

УДК [562/569+561] (118.3) (470.44/47)

**ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ
СОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ЖИВОТНЫХ
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ.
СООБЩЕНИЕ I. ГЕНЕЗИС ФАУНЫ И ФЛОРЫ В ТРЕТИЧНОЕ ВРЕМЯ.
ПАЛЕОГЕН**

**Е.В. Завьялов¹, Г.В. Шляхтин¹, В.Г. Табачишин²,
В.З. Макаров¹, М.А. Березуцкий¹, Н.Н. Якушев¹**

¹ *Саратовский государственный университет им.Н.Г. Чернышевского
Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83*

² *Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им.А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 22.03.02 г.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение I. Генезис фауны и флоры в третичное время. Палеоген. – Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н. – Обсуждаются вопросы происхождения и формирования современной фауны севера Нижнего Поволжья. Дана краткая характеристика развития климата, ландшафтов и растительности. Приведены обобщенные палеонтологические данные по ископаемым животным из Нижнего Поволжья и прилегающих территорий.

Ключевые слова: генезис, третичное время, палеоген, флора, фауна, Нижнее Поволжье.

Genesis of natural conditions and fundamental trends of contemporary dynamic of animals' natural habitats in the north of Lower Volga region. Report I. Genesis of fauna and flora in tertiary time. Paleogene. – Zavyalov E.V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Makarov V.Z., Beretzutskiy M.A., Yakushev N.N. – The issues of genesis of flora and fauna of the north of Lower Volga region in tertiary time (paleogene) were examined. The climate, landscape genesis and fundamental trends of vegetative and animal complexes formation were characterized. Paleontologic data on fossil animals from the north of Lower Volga region and specific territories was summarize.

Key words: genesis, tertiary time, paleogene, flora, fauna, Lower Volga region.

Фауна позвоночных животных севера Нижнего Поволжья включает широкий спектр видов, чье распространение в регионе значительно изменилось в исторически обозримый промежуток времени, т.е. за последние несколько столетий. Для большинства видов с динамичной структурой распространения эти изменения могут рассматриваться как расширение или сокращение ареала, вызванное активизацией цикла его перемещения либо процессов вымирания. Существуют виды, для которых следствием сокращения распространения в пределах степного зонального комплекса является образование дизъюнктивного ареала. Кроме того, известны примеры, когда долговременное изменение численности вида носит последовательный циклический характер, основанный на изменении репродуктивных показателей животных.

Изучение причин и течения долговременных динамических процессов в распространении позвоночных животных региона является основной целью данного исследования. Для ее реализации на первом этапе целесообразно рассмотреть общие вопросы генезиса фауны севера Нижнего Поволжья, что позволит выявить

исторические корни основных типов динамики распространения животных. На основе представленных в данном обзоре материалов в ходе второго этапа работ осуществлена детальная классификация типов и вариантов динамики ареалов птиц и млекопитающих, сведения о которых будут представлены в следующем сообщении. Особое внимание в работе уделено птицам, как наиболее многочисленной в фаунистическом отношении группы позвоночных животных региона, и, напротив, совсем не рассматриваются вопросы становления в историческом аспекте фауны амфибий и рептилий, что является темой отдельного исследования. Немалое место в работе отведено также общим вопросам становления климатических условий региона, а также формирования флоры и растительности, без чего реализация поставленной цели исследования была бы невозможна.

Учитывая, что палеонтологические материалы по птицам Нижней Волги крайне скудны и для воссоздания истории формирования орнитофауны региона недостаточны, познание генезиса можно осуществить лишь на основе косвенных сведений и главным образом данных орнитогеографии, палеозоологических материалов по млекопитающим, палеоботанических данных. Однако даже на этой основе любые построения в отношении данной группы животных оказываются, очевидно, более или менее гипотетичными. Это вполне справедливо еще и потому, что большинство птиц региона и сопредельных территорий совершают более или менее значимые по протяженности сезонные миграции, возникновение которых восходит к самым начальным этапам эволюции этого класса. В итоге невозможность точной сезонной календарной датировки палеонтологических материалов значительно затрудняет их интерпретацию.

