

РЕЛИКТОВЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ЛИХЕНОФЛОРЫ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 2006 М.В. Шустов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Современная флора лишайников Приволжской возвышенности содержит виды, особенности ареалов которых, а также характер распространения их по исследуемой территории и имеющиеся палеогеографические сведения, позволяют рассматривать данные лишайники в качестве климатических реликтов следующих геологических периодов: раннего - среднего миоцена, позднего миоцена, раннего – среднего плиоцена, позднего плиоцена, эоплейстоцена, раннего – среднего плейстоцена, позднего плейстоцена, голоцена.

Современные флора и растительность Приволжской возвышенности являются результатом длительного и сложного исторического процесса формирования. Как указывал Е.В. Вульф [23], реликты служат вехами, по которым можно воспроизвести историю развития растительного покрова планеты. Под реликтовым видом понимается остаток более или менее древней флоры, имеющий реликтовый ареал, занимаемый им с момента вхождения в состав флоры. Реликтовый ареал является остатком некогда более обширного ареала, формирование которого происходило при иных, ранее существовавших условиях. Возраст реликта определяется временем вхождения в состав флоры региона. В таком понимании термин “реликтовый вид” является понятием историко-географическим, характеризующим историю расселения вида [25].

А.Н. Окснер [74; 77; 79], Н.А. Миняев [68], М.Ф. Макаревич [67], Н.С. Голубкова [25], указывали на биологические особенности лишайников (высокие адаптационные способности, высокую ригидность генотипической структуры, медленные темпы эволюции, обширные ареалы), в связи с которыми региональные лишайнофлоры часто оказываются более древними, содержащими большее количество реликтов по сравнению с флорами цветковых растений. Н.А. Миняев [68: 415] отмечал: “Примитивный образ жизни и связанный с этим консерватизм в процессе эволюционного развития, характерный, ви-

димо, для всех низкоорганизованных растительных организмов, в том числе для мхов и лишайников, способствовал не только тому, что отдельные виды их сумели до настоящего времени сохранить в почти неизменном виде свои прежние, подчас очень древние, ранне-третичные ареалы, ... но также и тому, что в пределах любой современной ... территориальной флоры, мы находим значительно больше реликтовых элементов среди представителей этих групп, чем среди высших растений. Именно поэтому привлечение низших растений в качестве объектов флористического анализа является крайне необходимым. По ним, по этим “живым ископаемым”, мы сможем в значительной мере воспроизвести те связи во флорах, которые уже потеряны высшими растениями и которые, к сожалению, мы никогда не сможем рассчитывать восстановить документально с помощью палеонтологического метода”.

Флору Приволжской возвышенности можно отнести к числу флор, связи в которых “уже потеряны высшими растениями” в значительной степени, что, по-видимому, и послужило основанием для формирования различных, порою взаимоисключающих, взглядов на историю формирования флоры и растительности региона. При всём разнообразии существующих взглядов по данной проблеме, их можно разделить на две группы. Одни исследователи полагали, что третичные реликты могли сохраниться на При-

волжской возвышенности до настоящего времени – Д.И. Литвинов [63 - 65], С.И. Коржинский [51], Е.М. Лавренко [58; 59], И.И. Спрыгин [87; 88], Е.В. Вульф [24], П.Л. Горчаковский [27], М.В. Клоков [49], В.В. Благовещенский [6 - 11], А.Л. Тахтаджян [90], а другие ботаники отрицали такую возможность – Ю.Д. Клеопов [47; 48], Г.Э. Гроссет [31 - 33] и др. Не вдаваясь в детальный анализ вышеуказанных работ, необходимо отметить некоторые обстоятельства. Ю.Д. Клеопов и Г.Э. Гроссет в своих работах, в определенной степени, полемизировали со взглядами, высказанными Е.М. Лавренко [58]. С глубоким сожалением следует признать, что выводы вышеупомянутых исследователей основывались на результатах анализа разных типов дубрав. Е.М. Лавренко описывал так называемые “казанские” четырёхъярусные сложные дубравы, которые он, вслед за С.И. Коржинским [51], вполне обоснованно считал одним из третичных реликтовых центров. Уже к 30-м годам XX столетия эти уникальные дубравы почти не сохранились на территории Чувашской и Татарской республик, а в настоящее время они занимают 2 квартала в Апастовском районе Татарстана. Ю.Д. Клеопов в 1935 году обследовал в Поволжье различные типы фитоценозов “от Саратова до Жигулей” [48: 9], а также использовал литературные данные, и, в частности, работу Г.Э. Гроссета [30], посвященную растительности северо-восточной части бывшей Ульяновской губернии, где четырёхъярусные сложные дубравы никогда не произрастали [1]. Следует также подчеркнуть, что Ю.Д. Клеопов основывался на представлениях об однообразном характере третичной растительности “типа мезофильных широколиственных (с примесью более древних хвойных пород) лесов” [48: 252] на равнинах умеренной зоны Евразии, которые, значительно позже, не нашли палеоботанического подтверждения [2; 3; 57; 21; 72]. Необходимо отметить, что менее обширные, по сравнению с лишайниками, ареалы высших растений не дают достаточно убедительных оснований, для определения возраста известных реликтов флоры высших растений региона, оставляя возможности для достаточ-

но обоснованных, порою взаимоисключающих датировок [87; 88; 24; 47; 48; 31 - 33].

А.Л. Тахтаджян [90: 42] отмечал: “В плейстоцене флора территории Русской равнины претерпела значительные изменения, связанные с оледенением. Более древняя флора сохранилась лишь на возвышенных местах, не подвергшихся оледенению. К числу таких реликтовых районов относятся ... приволжские возвышенности (в частности, Жигулевские горы и район Пензы)...”.

Таким образом, реликты лишенофлоры приобретают принципиальное значение для выяснения основных этапов и путей формирования флоры и растительности Приволжской возвышенности. Не ставя своей задачей анализ всех типов реликтов лишенофлоры Приволжской возвышенности, остановимся подробнее на представителях выделенных реликтовых групп. Эти группы объединяют климатические реликты “...представляющие останцы флоры, существовавшей при других климатических отношениях, и сохраняющихся до настоящего времени в районах, климатические условия которых в известной степени приближаются к соответствующим условиям того времени ...климатические потребности которых находятся в некотором противоречии с современными климатическими отношениями наших широт ...” [79: 233].

Формирование флоры Приволжской возвышенности началось с момента поднятия данной территории из под уровня моря, произошедшего в конце палеогена (в олигоцене). Флора и растительность региона в палеогене имели субтропический характер, и в настоящее время известны лишь по отпечаткам листьев, ветвей и отдельным окаменевшим деревьям [86; 80; 81; 5; 7; 8]. Следует отметить, что уже в олигоцене флора и растительность Восточной Европы являлась переходной между субтропической “полтавской” и теплоумеренной листопадной “тургайской” (в понимании А.Н. Криштофовича [55; 56]) [39; 40; 42 – 45; 17 - 22]. Историческое развитие флоры и растительности региона в значительной степени определялось изменениями климатических условий, тектоническими, палеобиогеографическими, а также миграционными процессами.

Основываясь на анализе ареалов лишайников Приволжской возвышенности и закономерностей их распространения по исследуемой территории, в современной лишайнофлоре Приволжской возвышенности можно выделить климатические реликтовые элементы флор различных периодов [98 - 110]: 1) третичного периода; 2) плейстоцена; 3) голоцена.

Реликтовые элементы флор третичного периода

Развитие флоры и растительности региона в третичном периоде, в основном, определялось постепенными изменениями климатических условий, происходившими в течение всего периода, тектоническими процессами позднего миоцена – позднего плиоцена, а также связанными с этим изменениями границ растительно-климатических зон и миграциями различных групп видов. Имеющиеся палеобиологические, палеоклиматические и палеоландшафтные сведения позволяют выделить в современной лишайнофлоре Приволжской возвышенности реликты флоры раннего – среднего миоцена (реликты третичных листопадных теплоумеренных лесов), позднего миоцена (горно-аридные и аридные реликты), реликты флоры раннего – среднего плиоцена (горные и горно-лесные реликты), а также реликты флоры позднего плиоцена (бореальные реликты).

Реликты флоры раннего - среднего миоцена

В раннем и среднем миоцене флора и растительность Приволжской возвышенности были теплоумеренными листопадными (“тургайского типа”), с участием хвойных пород [39; 40; 7; 46]. Развитие растительного покрова происходило в условиях стабильного состояния литосферы, под воздействием медленного постепенного изменения климатического режима, который становился относительно более холодным и сухим. Необходимо отметить, что в миоцене завершилось формирование древней поверхности выравнивания, распространявшейся по всей территории Приволжской возвышенности, остатки которой образуют современное высокое

(палеогеновое) плато, а её абсолютные высоты над уровнем моря значительно превышали современные [35 - 37].

А.Н. Окснер [76] отмечал, что в связи с похолоданием, происходившем в плиоцене, а также плейстоценовыми оледенениями, неморальная флора, широко развитая в северном полушарии в миоцене, постепенно сузилась, местами оказалась разорванной, и стянулась под прикрытием убежищ. “Мезофильная листопадная флора, как известно, нашла приют как в приатлантической полосе Западной Европы, так и под защитой горных систем в рефугиальной зоне от Пиренеев до Карпат, а далее – в Южном Крыму, на Кавказе, Южном Урале, Алтае, на Дальнем Востоке и местами в восточной части Северной Америки” [76: 476]. Неморальные лишайники, современные дизъюнктивные ареалы которых связаны с вышеуказанными рефугиумами, А.Н. Окснер считал реликтами третичной “тургайской” флоры.

В составе современной лишайнофлоры Приволжской возвышенности довольно отчетливо выделяется группа неморальных видов, ареалы которых можно с уверенностью охарактеризовать, как третичные реликтовые. К таковым следует отнести *Flavoparmelia soledians* (Nyl.) Hale, *Phaeophyscia endococcina* (Ktzb) Moberg, *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randle ex Thell, *Hypotrachina revoluta* (Flörke) Hale, *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis., обширные дизъюнктивные (зачастую состоящие из ряда элементарных ареалов) ареалы которых связаны, в основном, с рефугиумами третичной теплоумеренной листопадной флоры. Как уже отмечалось, произрастание данных видов на Приволжской возвышенности убедительно доказывает, что развитие флоры и растительности региона не прерывалось в связи с плейстоценовыми оледенениями, и носило непрерывный характер по меньшей мере с миоцена.

Н.А. Миняев [68: 430] отмечал, что из-за изолированности Крыма и Кавказа, ряд неморальных лишайников могли проникнуть в Прибалтику в постгляциальное время с широколиственными лесами, расселявшимися

ся из рефугиумов Восточно - Европейской равнины (в числе которых, в качестве возможного убежища, он указывал Приволжскую возвышенность). В состав данной группы неморальных лишайников Н.А. Миняев включал *Cetrelia cetrariodes* (Del. ex Duby) W. Culb. et C. Culb., *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Pleurosticta acetabulum* (Neck.) Elix & Lumbsch, *Parmelina quercina* (Willd.) Hale, *P. tiliacea* (Hoffm.) Hale, *Melanelia glabra* (Schaer.) Essl. Н.С. Голубкова [25], анализируя ареал *Melanelia exasperata* (DNot.) Essl., приходит к выводу о древнем возрасте данного вида, его приуроченности к центрам консервации третичных листопадных лесов, а также о том, что его становление и расселение происходило до отделения Северной Америки от Европы. Необходимо подчеркнуть, что большинство из указанных лишайников довольно редко и рассеяно встречаются на Приволжской возвышенности, причем известные (иногда только по литературным данным, а также материалам лихенологического гербария БИН РАН) местообитания приурочены к старым широколиственным лесам, произрастающим по вершинам и склонам останцев палеогенового плато, являющихся наиболее древними элементами рельефа (рис. 1). Характер распространения данных видов по Приволжской возвышенности позволяет рассматривать их в качестве климатических реликтов, входивших в состав ранне- и среднемиоценовой листопадной теплоумеренной (“тургайской”) флоры региона.

