

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630* 574.9 (4–11), 551.8

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДУБОВЫХ ЛЕСОВ НА ТЕРРИТОРИИ
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 13 ТЫСЯЧ ЛЕТ*

© 2012 г. А. В. Кожаринов, П. В. Борисов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

119071 Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: akozharinov@yahoo.com

Поступила в редакцию 14.04.2009 г.

Рассматриваются вопросы распространения и динамики дубовых лесов на территории Восточной Европы за последние 12500 лет. Основные материалы – спорово-пыльцевые диаграммы, преобразованные в базу данных “PALAEO”. Построены серии карт палеоареала дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) с интервалом времени в 500 лет. Выявлены и описаны различные структуры палеоареала дуба черешчатого. Описаны основные лесные палеосообщества с участием дуба черешчатого. Определены основные миграционные пути и рефугиумы дубовых лесов (среди них возвышенности Вольнская, Подольская, южная часть Среднерусской и Приволжской, Мещера и Кодры, а также Мозырско-Овручско-Словечанский рефугиум).

Биогеография, дуб черешчатый (Quercus robur L.), дубовые леса, миграция, рефугиум, ареал, состояние.

В исследовании вопросов формирования и развития растительного покрова отчетливо выделяются два основных направления: (1) филоцено- и флорогенетическое, (2) палеогеографическое. Если палеогеографические исследования направлены на изучение растительного покрова с точки зрения обусловленности его развития особенностями среды и, прежде всего, климата, то филоцено- и флорогенетическое направление рассматривает развитие собственно растительного покрова на основании его внутренних свойств. Оба направления развивались параллельно, независимо, и в этом смысле они не противоречат друг другу, а дополняют. Определение двух основных направлений в исследованиях весьма условно, поскольку многие факты и постулаты филоцено- и флорогенетического направления используются для подтверждения или отрицания палеогеографических событий, и наоборот.

Вопросы формирования растительного покрова традиционно находились в центре внимания исследователей – ботаников, географов, почвоведов [2–5, 7–8, 12–20, 22, 26–30, 34, 35, и многие др.]. В рамках филоцено- и флорогенетического

направления формулируются и обсуждаются проблемы автохтонности – аллохтонности флор, сохранности и возраста реликтов, миграций и рефугиумов, смещения растительных зон и др. Ключевые идеи основывались главным образом на материалах изучения современных флор и распространения видов растений.

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) – одна из главных лесообразующих пород в зонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Восточной Европы. Образует леса с примесью других широколиственных пород: липы, ильма, клена остролистного, ясеня и вяза, которые наиболее широко распространены в подзонах широколиственных лесов и лесостепи. В северной и восточной частях своего ареала дуб черешчатый произрастает вместе с хвойными деревьями. Дубовые леса встречаются преимущественно на Украине, в Белоруссии, Тульской области, центрально-черноземных областях, Поволжье, Оренбургской области, на Северном Кавказе и в Молдове. Дуб относится к теплолюбивым породам. Часто страдает от поздних весенних заморозков. Относительно светолюбив, растет медленно, отчего в молодом возрасте часто заглушается быстрорастущими породами (березой, осиной и грабом). Палеофитохронология *Quercus robur* L.

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта “Биоразнообразие и динамика генофондов” № 3.4.6.

изучена недостаточно. Цели настоящей работы состояли в характеристике палеоареалов дубовых лесов, выявлении путей миграции и рефугиумов этой древесной породы на территории Восточной Европы за последние 12500 лет.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа динамики дубовых лесов за последние 12500 лет нами создана БД "PALAEO", которая включает информацию спорово-пыльцевых спектров в соответствии с международными стандартами "NORDMAP" и "European Pollen Database" (EPD).

Основным источником информации являются материалы палеоботанических исследований. Для организации БД "PALAEO" обработана практически вся палеопалинологическая литература, опубликованная после 1940 г.

Спорово-пыльцевые диаграммы, опубликованные в 1930–1960-е гг., как правило, не датированы, и в них даны лишь приблизительные хронологические привязки (в лучшем случае, по схеме Блитта – Сернандера). Современные диаграммы обычно идентифицированы по абсолютным радиоуглеродным датировкам. Большая часть диаграмм БД "PALAEO" датировок не имеют, а ценность их, тем не менее, высока. В этой связи определение возраста отложений в спектрах становится актуальной задачей.