Геологическое прошлое региона в его связи с генезисом животного мира целесообразно начать рассматривать с юрского и мелового времени. Итак, начало юрского периода совпадает с началом огромного наступления моря, которое в средне- и верхнеюрское время захватило территорию региона и сопредельные области. В келловейское время юрское море в значительной степени расширяется и углубляется; в районе Общего Сырта происходит поднятие, которое продолжается в оксфордский и кимериджский века. Небольшие местные поднятия морского дна отмечались и в нижнем отделе мела, однако уже во второй половине выделенного периода произошло, очевидно, сильное обмеление и сокращение мелового бассейна. Затем в начале вернемелового времени происходит значительное перераспределение площади моря и суши на Русской равнине. До этого периода верхнемеловое теплое море было обособлено от северного океана и только в верхнесантонский век оно на некоторое время соединилось с ним, что привнесло в регион холодные течения. Наконец, в верхнесенонское время сообщение с северным океаном вновь прекратилось (Кулакова, 1951).

Не останавливаясь на вопросах распространения юрских и меловых птиц, имеющих крайне мало общих черт с современными представителями класса, целесообразно сразу же обратить внимание на палеоген, когда уже к олигоцену появились представители некоторых современных родов. Именно с этого времени следует начать своеобразный отсчет времени в генезисе орнитофауны нижневолжского региона, когда, по мнению И.А. Долгушина (1957), на земле обитали ископаемые представители *Otis*, *Vanellus*, *Larus*, *Cygnus*, *Nyroca*, *Anas*, *Pelecanus*, *Aquila* и

др. В последующем – в неогене, а конкретнее – в плиоцене и даже четвертичном периоде, вследствие дифференциации появились близкие к ныне живущим или даже живущие в настоящее время виды этих родов. В соответствии с представлениями Г.П. Дементьева (1958), именно в палеогене четко выявились современные отряды, в начале миоцена – современные семейства и, очевидно, некоторые рецентные роды. Далее, в верхнем плиоцене, как было отмечено выше, появилось небольшое количество современных видов, которые в верхнем плейстоцене уже составляли до 80% от общего состава авифауны.

В то же время, выделяя начальные этапы формирования орнитофауны региона, мы достаточно четко представляем себе, что делаем это весьма условно. Во-первых, изучаемая территория находится на стыке нескольких ландшафтно-климатических зон (лесостепи, степи и полупустыни) и включает большое количество значительных по площади интразональных элементов, в частности облесенных пойм рек и крупных балок, водораздельных («нагорных») лесов, обширных степных водоемов и др. Генезис фауны каждого из этих элементов ландшафта имеет как общие, так и специфические особенности, что определяет целесообразность рассмотрения формирования лесного, степного и околородного комплексов птиц в отдельности, а лишь затем – обсуждения вопросов взаимного проникновения отдельных видов птиц или их группировок на различных этапах ландшафтогенеза севера Нижнего Поволжья. С этих позиций история формирования фауны водоемов оказывается наиболее древней, она берет свое начало, очевидно, с палеоцена, хотя некоторые предковые формы гусей, фламинго и гагар известны даже с позднего мела.

Во-вторых, все гипотетические построения относительно хода развития фауны изучаемой территории, по крайней мере до конца миоцена, можно назвать своеобразной предисторией, так как ее ландшафтный облик, подобный современному, сформировался именно к этому периоду. Таким образом, травянистые сообщества, аналогичные современной степной растительности, появились в миоцене, тогда как пустынная флора является более древней (Сагалаев, 2000). Миоценовая и, в большей степени, плиоценовая фауна на юго-востоке Европы развивается в условиях открытого ландшафта, носящего скорее лесостепной, чем степной характер. Поэтому генезис древнейшей фауны птиц лесов и водоемов палеогена и олигоцена, в частности, может быть рассмотрен на примере более обширных пространств Европы, так как он имеет в целом более или менее однотипный характер. Кроме того, эти вопросы достаточно подробно освещены в литературе (Воинственский, 1960), поэтому имеет смысл остановиться на них лишь в тезисной форме.

