

УДК [562/569+561] (118.3) (470.44/47)

**ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ
СОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ ЖИВОТНЫХ
НА СЕВЕРЕ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ.
СООБЩЕНИЕ IV. ГЕНЕЗИС ФАУНЫ И ФЛОРЫ
В ЧЕТВЕРТИЧНОЕ ВРЕМЯ. ГОЛОЦЕН**

**Е.В. Завьялов¹, Г.В. Шляхтин¹, В.Г. Табачишин²,
В.З. Макаров¹, А.П. Забалуев¹, 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 15.10.02 г.

Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение IV. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Голоцен. – Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Забалуев А.П., 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, четвертичное время, голоцен, флора, фауна, Нижнее Поволжье.

Genesis of natural conditions and basic trends in the modern dynamics of animal habitats in the north of the Lower Volga region. Report IV. Genesis of the fauna and flora in the Quaternary. Holocene. – Zavialov E.V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Makarov V.Z., Zabaluyev A.P., Yakushev N.N. – Issues of the flora and fauna genesis of the north of the Lower Volga region in the Quaternary (Holocene) are discussed. The development of the climate, landscape, and flora is outlined. Paleontologic data on some fossil animals from the north of the Lower Volga region and the adjacent territories are presented.

Key words: genesis, Quaternary, Holocene, flora, fauna, Lower Volga region.

Продолжение (см. номер 3, 2002 г.).

Анализ генезиса фауны и флоры региона в четвертичное время, начатый в предыдущем сообщении (Завьялов и др., 2002 а), продолжим на примере голоцена, с которым связаны окончательные этапы формирования населения позвоночных животных севера Нижнего Поволжья. В это время на фоне некоторого ослабления континентальности климата формируется облик лесостепи, близкий к современному: на большей части региона доминируют луговые степи и островные мелколиственные леса. Одновременно начинается процесс насыщения фауны области видами западных широколиственных лесов, который не прекращается и сегодня и наглядно иллюстрируется на примере проникновения в пределы саратовского Правобережья среднего дятла (Завьялов и др., 1996), черного дрозда и белобровика (Завьялов, Табачишин, 1997). В составе этой фауны нет эндемичных форм, и она имеет большое сходство с населением птиц Западной Европы. Проникновение в

мелколиственную лесостепь Нижнего Поволжья в то же время некоторых видов восточно-сибирского комплекса оказалось неперспективным, и они были вынуждены либо совсем покинуть пределы изучаемого региона, либо встречаются здесь на локальных и незначительных по площади участках с низкой численностью. Показательным в этом отношении может являться динамика ареала дубровника, который до сих пор претерпевает определенные изменения. Среди относительно молодых элементов степной фауны, проникших на север Нижнего Поволжья и в Волго-Уральское междуречье, вероятно, не ранее нижнего антропогена, можно также назвать малую поганку, балобана, лесного и рогатого жаворонков, каменку-плясунью, черноголового чекана, серого сорокопуга, соловьиновую широкохвостку, тонкоклювую, индийскую, садовую и тростниковую камышевок, пустынную славку, желчную и тростниковую овсянок.

Прежде чем продолжить разговор о структуре населения позвоночных животных региона в голоценовую эпоху уместно высказать несколько замечаний относительно современной периодизации постледникового времени, основанной на смене спектров древесной пыльцы в профиле почв и принятой нами в данной работе. Вслед за М.И. Нейштадтом (1957, 1965) вся эпоха подразделена нами на ранний (7.7 – 9.8 тыс. лет), средний (2.5 – 7.7) и поздний (от настоящего времени до 2.5) голоцен. Первый из выделенных временных отрезков, очевидно, соответствует бореальному и пребореальному климатическим периодам схемы Блитта – Сернандера, второй – охватывает атлантический и суббореальный, а поздний голоцен синхронизируется с субатлантическим периодом. Схемы периодизации голоцена по палеоботаническим и археологическим данным, созданные в последующий период (Нейштадт, 1983, цит. по: Смирнова, Турубанова, 2002), предполагают выделение также древнего голоцена (9.8 – 12.0 тыс. лет), который синхронизируется с субарктическим климатическим периодом (табл. 1). Современные схемы периодизации предполагают уточнение главным образом лишь нижней границы древнего голоцена и ограничивают ее обычно 10.3 тыс. лет (Зубаков, 1986).

Если представлять более детальную схему изменения климатических условий изучаемого региона в голоцене, то прежде всего следует вспомнить прогрессирующее потепление позднего валдая в пред- и раннеголоценовое время (10 – 15 тыс. лет назад), которое привело к установлению умеренно прохладного климата и восстановлению лесной растительности с преобладанием березовых массивов. Последующее потепление приводит к установлению климатического оптимума (4.6 – 7.7 тыс. лет), когда теплое лето с температурами 20 – 22.5°C сочеталось с умеренно мягкой зимой и благоприятной влажностью. Наиболее холодный климат (до умеренно прохладного) среднего и позднего голоцена установился к концу суббореального – началу субатлантического периода (1.6 – 3.2 тыс. лет). Как было указано выше, поздний голоцен сопоставляется только с одним климатическим периодом – субатлантическим, который продолжается до настоящих дней. В это время произошло общее ухудшение климата и продолжалось смещение природных зон к югу, начавшееся еще в конце суббореального периода (Серебрянный, 1984). В общем виде наиболее приемлемая схема периодизации голоцена в отношении анализа глобальных климатических трендов включает пребореальный (9.0 – 10.3 тыс. лет), бореальный (7.9 – 9.0), атлантический (5.3 – 7.9), суббореальный (2.5 – 5.3) и субатлантический (0 – 2.5) периоды (Зубаков, 1986).

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Таблица 1

Геохронологическая шкала и климатостратиграфическое подразделение четвертичного периода

Эон	Эра	Период	Эпоха	Век, звено, фаза	Палеогеографическое событие (ледниковая область / внеледниковая область)	Хронологическая шкала, тыс. лет.
фанерозойский	кайнозойская	четвертичный (антропогенный)	голоцен	позднее	субатлантический климатический период	2.5 – современность
				среднее	атлантический и суббореальный климатические периоды	2.5 – 7.7
				раннее	пребореальный и бореальный климатические периоды	7.7 – 9.8
				древнее	бёллинг, средний дриас, аллерёд, поздний дриас	9.8 – 12.0
			неоплейстоцен	верхнее	микулинское межледниковье → валдайское оледенение / позднехазарская трансгрессия → ательская регрессия → раннехвалынская трансгрессия → енотаевская регрессия → позднехвалынская трансгрессия	12.0 – 128.0
				среднее	лихвинское межледниковье → днепровское оледенение → одинцовское межледниковье → московское оледенение / раннехазарская трансгрессия	128.0 – 500.0
				нижнее	окское оледенение / тюркьянская регрессия → раннебакинская трансгрессия → позднебакинская трансгрессия → венедская регрессия	500.0 – 765.0
			эоплейстоцен	верхнее	апшеронская трансгрессия	765.0 – 1800.0
				нижнее		

Примечание. Сост. по: Чигуряева и др., 1988; Габдуллин и др., 2002; с измен.

