

ТЕОРИЯ
И СОЦИАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ГЕОГРАФИИ

УДК 551.807(4)

ЭКОСИСТЕМЫ ЕВРОПЫ В ПЕРИОД ПОЗДНЕЛЕДНИКОВОГО ПОТЕПЛЕНИЯ БЁЛЛИНГ-АЛЛЕРЁД (10.9-12.4 ТЫС. ЛЕТ НАЗАД) ПОПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМИ ТЕРИОЛОГИЧЕСКИМИ ДАННЫМИ¹

© 2006 г. А. К. Маркова*, Т. Кольфсхотен**, А. Н. Симакова***,
А. Ю. Пузаченко*, Е. А. Белоновская*

*Институт географии РАН

**Лейденский университет (Нидерланды)

***Геологический институт РАН

Поступила в редакцию 15.11.2004 г.

На основе многочисленных палинологических и териологических данных проведены реконструкции палеоэкосистем Европы, относящихся к потеплению бёллинг-аллерёд (10.9-12.4 тыс. лет назад). При помощи традиционных и математических методов установлена сложная структура биоты Европы. Выделено восемь основных экосистем этого времени. Влияние ледникового щита в бёллинге-аллерёде ощущалось вплоть до 45° с.ш., хотя его проявления стали слабее. Проявились черты деструкции перигляциальных экосистем, выразившиеся в увеличении доли лесных видов флоры и фауны и расширения их ареалов к северу Европы. Географическое распространение и структура реконструированных экосистем подтверждает потепление и увлажнение климата в период бёллинга-аллерёда.

Введение. Межстадиальный комплекс бёллинг-аллерёд (10900-12400 л.н.) - это наиболее выраженное и значительное потепление конца плейстоцена, предшествующее значительному похолоданию позднего дриаса.

Этот временной интервал включает в себя два межстадиальных потепления: бёллинг (12400-12000 л.н.) и аллерёд (11800-10900 л.н.) - и разделяющее их незначительное похолодание среднего дриаса (12000-11800 л.н.). Похолодание среднего дриаса было кратким, длительностью около 200 лет и, согласно данным по изотопу кислорода δ^{18} , было выражено слабее, чем предшествующее и последующее похолодания раннего и позднего дриаса [20, 23]. Исходя из этого, мы сочли возможным рассматривать материалы всего этого интервала совместно.

К настоящему времени накоплен большой териологический и палинологический материал, характеризующий потепления бёллинг-аллерёд, однако реконструкции экосистем Европы этого временного интервала не проводились. Существуют лишь реконструкции палеорастительности, основанные на палинологических данных, в основном для отдельных регионов Европы [1, 5, 13-17]. Наиболее полно охарактеризована палеорастительность потепления аллерёд для территории

Восточной Европы [4]. Палеоклиматические реконструкции аллерёда были получены на основе палеоботанических и энтомологических данных. На севере центральной Европы отклонения январских температур, по сравнению с современными, составляли -7° - -13° , в центральной Европе -1° [24]. Отклонения температур июля были незначительны и составляли всего 0° - 1° [4, 24]. Для территории Среднего Поволжья средние температуры июля были ниже современных на 2° - 3° , января - на 3° - 4° [7]. В северо-западной Европе реконструированные температуры наиболее холодного месяца составляли -14°C , а наиболее теплого месяца 11 - 14°C [18].

Материалы, методы и результаты классификации териологических и флористических данных. Для рассматриваемого интервала (12400-10900 л. н.) были проанализированы палеотериологические материалы из 53 местонахождений, включающих 53 таксона млекопитающих и палеоботанические данные из 85 разрезов, включающие 538 образцов с 222 таксонами флоры. Все местонахождения фауны млекопитающих и флоры имеют радиоуглеродные даты.

Анализ териологической и палинологической баз данных проводился по ранее описанной методике [9, 19]. Так, между всеми парами местонахождений млекопитающих были вычислены коэффициенты Жаккара [3], полученная матрица обработана методом неметрического многомерного шкалирования (МШ, [2]). Оптимальное число виртуальных факторов (осей МШ) определя-

¹ Работа выполнена при поддержке Нидерландской и Российской академий наук (проект 7.009.004) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты Л1-04-48406 и 02-05-39018).

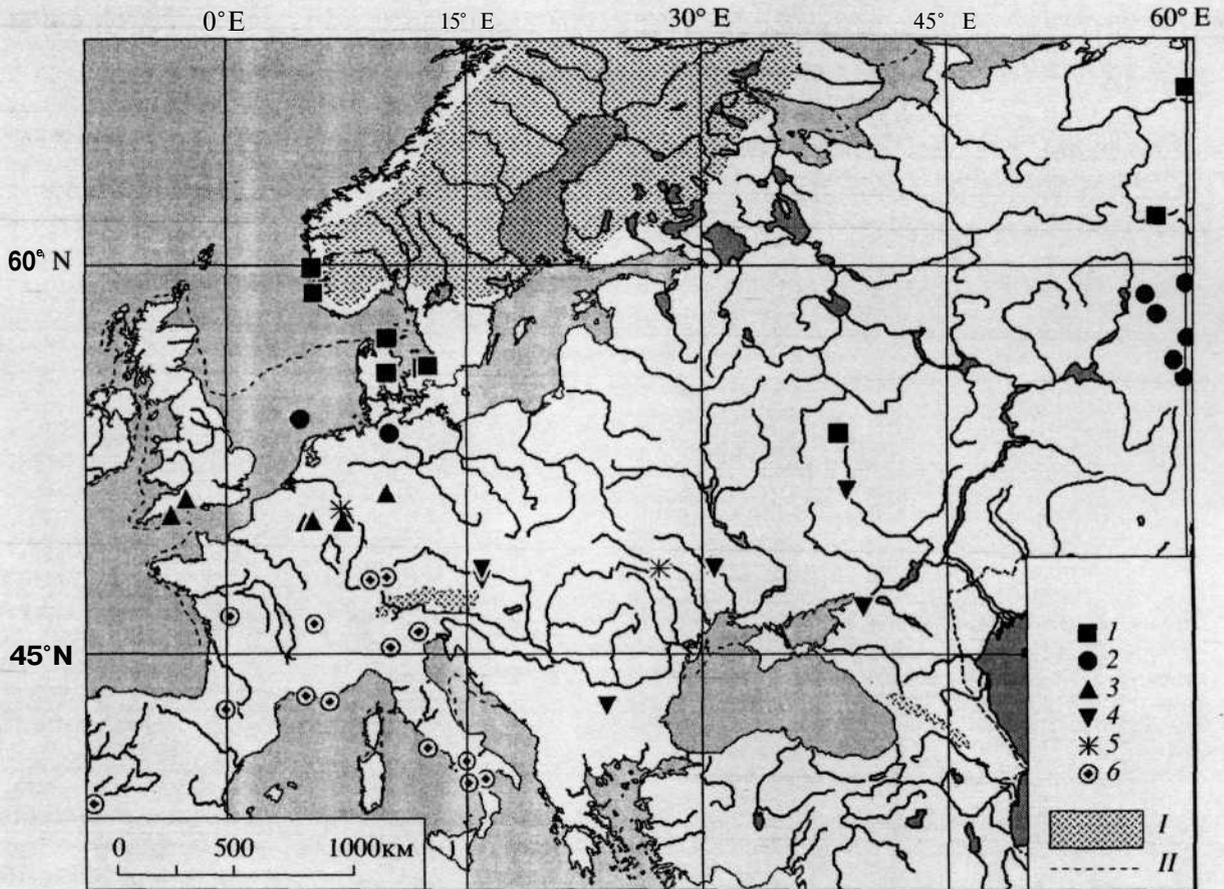


Рис. 1. Географическая локализация местонахождений млекопитающих.

