ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. № 2. С. 91 – 107

УДК [562/569+561] (118.3) (470.44/.47)

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

Е.В. Завьялов [1], Г.В. Шляхтин [1], В.Г. Табачишин [2], В.З. Макаров [1], М.А. Березуцкий [1], Н.Н. Якушев [1]

[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 24.05.02 г.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение II. Генезис фауны и флоры в третичное время. Неоген. – 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, неоген, 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 II. Genesis of fauna and flora in tertiary time. Neogene. – Zavialov E.V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Makarov V.Z., Berezutskiy M.A., Yakushev N.N. – The issues of genesis of flora and fauna of the north of Lower Volga region in tertiary time (neogene) 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, neogene, flora, fauna, Lower Volga region.

Продолжение (*см. номер 1*).

Выявление исторических корней основных типов динамики распространения животных на севере Нижнего Поволжья определяет целесообразность рассмотрения общих вопросов генезиса флоры и фауны региона. На втором этапе исследований, продолжая изучение причин и течения долговременных динамических процессов в распространении позвоночных животных Саратовской области и сопредельных территорий (Завьялов и др., 2002), обратим свое внимание на развитие природных условий в неогеновое время третичного периода.

В этой связи, приближаясь к рассмотрению вопросов формирования фауны птиц и млекопитающих региона в неогене, выделим отдельное место проблеме районирования морских и континентальных отложений того времени. Изучаемая территория приурочена к одному из основных геоструктурных элементов Евразии – Восточно-Европейской платформе. Однако внутри этого кратона можно назвать

© Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, В.З. Макаров, М.А. Березуцкий, Н.Н. Якушев, 2002

целый ряд структурно-фациальных зон, с которыми в большей или меньшей степени связана территория современной Саратовской области и сопредельные участки. Среди них – Волго-Хоперское междуречье, Приволжская возвышенность, Поволжье и Предуралье, Прикаспийская низменность и Подуральское плато. Названные зоны испытывали различное влияние со стороны моря, некоторые из них были затоплены в течение почти всего неогена, другие подтоплялись кратковременно или не затоплялись совсем. В частности, к Восточному Паратетису относились, очевидно, самые южные районы Восточно-Европейской платформы – Нижневолжское правобережье и Прикаспийская впадина, тогда как другие в большей степени были свободны от морских вод. Например, до начала наступления акчагыльского и апшеронского морей на территории заволжской части происходили интенсивный речной размыв суши и формирование долины р.Волги и ее притоков, русло которой было приурочено в Заволжье к Узени-Иргизской степи (Легенькая, Шабанов, 1973). В соответствии с принятой многими исследователями классификацией хроностратиграфическая шкала Восточного Паратетиса включает поэтапно несколько регионярусов: кавказ, сакараул, коцахур, тархан (нижний миоцен), чокрак, караган, конка (средний миоцен), сармат (s. 1.), мэотис (верхний миоцен), понт (нижний плиоцен), киммерий (средний плиоцен), акчагыл и апшерон (верхний плиоцен). Иными словами, в области Восточного Паратетиса верхняя граница неогена проводится, по мнению В.А. Гроссгейма (1975), по кровле апшеронского регионяруса (0.7 млн лет). В этой связи можно указать на возможность проведения корреляции континентальной шкалы с морской.

Вместе с тем не меньшее, а быть может, и большее число сторонников имеет хроностратиграфическое деление, в соответствии с которым апшеронский регионярус рассматривается в составе эоплейстоцена, т.е. в четвертичной системе. При таком делении продолжительность последней насчитывает около 1.8 млн лет. Не рассматривая более обоснованности представленных мнений, отметим, что в данном исследовании мы следуем хронологии первого из обозначенных направлений. Это обусловлено не столько соображениями четкого следования линии одной из альтернативных гипотез, а в большей мере логикой самого изложения палеонтологического материала, когда начало окского оледенения на пике тюркянской регрессии являет собой резкий поворот в динамике растительных и животных комплексов изучаемой территории. Именно поэтому считаем вполне уместным анализ изменения основных типов растительности и животного мира апшерона провести в данном сообщении по неогеновой системе.

Коль скоро мы остановились на особенностях неогеновой стратиграфической шкалы, считаем целесообразным представить современное видение и геохронологического деления этого периода. Таким образом, миоцен включает аквитанский, бурдиальский, лангийский, серравальский, тортонский и мессинский века, тогда как плиоцен – занклский, пьяченцкий и гелазский. В нижнем плиоцене для саратовского Поволжья выделяются главным образом континентальные кинельские (кварцевые разнозернистые пески), а в верхнем плиоцене – морские акчагыльские (кварцевые среднезернистые пески с прослоями грубого окатанного материала) и лиманно-дельтовые апшеронские отложения (подсыртовые пески и сыртовые глины) (Габдуллин и др., 2002).

В отношении континентальных отложений, опираясь на важнейшую с точки зрения стратиграфии группу живых организмов – млекопитающих, можно констатировать, что граница между неогеном и палеогеном не отмечалась сколько-нибудь значимыми изменениями фауны. Так называемая аквитанская фауна, время существования которой сопоставляется с началом неогена, включала представителей Indricotheriidae, Entelodontidae и некоторых других групп палеогеновых млекопитающих (Габуния, 1986). Не отмечено в этот период и резких изменений в составе растительности. Таким образом, эта граница в области Восточного Паратетиса проводится по подошве кавказского региояруса. В отношении верхней границы неогеновой системы, напротив, нужно обратить внимание на резкую смену фауны млекопитающих виллафранкского типа комплексами кромер-миндельского типа, когда вымирают многие роды и виды млекопитающих плиоцена. В этот же период широкого распространения достигают холодолюбивые и перигляциальные формы *Mammuthus*, *Ovibos*, *Saiga*, *Camelus*, *Dicrostonyx* и др. (Невесская, 1986), о чем более подробно будет изложено ниже.

При анализе представления о миоценовом облике Приволжской возвышенности (рис. 1 – 3), сформировавшейся в результате тектонических процессов на месте южной части Рязано-Саратовского прогиба, целесообразно обратиться к данным анализа состава неогеновых отложений этой территории.