Наконец, в-третьих, во многом разделяя высказанные некоторыми исследователями положения (Пидопличко, 1950 и др.), мы склонны полагать, что в олигоцене и первой половине миоцена большая часть территории севера Нижнего Поволжья была залита водами морей. Именно поэтому, анализируя развитие фауны в пределах названных геологических веков, мы в большей степени будем ориентироваться на сопредельные участки европейской суши, а также островные экосистемы, формирующиеся по мере отступления морских вод и вымывания солей из почвогрунтов осадками. Не меньшее значение, в плане анализа дальнейшего взаимного проникновения видов, начиная с миоцена, имеет представление некоторых

данных о ходе эволюционных процессов и в азиатской части Евразии, в частности на территории современного Казахстана, освободившейся из-под вод третичных бассейнов значительно раньше. Это крайне важно еще и потому, что современная фауна птиц юга саратовского Правобережья и большей части Заволжья включает на некоторых участках до 20% элементов азиатского и горного происхождения.

Развивая эти соображения, следует заметить, что действительно в начале палеоцена обширные пространства, занятые водами остатков Тетиса, простирались между Волгой и Уралом (рис. 1). Отделенная от европейской суши, в том числе и изучаемой территории, теплыми, нормальной солености водами Тургайского залива Туранского моря, территория Восточного Казахстана характеризовалась специфичной фауной. На слабо всхолмленной равнине развивалась речная сеть, сформировавшаяся еще в позднем мелу, она была покрыта богатой и разнообразной растительностью, более теплолюбивой в низменностях (Гроссгейм, 1975). Между тем нет никаких оснований предполагать, что проникновение на север Нижнего Поволжья видов азиатского происхождения началось в тот период.

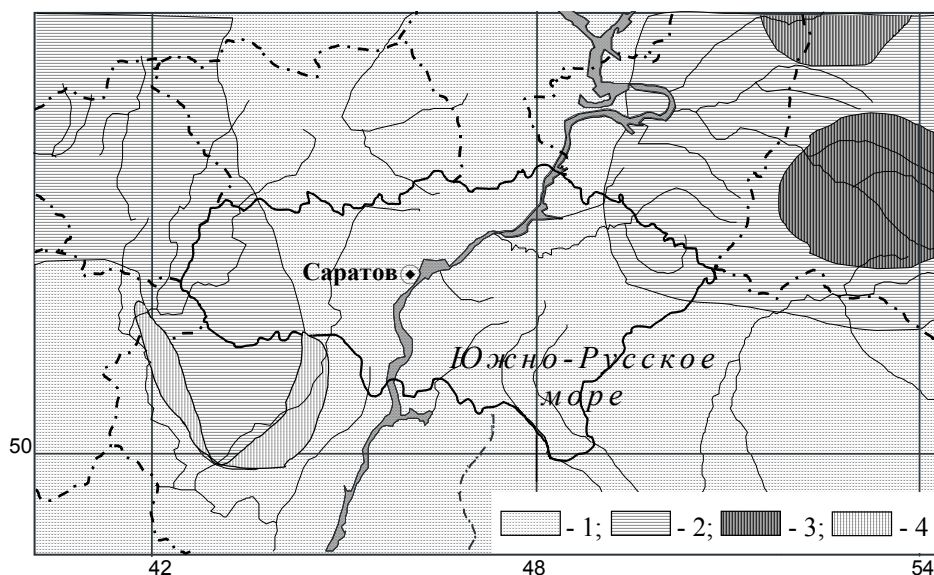


Рис. 1. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в палеоцене (сост. по: Гроссгейм, 1975; с измен.): 1 – моря; 2 – низменности и аккумулятивные, денудационно-аккумулятивные равнины; 3 – холмистые и возвышенные равнины, плато; 4 – области чередования морских и наземных обстановок

Вследствие значительного расширения в эоцене пределов Западно-Сибирского моря, а также в результате трансгрессии Тургайский залив, вероятно, преобразовался в пролив, что в еще большей степени отделило Казахстанскую равнину, покрытую лесами субтропического типа с примесью умеренных мезофильных широколиственных и хвойных растений и населенную бронтотериями,

архаичными тапирообразными и антракотериями, от европейской суши. Только позднее в среднем олигоцене на азиатских территориях, не занятых морем, лесные массивы чередовались со степными и полупустынными ландшафтами. Фауна этого периода некоторыми исследователями условно называется индрикотериевой – по названию одного из живущих здесь носорогов. Кроме них здесь обитали антракотерии, энтелодонты, цилиндродонты, тапироиды, парацератерии, халикотерии и филлотелоны (Гроссгейм, 1975). Это время влажного и достаточно теплого климата, что, вероятно, способствовало формированию многочисленных мелководных заливов и солончаков и сопутствующих им животных.

