи палеобиологических и археологических источников, где имелась необходимая информация, были выбраны только 617 источников, поскольку в них содержались более или менее точные временные и пространственные привязки. Полный список использованных источников приведен в списке литературы. По мере выхода новой литературы или обнаружения не найденных ранее публикаций БД пополняется. В работе использовались программные продукты ERDAS Imagine, ArcView. С помощью ArcView осуществляется нанесение местонахождений остатков растений и животных и построение карт ареалов на основе БД, а также подготовка картографических данных к печати. На картах отмечено 593 географических пункта, где найдена пыльца и макроостатки растений (Рис. 1) и 1181 пунктов с остатками животных (Рис. 2). Для анализа изменений ареалов видов деревьев и животных за последние тысячелетия были использованы современные контурные ареалы объектов исследования. С помощью программ ERDAS Imagine и ArcView карты были приведены к единой картографической проекции и переведены в цифровую форму.

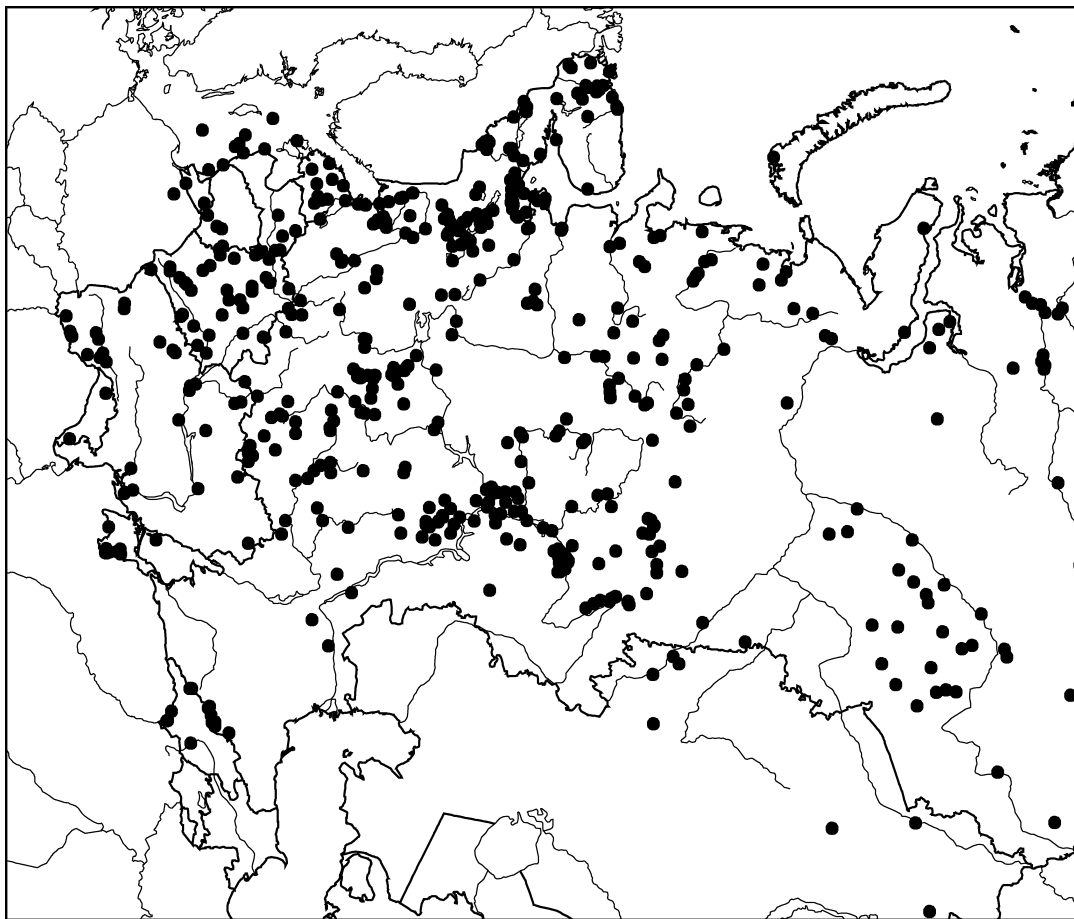


Рис. 1. Карта находок остатков растений

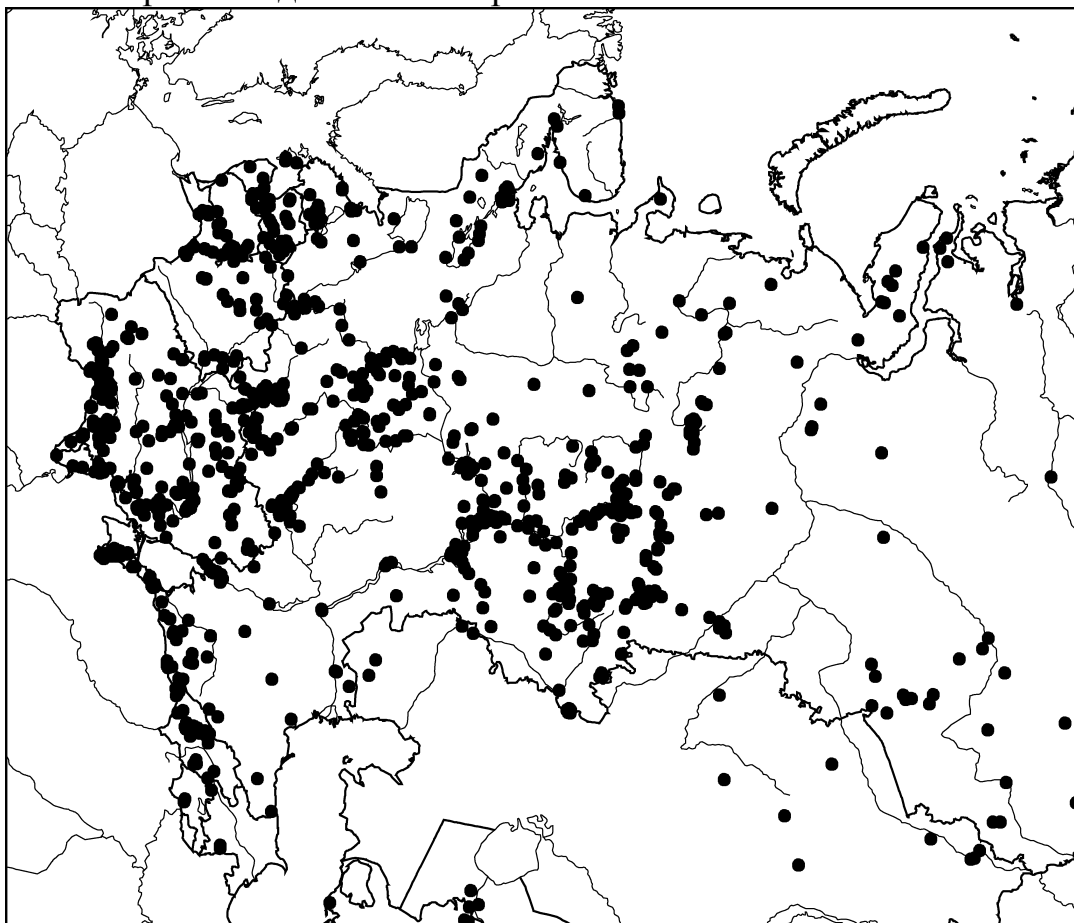


Рис. 2. Карта находок остатков животных

Глава 3. Характеристика природных условий Европейской России и сопредельных территорий в период поздний плейстоцен – голоцен