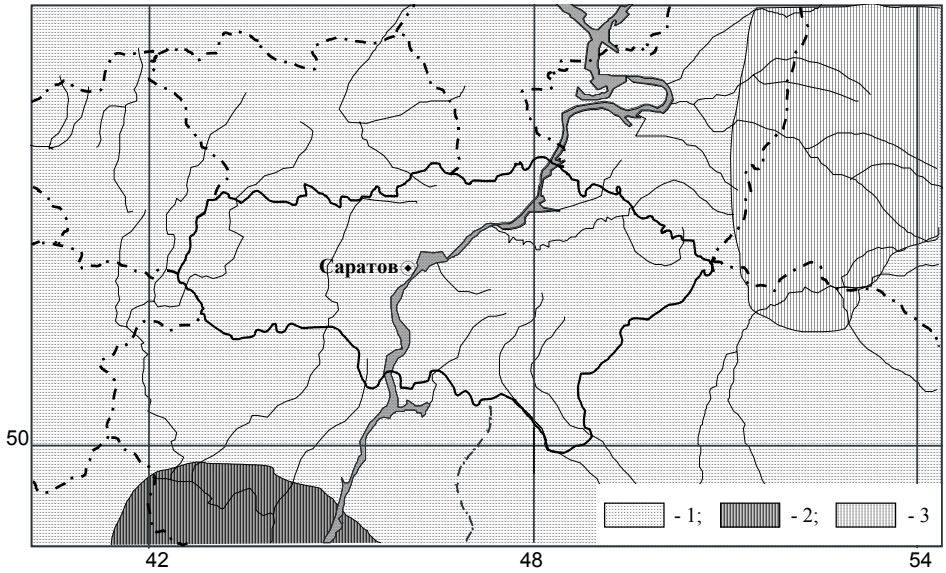

Рис. 1. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в раннем миоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.): *1* – низменности и аккумулятивные, денудационно-аккумулятивные равнины; *2* – холмистые и возвышенные равнины, плато; *3* – области чередования морских и наземных обстановок

В частности, можно упомянуть ламкинскую свиту, распространенную в верховьях притоков древнего Дона, в том числе и р.Хопер. Здесь она слагается двумя эрозионно-аккумулятивными циклами, наложенными друг на друга. В составе первого обнаружена пыльца голосеменных, среди которых преобладает пыльца сосен (*Pinus,* subgen. *Haploxylon* – 42 – 70%). Кроме того, в раннемиоценовое время произрастали покрытосеменные *Fagus*, *Nyssa*, *Rhus*, *Diervilla*, *Carya* и др. В более поздних отложениях опять доминируют хвойные из семейства Pinaceae (*Pinus,* subgen. *Diploxylon*), присутствуют *Podocarpus*, *Cedrus*, *Glyptostrobus*, а также Gleicheniaceae. Состав другой (горелкинской) свиты из этого района свидетельствует о появлении в составе фитоценозов на фоне явного превосходства покрытосеменных некоторых видов лиственных мезофильных пород, в частности *Rhus*, *Carya* и др. (Иосифова и др., 1986).

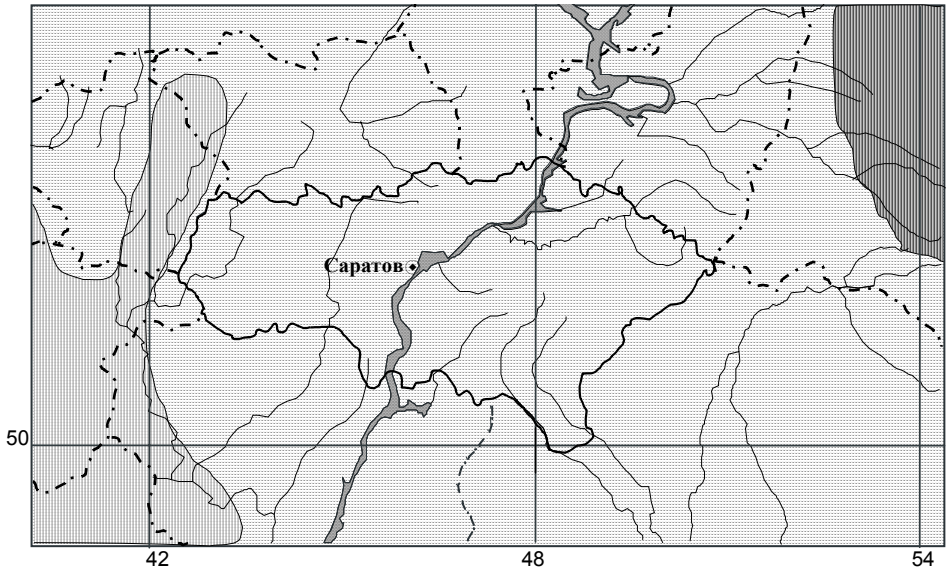

Рис. 2. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в среднем миоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

В ранне- и среднемиоценовой фауне региона отмечаются представители различных экологических групп, когда платибелодоны, бунолистриодоны, кубанохерусы и другие животные обитали в болотистых стациях и в поймах рек, дейнотерии, гомфотерии и ранние мунджаки жили в лесах, а амфиционы, перкрокуты, паранхитерии, палеотрагусы и другие формы занимали ландшафты, напоминающие по облику саванны (Габуния, 1986). В древнейших миоценовых сообществах Европы среди мелких млекопитающих преобладали Cliridae и Eomyidae. Позднее семейство эомиид постепенно затухает, до акчагыла доживают отдельные представители, а к плейстоцену виды семейства полностью вымирают. Со второй половины миоцена облик данной фауны определяли хомяки (*Cricetodon*), наряду с ними были широко распространены крупные летяги и зайцеобразные (корнезубые

Amphilagus и некорнезубые *Prolagus*). Таким образом, начиная с миоцена, облик фауны мелких млекопитающих изучаемой территории определяют представители таксономических групп (сонь, мышеобразных, хомяков, настоящих беличьих и зайцеобразных), виды которых в той или иной степени сохранились до наших дней (Агаджанян, 1986).

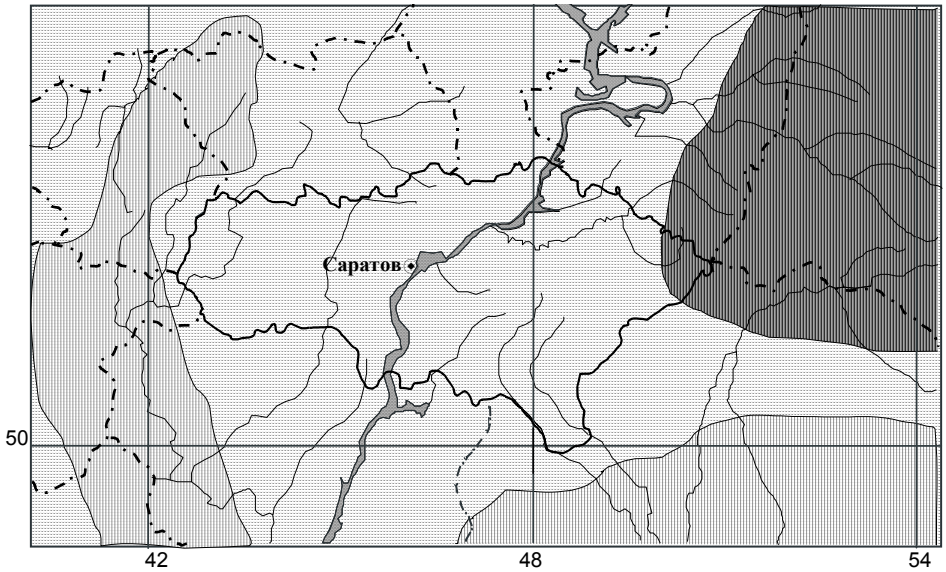

Рис. 3. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в позднем миоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