(/ - 6 — местонахождения млекопитающих разных кластеров; / - ледниковый щит и горные ледники; II - береговые линии).

лось из динамики изменения меры "стресса" по мере роста числа осей [8]. Оси МШ использовались как переменные для классификации местонахождений в кластерном анализе методом UPGMA. Каждый кластер местонахождений характеризуется определенным составом и разной частотой встречаемости видов млекопитающих. Достоверность различий между группами местонахождений оценивалась по критерию максимально правдоподобного χ -квадрата [21].

Млекопитающие. Результаты классификаций местонахождений млекопитающих анализировались с учетом географического положения точек, с привлечением в случае необходимости дополнительной информации (наличия индикаторных видов, датировок и т.п.).

Наибольшее количество местонахождений млекопитающих расположено в Западной Европе и на Урале. Самые северные местонахождения обнаружены на юго-западе Скандинавского полуострова и на Северном Урале, южные - на Пиренейском и Апеннинском полуостровах (рис. 1).

В результате классификации палеотериологических данных выделено 6 кластеров (табл. 1).

Географическое расположение групп млекопитающих показано на рис. 1. Наиболее северные местонахождения фауны в Европе характеризуют кустарниковые тундры и лесотундру с северным оленем, копытным леммингом, сибирским леммингом. В береговой зоне Скандинавии был распространен белый медведь. На северном Урале отмечены находки остатков рыжей, красной, красно-бурой и темной полевки, а также степной и желтой пеструшек, суслика. На Ютландском полуострове обнаружены остатки гигантского оленя, степной пищухи и выхухоли [10] (кластер 1, табл. 1, рис. 1).

Южнее (между 55° с.ш. и 60° с.ш.) были расположены перигляциальные тундростепные сообщества млекопитающих с комплексом холодолюбивых видов (северным оленем, песцом, копытным леммингом, норвежским и сибирским леммингами, узкочерепной полевкой); с крупными плейстоценовыми травоядными (мамонтом, шерстистым носорогом, первобытным бизоном) [22]; со значительным количеством степных млекопитающих (лошадью, сайгой, байбаком, степной пищухой, сусликом, серым хомячком) (клас-

Таблица 1. Распределение таксонов млекопитающих по кластерам

Таксон	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	9	9	9	7	4	15	
<i>Allactaga</i> sp. - тушканчик	11.11	11.11	0.0	14.29	0.0	0.0	-
<i>Alces alces</i> - лось	0.0	0.0	11.11	0.0	50.0	13.33	-
<i>Alopex lagopus</i> - песец	0.0	44.44	33.33	14.29	0.0	0.0	0.09
<i>Apodemus</i> sp. - мышь	0.0	11.11	22.22	0.0	25.00	33.33	-
<i>Apodemus flavicolis</i> - желтогорлая мышь	0.0	0.0	11.11	0.0	0.0	13.33	-
<i>Apodemus sylvaticus</i> — лесная мышь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	-
<i>Arvicola terrestris</i> - водяная полевка	22.22	22.22	55.56	0.0	25.00	20.0	-
<i>Bison priscus</i> - первобытный бизон	0.0	22.22	11.11	57.14	50.0	20.0	0.05
<i>Bos primigenius</i> - первобытный бык (тур)	0.0	0.0	22.22	14.29	100.0	60.0	<0.001
<i>Canis lupus</i> - волк	0.0	22.22	22.22	28.57	50.0	26.67	—
<i>Capra ibex</i> - горный козел	0.0	0.0	11.11	0.0	0.0	53.33	0.007
<i>Capreolus capreolus</i> - косуля	0.0	0.0	0.0	0.0	50.0	73.33	<0.001
<i>Castor fiber</i> — бобр	0.0	0.0	11.11	0.0	50.0	13.33	-
<i>Cervus elaphus</i> - благородный олень	0.0	0.0	33.33	14.29	100.0	66.67	<0.001
<i>Clethrionomys glareolus</i> - рыжая полевка	22.22	0.0	22.22	0.0	25.00	13.33	-
<i>Clethrionomys rutilus</i> - красная полевка	22.22	0.0	11.11	0.0	0.0	0.0	-
<i>Clethrionomys rufocanus</i> - красно-серая полевка	11.11	11.11	0.0	0.0	0.0	0.0	-
<i>Coelodonta antiquitatis</i> - шерстистый носорог	0.0	33.33	22.22	0.0	0.0	0.0	0.03
<i>Cricetulus migratorius</i> - серый хомячок	0.0	33.33	11.11	0.0	0.0	0.0	-
<i>Cricetus cricetus</i> - обыкновенный хомяк	0.0	0.0	11.11	0.0	0.0	6.67	—
<i>Mesocricetus</i> sp. - средний хомяк	0.0	0.0	0.0	14.29	0.0	0.0	-
<i>Crocidura</i> sp. - белозубка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.33	-
<i>Crocuta crocuta spelaea</i> - пещерная гиена	0.0	0.0	0.0	28.57	0.0	0.0	-
<i>Desmana moshata</i> - выхухоль	11.11	11.11	0.0	14.29	0.0	0.0	—
<i>Dicrostonyx torquatus</i> и <i>D. cf. gulielmi</i> - копытный лемминг	33.33	44.44	44.44	0.0	0.0	6.67	0.02
<i>Glis glis</i> — полчок	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.33	—
<i>Eliomys quercinus</i> - садовая соня	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.67	-
<i>Ellobius talpinus</i> - обыкновенная слепушенка	0.0	11.11	0.0	0.0	0.0	0.0	-
<i>Eolagurus luteus</i> - желтая пеструшка	11.11	22.22	0.0	0.0	0.0	0.0	—
<i>Equus</i> sp. - лошадь	0.0	44.44	33.33	71.43	25.00	40.0	0.03
<i>Equus (Asinus) hydruntinus</i> - плейстоценовый осел	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	26.67	-
<i>Erinaceus</i> sp. - еж	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Felis silvestris</i> - лесной кот	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.33	—
<i>Lynx</i> sp. - рысь	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Gulo gulo</i> - россомаха	0.0	11.11	0.0	28.57	0.0	0.0	-
<i>Lagurus lagurus</i> - степная пеструшка	11.11	33.33	0.0	14.29	0.0	0.0	-
<i>Lemmus lemmus</i> - норвежский лемминг	0.0	11.11	44.44	0.0	0.0	0.0	0.01
<i>Lemmus sibiricus</i> - сибирский лемминг	22.22	33.33	0.0	0.0	0.0	0.0	0.03
<i>Lepus tanaiticus</i> - донской заяц	0.0	22.22	0.0	0.0	0.0	0.0	-
<i>Lepus europaeus</i> - заяц-русак	0.0	0.0	0.0	42.86	0.0	13.33	0.04