Столь обширная характеристика генезиса флоры и фауны достаточно удаленной в пространственном отношении Казахстанской равнины в палеогеновое время обусловлена необходимостью еще раз подчеркнуть более значимый ее возраст по сравнению с изучаемой территорией. Действительно, как было отмечено выше, Южно-Русское море в палеоцене вдавалось глубоко на север, что явилось наглядным примером начавшейся, очевидно, в этот период трансгрессии после завершения сухого датского века. В этой связи стоит сразу же указать на принятую в предлагаемой работе датировку основных рубежей палеогена. Основываясь на данных М.М.Рубинштейна (1975), в качестве границы, отделяющей мел от палеоцена, принят возраст в 68 ± 2 млн. лет, граница палеоцен – ранний эоцен определена в 60 ± 2 млн. лет. Следующий рубеж между ранним и средним, а затем средним и поздним эоценом датирован соответственно в 55 ± 2 и 45 ± 2 млн. лет. Наконец, граница между поздним эоценом и олигоценом определена в 38 ± 2 , а верха последнего – 27 ± 1 млн. лет. Продолжая разговор о инкерманском и качинском веках палеоцена, необходимо заметить, что рельеф свободных от морских вод малых по площади участков региона был сглаженным. Жаркий и влажный климат способствовал существенной перестройке состава фауны и флоры. Низкие морские берега были, очевидно, покрыты влажной субтропической растительностью.

В целях более детального анализа флоры того времени, представим данные по комплексам миоспор палеогеновых отложений региона, которые широко представлены в пределах крупной тектонической депрессии – Ульяновско-Саратовской синеклизы, в частности в междуречье р.Волги и Медведицы на западе до линии Пенза – Аткарск (Дистанов, Кузнецова, 1975). В отношении палеоцена показательными являются материалы, полученные для сызранской и камышинской свит. Комплексы миоспор первой из них содержат пыльцу голосеменных (Cupressaceae, Taxodiaceae, *Pinus*) и покрытосеменных (Arecaceae, Oleaceae, Moraceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, *Ilex*, *Quercus*, *Castanopsis* и стемм Normapolles, Postnormapolles). Во второй также велико участие палеоценовых форм последних двух стемм (*Trudopollis*, *Extratropipollenites*, *Nudopollis*, *Triatriopollenites*). Покрытосеменные, помимо названных выше таксонов, представлены в палеоценовой растительности региона *Myrica*, *Platycarya*, *Alnus*, *Castanea*, Araliaceae, *Rhus*, Lauraceae; уступающие по обилию голосеменные представлены *Podocarpus*, *Cedrus*, *Pinus*, Cupressaceae и Taxodiaceae (Кузнецова, 1965). Бахчисарайский и симферопольский века раннего и среднего эоцена не привнесли значительных изменений в рельеф Северо-Русской равнины. Площади суши на изучаемой территории вследствие обмеления и последующего осушения Ульяновского залива в конце выделенного периода значительно расширились (рис. 2).

Климат того времени можно охарактеризовать как умеренный семиаридный, что способствовало произрастанию в регионе буков, ильмов и лип. В целом растительность была представлена хвойно-лиственными субтропическими лесами и значительно отличалась от таковой предыдущего периода некоторыми признаками. В частности, в нижнеэоценовых комплексах центрального и северного Правобережья Волги снижено количество пыльцы стеммы *Normapolles*, из которой в спектре представлены лишь *Nudopollis*, *Extratrirporopollenites*, *Trudopollis pompeckji*. Напротив, в комплексах преобладали *Castanea*, *Castanopsis*, *Triatriopollenites*, *Tricolporopollenites* и реже встречались *Cupressaceae*, *Pinus*, *Araucaria*, *Areacaceae*, *Myrica*, *Platycarya*, *Carya*, *Carpinus*, *Quercus*, *Rhus*, *Laurus*, *Myrtaceae*, *Anacolosidites supplingensis*. Отличительной особенностью среднеэоценовых спектров этой территории является увеличение доли *Tricolporopollenites* и *Tricolporopollenites* (Кузнецова, 1965). Во флоре правого коренного склона волжской долины, напротив, вероятно, господствовали покрытосеменные (до 80%), представленные стеммами *Normapolles*, *Postnormapolles* и родом *Tricolporopollenites*. Среди голосеменных здесь преобладали различные виды кипарисовых и *Cedrus*, что в целом придает флоре более ксерофитный облик по сравнению с камышинской (Зубкович, 1975). В структуре комплексов наземных животных серьезных изменений, очевидно, не произошло.

