

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРО-ВОСТОКА ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА В ГОЛОЦЕНЕ

© 2010 М.Г. Дворников¹, П.В. Чащин²

¹Вятская государственная сельскохозяйственная академия

²Ильменский государственный заповедник УрО РАН

Поступила 17.05.2009

В работе исследованы изменения, смены и преобразования экосистем в бореальном, атлантическом, суббореальном и субатлантическом климатических периодах голоцене. Установлено, что в заповедниках естественные условия и териокомплексы имеют сходство с прошлыми 4-3,5 тысячелетними зональными типами экосистем региона. Эти сведения могут использоваться в реконструкции экосистем голоцена.

Ключевые слова: динамика, экосистемы, северо-восток Волжского бассейна, голоцен.

Исследования эволюции экосистем Евразии при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. лет назад) на основе реконструкции обширных палеобиологических сведений уточняют и детализируют этапы и масштабы ранее известных представлений о послеледниковой эпохе [9]. Вместе с тем также известно, что в начале голоцена на одних и тех же хронологических отрезках в пределах разных территорий проходила динамика экосистем разного масштаба [15]. В частности, в течение голоцена происходили заметные изменения климата, площади лесотундры, среднетаёжных и южнотаёжных, смешанных и широколиственных лесов и лесостепи. Эти процессы усилились в связи со становлением и развитием к современному этапу человеческого общества в Среднем Поволжье, Предуралье и на Урале. В связи с отмеченным комплексное изучение региональной динамики экосистем в голоцене является одним из актуальных направлений исторической экологии.

На основе предложенного нами экологоисторического концептуального подхода проводились в регионе (51-63° с.ш. и 43-65° в.д.) изучения: структурно-функциональной организации биогеоценозов (БГЦ), ориентированные на оценку их состояния [4] и реконструкцию динамики экосистем на основе палеоботанических, палеозоологических и археологических сведений; инвентаризации современной биоты, структуры и продуктивности, фито- и зоомассы, параметров биологического круговорота, свойственных для зональных малонарушенных (заповедных) БГЦ и их более крупных иерархических единиц, находящихся в длительно динамичном развитии в широком диапазоне воздействия природных и антропогенных факторов [5, 6]. В данном случае мы расположили

на карте известные археологические памятники в системе координат (с учетом их радиоуглеродных дат, здесь и далее), в соответствии с колебаниями влажности климата, динамикой границ экосистем, установленных на основе палинологических и раннеголоценовых фаунистических сведениях [2, 5, 7, 11, 13, 14, 16, 17 и др.], и провели анализ изменения и смены эдификаторов и фаунистических комплексов млекопитающих в БГЦ мезолита и современности.

Предложенный подход основан на том, что природная зональность – важнейший фактор эволюционных преобразований и географического распространения видов. Выявленные изменения эдификаторов и доминирующие в БГЦ млекопитающие, составляющие пищевые ресурсы человека, представлены в таблице.

В пребореальный и бореальный периоды (10,2-8,0 тыс. л.н.) в регионе и смежных с ним территориях были расположены следующие экосистемы: 1) *Разреженные сосново-бересковые леса с участками растительных сообществ тундр*. В состав палеофитоценозов (между 61° и 67° с.ш.) входили представители темнохвойных и широколиственных пород наряду с небольшими участками тундростепных растительных ассоциаций. Сообщества млекопитающих были разделены на четыре экологические группы. К первой группе относились представители открытых ландшафтов, населяющие эти территории с плейстоцена – узкочерепная полевка, песец, северный олень и др. Во вторую группу входили виды, характерные для полуоткрытых и лесных ландшафтов – заяц-беляк, рыжая полевка, медведь и др. Третья группа состояла из широко распространенных азональных видов – бобр, водяная полевка, лисица и др. Четвертая группа была представлена одним видом – *Mammuthus primigenius*, последняя популяция которого в пребореале была приурочена к восточным областям данной экосистемы. 2) *Сосново-бересковые и сосново-ело-*

Дворников Михаил Григорьевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии. Т. (88332) 574381;
Чащин Павел Владимирович, младший научный сотрудник.