В плиоцене в пределах Приволжской возвышенности увеличиваются площади открытых пространств (рис. 4, 5), на что указывает появление в составе отложений пыльцы растений степных формаций (Chenopodiaceae, *Artemisia*, Polygonaceae), что, впрочем, происходило на фоне почти абсолютного доминирования на большей территории комплексов лесного типа с преобладанием представителей *Pinus*. Только в долинах рек плиоценового времени преобладали травы (44 – 57%), в то время когда на долю древесных форм и споровых приходилось 21 – 35 и 12 – 14% соответственно. Это придает облику некоторых участков Приволжской возвышенности степной вид, неотъемлемыми атрибутами которого являются представители Poaceae, Chenopodiaceae, Asteraceae. Здесь же, помимо *Pinus* (subgen. *Diploxylon* и subgen. *Haploxylon*), произрастают *Betula*, *Alnus* и *Quercus* (Иосифова и др., 1986). В эту эпоху выделенная территория, как, впрочем, и вся территория Восточной Европы, была заселена еще виндобонской фауной, однако уже относительно обедненной и содержащей элементы гиппарионовой фауны (Габуния, 1986). В среднем плиоцене, еще до расцвета Microtinae, широкое распространение среди мелких млекопитающих имели представители Muridae и полевковидные хомяки. Вторая же половина плиоцена отличается появлением и последующим доминированием настоящих полевок (Агаджанян, 1986).

С точки зрения познания генезиса фауны самых северных заволжских участков и сопредельных территорий, нельзя не упомянуть, хотя и в очень краткой форме, об особенностях развития в палеоген-неогеновый период природных условий Поволжья и Предуралья как одной из структурно-фациальных зон Восточно-Европейской платформы. В раннемиоценовое время (кавказский региоярус) флора данной территории рассматривается как тургайская широколиственная листопадная, содержащая большое количество хвойных, в особенности кипарисовых и таксодиевых, а также небольшую примесь древних голосеменных (*Ginkgo*, *Podocarpus*), платана и вечнозеленых растений (*Myrtus*, *Sterculia* и др.). В последующий период (сакараул) продолжается развитие тургайской флоры, которая, очевидно, именно к этому периоду достигает своего расцвета, но все еще содержит значительное число кипарисовых, таксодиевых и сосен. Только в интервале от коцахура до конки (приблизительно 14 – 18 млн лет назад) начинает сокращаться содержание теплолюбивых элементов, появляются холодоустойчивые породы (*Salix*, *Betula*, *Alnus*) и травянистые растения. Однако флора все еще содержит все тургайские черты: лиственные, главным образом широколиственные (*Juglans*, *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*), преобладают над хвойными, а сосновые – над таксодиевыми.

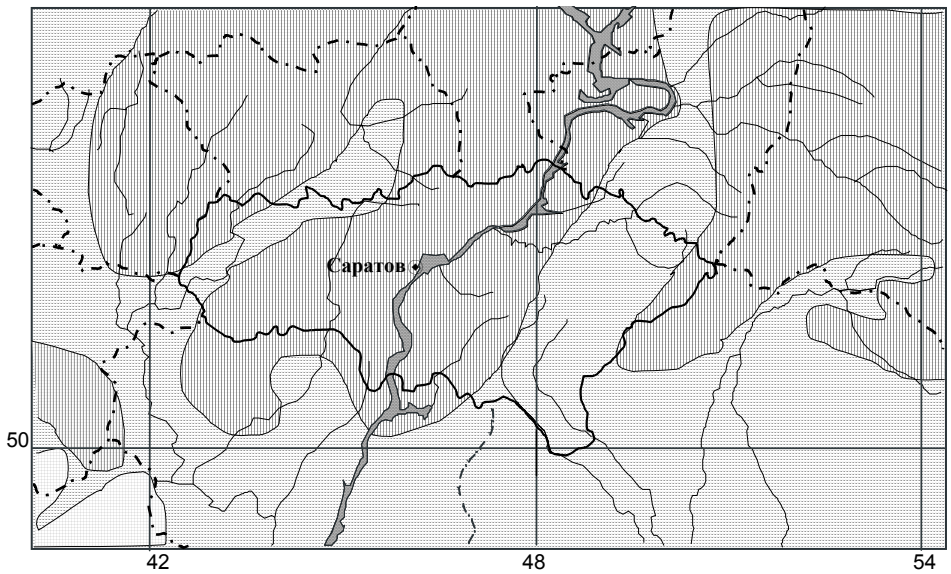

Рис. 4. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в раннем плиоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

С этого времени и до середины сармата (около 12 млн лет назад) в связи с развитием похолодания в растительном облике Поволжья происходят значительные изменения, которые в очень кратком виде можно охарактеризовать как увеличение доли травянистых растений и ели, преобладание мелколиственных холодоустойчивых пород и значительное сокращение обилия кипарисовых и

таксодиевых. Спорово-пыльцевые комплексы, кроме того, указывают на произрастание в это время голосеменных (*Abies*, *Tsuga*, *Picea*, *Pinus* subgen. *Haploxylon*, *P. silvestris*, Cupressaceae и др.), покрытосеменных (*Salix*, *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Betula* и др.) и споровых (*Sphagnum*, *Lycopodium*, *Osmunda,* Polypodiaceae). Для верхнемиоценового времени палеонтологические материалы по данной территории крайне скудны, что не позволяет составить достоверной картины развития растительного покрова (Яхимович, Горецкий, 1986). В составе позднемиоценовой гиппарионовой фауны региона доминирующее положение в сообществах, очевидно, заняли обитатели травянистых равнин – гиппарионы, газели, палеориксы, протрагелафусы, проториксы, палеореаксы, ойоцеросы (Габуния, 1986).

