

УДК 56.017.2 + 551.8 : 551.793 (470.4)

## ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

© 2017 С.А. Сенатор<sup>1</sup>, В.П. Моров<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

<sup>2</sup> Самарский государственный технический университет, г. Самара

Статья поступила в редакцию 26.04.2017

На основании анализа литературных источников предпринята попытка воссоздать картину развития географических условий и растительного покрова на территории современного Среднего Поволжья (в границах Самарской и Ульяновской областей) в плейстоцене. Приведены имеющиеся для региона данные по составу спорово-пыльцевых спектров. Рассматриваются некоторые аспекты возраста реликтовых видов растений и статуса Жигулевской возвышенности как флористического рефугиума.

*Ключевые слова:* реконструкция растительного покрова, плейстоцен, реликты, рефугиум, Жигулевская возвышенность, Среднее Поволжье.

*Работа частично выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-44-630414 p\_a*

Флора Среднего Поволжья [в границах Самарской и Ульяновской областей] насчитывает не менее 1990 видов (Сенатор, 2014). Анализ ее систематической структуры свидетельствует о пограничном положении региона в зоне контакта лесной и степной зон и тяготении ее в генетическом отношении к бореальной области, однако с сильным влиянием южных, в особенности, среднеазиатских флорогенетических центров. Наличие достаточно высокого для равнинной территории числа узколокальных эндемиков (Васюков и др., 2015), большого числа видов (не менее четверти от общего количества), находящихся на границе ареала, представляет большой интерес с точки зрения решения вопроса о становлении региональной флоры. Реконструкцию географических условий и растительного покрова, начатую в предыдущем сообщении (Сенатор, Моров, 2015), продолжает настоящая работа. От работ, посвященных реконструкции растительного покрова и географических обстановок на территории современной Самарской области (Сачков и др., 2009; Варенова и др., 2013), настоящая статья отличается большим охватом фактического материала и увязкой с развитием палеообстановки в сопредельных регионах.

За основу хроностратиграфии плейстоцена в настоящей работе взято принятое в России до 2013 г. деление плейстоцена на две примерно равные по продолжительности части – эоплейстоцен и неоплейстоцен, резко различающиеся

по характеру климатических колебаний, фауне млекопитающих и флоре (Шик, 2008). В настоящее время в рамках увязывания принятой в России Общей стратиграфической шкалы (ОСШ) с международной (МСШ) объем четвертичной системы увеличен за счет гелазского яруса МСШ. В результате акчагыльский региоярус, соответствующий важному этапу развития биосферы на Русской плите, оказался разорванным, а привязка к текущему состоянию ОСШ более ранних работ, описывающих биогеографические обстановки, к текущему состоянию ОСШ значительно затруднилась. Кроме того, век, соответствующий гелазскому ярусу, был описан нами в предыдущей работе в составе плиоцена (акчагыльского региояруса).

К концу плиоцена (т.е. гелазия) под влиянием похолодания, вызванного акчагыльской регрессией, исчезли почти все доплиоценовые реликты и многие плиоценовые виды, а к началу плейстоцена в растительном покрове на территории современного Поволжья уже сложилась отчетливо выраженная широтная зональность, большая часть древесных пород и кустарников была представлена современными или очень близкими к ним видами. В плейстоцене произошли коренные изменения, способствующие окончательному формированию современного растительного покрова региона.

Также к началу плейстоцена в приграничных с исследуемой территорией областях предположительно закончились основные процессы становления степного фаунистического комплекса и активизировались адаптивные механизмы, способствующие дальнейшему расширению видового спектра степных обитателей и их расселению (Завьялов и др., 2002).

Сенатор Степан Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.

E-mail: stsenator@yandex.ru

Моров Владимир Павлович, инженер.

E-mail: moroff@mail.ru

Нижняя граница разделов (ярусов), млн. л.	Система	Надраздел	Раздел	Звено	Ярус	Региоярус
0,0117	ЧЕТВЕРТИЧНАЯ	ГОЛОЦЕН		Современное (IV)		
0,127		ПЛЕЙСТОЦЕН	Верхний (неоплейстоцен)	Верхнее (III)	(верхний)	
0,781			Средний (неоплейстоцен)	Среднее (II)	(средний)	
				Нижнее (I)		
1,80			Нижний (эоплейстоцен)	Верхнее (II)	калабрийский	апшеронский
2,58			Нижнее (I)			
					<i>гелазский</i>	
3,600	НЕОГЕН ОВАЯ	ПЛИОЦЕН	Верхний		<i>пьяченцкий</i>	<i>акчагыльский</i>

Развитие флоры и фауны на границе плиоцена (т.е. гелазия) и плейстоцена происходило на фоне похолодания климата с тенденцией к аридизации и усилению континентальности (Блудорова и др., 1983; Чигуряева и др., 1988; Свиточ, 2016). Дальнейшая эволюция ландшафтов Среднего Поволжья в плейстоцене совершалась на фоне масштабных природных событий – чередования ледниковых и межледниковых эпох и колебаний уровня Каспийского бассейна, которые меняли циклональную деятельность и вели к неоднократным перестройкам комплекса биоты.