Особенности ландшафтов, фауна и флора конца плейстоцена. Анализ литературы позволил выявить наиболее существенные особенности живого покрова этого периода: 1) присутствие в составе флоры и фауны большинства современных видов (Пидопличко, 1951; Дорофеев, 1963; Горлова, 1968; Артюшенко, 1970; Верещагин, Громов, 1977 и др.); 2) наличие в одних и тех же местообитаниях видов растений (например, тундровых, лесных, и степных) и животных (таких как овцебык, северный и благородный олень, сайга, лошадь, лось, кабан и бобр), ныне обитающих в разных зональных комплексах (Левковская, 1977; Береговая, 1960, 1984; Верещагин, Барышников, 1985; Украинцева, 1996 и др.). На основании этих особенностей сформировались представления о “смешанном” характере флоры и фауны (Алексеева, 1989; Вангенгейм, 1976; Гричук, 1989 и др.) и физиономических особенностях покрова, коренным образом отличающихся от его современного облика. Исторические реконструкции изображают растительность Европейской России и сопредельных территорий и Евразии в целом как “гиперзону” (Пидопличко, 1951; Пучков, 1989, 1992, 1993; Olff et al., 1999; Vera, 2000), где открытые участки постоянно чередовались с небольшими фрагментами лесов («тундростепи» по Тугаринову, 1929; «лесолугостепи» по Левковской, 1977, «криогенные степи» по Калякину, 1979, 2001). В качестве причин формирования “гиперзоны” такого облика авторы называют особенности климата (Величко, 1973, Гричук, 1989 и др.) или средообразующее воздействие наиболее мощных ключевых видов - гигантов и сверхгигантов мамонтового комплекса (Пучков, 1992, 1993, Антипина, Маслов, 1994). Сторонники климатической концепции формирования “гиперзоны” считают, что она сформировалась под влияние валдайского оледенения вследствие низких среднегодовых температур и распространения вечной мерзлоты при значительной сухости климата (Авенариус и др., 1978; Величко и др., 1996 и др.). Холодный континентальный климата приводил к угнетению древесной растительности и способствовал поддержанию открытых и полуоткрытых сообществ. Сторонники концепции ключевых видов (Пучков, 1991-1992, 2001; Маслов, Антипина, 1994; Olff et al., 1999 и др.), считают, что своеобразие ландшафтов позднего плейстоцена в значительной степени было обусловлено средообразующим воздействием гигантов-фитофагов. Уничтожая древесно-кустарниковую растительность, унаваживая почву и распространяя семена растений на значительные расстояния, они поддерживали гетерогенную структуру растительного покрова, в которой весьма существенную роль играли высокопродуктивные травяные сообщества. Получение дополнительных сведений о составе и распространении ключевых видов животных может быть полезным для выяснения ведущего фактора формирования «гиперзоны».

Краткая характеристика климата голоцена Европейской России и сопредельных территорий. Несмотря на длительные исследования климата голоцена в литературе (обзор см.: Климанов, 1996) отсутствуют однозначные представления о длительности и амплитудах теплых и холодных, сухих и влажных периодов. Причины такого положения кроются в том, что для суждений

об изменениях климата суши в голоцене обычно используют разные варианты палинологического метода (Авенариус и др., 1978; Веклич, 1987; Климанов, 1996). Суть его состоит в определении “типичных” современных или рецентных палинологических спектров в наиболее часто встречающихся вариантах сообществ каждой конкретной территории и одновременном определении усредненных климатических характеристик этой территории. Следует отметить, что использование широко распространенного метода климатических аналогов может привести к ошибочным результатам при реконструкции природных условий конца плейстоцена-голоцена. Такое заключение сделано по двум причинам. Во-первых, постепенное исчезновение большого числа ключевых видов (в первую очередь животных), которое не компенсировалось появлением новых видов того же трофического уровня, существенно изменило структуру природных биоценозов и привело к изменению ареалов не только подчиненных видов, но и ключевых видов животных и растений. По представлениям Л.Г. Динесмана (1989) эти изменения не были климатически обусловленными - они представляли собой реакцию биоты на внутриценотические изменения. Во-вторых, современные ареалы ключевых видов растений и животных и современное зональное членение растительного покрова и животного мира в значительной степени отражают результаты мощных антропогенных преобразований биоты и экотопа (Восточноевропейские..., 1994; The ecological history..., 1998; Vera, 2000; Смирнова и др..., 2001).

Несмотря на недостатки палинологического метода, в работе используются полученные этим методом результаты, поскольку в настоящее время отсутствуют сведения такой же полноты, полученные другими методами. В соответствии с данными климатологов конец плейстоцена и древний голоцен характеризуется среднегодовыми температурами на 2-4⁰ ниже современных, несколько меньшим количеством осадков и более высокой степенью континентальности, а начиная с раннего голоцена, климатические характеристики постепенно приближаются к их современным значениям (Хотинский, 1970; Борзенкова, 1990; Величко, Куренкова, 1994; Климанов, 1996). При этом в каждом периоде голоцена исследователи выделяют неоднократные потепления и похолодания, амплитуды которых слабо отличаются в разные периоды. Наибольшее число потеплений и похолоданий характерно для позднего голоцена. Для оценки значимости климатических колебаний в голоцене проведено сопоставление диапазонов основных климатических параметров: температур января, июля и среднегодовой, а также среднегодового количества осадков (Климатический атлас СССР, 1960) в пределах современных ареалов большинства широколиственных и темнохвойных видов деревьев, и колебаний этих параметров в течение голоцена. Сравнение показало, что диапазоны основных климатических параметров на протяжении всего голоцена не превышают таковые в пределах современных ареалов названных видов. Следовательно, на протяжении голоцена на большей части Европейской России и сопредельных территорий складывались условия, благоприятные для существования широколиственных и темнохвойных видов. Такие особенности климата голоцена подтверждают представления И.Ф.Удра (1988), его предшественников и последователей

(Пачоский, 1914; Лавренко, 1930; Спрыгин, 1936; Кожаринов, 1994; Морозова, Кожаринов, 2001 и др.) о наличие в плейстоцене – раннем голоцене многочисленных рефугиумах древесной растительности в Европейской части России и на сопредельных территориях. Представления о рефугиумах снимают противоречия между предполагаемыми темпами смещения растительных зон (Гроссет, 1967; Кинд, 1976) и накопленным к настоящему времени сведениям о реальных скоростях инвазий видов деревьев и трав: от нескольких см до десятков метров в поколение (Денисов, 1980; Смирнова, 1987; Удра, 1988; Коротков, 1991 Евстигнеев и др, 1999).