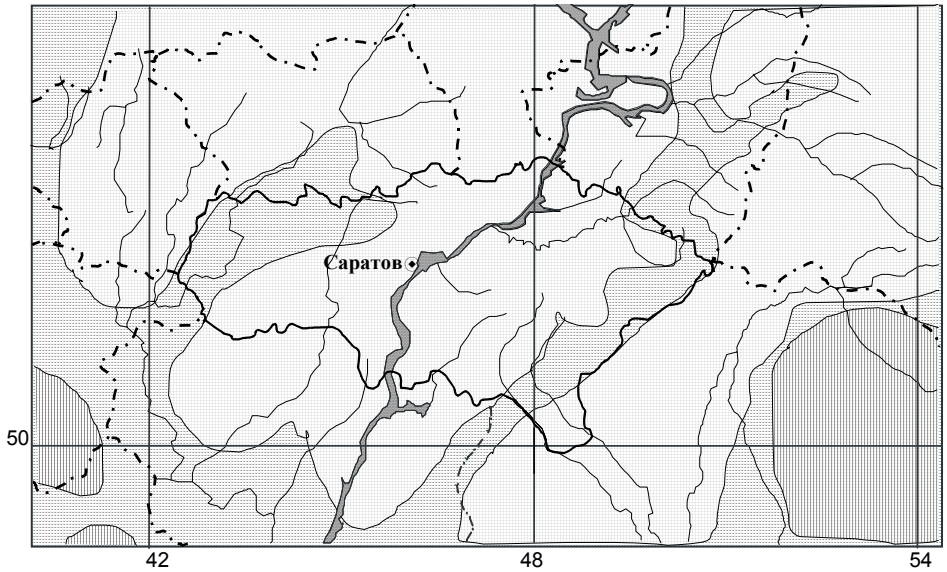

Рис. 5. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в среднем плиоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

В отношении растительности Поволжья плиоценового времени однозначного ответа также дать невозможно в силу наличия в это время (акчагыл) нескольких фаз похолоданий и потеплений, значительно сказывающихся на облике растительного покрова. В самом общем виде можно лишь констатировать, что в облике этой части изучаемой территории 1.5 – 3 млн лет назад преобладали разнотравные степи и березово-широколиственные леса, соотношение площадей, занятых которыми, постоянно менялось. В пределах этого времени формируется достаточно специфичная фауна хапровского комплекса, когда на изучаемой территории, очевидно, более не встречаются дейнотерии, тапиры и жирафы, сокращают свою численность и распространение махайроды, ананкусы и гиппарионы; помимо архидискодонов и лошадей на юго-востоке Европы широко расселяются антилопы, олени

родов *Cervus* и *Eucladocerus*, а среди мелких млекопитающих полевки преобладают над зайцеобразными (Габуния, 1986). В это время повсеместно доминируют корнезубые полевки и отсутствуют некорнезубые формы: в степных ландшафтах ведущая роль принадлежит полевкам группы *Villanyia*. До Поволжья в азиатской части Евразии были обычны корнезубые цокора (*Prosiphneus*), многочисленны тушканчики, встречались сони, мыши, бобры (*Trogontherium*), выхухоли, кроты, землеройки и, вероятно, лемминги трибы Lemmini (Агаджанян, 1986).

Более подробно теперь остановимся на вопросах формирования неогеновой флоры и фауны Прикаспийской впадины, для которой известны как морские, так и континентальные неогеновые отложения. Эта зона занимала в то время большую часть территории севера Нижнего Поволжья, к которой был приурочен и северный борт впадины. В отношении миоцена прежде всего следует указать на наличие в этот период нескольких повышений уровня морских вод, наиболее значимые из которых в отношении изучаемого региона приходятся на чокрак и сармат. Однако воды этих морей едва ли достигали пределов современной Саратовской области, в частности, Г.Н. Родзянко (1970) высказывал предположение о том, что у западных пределов залив сарматского моря проникал на север лишь до широты г.Волгограда. С этой же территорией связаны отложения и понтического бассейна, который в период максимальной трансгрессии в раннеплиоценовое время в виде опресненного залива заходил относительно далеко на север.

Территории, свободные от морских вод, в том числе и север Нижнего Поволжья, были покрыты в миоцене тургайской флорой, которая включала древесные (*Pinus* subgen. *Diploxylon*, *P.* subgen. *Haploxylon*, *Podocarpus*, *Picea*, *Abies*, Cupressaceae, Taxodiaceae, *Tsuga*, *Myrica*, *Betula*, *Carpinus*, *Pterocarya*, *Carya*, *Juglans*, *Tilia*, *Quercus*, *Fagus*, *Acer*, *Liquidambar*), кустарниковые (*Corylus*, *Ilex*, *Viburnum*, Ericaceae) и папоротниковые (Polypodiaceae) формы. В первой половине плиоцена (понт – киммерий) процессы преобразования флоры идут более быстрыми темпами, нежели в северных районах Поволжья и Приуралья. Очевидно, уже около 4 млн лет назад в ландшафтном облике Прикаспийской низменности преобладали открытые ландшафты. Например, споро-пыльцевой комплекс кушумской свиты, известной помимо других территорий и из пределов Мокроусовской и Краснокутской разведочных площадей, характеризуется преобладанием травянистых (73.7%) форм (Chenopodiaceae, Convolvulaceae, *Artemisia*); на долю древесных (*Pinus* subgen. *Diploxylon*, *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Tilia*) и кустарниковых пород приходится значительно меньшая доля в составе фитоценозов (Бертельс-Успенская и др., 1986).

В начале позднего плиоцена Прикаспийская впадина испытала региональное опускание, которое сопровождалось затоплением обширных пространств водами Каспийского бассейна (рис. 6). На сохранившихся участках суши в начале акчагыла были распространены различные растительные формации, относящиеся к лесному (елово-тсуговому, сосново-еловому), лесостепному (елово-сосново-лиственно-полынно-маревому, сосново-ольхово-марево-полынному), степному или полупустынному (сосново-полынно-маревому, марево-полынному) типам. Для всей изучаемой территории в целом наиболее характерны *Pinus* subgen. *Diploxylon*, *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Ephedra*, *Betula*, *Carpinus*, *Alnus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, Chenopodiaceae, *Artemisia*, Poaceae, Apiaceae, Asteraceae, *Potamoge-*

ton, *Typha*, Nymphaeaceae и др. (Бертельс-Успенская и др., 1986). Дальнейшее изменение растительности можно охарактеризовать как постепенное остепнение, когда к середине акчагыла на долю травянистых растений приходилось уже около 30%. Затем в верхнеакчагыльских слоях содержание пыльцы древесных, травянистых и споровых (сфагнового мха и папоротников) растений выравнивается; хвойные и лиственные представлены примерно теми же видами, что и в самом начале плиоцена.