Таблица 1. Окончание

Таксон	Кластер (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	9	9	9	7	4	15	
<i>Lepus timidus</i> - заяц-беляк	0.0	11.11	44.44	14.29	0.0	6.67	-
<i>Lutra Ultra</i> —выдра	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Mammuthus primigenius</i> - мамонт	0.0	11.11	11.11	42.86	0.0	0.0	0.05
<i>Marmota marmota</i> - сурок альпийский	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	-
<i>Marmota bobak</i> — байбак	0.0	33.33	0.0	14.29	0.0	0.0	0.05
<i>Martes sp.</i> - куница	0.0	11.11	0.0	0.0	25.00	20.0	-
<i>Manes martes</i> - лесная куница	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Meles meles</i> - барсук	0.0	11.11	0.0	14.29	0.0	6.67	-
<i>Megaloceros giganteus</i> - гигантский олень	0.0	22.22	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Micotus agrestis</i> - темная полевка	11.11	0.0	22.22	0.0	0.0	13.33	-
<i>Microtus arvalis</i> — обыкновенная полевка	0.0	11.11	22.22	0.0	0.0	13.33	-
<i>Microtus (Terricola) savii</i> - итальянская кустарни- ковая полевка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Microtus oeconomus</i> - полевка-экономка	44.44	33.33	44.44	0.0	25.00	6.67	0.5
<i>Microtus gregalis</i> — узкочерепная полевка	33.33	33.33	33.33	0.0	0.0	6.67	-
<i>Chinomys nivalis</i> - снеговая полевка	0.0	22.22	22.22	0.0	0.0	20.0	-
<i>Mustela erminea</i> — горностай	11.11	22.22	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Mustela nivalis</i> - ласка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	-
<i>Microtus (Terricola) sp.</i> — кустарниковая полевка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.33	-
<i>Myopus sp.</i> - лесной лемминг	11.11	11.11	0.0	0.0	0.0	0.0	-
<i>Oryctolagus</i> - кролик	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.33	-
<i>Ochotona pusilla</i> - степная пищуха	44.44	44.44	33.33	14.29	0.0	0.0	0.01
<i>Panthera (Leo) spelaea</i> — пещерный лев	0.0	11.11	0.0	0.0	0.0	0.0	-
<i>Rangifer tarandus</i> - северный олень	22.22	44.44	33.33	57.14	25.00	13.33	-
<i>Rupicapra rupicapra</i> — серна	0.0	0.0	11.11	14.29	25.00	40.0	0.05
<i>Saiga tatarica</i> - сайга	0.0	22.22	11.11	0.0	0.0	6.67	-
<i>Sorex araneus</i> — обыкновенная бурозубка	11.11	0.0	11.11	0.0	0.0	13.33	-
<i>Sorex minutus</i> - малая бурозубка	0.0	0.0	11.11	0.0	0.0	0.0	-
<i>Spermophilus sp.</i> — суслик	11.11	55.56	0.0	0.0	0.0	6.67	0.02
<i>Spermophilus superciliosus</i> - суслик "суперцилиозус"	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.67	-
<i>Sus scrofa</i> - кабан	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	73.33	<0.001
<i>Talpa sp.</i> - крот	0.0	0.0	11.11	0.0	25.00	13.33	-
<i>Ursus spelaeus</i> - пещерный медведь	0.0	0.0	11.11	0.0	0.0	6.67	-
<i>Ursus arctos</i> - бурый медведь	0.0	0.0	22.22	14.29	50.0	6.67	-
<i>Ursus maritimus</i> — белый медведь	44.44	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.07
<i>Vulpes vulpes</i> - лисица	0.0	11.11	33.33	14.29	25.00	20.0	-

Примечание. Выделены значения индикаторных для данного кластера видов.

тер 2). Лесные виды встречены на этих территориях в незначительном количестве.

Местонахождения, в которых присутствуют остатки тундровых, лесных, и степных видов млекопитающих, локализованы в Северо-Западной Европе (кластер 3, табл. 1, рис. 1). Здесь доминировали такие тундровые виды, как песцы, копытные и норвежские лемминги, узкочерепная полевка, заяц-беляк в сочетании с интразональными видами - водяными полевыми и полевыми экономками. В фауне присутствовали шерстистые носороги, первобытные быки, туры; отмечены редкие находки костей мамонтов, серн, горных козлов, пещерных медведей, а также таких лесных видов, как лось, благородный олень, бобр, рыжая полевка. Степные виды были представлены лошастью, сайгой, серым хомячком, обыкновенным хомячком, степной пищухой.

В центре Центральной и Восточной Европы (кластеры 4 и 5, табл. 1, рис. 1) были распространены виды лесной экологии: лось, косуля, благородный олень, росомаха, бобр, лесная мышь, рыжая полевка. Доминировали мамонт, северный олень, первобытный бизон, тур, лошадь, заяц-русак. Обитали также песец, байбак, тушканчик, степная пеструшка, пищуха и другие степные виды. На Балканах обнаружен средний хомяк. Эти богатые фауны отражали перигляциальные лесостепные условия.

Южнее 48° с.ш. в Западной Европе, в том числе в западном Средиземноморье, обитали лесные (кабан, благородный олень, косуля) и горные млекопитающие (серна, горный козел). Виды открытых пространств встречались реже. В Альпах обнаружены остатки копытного лемминга. На Пиренейском полуострове были многочисленны эндемичные млекопитающие (кластер 6, табл. 1, рис. 1).

Флора и растительность. Палеоботаническая база данных содержит 222 таксона флоры, из которых 79 видовых и 116 родовых. Дополнительно были привлечены материалы А. В. Кожаринова по 89 разрезам (326 образцам) по общему составу пыльцевых спектров центральных районов Русской равнины, содержащие данные главным образом по древесным породам [6].

Значения видовых спорово-пыльцевых спектров стандартизировались путем вычитания наименьшего значения ряда и деления разности на абсолютный масштаб варьирования. Эта процедура проводилась отдельно для спорово-пыльцевых спектров, построенных с применением разных методов. Стандартизация позволила исключить влияние биологических особенностей видов в продукции пыльцы. "Расстояния" между разрезами оценивали в двух метриках - нормированной метрике Мйньковского первого порядка (так называемая "дистанция Брея-Кортиса") и метрики

на основе ранговой корреляции Кендалла [21]. Соответствующие матрицы дистанций обрабатывались методом МШ аналогично описанному выше. Для классификации разрезов в кластерном анализе использовались виртуальные переменные, демонстрирующие корреляцию (необязательно линейную) с географическими координатами.