Для ее решения отбирались диаграммы, в которых имелись абсолютные датировки. Общее число образцов с ^{14}C -определениями составило 386; наиболее детально обследованными оказались "средние" слои, охватывающие период с 10000 до 2000 л.н.; наименее – "нижние" и "верхние" слои с соответствующими периодами. В качестве метода анализа применялась пошаговая регрессия, в которой переменные (абсолютная и относительная глубина проб, относительное время, установленное по палинологическим критериям, широта и долгота пункта сбора информации, тип отложения и объекта – болото, озеро, пойма и т.д.) описывались в различных комбинациях.

Для воспроизведения процесса динамики дубовых лесов без искажений в интервале времени 12500 – 0 л.н. достаточна детальность, равная удвоенной величине погрешности, что составляет 500 лет. В тех случаях, когда 500-летний интервал был представлен двумя или более образцами, их значения усреднялись. Пропуски данных, связанные с отсутствием образцов в разрезах, заполнялись на основе специальной статистической процедуры. Для заполнения пропуска, относящегося

к моменту t , к куску ряда, попадающему во временной интервал $(t - q, t + q)$, с помощью метода наименьших квадратов с экспоненциально убывающим весом вычисляется полином второго порядка. Ранее заполненные пропуски при этом не учитываются. Коэффициент убывания весов зависит от автокорреляционной структуры ряда и от длины максимально пропущенного куска и меняется в пределах от 0.5 до 1 (при наличии длинных пропусков он близок к 1). В качестве значения ряда берется значение подогнанного полинома в точке t . Значение параметра q принимается равным 30. При наличии нескольких пропусков подряд задача для каждого момента t решалась самостоятельно. Это означает, что для каждой точки t возникает свой полином (при переходе от точки к точке меняется вес).

Такие модельные представления позволили рассчитать величины абсолютного возраста образцов в разрезах, идентифицировать спорово-пыльцевые спектры и привести их к единой хронологической шкале [11].

Отображение статистики и динамики дубовых сообществ осуществлялось путем построения различных типов карт. К настоящему времени появилось большое число публикаций, в которых распределение отдельных древесных пород на картах маркируется изохронами [6, 21, 24, 31–33, 36, и др.]. Метод изополий был предложен В. Шафером [30] и затем успешно использовался при определении границ палеосообществ [9, 10, 24 и др.]. М.И. Нейштадт [21] приводит карты-схемы циклограмм процентного содержания пыльцы в спектрах отдельных древесных пород для древнего, раннего, среднего и позднего голоцена.

Наиболее полное и достоверное описание лесных сообществ возможно лишь для периодов, начиная с 12500 л.н. Пыльца таксонов за весь период наблюдений отображает обобщенную среднестатистическую структуру палеоареала. Карты коэффициентов вариации процентного содержания пыльцы таксона обобщенно отображают масштабы флуктуаций. При этом область наиболее устойчивого существования вида определяется относительно малыми коэффициентами вариации, а область "границы" – высокими. [9, 23, 25]. По картам локальных минимумов, которые строились на основании минимальных значений пыльцы таксонов за весь интервал наблюдений, определялись территории, в которых таксон сохранился. Таким образом, выделяются территории, которые с достаточным основанием можно определить как видовые рефугиумы. Дополнительно строились карты максимумов, об-

общенно отображающих максимально возможную и реализованную долю участия таксона в сообществах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Около 13500 л.н., судя по имеющимся данным, растительный покров приобретает зональные широтные черты. В районе Четласского Камня господствуют лесные сообщества – на смену тундро-луговым и сосново-березовым сообществам приходят еловые леса с сосной и березой. По-видимому, ельники представлены *Picea obovata*. Сохраняется Клинско-Дмитровский участок еловых лесов с сосной и березой. На возвышенных участках Онежской гряды и кряжа Ветренный Пояс произрастают сосново-березовые леса по типу редколесий. Период в 13500–13000 л.н. интересен тем, что в районе Санкт-Петербурга (Балтийско-Ладожский глинт) развивались елово-дубовые леса с ольхой. Существовали ли они в более ранние периоды времени – неизвестно, однако это вполне реально, поскольку, как известно, вдоль силурийского глинта в настоящее время сосредоточена богатейшая неморальная флора с эндемичными элементами. По-видимому, в этот период в условиях расчлененного рельефа юго-западной оконечности Смоленско-Московской, Латгальской и Свенцянской возвышенностей, в составе сосновых лесов присутствуют широколиственные породы, в частности, дуб. Юго-восточнее “эксклава” сосновых лесов с примесью *Quercus robur* сосредоточены сосново-березовые леса, по-видимому, также с неморальными элементами.