При реконструкции растительного покрова необходимо учитывать несколько обстоятельств. Во-первых, палеоклиматические условия и, прежде всего, циркуляцию атмосферы. Во-вторых, существенное отличие палеоареалов растений от современных. В-третьих, особенности палеопочв и их соответствие реконструируемому растительному покрову. В-четвертых, важную роль в развитии и преобразовании растительного покрова фитофагов, в первую очередь крупных млекопитающих, и колебания их структуры (особенно размерного класса) и численности: они значительно влияли на положение границ сообществ с преобладанием, соответственно, древесной и травянистой растительности. Согласно современным представлениям (Смирнова и др., 2001), в конце плейстоцена средообразующая деятельность мощнейших ключевых видов – гигантов и полугигантов мамонтового комплекса (мамонта, шерстистого носорога, бизона и др.) – определяла макромасштабную биотическую гетерогенность и нивелировала климатическую гетерогенность, которая обу-

словливала возможность совместного существования видов разной экологии, формируя и под-держивая смешанный характер флоры и фауны.

### Эоплейстоцен

Климат в течение эоплейстоцена не был однородным, а испытывал неоднократные колебания – намечается не менее трех холодных и двух теплых фаз. В раннем апшероне зональное распределение растительности выступает особенно ярко. Некоторое потепление климата самого конца акчагыла на фоне усиливающейся его континентальности привело к смещению климатических зон. Зона тайги сместилась к северу. В бассейне нижней Камы широкое развитие получили смешанные леса, в которых продолжали преобладать хвойные породы. В районе Прикаспия климатические изменения сказались на широком развитии растительности кустарников и трав, формировании ландшафтов открытых пространств, где древесная растительность оказалась приуроченной лишь к овражно-балочной сети и долинам рек (Блудорова и др., 1983). На Юго-Востоке европейской части России для этого времени А.А. Чигуряевой установлено семь фаз развития растительного покрова (Чигуряева и др., 1988).

В целом, палинологические комплексы периода охарактеризованы слабо. В фаунистическом отношении на Приволжской возвышенности по р. Кулатка обнаружены редкие остатки млекопитающих таманского комплекса (Легенда Средневожской..., 1999). Верхняя граница этого фаунистического комплекса соответствует границе эоплейстоцена и характеризует

ся существенными изменениями – вымиранием последних мастодонтов, а в фауне грызунов – появлением всех современных надвидовых категорий грызунов. В этот же период обозначается доминирование некорнезубых полевок над корнезубыми, которое с этого времени сохраняется доныне (Вангенгейм и др., 1991).

По В.П. Гричуку (1989), в климатическом оптимуме эоплейстоцена территорию Среднего Поволжья занимали сосновые и сосново-широколиственные леса, весьма своеобразные, в которых при господствующем положении видов *Pinus* в ограниченных количествах были представлены виды большого числа родов: *Picea*, *Tsuga*, *Abies*, *Betula*, *Juglans*, *Carya*, *Quercus*, *Castanea* и др. В толще апшерона в разрезе у с. Домашкинские Вершины выявлено незначительное количество пыльцы хвойных (1-3%) при значительной роли ольхи (20-40%) и меньшей – берез (10-12%). Из широколиственных отмечены единичные пыльцевые зерна лип, вяза и ясени. Травянистая растительность представлена в основном разнотравьем. Подобные спектры с незначительным количеством хвойных в целом довольно обычны для Башкирского Предуралья, особенно для нижнего и среднего апшерона, хотя такого обилия пыльцы ольхи в них не отмечалось (Опорный разрез..., 2000).

История геологического развития территории свидетельствует о существовании в это время в Низком Заволжье озерного ландшафта на выложенной акчагыльской трансгрессией равнине. Приволжская возвышенность и Общий Сырт представляли собой череду плоских водоразделов и не менее плоских долин, что в целом предполагает наличие довольно влажного климата (Иванов, Поляков, 1960; Варенова и др., 2013).

В.В. Благовещенский (2005), обобщив имеющиеся источники с данными спорово-пыльцевого анализа и связав их с развитием рельефа Приволжской возвышенности, пришел к выводу, что в апшеронское время в связи с потеплением климата произошел мощный приток в регион широколиственных пород (дуба, липы, лещины и т.д.), которые проникли на местообитания хвойных лесов и образовали хвойно-широколиственные леса. При этом на среднем плато по-прежнему сохранялись сосновые леса на песчано-щебнистых отложениях палеогена и меловые сосняки.

На протяжении всего апшерона в Среднем Поволжье и на юге Предуралья преобладали лесостепные ландшафты, к концу периода представлявшие собой сочетание разнотравно-попынных степей и хвойно-широколиственных лесов с последующим сокращением видового разнообразия травянистых и роли широколиственных и увеличением роли берез и сосен, что явилось следствием похолодания климата (Немкова, 1992; Легенда Средневожской..., 1999). В

среднем апшероне в Прикамье преобладали сосново-еловые леса с разнообразным составом лесообразующих пород (сосны и ели при небольшой примеси берез, ольхи, дуба и лещины). В позднеапшеронское время территорию Прикамья покрывали светлохвойные сосновые леса с небольшой примесью елей, липы, дуба, вяза и лещины. В какой-то отрезок позднего апшерона, вероятно, еще более похолодало: резко возросло значение кустарниковых берез (Блудорова и др., 1983).