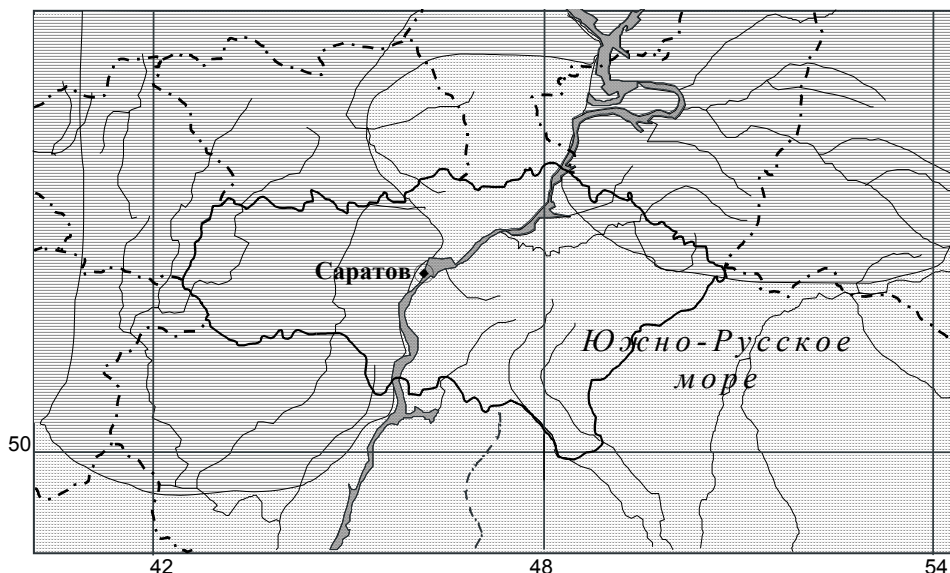


Рис. 2. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в раннем и среднем эоцене (сост. по: Гроссгейм, 1975; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

В позднем эоцене (бодракский и альминский века) рельеф еще больше сnivelировался, вновь освобождающаяся из-под морских вод суша покрывалась лиственно-хвойными лесами (каштановыми, каштанописными, а позднее – дубами), роль

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

хвойных в которых несколько увеличилась; в прибрежных стациях произрастали таксодиумы. Например, комплекс миоспор верхнеэоценовых отложений (киевская свита) отличается преобладанием пыльцы *Quercus*, *Castanea*, *Castanopsis*, *Tricolporopollenites*, *Tricolpopollenites*; пыльца теплоумеренных мезофильных растений встречается здесь единично (Зубкович, 1975). Палеогеновая трансгрессия достигает в это время, вероятно, своего максимума, хотя в пределах изучаемой территории, напротив, расширяются площади суши (рис. 3). Они заселяются крупными и мелкими млекопитающими, палеонтологические данные по которым с изучаемой территории крайне скудны. Лишь в самых общих чертах можно представить картину палеогеновых териокомплексов, основываясь главным образом на находках из других частей европейской и азиатской суши (Беляева, 1975). Широкое распространение имели в то время настоящие носороги (*Rhinocerotidae*), которые представляли собой довольно обширную группу (*Eotrigonias*, *Allacerops*, *Aceratherium*, *Protaceratherium*, *Aprotodon*, *Dicerorhinus*, *Brachypotherium*), получившую наибольшее развитие в неогене. Копытные, в частности парнопапы, известны из различных типов местообитаний: широкое распространение во влажных биотопах получают, вероятно, свинообразные (*Entelodontidae*, *Anthracotheriidae*), из которых свиньи (*Suidae*, *Conohyus*) свидетельствуют о зарождении в тот период одной из существенных современных групп млекопитающих.