В результате математического анализа палинологической базы данных для интерстадиального времени бёллинг-аллерёд было получено 11 кластеров. Таблица 2 содержит информацию по распределению таксонов и жизненных форм по кластерам. Географическое распространение кластеров изображено на рис. 2.

В самых северных областях Европы (севернее 59° с.ш. в Восточной Европе и севернее 53° с.ш. в Западной Европе) распространялись ценозы кустарниковой тундры и лесотундры (кластеры 1,2). Южнее, между 47° и 55° с.ш., значительные площади занимали участки разреженных сосново-березовых (иногда с участием лиственницы) лесов, чередующихся с пятнами тундровой и степной растительности (кластеры 3, 4, 6). В долинах рек восточных районов Русской равнины получили развитие еловые леса с участием липы (кластер 5). Для Западной Европы было характерно распространение большого разнообразия широколиственных лесов (кластеры 7,9, 10), в горах встречались участки пихтово-буковых лесов (кластер 8). На юго-востоке Русской равнины (южное Поволжье) получили развитие злаково-разнотравные степи, местами со значительным участием маревых (кластер 11).

Палеоэкосистемы потепления бёллинг-аллерёд. На основе традиционных подходов, а также анализа географического положения кластеров, выделенных по палеотериологическим и палинологическим данным, реконструированы основные экосистемы потепления бёллинг-аллерёд (рис. 3).

I. Перигляциальная кустарниковая тундра. Вблизи покровного ледника, на севере Британских островов, а также на севере Восточной Европы (севернее 61° с.ш.) были распространены преимущественно кустарниковые тундры, в состав которых входили *Betula nana*, *Hippophae rhamnoides*, виды родов *Salix*, *Vaccinium*, *Calluna*, *Dryas*, *Juniperus*, *Rubus*, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Lycopodium*. Открытые, хорошо прогреваемые местообитания занимали представители *Helianthemum*, *Armeria*. Участки сосново-березовых редколесий с комплексом субарктических млекопитающих, таких как *Rangifer tarandus* и *Ursus maritimus*, были приурочены преимущественно к южным областям Скандинавского полуострова.

II. Перигляциальная лесотундростепь. Своеобразная лесотундростепь располагалась севернее 49°-51° с.ш. в Западной Европе и между 59°-62° и

Таблица 2. Распределение таксонов и жизненных форм по кластерам

Таксон	Кластер (сообщество растений)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Деревья и кустарники	0.38	0.62	0.79	0.79	0.86	0.71	0.53	0.80	0.74	0.91	0.00
Травы и кустарнички	0.44	0.46	0.30	0.26	0.12	0.32	0.60	0.35	0.41	0.22	0.93
Споры	0.50	0.03	0.07	0.16	0.14	0.12	0.42	0.00	1.00	0.00	0.01
<i>Lycopodium</i> - плаун	0.250	0.042	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Vaccinium</i> - брусника, черника	0.207	0.077	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000
<i>Calluna</i> - вереск	0.146	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Dryas</i> — куропаточья трава	0.170	0.078	0.025	0.006	0.000	0.000	0.019	0.000	0.050	0.034	0.000
<i>Helianthemum</i> — солнцезвет	0.084	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.059	0.000	0.000	0.000
<i>Equisetum</i> — хвощ	0.333	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.333	0.000	0.000
<i>Salix</i> - ива	0.335	0.274	0.071	0.172	0.047	0.118	0.091	0.008	0.016	0.012	0.047
<i>Chenopodiaceae</i> — маревые	0.104	0.128	0.002	0.004	0.000	0.000	0.100	0.005	0.010	0.025	0.057
<i>Juniperus</i> — можжевельник	0.062	0.315	0.025	0.040	0.000	0.000	0.049	0.046	0.000	0.014	0.000
<i>Rumex</i> - шавель	0.083	0.262	0.089	0.048	0.000	0.054	0.050	0.000	0.000	0.054	0.000
<i>Hippophae</i> — облепиха	0.148	0.127	0.479	0.076	0.000	0.000	0.075	0.000	0.000	0.007	0.250
<i>Artemisia</i> — полынь	0.078	0.159	0.354	0.093	0.000	0.000	0.287	0.000	0.000	0.368	0.000
<i>Onagraceae</i> - кипрейные	0.019	0.063	0.333	0.059	0.000	0.000	0.083	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Betula</i> - береза	0.504	0.458	0.855	0.274	0.801	0.201	0.128	0.000	0.000	0.792	0.118
<i>Pinus</i> — сосна	0.168	0.101	0.291	0.631	0.162	0.414	0.325	0.133	0.015	0.210	0.030
<i>Selaginella</i> — плаунок	0.089	0.039	0.011	0.140	0.031	0.016	0.051	0.010	0.000	0.000	0.016
<i>Sphagnum</i> — сфагнум	0.007	0.037	0.000	0.163	0.000	0.083	0.115	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Betula nana</i> - карликовая березка	0.101	0.046	0.000	0.073	1.000	0.327	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Picea</i> - ель	0.039	0.000	0.000	0.163	1.000	0.292	0.003	0.000	0.000	0.016	0.000
<i>Tilia</i> - липа	0.001	0.000	0.000	0.050	0.500	0.000	0.095	0.273	0.000	0.000	0.000
<i>Alnaster</i> - ольховник	0.000	0.000	0.000	0.042	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Larix</i> - лиственница	0.000	0.000	0.000	0.086	0.000	0.500	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Caryophyllaceae</i> - гвоздичные	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500	0.075	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Empetrum</i> - водяника	0.149	0.137	0.000	0.047	0.000	0.524	0.006	0.028	0.000	0.000	0.000
<i>Ilex</i> - падуб	0.000	0.048	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Abies</i> - пихта	0.001	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000	0.048	0.500	0.000	0.000	0.000
<i>Fagus</i> — бук	0.000	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.004	0.502	0.000	0.000	0.000
<i>Quercus</i> - дуб	0.000	0.004	0.000	0.001	0.021	0.000	0.193	0.604	0.000	0.021	0.000
<i>Acer</i> — клен	0.000	0.048	0.000	0.000	0.000	0.000	0.060	0.333	0.000	0.000	0.000
<i>Fraxinus</i> — ясень	0.012	0.000	0.000	0.050	0.000	0.000	0.024	0.859	0.000	0.000	0.000
<i>Polemoniaceae</i> — синюховые	0.050	0.098	0.188	0.067	0.000	0.000	0.222	0.485	0.000	0.074	0.000
<i>Alnus</i> — ольха	0.006	0.004	0.003	0.065	0.281	0.121	0.009	0.345	0.214	0.121	0.080
<i>Carpinus</i> — граб	0.001	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.076	0.561	1.000	0.197	0.000
<i>Corylus</i> — лещина	0.006	0.058	0.000	0.040	0.000	0.000	0.103	0.214	1.000	0.375	0.000
<i>Ulmus</i> - вяз	0.005	0.000	0.004	0.028	0.000	0.000	0.116	0.341	1.000	0.000	0.000
<i>Cichorioideae</i> - цикориевые	0.127	0.073	0.090	0.050	0.000	0.000	0.289	0.040	1.000	0.034	0.240
<i>Plantago</i> - подорожник	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.000	1.000	0.000	0.000
<i>Trifolium</i> - клевер	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
<i>Brassicaceae</i> - крестоцветные	0.000	0.011	0.375	0.005	0.000	0.000	0.096	0.000	1.000	0.015	0.000
<i>Rubus</i> - малина, ежевика	0.353	0.052	0.000	0.045	0.000	0.000	0.057	0.000	1.000	0.000	0.000
<i>Umbelliferae</i> - зонтичные	0.114	0.143	0.025	0.000	0.000	0.150	0.113	0.000	1.000	0.025	0.000
<i>Ephedra</i> - хвойник	0.072	0.108	0.000	0.000	0.000	0.000	0.114	0.000	0.333	0.000	0.000
<i>Armeria</i> — армерия	0.087	0.024	0.000	0.152	0.150	0.050	0.024	0.000	0.267	0.025	0.000
<i>Ericaceae</i> - вересковые	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
<i>Populus</i> - тополь, осина	0.103	0.142	0.042	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.242	0.000
<i>Hyperziaselago</i> — баранецобыкновенный	0.141	0.203	0.003	0.053	0.137	0.000	0.031	0.000	0.000	0.277	0.000
<i>Thalictrum</i> - василисник	0.018	0.159	0.000	0.184	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.351	0.000
<i>Saxifragaceae</i> — камнеломковые	0.008	0.083	0.000	0.000	0.000	0.000	0.082	0.000	0.000	0.202	0.000
<i>Cyrtogatae</i> — осоковые	0.014	0.060	0.000	0.039	0.000	0.000	0.070	0.333	0.000	0.511	0.000
<i>Poaceae</i> - злаковые	0.019	0.054	0.042	0.055	0.000	0.250	0.357	0.000	0.000	0.000	1.000
<i>Papaveraceae</i> - маковые	0.050	0.028	0.000	0.065	0.000	0.000	0.199	0.000	0.000	0.016	0.500
<i>Asteraceae</i> ~ астровые	0.025	0.000	0.000	0.070	0.000	0.000	0.071	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Rosaceae</i> - розоцветные	0.159	0.329	0.103	0.080	0.000	0.177	0.108	0.059	0.000	0.222	0.000