Реликты флоры позднего миоцена

В позднем миоцене произошло общее тектоническое поднятие, в результате которого сформировались такие отроги Южного Урала, как Бугульминско-Белебеевская возвышенность и Общий Сырт. Уровень Каспия располагался значительно ниже современного, днище долины Волги находилось на 100 – 450 метров ниже современного уровня, устье Волги было в районе Апшеронского полуострова [69; 82]. Глубина долинного расчленения рельефа Приволжской возвышенности превосходила современную вдвое, при-

чем территория возвышенности распространялась на восток, до долготы нынешнего Димитровграда, практически смыкаясь с Бугульминско - Белебеевской возвышенностью и Общим Сыртом. Рельеф Приволжской возвышенности вполне соответствовал определению “денудационные горы” [73]. В течение всего периода происходило значительное денудационное разрушение чехла палеогеновых осадочных пород, образующих древнюю поверхность высокого плато. По-видимому, в южной части возвышенности, где мощность палеогеновых осадочных пород относительно невелика, на дневной поверхности оказались древние карбонатные породы.

Возникновение степей на юге европейской части СССР Е.М. Лавренко [60] относил к миоцену, что вполне соответствовало результатам палинологических исследований Е.Н. Анановой [2; 3]. П.И. Дорофеев [39], анализируя миоценовые флоры Западной Сибири, Казахстана, Молдавии, Украины и Ростовской области, отмечал, что наиболее благоприятным для развития всей флоры аридной степной зоны, включая пустынную и степную флоры юга СССР, был конец миоцена.

В составе реликтовых элементов лихенофлоры Приволжской возвышенности заслуживает внимания группа древних горно-аридных и аридных видов, проникновение которых на исследуемую территорию связано, по-видимому, с поздним миоценом.

Как известно, горные условия отличаются значительным разнообразием, позволяя существовать видам, весьма различным по своим экологическим потребностям. В состав современной лихенофлоры Приволжской возвышенности входит группа древних, обладающих обширными дизъюнктивными ареалами видов, распространение и местообитания которых связаны, в основном, с горными системами аридных регионов Голарктики. К данной группе относятся аридные лишайники, обладающие сонорско – древнесредиземноморским типом ареала: *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag., *Agrestia hispida* (Mereschk.) Hale & W. Culb., *Glypholecia scabra* (Pers.) Myll. Arg., *Lecanora bolcana* (Pollin.) Poelt; древнесредиземноморским

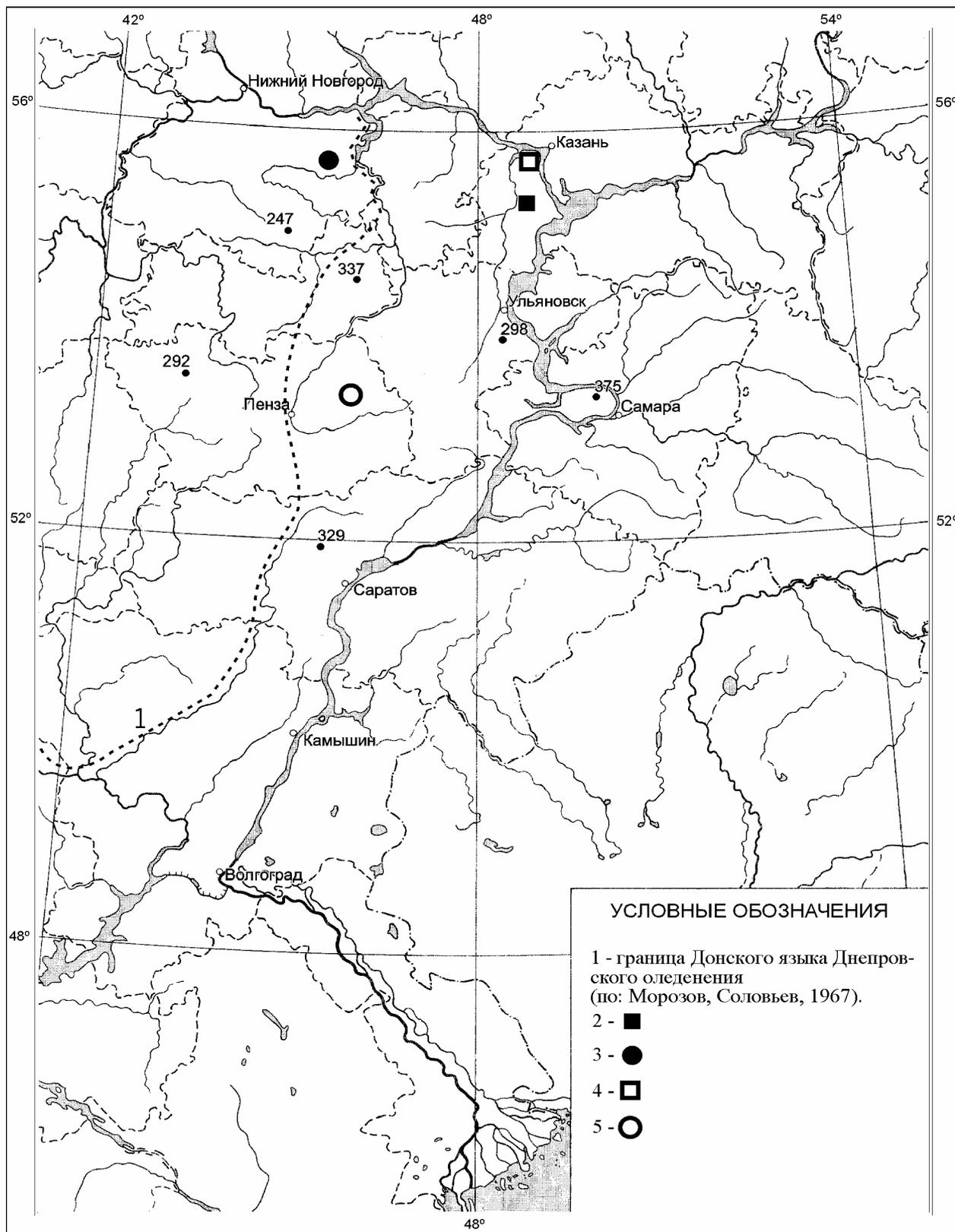


Рис. 1. Распространение на Приволжской возвышенности:
 2 – *Flavoparmelia soledians* (Nyl.) Hale; 3 – *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis.; 4 – *Tuckneraria laurei* (Krempelh.) Randlane ex Thell; 5 – *Phaeophyscia endococcina* (Körb.) Moberg; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967).

типом ареала: *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag., *A. reticulata* Krempelh. ap Arnold, *Biatorrella fossarum* (Dufour ex Fr.) Th. Fr., a

также мультирегиональный аридный вид *Acarospora reagens* Zahlbr., распространение которого в пределах Голарктики является со-

норско - древнесредиземноморским [25]. На приуроченность данных видов к горным (в большей или меньшей степени) условиям существования указывали А.Н. Окснер [78], Е.Г. Копачевская [50] (, Н.С. Голубкова [25; 26]. Следует подчеркнуть, что *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag. и *Glypholecia scabra* (Pers.) Мыл. Arg. произрастают, в основном, в горах аридных областей, а остальные виды встречаются в горах и на равнинах в аридных регионах. Характер распространения вышеуказанных лишайников по Приволжской возвышенности позволяет рассматривать их в качестве реликтов лихенофлоры региона (рис. 2). Большинство из них обладает единичными местообитаниями, приуроченными к вершинам или южным обрывам вершин крупных останцев в южной и юго-восточной частях возвышенности, где данные виды произрастают на выходах горных пород, а также мелких камнях и почве в петрофитных тимьянниковых каменистых степях.

Анализируя ареал группы “кочующих аспицилий” Н.С. Голубкова [25] указывала на древнее происхождение данной группы, её генезис в пределах Древнего Средиземья, а также связи этой группы со среднеазиатским флористическим центром. Н.С. Голубкова полагала, что расширение географических ареалов кочующих аспицилий происходило из Средней Азии на рубеже миоцена - плиоцена. По-видимому, в конце миоцена происходило активное распространение горно - аридных лишайников, современные ареалы которых можно охарактеризовать как сонорско - древнесредиземноиорские и древнесредиземноморские. В связи с возникновением в Поволжье “денудационных гор”, а также расширением позднемиоценовых аридных степной и пустынной зон в Нижнем Поволжье, данные виды могли проникнуть с юга и юго-востока, через Ергени и Общий Сырт, на Приволжскую возвышенность, где сохранили изолированные реликтовые участки ареалов.

Современная лихенофлора Приволжской возвышенности содержит ряд аридных лишайников, характер ареалов которых убедительно свидетельствует о древнем, позднемиоценовом, времени расселения данных

видов. К таковым относятся *Xanthoparmelia desertorum* (Elenk.) Hale и *Aspicilia maculata* (H. Magn.) Oxner [25].

Реликты флоры раннего – среднего плиоцена

На протяжении раннего и среднего плиоцена рельеф Приволжской возвышенности сохранял “горный” характер. Высокое плато занимало всю Приволжскую возвышенность. Территория возвышенности, по-прежнему, распространялась на регионы современного Заволжья, практически смыкаясь с отрогами Южного Урала, абсолютные высоты и глубина долинного расчленения рельефа которых, как и Приволжской возвышенности, значительно превосходили современные. В течение всего периода происходило постепенное похолодание и иссушение климата. В составе реликтовых элементов лихенофлоры Приволжской возвышенности достаточно отчетливо выделяются группы горных и горнобореальных реликтов, проникновение которых на исследуемую территорию происходило, по-видимому, с Южного Урала в раннем и среднем плиоцене.