### **Ранний неоплейстоцен (нижнее звено плейстоцена)**

Растительный покров нижнего звена неоплейстоцена по составу спорово-пыльцевых спектров времени представляется в виде чередования степных пространств, покрытых разнотравно-попынными ассоциациями, с березовыми лесами, в состав которых входили и широколиственные породы (липы, грабы, дубы и ясени). Климат был теплым и сухим, местами отмечалось засоление почв. С похолоданием климата и увеличением влажности растительный покров изменился. Так, в северных районах Башкирии разнотравно-попынные степи вытеснили таежные группировки. Позднее широкое развитие получили широколиственно-березовые леса, чередующиеся с лугово-степными пространствами. При этом роль широколиственных пород в составе лесной растительности увеличивается. Вероятно, климат также был заметно более теплым (Немкова, 1992). О теплом и умеренно влажном климате в начале неоплейстоцена свидетельствует и микротериофауна фауна лесостепного типа.

Последовавшее затем покровское похолодание связано с развитием покровного оледенения, которое, возможно, достигало широты Москвы. В перигляциальных ландшафтах Верхнего Дона покровское похолодание сопровождалось лессонакоплением и значительным усилением криогенных процессов. О суровости климата свидетельствует тот факт, что даже на крайнем юге могли встречаться биотопы с участием криофитов. Так, растительный покров Нижнего Дона был представлен тундро-лесостепями (Глушанкова, Агаджанян, 2015). В таблице приводится реконструкция изменений зональных типов палеопочв в плейстоценовых ландшафтах Восточно-Европейской равнины.

Отложения раннего неоплейстоцена на территории Среднего Поволжья и Прикамья палинологически слабо охарактеризованы. На севере региона отмечены хвойно-мелколиственные леса, иногда с примесью широколиственных. На отдельных этапах наблюдалось преобладание марево-попынных группировок [весьма гипотетическая формация, на что обращает внимание

**Таблица.** Реконструкция изменений зональных типов палеопочв в плейстоценовых ландшафтах Восточно-Европейской равнины (Глушанкова, Агаджанян, 2015)

Возраст, тыс. л.	Эпохи педогенеза	Плейстоценовый почвенный покров. Современные аналоги палеопочв и ареалы их распространения	Палеоландшафты
~ 32–23	Брянский (дунаевский) интерстадиал. Брянская почва	Мерзлотно-глеевые, тундрово-глеевые, дерново-мерзлотно-глеевые. Центральная Якутия	Тундровые, открытые перигляциальные
~ 98	Верхневолжский интерстадиал. Крутицкая почва	Черноземовидные	Безлесные с травянистым покровом, холодные степные и лесостепные
~ 135–117	Микулинское межледниковье. Салынская почва	Лювисоли, бурые лессивированные, бурые лесные псевдоглеевые, черноземовидные. Центральная и Средняя Европа	Лесные суббореального пояса, лесостепные, лугово-степные
~ 260	Роменское межледниковье. Роменская почва	Тундрово-глеевые (глееземы), мерзлотно-глеевые. Север Западной Сибири	Лесные, тундровые
~ 330–290	Каменское межледниковье. Каменская почва	Серые лесные, бурые лесные лессивированные, черноземовидные, выщелоченные черноземы. Западная и Центральная Европа	Лесные (широколиственные леса), лесостепные, степные
~ 410–390	Лихвинское межледниковье. Инжавинская почва	Лювисоли, псевдоглеи, элювиально-глеевые, бурые лесные лессивированные, бурые лесные, черноземовидные. Западная Европа	Лесные (хвойно-широколиственные) суббореального пояса, лесостепные, степные
~ 480	Мучкапское межледниковье. Воронская почва	Бурые лесные, бурые лессивированные, брүниземы. Северная Америка, Дальний Восток	Лесные (широколиственные леса с субтропическими элементами), лесостепные с участками хвойно-широколиственных лесов
~ 780–660	Ильинское межледниковье. Ржаксинская почва	Темноцветные луговые, бурые лесные	Лесные (хвойно-широколиственные и широколиственные), лесостепные, степные

А.А. Чигуряева с соавт. (1988); вполне вероятно, что эти группировки могут замещаться злаковниками, не проявившими себя при палинологическом анализе. Позднее А.П. Сухоруков (2010; *Определитель...*, 2010) поставит вопрос о малой вероятности существования «маревых» сообществ в условиях ледниковых эпох]. На юге региона – лесостепные и степные спектры, в составе древесных отмечены представители хвойно-листопадных лесов, иногда с широколиственными. Для Нижней Камы и Казанско-Жигулевского отрезка Волги зафиксированы спектры елово-сосновых лесов с участием ольхи, березы, а также широколиственных пород, в конце покровского криохрона наблюдается преобладание травя-

нистых, с высоким участием мелколиственных. Севернее, на Городецко-Чебоксарском отрезке Волги, преобладают спектры сосновых лесов с примесью ели, в средней части разрезов – елово-сосновых лесов с примесью пихты, лиственницы, ольхи, широколиственных (теплый влажный климат), вверху – полное исчезновение широколиственных, дальнейший рост ели (Легенда Средневолжской..., 1999).