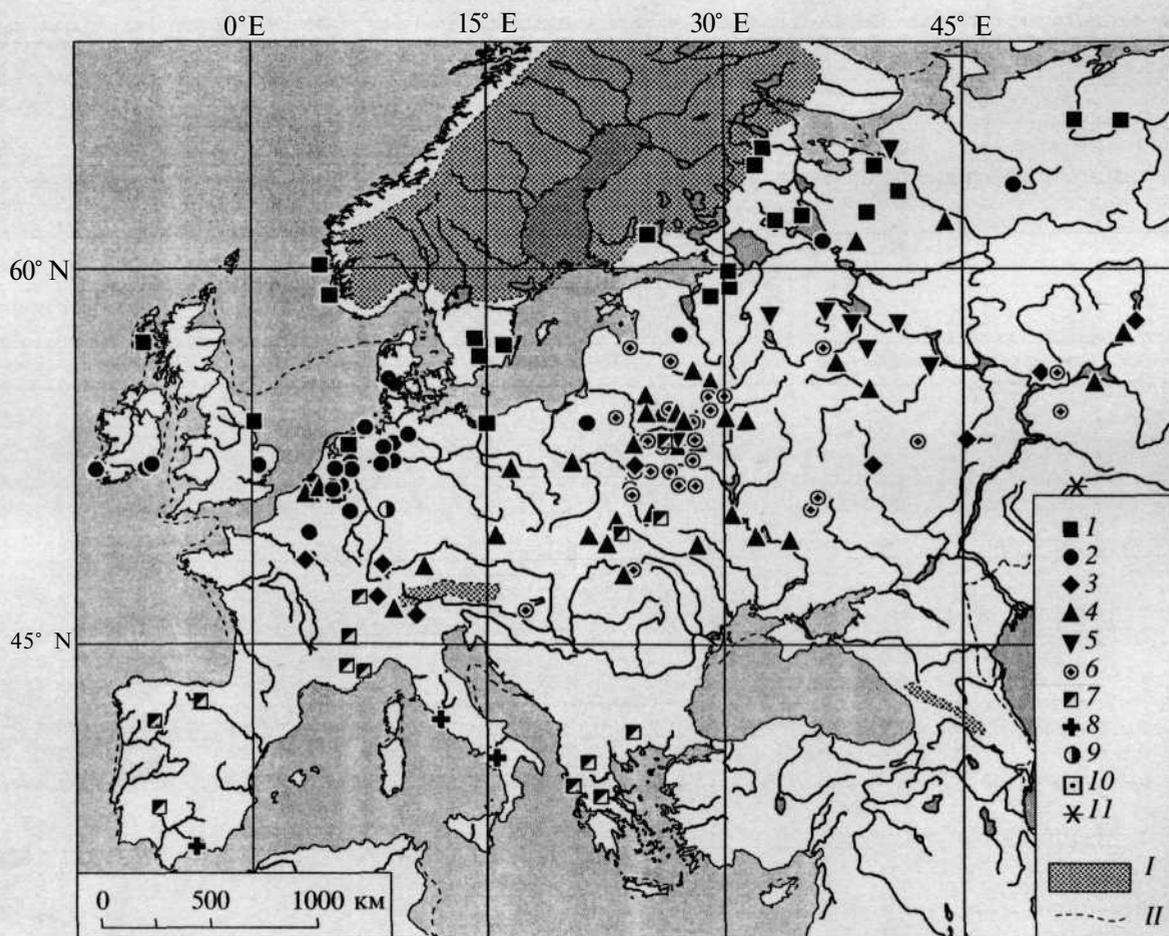


Рис. 2. Географическая локализация палинологических данных.
(1-11 - номер кластера; /- ледниковый щит и горные ледники; //- береговые линии).