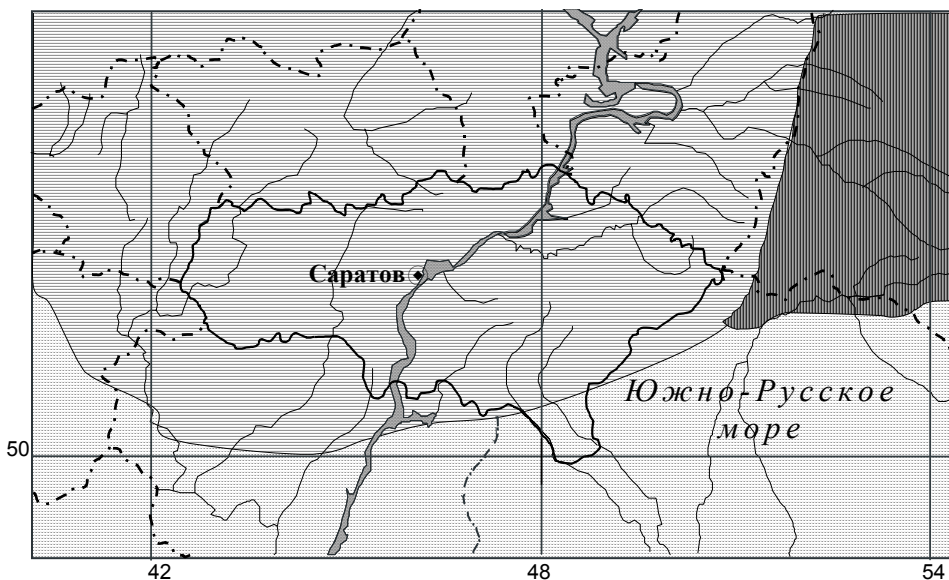


Рис. 3. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в позднем эоцене (сост. по: Гроссгейм, 1975; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

Более сухие ландшафты населяли представители *Tragulidae* — мелкие оленики (*Lophiomeryx*, *Prodremotherium*, *Gobiomeryx*), которые сменились позднее другими родами. Палеоген является временем появления оленей (*Cervidae*, *Amphitragulus*,

Iberomeryx, *Eumeryx*), получивших широкое распространение и дошедших как древняя таксономическая группа до наших дней. Насекомоядные в позднем олигоцене были представлены, очевидно, ежами (*Palaeoscaptor*), а зайцеобразные – пищухами (*Agispelagus*). Среди грызунов доминировали представители семейств *Ischyromyidae*, *Cylindrodontidae*, *Cricetidae*, *Dipodidae* и *Castoridae*, часть из которых принадлежит и к современной фауне.

В олигоценовую эпоху палеогеографическая обстановка региона существенно не изменилась, хотя на востоке произошло осушение обширных территорий, что привело к формированию единого Евразийского материка (рис. 4). Значимое похолодание приводит к началу формирования климатической зональности растительности, когда на изучаемой территории в растительном покрове преобладают сосновые и широколиственные смешанные леса с богатыми папоротниковыми ассоциациями и болотным кипарисом. Комплекс миоспор этого времени отражает субтропическую флору, в которой доля растений с опадающей листвой крайне мала, а содержание голосеменных невелико (до 30%). Основу ассоциаций составляют различные *Carya*, *Juglans*, *Corylus*, *Alnus*, *Quercus*, реже встречаются *Agaceae*, *Myrica* и *Castanea*, а березы крайне редки (Бойцова, Покровская, 1975).