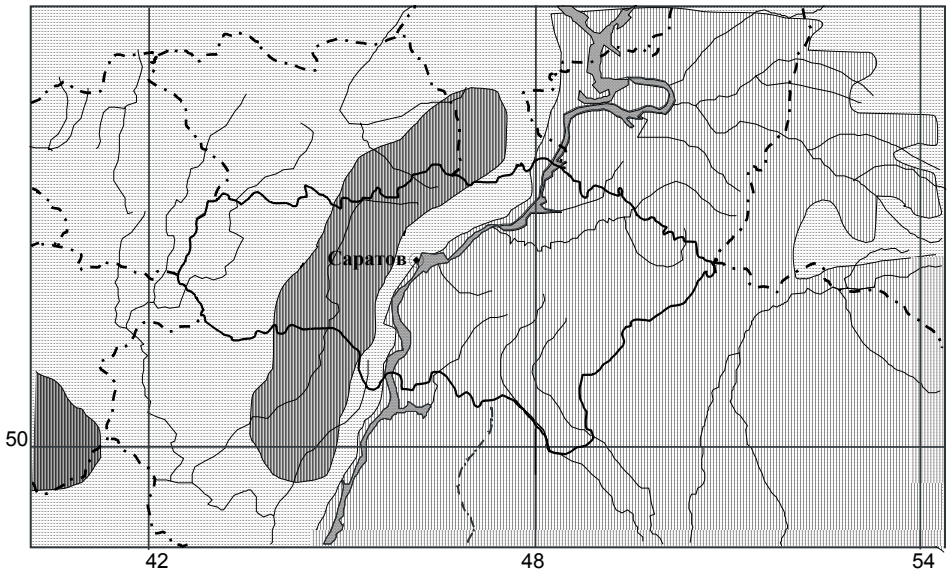

Рис. 6. Палеогеографическая схема территории севера Нижнего Поволжья в позднем плиоцене (сост. по: Невесская и др., 1986 *б*; с измен.). Условные обозначения см. на рис. 1

В период следующей апшеронской трансгрессии Каспия, а также на протяжении регрессивной стадии апшеронского бассейна проходили процессы последующего становления флоры и фауны. Через ряд промежуточных стадий к началу четвертичного периода они привели к доминированию в составе фитоценозов травянистых растений и типичных ксерофитов (69 – 98.5%); древесные породы были представлены в это время единичными *Salix*, *Alnus* и *Betula*. По мере отступления моря, которое в нижнем апшероне простиралось в пределах Волго-Уральского междуречья до широты ст.Джаныбек, на высвобождающихся участках формировались, очевидно, степные, полупустынные и пустынные комплексы марево-злакового, маревого или эфедрово-маревого типов. Несколько севернее, т.е. на севере Нижнего Поволжья, в это время господствовали лесные (елово-сосновые, сосново-елово-сфагновые) и лесо-степные (сосново-елово-лиственно-марево-полынные и сосново-елово-злаково-маревые) сообщества. Позднее, в среднем апшероне, древесные породы (*Pinus, Picea, Betula, Corylus, Alnus, Tilia, Ulmus, Acer* и *Quercus*) также уступали место травянистым, что и привело постепенно к ситуа-

ции, представленной выше. Вероятно, что именно с раннего апшерона (одесский фаунистический комплекс) нужно связывать появление первых некорнезубых полевок *Allophajomys* и *Prolagurus*, которое имело массовый и повсеместный характер. Помимо этих животных среди мелких млекопитающих преобладали представители *Hypolagus* и *Ochotona*, присутствовали слепыши, хомяки, суслики, выхухоли и землеройки (Агаджанян, 1986).

Вполне очевидно, что к апшерону флора окончательно приобретает лесостепной характер с почти абсолютным доминированием современных видов. На всей территории выделенной структурно-фациальной зоны господствовали сосново-березовые леса и разнотравные степи (Яхимович, Горецкий, 1986), хотя, быть может, доля хвойных в составе фитоценозов на севере Нижнего Поволжья и в Среднем Поволжье была более низкой, чем в Предуралье. Для апшеронского века по спорово-пыльцевым комплексам А.А. Чигуряевой (1984) установлено восемь фаз развития растительности: лесостепная, степная (преимущественно прохладных степей), лесная – лесостепная, холодных и прохладных степей, лесная, безлесная, лесная, безлесная, которые приходили на смену друг другу в представленной последовательности до начала окского оледенения.

Первая (с преобладанием сосны и маревых) и вторая (с доминированием маревых группировок) фазы отражают изменение климата от умеренно прохладного и засушливо-полусухого к умеренно теплому и слабо засушливому с последующим похолоданием. Третья фаза представлена сосново-еловыми лесами с верескамии, плаунами, папоротниками и сфагновыми мхами, а также лесостепями с широколиственными породами. Достаточно примечательна в отношении динамики растительности пятая фаза, когда елово-сосновые леса сменяются елово-сосново-березовыми с примесью липы, вяза, орешника. Это время широкого распространения пресноводных водоемов, по берегам которых произрастают рогоз и частуха. Указанные изменения растительности в начале среднего апшерона протекали в условиях теплого и умеренно влажного климата, который затем сменяется прохладным и засушливым, а далее отмечается потепление и усиление гумидности. Завершается средний апшерон похолоданием с типично засушливым и полусухим климатом. Растительность позднего апшерона лесного и безлесного типов (седьмая и восьмая фазы) включает сосново-еловые леса с участием пихты, березы, широколиственных пород, вересковых, папоротников и мхов. Вполне вероятно, что приводимые В.П. Гричуком (1954) данные, указывающие на господство на большей части сыртового Заволжья и севера Прикаспия хвойных, среди которых в небольших количествах встречались тсуга, сосны из секции *Strobus* и ели из секции *Omorica* (крайне редко в пыльцевых спектрах отмечается пыльца таксодиума и Juglandaceae), сопоставимы именно с седьмой фазой апшеронского изменения растительности, когда на степных участках господствовали маревые группировки с небольшим участием полыней, других сложноцветных и разнотравья. Умеренно теплый климат начала позднего апшерона (около 850 тыс. лет) сменяется прохладным (800 тыс. лет), а затем (765 – 800 тыс. лет) – теплым (Чигуряева и др., 1988).

Существует также крайняя точка зрения (Москвитин, 1962), согласно которой акчагыльская трансгрессия в какой-то степени совпала с сильным охлаждением климата и первым оледенением севера Европы. В этой ситуации предполагается

присутствие в то время лесотундры даже вблизи г.Балаково. Аналогичная картина рисуется исследователем и для апшерона, когда в условиях преимущественно холодного климата на северной окраине Прикаспийской низменности, по его мнению, преобладала северотаежная растительность. Хотя в дальнейшем и не было подтверждено соответствие апшерона и окского оледенения, но общепризнанным остается факт, что около 1075 – 1200 тыс. лет назад в пределах апшерона в условиях засушливого и очень прохладного климата в регионе преобладали холодные и прохладные степи, которые сменили существовавшую здесь ранее (1200 – 1330 тыс. лет назад) в условиях умеренно влажного и теплого климата лесную и лесостепную фазу растительности (Чигуряева и др., 1988).

Подводя итог приведенным выше сведениям, в достаточно краткой форме реконструируем хронологию ландшафтогенеза, а также флоры и фауны региона в неогеновое время. Итак, в раннем миоцене самый юг изучаемой территории, очевидно, был занят морским бассейном Восточного Паратетиса – одной из составных частей Паратетиса. Его характер изменялся от типичного морского в кавказское и сакараульское время до практически замкнутого в коцахуре, затем вновь к нормально морскому в начале тарханского века и опресненному – в его конце. На большей части региона в это время преобладали низменные озерно-аллювиальные ландшафты. Похолодание, начавшееся в позднем олигоцене и вызвавшее некоторое обеднение растительности, подошло к завершению. Поэтому климат того времени можно охарактеризовать как умеренно теплый и влажный, что способствовало произрастанию здесь широколиственных и смешанных лесов. Между тем в виде отдельных вкраплений в состав таких лесных массивов входили вечнозеленые растения (*Cinnamomum, Castanopsis*). Разнообразным был и состав подлеска этих массивов, где преобладали папоротники, лианы и эпифиты. Только в середине раннего миоцена в регионе, вероятно, появляются группировки саванного типа, перемежающиеся с кустарниковой растительностью, что свидетельствует о начале аридизации климата именно в этот период (Невесская и др., 1986 *б*).