Таблица 1. Изменения и преобразования экосистем в Вятско-Камском междуречье

Климатические этапы голоцена	Наименование торфяников и радиоуглеродные даты проб	Координаты территории	Характеристика условий, преобразований (эдификаторы и доминанты) в экосистемах
Бореальный, 9-8 тыс. л.н.	Чистое 8052±186		
	Каринский 8697±165		
	Прокопьевский 9508±263		
Атлантический, 8-4,5 тыс. л.н.	Прокопьевский 4561±95		
	Чистое 5044±45		
	Каринский 5612±170		
	Прокопьевский 5739±117		
	Лычное 6120±75		
	Дымное 6471±197	59°10' с.ш. 52°30' в.д.	
	Каринский 6589±110		
	Муньковский 7778±99		
Суббореальный, 4,5-2,5 тыс. л.н.	Каринский 2648±104		
	Лычное 2656±166		
	Прокопьевский 2666±89	58°51' с.ш. 50°25' в.д.	
	Прокопьевский 2908±100		
	Муньковский 4083±143		
Субатлантический, 2,5 тыс. л.н. – современность	Муньковский 1299±41	56°54' с.ш. 50°39' в.д.	
	Лычное 1330±82	59° с.ш. 52°16' в.д.	
	Чистое 1979±114	58°07' с.ш. 47°30' в.д.	
	Муньковский 2200±80		
	Каринский 2440±107	58°35' с.ш. 50°20' в.д.	

вые леса с участием широколиственных пород в сочетании с лесостепными сообществами. Эти экосистемы расположены между 50° и 62° с.ш. Они являлись переходными между перигляциальными лесными сообществами позднеледниковых и межледниковых лесными биомами голоцена. Это были ландшафты, представлявшие собой сочетание сосново-березовых и еловых лесов с участием широколиственных пород

с участками лесостепных и тундростепных сообществ. Комплекс млекопитающих состоял из трех групп жизненных форм. К первой группе относятся виды, унаследованные от позднего плейстоцена и характерные для открытых ландшафтов – пищуха степная, узкочерепная полевка, печенец, северный олень. Вторая группа включает представителей лесных и лесостепных биомов – крот европейский, заяц-беляк,

куница, лось и др. 3) *Лесостепные экосистемы занимали большую часть территории, за исключением горных областей.* В них входили представители как лесных, так и степных палеофитоценозов. Сообщества млекопитающих включали в себя виды, объединенные в две группы: широко распространенные и характерные для лесостепных ландшафтов – заяц-русак, лесная мышь, кабан, барсук и др.

Особенностью фауны млекопитающих на Урале являлось сохранение на этой территории некоторых представителей мамонтового комплекса, позднее вымерших. В сообщества млекопитающих Урала входили виды различных экологических групп, адаптированных к ландшафтным условиям тундр, степей и лесов – пищуха степная, песец, северный олень, лось, медведь, а также азональные – бобр и др. [9]. Сохраняя преемственность с вышеотмеченным, нами были прослежены дальнейшие динамики экосистем.

В эпоху мезолита и неолита в условиях атлантического климата с распространением смешанных и широколиственных лесов 8052 ± 186 – 4561 ± 95 л.н. В бассейне р. Печоры и р. Вычегды ($61\text{--}63^\circ$ с.ш. и $48\text{--}57^\circ$ в.д.) на стоянках первобытных охотников отмечены кости лося и бобра, встречались и кости северного оленя, медведя, волка, лисицы, т.е. 6 таежных видов. В средней части региона в бассейнах р. Вятка и Ветлуга стоянок было больше ($56\text{--}58^\circ$ с.ш. и $40\text{--}55^\circ$ в.д.), в частности одними из характерных – Баринка II – 8265 ± 130 л.н., Баринка I – 7435 ± 70 л.н., Чернушка I – 6870 ± 70 л.н. и т.д., далее эти территории занимали волосовские общности, возраст их поселений от 5150 ± 40 до 4500 ± 60 л.н. К примеру, Криушинская стоянка ($57^\circ 40'$ с.ш. и $48^\circ 30'$ в.д.) находится вблизи заповедника «Нургуш», видовой состав добываемых зверей несколько иной, чем на севере: лось, бобр, северный олень, кабан, сибирская косуля, медведь, заяц-беляк, барсук, куница. На юге региона количество стоянок по рекам Кама, Белая, Дёма, Ик и их бассейнов более значительно, к примеру Деуковская II ($55^\circ 50'$ с.ш. и $53^\circ 45'$ в.д.). На стоянках отмечены кости лося, кабана, зайца-беляка, бобра, медведя, лисицы, куницы и барсука. С наступлением суббореального периода с походлоданием и регрессией гидрологической сети в регионе происходит и сокращение ареала широколиственных лесов, увеличивается роль хвойных и мелколиственных элементов леса.