Пришедший на смену покровскому похолоданию ильинский теплый интервал характеризовался неоднократными колебаниями ландшафтно-климатических условий. Предположительно, в бассейне Дона произошла смена степных фитоценозов лесостепными (Глушан-



кова, Агаджанян, 2015). На севере Среднего Поволжья и Прикамья на начальном этапе отмечаются типично межледниковые сосново-еловые спектры с примесью березы и широколиственных пород (липа, эпизодично встречаются вяз и орешник). Выше по разрезу – максимум (до 23%) широколиственных: липа, дуб, вяз, граб, орешник с участием ели, пихты, сменяющийся хвойно-березовыми и березовыми древостоями с элементами тундровой флоры [правобережье р. Вохмы]. На юге: в нижней части разрезов – сосново-широколиственные леса с участием липы, затем вяза; в предоптимальную фазу – елово-сосновые и вязовые (до 40%) древостои с березой, ольхой; в оптимуме вяз, дуб, липа, граб (до 80%), ольха, реликтовые хвойные, теплолюбивые папоротники; в верхней части – господство берез, в т.ч. кустарниковой, карликовой, с заметной ролью зеленомошных болот [Сосновый Бор на р. Теше]. На востоке, в устье Белой: в начале – разнотравно-попынные степи с пыльной березовых лесов с участием широколиственных (липа, дуб, граб, ясень); в конце – таежные спектры, много ели. Обнаружены семена и другие макроостатки: *Betula alba*, *Alnus* sp., *Acer* sp., *Salvinia natans*, *Sparganium minimum*, *Potamogeton natans*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus sylvaticus*, *Urtica dioica*, *Ceratophyllum demersum*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Lycopus* cf. *europaeus*, *Stachys* cf. *palustris*, *Mentha* sp., *Ajuga* sp., *Eupatorium cannabinus* [Сосновый Бор на р. Теше], *Larix* sp., *Picea* sect. *Picea*, *Betula humilis*, *Selaginella selaginoides*, *Salvinia natans*, *Sparganium* cf. *emersum*, *Potamogeton* cf. *gramineus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria* cf. *sagittifolia*, *Eleocharis palustris*, *Carex* subgen. *vignea*, *Polygonum lapathifolium*, *Ranunculus sceleratus*, *Potentilla anserina*, *P.* cf. *nivea*, *P.* cf. *supina*, *Myriophyllum spicatum*, *Hippuris vulgaris*, *Cirsium palustre*, *Nuphar pumila*, *Rubus idaeus*, *Menyanthes trifoliata*, *Empetrum nigrum* [Палаустное на р. Ветлуге] (Легенда Средневожской..., 1999).

По В.П. Гричуку (1989), на Средней Волге в правобережье в это время господствовали формации сосново-широколиственных лесов, тогда как в левобережной части – формации степного типа. К этому времени относится разрез в зоне Северо-Жигулевского створа, описанный З.П. Губониной (1978, цит. по: Гричук, 1989), во флоре которого, наряду с такими мезоксерофитами и ксерофитами, как *Quercus robur*, *Q. pubescens*, *Polycnetum majus*, *Kochia prostrata*, *Eurotia ceratoides*, *Chenopodium foliosum*, *Salsola ruthenica*, галофитами – *Camphorosma monspeliacum*, *Salicomia herbacea*, *Ofaiston* cf. *monandrum*, а также такими широко распространенными видами, как *Chenopodium album* и *Atriplex patula*, зафиксировано присутствие типично лесных элементов – *Picea excelsa*, *Lycopodium clavatum* и *Carpinus betulus*, что позволило сделать вывод о положе-

нии этого разреза на границе степной и лесной областей.

На Северном Прикаспии, судя по пыльце травянистых растений, накопленной в сыртовых суглинках, в ранне- и позднеильинское межледниковье был сухой теплый климат (Свиточ, 2016).

На смену ильинскому интервалу пришла эпоха донского оледенения. Покровный ледник огромным «языком» шириной более 400 км продвигался по Окско-Донской равнине южнее 50° с. ш. Значительное похолодание в эпоху донского оледенения, влияние которого прослеживается до низовий Дона, фиксируется в экологическом облике мелких млекопитающих, представленных субарктическими видами. В растительном покрове в ледниковье на Окско-Донской равнине доминировали перигляциальные степи с господством осоково-злаковых и полынно-маревых сообществ (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Н.С. Болиховская (1995) указывает для Верхней Оки господство перигляциальных лесотундр с развитием ивняково-ерниково-ольховниковых сообществ, зеленомошных болот, луговых и лугово-болотных ценозов из злаков, осок, разнотравья и др. Спорадически встречались сосново-березовые редколесья с примесью *Pinus sibirica* и *Betula pubescens*.

В мучкапское (рославльское, беловежское) межледниковье на территории Восточно-Европейской равнины произошло существенное потепление, которое отличалось значительной влагообеспеченностью. Большую часть равнины в это время занимала лесная зона. Широколиственные леса, простиравшиеся к северу примерно до 59° с.ш. и к югу до 51° с.ш., южнее сменялись лесостепью и степью (Глушанкова, Агаджанян, 2015). В Нижегородском Поволжье на начальном этапе произрастали сосново-березовые леса с участием кустарниковой и древовидной березки, позднее – елово-сосновые леса с ростом березняков, появлением липы, орешника [Фролищи]. Для Приволжской возвышенности и Высокого Заволжья характерны фрагментарные лесостепные спектры березово-сосново-еловых лесов с постоянной примесью широколиственных [дуб, вяз, липа] и орешника (Легенда Средневожской..., 1999).