К 13000 л.н. по-прежнему в западном секторе происходит дифференциация лесной растительности. Участки чистых еловых лесов отмечены в условиях Минской возвышенности, а несколько южнее располагаются сосновые леса с примесью *Q. robur* и других широколиственных пород. Полесье и частично Предполесье заняты заболоченными сосновыми лесами. В Эстонии развиты березовые леса с сосной и сосновые заболоченные редкостойные сообщества. В районе Балтийско-Ладожского глинта повсеместно произрастают сосново-березовые леса с примесью широколиственных пород, в особенности *Q. robur*. В районе Вятского Увала сосредоточены еловые леса с примесью сосны и березы.

В период 12500–12000 л.н. в растительном покрове лесной зоны увеличивается роль еловых сообществ. Полоса еловых лесов с сосной и березой протянулась от Латгальской возвышенности, через Бежаницкую гряду, Валдайскую возвышен-

ность до Угличской возвышенности. Южнее полосы еловых лесов сосредоточены сосново-березовые леса, иногда с примесью *Q. robur*, участки которых отмечаются также в районах Среднерусской возвышенности (Ефремов – Липецк) и в северной равнинной половине Марийской низины. В пределах Волынской возвышенности распространены сосново-березовые леса с примесью *Q. robur*. К 12000 л.н. заметно сокращаются площади еловых лесов, уступая место сосново-березовым и заболоченным сосновым лесам.

Период 11500–11000 л.н. характеризуется относительно устойчивым положением растительного покрова в западных, северных и восточных областях, исключая более широкое распространение сосново-березовых лесов в лесостепной зоне. К 11000 л.н. несколько увеличиваются площади еловых лесов, в которых отмечается участие *Q. robur*. До 10500 л.н. лесную зону с юга оконтуривают сухие сосновые леса, которые представляют основу лесных сообществ в лесостепной зоне.

В период 10000–9500 л.н. заметные изменения происходят в западном и северо-западном секторах. В Прибалтийско-Белорусском регионе наблюдается максимальное разнообразие лесных сообществ и развитие дубовых лесов. В районе Судомской возвышенности выделяются на карте чистые еловые леса, а севернее – в пределах Балтийско-Ладожского уступа – сукцессионные смены приводят к восстановлению елово-дубовых лесов с ольхой. В восточном секторе развиты сухие сосновые леса, площади которых заметно увеличились по сравнению с предыдущими периодами. В районе Приокско-Террасного заповедника экстразонально наряду с сосново-березовыми лесами с примесью *Q. robur* сосуществуют лугостепные сообщества. В Прибалтийско-Белорусском регионе отмечается расцвет березовых лесов с сосной. Территория Полесья и Предполесья занята сосновыми лесами с примесью широколиственных пород, в том числе и *Q. robur*. К этому времени доля еловых лесов в растительном покрове Восточной Европы заметно сокращается.

Около 9000 л.н. растительный покров не изменился, за исключением северной половины территории Восточной Европы. В северо-восточном секторе лесные сообщества доминируют и представлены березовыми редколесьями и еловыми лесами с сосной и березой. Заметно меняется растительность в северо-западном секторе, где наблюдается сочетание березовых редколесий, заболоченных сосновых редкостойных лесов и сосново-березовых лесов с фрагментами тунд-