Общая палеогеографическая обстановка, существовавшая в регионе в рассматриваемом периоде, позволяет объяснить значительное участие арктовысокогорных, высокогорных, гипоарктомонтанных и монтанных лишайников в современной лихенофлоре Приволжской возвышенности. Как уже отмечалось, большинство вышеуказанных видов имеют изолированные участки обширных дизъюнктивных ареалов на Приволжской возвышенности, произрастая на останцах палеогенового плато в восточной (иногда доходя до центральной) части региона. По-видимому, миграции данных видов могли происходить с территории Южного Урала через Бугульминско - Белебеевскую возвышенность и Общий Сырт в раннем и среднем плиоцене, и были связаны с “горными” условиями, существовавшими на Приволжской возвышенности в данное время, а также постепенным, прогрессирующим похолоданием и иссушением климата. К числу лишайников, проникших в исследуемый регион в

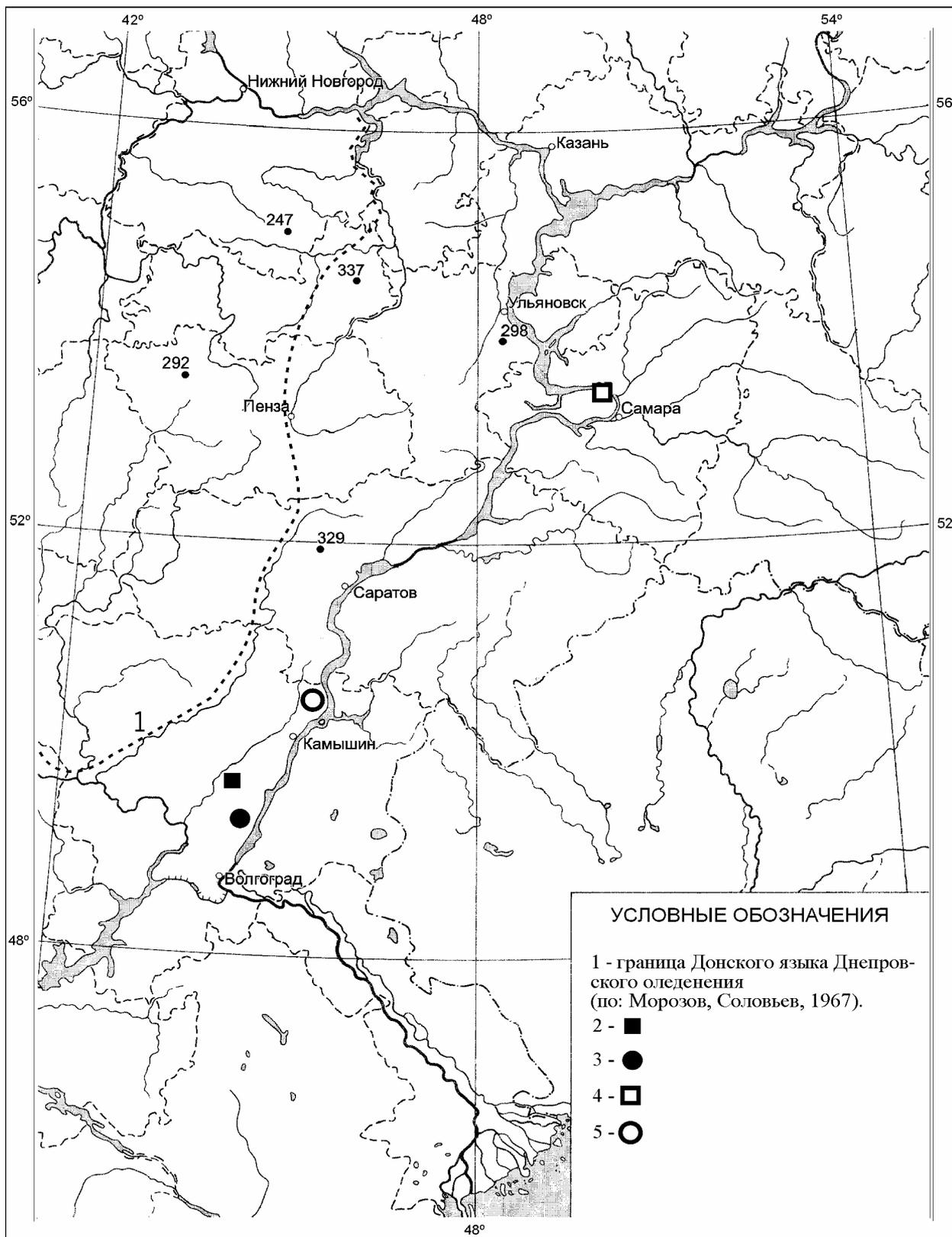


Рис. 2. Распространение на Приволжской возвышенности:

2 – *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flag.; 3 – *A. esculenta* (Pall.) Flag.; 4 – *Glypholecia scabra* (Pers.) Mll. Arg.; 5 – *A. reticulata* Krempelh. Ap Arnold; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

рассматриваемом периоде, безусловно, необходимо отнести высокогорные виды: *Diplotomma porphyricum* Arnold, *Polyblastia albida* Arnold, *Verrucaria anceps* Krempelh.; а

также арктовысокогорные виды: *Aspilidea myrinii* (Fr.) Hafellner, *Phaeophyscia constipata* (Norrl. & Nyl.) Moberg, *Polyblastia muralis* (Hepp) Oxner, *Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.)

Zopf, *R. melanophthalma* (DC. in Lam. et DC.) Leuckert et Poelt, *R. peltata* (Ram.) Leuckert et Poelt, *Caloplaca sinapisperma* (Lam. et DC.) Maheu & Gillet и др. Наиболее отчетливо процессы вышеупомянутых доледниковых миграций горных (в широком понимании) видов на Приволжскую возвышенность фиксируют ареалы гипоарктомонтанного азиатско - американского лишайника *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano, а также монтанного азиатского вида *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr. Необходимо подчеркнуть, что данные виды известны в Европе только на Приволжской возвышенности. Следует отметить, что изолированные (часто единичные), приуроченные к наиболее древним элементам рельефа, местообитания большинства гипоарктомонтанных и монтанных видов современной лишайнофлоры региона позволяют рассматривать данные лишайники в качестве реликтов позднего миоцена – раннего и среднего плиоцена (рис. 3). Среди монтанных и гипоарктомонтанных реликтов рассматриваемого периода следует указать: *Bellemerea cupreoatra* (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux, *Diplotomma nivale* (Bagl. & Carestia) Hafellner, *Caloplaca vitellinula* (Nyl.) H. Oliver, *C. aractina* (Fr.) Ндугйн, *Gyalecta truncigena* (Ach.) Hepp, *Lecidella carpathica* Кцгб., *Mycobilimbia lurida* (Ach.) Hafellner & Тьрк, *Lasallia rossica* Domb., *Melanelia disjuncta* (Erichs.) Essl., *M. panniformis* (Nyl.) Essl., *M. sorediata* (Ach.) Goward et Ahti, *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Кцгб., *R. conradii* Кцгб., *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. и др.

К сожалению, лишайнофлора Южного Урала до настоящего времени планомерно не изучалась. Не все арктовысокогорные, гипоарктомонтанные, монтанные и высокогорные лишайники, произрастающие на Приволжской возвышенности, указываются для лишайнофлоры Урала [84]. Однако не вызывает сомнения, что немногочисленные виды из вышеуказанных географических элементов, выявленные на Приволжской возвышенности и не обнаруженные до настоящего времени на Урале, произрастают и будут найдены на Среднем и Южном Урале.

Палеоботаническими исследованиями установлено существование темнохвойных таёжных сообществ в Жигулях в плиоцене [38; 29; 34]. П.И. Дорофеев отмечал связь плиоценовых таёжных сообществ с горными условиями. “В плиоцене темнохвойные – характерный элемент ландшафта (Татария, Башкирия, Куйбышевская и Воронежская области, Белоруссия, Польша, Восточная Германия), хотя и в это время они, по-видимому, всё ещё тяготеют к горным странам, например к Уралу, так как в Башкирии, Татарии и даже в районе Самарской Луки их остатки встречаются чаще и более обильны, чем в западных областях, начиная от Воронежа” [40: 15]. По-видимому, с плиоцена начинается формирование бореального географического элемента лишайнофлоры Приволжской возвышенности. Вместе с плиоценовыми таёжными сообществами, с Урала, и, возможно, из регионов, расположенных севернее исследуемой территории, на Приволжскую возвышенность могли мигрировать подвергшиеся бореализации дериваты “тургайской” и “горно-тургайской” флоры – представители родов *Bryoria*, *Bacidia*, *Hypogymnia*, наиболее древние бореальные виды - *Biatora vernalis* (L.) Th. Fr., *Imshaugia aleurites* (Ach.) S.L.F. Meyer, *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. & C. Culb., *Rhizocarpon grande* (Flörke ex Flot.) Arnold и другие [75], а также бореально - монтанные представители рода *Usnea*, и гипоарктомонтанные виды, присущие хвойным лесным сообществам: *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl. in Norrl & Nyl., *C. decorticata* (Flörke) Spreng., *C. macrophyla* (Schaer.) Stenh., *Hypogymnia bitteri* (Lynge) Ahti. Необходимо подчеркнуть, что представители вышеперечисленных родов и видов, в основном, произрастают довольно редко и рассеяно в хвойных и смешанных лесах, приуроченных к останцам палеогенового плато.

Реликты флоры позднего плиоцена

В позднем плиоцене (акчагыльском веке) основными палеогеографическими причинами, обусловившими развитие флоры и растительного покрова Приволжской возвышен-

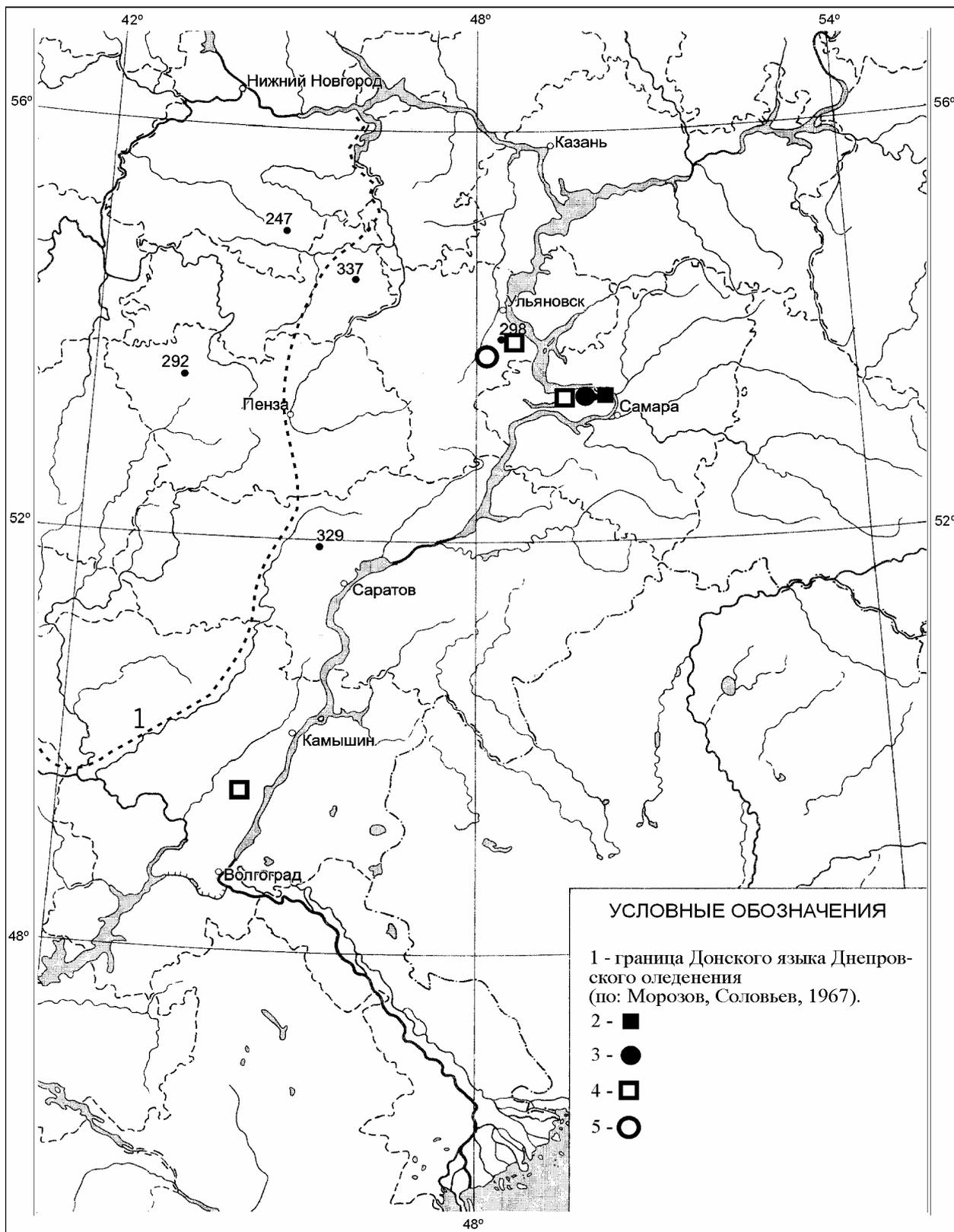


Рис. 3. Распространение на Приволжской возвышенности:

2 – *Diplostemma porphyricum* Arnold; 3 – *Caloplaca sinapisperma* (Lam. et DC.) Maheu & Gillet; 4 – *Phaeophyscia constipata* (Norrh. & Nyl.) Moberg; 5 – *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

ности, послужили: тектоническое опускание в Среднем и Нижнем Поволжье (охватывавшее всю территорию возвышенности), зна-

чительный подъем уровня древнего Каспия и его трансгрессии (область распространения каспийских солёных и солоноватых вод про-

стиралась севернее широты г. Казани, и захватывала долины рек Кама и Белая), разделившие отроги Южного Урала и Приволжскую возвышенность, а также наиболее значительное за весь третичный период похолодание и иссушение климата [57; 92; 36; 72; 82]. Глубина долинного расчленения рельефа Приволжской возвышенности уменьшилась в 3 – 4 раза и была почти вдвое меньше современной. Следует отметить, что в течение позднего плиоцена высокое плато, в основном, сохранилось по всей территории Приволжской возвышенности.

П.И. Дорофеев [39: 36] отмечал, что: "...кинельские флоры свидетельствуют о более южном в сравнении с современным расположении таежной флоры, примерно до широты Куйбышева – Воронежа". Следует подчеркнуть, что сосновые светлохвойные леса распространялись ещё южнее. По-видимому, формирование бореального элемента лишенофлоры Приволжской возвышенности связано, в основном, с поздним плиоценом. И.И. Спрыгин [87; 88] и В.В. Благовещенский [6; 7; 9 - 11] указывали, что в позднем плиоцене флора и растительность региона во многом были близки современным. В.В. Благовещенский отмечал, что сосновые леса высокого плато сформировались в позднем плиоцене. Необходимо подчеркнуть, что большинство бореальных лишайников региона находятся на южных границах своих ареалов на Восточно-Европейской равнине. Причем значительная часть из них на Приволжской возвышенности имеет далеко выдвинутые к югу (до широты, указанной П.И. Дорофеевым) участки ареалов, связанные, в основном, с хвойными и смешанными лесами, приуроченными к останцам высокого плато (рис. 4). В числе данной категории бореальных лишайников следует указать виды: *Catinaria athropurpurea* (Schaer.) Vmzda, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. bacilliformis* (Nyl.) Gylk, *C. caespiticia* (Pers.) Flörke, *C. coccifera* (Flörke) Spreng., *C. incrassata* Flörke, *C. turgida* Hoffm., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Nav., *Mycobilimbia hypnorum* (Lib.) Kalb. & Hafellner in V. Wirth, *M. tetramera*

(De Not.) Clauzade, Diederich & Roux, *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Rinodina septentrionalis* Malme и многие другие. Ареалы вышеперечисленных лишайников, а также то, что в лишенофлоре Приволжской возвышенности, расположенной в границах современных Европейской широколиственной и Евразийской степной областей, бореальный географический элемент является ведущим по числу видов, безусловно, свидетельствуют о позднеплиоценовом смещении границ таежной зоны к югу. Таким образом, на Приволжской возвышенности многие бореальные лишайники произрастают в хвойных лесах, приуроченных к останцам палеогенового высокого плато, начиная с позднего плиоцена.

Реликтовые элементы флор плейстоцена

Согласно стратиграфической схеме 1984 года, четвертичная система принята в значительно большем объеме, по сравнению с предшествующими схемами [93]. В неё, в качестве нижнего начального раздела, включен эоплейстоцен, соответствующий апшеронскому ярусу верхнего плиоцена в предыдущих стратиграфических схемах. Развитие флоры и растительности Приволжской возвышенности в плейстоцене определялось, в основном, значительным смещением границ аридной зоны к северу, вызванным усилением аридности климата, и активизацией денудационных процессов в эоплейстоцене, а также опосредованным и прямым воздействием континентальных оледенений в раннем, среднем и верхнем плейстоцене. В современной лишенофлоре Приволжской возвышенности можно выделить следующие группы реликтов: реликты эоплейстоцена (аридные реликты), реликты раннего - среднего плейстоцена (перигляциальные реликты), реликты позднего плейстоцена (перигляциально - степные реликты).

Реликты эоплейстоцена

В эоплейстоцене, в результате аридизации и иссушения климата, границы аридной степной зоны значительно сместились к се-

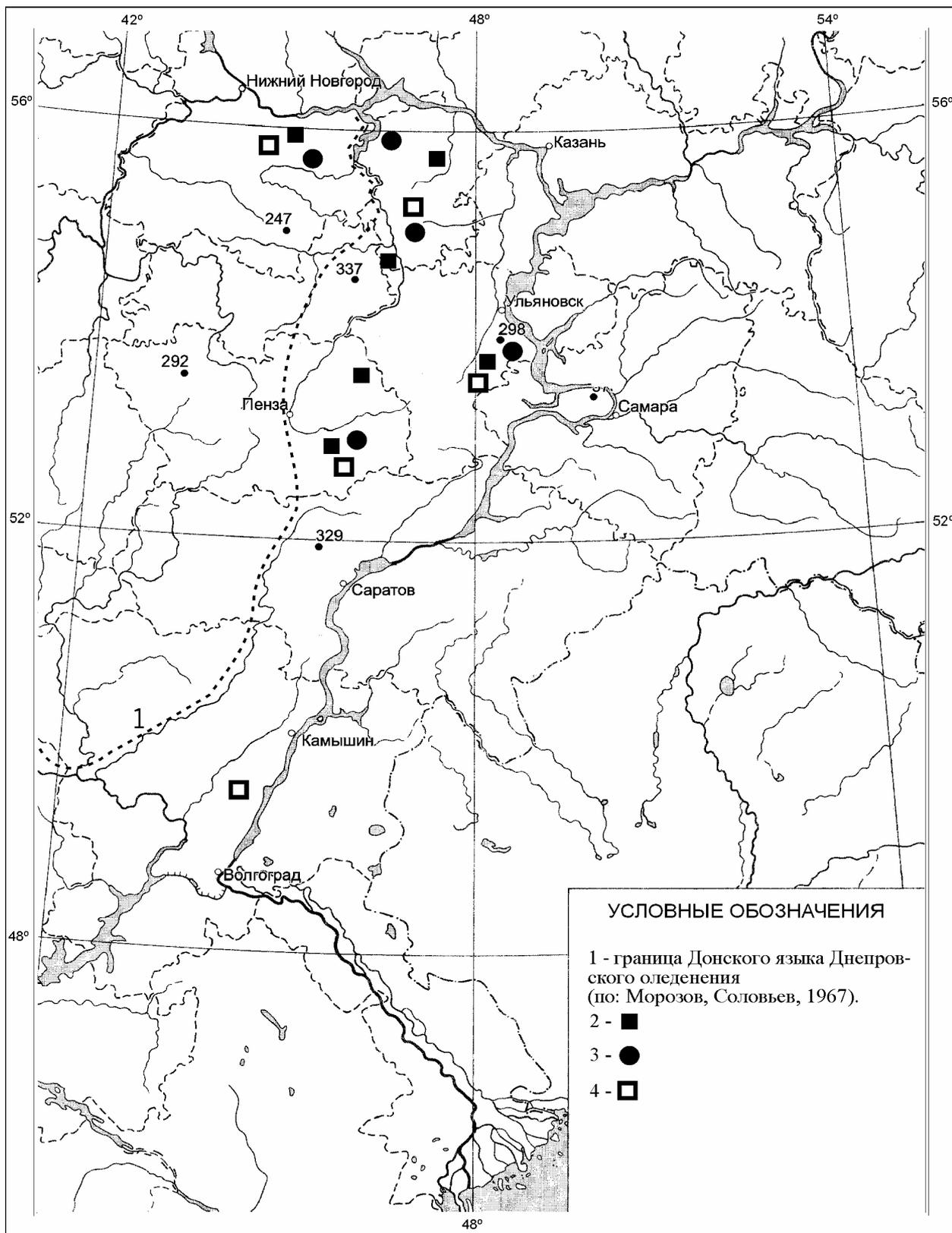


Рис. 4. Распространение на Приволжской возвышенности:

2 – *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Nav.; 3 – *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg; 4 – *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

веру [2; 3; 34; 28], обширные безлесные пространства с развитым травянистым покровом, в составе которого присутствовали термофильные виды, были развиты на юге Привол-

жской возвышенности [4; 28], и достигали Жигулей [34], Куйбышевско – Ульяновского Поволжья [2], а также Нижней Камы [57; 72]. На Приволжской возвышенности существен-

но изменился характер процессов экзогенного рельефообразования, возникла средняя денудационная поверхность выравнивания (“низкое” плато), а высокое плато подверглось значительному разрушению и сохранилось лишь в центральных частях водоразделов [35 - 37]. Следует подчеркнуть, что по данным А.П. Дедкова [36], нет свидетельств существования постоянного стока Волги в рассматриваемый период. По-видимому, далеко выдвинутый на север массив современных Приволжских дерновиннозлаковых (сухих) степей, вытянутый в долготном направлении [62], сформировался в позднем эоплейстоцене. Следует отметить, что ряд аридных лишайников Приволжской возвышенности, обладающих ирано-туранскими и палеарктическими ареалами, рассеяно произрастают в степных ценозах, изредка приуроченных к останцам высокого, а чаще – низкого плато, причем данные лишайники распространены значительно севернее основных границ своих ареалов, достигая в исследуемом регионе степей в окрестностях села Шиловка Сенгилеевского района Ульяновской области (практически - широты Ульяновска). В числе вышеупомянутых лишайников следует назвать: *Neofuscelia ryssolea* (Ach.) Essl., *Rinodina mucronatula* H. Magn., *Aspicilia farinosa* Arnold, *Cladonia convoluta* (Lam.) Anders, *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner. Характер ареалов вышеперечисленных видов, а также особенности их распространения по Приволжской возвышенности (рис. 5), позволяют рассматривать данные виды в качестве реликтов эоплейстоцена, ареалы которых наиболее отчетливо фиксируют процессы расселения аридных лишайников по исследуемой территории с юга и юго - востока, происходившие в составе эоплейстоценовых аридных растительных сообществ.