Глава 4. Картографический анализ распространения ключевых видов животных в течение голоцена на основе созданной Базы Данных. В главе проанализированы изменения ареалов 15 ключевых видов животных. Местонахождения остатков вымерших к настоящему времени видов мамонтового комплекса (мамонт, шерстистый носорог, бизон, гигантский олень) в конце плейстоцена встречаются на всей территории бывшего СССР (кроме крайнего севера европейской части). В раннем голоцене (мезолите) границы их ареалов остаются прежними, но значительно сокращается число находок в тех районах, где эти виды обитали в конце плейстоцена (рис. 3). В среднем и позднем голоцене на материковой части Евразии их остатки (за некоторыми исключениями) уже не обнаружены. Самые поздние находки мамонта на острове Врангеля датируются временем 3700 лет назад.

Сохранившиеся виды мамонтового комплекса в конце плейстоцена и в

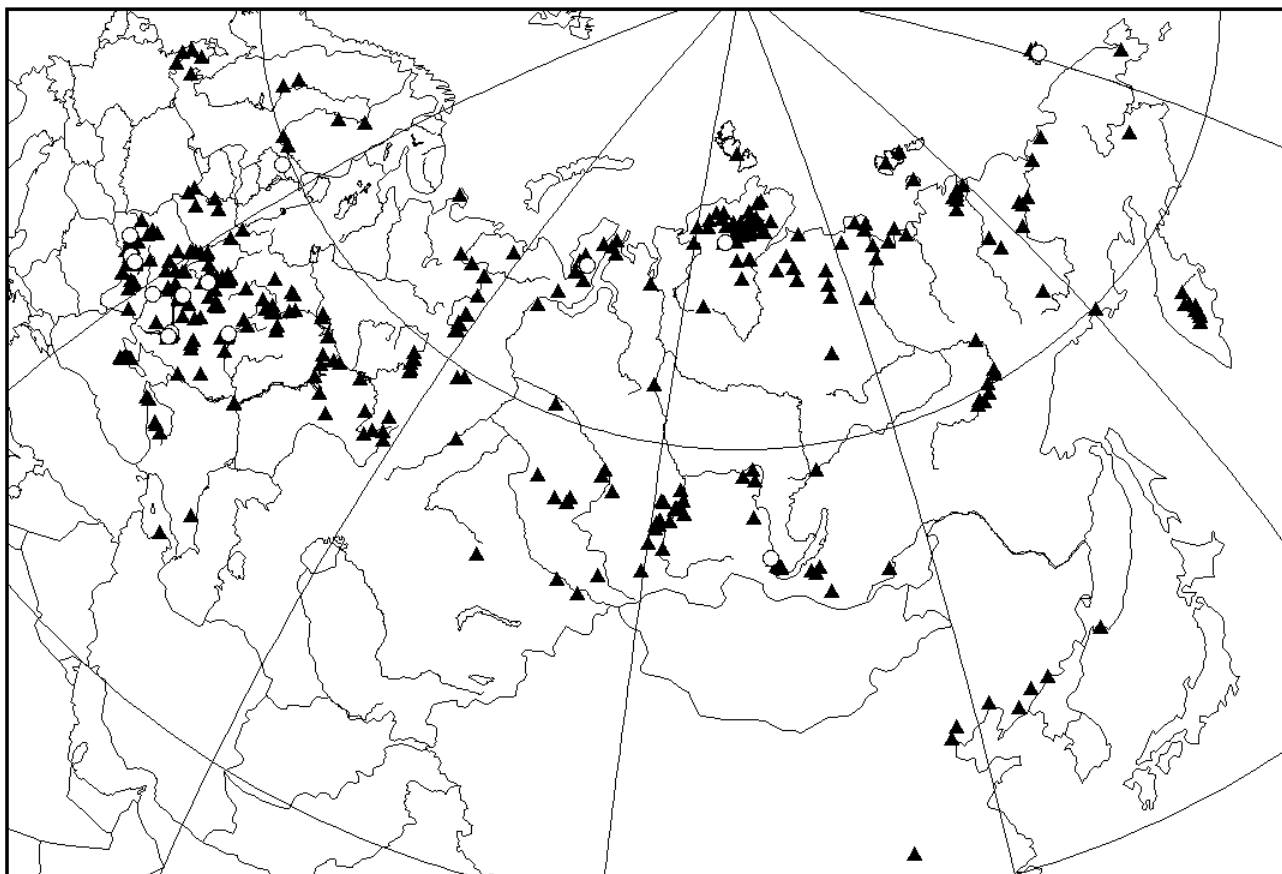


рис 3 распространение мамонта в позднем плейстоцене (▲) и голоцене (○)

раннем голоцене встречаются в небольшом числе местообитаний. Это объясняется тем, что предпочтительной добычей охотников палеолита были другие животные – мамонт, шерстистый носорог и др. (Бадер, 1974; Соффер, 1993 и др.). В среднем и позднем голоцене для всех сохранившихся видов мамонтового комплекса характерно увеличения числа находок, что связано как с увеличением численности населения в неолите и бронзе, так и с высокой значимостью указанных видов в охотничьей деятельности человека. За историческое время ареалы всех ключевых видов животных претерпели большие изменения. В большей степени это касается лошади, тура, зубра, бобра и благородного оленя. В меньшей степени изменился ареал лося и северного оленя. В XIX веке на территории Европейской России и сопредельных территорий исчезли дикая лошадь и тур (исчез в XVII в.), практически исчез зубр. Основными причинами изменения границ ареалов и сокращения площади были прямое истребление в результате охоты и также использование пригодных местообитаний в хозяйственной деятельности человека. То же характерно и для бобра: известны находки XIX века бобра на реках Печоре, Сосьве. Самые северные находки остатков бобра известны с Большого Оленьего острова на севере Кольского полуострова (Гурина, 1961, 1991) и с острова Вайгач (Калякин, 1995), а южные – в Причерноморье и Крыму.