С целью сопоставления изменений основных фаунистических комплексов с динамикой антропогенного влияния на биоценозы изучаемого региона в работе используется схема (Смирнова, Турубанова, 2002), в соответствии с которой древний голоцен синхронизируется с поздним палеолитом (> 10.0 тыс. лет), ранний – с мезолитом (7.0 – 10.0), средний – с энеолитом (5.0 – 7.0) и бронзовым веком (2.7 – 5.0), а поздний – с железным веком (2.7 – 0.5) и современностью (< 0.5 тыс. лет). Термин «малый климатический оптимум» используется, как правило, для обозначения периода, когда во второй половине 1-го тысячелетия нашей эры увеличивается количество тепла и осадков. «Малый ледниковый период» приходится на начало 2-го тысячелетия – XIX в., когда при значительных колебаниях климатических показателей происходило общее похолодание и усиление сухости (Чигуряева и др., 1988). Современные тенденции динамики температурных условий и влажности будут рассмотрены в следующем сообщении при характеристике изменений структуры фаунистических комплексов в историческое время.

Основные изменения древесной растительности при переходе от одного исторического отрезка к другому могут быть представлены в виде довольно общей

схемы, когда лиственница, ель, сосна и береза на границе неоплейстоцена и голоцена сменяются сосной и березой с небольшим участием широколиственных пород (липы, ольхи, лещины и др.). Помимо этих видов на изучаемой территории, очевидно, в древнем голоцене произрастали в небольшом количестве виды таких родов, как дуб, бук, клен, ясень, вяз и граб (Смирнова, Турубанова, 2002). Некоторое увеличение в пыльцевых спектрах раннего голоцена по сравнению с древним доли широколиственных видов определяется, вероятно, повышением среднегодовых и летних температур (Климанов, 1978). Затем в палинологических спектрах среднего голоцена начинают преобладать только широколиственные деревья. Именно в это время широколиственные формы, находящиеся ранее в рефугиумах, в условиях потепления климата сформировали практически непрерывный покров на всей территории европейской части страны (Борзенкова, Зубаков, 1984), а в Правобережье изучаемого региона они чередовались с луговыми степями (Комаров, 1951). На поздних этапах развития эпохи в сообществах вновь увеличивается доля сосны и березы, которые произрастают вместе с дубом и липой (Динесман, 1977). Иными словами, широколиственные породы на Среднерусской возвышенности распространились во второй половине суббореального периода; около 3800 лет назад в лесах активно расселялись липа, вяз и ольха. Господство дуба началось 2700 – 2800 лет назад, а около 1800 лет назад существенно сократилось участие широколиственных пород в составе лесных биотопов. При этом сначала уменьшилась роль дуба, а лишь затем – вяза и липы (Серебрянный, 1984). Хотя южная граница широколиственных лесов отступила на север на 200 – 400 км и лесостепной тип растительности сменился здесь на степной и полупустынный, однако общие контуры ареалов бывших эдификаторов (дуба, липы, клена остролистного, вяза, ясени обыкновенного и др.) в позднем голоцене остались практически неизменными. В связи с вышеизложенным выдвигается предположение об антропогенно обусловленном сокращении доли широколиственных видов в этот период (Смирнова, Турубанова, 2002).

В древнем голоцене в Европейской части России преобладал лесной ландшафт в основном из лиственницы, ели и широколиственных пород. Однако ель в ходе эволюции растительности постепенно сдавала свои позиции, отступая к северу. По сухим каменистым склонам волжской долины и всей Приволжской возвышенности были развиты степные группировки, сохранявшие реликтовые степные элементы более ранних эпох. Древний голоцен климатически был значительно благоприятнее предшествовавшего поздневалдайского оледенения даже на фоне климатических оптимумов последнего. Однако черты перехода от гляциального к постгляциальному времени были еще весьма ощутимы. В пользу этого мнения свидетельствует широкое распространение таежного, бореального типа растительности, все еще присутствующего в древнем голоцене в непосредственной близости от границ изучаемой территории. К тому же еще сохранявшаяся мерзлота препятствовала проникновению лесных хвойных формаций к северу, способствовала некоторое время сохранению перигляциальной (сунгирьской) фауны, существовавшей с верхнего неоплейстоцена (табл. 2), а также определяла отсутствие в регионе животных, ведущих подземный образ жизни. К концу древнего голоцена широколиственные леса с преобладанием липы и значительной долей дуба и вяза отвоевывали обширные площади открытых перигляциальных ландшафтов севера Нижнего Поволжья.

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Таблица 2

Основные стадии развития фаунистических комплексов изучаемого региона на протяжении позднего плиоцена и четвертичного периода