В период перехода от неолита к ранней бронзе с началом суббореального периода 4083 ± 143 – 2648 ± 104 л.н. более суровыми стали условия проживания людей и количество стоянок и поселений было ниже 58° с.ш., на отдельных стоянках охотников и рыбаков (Усть-Лудяна – $57^\circ 45'$ с.ш. и 49° в.д. и Май-

данская, Волосовская культура – $56^\circ 10'$ с.ш. и 45° в.д.), до периода становления современных экосистем, уже используются в пищу домашние животные – крупный рогатый скот (КРС). Костные останки диких зверей составляют 94,1% [6]. Возраст данных энеолитических поселений был 4420 ± 50 – 3975 ± 80 л.н. В этот период стали преобладать еловые леса с участием сосны и березы. Вместе с тем, в это время при потеплении был и возврат широколиственных пород к северу, то есть до 63° с.ш.

В переходный период поздней бронзы к эпохе железа в рассматриваемом регионе, в условиях субатлантического периода 2656 ± 166 л.н. – современность, хозяйственная деятельность срубной, приказанской и балановской культур, в наступающее повышенное увлажнение климата, сменяется культурой финно-угорских племён, хорошо владеющих навыками охоты. К этому периоду уже закончилось становление современных лесорастительных районов в пределах средней и южной тайги, в то же время сюда проникли пихта и значительно на юге были преобразованы человеком подтайянные и широколиственные леса. В регионе уже стало добываться 13 видов зверей, при этом во всех типах экосистем осваивались ресурсы копытных и значительно зайца, белки, куницы, лисицы, выдры и бобра. В южнотаёжных экосистемах охота и рыболовство ещё имели важное значение в жизнеобеспечности населения (до 39% костных останков) и даже активизировались по сравнению с прошлой эпохой.

Последующий этап развития человеческого общества, преобразование им экосистемы, их состояние прослеживается уже по историческим сведениям. Расселение человека стало основано на непрерывном преобразовании экосистем. Поселения с высокой плотностью населения, развитой культурой, животноводством, земледелием, засадками производства имели больше шансов осваивать территориальные пространства, эффективно добывать и использовать природные ресурсы (см. табл.). В частности, заселение в VI в. до н.э. бассейнов рр. Ветлуга, Вятка, Кама и Северного Приуралья шло на взаимосмещении местного населения с пришлым. Интенсивно осваивались территории от Самарской Луки на юге до правобережья р. Камы на севере, в том числе Башкирское Предуралье, долины не только крупных, но и малых рек и водоразделы, которые в предшествующее время не были заселены человеком. Пришельцы владели мастерством пашенного земледелия и металлообработки, разводили мясомолочный и тягловый скот, имели плуги, косы-горбуши, серпы, возделывали рожь, пшеницу, полбу, овёс, горох [3]. С VIII по XIV в. основано было одно из первых на Востоке Евро-

пы феодальное государство. С XII по XIV в. север региона осваивают русские, а южную его часть с XIII в. – татары. Именно в историческом периоде интенсивно уменьшилась площадь лесов и изменился их состав, в частности в спектрах пыльцы стало больше лиственных пород. Вместе с тем, в малонарушенных территориях, ныне в условиях заповедников, сохранились природные условия, структура лесонасаждений и параметры биогеоценотических процессов, свойственные зональным экосистемам [5].

Наряду с активными этническими процессами в регионе при снижении влажности климата изменялись и масштабы использования природных ресурсов, менялся состав домашних животных [6]. В регионе осваивалось охотниками 22 вида диких млекопитающих. Возрастающий спрос на пушнину привел к потере промысловых ресурсов бобра, соболя и др. Развитие динамики раннеголоценовых фаунистических комплексов млекопитающих можно проследить на сравнительном материале. К примеру, рассмотрим списки видов локальных фаун boreальных и степных биомов, азональных и интразональных территорий, составленных на основе опубликованных сведений по заповедникам (с севера к югу от Печоро-Илычского до Оренбургского и с запада к востоку от Керженского до Висимского заповедников) Предуралья и Урала и прилегающих территорий [5]. Всего нами выделено 64 индикаторных вида для 15 локальных фаун, которые распространены в регионе.