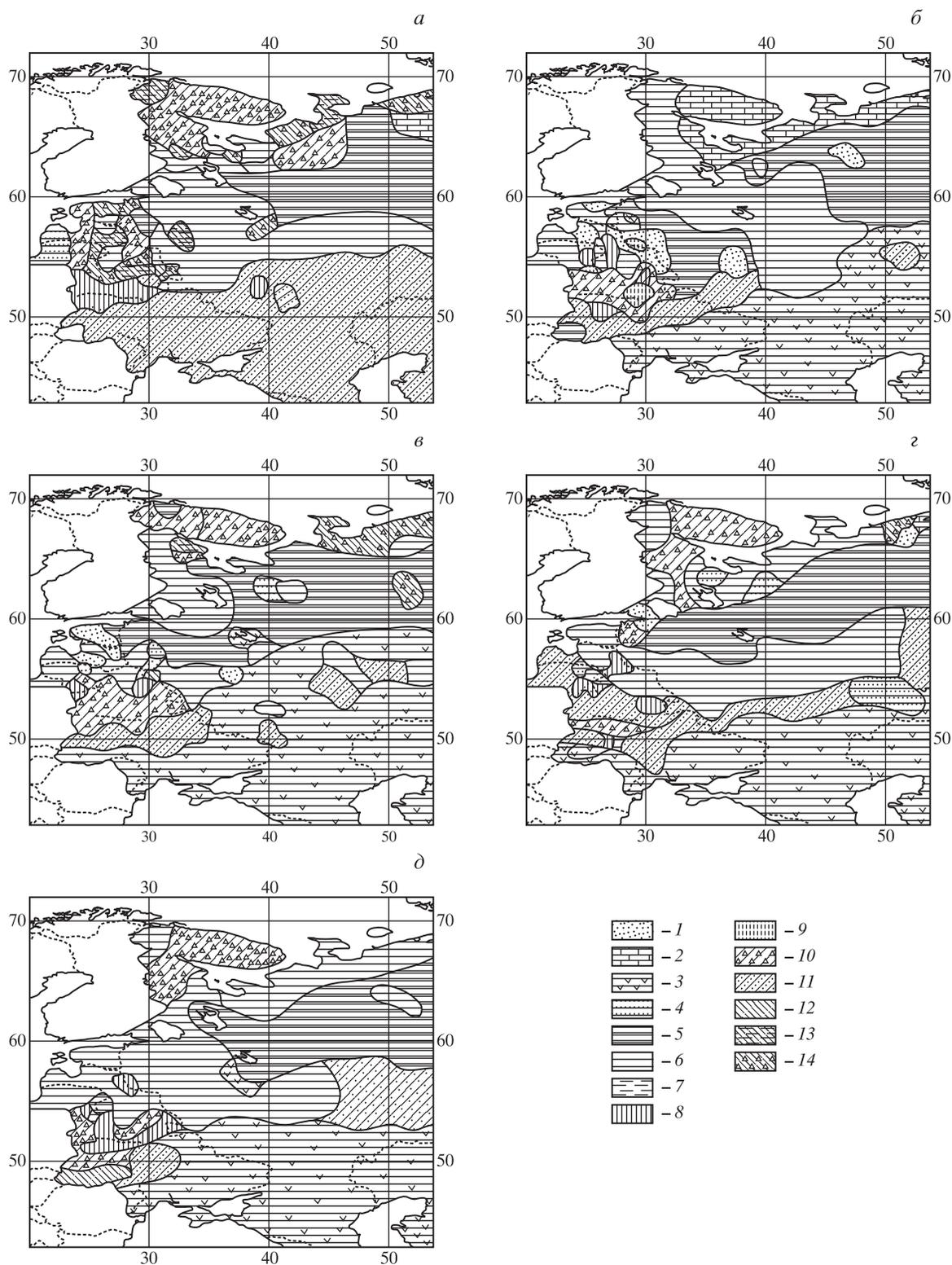


Рис. 1. Растительность на территории Восточной Европы за последние 12500 лет:

а – 8500–8000 л.н., *б* – 6000–5500 л.н., *в* – 5000–4500 л.н., *з* – 1500–1000 л.н., *д* – 1000–500 л.н.