Разрез в зоне Северо-Жигулевского створа является одним из наиболее изученных для этого времени. Венедская свита, к которой относились описанные отложения, в настоящее время упразднена, взамен для Среднего Поволжья введена разинская свита (Чумаков, 1998), предшествующая покровскому интервалу. Вероятно, описываемые «венедские» отложения не соответствуют разинским, а имеют именно мучкапский возраст.

По материалам этого разреза В.П. Гричук (1989) охарактеризовал зону сосново-еловых лесов, располагавшуюся к северу от Средней Волги. В начальных условиях перехода от эпохи

оледенения к межледниковью на Средней Волге распространение получили сосна и береза, позднее сменившиеся формациями сосновых и еловых лесов (в которых, кроме сосен из секции *Euritys*, присутствовали виды из секции *Strobus*, а ели были представлены видами из секций *Euricea* и *Omorica*) с небольшим участием *Abies*, *Quercus robur*, *Ulmus*, *Tilia cordata* и *Corylus* и, в определенный интервал, возрастанием роли луговых сообществ. В климатический оптимум межледниковья здесь зафиксировано преобладание формаций еловых лесов (виды из секций *Euricea* и *Omorica*) с небольшим участием *Carpinus betulus*, *Tilia platyphyllos*, *Ulmus campestris*, *Tilia cordata*, а также *Abies*) и присутствием спор *Osmunda cinnamomea*, *O. claytomana*, *Struthiopteris filicastrum*.

Ранний плейстоцен завершает окское (эльстерское) оледенение, которое было значительно меньше предшествующего донского, однако, несмотря на его ограниченные размеры, в перигляциальных районах Восточно-Европейской равнины реконструируются суровые ландшафтно-климатические условия, которые Е.Н. Ананова (1959) характеризует как «совершенно особый, в основном безлесный, ландшафт, в котором, может быть, в непосредственной близости, произрастали представители сухих степей и тундр» (цит. по: Глушанкова, Агаджанян, 2015). В это время наряду с похолоданием усиливается сухость климата – на юго-востоке Восточно-Европейской равнины он становится от умеренного до очень прохладного и холодного и от умеренно влажного до засушливого в южной части, а в северо-западной части – от очень прохладного к холодному и морозному и от влажного к полусушливому (Чигуряева и др., 1988). Вопрос о положении границы распространения ледника до сих пор вызывает дискуссии. Некоторые исследователи считают, что он достигал широтного участка современной долины р. Ока, другие полагают, что граница его распространения проходила севернее Москвы. О перигляциальных ландшафтах окского времени свидетельствует широкое распространение на Восточно-Европейской равнине копытного и обыкновенного лемминга, ареалы которых спустились на юг до 50-55° с.ш. (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Считается (Никитин, 2002), что окское оледенение привело к прекращению стока не только по Волге, но и по ее притокам, поскольку льды сковали бассейны ее верховьев.

Растительность внеледниковой области претерпела в фазу оледенения несколько значительных изменений, которые поэтапно приводили к доминированию в ландшафтном облике северной части Нижнего Поволжья сначала степного (с преобладанием маревых), затем лесостепного (сосново-елово-лиственно-марево-полынного), лесостепного (березово-сосново-полынного),

лесного (сосново-елового) и безлесного типов растительности. Эти процессы происходили в условиях очень прохладного климата с холодной зимой. В фазу оледенения увеличилось похолодание и сухость: на западе климат становится холодным и морозным (полусушливым), а на юге – очень прохладным (Чигуряева и др., 1988).

Для Приволжской возвышенности и Высокого Заволжья палинологические комплексы этого климатического интервала охарактеризованы слабо. Отмечены лесостепные спектры с сосной, березой (Легенда Средневожской..., 1999). Растительный покров окского похолодания в Башкирском Предуралье представляется в виде разнотравно-маревых степей. На территории Пермского Предуралья время установлена большая роль таежных елово-сосновых лесов, в которых в виде примесей встречались березы, а также единичные липы и вязы. Увеличение в растительном покрове роли безлесных пространств является следствием похолодания климата и распространения до Пермского Предуралья лесотундровых ландшафтов. В бассейне нижнего течения р. Урал во время бакинской трансгрессии установлено преобладание лесостепных ландшафтов, образованных разнотравными сухими степями с довольно богатым разнообразием форм, а во время регрессии бакинских вод стало холоднее и суше – сократилось разнообразие видов, особенно широколиственных пород (Немкова, 1992).

### Средний неоплейстоцен (среднее звено плейстоцена)

Начало среднего неоплейстоцена совпадает с лихвинским межледниковьем (гольштейн в Западной Европе), самым теплым в плейстоцене. Большей части межледниковья были свойственны мягкие климатические условия, способствующие развитию теплолюбивой растительности и широкому развитию лесостепей и степей. Растительность тундрового типа отсутствовала даже на крайнем севере Восточно-Европейской равнины, а южная граница лесостепи примерно совпадала с ее современным положением (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Такие теплолюбивые виды, как орешник, ясень и граб, отмечены в устье р. Белой (Бельская низина), в Волжском Полесье и Мокшанской низине (Легенда Средневожской..., 1999), в северной части Саратовского Заволжья (Завьялов и др., 2002). В то же время в межледниковья среднего плейстоцена различия в растительном покрове Предуралья и Русской равнины заметно возросли (Немкова, 1992).