Бореальные биомы и интразональные территории. А). Предуралье, Северный Урал: 1. Хвойные леса равнин и возвышенностей; 2. Смешанные леса равнин и возвышенностей; 3. Хвойные леса предгорий и гор; 4. Смешанные леса предгорий и гор; 5. Горные луга, тундры. Б). Предуралье, Средний Урал: 6. Хвойные леса предгорий и гор; 7. Смешанные леса предгорий и гор; 8. Горные луга, тундры. В). Предуралье, Южный Урал: 9. Хвойные леса возвышенностей и гор; 10. Смешанные леса возвышенностей и гор; 11. Широколиственные леса возвышенностей и гор; 12. Горные луга, тундры. *Биомы степей:* Предуралье, Южный Урал: 13. Колки, поймы лесостепи; 14. Луговая степь, овраги лесостепи; 15. Степь.

Для сравнительного анализа современных и раннеголоценовых фаун более крупных таксонов (Северный, Средний и Южный Урал) были выделены 6 фаун: **А.** Рецентная фауна Северного Урала; **Б.** Рецентная фауна Среднего Урала; **В.** Рецентная фауна Южного Урала; **Д.** Раннеголоценовая фауна Северного Урала; **Е.** Раннеголоценовая фауна Среднего Урала; **Ж.** Раннеголоценовая фауна Южного Урала. При этом мы использовали опубликованные фауни-

стические списки млекопитающих Урала, свойственные для раннего голоценена [8]. Фаунистические списки современной фауны млекопитающих заповедников Северного, Среднего, Южного Урала и прилегающих территорий получены на основе объединения списков фаун лесов, горных лугов и тундр соответствующих таксонов более низкого ранга и адаптации их к фаунистическим спискам млекопитающих раннего голоценена. Сравнение фаун проводили с помощью индекса сходства (общности) Чекановского-Соренсена (Czekanovski-Dice-Sorensen) для качественных данных:

$$2a \\ I_{CS} = \frac{(a + b)}{2a}$$

где a – число видов, присутствующие в обоих списках; b – число видов, имеющихся только в j -м списке; c – число видов, принадлежащих только k -му списку.

Индекс I_{CS} линейно зависит от различий по числу видов, а также от относительного числа общих видов в сравниваемых списках. Это достоинство определяет его широкое применение в фаунистических исследованиях [12]. Индекс I_{CS} игнорирует число отрицательных совпадений (число видов, отсутствующих в обоих списках). Уровень видового богатства (УВБ) оценивали как суммарное число видов, зарегистрированных на каком-либо конкретном территориальном таксоне (группе таксонов). Концентрацию видового богатства (КВБ) оценивали как долю видового богатства отдельного территориального таксона (группы таксонов) от общего состава фауны (%). Вычисления индексов и построение дендрограмм по методу не взвешенной средней (UPGMA-метод) выполняли с помощью программы BIODIV [1]. Результаты оценки сходства локальных современных видов фаун млекопитающих boreальных и степных биомов Урала (I_{CS}) приведены на дендрограмме (рис. А).

Отмечено, что в первом случае выделились 4 удаленных друг от друга кластера. В первый кластер входят фауны лесных биомов Северного, Среднего и Южного Урала. В его составе два субклUSTERA – фауны хвойных лесов и фауны смешанных и широколиственных лесов.

Последний субклuster в свою очередь состоит из двух субклUSTERов более низкого порядка – фауны Южноуральских горных смешанных и широколиственных лесов и фауны смешанных лесов Северного и Среднего Урала. Все перечисленные фауны характеризуются высоким уровнем сходства ($I_{CS} > 0,7$). Следующий кластер представлен фауной колков и пойм лесостепей Южного Урала и Предуралья. Он занимает промежуточное положение между фаунами открытых пространств и лесных фаун ($0,5 < I_{CS} < 0,6$). В составе следующего класте-