1 – елово-широколиственные (преимущественно дубовые) леса с ольхой, 2 – тундрово-луговые сообщества, 3 – лугово-степные сообщества, 4 – болотно-луговые сообщества, 5 – еловые леса с сосной и березой, 6 – сосново-березовые леса с примесью широколиственных пород (дуб в подлеске), 7 – еловые леса, 8 – сосновые леса с примесью широколиственных пород (преимущественно, с дубом), 9 – сосново-широколиственные леса с ольхой (преимущественно, с дубом), 10 – редкостойные сосновые леса (заболоченные), 11 – сухие степные сосновые леса, 12 – дубово-вязово-липовые леса с лещиной в подлеске, 13 – березовые леса с примесью сосны, 14 – березовые редколесья.

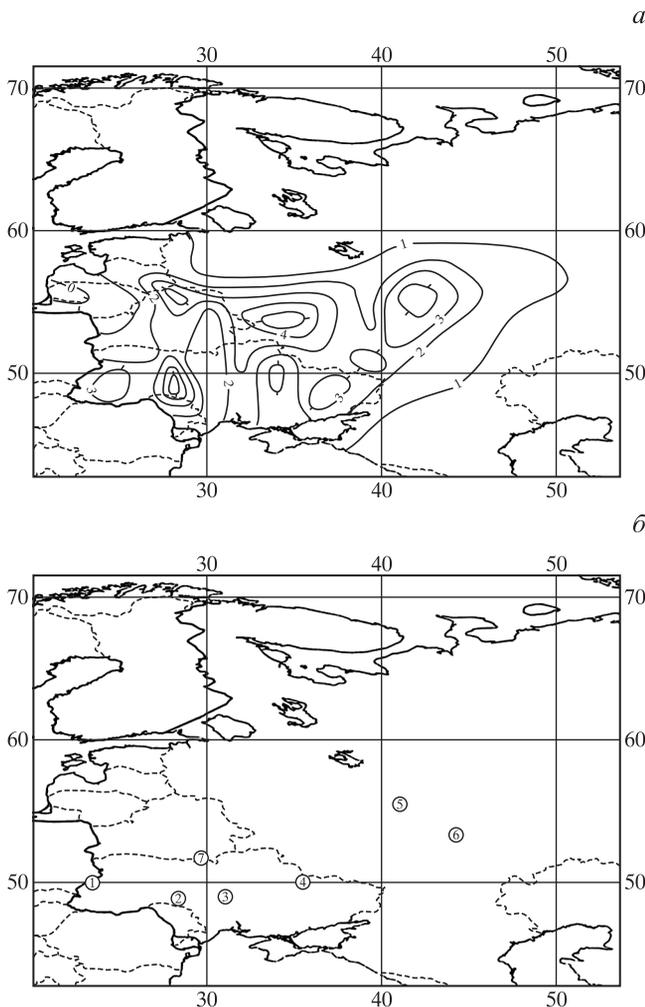


Рис. 2. Среднестатистическая структура ареала дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) за последние 12500 лет (а) и основные рефугиумы (б), 1 – Волынский, 2 – Подольский, 3 – Приднепровский, 4 – Южносреднерусский, 5 – Мещерский, 6 – Приволжский, 7 – Мозырско-Овручско-Словечанский.

ро-луговой растительности. Заметно сокращается полесская область распространения сосновых лесов с *Q. robur*, уступая место сухим сосновым лесам.

Для периода 8500–8000 л.н. характерно появление сосново-дубовых лесов с черной ольхой в районе Белорусского Предполесья (рис. 1, а). В центральных районах Восточной Европы сосново-березовые леса также сменяются сосновыми лесами с примесью широколиственных пород, в частности *Q. robur*. К 8000–7500 л.н. на месте сухих сосновых лесов Предкарпатья существовали елово-дубовые леса с примесью сосны и березы. Область лугостепных сообществ существенно сокращается. К концу периода наблюдается увеличение роли еловых лесов с сосной и березой в

северо-восточном секторе. К 7000 л.н. структура растительного покрова сохраняется.

Период 6500–6000 л.н. характеризуется заметным увеличением роли дуба в лесных сообществах. Елово-дубовые леса расположены в пределах Видземской возвышенности и возвышенности Отепя, Жемайтской и Бежаницкой возвышенностей, Балтийско-Ладожского глинта и в Предкарпатье (рис. 1, б). В восточном секторе, в пределах Сарапульской возвышенности также впервые распространялись елово-дубовые леса. Их существование в более ранние периоды неизвестно. Сосново-широколиственные леса с участием *Q. robur* сосредоточены в Предполесье и на Мозырской возвышенности, а также на Латгальской возвышенности.