В составе наземных млекопитающих в раннем миоцене произошли значительные изменения. В начале этого исторического отрезка на изучаемой территории, как и во всей Евразии, преобладали носорогообразные и мелкие олени (цервулины), тогда как к середине миоцена количество первых значительно уменьшилось, напротив, широкое распространение получили анхитерии и хоботные. Эти животные в большинстве своем обитали на полуоткрытых ландшафтах и относились, как правило, к специализированным листоедам; влажные околоводные биотопы были населены свинообразными и некоторыми носорогами, питающимися преимущественно стеблями и корневищами.

В среднем миоцене тарханский бассейн Восточного Паратетиса сменяется чокракским соленым морем, однако в караганское время вследствие изоляции бассейн интенсивно опреснялся. Только в начале конки связь с Тетисом восстановилась, и соленость воды приблизилась к нормальной морской. Аналогичные циклические процессы отмечались и позднее, что привело, например, к формированию практически замкнутого сарматского бассейна (Невесская и др., 1986 *б*). В этот период в пределах Прикаспийской низменности преобладали болота, озера и была развита густая речная сеть. Именно по долинам этих рек, и главным образом Па-

лео-Дона, в ходе трансгрессий морские воды проникали на север. Продолжалось потепление, начавшееся в раннем миоцене. Оно сопровождалось некоторым увеличением сухости воздуха, что не могло не сказаться на расширении площадей открытых пространств и процветании травянистых растений. Эти процессы можно синхронизировать с распространением в регионе платибелодонтной фауны, представители которой в большинстве тяготели или к увлажненным стациям, или демонстрировали хорошо выраженную эврибионтность; в составе фауны аридных территорий появляются бовиды. Широкое распространение в Евразии названных наземных животных, а также некоторых представителей демокрицетодонтов, анхитерия, некоторых оленей (дикроцерин) свидетельствует об упрочении связи азиатской и европейской фаун по отношению к предыдущему периоду.

Очередное похолодание климата, начавшееся в среднем миоцене и продолжившееся в позднем, сопровождалось значительной аридизацией. На этом фоне сарматский бассейн к концу своего существования значительно сократился и полностью потерял связь с Тетисом. Только в меотическое время бассейн вновь приобретает морской характер, хотя его воды можно охарактеризовать в тот период как солоноватые. Конец позднего миоцена связан хронологически с началом многочисленных поднятий, которые затронули и восточную окраину Восточноевропейской платформы, что привело к прекращению осадконакопления в Поволжье (Невесская и др., 1986 *б*). В этих условиях на изучаемой территории, очевидно, преобладали мезофильные леса тургайского типа; в конце позднего миоцена состав лесных сообществ обедняется, что происходило на фоне формирования открытых степных и лесостепных комплексов и развития широтной зональности. Например, в комплексах, отвечающих второй половине среднего миоцена, доминирует пыльца широколиственных, особенно буковых и ореховых; достаточно высокую долю в сообществах занимают ликвидамбар и таксодиевые, реже отмечаются ногоплодник и нисса. Конка и ранний сармат характеризуются увеличением доли тсуги и сосны, несколько позднее почти полностью исчезают таксодиевые и гинкго, сокращается участие древесных форм и, напротив, увеличивается роль мхов, папоротникообразных и полыней (Невесская и др., 1986 *а*).

В среднесарматское время на изучаемой территории, вероятно, преобладали представители богатой в видовом отношении гиппарионовой фауны, сформировавшейся несколько ранее в условиях более влажного климата. Именно поэтому в ее составе выделяются крупные насекомоядные, мелкие зайцы и пищухи, наземные беличьи, бобры, хомяки и первые мыши. Аридизация климата приводит в меотисе к переходу ведущей роли в сообществах к обитателям открытых пространств саванного типа с кустарниками, в частности гиппарионам, газелям, прыгунчикам, мышам, хомякам и слепышам (Невесская и др., 1986 *б*). Этих животных можно с полным правом отнести к фаунистическим сообществам травянистых равнин.

Отличительной особенностью плиоцена следует, очевидно, считать распад Паратетиса на отдельные бассейны. В отношении изучаемой территории наиболее значимым является отчленение Эвксинского бассейна от Каспийского. Последний в середине плиоцена имел вид полностью замкнутого балаханского водоема, который сменился в начале позднего плиоценового времени полуморским акчагыльским бассейном. Именно его трансгрессия охватила огромные площади, когда

морские воды по долине Палео-Волги заполнили большую часть Прикаспийской впадины. Затем акчагыльское море сменилось солоноватоводным апшеронским бассейном, который имел несколько меньший уровень, нежели предыдущий (Невесская и др., 1984 *б*). В Поволжье продолжались поднятия, а южная часть Каспийской впадины несколько погрузилась, что привело к глубокому врезанию долин древних рек изучаемой территории.

В целом климат среднего плиоцена был более теплым, чем в предыдущее время. Это способствовало преобладанию на юге региона степной и полупустынной растительности; в центральной его части и на севере, вероятно, произрастали сосновые леса. Между тем такая ситуация не была постоянной на протяжении всего выделенного временного интервала. Дело в том, что на фоне теплого и умеренно влажного климата в течение плиоцена отмечалось несколько смен периодов потепления и похолодания, вызывавших изменения растительности. В этой ситуации травянисто-кустарниковые степи с островными лесами и полупустыни с пойменными лесными массивами сменялись на изучаемой территории в периоды похолодания (начало акчагыла) темнохвойной тайгой и широколиственными лесами, спускающимися до Прикаспия.

В понтическое время проявляются процессы некоторого обеднения гиппарионовой фауны, в которой появляются отдельные элементы руссильонской фауны. Наличие многочисленных мелких зайцеобразных и тушканчиков свидетельствует о широком распространении в регионе, при переходе от меотиса к понту, степных, открытых ландшафтов. В целом фауна изучаемой территории того времени может быть отнесена к европейскому типу с отдельными элементами азиатского происхождения. Таким образом, на фоне некоторого общего плиоценового похолодания на севере Нижнего Поволжья сформировались рельеф, гидрологическая сеть, а вместе с ними и фауна, близкие к современным.