Сравнивая изменения ареалов лесных, степных и тундровых видов в течение голоцена (рис. 4), можно заключить, что их остатки вплоть до позднего голоцена встречаются в пределах одной территории. Так, остатки северного оленя во второй половине голоцена найдены на большей части центра Русской равнины, а также в Курской области и Причерноморье (Ольвия); остатки сайги определены в районе Гродно в эпоху железа, а также в Московской области, Татарии, там, где повсюду были обнаружены остатки лесных видов (Цалкин, 1954). Совместное присутствие животных открытых, закрытых и полукрытых ландшафтов в течение большей части голоцена позволяет сделать заключение о том, что лесной покров в эти периоды не представлял собой монолитного образования. Он был насыщен открытыми пространствами разного размера, достаточного для устойчивого существования таких животных как зубр, тур, тарпан, северный олень и сайга.

Таким образом, анализ изменений ареалов ключевых видов животных с конца плейстоцена до современности позволил выявить общие тенденции развития всего мамонтового комплекса: 1) существование на протяжении большей части анализируемого периода “смешанного” характера фауны; 2) последовательное вымирание в течение анализируемого периода ключевых видов животных, начиная с наиболее мощных средообразователей, и уменьшение экологического разнообразия фауны ключевых видов. Средообразующее влияние мамонта, шерстистого носорога, гигантского оленя, бизона полностью прекращается к голоцену. Однако ослабление их влияния, приводящее к нарастающей деградации лугово-степных и усилению лесных экосистем, начинается в конце плейстоцена. Средообразующее влияние зубра, тура, дикой лошади позволяло поддерживать местами пастбищные экосистемы вплоть

до позднего голоцена. В связи с этим, экологическая гетерогенность фауны в редуцированном виде сохранялась до исторического времени.

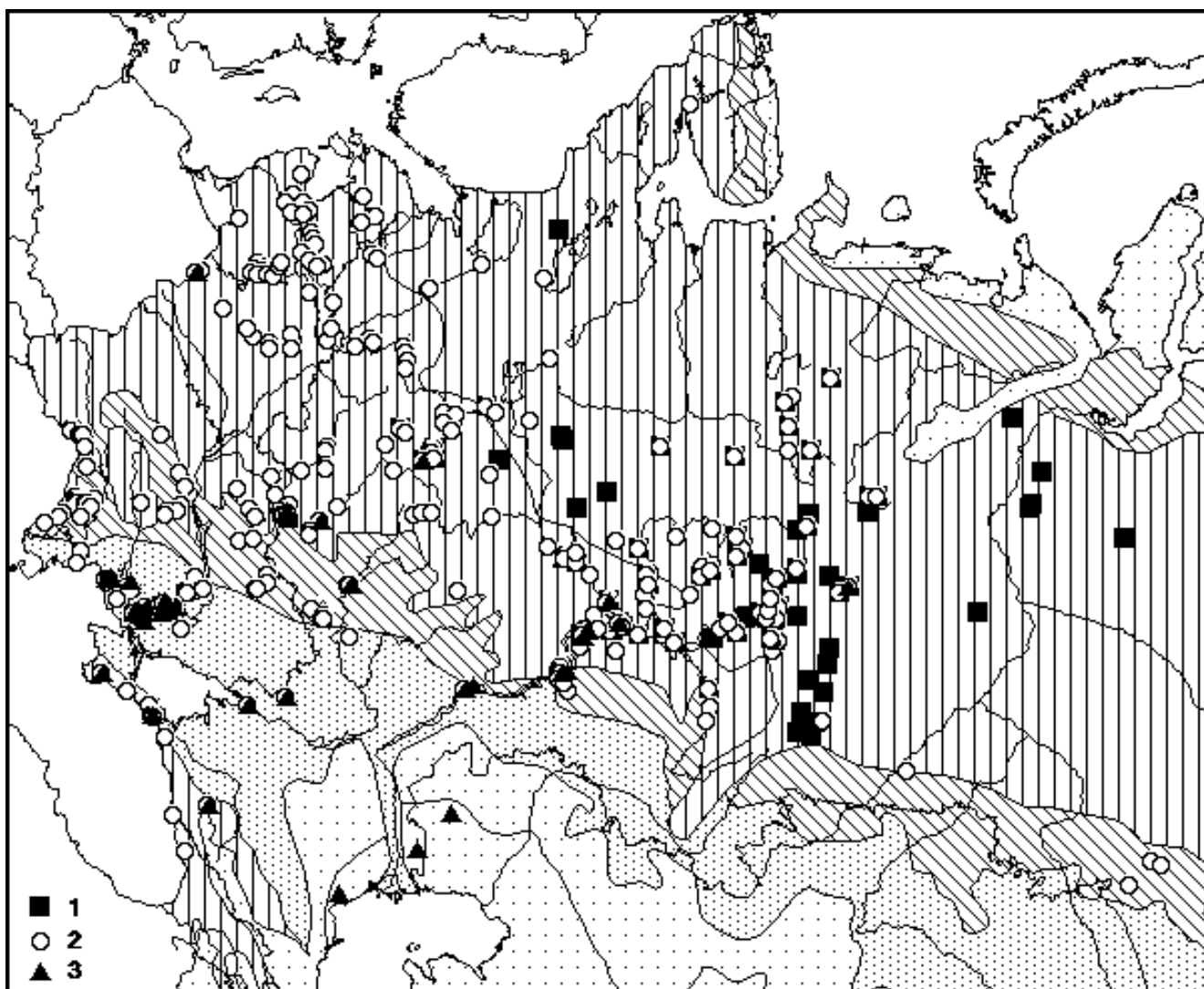


Рис. 4. Карта находок степных, лесных и тундровых видов животных в позднем голоцене

1 – вид тундровых и северотаежных ландшафтов (северный олень)

2 – лесные виды (бобр, кабан, благородный олень, косуля, лось, зубр)

3 – степные виды (сурок, сайга, дикая лошадь)

Глава 5. Картографический анализ распространения ключевых видов растений в течение голоцен на основе созданной Базы Данных.