Реликты раннего - среднего плейстоцена

Развитие флоры и растительности Приволжской возвышенности в нижнем и среднем плейстоцене происходило в результате опосредованного воздействия континентальных оледенений и сменявших их межледни-

ковых периодов. Непосредственно, северо-западную часть территории Приволжской возвышенности покрывал лишь донской язык Днепровского оледенения, традиционно относимого к среднему плейстоцену. Моренные отложения днепровского горизонта отчетливо фиксируют границу оледенения, проходившую по долине реки Медведица, от южной границы современной Саратовской области на север, далее: несколько западнее города Петровска к Пензе, по левому берегу реки Сура до станции Лунино, затем западнее линии станция Лунино – села Воеводское, Большое Маресьево, Русские Дубровки – станция Басовка к пониженному левому берегу реки Сура (ниже устья реки Барыш). Далее к северу граница оледенения проходит по правобережью реки Сура, несколько западнее станции Буинск, восточнее Шумерли, города Ядрин, к городу Козьмодемьянск на Волге [70]. Необходимо подчеркнуть, что возраст ледниковых отложений донского языка является дискуссионным, а вопрос о времени максимального оледенения – открытым. Возможно, максимальное оледенение Русской равнины происходило не в среднем, а в раннем плейстоцене [93; 28]. В современной лишайнофлоре Приволжской возвышенности достаточно отчетливо выделяется группа видов, входящих в состав бореального, гипоарктомонтанного и арктовысокогорного географических элементов, произрастающих исключительно в местообитаниях, находившихся в перигляциальной зоне донского языка Днепровского оледенения (рис. 6). К таковым относятся: *Cetraria ericetorum* Opiz, *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr., *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. caespiticia* (Pers.) Flörke, и, по-видимому, *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter. Исключительная приуроченность к местообитаниям, находившимся в перигляциальной зоне Днепровского оледенения, наиболее отчетливо проявляется в распространении *Cetraria ericetorum* Opiz и *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. Данные виды были обнаружены в сосновом лесу на останце высокого плато в Большевьяском лесничестве Лунинского района Пензенской области. Второе местонахождение *Cetraria*

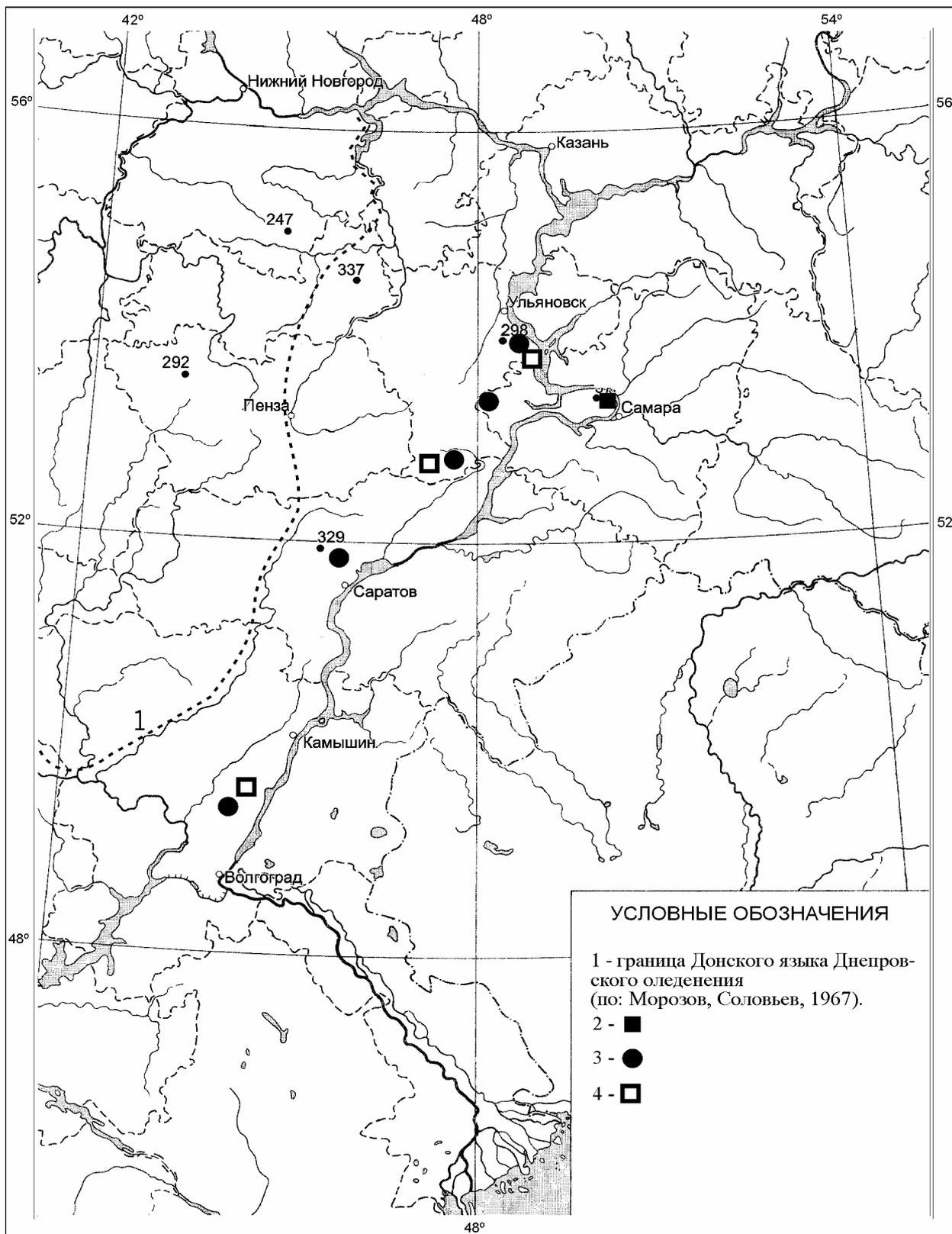


Рис. 5. Распространение на Приволжской возвышенности:
 2 – *Aspicilia farinosa* Arnold; 3 – *Neofuscellia ryssolea* (Ach.) Essl.; 4 – *Rinodina mucronatula* H. Magn.; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

ericetorum Opiz известно по сообщению Е.К. Штукенберг [96] из окрестностей села Атемар Саранского района Мордовской республики, где *Cetraria ericetorum* Opiz F. *libertina* (Stuck.)

Rassad. была впервые собрана И.И. Спрыгинным в 1912 году, а также обнаружена Е.К. Штукенберг на вершине останца в 1925 году. *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. произрас-

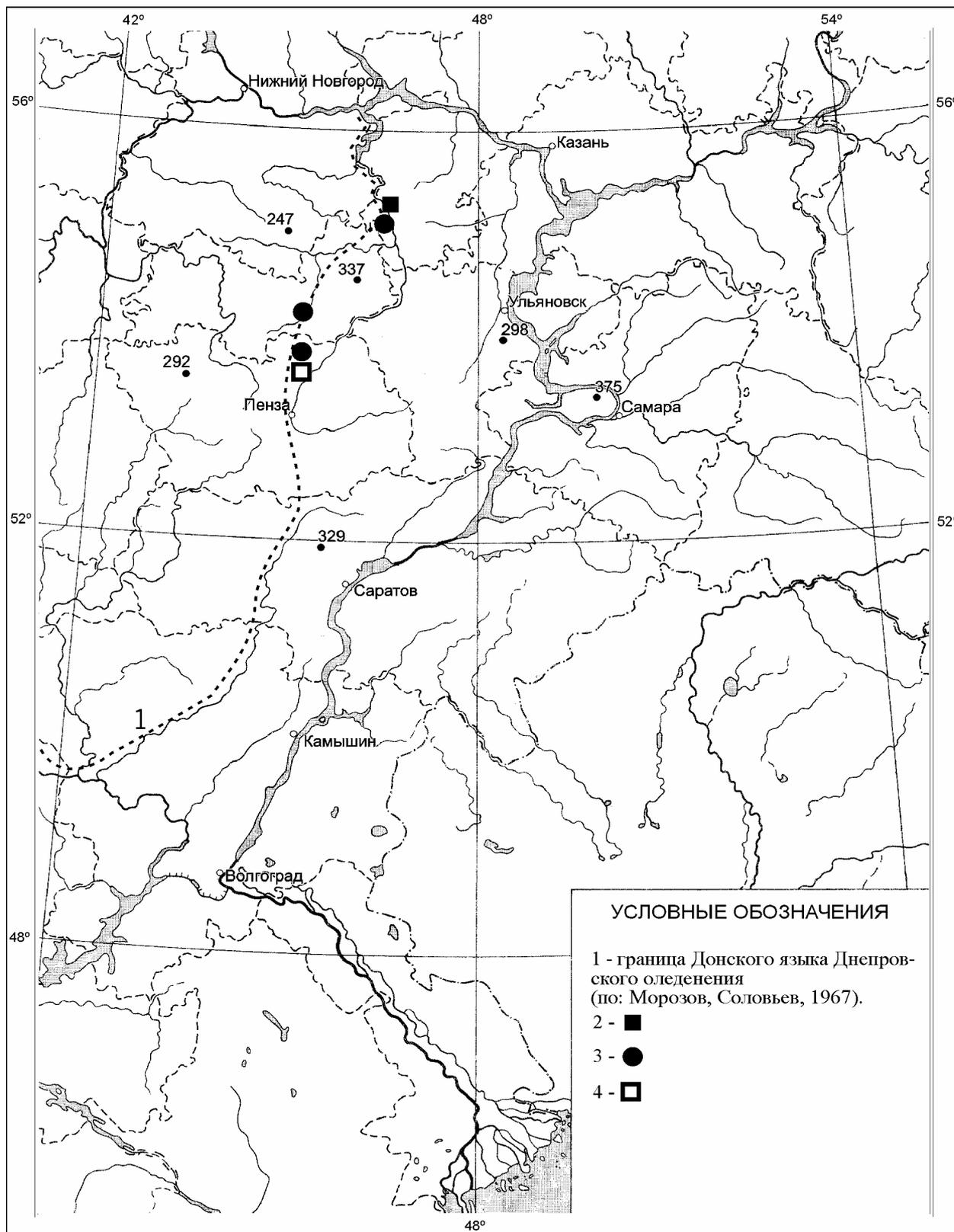


Рис. 6. Распространение на Приволжской возвышенности:
 2 – *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer. var. *oxyceras* Ach. ex Vain.; 3 – *Imadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.; 4 – *Cetraria ericetorum* Opiz.; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

тает также в сосново-еловых лесах в поймах рек Кири, Карлы, Булы и Кубни на территории Чувашской республики. Следует подчеркнуть, что на основании материалов, приво-

димых В.Т. Шаландиной [94], данные леса можно с уверенностью относить к производным от аналогичных лесов плейстоцена, располагавшихся в перигляциальной зоне Днеп-

ровского оледенения. Именно в данных лесах С.И. Коржинским были собраны образцы *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer. var. *oxyceras* Ach. ex Vain. [41: 512 - 516]. Только в этих лесах были обнаружены единичные местообитания *Cladonia bellidiflora* (Ach.) Schaer. и *C. caespiticia* (Pers.) Flörke. Гипоарктомонтанный лишайник *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter в настоящее время известен на Приволжской возвышенности только по данным Е.К. Штукенберг [97]. Из приводимых ею четырёх местообитаний данного вида, два относятся к территориям, располагавшимся в перигляциальной зоне Днепровского оледенения, а два – к территориям, подвергавшимся непосредственному воздействию ледника, однако приуроченным к наиболее возвышенным элементам рельефа, на которых отсутствуют моренные и тому подобные отложения, свидетельствующие о прямом воздействии ледника [70]. Общий характер распространения данного вида позволяет допустить его реликтовый, ранне-среднеплейстоценовый возраст. Необходимо подчеркнуть, что все вышеперечисленные виды являются эпигейными (в широком понимании) лишайниками, произрастающими на почве, мхах, валеже и опаде, под пологом леса и на открытых пространствах. По-видимому, произрастание вышеуказанных лишайников на исследуемой территории свидетельствует о миграциях арктовысокогорных, гипоарктомонтанных и бореальных видов на территорию Приволжской возвышенности, происшедших с севера и северо-запада, под воздействием Днепровского оледенения в раннем - среднем плейстоцене.