Стратиграфическая шкала		Фаунистические комплексы Восточной Европы	Фауны Центральной и Западной Европы	Наиболее значимые процессы преобразования фауны / Ведущие виды зональных комплексов из числа слонов и грызунов (опельзоны)		
система	раздел				эпоха	
четвертичная	неоплейстоцен	голоцен	современный	современные	Формирование зональных фаун современного типа / <i>Dicrostonyx torquatus</i>	
			верхнее	мамонтовый	сунгирский	вюрмские
		шкурлатовский			рисс-вюрмские	Широкое распространение поздней формы <i>Palaeoloxodon antiquus</i> / <i>Dicrostonyx simplicior</i>
		среднее		павловский	рисские	Появление и широкое распространение рода <i>Mammuthus</i> (s. str.), лемминговой фауны с <i>Dicrostonyx cf. simplicior</i> , родов <i>Coelodonta</i> , <i>Rangifer</i> , широкая адаптивная радиация <i>Bison</i> / <i>Mammuthus chosaricus</i> , <i>Dicrostonyx simplicior</i>
				хазарский		
		нижнее	сингильский	миндель-рисские	Широкое расселение <i>Megaloceros</i> / <i>Palaeoloxodon</i>	
		эоплейстоцен	тираспольский	раннекрюмерские и миндельские	поздне-крюмерские и миндельские	Появление родов <i>Dicrostonyx</i> и <i>Arvicola</i> , широкая адаптивная радиация и начало расцвета всех современных надвидовых таксонов грызунов, широкая адаптивная радиация кабаллондных лошадей, расселение родов <i>Alces</i> и <i>Praeovibos</i> / <i>Archidiskodon trogontherii</i> , <i>Lagurus transiens</i>
					карай-дубинский	раннекрюмерские
			таманский	эпивилла-франкские	эпивилла-франкские	Появление <i>Microtus</i> (<i>Terricola</i>); доминируют бескорневые полевки <i>Prolagurus</i> и <i>Allophaiomys</i> ; начало адаптивной радиации бизонов / <i>Archidiskodon meridionalis</i> , <i>Microtus</i> (<i>Terricola</i>) <i>hintoni</i>
					одецкий	поздние вилла-франкские
третичная	плиоцен	верхнее	хапровский	средние вилла-франкские	Широкая адаптивная радиация лошадей и слонов; расцвет корнезубых полевок, доминируют <i>Mimomys</i> и <i>Villanyia</i> / <i>Archidiskodon gromovi</i> , <i>Mimomys pliocaenicus</i>	
			молдавский	ранние вилла-франкские	Начало адаптивной радиации настоящих лошадей, расселение слонов, широкая адаптивная радиация мимомисной группы полевок / <i>Anancus arvernensis</i> , <i>Mimomys polonicus</i> , <i>Promimomys gracilis</i>	
				русциний		Первое появление корнезубых полевок <i>Promimomys</i> , <i>Dolomys</i>

Примечание. Сост. по: Вангенгейм, 1982; Хромов и др., 2001; с измен.

В раннем голоцене климат стал еще теплее, что отразилось на расширении площадей, занятых широколиственными лесами на самой северной оконечности изучаемой территории. Последние оттесняли таежные формации к северу. Роль ели в сложении тайги постепенно снижалась, одновременно происходило усиление влияния сосны и березы. В то время ощутимо усилились процессы аридизации обширных степных территорий Среднего и Нижнего Поволжья, а также переходной лесостепной полосы. Это привело к тому, что в раннем голоцене древесная растительность на водораздельных равнинах Приволжской возвышенности и Об-

шего Сырта значительных по площади массивов не образовывала. В начале изучаемого временного отрезка в растительном покрове данных территорий доминировали травянистые формации. В Правобережье региона растительные сообщества по соотношению маревых, сложноцветных, злаков и разнотравья были близки к современным луговым степям, на большей части Заволжья – к дерновинно-злаковым. Между тем значительных отличий между этими формациями в те времена, очевидно, не существовало; высокое участие полыней в растительном покрове и тех, и других определяло относительную низкотравность угодий. Важным аспектом в формировании природных сообществ на севере Нижнего Поволжья является также отступление хвалынского морского бассейна, начавшееся в раннем голоцене, и развитие на освободившихся от воды территориях растительности континентального типа. В этих условиях на большей части территории региона максимального развития достигают процессы становления степного фаунистического комплекса. В составе териофауны доминируют норники (сурки, суслики, слепыши, обыкновенные хомяки), жилища которых активно заселяются и некоторыми видами птиц. Наиболее наглядно эти процессы иллюстрируются на примере проникновения в регион некоторых видов каменок, в частности плясуны (Табачишин и др., 2002).

Медленное, но стойкое потепление, начавшееся еще в древнем голоцене и продолжившееся в раннем, стимулировало отток элементов бореальной фауны на север и приток неморальных видов преимущественно с запада и юго-запада. Таким образом, направление миграционного потока наблюдалось с юго-запада и запада на север и северо-восток, а также на юг, однако качественно эти потоки существенно различались. В северном направлении двигались отступающие бореальные элементы фауны и отчасти неморальные в связи с расширением площадей широколиственных лесов, а в южном – степные (Сачков, 2002).

В среднем голоцене на облике луговых степей значительно сказался климатический оптимум атлантического периода, который характеризуется влажными и теплыми условиями. В это время сохраняется автоморфный режим развития почвенного покрова, когда из верхней части почвенного профиля вымываются карбонаты и происходит формирование черноземного гумусового горизонта. В составе растительности сокращается доля полыней и, напротив, увеличивается участие разнотравья. Постепенно складывается ситуация, когда сложноцветные значительно преобладают над полынями, что характерно для комплексов только луговых степей и не отмечается для других типов растительности аридной зоны (Динесман, 1977). В конечном итоге подобные процессы способствовали формированию облика луговых степей, который наиболее близок современному. В это же время в составе древесной растительности, приуроченной главным образом к интразональным ландшафтам, повысилась доля широколиственных элементов, что не могло не отразиться на составе населяющих леса птиц. Общее видовое богатство лесных орнитокомплексов тогда, очевидно, повышалось, здесь появились некоторые виды европейского происхождения, отсутствовавшие до данного периода.

Процессу насыщения орнитокомплексов западными дендрофилами способствовали явления, которые для суббореального периода среднего голоцена могут быть охарактеризованы как наступление леса на степь. Масштабы обозначенного

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

процесса были таковы, что некоторые исследователи говорят о зональном смещении широколиственных лесов к югу. Затем характер растительности на границе суббореального и субатлантического периодов среднего голоцена несколько изменился. Так, на самых северных участках изучаемой территории ослабло влияние липы и вяза, но существенно возросло значение дуба, что способствовало широкому распространению чистых дубрав. При этом оподзоливание почв дубовыми массивами способствовало проникновению ели в пределы широколиственных формаций. С середины субатлантического периода начался обратный процесс, характеризующийся деградацией лесов и наступлением степи, однако роль климатического фактора в данном отношении пока остается малоизученной.

В среднем голоцене, кроме того, завершился процесс формирования современной Прикаспийской низменности. Отмеченный факт важен в контексте понимания направлений миграционных потоков, поскольку именно в это время на изучаемой территории возникли биогеоценозы современного типа. Уже с раннего голоцена по мере отступления хвалынского моря обозначился миграционный поток, приводящий степные элементы на юг. Преимущественное положение в данном потоке, очевидно, занимали виды, способные обитать в условиях солончаков и солонцов, и прежде всего жаворонки и тиркушки. Сегодня сообщества этих типов с очень специфической орнито- и териофауной распространены в полупустынном Заволжье и связаны главным образом с понижениями рельефа. Поэтому их территориальное распространение имеет выраженный мозаичный характер.