В главе проанализированы изменения ареалов 10 ключевых видов деревьев, также широколиственного и темнохвойного комплексов видов в течение голоцена. Анализ показал увеличение плотности местонахождений и незначительные изменения границ ареалов во всех направлениях с древнего до среднего голоцена. Эти данные подтверждают заключение А.В.Кожаринова (1994) о наличии многочисленных рефугиумов в конце плейстоцена-древнем голоцене. В среднем голоцене ареал комплекса широколиственных видов (т.е. территория, на которой встречаются виды родов дуб, бук, ясень, граб, клен, липа,

вяз, лещина) занимал максимальную площадь. В позднем голоцене границы ареала этого комплекса не изменяются, находки располагаются в пределах той же территории, лишь уменьшается число местонахождений. Те же закономерности обнаружены в результате картографического анализа отдельных видов комплекса. Так, в среднем голоцене пыльца дуба найдена на севере - в Карелии, на северо-востоке - в Коми, на юге - до Причерноморских районов и северного Казахстана, на востоке – на Урале и в Зауралье (рис. 5); в позднем голоцене границы его ареала не изменяются, но плотность находок становится меньше. Существенное сокращение ареалов широколиственных видов произошло за историческое время, особенно сильно сократились ареалы граба и бука. Суммарный ареал темнохвойных видов (территория, на которой встречаются виды родов ель, пихта и кедр), а также ареал рода ели претерпевают в голоцене те же изменения, что широколиственные виды. Смещение южных границ ареала ели на север произошло в последнее тысячелетие. Сокращение ареала ели на юге обычно объясняется усиливающейся в течение голоцена аридизацией южных территорий Европейской России и сопредельных территорий, а на севере – расширением зоны тундр. Следует отметить, что современный ареал ели требует некоторой корректировки, так как произрастание ели в настоящее время в более южных районах позволяет сделать предположение о более широком экологическом ареале этого вида.

Совмещение полученных карт точечных ареалов широколиственных видов и ели показывает, что на протяжении всего голоцена их остатки встречаются вместе на большей части лесного пояса. В течение всего голоцена совокупный ареал широколиственных видов полностью совпадает с ареалом ели, за исключением нескольких местонахождений в южных районах, где ель не обнаружена (рис. 6). Это позволяет предположить, что в течение всего голоцена в составе широколиственных лесов присутствовала ель, а в некоторых районах и пихта. Поскольку ель как ключевой вид определяет возможность устойчивого существования значительного числа бореальных видов, можно предположить, что значительная часть лесного пояса северной Евразии была занята хвойно-широколиственными лесами, где, в северных частях общего ареала преобладание получали бореальные виды, а в южных - неморальные.

Таким образом, анализ точечных ареалов широколиственных и темнохвойных видов деревьев показал, что в течение всего голоцена на большей части Европейской России и сопредельных территорий эти виды обитали совместно. Результаты исследования позволяют предположить, что на протяжении большей части лесного пояса Европейской России и сопредельных территорий существовала смешанная неморально-бореальная флора. Полученные данные не подтверждают выводов М.И. Нейштадта (1957) о значительном сокращении ареалов основных эдификаторов темнохвойных и широколиственных лесов в позднем голоцене. Наличие “смешанной” флоры вплоть до позднего голоцена дает возможность предположить, что окончательное разделение лесного пояса Европейской России и сопредельных территорий на зоны лесостепи и широколиственных лесов, южной, средней и северной тайги происходило в течение позднего голоцена, в основном в 1-2 последних тысячелетий.

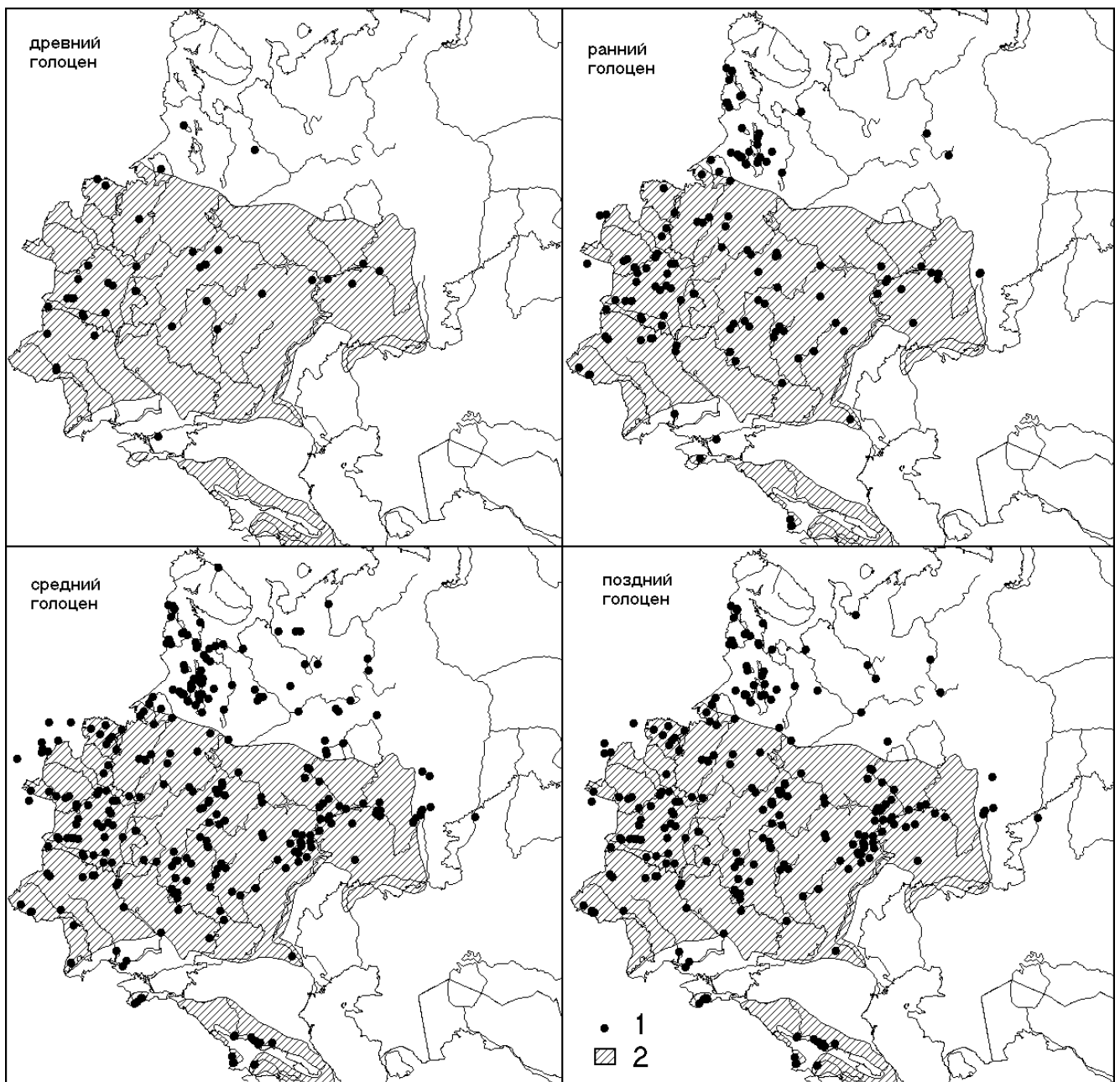


Рис. 5. Карта находок остатков дуба в анализируемые периоды в голоцене
 1 – находки остатков дуба
 2 – современный ареал дуба (Ареалы..., 1977)