ра – фауны горных тундр. Уровень сходства с предыдущими кластерами низкий ($0,4 < I_{CS} < 0,5$). Наиболее удален от других кластер представленный биомами степей. Уровень сходства его с остальными кластерами самый низкий ($0,3 < I_{CS} < 0,4$). Во втором случае степень и характер сходства фаун отображены на дендрограмме (рис. Б). Современные и раннеголоце-

новые фауны образуют два отдельных кластера ($0,6 < I_{CS} < 0,7$). Небольшие отличия связаны с присутствием в составе раннеголоценовых фаун плейстоценовых реликтов, как вымерших (бизон, шерстистый носорог, гигантский олень и др.), так и существующих в настоящее время (пищуха степная, хомячок Эверсманна и др.).

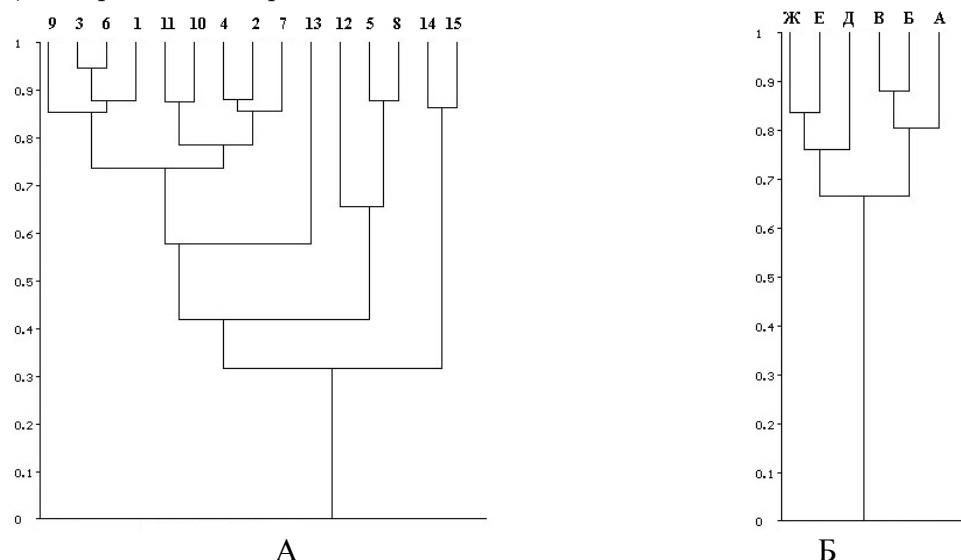


Рис. Дендрограмма сходства: современных видов фаун млекопитающих boreальных и степных биомов Урала – А; современных и раннеголоценовых фаун – Б

Уровень и концентрация видового богатства рассмотренных современных локальных фаун (1–15) в целом соответствуют известным закономерностям [9, 10]. Они повышаются в направлении с севера на юг (Северный Урал – Средний Урал – Южный Урал) и при снижении высоты над уровнем моря (тундры – хвойные леса – смешанные леса Предуралья и Урала). В степных биомах уровень и концентрация видового богатства снижаются. Самые низкие показатели уровня видового богатства и, соответственно, концентрации видового богатства в биомах тундр, самые высокие – в биомах смешанных лесов. Для современной фауны таксонов более высокого ранга также были рассчитаны показатели УВБ и КВБ. Указанные выше закономерности относительно уровня и концентрации видового богатства соблюдаются и для таксонов высшего ранга. Это объясняется наличием на Южном Урале более широкого набора экологических ниш. Из данного примера следует, что в рассматриваемом регионе формирование фаунистических комплексов развивалось динамично, в то же время векторизовано, интенсивность процессов проявлялась, согласно развития зональных природных условий. Современный состав фаунистических комплексов малонарушенных экосистем заповедников имеет большое сходство с таковыми, характерными для суббореальных и субатлантических природных условий голоце-

на. Именно рубеж 3,5-3 тыс. л.н. является исходным для исчисления возраста современных БГЦ в Вятско-Камском междуречье.

Кабан и сибирская косуля вновь были отмечены в добыче охотников уже в современных и измененных, частично преобразованных, человеком экосистемах VI-XIV и XX вв. В последние 100 лет в связи с интенсивным преобразованием человеком зональных границ, изменением структуры лесов и интродукцией ряда промысловых зверей, количество таксонов увеличилось в таежных, смешанных лесных формациях (см. табл.). Площади последних увеличились во всех зонах, эти условия послужили для расселения косули, кабана и др. видов к северу. В итоге, данные о биоте заповедников, вполне аргументировано, можно использовать как эталоны и в реконструкции экосистем.