Однако вернемся к ранним этапам неогена (около 25 млн лет назад), когда на большей части изучаемой территории существовал мелководный морской бассейн. Прибрежные низменные участки суши были покрыты субтропическими лесами с заметным участием листопадных теплоумеренных видов. Усыхание и сокращение восточной части Средиземноморского бассейна, а также более интенсивное отступление моря на севере в конце олигоцена не могли не сказаться на расширении спектра водолюбивых видов. В это время, помимо названных выше родов, формируются и получают широкое распространение некоторые кулики *Himantopus* и *Totanus*, гусиные *Anser* и *Aythya*, бакланы *Phalacrocorax* (Воинственский, 1960).

В дальнейшем ископаемые и современные группы водоплавающих господствовали на обширных морских побережьях и в долинах рек в пределах изучаемой территории на протяжении всего миоцена. В середине этого временного отрезка растет Большой Кавказ, когда уровень образовавшегося в предкавказском прогибе Южно-Русского моря был значительно (на 200 – 250 м) ниже уровня полтавского бассейна. В этих условиях формируется русло древней Волги, речная долина которой в то время достигала 10 – 15 км. Под действием сильного древнего потока размывались толщи горных пород, а речные осадки способствовали образованию многочисленных отмелей и островов. Таким образом, в раннее неогеновое время, помимо водораздельной растительности, активно развивались пойменные сообще-

ства, включающие ликвидамбары, магнолии, таксодиевые, ольху, тополь, болотный кипарис, тростник, рогоз и осоки. Это способствовало активному становлению комплекса водно-болотных птиц. Типичными представителями данной фауны были фламинго, ибисы, лебеди, различные виды утиных.

Далее в плиоцене вошел в свою завершающую стадию процесс смены ископаемых форм представителями современных таксонов. Очевидно, именно в этот период появляются роды *Crex*, *Rallus*, *Limosa*, *Sterna*, *Mergus* и др.; поздний плиоцен, кроме того, является временем появления первых современно живущих видов изучаемой территории, например *Ph. carbo* и *Ardea cinerea*. Процессу видообразования и распространению по территории уже существующих форм способствует расширение площади пойменных ландшафтов, вызванное становлением Палео-Дона, возраст которого оценивается приблизительно в 10 млн лет. Через ряд последовательных стадий (5 – 6 млн лет – Ергень-река, 2 – 3 млн лет – пра-Дон), около 1 млн лет назад, он приобретает вид, близкий к современному. После разделения Понто-Каспийского бассейна и вследствие последующего резкого снижения уровней Средиземного и Черного морей древняя река со своими притоками (Иловлей, Хопром и др.) сформировали глубоко врезанную долину, уровень реки был на 40 – 70 м ниже современного русла Дона (Брылев, 1992).

В отношении околоводных и водоплавающих птиц региона особое внимание следует уделить видам, фауна которых формировалась под непосредственным влиянием динамики палеоген-неогеновых морей в азиатской части Евразии. Уменьшение площадей, занятых водами Тетиса, явилось, вероятно, отправной точкой в эволюции некоторых чаек, в частности черноголового хохотуна и морского голубка, а также крупных крачек (Штегман, 1948). Разделяя высказанные этим автором положения, мы вправе предположить проникновение на острова и побережья палеоген-неогеновых морей в пределах изучаемого региона пеликанов, красноголовой чернети, а также фламинго, бакланов, зуйков, савки и шилоклювки. У двух последних видов неразрывная связь с солеными и осолоненными крупными озерами и их берегами сохранилась до настоящего времени, что определяет современную динамику ареала этих птиц, как это будет показано ниже. Таким образом, фауна побережий палеоген-неогеновых бассейнов явилась основой формирования орнитофауны не только северного побережья Каспия, но и многочисленных мелких водоемов Заволжья.

Не менее сложны вопросы реконструкции в палеоген-неогене на изучаемой территории эволюционных процессов комплекса лесных обитателей. Известно, что в олигоценовой флоре Юго-Восточной Европы доминировали древесные и кустарниковые влаголюбивые растения, которые и определяли типичный облик «полтавской» флоры, противопоставляемой «тургайской» (азиатской). Сплошные лесные массивы сначала имели облик, сходный с тропическим. Леса изучаемого региона конца палеогена – начала неогена, вероятно, состояли из пальм, древовидных папоротников, миртовых, лавров, вечнозеленых жестколистных дубов, субтропических сосен и других древесных пород. Затем вследствие миграции в Европу элементов «тургайской» флоры они постепенно сменялись листопадными широколиственными лесами. Таким образом, в раннем миоцене граница Полтавской флористической области в отличие от олигоцена значительно сместилась к югу, и

с этого времени изучаемая территория с полным основанием может быть отнесена к Европейской провинции Тургайской флористической области. Лишь к концу плиоцена фитохории становятся близкими к современным и флора региона относится к Европейской флористической области (Невесская и др., 1986 *а*).

В этих условиях сформировался широкий спектр родов, из которых к настоящему времени в региональной фауне сохранились, вероятно, лишь единицы. Среди них для нижневолжского региона наиболее значимы представители родов *Bubo*, *Asio*, *Strix*, *Milvus*, *Motacilla* и *Lanius*. В целом же миоценовая фауна лесных птиц носила в большей степени субтропический характер, что и определяет малое число палеонтологических находок ископаемых видов того времени, относящихся к современным родам. Доля лесных видов в фауне региона значительно не уменьшилась даже в конце миоцена в условиях аридизации обширных пространств, когда дендрофилы проникали в пределы открытых ландшафтов в составе орнитокомплексов пойменных и островных лесных массивов.

Становление эндемичных европейских лесных видов, давших начало большинству современных представителей этой экологической группы птиц, происходило, очевидно, на севере Нижнего Поволжья, как и во всей Восточной Европе, начиная с плиоцена. В этот период продолжился процесс замены субтропических растительных форм листопадными широколиственными видами, что нашло свое отражение и в облике населения птиц. Миоценовые влаголюбивые формы постепенно оттесняются на юг и север, уступая свое место представителям европейских неогеновых лесов нового типа, способным адаптироваться к условиям постоянно повышающейся континентальности климата. Они обитают в широколиственных листопадных лесных массивах, об облике которых дает представление, например, местонахождение флоры в отложениях Ергень-реки в пределах Дубовского района Волгоградской области (Брылев, 1992). Здесь, вероятно, во второй половине неогена в растительных сообществах доминировали бук, граб, дуб, каштан, кизил и другие породы.

Таким образом, плиоцен является тем периодом, когда в пределах южной части широколиственных лесов сформировалось основное ядро лесного фаунистического комплекса изучаемой территории, наиболее значимую долю в котором занимали представители современных родов. С этим временем, вероятно, мы должны связывать появление в лесной фауне региона некоторых дневных хищников (*Falco, Accipiter, Haliaeëtus*), сов (*Athene*), козодоев (*Caprimulgus*), дятлов (*Picus, Dendrocopus, Jynx*) и воробьинообразных (*Corvus, Garrulus, Parus, Aegithalos, Sylvia, Turdus, Coccothraustes, Fringilla, Passer*). Некоторые из представителей этих родов сохранились до настоящего времени, иллюстрируя неразрывную генетическую связь и преемственность фаун. В дальнейшем процесс элиминации ранних неогеновых форм продолжился, что привело к началу четвертичного периода к почти полной замене древней фауны современными формами.