Растительный покров Среднего Поволжья в это время представлял собой лесостепные участки полынно-маревых группировок и лесных массивов с елью, сосной, березой, липой

и, вероятно, являлся переходной зоной от зоны широколиственных лесов, распространенных в центральных районах Европейской части России, к степным ландшафтам с незначительным участием хвойно-широколиственных ценозов Южного Предуралья. В качестве причины отсутствия доминирования широколиственных лесов на территории всего Предуралья, столь характерных для этого времени в западных и центральных районах европейской части России, В.К. Немкова (1992) предполагает значительную континентальность климата.

Согласно В.П. Гричуку (1989), на правом берегу Средней Волги и левобережных территориях, лежащих к северу от Самарской Луки, в это время преобладали формации полидоминантных хвойно-широколиственных лесов, а на остальной части левобережья – степные формации.

В первую половину лихвинского потепления в Предуралье отмечается иссушение климата, повлекшее за собой значительное продвижение степных группировок к северу – почти до северных границ Башкирии. Во вторую половину лихвинского времени влажность увеличилась, хвойные леса заметно продвинулись к югу, но широколиственных пород в их составе было немного. Господство широколиственных лесов в лихвинское межледниковье на территории Предуралья не установлено. Климат лихвинского потепления в этом регионе, скорее всего, был более холодным по сравнению с западными районами, поэтому, вероятно, днепровское похолодание не внесло столь опустошительного влияния на растительный покров Предуралья. Во вторую половину лихвинского времени прослежено увеличение роли хвойных лесов с примесью широколиственных пород (в основном дуба, граба, липы и вяза). Во вторую половину лихвинского межледниковья во многих районах Предуралья отмечено увеличение роли темнохвойных таежных лесов (Немкова, 1992). В северной части Нижнего Поволжья [район Балаково] растительность изменяется от степной к лесной и лесостепной и далее к степной и лесостепной [лесотундровой] (Чигуряева и др., 1988).

Переход от лихвинского межледниковья к последующей днепровской ледниковой эпохе на Восточно-Европейской равнине характеризовался чередованием похолоданий и потеплений на протяжении длительного этапа (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Конец межледниковья характеризуется прогрессирующим похолоданием и повышением влажности (Завьялов и др., 2002).

Следствием похолоданий, связанных с увеличением ледникового покрова, было господство на территории Верхней Оки и Верхнего Дона ландшафтов перигляциальной тундры, лесотундры, тундро-лесо-степей и тундро-степей, которые выступали ареной расселения бореально-лесных растений, крио- и ксерофитов, в то

время как в южной части внеледниковой зоны Восточно-Европейской равнины доминировали ландшафты лесостепей и степей. Во времена потеплений, уступающих по теплообеспеченности лихвинскому межледниковью, распространение получали лесные ландшафты и в эпоху, предшествующую днепровскому оледенению, облепшенность ландшафтов центральных и западных регионов Восточно-Европейской равнины была значительной (Болиховская, 1995; Глушанкова, Агаджанян, 2015). В средней полосе Европейской России содержание пыльцы широколиственных пород в это время не превышает 20-25% (тогда как в другие межледниковья она достигает 60-80%), что свидетельствует о климате лишь немного теплее современного (Шик, 2008).

Днепровская ледниковая эпоха является максимальной в среднем плейстоцене и делится на две стадии – раннюю (собственно днепровскую) и позднюю (московскую). В максимальную стадию развития ледниковый покров занимал обширные площади в северной части Восточно-Европейской равнины, проникая по долине Днепра на юг до устья р. Орель (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Для северной части Нижнего Поволжья Е.А. Завьялов с соавт. (2002) предполагают наличие перигляциальной зоны, где при каждом наступлении ледника формировался на сколько-нибудь продолжительное время перигляциальный климат с многолетней мерзлотой и интенсивным развитием криотурбационных процессов, солифлюкции на склонах, морозобойных трещин и жильных льдов в почве, усилением процессов массового перемещения и отложения осадков на склонах, в лощинах и долинах рек, на водоразделах. Предположительно, в эпоху днепровского максимального покровного оледенения граница постоянной мерзлоты доходила до широты оз. Сарпа [Калмыкия] и с. Копановка [Астраханская область], т.е. 47° с. ш. (Чигуряева и др., 1988).

В эту эпоху ландшафты Верхней Волги представляли собой перигляциальные тундры и лесотундры, сменяясь лесотундрой в Волжском Полесье и Мокшанской низине и на северо-западе Приволжской возвышенности и перигляциальными степями на восточном склоне Южного Урала (Немкова, 1992; Легенда Средневожской..., 1999; Глушанкова, Агаджанян, 2015). В этих регионах обнаружены семена и другие макроостатки таких растений, как *Larix* sp., *Picea obovata*, *Pinus* cf. *silvestris*, *Juniperus sabina*, *J. communis*, *Betula alba*, *B. humulis*, *B. cf. nana*, *Rubus idaeus*, *R. caesius*, *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *P. cf. perfoliatus*, *P. ex gr. rutilus*, *P. friesii*, *P. compressus*, *P. cf. panormitanoides*, *P. alpinus*, *P. obtusifolius*, *P. pusillus*, *P. dorofeevii*, *P. cf. vaginatus*, *P. natans*, *P. cf. gramineus*, *P. filiformis*, *Zannichellia palustris*, *Najas marina*, *Caulinia minor*, *Alisma plantago-aquatica*, *Selaginella*