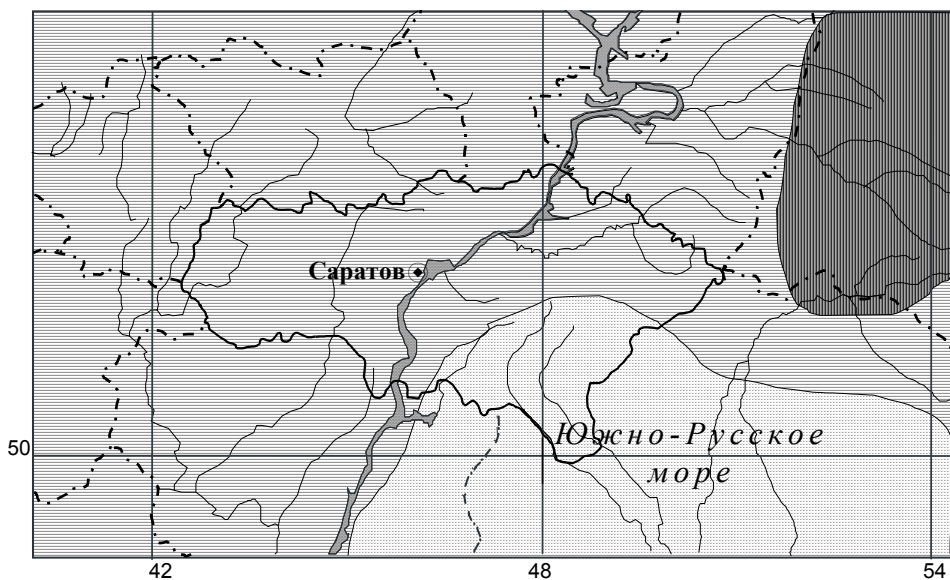


Рис. 4. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в олигоцене (сост. по: Гроссгейм, 1975; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

Однако вернемся к палеогеновой, в особенности эоценовой фауне водных и околоводных птиц, давшей начало, очевидно, представителям многих современных родов куликов, цапель, чаек, пастушков и др. Ареной формирования данного комплекса могли в равной степени быть морские берега и острова с прибрежными песками и солончаками по берегам, а также болотистые луга вокруг пресноводных

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

водоемов. Примерно 50 млн. лет назад произошло некоторое потепление климата, когда между современными долинами рек Иловли и Медведицы, по-видимому, вследствие поднятия земной коры появилась невысокая суша. Эта равнина была покрыта тропическими лесами с отдельными вкраплениями субтропических элементов (магнолий, каштанодубов, лавров и др.). Береговая линия палеогеновых морей не оставалась постоянной, что приводило к поочередному затоплению и осушению прибрежных отмелей. Считается (Легенькая, Шабанов, 1973), что через ряд последовательных стадий, когда Сызранское море сменилось Саратовским бассейном, только к концу палеогенового времени территория области полностью освободилась от морских вод. Доказательством существования этих процессов являются корни мангровых растений, входящие в состав так называемой «камышинской» флоры, известной с сопредельной территории Волгоградской области (Брылев, 1992).

Продолжение следует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева Е.И. Краткий обзор фауны и флоры. Млекопитающие // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 441 – 444.
- Бойцова Е.П., Покровская И.М. Краткий обзор фауны и флоры. Наземная флора // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 448 – 457.
- Брылев В.А. Развитие природных условий // Красная книга: Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области. Волгоград: Волгоградинформпечать, 1992. С. 5 – 14.
- Воинственский М.А. Птицы степной полосы Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1960. 292 с.
- Гроссгейм В.А. Палеогеография // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 457 – 473.
- Дементьев Г.П. Ископаемая авифауна СССР и ее палеобиогеографическое значение // Проблемы зоогеографии суши: Материалы совещ. по зоогеографии суши. Львов: Выща шк. Изд-во при Львов. ун-те, 1958. С. 76 – 84.
- Дистанов У.Г., Кузнецова Т.А. Региональные стратиграфические очерки. III. Русская платформа. Западный борт Прикаспийской впадины: Ульяновско-Куйбышевское Поволжье // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 191 – 197.
- Долгушин И.А. К истории формирования фауны птиц Казахстана // Изв. АН Казах. ССР. Сер. биол. 1957. Вып. 2 (14). С. 3 – 14.
- Зубкович М.Е. Региональные стратиграфические очерки. III. Русская платформа. Западный борт Прикаспийской впадины: Саратовско-Волгоградское Поволжье // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 197 – 204.
- Кузнецова Т.А. Пыльца из камышинских отложений Среднего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1965. Т. 40, вып. 4. С. 56 – 89.
- Кулакова В.Н. Геологическое строение // Природа Куйбышевской области. Куйбышев: Кн. изд-во, 1951. С. 11 – 38.
- Легенькая Е.Ф., Шабанов М.А. География Саратовской области. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1973. 128 с.
- Пидопличко И.Г. История фауны степей // Животный мир СССР. 1950. Т. 3. С. 34 – 78.
- Рубинштейн М.М. Абсолютная датировка палеогеновой системы в СССР // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 33 – 35.
- Сагалаев В.А. Флора степей и пустынь Юго-востока Европейской России, ее генезис и современное состояние: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 2000. 42 с.