В дерновинно-злаковых степях в среднем голоцене сложились засушливые условия. Степные формации становятся более высокотравными, что происходит на фоне сокращения обилия полыней и увеличения доли пастбищных сорняков. Аридизация климата достигла своего максимального развития, вероятно, в начале позднего голоцена. В это время в дерновинно-злаковых степях наиболее отчетливо проявляется снижение высокотравности растительности, что наряду с усиливающейся пастбищной дигрессией привело к сокращению распространения многих степных видов. Однако сложившиеся условия оказались благоприятными для заселения данного типа степей малым сусликом, поселения которого появились здесь на хорошо развитых незасоленных темно-цветных почвах черноземного ряда (Динесман, 1977). По соотношению маревых, сложноцветных, злаков и разнотравья экосистемы Общего Сырта были близки к южной полупустыне, что определялось наличием в составе фаунистических комплексов некоторых пустынных форм. В то же время обилие в фитоценозах злаков однозначно свидетельствует об их степном характере. Лишь в современном периоде аридизация данного типа ландшафтов несколько ослабла, однако структура травянистого покрова дерновинно-злаковых степей уже утратила сходство с луговыми и разнотравно-дерновинно-злаковыми формациями.

Высокая аридизация климата, происходившая в начале позднего голоцена, отразилась и на структуре растительных сообществ луговых степей, однако произошедшие в тот период изменения не носили глубокого характера. В качестве основных примет того времени следует назвать усиление роли дуба в составе древостоев на фоне сокращения обилия липы, а также увеличение в сообществах доли сосны и березы. Кроме того, вполне очевидным является повышение в позднем

голоцене уровня грунтовых вод на водоразделах Приволжской возвышенности, что привело к некоторому грунтовому засолению почвенного профиля, но, впрочем, не изменило зонального типа структуры травяного покрова. Начиная с этого времени в луговых степях наглядно проявились процессы пасторальной дигрессии и другие негативные процессы, связанные с усилением антропогенного воздействия.

Подводя своеобразный итог развитию природных условий изучаемой территории в голоценовое время, считаем целесообразным еще раз в тезисной форме остановиться на основных фазах динамики растительности, которых А.А. Чигурьева с соавторами (1988) выделяют для региона девять. Итак, холодные степи и тундры дриаса в пребореальный период сменяются березовыми лесами с участием сосны и ели. В бореальный период формируется лесостепная растительность сосново-березово-полынно-маревого типа, которая в ходе четвертой фазы преобразуется в лесную, когда доминируют березовые леса с примесью сосны. В атлантический период за переходной пятой фазой следует время господства в регионе широколиственных лесов, которые сменяются в суббореальном периоде березовыми лесами и лесостепью с вкраплениями широколиственных пород. Конец суббореального и субатлантический периоды приходятся на девятую фазу, когда на изучаемой территории поэтапно сменяют друг друга березово-сосновые, широколиственные и сосново-березовые леса. Следующий этап в развитии растительности – формирование современного лесостепного и степного облика.

Крайне необходимо в этой связи отметить, что представленная схема достаточно условна, так как составлена в русле гипотезы быстрых подвижек растительных зон, имеющей много сторонников (Кинд, 1976; Хотинский, 1977; Кожаринов, 1994 и др.). Авторы не разделяют точки зрения этих исследователей и вслед за О.В. Смирновой (1987) и И.Ф. Удра (1988) склонны полагать, что скорость расселения древесных растений не превышает 10 м/год, а травянистых – на 1 – 2 порядка меньше. Думается, что основные этапы представленной выше схемы следует, очевидно, трактовать как периоды, различающиеся главным образом долевым участием эдификаторов в растительном покрове региона. Поэтому ни о каких значимых подвижках природных зон с середины голоцена до настоящего времени на севере Нижнего Поволжья говорить, вероятно, не приходится.

Все многообразие проявлений воздействия деятельности человека на ландшафтный облик изучаемой территории и животных, ее населяющих, в голоцене можно объединить в несколько основных направлений. Это прежде всего охота, затем, по мере становления общности людей, скотоводство, а в последующем и земледелие. Помимо прямого воздействия на орнитофауну изучаемой территории за счет добычи широкого спектра видов, человек косвенно вносил в нее серьезные изменения, преобразуя естественную среду обитания птиц. Для севера Нижнего Поволжья наиболее негативными в этом отношении явились процессы вырубki водораздельных и пойменных лесов. В результате площади степных открытых ландшафтов значительно увеличились, а граница лесостепи отодвигалась все более к северу.

Разделяя мнение О.В. Смирновой и С.А. Турубановой (2002) в отношении антропогенных причин сокращения площадей лесных массивов в регионе, позволим себе еще раз обратиться к аргументации этого предположения. Действительно, в

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

течение последних 10 – 12 тыс. лет климат неоднократно менялся, и на изучаемой территории можно выделить не менее шести похолоданий, условно приуроченных к периодам в 9.8, 8.5, 6.5, 4.5, 2.0 и 0.7 тыс. лет (Кинд, 1976). Более того, на протяжении последних 16.0 тыс. лет выделяются около 34 климатом относительно малой продолжительности (200 – 2800 лет) и амплитуды (от 0.5 до 1.0°C), среди них 14 являются теплыми (Борзенкова, Зубаков, 1984). Указанные процессы, в ходе которых потепления многократно сменяются похолоданиями, протекают на фоне глобальных климатических трендов, что еще более затрудняет интерпретацию палеоботанических данных. Вместе с тем вполне очевиден вывод – климатические явления относительно малого масштаба не могли привести во второй половине голоцена к сокращению распространения широколиственных лесов. Это заключение согласуется с мнением Ф.Е. Милькова (1952), П.В. Маданова с соавторами (1967) и других исследователей только в той части, что в среднем и позднем голоцене в регионе отсутствовали заметные подвижки растительных зон. Напротив, вопрос о наличии или отсутствии в данное время засушливых периодов остается, по нашему мнению, дискуссионным и требующим дополнительных палеоботанических данных.