*selaginoides*, *Scheuchzeria palustris*, *Ranunculus cf. acer*, *R. sceleratus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Lemna trisulca*, *Humulus lupulus*, *Urtica dioica*, *Polygonum ex gr. lapathifolium*, *Rumex maritimus*, *Chenopodium rubrum*, *Ceratophyllum demersum*, *Thalictrum cf. ligidum*, *Filipendula ulmaria*, *Hypericum cf. perforatum*, *Oenanthe aquatica*, *Nuphar luteum*, *Batrachium sp.*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, *M. cf. alterniflorum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Hippuris vulgaris*, *Scirpus lacustris*, *Carex cf. paucifloroides*, *C. subgen. vigneae*, *Nymphae alba*, *Comarum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Menyanthes trifoliata*, *Mentha arvensis* (Легенда Средневожской..., 1999). Виды таежного комплекса (в том числе *Selaginella selaginoides*) отмечены в это время и в Саратовском Заволжье (Гричук, 1954, цит. по: Завьялов и др., 2002). В Предуралье перигляциальные безлесные ландшафты и разреженные березово-хвойные леса в большинстве районов отмечены только в первую половину днепровского времени, затем повсеместно вновь увеличилась роль березово-хвойных лесов. В фазу потепления между днепровской и московской стадиями (одинцовское межледниковье) в Заволжье и Нижнем Поволжье господствуют степные и лесостепные ландшафты, которые в московское оледенение сменяются лесом с дальнейшим переходом в лесостепь и прохладную, перигляциальную степь (Гричук, 1954, цит. по: Завьялов и др., 2002). Для всей полосы Предуралья характерно широкое развитие сосновых лесов с примесью берез и широколиственных пород. Климат был только незначительно холоднее лихвинского и, во всяком случае, более влажным, чем за первое из среднеплейстоценовых потеплений. В одинцовское время в Предуралье устанавливается больше лесных ландшафтов, чем в лихвинское. На территории Башкирии в палинологических спектрах одинцовского межледниковья обнаружены *Salsola ruthenica* Пjin, *Kochia scoparia* (L.), Schrad., *Eurotia ceratoides* (L.) С.А.М., *Petrosimonia sibirica* (Pall.) Vge, *Botrychium lunaria* L. и споры лесных многожковых папоротников, причем разнообразие трав во вторую половину днепровского времени становится несколько большим (Немкова, 1992).

На территории Высокого Заволжья, Вятско-Камской и Приволжской возвышенностей, Бельской и Мелекесской низин преобладают злаково-попынно-маревые лесостепи, позднее несколько уступившие место сосново-березовым древостоям с появлением к концу эпохи карликовой березки и ольховника (Немкова, 1992; Легенда Средневожской..., 1999). Интересны находки на юге Предуралья в осадках этого времени пыльцы пустынно-степного вида *Ephedra distachya* L. (Немкова, 1992).

Разрез Старое Ягодное в окрестностях г. Тольятти дает сведения о растительном покрове

начального этапа московской стадии оледенения (Губонина, 1978; Гричук, 1989), который представлял собой перигляциальную растительность степного типа. Определен 21 вид растений: *Alnaster fruticosus*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula humilis*, *B. nana*, *B. pubescens*, *B. verrucosa*, *Botrychium boreale*, *Chenopodium album*, *Ch. botris*, *Ch. glaucum*, *Corylus avellana*, *Ephedra distachya*, *Eurotia ceratoides*, *Kochia laniflora*, *K. prostrata*, *Larix sibirica*, *Lycopodium clavatum*, *Picea cf. abies*, *Pinus silvestris*, *Selaginella selaginoides*.

Есть мнение (Никитин, 2002), что за время днепровского оледенения долина Волги дважды (во время собственно днепровской и московской стадий) перекрывалась эоловыми отложениями при потере поверхностного стока. Оставшиеся не скованные оледенением притоки не смогли поддержать поверхностный сток Волги, и воды ушли на подземное питание. Противоположной точки зрения придерживались А.И. Горещкий (1961) и, позднее и с осторожностью, Г.В. Обедиентова (1975). По их мнению, реки не изменяли своей деятельности не только в связи с существованием или отсутствием ледникового покрова на северо-западе европейской части Русской равнины, но и не подчиняли ее ни одному из компонентов географической среды, развивая свою рельефообразующую деятельность вне зависимости от изменений внешней среды.

Плохую сохранность ледниковых форм рельефа в приволжской зоне днепровского оледенения Г.В. Обедиентова (1975) объясняет размывом в долинах многоводных рек в Заволжье и денудационным срезом на Приволжской возвышенности. Однако Е.А. Никитин (2002) усматривает следы криогенной деформации рельефа Среднего Поволжья, являющегося в тот момент приледниковой территорией, в майтугах, образованных, по его мнению, как результат длительного существования наледей и представляющих собой в настоящее время обширные понижения на второй волжской террасе южнее Самарской Луки.