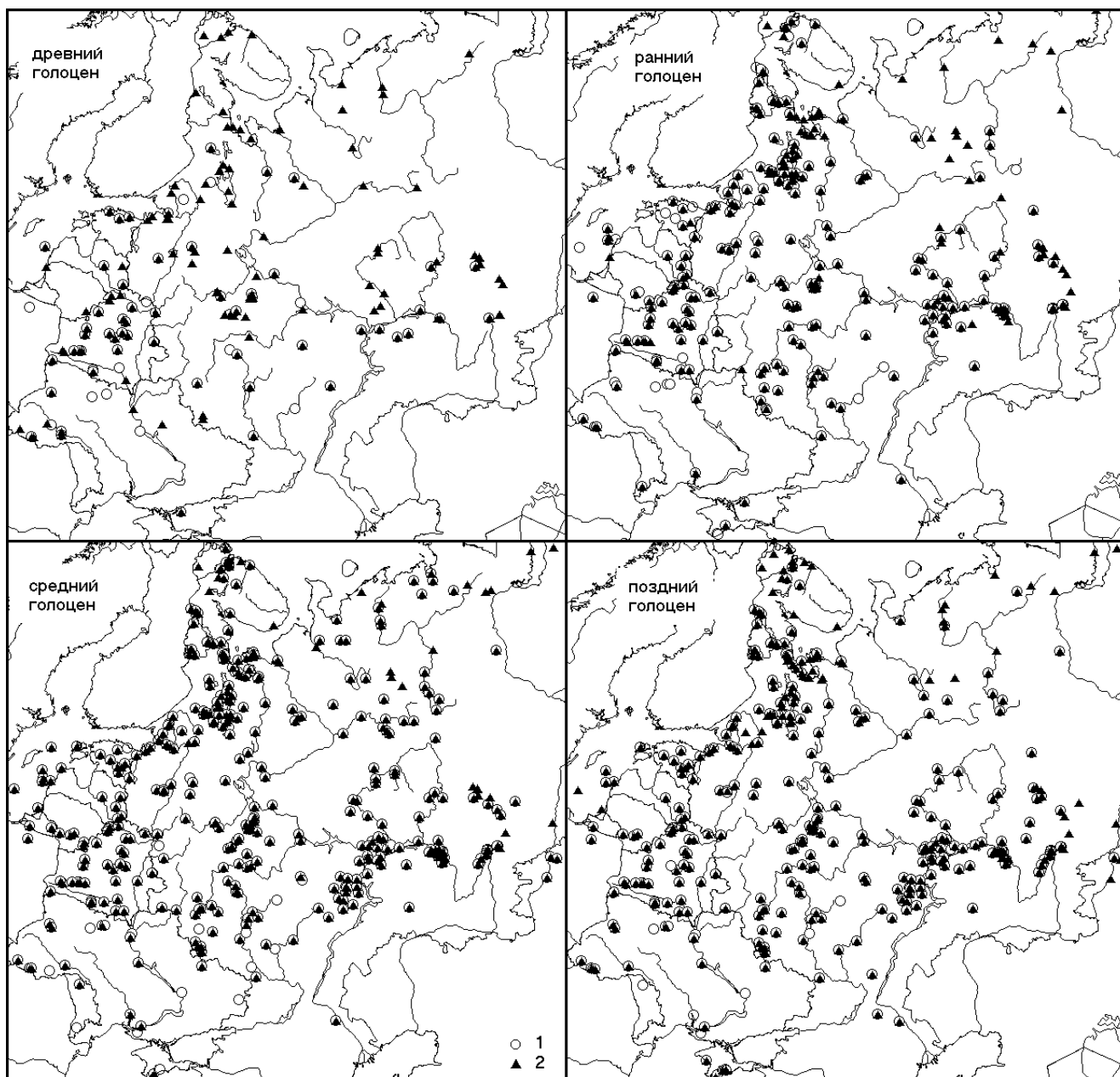


Рис. 6. Карта совмещенных находок широколиственных и темнохвойных видов деревьев в различные периоды голоцена

1 – широколиственные виды деревьев (бук, дуб, вяз, клен, граб, лещина, липа, ясень)

2 – темнохвойные виды деревьев (ель, пихта)

Глава 6. Формирование зональных комплексов Европейской России и сопредельных территорий в голоцене (на основе анализа ареалов ключевых видов растений и животных)

Согласно БД в конце плейстоцена – начале голоцена все рассмотренные ключевые виды животных и растений присутствуют на территории Европейской России и сопредельных территорий и на большей части Северной Евразии. Широкое распространение и присутствие ныне вымерших видов мамонтового комплекса - одна из черт, отличающих этот период от последующих периодов.

Эти виды определяли господство пастбищных экосистем на большей части Северной Евразии (Пучков, 1992; The Ecological History..., 1998 и др.). Другая отличительная черта позднеплейстоценовых сообществ - смешанный характер фауны и флоры. Так, сравнение карт местонахождений костных остатков животных показывает, что в одних и тех же местах и на одних и тех же временных срезах зафиксированы костные остатки ныне вымерших гигантов мамонтового комплекса и ныне существующих животных современных тундр (северный олень), степей (сайга, сурки, суслики), лесов (лось, кабан, бобр и др.). Сопоставление этих данных со сведениями о местонахождениях пыльцы и макроостатков растений показывает, что в непосредственной близости к местонахождениям со смешанной фауной встречается пыльца и макроостатки как широколиственных, так и темнохвойных видов деревьев. Полученные данные подтверждают представления многих авторов о “смешанном” (Пидопличко, 1951, 1954; Дорофеев, 1957, 1963; Марков и др., 1965, 1967; Верещагин, Барышников, 1985; Гричук, 1989; Величко, Куренкова, 1994), т.е. об экологически гетерогенном характере биоценотического покрова Европейской России и сопредельных территорий в конце плейстоцена - начале голоцена. Такая экологическая гетерогенность фауны и флоры дает возможность предположить, что климатический фактор не был определяющим в организации биоценотического покрова этой территории. Определяющим фактором и экологическим механизмом, регулирующим состав и структуру функциональных групп видов, была популяционная жизнь гигантов-фитофагов мамонтового комплекса.