Рассмотренные материалы позволили нам выделить и динамику разного масштаба в развитии экосистем региона.

При интенсивной охоте в мезолите-неолите без изменения экосистем человеком происходили естественные колебания структуры фаунистических комплексов в соответствии с развитием БГЦ.

При изменении экосистем в эпохи бронзы и железа в результате пастьбы, выжигания лесов, распашки земель происходили и смены структуры фаунистических комплексов.

При глобальных преобразованиях в историческое время лесостепных и лесных экосистем и биомов происходило смешение фаунистических комплексов, только в малонарушенных территориях сохранилась их структура и плотность населения характерная для зональных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Баев П.В., Пенев Л.Д.* BIODIV – программа для вычисления параметров биологического разнообразия и кластерного анализа. М., 1990.
2. *Благовещенская Н.В.* Динамика лесных экосистем верхнего плато Приволжской возвышенности в голоцене // Экология. 2006. № 2.
3. *Голдина Р.Д.* Вклад Е.А. Халиковой в изучение этнической принадлежности средневековых памятников Южной Удмуртии // Вопросы древней истории Волго-Камья. Казань: Мастер Лайн, 2002.
4. *Дворников М.Г.* Комплексные экологические исследования в пойменных биогеоценозах р. Вятка // Самарская Лука: Бюл. 2004. № 15.
5. *Дворников М.Г.* Млекопитающие в экосистемах бассейна реки Вятка (на примере особо охраняемых и освоенных территорий). Киров, 2007.
6. *Дворников М.Г.* Ретроспективный анализ животноводства в экосистемах Северо-Востока Волжского бассейна // Изв. Самар. НЦ РАН. 2009. Т. 11. № 1.
7. *Косинцев П.А., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю., Ванн Кольфсхотен Т.* Экосистемы раннего голоцена (пребореал-бореал РВ-ВО $<10,2->=8,0$ тыс.л.н.) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.
8. *Косинцев П.А.* Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал-бореал $<10,2->=8,0$ тыс.л.н.) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.
9. *Маркова А.К., Т. ван Кольфсхотен, С. Бохнкке, Косинцев П.А., И. Мол, Пузаченко А.Ю., Симакова А.Н., Смирнов Н.Г., А. Верпоорт, Головачев И.Б.* Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л.н.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008.
10. *Мордкович В.Г., Баркалов А.В., Василенко С.В. и др.* Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины // Евразиатский энтомол. журн. 2002. Т. 1. Вып. 1.
11. *Петренко А.Г.* Древнее и средневековое животноводство среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука, 1984.
12. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982.
13. *Прокашев А.М., Жукова И.А., Пахомов М.М.* История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послеледниковые. Киров, 2003.
14. *Рябова Т.П.* Развитие растительности Башкирского Предуралья в голоцене // Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. 1965.
15. *Смирнов Н.Г.* Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. 2006. № 6.
16. *Шаландина В.Г.* Растительный покров северо-запада Татарии в позднем голоцене и его изменения под влиянием антропогенных факторов // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981.
17. *Шаландина В.Г.* История растительного покрова Северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Самарская Лука: Бюл.. 1993. № 4.

DYNAMICS OF ECOSYSTEMS OF THE NORTH-EAST OF THE VOLGA RIVER BASIN IN HOLOCENE

© 2010 M.G. Dvornikov¹, P.V. Chashchin²

Vyatka State Agricultural Academy
Ilmen State Nature Preserve, Ural Branch of RAS

In this paper changes and transformations of ecosystems in boreal, Atlantic, subboreal and subarctic climatic periods of Holocene are studied. It was found out that in the preserves natural conditions and theriocomplexes are similar to the past 4-3.5-thousand-year zonal types of region ecosystems. Those data may be used for the reconstruction of Holocene ecosystems.

Key words: dynamics, ecosystems, north-east Volga river basin, holocene.

Dvornikov Michail Grigor'evich, candidate of Biology, reader of chair of ecology. T.(88332) 574381; Chashchin Pavel Vladimirovich junior research worker.