Реликты позднего плейстоцена

Анализируя реликтовую флору и пути развития растительного покрова Южного Урала в плейстоцене, И.М. Крашенинников [52; 53] сформулировал концепцию “плейстоценового флористического комплекса”, сочетавшего разнородные элементы, современные дизъюнктивные ареалы которых приурочены, в основном, к горным областям Южной Сибири и Северной Монголии. По мнению И.М. Крашенинникова, в средних широтах Евразии существовала специфическая сосновая и ли-

ственничная лесостепь, возникшая в результате прямого и опосредованного воздействия континентальных оледенений, сформировавшаяся, в основном, за Уралом в плейстоцене, и в плейстоцене же мигрировавшая в Восточную Европу. Палеозоологические и палеопалинологические данные свидетельствуют о том, что во время ледниковых фаз плейстоцена обширные пространства в средних широтах Евразии занимали перигляциальные тундры, а южнее – перигляциальные степи [111; 112; 61]. Е.М. Лавренко [61] подчеркивал, что представления о перигляциальной лесостепи И.М. Крашенинникова следует признать верными, но с уточнением, что во время ледниковых фаз плейстоцена (в особенности последнего валдайского (вюрмского) оледенения), “часто это были почти безлесные степи” [61: 314]. При этом Е.М. Лавренко отмечал вероятное участие сосновых, лиственничных и березовых лесов, зарослей кустарников, а также лугов и болот в формировании растительного покрова в плейстоцене. Р.В. Камелин [46: 19] полагал, что следует “существенно изменить и само представление о “холодной сосново-лиственничной плейстоценовой лесостепи” И.М. Крашенинникова”. По мнению Р.В. Камелина [46] данный растительный комплекс начал формироваться на обширных пространствах северо-восточной Евразии ещё в холодные фазы плиоцена. Развитие этого комплекса шло параллельно и на сходной основе в Восточной Европе, Западной и Восточной Сибири. В холодные и более влажные фазы плейстоцена “плейстоценовая лесостепь” представляла собою зональный комплекс, границы которого смещались к югу, где происходили как потери отдельных элементов, так и обогащение за счет более южных зональных комплексов. Следует отметить, что Р.В. Камелин [46] подчеркивал, что в ряде случаев “плейстоценовая лесостепь” была сосновой (южноборовой), а не лиственничной.

Н.С. Голубкова [25] указывала, что в дизъюнктивном распространении ряда аридных и монтанных лишайников существуют особенности, характерные для ареалов реликтовых видов перигляциальных степей, отмеченные И.М. Крашенинниковым [52; 53] и Е.М. Лав-

ренко [61]. К реликтам плейстоценовых перигляциальных степей Н.С. Голубкова относил: *Aspicilia transbaicalica* Oxner, *Caloplaca tominii* Savicz, *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) Н. Mayrhofer & Poelt, отмечая приуроченность их ареалов к реликтовым горно-степным комплексам, а также тесную генетическую связь данных видов с соответствующими арктоальпийскими формами.

Следует отметить, что все известные, редкие и рассеянные местообитания вышеуказанных видов на Приволжской возвышенности относятся к древним степным или петрофитностепным сообществам, приуроченным к останцам высокого плато – наиболее древним элементам рельефа, расположенным в восточной и южной частях региона (рис. 7). В данных сообществах одновременно произрастают лишайники, входящие в состав различных географических элементов, многие из которых являются различными реликтами третичного и четвертичного периодов. Представляется весьма вероятным более раннее (плиоценовое и эоплейстоценовое) время вхождения данных видов в состав флоры лишайников региона, однако общий характер ареалов, свойственный реликтам “плейстоценовой лесостепи” позволяет с уверенностью утверждать лишь то, что вышеуказанные лишайники входили в состав лихенофлоры Приволжской возвышенности в валдайскую эпоху позднего плейстоцена.

Таким образом, произрастание *Aspicilia transbaicalica* Oxner, *Caloplaca tominii* Savicz, *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) Н. Mayrhofer & Poelt на Приволжской возвышенности свидетельствует о существовании сообществ “перигляциальной лесостепи” в исследуемом регионе в позднем плейстоцене. Временем максимального развития которых является, по-видимому, валдайская (вюрмская) эпоха позднего плейстоцена.

Реликты флор голоцена

В голоцене флора и растительность Приволжской возвышенности окончательно приобретают современный облик. В развитии флоры и растительности региона достаточно отчетливо прослеживаются этапы древне-

го, раннего, среднего и позднего голоцена [71; 94]. Необходимо подчеркнуть, что результаты палинологического изучения торфяников северо-востока Приволжской возвышенности, произведенного В.Т. Шаландиной [94], вполне подтверждают мнение Е.М. Лавренко [59], считавшего дубравы лесостепи автохтонными, а также точку зрения многих отечественных ботаников, рассматривавших Приволжскую возвышенность в качестве ледникового рефугиума и центра послеледникового расселения растений. По данным Н.В. Благовещенской [12 - 16] развитие растительности в восточных регионах центральной части Приволжской возвышенности в голоцене несколько отличается от такового в западной части региона. Развитие флоры и растительности исследуемой территории в голоцене происходило вследствие изменений климата, смещения границ растительно-климатических зон, миграций, а также изменения соотношений различных типов растительных сообществ в растительном покрове Приволжской возвышенности [34; 12 – 16; 28; 94; 54; 85].

Выявление реликтов флор голоцена на Приволжской возвышенности требует специальных исследований. Поскольку данная территория являлась рефугиумом во время оледенений плейстоцена, достаточно сложно разделить виды, пережившие оледенения в исследуемом регионе, и виды, проникшие на возвышенность в различные периоды голоцена. К сожалению, лихенофлора Восточной Европы изучена крайне неравномерно, что, во многом, не позволяет проследить возможные пути миграций многих лишайников в голоцене. Необходимы также специальные исследования географии и систематики таких родов как *Arthopyrenia*, *Bacidia*, *Lecanora*, *Anaptychia* [76]. Тем не менее, ареалы многих неморальных лишайников достаточно отчетливо свидетельствуют о миграциях лишайников, происходивших, по-видимому, в различные периоды голоцена, в составе мелколиственных, широколиственных и смешанных лесов, распространявшихся в Евразии. И.И. Спрыгин [88] подчеркивал, что территория Приволжской возвышенности, наряду

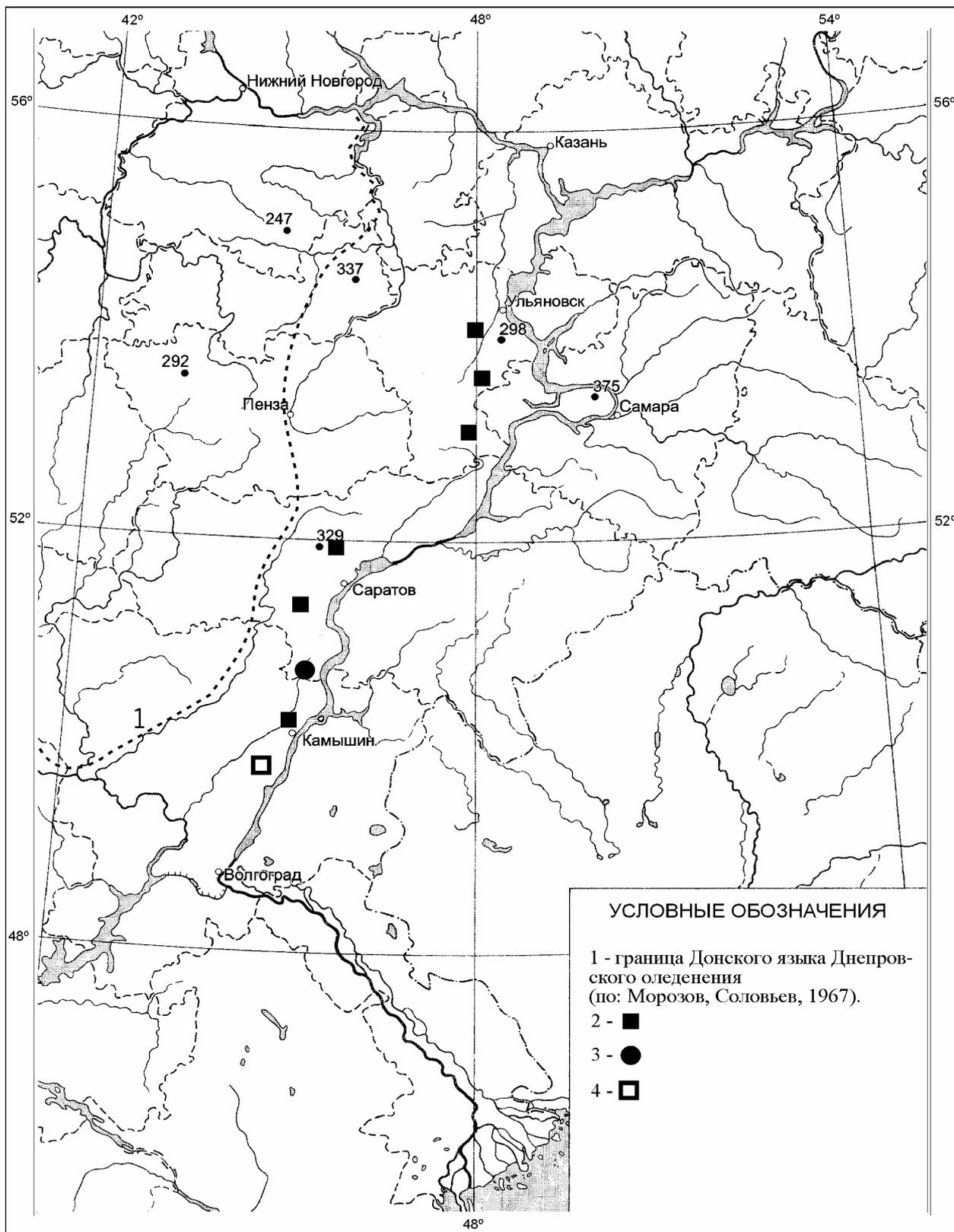


Рис. 7. Распространение на Приволжской возвышенности:
 2 – *Aspicilia transbaicalica* Охнер; 3 – *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H. Mayrhofer & Poelt; 4 – *Caloplaca tominii* Savicz; 1 - границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

с Заволжьем и Южным Уралом представляли собою единую Волго-Уральскую область, бывшую одним из ледниковых убежищ, а также одним из центров послеледникового рас-

селения растительности. Значительная группа неморальных лишайников, расселявшихся в голоцене из рефугиумов, в том числе и Волго-Уральского, достаточно подробно рас-

смотрена Н.А. Миняевым [68], К.А. Рябковой [83], Н.С. Голубковой [25]. Следует отметить, что большинство неморальных видов лишайников, рассматриваемых К.А. Рябковой [83] в качестве голоценовых реликтов Северного и Приполярного Урала, проникших далеко на север во время климатического оптимума, и сохранившихся до настоящего времени под пологом темнохвойной тайги, имеют аналогичный характер распространения в Среднем и Верхнем Поволжье. Где данные виды произрастают в таёжных и смешанных лесах, в границах современных Североевропейской и Урало-Западносибирской таёжных провинций Евразийской таёжной области, на севере Татарстана [66], а также Марийской [89] и Удмуртской [91] республик, свидетельствуя о продвижении широколиственных и смешанных лесов на север, происходившем в атлантическом и суббореальном периодах голоцена.