60°-63° с.ш. в Восточной Европе. Здесь существовала мозаичная структура биоценозов, представлявшая собой сочетание участков кустарниковых тундр (с *Betula nana*, *Huperzia selago*, а также видов родов *Populus*, *Salix*, *Vaccinium*, *Rubus*, *Lycopodium*, *Selaginella*), сосново-березовых лесов и тундрово-степных растительных ассоциаций, в состав которых входили представители *Rosaceae* (например, *Sanguisorba*). Виды родов *Rumex*, *Aemeria*, семейства *Onagraceae* указывают на различные стадии зарастания щебнистых участков, а каменистые субстраты занимали виды *Ephedra* и *Saxifragaceae*. Комплекс млекопитающих представлен видами субарктических (*Rangifer tarandus*, *Megaloceros giganteus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sp.*), степных и лесных млекопитающих (*Bos primigenius*, *Equus sp.*, *Ochotona pusilla*, *Spermophilus sp.*, *Clethrionomys glareolus*). На Британских островах обнаружены *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus*, *Ursus arctos*, *Vulpes vulpes*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus*, *Castor fiber*, *Arvicola terrestris*, *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus lemmus*, *Microtus agrestis* и *M. oeconomus*. На

этих территориях находки *Mammuthus* и *Coelodonta* - типичных представителей мамонтового комплекса - пока не выявлены, однако это полностью не опровергает возможность их присутствия в этих регионах.

III. Разреженные сосново-березовые леса (с участием элементов широколиственных лесов) с участками степных и тундровых сообществ. В Западной Европе (между 47° и 49° с.ш.) господствовали перигляциальные березовые леса с элементами тундростепи, сменявшиеся сосново-березовыми северотаежными лесами Центральной Европы (между 50° и 52° с.ш.; 15° и 21° в.д.) и Среднедунайской низменности. Севернее, на Русской равнине (между 60° и 62° с.ш.), доминировали разреженные сосново-березовые леса с участием тундровых и тундрово-степных растительных сообществ. Несколько южнее, преимущественно в долинах рек Восточной Европы, произрастали еловые леса. На значительных пространствах в западных и центральных районах Русской равнины (50°-53° с.ш.) сосново-березовые леса с незначительной примесью дуба и липы чередовались с

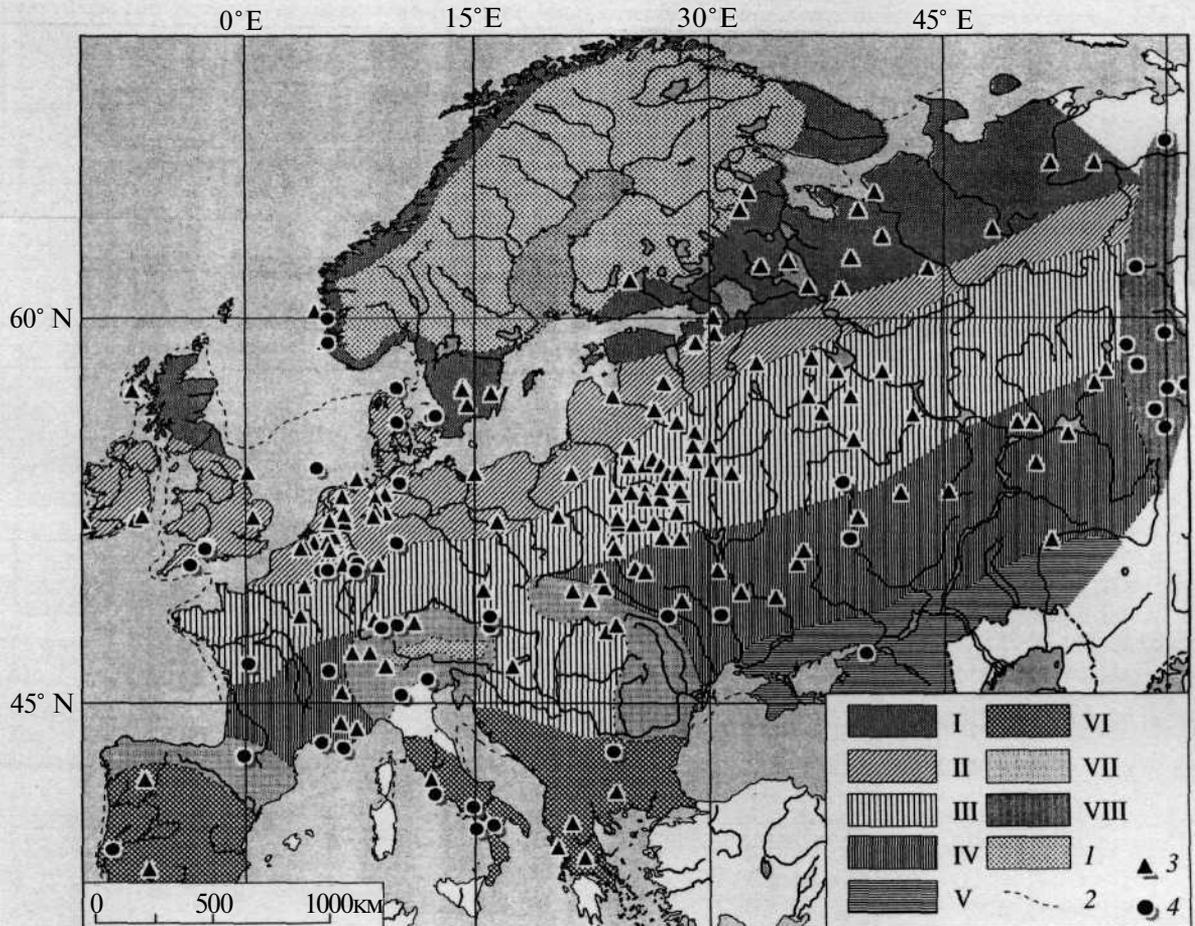


Рис. 3. Экосистемы Европы в период потепления бёллинг-аллерёд.

/ - перигляциальная кустарниковая тундра; //-перигляциальная лесотундростепь; /// - разреженные сосново-березовые леса с участками степных и тундровых сообществ; Л' - перигляциальная лесостепь; V - горная лесотундростепь Урала; VI - перигляциальная степь; VII - горные хвойно-широколиственные леса; VIII - средиземноморские хвойно-широколиственные леса и жестколистные кустарники с участками ксерофитных травянистых сообществ; / - ледниковый щит и горные ледники; 2 - береговые линии, 3 - разрезы с палинологическими материалами; 4 - местонахождения млекопитающих.

участками полынно-типчаковых степей и кустарниковых тундр.

Комплекс млекопитающих, характерный для этой зоны включает крупных травоядных разной экологии *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Equus* sp. Холодолюбивые субарктические виды также присутствовали в этих сообществах (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus*, *Microtus gregalis*). Интразональные широко распространенные млекопитающие и ряд лесных видов обитали в этих регионах *M. oeconomus*, *Sorex araneus*, *Talpa europaea*, *Clethrionomys glareolus*. В степных сообществах встречались пищуха *Ochotona pusilla*, суслики *Spermophilus* sp. степная и желтая пеструшка *Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*. В биоценозах Западной Европы участвовали виды, характерные для современных горных и

лесных сообществ - серна *Rupicapra rupicapra*, горный козел *Capra ibex*, лесная мышь *Apodemus* sp.