Около 12000-10000 лет назад произошло резкое снижение численности и вымирание ключевых видов фитофагов плейстоцена. Существует две гипотезы причин вымирания гигантов мамонтового комплекса в конце плейстоцена – начале голоцена. Сторонники климатической гипотезы (Флеров и др., 1955; Величко, 1973, Алексеева, Тихомиров, 1989; Величко, Зеликсон, 2001; Шило, 2001) связывают вымирание мамонта, шерстистого носорога и сопутствующих видов с изменениями климата прямо или опосредствовано - через преобразование ландшафта. Сторонники гипотезы средопреобразующего воздействия ключевых видов объясняют вымирание мамонта и сопутствующих видов снижением численности популяций ниже критической в результате антропогенных воздействий (Пидопличко, 1951; Пучков, 1989, 1992; Антипина, Маслов, 1994). Они отмечают, что виды мамонтового комплекса были эврибионтами и эврифагами, их ареал занимал всю Северную Евразию, где диапазон климатических показателей был весьма существенным и климатические перестройки конца плейстоцена – раннего голоцена не могли быть для них катастрофическими. Эти представления подтверждаются многочисленными находками мамонтов и шерстистых носорогов (снабженными, особенно в последнее время, радиоуглеродными датировками) на всей территории Северной Евразии (Береговая, 1960, 1984; Сулержицкий, 1995; Васильчук и др., 2000; Гарутт, Боескоров, 2001; Кузьмин и др., 2001 и др.). Поскольку климат конца плейстоцена – начала голоцена принципиально не отличался от климата большей части плейстоцена (Зубаков, 1986; Величко и др., 1993), трудно предположить, что климатические изменения голоцена, который называют «очередным

межледниковьем» (Величко, 2001; Климанов, 2001), могли привести к столь существенному и быстрому снижению численности и/или катастрофической гибели этих гигантских животных. В настоящее время в археологической литературе накопилось много сведений о том, что хозяйство верхнепалеолитических племен было основано на специализированной охоте на крупных стадных млекопитающих, таких как мамонт, шерстистый носорог, бизон (Ефименко, 1953; Бадер, 1974; Соффер, 1993; Татарин, 1993; Аникович, Анисюткин, 2001). Кроме этого, описаны стоянки, в которых жилища строились из костей и шкур мамонта (Пидопличко, 1951; Гладких и др., 1985 и др.).

Экологический кризис начала голоцена, вызванный преимущественно уничтожением (в некоторых случаях, возможно, и естественным вымиранием) крупных фитофагов, можно рассматривать как первый, но очень крупный шаг к формированию современной зональности. Устранение гигантско-средопреобразователей привело в голоцене к нарастающей деградации поддерживаемых их средопреобразующей деятельностью лугово-степных сообществ и усилению ценотической роли древесной растительности. В раннем голоцене активное участие в облесении большей части Евразии (из повсеместно существующих рефугиумов древесной флоры) приняли пионерные виды с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений (Удра, 1988). Затем (из тех же рефугиумов) большая часть территории в границах современного лесного пояса или значительно шире, начала осваиваться широколиственными и темнохвойными ключевыми видами деревьев. При этом не происходило однонаправленных миграций видов, а увеличивалась общая лесистость территории.

В начале среднего голоцена (7000 - 5000 л.н.) в растительном покрове максимально представлены темнохвойные и широколиственные древесные виды (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Кожаринов, 1995; Елина, 2000). Они найдены в наибольшем числе местонахождений, их ареалы имеют максимальные (по сравнению с предшествующими и последующим периодами голоцена) размеры. Заметно практически полное совпадение ареалов широколиственных и темнохвойных деревьев в отличие от их современного распространения (Рис.6). В течение первой половины среднего голоцена практически полностью сформировалась лесная зона, которая заняла большую часть Европейской России и сопредельных территорий.

Анализ остеологических материалов показывает, что в среднем голоцене одновременно на одной и той же территории присутствовали ключевые виды животных ныне характерных для разных ландшафтов: открытых, полуоткрытых и закрытых. Распространенный по всей территории Восточной Европы лесной покров был насыщен открытыми пространствами разного размера, достаточными для сосуществования таких животных как сайга, зубр, тур, тарпан и северный олень. Таким образом, в среднем голоцене в качестве экологического механизма, регулирующего видовой состав и структуру биоценотического покрова выступала популяционная жизнь ключевых видов животных и растений совместно. Лугово-лесной или лесостепной облик природных ландшафтов, постепенно теряющих ключевые виды животных, сохранился вплоть до позднего голоцена.

Наряду со значительными преобразованиями биоты, вызванными биотическими и климатическими причинами, в среднем голоцене оформляется новый мощный фактор воздействия на биоценотический покров - производящее хозяйство (Краснов, 1971, Мерперт, 1974; Археология. Неолит, 1996). Оно стало распространяться на Балканском полуострове и в северо-западном Причерноморье 8000 - 7000, в Центральной и Западной Европе – 7000 – 5000, в Северной и Восточной Европе – 6000 - 5500 л. н. Особенно стремительно уровень производящего хозяйства в Европейской России и сопредельных территорий рос на протяжении бронзового века (5000 - 2500 л.н.). Основным занятием было скотоводство и отчасти земледелие, а также выплавка медных орудий. В остеологическом материале сокращается число находок костей диких копытных (зубра, тура, тарпана и др.), все большую долю в них составляет домашний скот (Цалкин, 1956, 1960; Андреева, Петренко, 1976). В это же время в спорово-пыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков (Крупенина, 1973; Серебрянная, 1978, 1981). Около 4000 л.н. земледелие и скотоводство прослеживаются уже на большей части территории современной лесостепи и широколиственных лесов. Это событие можно считать вторым крупным шагом к формированию современной зональности.

Анализ палеоботанических данных показывает, что в начале позднего голоцена - в раннежелезном веке (2500-1600 л.н.) ареалы древесных видов не претерпели существенных изменений. Так же, как и в среднем голоцене, широколиственные и темнохвойные виды практически всюду встречаются вместе. Эти результаты противоречат широко распространенному мнению об окончательном формировании зоны тайги и широколиственных лесов к началу позднего голоцена (см. Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977) и отодвигают время существенных подвижек ареалов деревьев на эпоху средневековья. Однако оценка количественного участия деревьев в спорово-пыльцевых спектрах демонстрирует сокращение доли темнохвойных видов на юге и увеличение на севере, по сравнению со средним голоценом (Нейштадт, 1957). Эти изменения косвенно свидетельствуют о начале трансформации ареалов темнохвойных и широколиственных видов, которая завершилась оформлением зон тайги и широколиственных лесов (Восточноевропейские..., 1994). Значительные перемещения на север южной границы ареалов ели и пихты и расширение степной зоны в условиях более холодного и влажного климата позднего голоцена (по сравнению со средним голоценом), видимо, можно объяснить только антропогенной аридизацией юга Европейской России и сопредельных территорий.