В то же время, наряду с расселением видов с территории Приволжской возвышенности, многие лишайники проникали в данный регион в составе мелколиственных, широколиственных и смешанных лесов, вместе с растениями, заселявшими Русскую равнину, в том числе, и из реликтовых центров Центрально-европейской флористической провинции [90]. Н.С. Голубкова [25], анализируя распространение и морфологию *Arthopyrenia grisea* (Schleich.) Körb. ex Schaer. приходит к выводу о доледниковом возрасте вида *A. grisea* (Schleich.) Körb. ex Schaer. и его генетических связях с “тургайской” флорой. По мнению Н.С. Голубковой временем наибольшего расцвета артопирений является позднеледниковье (аллерд), а формирование ареалов большинства видов данного рода, в том числе вышеуказанных лишайников, происходило в первой половине голоцена.

По-видимому, неморальные лишайники, обладающие европейскими и восточноевропейскими ареалами, произрастающие на Приволжской возвышенности в настоящее время, свидетельствуют о миграционных процессах атлантического и суббореального периодов голоцена (рис. 8). К климатическим реликтам голоцена, проникшим на террито-

рию Приволжской возвышенности во время климатического оптимума можно отнести: *Arthonia caesia* (Flot.) Arnold, *Bacidia circumspeta* (Nyl. ex Vain.) Malme, *Caloplaca lobulata* (Flückiger) Hellb., *Catillaria vernicea* (Kütz.) Lettau, *Lecania prasinoides* Elenk., *L. alexandrae* Tomin, *Trichothelium aeneum* (Wallr.) R.C. Harris, *Lecanora leptyrodes* (Nyl.) Degel.

Таким образом, в различные периоды голоцена происходило расселение лишайников по Русской равнине с территории Приволжской возвышенности, а также проникновение видов на Приволжскую возвышенность, в составе мелколиственных, широколиственных и смешанных лесов. К числу последних, по-видимому, относятся достаточно молодые виды, возникновение, а также становление ареалов которых, происходило в послеледниковое время: *Arthonia caesia* (Flot.) Arnold, *Bacidia circumspeta* (Nyl. ex Vain.) Malme, *Caloplaca lobulata* (Flückiger) Hellb., *Lecania prasinoides* Elenk., *L. alexandrae* Tomin, *Trichothelium aeneum* (Wallr.) R.C. Harris, *Lecanora leptyrodes* (Nyl.) Degel.

В целом, современная флора лишайников Приволжской возвышенности содержит виды, особенности ареалов которых, а также характер распространения их по исследуемой территории и имеющиеся палеогеографические сведения, позволяют рассматривать данные лишайники в качестве климатических реликтов следующих геологических периодов: раннего – среднего миоцена, позднего миоцена, раннего – среднего плиоцена, позднего плиоцена, эоплейстоцена, раннего – среднего плейстоцена, позднего плейстоцена, голоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Административно - территориальное деление // Ульяновская - Симбирская энциклопедия. Ульяновск: Симбирская книга, 2000. Т. 1.
2. Ананова Е.Н. Новые данные о флоре и растительности плиоцена // Докл. АН СССР. 1954. Т. 96. № 3.

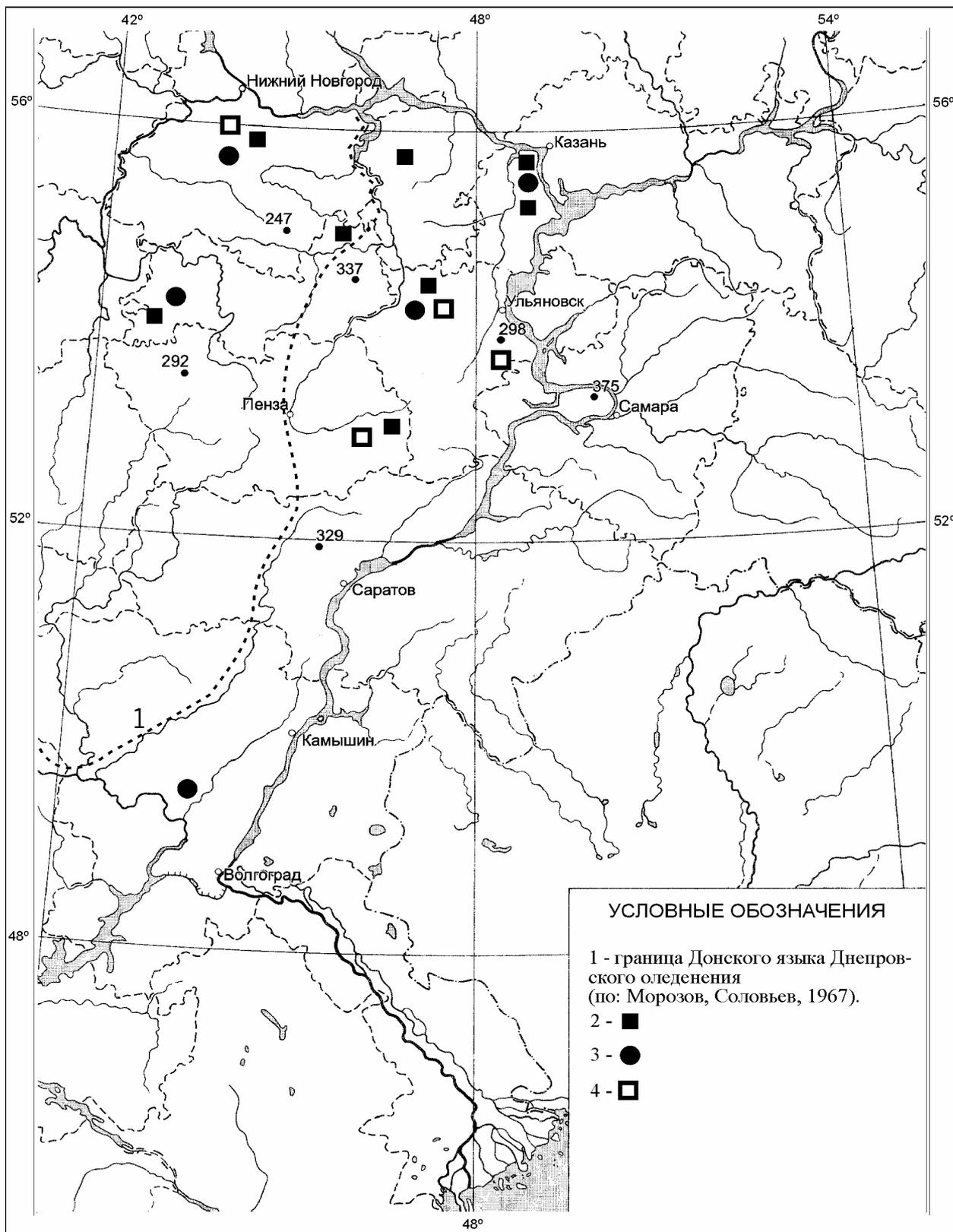


Рис. 8. Распространение на Приволжской возвышенности:
 2 – *Lecania prasinooides* Elenk.; 3 – *Caloplaca lobulata* (Flörke) Hellb.; 4 – *Lecanora leptyroides* (Nyl.) Degel.;
 1 – границы Донского языка Днепровского оледенения (по: Морозов, Соловьев, 1967)

3. *Ананова Е.Н.* Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге Европейской равнины // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 3.

4. *Баранов В.И.* Итоги изучения ископаемых третичных флор и проблема реликтов в современной растительности СССР // Учен. записки Казанск. ун-та.

1954. Т. 114. Кн.4.
5. Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. М.: Высшая школа, 1959.
 6. Благовещенский В.В. К истории сосновых лесов на Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 2.
 7. Благовещенский В.В. Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 1971.
 8. Благовещенский В.В. Об изучении и охране окаменелых древесин в палеогеновых отложениях Приволжской возвышенности // Уч. зап. Ульяновского пед. ин-та. Ульяновск: 1973. Т. 27.
 9. Благовещенский В.В. Реликтовые леса Ульяновской области как резерваты дико-растущих полезных растений // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. (Информационные материалы). IV. Флора и фауна. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.
 10. Благовещенский В.В. Проблемы охраны и восстановления лесных биогеоценозов Приволжской возвышенности в связи с их историей // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы. Тез. междуна-родн. совещ.: Ульяновск, 1992.
 11. Благовещенский В.В. Современная растительность Приволжской возвышенности как отражение её прошлой истории // Растительный мир Среднего Поволжья: Сборник статей. Ульяновск: УлГТУ, 2003. / Серия "Природа Ульяновской области". Вып. 12.
 12. Благовещенская Н.В. К истории растительного покрова Ульяновского Предволжья в голоцене // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 6.
 13. Благовещенская Н.В. Опыт сопоставления возраста болот и голоценовой истории растительности Ульяновского Предволжья и сопредельных территорий // Бот. журн. 1985. Т. 79, № 11.
 14. Благовещенская Н.В. История растительности лесов и болот Ульяновского Предволжья в голоцене (по данным спорово-пыльцевого анализа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986.
 15. Благовещенская Н.В. История растительности Приволжской возвышенности в голоцене // Ученые записки Ульяновского государственного университета. Сер. Экология. Вып. 1(1) / Под ред. проф. Б.П. Чуракова. Ульяновск: УлГУ, 1999.
 16. Благовещенская Н.В. Очерк по стратиграфии и истории развития растительности водораздельных болот Приволжской возвышенности // Самарская Лука, 2005. № 16.
 17. Викулин С.В. О раннеолигоценовой флоре Пасекова (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2.
 18. Викулин С.В. Новый вид дуба из подрода *Erythobalanus* (*Fagaceae*) в раннеолигоценовой флоре села Пасеково (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4.
 19. Викулин С.В. Палеогеновые флоры Тима и Пасекова (юг Среднерусской возвышенности): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987.
 20. Викулин С.В. О западных и восточных связях позднеэоценовой флоры Тима (Среднерусская возвышенность) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7.
 21. Викулин С.В. О западных и восточных связях палеогеновых флор Русской равнины // Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской Равнины (Криштофовические чтения, Вып. 2). Л.: БИН АН СССР, 1991.
 22. Викулин С.В., ЛеПаж Бен А., Шалиско В.Ю. *Taxodium balticum* (*Taxodiaceae*) в палеогеновой флоре Пасеково (Воронежская область) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4.
 23. Вульф Е.В. Понятие о реликте в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М. - Л.: 1941.
 24. Вульф Е.В. Историческая география растений. М. - Л.: 1944.
 25. Голубкова Н.С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983.
 26. Голубкова Н.С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л. На-