IV. Перигляциальная лесостепь. На РУССКОЙ равнине, между 47° и 50° с.ш. (на востоке Русской равнины - между 51° и 58° с.ш.) ландшафты представляли собой комбинацию разнотравных степей (виды *Artemisia*, *Centaurea*, *Armeria*, *Poaceae Cichorioideae*), тундровых ассоциаций (о чем свидетельствует присутствие в спектрах пыльцы *Sphagnum*, *Selaginella*, *Huperzia selago*) с "островками" сосново-березовых, лиственных, дубовых и липовых лесов. В Западной Европе лесостепь распространялась южнее (44°-49° с.ш.) и представляла собой сочетание сосновых и широколиственных лесов (с *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*) и разнотравно-злаковых степей. Представители "мезофауны", лесных и степных сообществ млекопитающих: *Mammuthus primigenius*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Rangifer tarandus*, *Cervi*

elaphus, *Alces alces*, *Equus sp.*, *Crocota crocuta spelaea*, *Alopex lagopus*, *Microtus gregalis* - обитали на этих широтах. Для Восточной Европы характерны также находки степной и желтой пеструшки *Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*. Весь комплекс биологических данных указывает на существование здесь своеобразных ландшафтов, где участки перигляциальных степей сочетались с лесными биомами.

V. Горная лесотундростепь Урала. Высокое фаунистическое богатство этой территории объясняется в первую очередь горным рельефом и, следовательно, большим разнообразием биотопов. Важную роль играло меридиональное простирание этой горной системы, поэтому в комплекс млекопитающих уральской горной области входили представители мамонтового комплекса (*Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Megaloceros giganteus*, *Panthera (Leo) spelaea* и др.), субарктические виды (*Alopex lagopus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus*, *Microtus gregalis* и др.), животные лесных (*Clethrionomys glareolus*, *Cl. rutilus*, *Cl. rufocanus*, *Microtus agrestis*, *Apodemus sp.* и др.), и степных (*Saiga tatarica*, *Equus sp.*, *Spermophilus*, *Eolagurus luteus*, *Lagurus lagurus* и др.) биоценозов.

Палинологические данные с абсолютными датировками, соответствующими потеплению бёллинг-аллерёд, к сожалению, для этой области пока отсутствуют.

VI. Перигляциальная степь. На юге и юго-востоке Русской равнины доминировали злаково-разнотравные степи с участием видов семейств *Asteraceae*, *Poaceae*, *Papaveraceae*, *Cichorioideae*, *Scabiosa*, *Boraginaceae*. Наличие видов семейства *Chenopodiaceae* свидетельствует о сухих и, возможно, даже засушливых условиях. По долинам рек встречались заросли из ивы, березы, сосны, ольхи и облепихи. Фаунистические находки представлены млекопитающими открытых ландшафтов: *Equus sp.*, *Spermophilus*, *Eolagurus luteus*, *Lagurus lagurus* и др. Специфику фаун млекопитающих этого возраста определяло присутствие северного оленя *Rangifer tarandus*.

VII. Горные хвойно-широколиственные леса. В горных массивах Пиренеи, Центрального массива, Юры, Альп, Карпат, Крыма и Кавказа и др. широколиственные (*Quercus*, *Corylus*, *Tilia*, *Fagus*, *Ulmits*), хвойные (*Larix*, *Picea*, *Abies*, *Juniperus*) и сосново-березовые леса сменяли друг друга в зависимости от высоты. Териокомплекс включал крупных травоядных *Bos primigenius*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, хищных *Felix lynx*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Martes sp.*, насекомоядных *Taipi europaea*, и грызунов *Castor fiber* и др. Обнаруженные виды млекопитающих экологически связаны как с залесенными пространствами, так и с открытыми ландшафтами. На высотную пояс-

ность, типичную для горных территорий, указывает присутствие таких таксонов, как серна *Rupicapra rupicapra*, горный козел *Capra ibex*, снеговая полевка *Chionomys nivalis*, альпийский сурок *Marmota marmota* и др.

VIII. Средиземноморские хвойно-широколиственные леса и жестколистные кустарники с участками ксерофитных травянистых сообществ. Ксерофитные широколиственные леса с участием *Taxus*, *Quercus*, *Olea*, *Ostrya*, *Fraxinus*, а также сменявшие их с высотой горные хвойно-широколиственные леса с *Abies* и *Fagus*, с участием *Tilia*, *Acer*, *Ulmus* произрастали на Апеннинском полуострове. Териокомплекс включал первобытного быка *Bos primigenius*, благородного оленя *Cervus elaphus*, косулю *Capreolus capreolus*, горного козла *Capra ibex*, серну *Rupicapra rupicapra*, кабана *Sus scrofa* и др. Большинство млекопитающих экологически связаны с залесенными ландшафтами.

На Пиренейском полуострове доминировали ландшафты, сочетавшие ксерофитные леса с участием *Quercus*, *Fraxinus*, *Myrica* и полынно-разнотравные степи. Фауна представлена, в основном, таксонами, адаптированными к термоксерофитным климатическим условиям: *Rupicapra rupicapra*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Erinaceus europaeus*, *Eliomys quercinus*, *Apodemus sylvaticus*, *Crocidura suaveolens*, *C. russula*, *Oryctolagus cuniculus*, а также эндемичными для этой территории видами, такими как *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*, *Microtus cabrerai*, *Arvicola sapidus*, *Galemys pyrenaicus* [12].

Для Балканского полуострова характерна смена с высотой польшно-злаковых степных растительных ассоциаций с такими млекопитающими, как хомяк Ньютона *Mesocricetus newtoni*, степная пеструшка *Lagurus lagurus* и др., ксерофитных лесов с участием *Pistacia*, *Myrica*, *Carpinus*, широколиственных, главным образом дубовых с *Fraxinus*, *Acer* и каштановых лесов, а также пихтовых лесов с участием широколиственных пород (*Tilia*, *Ilex*, *Ulmus*).

Выводы. Совместный анализ обширного палеоэкологического и палинологического материала показал, что последнее позднеплейстоценовое потепление бёллинг-аллерёд было весьма значительным.

Географическое распространение выявляемых комплексов млекопитающих и растительных сообществ, а также анализ распространения индикаторных видов млекопитающих и растений показали, что в период этого потепления существовала определенная зональность, которая, однако, отличалась от зональности межледниковой. Несмотря на потепление, в это время еще достаточно широко были распространены субарктические виды, проникающие далеко на юг. При этом

фиксируется расширение ареалов лесных экосистем на территории Европы. На месте экосистем лесотундры, существовавших в период максимальной стадии последнего оледенения, сформировались экосистемы разреженных хвойных и мелколиственных лесов, которые чередовались с участками степных и тундровых сообществ. Южнее доминировали лесостепные ландшафты, занимавшие обширные пространства на юге Западной Европы, на Русской равнине и в Средиземноморье.

Широколиственные породы входили в состав перигляциальных лесов на юге Западной Европы, в предгорных и среднегорных областях Центральной Европы и в центре Русской равнины. В Средиземноморье широколиственные породы отмечены в составе ксерофитных лесов Апеннинского полуострова, а также в составе лесостепных сообществ на территории Пиренейского полуострова и Балкан.