Таким образом, становится вполне приемлемым вывод о том, что генезис степей в голоцене основан преимущественно на негативном влиянии скотоводов и земледельцев на лесные и лесостепные ценозы, причем время наиболее активного их освоения человеком приходится на конец атлантического – начало суббореального периода (Комаров, 1951). Это – время (ранний неолит) перехода от присваивающего типа хозяйствования к воспроизводящему, когда, очевидно, уже к бронзовому веку широколиственные леса на изучаемой территории сменились лесостепями. Данный процесс, предположительно, происходил в условиях некоторого похолодания (Исаева-Петрова, 1982), которое, напротив, должно было бы способствовать распространению лесов к югу (Серебрянная, 1981). В этом проявляется явное несоответствие между ожидаемой реакцией фитоценозов на преобладающие влажно-прохладные климатические тренды и достоверным смещением южной границы широколиственных лесов к северу в районах активной человеческой деятельности. Поэтому именно подсечно-огневое земледелие, вольный выпас скота и интенсивная заготовка древесного корма на зиму являются, вероятно, главными факторами, вследствие которых к началу железного века на изучаемой территории на месте лесостепных ландшафтов сформировались типчаково-ковыльные и разнотравно-ковыльные степи (Смирнова, Турубанова, 2002).

Расширение площадей гнездопригодных стадий привело, хотя и на незначительное время, к проникновению некоторых типичных степных видов на север. Уже бесспорным на сегодняшний день является мнение, что именно сокращение площади лесов явилось причиной передвижения границ ареалов дрофы, стрепета, степного орла, кречётки, большого кроншнепа, жаворонков и других птиц, когда они размножались значительно севернее современных пределов степной зоны. Однако, как отмечалось ранее, такое положение сохранялось относительно короткий период, и уже во второй половине XIX – начале XX столетия вследствие интенсивной распашки целинных участков вполне отчетливо проявилась тенденция сокращения распространения типичных склерофилов, когда они отступали к югу

под натиском интенсификации сельского хозяйства. Лишь немногие виды в силу высокой экологической пластичности сумели адаптироваться к изменяющимся ландшафтными условиям и закрепились на вновь освоенных территориях (серая куропатка, полевой жаворонок, полевой конек, каменка-плясунья и др.). Таким образом, расширение ареалов и рост численности ряда видов животных, проявившиеся в условиях межвековой тенденции потепления климата, с одной стороны, и деградация популяций многих видов вследствие антропогенной трансформации угодий, с другой, определили противоположную направленность динамики их распространения в регионе.

С этого же периода берут свое начало процессы дестабилизации в Саратовской области популяций степного орла, дрофиных, красавки, кречётки, степной тиркушки, степного, черного и белокрылого жаворонков, которые находят свое отражение и в настоящее время. Данный процесс зарождался на фоне продолжающегося опустынивания обширных территорий Прикаспийской низменности, что не могло не отразиться на облике орнитокомплексов заволжских участков. Вполне очевидно, что в пределы изучаемой территории в тот период проникали на гнездование элементы азиатской фауны, среди которых было более всего вероятно обитание саджи, чернобрюхого рябка, каспийского зуйка и др. Некоторые из азиатских вселенцев того времени представлены в фауне региона и ныне. Например, пределы распространения северной бормотушки в саратовском Левобережье ограничиваются в настоящее время широтой г. Ершова.

Особое внимание в плане рассмотрения вопросов формирования фауны птиц региона в среднем антропогене следует обратить на генезис орнитофауны Прикаспийской низменности. Это обусловлено многочисленными трансгрессиями и регрессиями Каспия, протекающими и в наши дни. Так, А.В. Шнитникову (1957) удалось установить в пределах эпохи в 7200 лет до начала новой эры существование 5 крупных трансгрессий, продолжительность периодов между которыми колебалась от 1500 до 2000 лет, что свидетельствует о существовании определенной периодичности данных явлений с изменчивостью ± 250 лет. Таким образом, средняя продолжительность ритма изменчивости оказывается близкой к 1800 годам, а на протяжении последних двух тысячелетий заканчивается развитие шестого многовекового цикла. В плиоцене – начале четвертичного периода данная территория неоднократно затоплялась морем в ходе акчагыльской, апшеронской, хазарской, хвалынской и других менее значимых трансгрессий. Именно в дохвалынский период заволжские территории имели облик, напоминающий современный. К этому времени, очевидно, уже сформировалось устойчивое автохтонное эндемичное и субэндемичное ядро флоры, которое постепенно обогащалось аллохтонными элементами Древнего Средиземья, сибирских флорогенетических центров и, в меньшей степени, европейскими флорогенетическими элементами. Таким образом, как отмечалось выше, в пределах миоцена и в начале плиоцена на изучаемой территории сформировалась лишь основа автохтонного флористического ядра. Между тем решающее влияние на формирование современного облика растительности данной территории оказали палеоклиматические и палеогеографические события конца плиоцена – плейстоцена и связанные с этими периодами похолодания и флуктуации уровня Каспия (Сагалаев, 2000).

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Приступая непосредственно к анализу генезиса орнитофауны Прикаспийской низменности, следует начать с того, что расселение птиц и других позвоночных животных из рефугиумов (побережий океанов и горных систем), в которых они находились в период последнего валдайского оледенения, началось около 12 тыс. лет назад в условиях некоторого потепления климата (пребореальная и бореальная климатические эпохи голоцена) и продолжалось в течение 4 тыс. лет. Последующее отступление хвалынского моря на юг до широты Мангышлака и Махачкалы совпало по времени с наступлением атлантического климатического периода. Именно поэтому участки суши, освобождающиеся из-под воды, заселялись прежде всего представителями бореальной фауны, которые господствовали именно в это время практически на всей территории Прикаспийской низменности и современной Саратовской области. Вместе с тем выделенное потепление атлантического периода (4.5 – 8 тыс. лет) привело к активизации процесса расширения ареалов южных видов, достигшего в голоценовый климатический оптимум (5 – 6.5 тыс. лет назад) максимальной скорости и масштабов. Представленная здесь общая схема динамики распространения птиц региона в голоцене в отношении участков, в той или иной степени подверженных влиянию обводненности Каспия, раскрывается далее с использованием более обширных сведений.

Не имея возможности подробно останавливаться на детальном анализе всех известных трансгрессий и регрессий Каспийского бассейна в четвертичное время, представим лишь данные о наиболее значимом подъеме уровня моря, имевшем место в начале голоцена и называемом хвалынским. Площадь Каспия около 9 – 10 тыс. лет назад увеличивается настолько, что северные его пределы простирались до уступов Общего Сырта и широты г. Вольска в Саратовской области (Воинственный, 1960). Таким образом, обширные степные и полупустынные ландшафты, сформировавшиеся в пределах территории Прикаспийской низменности в конце третичного – первой половине четвертичного периодов, были затоплены водами бакинского, хазарского, хвалынского и новокаспийского морей. Такая ситуация в облике изучаемого региона развивалась, очевидно, довольно длительное время, и лишь к 4 – 3-му тыс. до н. э. завершение очередного этапа регрессии моря привело к высвобождению обширных участков суши. Значительно меньшие масштабы имела постхвалынская трансгрессия Каспия, начавшаяся около 2500 – 3000 лет назад и продолжавшаяся до середины прошлого тысячелетия. Указанные явления не могли не сказаться на составе населения птиц региона, поэтому целесообразно остановиться на некоторых из происходивших в прошлые геологические эпохи процессах несколько подробнее.