- ука, 1988.
27. Горчаковский П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М. - Л.: 1963.
28. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989.
29. Грищенко М.Н., Глущенко Е.И. Флора кинельской толщи района Жигулей на Волге // Докл. АН СССР, 1956. Т. 106. № 6.
30. Гроссет Г.Э. Геоботанический очерк северо-восточной части б. Ульяновской губ. // Бюлл. МОИП, 1932. Т. 41. Вып. 1 – 2.
31. Гроссет Г.Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бюлл. МОИП. Отд-е биол., 1962. Т. 67. Вып. 3.
32. Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территории Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Болл. МОИП. Отд-е биол., 1967. Т. 72. Вып. 5.
33. Гроссет Г.Э. Мнимый эндемизм ряда “видов”, принадлежащих к формации широколиственного леса Русской равнины // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1977. Т. 80. Вып. 5.
34. Губонина З.П. Палеофитологическое обоснование возраста аллювия Средней Волги. М.: Наука, 1978.
35. Дедков А.П. О денудационных поверхностях (поверхностях выравнивания) Ульяновского Приволжья // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та. 1953. Т. 113. Кн. 2.
36. Дедков А.П. Рельеф // Природные условия Ульяновской области / Под ред. А.П. Дедкова. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1978.
37. Дедков А.П., Мозжерин В.И. Новые данные о генезисе и возрасте нижнего плато Приволжской возвышенности // Геоморфология. 2000. № 1.
38. Дорофеев П.И. О плиоценовой флоре Самарской Луки // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 4.
39. Дорофеев П.И. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. Л.: Наука, 1966.
40. Дорофеев П.И. Третичные флоры Урала. Л.: Наука, 1970.
41. Еленкин А.А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906. Ч. 1; 1907. Ч. II; 1911. Ч. III – IV.
42. Жилин С.Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене – раннем миоцене Казахстана. (Комаровские чтения, XXXIII). Л.: Наука, 1984.
43. Жилин С.Г. Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена – начале неогена // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986.
44. Жилин С.Г. А.Н. Криштофович о смене флор в Евразии в третичное время // Формирование эоценово - миоценовой флоры Казахстана и Русской Равнины (Криштофовические чтения, Вып. 2). Л.: БИН АН СССР, 1991.
45. Жилин С.Г. Методические проблемы палеофлористики (на примере казахстанских палеогеновых и неогеновых флор) // Формирование эоценово - миоценовой флоры Казахстана и Русской Равнины (Криштофовические чтения, Вып. 2). Л.: БИН АН СССР, 1991.
46. Камелин Р.В. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая (Тр. Южно-Сибирского ботанического сада). Барнаул, 1996.
47. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М. - Л.: 1941.
48. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990.
49. Клоков М.В. Основные этапы развития равнинной флоры Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 4. М. - Л.: 1963.
50. Копачевская Е.Г. Род *Placolecnora* // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л.: Наука, 1971.

51. *Коржинский С.И.* Ф. Растительность / Россия. I. Физическая география России. // Энциклопедический словарь / Под ред. К.К. Арсеньева, Ф.Ф. Петрушевского. Издателя Ф.А. Брокгауз, И.А. Ефрон. СПб, 1899, Т. XXVII, А.
52. *Крашенинников И.М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. Т. 4.
53. *Крашенинников И.М.* Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника. 1939. Т. 6 - 7.
54. *Кременецкий К.В., МакДональд Г.М., Галабала Р.О., Лавров А.С., Чичагова О.А., Пустовойтов К.Е.* Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене // Бот. журн. 1996. Т.81. № 4.
55. *Криштофович А.Н.* Гренландская третичная флора на Северном Урале и ботанико-географические провинции третичного периода // Природа. 1928. № 5.
56. *Криштофович А.Н.* Основные черты развития третичной флоры Азии // Известия Главного ботанического сада РСФСР. 1930. Т. 29. Вып. 3 – 4.
57. *Кузнецова Т.А.* Флора верхнеплиоценовых отложений Среднего Поволжья и её стратиграфическое значение // Тр. Казанск. филиала АН СССР. Сер. геол. 1964. Вып. 10.
58. *Лавренко Е.М.* Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Русск. бот. о-ва. 1930. Т. 15. № 4.
59. *Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. Т. 2. М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
60. *Лавренко Е.М.* Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники, 1954. Вып. 1.
61. *Лавренко Е.М.* О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т.66. № 3.
62. *Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии. Л.: Наука, 1991.
63. *Литвинов Д.И.* Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Bull. Soc. natur. Moscou, 1891. an. 1890. Т. 4. № 3.
64. *Литвинов Д.И.* О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России // Тр. Бот. музея Акад. наук. 1902. Вып. 1.
65. *Литвинов Д.И.* О некоторых ботанико-географических соотношениях в нашей флоре. Л. 1927.
66. *Мальшева Н.В., Смирнов А.Г.* Определитель лишайников Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1982.
67. *Макаревич М.Ф.* Анализ лихенофлоры Украинских Карпат. Киев 1963. (На укр. яз.).
68. *Миняев Н.А.* Реликтовые элементы в современной флоре лишайников восточной Прибалтики // Бот. журн. 1940. Т.25. № 4 - 5.
69. *Москвитин А.И., Морозов В.А.* Неогеновая система // Геология СССР. Т.ХI. Поволжье и Прикамье. Ч.1. Геологическое описание / Ред. К.Р. Чепиков, Г.И. Блом. М.: Недра, 1967.
70. *Морозов В.А., Соловьев В.К.* Четвертичная (антропогеновая) система // Геология СССР. Т.ХI. Поволжье и Прикамье. Ч.1. Геологическое описание / Ред. К.Р. Чепиков, Г.И. Блом. М.: Недра, 1967.
71. *Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
72. *Николаева К.В.* История растительности Среднего Поволжья в плиоцене // Самарская Лука, 1993. № 4.
73. *Обедиентова Г.В.* Новейшие тектонические движения и геоморфологические условия Среднего Поволжья // Тр. ин-та географии АН СССР, 1957. Т. 72. (Мат-лы по геоморф. и палеогеографии. Вып. 17).
74. *Окснер А.Н.* Анализ и история происхождения лихенофлоры Советской Арктики: Дис. ... д-ра биол. наук. - Киев; Киров. (1941) 1942. – Архив Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины.
75. *Окснер А.Н.* О происхождении ареала биоплярных лишайников. // Бот. журн. 1944. Т.29. № 6.
76. *Окснер А.Н.* Неморальный элемент во флоре советской Арктики // Материалы

- по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М. - Л., 1946.
77. Окснер А.Н. Арктический элемент в лишенофлоре советского сектора Полярной области // Бот. журн. АН УССР. 1948. Т. 5. № 1. (На укр. яз.).
78. Окснер А.Н. Род *Aspicilia* // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л.: Наука, 1971.
79. Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л.: Наука, 1974.
80. Павлов А.П. О третичных отложениях Симбирской и Саратовской губерний: Протоколы заседаний Моск. о-ва испыт. природы // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. Année 1896. Nov. sér. Т. 10, № 4. Moscou: 1897.
81. Палибин И.В. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России // Изв. Геол. ком. 1901. Т. 20.
82. Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996.
83. Рябкова К.А. Охрана реликтовых лишайников на Урале // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала. (Информационные материалы). IV. Флора и фауна. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.
84. Рябкова К.А. Систематический список лишайников Урала // Нов. сист. низших раст. СПб: Наука, 1998. Т. 32.
85. Смирнова О.В., Турубанова С.А. Формирование и развитие восточноевропейских широколиственных лесов в голоцене // Самарская Лука. 2002. № 12.
86. Соколов Н.А. Нижнетретичные отложения юга России // Тр. Геол. ком. 1893. Т. 9. № 2.
87. Спрыгин И.И. О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности // Уч. зап. Казанск. гос. ун-та. 1936. Т. 96. Кн. 6. Ботаника. Вып. 3.
88. Спрыгин И.И. Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М. - Л., 1941.
89. Суетина Ю.Г. Изменения эпифитной лишенофлоры и структуры популяций *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999.
90. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978.
91. Тычинин В.А. Лишайники Удмуртии (флора, экология, география): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1974.
92. Чепиков К.Р. Краткий очерк истории геологического развития / Геология СССР. Т. 11. Поволжье и Прикамье. Ч. 1. Геологическое описание. М.: Недра, 1967.
93. Четвертичная система. М.: Недра, 1984. П/т. 2.
94. Шаландина В.Т. Основные этапы истории растительного покрова Закамской лесостепи в голоцене // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 1.
95. Шаландина В.Т. История растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Самарская Лука, 1993. № 4.
96. Штукенберг Е.К. Описание нового лишайника *Cetraria libertina mihi* // Бот. мат. Отд. Спор. раст. 1926. Т. 4. В. 3.
97. Штукенберг Е.К. К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР // Тр. Бот. ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. 1950. Сер. II. Вып. 5.
98. Шустов М.В. Лишайники Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1.
99. Шустов М.В. Лишайники центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4.
100. Шустов М.В. К истории формирования флоры лишайников Приволжской возвышенности // Любичевские чтения 1994 (тезисы докладов). Ульяновск: УГПИ им. И.Н. Ульянова, 1994.
101. Шустов М.В. Лишайники останцев Приволжской возвышенности // Любичевские чтения 1995 (тезисы докладов). Ульяновск: УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 1995.

102. *Шустов М.В.* Плейстоценовые реликты лишенофлоры Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 1997 (сборник докладов). Ульяновск: УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 1997.
103. *Шустов М.В.* Третичные пустынно-степные реликтовые лишайники Приволжской возвышенности // Флора и растительность средней России. Материалы научной конференции / Под ред. проф. А.Г. Еленевского. Орёл: Орловский госуниверситет, 1997.
104. *Шустов М.В.* Некоторые закономерности распределения лишайников по Приволжской возвышенности // Любимцевские чтения 1998 (сборник докладов). Ульяновск: УлГПУ им. И.Н. Ульянова, 1998.
105. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности // Проблемы ботаники на рубеже XX - XXI веков: Тезисы докладов представленных II (X) съезду Русского Ботанического общества (26 – 29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб: Ботанический институт РАН, 1998. Т.2.
106. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности (таксономический состав, география, генезис): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2001.
107. *Шустов М.В.* Лишайники Приволжской возвышенности // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Русского Ботанического общества (18 - 22 августа 2003 г., Новосибирск - Барнаул). Барнаул: АзБука, 2003. Т. 1.
108. *Шустов М.В.* Основные закономерности распределения лишайников по Приволжской возвышенности // Известия Самарского научного центра РАН. 2003. Т. 5. № 2 (10).
109. *Шустов М.В.* Основные этапы формирования и современное состояние флоры лишайников Приволжской возвышенности. // Известия Самарского научного центра РАН. Специальный выпуск “Актуальные проблемы экологии”. 2004. Вып. 3.
110. *Шустов М.В.* Географический анализ лишенофлоры Приволжской возвышенности // Известия Самарского научного центра РАН. Специальный выпуск “Актуальные проблемы экологии”. 2005. Вып. 4.
111. *Юрцев Б.А.* Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая “тундростепь” // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4.
112. *Юрцев Б.А.* Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск, 1981.

THE RELICT ELEMENTS OF LICHENS FLORA OF THE PRIVOLZHSKAYA UPLAND

© 2006 M.V. Shustov

Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

The Privolzhskaya upland lichens flora include species, the specific features of their spreading all around the world and growing on the Privolzhskaya upland at present time, as well as paleogeographical data allow to specify those lichens as climatic relicts of the next geological periods: the Early – Middle Miocene, the Late Miocene, the Early - Middle Pliocene, the Late Pliocene, Eopleistocene, the Early - Middle Pleistocene, the Late Pleistocene, Holocene.