Период около 6000–5500 л.н. отличается повсеместным распространением елово-дубовых лесов вдоль Балтийско-Ладожского глинта, а также в районах, простирающихся от Видземской возвышенности на северо-восток до оз. Ильмень. Около 5500 л.н. процессы увеличения роли дубовых лесов в растительном покрове Восточной Европы продолжают и отмечены еще несколько регионов – район Тульских засек и междуречье рек Мезень и Вашка. Около 5000 л.н. заметно сокращение лесной растительности в южной половине Восточной Европы. Впервые в районе юго-западной оконечности Смоленско-Московской возвышенности отмечены дубово-вязово-липовые леса с лещиной и примесью черной ольхи (рис. 1, в).

Период 5000–3500 л.н. характеризуется широким распространением еловых сообществ с примесью сосны и березы. Заметно сокращается доля *Q. robur* и других широколиственных пород в лесных ценозах. Этот процесс продолжается до 2000 л.н., когда господствующее положение в западных и центральных областях приобретают сосново-березовые и сухие сосновые леса. К этому времени наблюдается расширение лесостепной зоны. Начиная с 2000 л.н. в северной половине территории Восточной Европы снижается доля участия еловых лесов, которые уступают место сосново-березовым лесам. Период 1500–1000 л.н. характеризуется устойчивым процессом расширения площадей под заболоченными сосновыми лесами на Северо-Западе. В пределах Тиманского кряжа (Тобышская возвышенность) отмечается фрагмент елово-дубовых лесов среди еловых лесов с сосной и березой (рис. 1, г).

Структура растительного покрова для периода 1000–500 л.н. значительно упрощается. Заметно увеличение роли лугостепных сообществ в лесостепной зоне. Отмечаются два фрагмента дубо-

во-вязово-липовых лесов в пределах Волынской и Подольской возвышенностей (рис. 1, д). Период 500–0 л.н. характеризуется наиболее простой структурой растительного покрова за последние 10 000 лет, состоящего из лесов с доминированием сосны и березы.

Пыльца *Q. robur* за весь период наблюдений отображает обобщенную среднестатистическую структуру палеоареала, в которой изолиния 1% четко оконтуривает современную границу распространения *Q. robur* (рис. 2, а). Территории, где дуб сохранялся в течение всего периода наблюдений (Волынская, Подольская, южная часть Среднерусской и Приволжской возвышенностей, Мещера, Кодры, Мозырско-Овручско-Словечанская) следует определить как основные видовые рефугиумы (рис. 2, б).