С началом хвалынской трансгрессии в конце плейстоценового похолодания под натиском наступающего с юга моря и проникающего с севера похолодания на широте современного саратовского Заволжья встретились представители степной и бореальной орнитофаун. Ареал большинства теплолюбивых сухопутных видов при этом распался на восточную и западную составляющие, разделенные Каспием. Более того, многие из этих птиц, очевидно, были вынуждены под натиском бореальных видов сместиться впоследствии к югу вдоль западного и восточного побережий хвалынского моря. В результате длительного разобщения возникли специфические группировки подвидового ранга, ареалы которых в ксеротермическом пе-

риоде в пределах Прикаспийской низменности вновь объединились с образованием зон вторичной интерградации. В качестве примера подобного слияния А.Н. Пославский (1969) приводит наличие в Северном Прикаспии украинского и туранского хохлатых жаворонков, а также европейской и азиатской форм малого жаворонка. Для Саратовской области такими примерами являются тростниковая камышевка, славка-завирушка и другие птицы.

Лишь с наступлением ксеротермического периода и постхвалынским наступлением моря до границ, близких к современным границам Каспия, бореальная фауна начала отступать на север, а степной ландшафт, вероятно, вновь стал типичным для большей части изучаемого региона. Вместе с тем ряд исследователей отрицают наличие более теплого периода в постплейстоценовое время. В соответствии с этим мнением, в голоцене, напротив, происходило постепенное сокращение площади открытых степных участков вследствие проникновения на юг широколиственных лесов. Вопрос о наличии возвратной фазы расширения площади степей остается дискуссионным и в наше время (Киселева, 1982). Не вдаваясь более в рассмотрение представленных выше гипотез, отметим, что в каком бы направлении не развивались климатические явления того времени, остается бесспорным конечное распространение лесов на юг к началу исторического времени.

Отступление Каспия на юг после завершения постхвалынской трансгрессии на фоне наступления более влажного субатлантического климатического периода и дальнейшие колебания уровня моря неизменно приводили и приводят к перестройке населения птиц всего нижеволжского региона. В самом простом виде заселение образовавшихся открытых участков в ходе отступления воды идет по схеме, когда первыми на таких участках появляются серые жаворонки и авдотки, затем малые жаворонки. В период заселения таких территорий мелкими млекопитающими (сусликами, тушканчиками, песчанками) здесь начинают гнездиться каменки и хищные птицы. И лишь после завершения сукцессий, приводящих к развитию на бывших участках морского дна степной растительности комплексного типа, в пределах этих территорий складываются орнитокомплексы, ядро которых образуют виды зональной степной фауны – степные, черные и белокрылые жаворонки, степные тиркушки и др.

В этот период наиболее интенсивно проявились, вероятно, процессы обогащения местной флоры за счет нескольких гетерохронных флорогенетических миграционных потоков. Среди них наиболее значимыми являлись западный причерноморско-пантийский (степной), северо-западный европейский (лесостепной), южный крымско-кавказский (горно-степной), юго-восточный каспийско-туранский (пустынный) и восточный казахстанско-южносибирский (степной) (Сагалаев, 2000). Таким образом, естественной преграды между открытыми пространствами Восточной Европы и Центрального Казахстана больше не существовало, и начались процессы обогащения нижеволжской фауны за счет элементов азиатского происхождения. В этот же период формируются основные миграционные трассы, связавшие Европу и Азию, что значительно обогатило фауну птиц региона.

Речные долины и побережья отступающего Хвалынского моря явились путем продвижения на север до пределов изучаемой территории и далее целого ряда птиц азиатского происхождения, а также видов, которые в конце плиоцена – плей-

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

стоцене были широко представлены в орнитокомплексах как Южной Европы, так и Азии. Например, к видам с таким типом распространения не без основания можем отнести серошекую поганку, морского и каспийского зуйков, чибиса, кречетку, перевозчика, речную и малую крачек, орлана-долгохвоста, желтую трясогузку, дроздовидную камышевку. Напротив, известны примеры (черная крачка, шилохвость, чирок-свистунок, хохлатая чернеть), когда представители северного водолюбивого комплекса проникли в данный исторический период в изучаемый регион.

В последующие суббореальную и субатлантическую климатические эпохи голоцена (от 4.5 тыс. лет назад) вследствие некоторого похолодания ареалы теплолюбивых видов несколько сократились. В дальнейшем состоянии ареалов позвоночных животных стабилизировалось и с этого момента до настоящего времени рассматривается (Кривенко, 1991) как продолжающееся медленное расселение и освоение новых территорий. В этой связи, на наш взгляд, необходимо представить и несколько иную точку зрения, не противоречащую, впрочем, идее продолжающегося современного расселения животных. В частности, В.П. Белик (2001) рассматривает климатические изменения лишь как один из факторов, способствующих заполнению птицами «фаунистических вакуумов», образовавшихся в Палеарктике в плейстоценовую эпоху, во время «малого ледникового периода» (XIII–XVIII вв.). В этой ситуации как первичные, так и вторичные местообитания заселяются видами асинхронно, т.е. через многие десятилетия или столетия после появления гнездопригодных биотопов. Приведенные исследователем примеры находят свое подтверждение и применительно к изучаемой территории, особенно в отношении распространения кольчатой горлицы (Варшавский, 1981), горихвостки-чернушки (Пискунов, 1996), индийской (Якушев и др., 1998) и тонкоклювой (Завьялов и др., 2002 б) камышевок, сирийского дятла (Завьялов, Альберти, 1996) и др.