В то же время палеонтологические и археологические данные свидетельствуют о сохранении в позднем голоцене смешанного характера фауны на большей части Европейской России и сопредельных территорий. Местами такой характер фауны сохранялся до недавнего времени. Так, в конце XVIII в. на пространстве от нынешней Воронежской области до севера Казахстана и юга Западной Сибири еще встречались тарпаны и куланы (Гмелин, 1771); северные олени при зимних кочевках регулярно доходили до севера калмыцких степей

(Паллас, 1773). В начале XIX в. сурки были распространены на территории нынешней Калужской области (Зельницкий, 1804).

В течение развитого средневековья существование открытых и полуоткрытых пространств в лесной зоне, поддерживаемых ранее средообразующей деятельностью диких фитофагов, стало целиком зависеть от деятельности человека. К концу средневековья были практически полностью уничтожены тур и тарпан; значительно уменьшилась численность зубра и сайгака; массовая охота постепенно сокращала численность бобра (Скалон, 1951; Цалкин, 1956; Верещагин и др., 1976).

Использование представлений о ключевых видах как о видах, существенно преобразующих среду, позволяет предложить еще один - новый - сценарий реконструкции биоценотического покрова Восточной Европы конца плейстоцена - голоцена. В начале анализируемого периода средообразующая деятельность наиболее мощных ключевых видов определяла макромасштабную гетерогенность среды. После уничтожения крупных фитофагов оставшиеся ключевые виды поддерживали мезо- и макрогетерогенность среды. В результате смешанность фауны и флоры, описанная для плейстоцена и древнего голоцена, сохранялась в той или иной мере на большей части Восточной Европы до позднего голоцена включительно.

Формирование современной зональности представляет собой процесс постепенного ослабления роли природных ключевых видов и замены ее антропогенными воздействиями, сначала в макро-, а затем в мезомасштабе на фоне незначимых колебаний климата. В ходе формирования современной зональности ареалы ключевых видов растений с конца плейстоцена до позднего голоцена оставались практически неизменными. Существенные изменения ареалов этих видов датируются уже историческим временем. Вместе с тем, гибель наиболее крупных ключевых видов животных и существенные преобразования ареалов других видов животных отмечены на протяжении всего голоцена. Эти различия в судьбе ключевых видов растений и животных в значительной степени определили потенциально лесной характер большей части территории Восточной Европы и в настоящее время. Окончательное оформление современной зональности можно датировать одним-двумя последними тысячелетиями.

Выводы

1. Создана База Данных, содержащая информацию о палинологических и остеологических находках ключевых видов. Составлена серия ретроспективных карт ареалов ключевых видов животных и растений и их комплексов для четырех временных срезов (поздний плейстоцен - древний голоцен, ранний, средний и поздний голоцен) с помощью геоинформационной системы. Результаты представлены в сети Интернет (www.paleobase.narod.ru).

2. Сравнение изменений в составе ключевых видов животных и растений выявило существенные различия в их судьбе: с конца плейстоцена до современности вымерли сначала гиганты (конец плейстоцена - ранний голоцен), а

затем крупные средообразователи мамонтового комплекса (средний – поздний голоцен), в то время как видовой (родовой) состав деревьев-эдификаторов не изменился.

3. На протяжении большей части рассматриваемого периода в одних и тех же местонахождениях найдены остатки ключевых видов животных и растений, которые в настоящее время присутствуют в разных зональных комплексах. Это позволило развить представления предшествующих исследователей о гетерогенности живого покрова анализируемой территории в конце плейстоцена и показать, что это гетерогенность, постепенно уменьшаясь вследствие гибели ключевых видов животных, сохранялась вплоть до современности.

4. Полученные данные подтверждают представления некоторых авторов (Пидопличко, 1951; Пучков, 1989, 1992; Olf et al., 1999; Vera, 2000 и др.) о том, что основная причина преобразования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий с конца плейстоцена до современности – смена функциональных групп ключевых видов (средообразователей), которая произошла, преимущественно, в результате антропогенных воздействий.

5. Проведенное исследование дает дополнительное обоснование к необходимости разносторонней оценки причин и механизмов формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий, в том числе с учетом экологических закономерностей устойчивого существования современных наименее антропогенно нарушенных экосистем.

Список публикаций по теме диссертации

1. Турубанова С.А. Изменение ареалов темнохвойных и широколиственных видов деревьев на территории Восточной Европы в голоцене // Актуальные проблемы биологии и экологии: тезисы докладов VI молодежной научной конференции. Сыктывкар, 1999. С. 254.

2. Турубанова С.А. Изменение ареалов ключевых видов животных в голоцене на территории бывшего СССР // Тезисы докладов VI съезда Териологического общества. М., 1999. С.261.

3. Турубанова С.А. Use of Geographical Information System for Analyzing Changes of Key Animal and Plant Species Areas of Northern Eurasia in the Holocene. Использование географических информационных систем для анализа изменения ареалов ключевых видов животных и растений Северной Евразии в голоцене // Информационно-поисковые системы в Зоологии и Ботанике (Тезисы международного симпозиума). Труды Зоол. ин-та РАН. 1999. Т. 278. с.95-96.

4. Турубанова С.А. Реконструкция ареалов широколиственных и темнохвойных видов на территории Восточной Европы в голоцене // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Материалы международной научно-практической конференции. Петрозаводск, 1999. С. 171-172.

5. Турубанова С.А. Леса Европы в голоцене – что было? // Лесной бюллетень. 2000. № 4 (16) с. 17-19.

6. Смирнова О.В., Турубанова С.А.; Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема

поддержания биологического разнообразия //Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144-159.

7. Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: Геос, 2001. С. 200-208.

8. Калякин В.Н., Турубанова С.А. О современном и прошлом распространении речного бобра в Сибири // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Материалы научной конференции. Иркутск, 24-26 мая, 2001. С. 99-103

9. Турубанова С.А., Калякин В.Н. О распространении позднего мамонта в Сибири и индикационном значении этого вида // Итоги и перспективы развития териологии Сибири. Материалы научной конференции. Иркутск, 24-26 мая, 2001. С. 41-44.

10. Калякин В.Н., Турубанова С.А. Распространение мамонта в позднем плейстоцене и голоцене и трансформация природных экосистем // Материалы Московского центра РГО. Биогеография. Вып. 10. М., 2002. с. 34-40.

Издательство ООО “МАКС Пресс”.
Лицензия ИД № 00510 от 01.12.99г.
Подписано к печати 26.04.2002г.
Усл.печ.л. 1,5. Тираж 100 экз. Заказ 352.
Тел. 939-3890, 928-2227, 928-1042. Факс 939-3891.
119899, Москва, Воробьевы горы, МГУ.