Не менее сложную историю имеет развитие в палеоген-неогеновое время степного фаунистического комплекса изучаемой территории. Как отмечалось выше, уже в палеогене в узкой полосе вдоль берегов морей и многочисленных внутренних водоемов Восточной Европы шло формирование богатых орнитокомплексов открытых пространств. С полной уверенность мы можем назвать это время первичным этапом в становлении населения птиц степной зоны. Сначала в усло-

виях не значительных по площади участков полупустынь, высвобождающихся из-под морских вод, а затем в пределах обширных ландшафтов саванного типа образовывались новые жизненные формы. Лишь немногие из родов, чья история берет свое начало в те далекие времена, сохранились до наших дней. Однако есть все основания полагать, что, помимо названных выше родов, именно в миоцене в условиях саванн, граничащих с прибрежными сухими степями и песчаными полупустынями, зародились предки дроф и некоторых куриных, не имеющих уже тесной связи с лесными кустарниками.

Дальнейшее нарастание площади суши неизбежно приводит к расширению степных ландшафтов и сокращению участков, занятых лесами. Господствующее положение в фитоценозах приобретает травянистая растительность лесостепного характера. В этот же период, очевидно, формируются долины рек, близкие по своему положению к современным. В ходе некоторого изменения климата происходит смена олигоценовой фауны на миоценовую и плиоценовую (гиппарионовую), свойственную обширным территориям Европы. В этой связи можно предположить обитание на севере Нижнего Поволжья в тот период нескольких видов гиппарионов, жирафа, верблюдов, носорогов, саблезубых тигров, оленей, страусов и др. В целом для плиоцена характерна замена лесов умеренного пояса на сообщества саванного типа. В середине этого времени отмечалась эпоха влажного климата, которая сменилась в конце неогена похолоданием, а затем – коротким периодом жаркого климата, способствующего образованию степей и полупустынь.

Основные закономерности изменения состава степной орнитофауны при переходе от миоцена к плиоцену и далее до плейстоцена выявить довольно сложно вследствие малого числа ископаемых останков птиц. Между тем можно не без оснований предположить, что в тот период, очевидно, происходило значительное увеличение разнообразия фауны кампофилов на фоне постепенной смены ископаемых форм современными представителями или близкими родственными видами. Среди них наиболее широкое распространение получают дрофы, стрепеты, куропатки, перепела, жаворонки, каменки, чеканы и др. В то же время происходит интенсивное расселение птиц открытых ландшафтов из центров видообразования, что определяет наличие в составе изучаемой фауны африканских и азиатских представителей.

Таким образом, ядро собственно степной фауны птиц региона, четко обособившейся, очевидно, к среднему миоцену, составляли как виды автохтонного происхождения, так и представители африканского и западно-азиатского центров видообразования. Как было показано выше, доля европейских птиц, происхождение которых было связано в конце палеогена с открытыми пространствами, в этом первичном фаунистическом комплексе степей была достаточно низкой. К концу миоцена площади открытого ландшафта степного типа в Нижнем Поволжье еще более увеличились, что способствовало дальнейшему развитию здесь сухолюбивых элементов. К началу четвертичного периода основные процессы становления степного фаунистического комплекса уже закончились и в полной мере активизировались адаптивные механизмы, способствующие еще большему расширению видового спектра степных обитателей, а также позволившие заселить птицам большую часть изучаемой территории.

Продолжение следует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К. История развития фауны и флоры. Позвоночные: мелкие млекопитающие // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 2. С. 327 – 347.

Бертельс-Успенская И.А., Волчегурский Л.Ф., Жидовинов Н.Я. Прикаспийская низменность и Подуральское плато // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 1. С. 346 – 357.

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.

Габдуллин Р.Р., Ильин И.В., Попов Е.В., Иванов А.В., Выдрик А.Б. В поисках исчезнувших миров. Саратов: Научная книга, 2002. 232 с.

Габуния Л.К. История развития фауны и флоры. Позвоночные: наземные млекопитающие // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 2. С. 310 – 327.

Гричук В.П. Материалы к палеоботанической характеристике четвертичных и плиоценовых отложений северо-западной части Прикаспийской низменности // Тр. ин-та геогр. АН СССР. 1954. Т. 61. С. 5 – 79.

Гроссгейм В.А. Палеогеография // Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М.: Недра, 1975. С. 457 – 473.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Березуцкий М.А., Якушев Н.Н. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение I. Генезис фауны и флоры в третичное время. Палеоген // Поволж. экол. журн. 2002. №1. С. 19 – 28.

Иосифова Ю.И., Грищенко М.Н., Красненков Р.В. Северная часть Центральных районов Восточно-Европейской платформы // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 1. С. 308 – 331.

Легенькая Е.Ф., Шабанов М.А. География Саратовской области. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1973. 128 с.

Москвитин А.И. Плейстоцен Нижнего Поволжья // Тр. геолог. ин-та АН СССР. 1962. Вып. 64. С. 4 – 250.

Невесская Л.А. Районирование областей распространения неогеновых отложений СССР // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 1. С. 27 – 29.

Невесская Л.А., Ахметьев М.А., Богданович А.К., Жегалло В.И., Ильина Л.Б., Кармишина Г.И., Серова М.Я., Сычевская Е.К., Чепалыга А.Л. Биогеографическое районирование территории СССР в неогене // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986 *а*. Полутом 2. С. 377 – 386.

Невесская Л.А., Ахметьев М.А., Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф., Богданович А.К., Габуния Л.К., Гладенков Ю.Б., Жегалло В.И., Ильина Л.Б., Иосифова Ю.И., Корсаков Ф.П., Мартынов В.А., Синельникова В.Н. Палеогеография // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986 *б*. Полутом 2. С. 398 – 421.

Родзянко Г.Н. Неогеновая система // Геология СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1970. Т. 46. С. 1 – 86.

Чигуряева А.А. Характеристика флоры и растительности апшерона по морским осадкам Каспия // Антропоген Евразии. М.: Недра, 1984. С. 150 – 152.

Чигуряева А.А., Жидовинов Н.Я., Мичурин В.Г. Изменения растительности и климата на Юго-Востоке Европейской части СССР в четвертичное время // Вопр. ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1988. Вып. 6. С. 53 – 79.

Штегман Б.К. Реликты Тетиса в авифауне Казахстана и Средиземноморья // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60, № 8. С. 45 – 56.

Яхимович В.Л., Горецкий Г.И. Поволжье и Предуралье // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. М.: Недра, 1986. Полутом 1. С. 331 – 346.