В этот период происходит деструкция мамонтового комплекса млекопитающих. Находки его представителей, таких как мамонт, шерстистый носорог, первобытный бык, первобытный тур, гигантский олень и др., становятся более редкими. Некоторые из них сохранялись только в горных областях (пещерный лев). Тем не менее, тундровые и степные сообщества продолжали участвовать в формировании экосистем. Гипоарктические элементы, такие как *Dicrostonyx* и *Lemmus*, *Selaginella*, *Betula nana*, *Alnaster*, *Huperzia*, *Armeria*, сокращали свои ареалы по сравнению с максимумом последнего оледенения и были распространены в Европе, севернее 50° с.ш., а также в горных областях. Плотность крупных травоядных, таких как мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень и другие, становилась более низкой, однако ареал северного оленя оставался обширным и в рассматриваемый период. Степные сообщества существовали на территории Западной Европы, в Средиземноморье и в центральных и южных областях Восточной Европы, но их ареалы заметно сокращались по сравнению с максимумом покровного оледенения.

Реконструкция распространения и структуры экосистем, осуществленная на основании анализа многочисленных палеобиологических данных, позволяет говорить о межстадиальном характере потепления бёллинг-аллерёд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гричук В.П. Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене // Последний Европейский ледниковый покров. М.: Наука, 1965. С. 166-199.
2. Дейвисон М. Многомерное шкалирование. М.: Финансы и статистика, 1988. 254 с.
3. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 421 с.
4. Зеликсон Э.М. К характеристике растительности Европы в Аллерёде // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15000 лет. М.: ИГРАН, 1994. С. 113-125.
5. Зименков О.И., Вальчик М.А. Геохронология и палеогеография Аллерёда на территории Белоруссии // Четвертичный период. Стратиграфия. М.: Наука, 1989. С. 104-115.
6. Комариное А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене: Автореф. дис.... докт. геогр. наук. М. ИПЭЭ. 1994. 47с.
7. Кременецкий К.В., Беттер Т.Б., Климанов В.А., Тарасов А.Г., Юнге Ф. История растительности и климата Бузулукского бора в позднеледниковье и голоцене и ее палеогеографическое значение // Изв. АН РАН. Сер. геогр. 1998. № 4. С. 60-73.
8. Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. жури. 2003. Т. 82. Вып. 7. С. 839-851.
9. Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24—18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Докл. РАН. 2002. Т. 386. № 5. С. 1-5.
10. Aaris-Sorensen K., Liljegren R. Late Pleistocene remains of giant deer (*Megaloceros giganteus* Blumenbach) in Scandinavia: chronology and environment // Boreas. 2004. № 33. P. 61-73.
11. Berglund B.E., Björck S., Lemdahl G., Bergsten H., Nordberg K., Kolstrup E. Late Weichselian environmental change in southern Sweden and Denmark // Quaternary Science. 1994. V. 9. № 2. P. 127-132.
12. Bisho N., Haws J., Hockett B., Markova A., Belcher W. Paleoeccologia e ocupacao humana da Lapa do Picareiro: resultados preliminares // Anqueologia. 2003. V. 6. № 2. P. 49-81.
13. Bohncke S., Wijmstra D., Van Der Woude J., Sohl H. The Late-Glacial infill of three lake successions in The Netherlands. Regional vegetational history in relation to NW European vegetational developments. // BOREAS. 1988. № 17. P. 385-402.
14. Bohncke, S.J.P. Lateglacial environmental changes in the Netherlands: spatial and temporal patterns // Quaternary Science Reviews. 1993. № 12. P. 707-717.
15. Bos H. Aspects of the Late Glacial-Early Holocene Vegetation Development in Western Europe. Utrecht: LPP Foundation. 1988. 240 p.
16. Coope G.R., Lemdahl G., Lowe J.J., Walker A. Temperature gradients in northern Europe during the Last glacial-Holocene transition (14—9 14C kyr BP) interpreted from coleopteran assemblages // Quaternary Science. 1998. V. 13. № 5. P. 419-433.
17. Hoek W., Bohncke S.J.P. Environmental and climate changes in the Netherlands during the Lateglacial and Early Holocene // Paleogeography of Lateglacial Vegetations. Utrecht / Amsterdam. 1997. P. 113-123.
18. Lotter A.F., Birks H.J.B., Eicher U., Hofmann W., Schwander J., Wick L. Younger Dryas and Allerod sum-

- mer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2002. № 159. P. 349-361.
19. *Markova A.K., Simakova A.N., Puzachenko A.Yu., Kitaev L.M.* Environments of the Russian Plain during the Middle Valdai Briansk Interstade (33.000-24.000 yr B.P.) indicated by fossil mammals and plants // *Quaternary Research*. 2002. V. 57. № 3. P. 391-400.
 20. *Petit J.R.* Climate and atmospheric history of the past 420.000 years from the Vostok ice core, Antarctic // *Nature*. 1999. № 399. P. 429-436.
 21. *Sokal, R.R., Rohlf, F.J.* *Biometry*. N.Y.: W. H. Freeman & Co. 1981. 837 p.
 22. *Stuart A., Sulerzhitsky L., Orlova L., Kuzmin Y., Lister A.* The latest woolly mammoths (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia: a review of the current evidence // *Quaternary Science Reviews*. 2002. № 21. P. 1559-1569.
 23. *Stuiver M, Reimer P.J., Bard E, Beck J.W., Burr G.S., Hughen K.A., Kromer B., McCormac G., van der Plicht J., Spurk M.* INTCAL98 radiocarbon age calibration, 24.000 - 0 cal B.P // *Radiocarbon*. 1998. P. 1041-1084.
 24. *Velichko A.A., Andreev A.A., Klimanov V.A.* Climate and vegetation dynamics in the tundra and forest zone during the Late Glacial and Holocene // *Quaternary International*. 1997. № 41/42. P. 71-96.

European Ecosystems during the Period of the Late Glacial Bolling-Allerod Warming (10.9-12.4 ka) Indicated by Palynological and Theriological Data

A. K. Markova*, Van T. Kolfshoten**, A. N. Simakova***,
A. Yu. Puzachenko*, E. A. Belonovskaya*

**Institute of Geography, RAS*

***Leiden University (the Netherlands)*

****Geological Institute, RAS*

European palaeoecosystems during the late glacial Bolling-Allerod warming period (10.9-12.4 ka) were reconstructed on the base of the numerous palynological and theriological data. European biota's complicated structure was discovered with the help of the traditional and mathematical methods. Eight main ecosystems were distinguished for that period. During the Bolling-Allerod the ice sheet influence was pronounced till 45° N, although it became weaker than in the previous intervals of last glaciation. The features of destruction of the periglacial ecosystems were revealed: thus value of forest fauna and flora species increased along the Europe and their areas enlarged to the north of Europe. Geographical distribution and structure of the reconstructed ecosystems confirm climatic warming and the increasing of humidity during the Bolling-Allerod.