И в том, и в другом случаях мы обозначили лишь генеральное направление современной динамики распространения основных групп позвоночных животных в историческое время. Более или менее значимые колебания климата последних нескольких тысячелетий приводили неоднократно к флуктуации численности и пульсации границ ареалов широко спектра видов фауны. Чтобы наглядно проиллюстрировать эти процессы в вековом и межвековом масштабах, обратимся, например, к историческому периоду (XVIII – XX вв.), когда отступление Каспия привело к исчезновению на гнездовании вдоль морского побережья и в Волго-Уральском междуречье большого баклана, снижению численности крупных чаек, в особенности черноголового хохотуна, колпицы, лебедя-шипуна, некоторых видов цапель и главным образом большой белой и др. (Пославский, 1969). На определенном этапе развития этих процессов данные виды исчезли на гнездовании или стали крайне редки и в пределах саратовского Заволжья. Между тем уже во второй половине XX столетия ситуация с ареалами этих околоводных и водоплавающих птиц кардинально изменилась, и все они в той или иной степени проявили тенденцию к расширению распространения на север, являясь в настоящее время в большинстве вполне обычными представителями фауны севера Нижнего Поволжья.

Выявленные тренды в динамике гнездового ареала этих видов протекают на фоне некоторого увеличения уровня Каспия. Однако нам представляется не менее значимым обратить внимание на изменение в то же время климатического режима

в пределах изучаемой территории. Так, А.А. Тишковым (1996) было показано, что в степных областях Русской равнины современное потепление началось в конце прошлого века и достигло максимума в период 30 – 40-х гг. прошлого столетия. Заметим, что именно в тот период северная граница распространения вышеупомянутых птиц несколько стабилизировалась. Более того, на севере региона в данное время прослежено значимое продвижение в направлении лесостепи серой куропатки, балобана, орла-карлика, степного луны, полевого и хохлатого жаворонков, удода, сизоворонки и золотистой шурки.

В период с 1940 по 1970 гг. было отмечено похолодание, а в последней декаде XX столетия превышение значений среднегодовых температур повторялось практически ежегодно. Помимо постепенного увеличения среднегодовых температур воздуха, динамика климатических трендов проявлялась в повышении количества осадков. Достаточно указать, что на изучаемой территории юга саратовского Заволжья в период с 1978 г. (Атлас Саратовской области, 1978) по 1993 г. (Алексеевская, Скоробогатова, 1993) годовое количество осадков увеличилось с 350 до 400 и более мм. В этой ситуации, помимо колебания уровня моря, значимым механизмом преобразования фауны птиц становятся климатогенные сукцессии, определяющие повышение обводненности обширных территорий, мезофилизацию степной растительности и другие явления.

Развивая эти соображения, можно высказать предположение, что реально существует обособленная группа видов птиц, динамика ареала которых в Нижнем Поволжье определяется совокупностью и взаимным влиянием нескольких факторов, первостепенными, а может быть и единственными среди которых являются направленность динамики обводненности Каспия и фаза климатического цикла, под действием которой формируются экологические условия территории. Гипотеза о том, что эволюция распространения многих видов шла и идет подобным путем, кажется нам вполне вероятной. Во всяком случае, несомненно, что примеры подобного рода существуют, и на них более подробно мы остановимся в следующем сообщении при характеристике основных типов динамики ареала птиц изучаемой территории.

Генеральные направления динамики распространения околоводных и водоплавающих птиц региона на протяжении последних двух столетий рассматривались выше при анализе наиболее значимых трансгрессий и регрессий Каспия. Напомним лишь, что к концу XIX в. в максимальной степени, вероятно, проявились тенденции сокращения распространения в Нижнем Поволжье черноголового хохотуна, морского голубка, чегравы, пестроносой и чайконосой крачек, шилоклювки, пеганки, огаря, обыкновенного фламинго, лебедя-кликуна, лебедя-шипун, серого гуся, савки, красноногого нырка, розового и кудрявого пеликанов, колпицы, карвайки, большой и малой белых цапель, большого баклана и др. (Воинственский, 1960). Некоторые из них только к настоящему времени проникают вновь в пределы былого распространения (большой баклан, большая белая цапля, лебедь-шипун, серый гусь), хотя большая часть видов не проявляет ныне сколько-нибудь заметного стремления к расселению в северном направлении. Это указывает на многоплановость причин, определяющих перемещение границ ареалов животных.

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Иными словами, разнообразие направлений в движении границ распространения птиц (не только с юга на север, но и с запада на восток или наоборот) позволяет предположить, что эти процессы являются результатом не только потепления климата, но и более сложных причин (Кривенко, 1991).

В этот период, вероятно, уже отчетливо проявляются процессы расширения и сокращения ареалов птиц в результате циклических изменений климата, когда сырые и холодные периоды сменялись сухими и жаркими с интервалами от 1500 до 2000, 70 – 90 и 30 – 45 лет (Кривенко, 1998). По мнению этого автора, именно в голоцене многолетние циклические изменения температуры и влажности определяли длительность сукцессий растительности, ускоряя их в сухие и жаркие и замедляя в холодные и влажные периоды. В течение микроклиматических циклов отдельные виды претерпевали периодические изменения распространения, граница ареалов которых перемещалась в южном или северном направлении и обратно.

Аналогичные тренды отчетливо просматриваются и в динамике лесных птиц региона в середине голоценовой эпохи. Сокращение площади лесов под воздействием человека не могло не сказаться негативно на широком раннеголоценовом распространении большого числа дендрофилов. Наиболее уязвимыми в этом отношении оказались дневные хищники, дуплогнезники, и в первую очередь совы, дятлы и мухоловки, а также синицы. Таким образом, на протяжении продолжительного периода в пределах исторического времени на севере Нижнего Поволжья складывалась ситуация, когда из состава орнитофауны постепенно исчезали лесные виды. Данный процесс несколько замедлился, а для некоторых птиц приобрел и обратное направление, лишь в период широкомасштабного озеленения степных районов региона. В ходе этих работ уже к середине прошлого столетия формируется широкая сеть защитных лесных насаждений, что создает условия для вторичного заселения изучаемой территории зябликом, обыкновенной зеленушкой, обыкновенной лазоревкой, серой мухоловкой, мухоловкой-пеструшкой, пеночками, дроздами (певчим, белобровиком, рябинником, черным и дерябой) и славками (черноголовой и садовой).

Подводя краткий итог тем изменениям в составе фауны птиц региона, которые имели место в голоценовую эпоху, нельзя не обратить внимание на расширение в это время видового состава комплекса птиц населенных пунктов. Он включает уже не только виды, использующие преимущественно постройки человека в качестве гнездования (домового и полевого воробьев, воронка, деревенскую ласточку, черного стрижа, галку, сизого голубя, домового сыча и др.), но и птиц, чье размножение в антропогенном ландшафте столь же обычно, как и в естественном (обыкновенного скворца, большую синицу, коноплянку, белую трясогузку, удода, обыкновенную горихвостку, степную пустельгу и др.). Таким образом, в голоцене на фоне обогащения орнитокомплекса населенных пунктов новыми элементами, в основном горного и лесного происхождения, происходит значительное обеднение орнитофауны лесных и водных ценозов. Это сокращение видового богатства не компенсируется в полной мере за счет проникновения в регион новых вселенцев с юга из полупустынных азиатских территорий, а также вторичного заселения ленточных и мозаичных лесов дендрофилами с севера.