Заключение. Проведенное обобщение палеопалинологической информации демонстрирует значительные вариации ареалов дубовых лесов за последние 12500 на территории Восточной Европы. При этом выделяются территории, в которых дуб существовал в течение всего рассматриваемого периода. Эти территории следует признать видовыми рефугиумами. Локальные максимумы *Q. robur* сосредоточены в центральных областях Восточной Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алехин В.В.* География растений М.: Учпедгиз, 1950. 420 с.
2. *Бекетов А.* О влиянии климата на возрастание сосны и ели // Труды 1-го съезда русских естествоиспытателей. Отделение ботаники. 1868. С. 111–163.
3. *Берг Л.С.* К вопросу о смещениях климатических зон в послеледниковое время // Почвоведение. 1913. Т. 4. С. 13–24.
4. *Вульф Е.В.* Историческая география растений. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
5. *Докучаев В.В.* Методы исследования вопроса: Были ли леса в южной степной России. СПб., 1889. 39 с.
6. *Кабайлене М.В.* К вопросу реконструкции истории лесов Литвы в голоцене по данным палинологического анализа // Балтика. 1975. Т. 5. С. 71–77.
7. *Кашикаров Д.Н.* Среда и сообщество. М.: Госмедиздат, 1933. 244 с.
8. *Клеопов Ю.Д.* Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 1990. 352 с.
9. *Кожаринов А.В.* Пространственно-временной анализ климатической детерминации распространения популяций лесных растений в зональных условиях Белоруссии: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. М.: МГУ, 1986. 16 с.
10. *Кожаринов А.В.* Климатохорологический анализ популяций лесных растений Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1989. 176 с.
11. *Кожаринов А.В.* Динамика неморальных широколиственных лесов Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене // Закономерности вековой динамики биогеноценозов. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Т. XXI. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 66–125.
12. *Коржинский С.И.* Северная граница черноземно-степной области восточной полосы европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении // Тр. Об-ва естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 18. Вып. 5. Казань, 1888. С. 1–253.
13. *Коржинский С.И.* Растительность России. СПб., 1898. 49 с.
14. *Коровин Е.П.* Типы миграций в растительном мире // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та, Ботаника. 1934. Т. 16. С. 3–15.
15. *Краснов А.Н.* Травяные степи Северного полушария // Тр. Импер. об-ва, М.: 1894. Т.83, 1. 294 с.
16. *Криштофович А.Н.* Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: 1946. Т. 2. С. 21–86.
17. *Лавренко Е.М.* Лесные реликтовые центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русского бот. об-ва. 1930. Т. 15. № 4. С. 351–363.
18. *Литвинов Д.И.* Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Бюлл. МОИП. Нов.серия. 1890. № 3. С. 322–434.
19. *Малеев В.П.* Род *Quercus* // Флора СССР. Т. 5. 1936. С. 322–353.
20. *Набоких А.И.* Краткие заметки о грунтах Подольской губернии и соседних местностей // Записки Об-ва Подольских естествоиспытателей. Винница, 1915. С. 16–17.
21. *Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 403 с.
22. *Пачоский И.К.* Описание растительности Херсонской губернии // Материалы по исследованию почв и грунтов Херсонской губернии. 1915. Т. 8. 186 с.
23. *Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.* Структура растительности лесной зоны СССР. М.: Наука, 1981. 226 с.
24. *Серебрянный Л.Р.* Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время // Палинология голоцена. М.: Наука, 1971. С. 17–31.
25. *Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А.* Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1. 164 с.

26. Сукачев В.Н. Лесные породы, систематика, география и фитосоциология их. М.: Новая деревня, 1928. 81 с.
27. Танфильев Г. Полярные пределы дуба в России // Изв. Сиб. биостанции. 1902. Т. 2. С. 193–202.
28. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
29. Толмачев А.И. Ареал вида и его развитие // Проблемы вида в ботанике. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 293–316.
30. Шафер В. Основы общей географии растений. М.: ИЛ, 1956. 380 с.
31. Aario R. Die Fichteneurehaufung im Lichte von C₁₄-Bestimmungen und die alten Verhältnisse der finnischen Pollenzonen // Compt. Rend. Soc. geol. Finl. 1965. B. 37. S. 465–477.
32. Aartolahti T. Über die Einwanderung und die Veraufigung der Fichte in Finland // Ann. bot. Fennici. 1966. Bd. 3. H. 3. S. 368–379.
33. Donner J. The zoning of the postglacial pollen diagrams in Finland and the main changes in the forest composition // Acta Bot. Fenn. 1963. V. 65. P. 34–56.
34. Firbas F. Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas. Bd.1. 1949. 1480 S.
35. Post L.V. Skagstradpollen i sydsvenska torymosselagerföljder. Forh. Scand. 1916. Ved. 16. P. 1–57.
36. Tallantire P.A. The paleohistory of the grey alder and black alder in Fennoscandia // New Phytologist. 1974. V. 73. № 3. P. 529–564.

Distribution of Oak Forests in Eastern Europe over the Latest Thirteen Thousand Years

A.V. Kozharinov, P. V. Borisov

The study deals with the dynamics of oak forests in the territory of Eastern Europe within the latest 12500 years. The basic materials of the study are spore-pollen analysis charts converted in *PALAEO* database. As a result of the study, a series of maps reflecting the structure of oak forests with a 500-year time interval were plotted. Different structures of the paleohabitat of English oak (*Quercus robur* L.) were identified and described. Principal migration routes and refugium were identified (Volynskaya Upland, Podolskaya Upland, the southern portion of the Central Russian Upland and Privolzhskaya Upland, Meschera, and Kodry).

Biogeography, English (pedunculate) oak (Quercus robur L.), oak forests, migration, refugium, habitat, state.