Продолжение следует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевская Н.К., Скоробогатова Э.Ф.* Климат // География Саратовской области. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1993. С. 50 – 60.
- Атлас Саратовской области. М.: ГУКГ, 1978. С. 13.
- Белик В.П.* Масштабные трансформации восточноевропейской авифауны в XX в. и их вероятные причины // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы XI орнитол. конф. Казань: Изд-во «Матбугат йорты», 2001. С. 75 – 77.
- Борзенкова И.И., Зубаков В.А.* Климатический оптимум голоцена как модель климата начала XXI века // Метеорология и гидрология. 1984. № 8. С. 69 – 77.
- Вангенгейм Э.А.* История развития фауны, флоры и человека в четвертичном периоде. Млекопитающие. Систематический обзор основных отрядов млекопитающих. Выводы // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982. Полутом 1. С. 329 – 337.
- Вариавский С.Н.* Современное расселение и расширение ареала кольчатой горлицы на юго-востоке Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1981. Т. 86, вып. 1. С. 27 – 30.
- 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., Выдрин А.Б.* В поисках исчезнувших миров. Саратов: Научная книга, 2002. 232 с.
- Динесман Л.Г.* Биогеоценозы степей в голоцене. М.: Наука, 1977. 160 с.
- Завьялов Е.В., Альберти Л.Г.* Сирийский дятел *Dendrocopos syriacus* в Волгоградской области // Рус. орнитол. журн. 1996. Экспресс-выпуск № 1. С. 3, 4.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г.* Белобровик *Turdus iliacus* в Саратовской области // Рус. орнитол. журн. 1997. Экспресс-выпуск № 18. С. 21, 22.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Шенелев И.А.* Распространение и морфометрическая характеристика среднего дятла *Dendrocopos medius* в Нижнем Поволжье // Рус. орнитол. журн. 1996. Экспресс-выпуск № 5. С. 10 – 13.
- 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 III. Генезис фауны и флоры региона в четвертичное время. Плейстоцен // Поволж. экол. журн. 2002 а. № 3. С. 217 – 235.
- Завьялов Е.В., Якушев Н.Н., Табачишин В.Г.* Повторная встреча тонкоклювой камышевки *Luscinola melanorogon* в Саратовской области // Рус. орнитол. журн. 2002 б. Т. 11, экспресс-выпуск № 197. С. 827, 828.
- Зубаков В.А.* Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеоздат, 1986. 288 с.
- Исаева-Петрова Л.С.* Эволюция степной растительности в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1982. 22 с.
- Кинд Н.В.* Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. С. 5 – 14.
- Киселева Н.К.* Эволюция биогеоценозов Прикаспия в голоцене. М.: Наука, 1982. 112 с.
- Климанов В.А.* Палеоклиматические условия Русской равнины в климатический оптимум голоцена // Докл. АН СССР. 1978. Т. 242, № 4. С. 902 – 904.
- Кожаринов А.В.* Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье – голоцене: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 454 с.
- Комаров Н.Ф.* Этапы и факты эволюции растительного покрова черноземных степей // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Нов. сер. 1951. Т. 13. 328 с.
- Кривенко В.Г.* Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 272 с.
- Маданов П.В., Войкин Л.М., Тюренко А.Н., Маданов В.П.* Вопросы палеопочвоведения и эволюции почв Русской равнины в голоцене. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. 124 с.

ГЕНЕЗИС ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Мильков Ф.Е. Взаимоотношения леса и лесостепи и проблемы смещения ландшафтных зон на Русской равнине // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1952. Т. 84, № 5. С. 431 – 447.

Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография в голоцене. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 132 с.

Нейштадт М.И. Некоторые итоги изучения отложений голоцена // Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. М.: Наука, 1965. С. 45 – 56.

Пискунов В.В. Орнитологические находки последних лет // Фауна Саратовской области: Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1996. Т. 1, вып. 1. С. 113, 114.

Пославский А.Н. К истории формирования орнитофауны Северного Прикаспия // Орнитология. М.: Наука, 1969. С. 499 – 503.

Сагалаев В.А. Флора степей и пустынь Юго-Востока Европейской России, ее генезис и современное состояние: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 42 с.

Сачков С.А. Фауногенез и эколого-биологическая характеристика чешуекрылых (Lepidoptera) Жигулевской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2002. 38 с.

Серебрянная Т.А. Влияние человека на растительность Среднерусской возвышенности (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 52 – 60.

Серебрянный Л.Р. Стратиграфия голоцена на территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1984. Полутом 2. С. 499 – 510.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 206 с.

Смирнова О.В., Турубанова С.А. Формирование и развитие восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене // Бюл. «Самарская Лука». 2002. №12. С. 5 – 19.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Семихатова С.Н. О возможной роли поселений степного сурка (*Marmota bobak*) в генезисе распространения каменки-плясуни (*Oenanthe isabellina*) на севере Нижнего Поволжья // Сурки в степных биоценозах Евразии: Докл. VIII совещ. по суркам стран СНГ / Науч. тр. госзаповедника «Присурский». Чебоксары; М.: Клио, 2002. Т. 8. С. 61, 62.

Тишков А.А. Глобальные изменения климата и деградация степных экосистем европейской России // Аридные экосистемы. 1996. Т. 2, № 2 – 3. С. 32 – 42.

Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка, 1988. 200 с.

Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.

Хромов А.А., Архангельский М.С., Иванов А.В. Крупные четвертичные млекопитающие Среднего и Нижнего Поволжья. Дубна: Междунар. ун-т природы, общества и человека «Дубна», 2001. 254 с.

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 Саратов. ун-та, 1988. Вып. 6. С. 53 – 79.

Шнитников А.В. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария // Зап. Геогр. об-ва СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 16. 338 с.

Якушев Н.Н., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Динамика распространения индийской камышевки *Acrocephalus agricola* на севере Нижнего Поволжья на протяжении XX века // Рус. орнитол. журн. 1998. Экспресс-выпуск № 47. С. 18 – 22.

Krivenko V.G. Modern dynamics of bird ranges in Eurasia as a result of cyclical variations in climate // Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr. Ostrich, 1998. Vol. 69, № 3 – 4. P. 294.