### Поздний неоплейстоцен (верхнее звено плейстоцена)

Позднеплейстоценовый этап является наиболее изученным в истории геологического развития Восточно-Европейской равнины, но вместе с тем остается множество вопросов относительно хронологии и ландшафтно-климатических особенностей теплых и холодных этапов разного ранга, реконструируемых для последних ~130 тыс. лет. Этот интервал отличается своеобразными климатическими условиями — чередованием значительных похолоданий, возможно, с развитием небольших материковых оледенений, с потеплениями, а климат в средних широтах все это время оставался холоднее современного (Глушанкова, Агаджанян, 2015).



Поздний неоплейстоцен начинается Микулинским межледниковьем, климат которого даже в его максимум восстанавливается только незначительно теплее современного (Немкова, 1992). В почвенном покрове четко проявляется широтная зональность, схожая с существующими ныне зонами, но отличающаяся значительным расширением зоны лесных почв, сокращением степной зоны и смещением к югу границы между лесной и лесостепной зонами (Глушанкова, Агаджанян, 2015). В это межледниковье так же, как и в эпохи среднеплейстоценовых потеплений на территории Предуралья, значение широколиственных пород в составе лесов было гораздо меньшим, чем на северо-западе и в центре Европейской равнины (Немкова, 1992).

В Волжском Полесье и на Мокшанской низине в начале этапа отмечались хвойно-мелколиственные леса, уступившие позже ксерофитным остепненным группировкам. Здесь обнаружены семена и макроостатки таких растений, как *Corylus avellana*, *Alnus incana*, *Betula alba*, *Rubus idaeus*, *Humulus lupulus*, *Prunus spinosa*, *Galeopsis tetrahit*, *Scutellaria galericulata*, *Moehringia trinervia*, *Scirpus lacustris*, *S. silvaticus*, *Polygonum lapathifolium*, *Urtica dioica*, *Rorippa palustris*, *Ranunculus sceleratus*, *Thalictrum cf. ligidum*, *Filipendula ulmaria* [Юнга], *Pinus sylvestris*, *Picea sect. Picea*, *Juniperus communis*, *Betula alba*, *Alnus glutinosa*, *Carpinus cf. betulus*, *Quercus robur*, *Corylus sp.*, *Acer tataricum*, *Frangula alnus*, *Rosa sp.*, *Swida sanguinea*, *Salvinia natans*, *Potamogeton acutifolius*, *P. trichoides*, *Caulinia minor*, *Stratiotes aloides*, *Cyperus glomeratus*, *Nymphaea alba*, *Trapa sp.* (Легенда Средневожской..., 1999). На северо-западе Приволжской возвышенности отмечены спектры хвойно-широколиственных лесов (липа, дуб, вяз, лещина), семена древесных, травянистых и болотных растений, сменившиеся лесостепными холодостойкими спектрами с господством маревых. Фауна Кармалкинского местонахождения [Высокое Заволжье] указывает на наличие теплого, умеренно-влажного климата и произрастание широколиственных остепненных лесов (Легенда Средневожской..., 1999).

Для Юго-Востока Восточно-Европейской равнины характерна степная растительность [маревые, злаки, гречишные, кермеки, эфедра, скабиоза, полыни и др.] с присутствием небольшого количества сосны, ели, березы, липы (Чигуряева и др., 1988).

В бассейне нижнего течения р. Урал отмечены лесостепные ландшафты. С возрастающей сухостью климата в термический максимум межледниковья роль лесных ассоциаций сократилась и увеличились площади, занятые засушливыми степями с обилием ксерофитов. Флоры этого времени восстанавливают степные ландшафты, близкие по видовому составу к современным прикаспийским (Немкова, 1992).

В.А. Сагалаев (2000) считает, что именно с этого времени началось непрерывное развитие растительного покрова Юго-Востока европейской части России.

Постепенно теплый климат микулинского межледниковья сменился валдайским ледниковым климатическим интервалом, характеризующимся сменой нескольких потеплений и похолоданий. В эпоху ранневалдайского похолодания наступила первая, еще не очень суровая волна распространения мерзлотных процессов; многолетняя мерзлота образовалась не только на севере, но и в средней части Восточно-Европейской равнины. Эта эпоха характеризовалась не только однообразием почвенного покрова и общей выравненностью природных условий на значительных площадях, но и принципиально иной зональной структурой по сравнению с микулинским межледниковьем и с современностью (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Наряду с гипоарктическими видами широкое распространение получили представители степных фитоценозов, входя в ассоциации тундростепной, лесостепной и степной растительности (Маркова и др., 2008).

Известно, что в Предуралье в начале криохрона еще сохранялись березово-хвойные леса, из которых постепенно выпали широколиственные породы. Среди ассоциаций открытых местообитаний увеличилась роль маревых, появилась эфедра. В бассейне нижнего течения р. Урал установлено максимальное для всего верхнего плейстоцена Прикаспия развитие лесных биоценозов – вначале это были хвойные леса с доминированием ели, позднее сменившиеся березово-широколиственными с заметной примесью липы, дубов, вязов, режы – граба, лещины и ясеня (Немкова, 1992).

Своеобразный почвенный покров средневалдайского этапа, диагностируемый на последней стадии развития как мерзлотно-глеевый, хорошо прослеживается к югу от границы валдайского оледенения, а также в пределах днепровского и донского ледниковых языков. В конце этой эпохи на территории бассейнов Дона, Оки, Средней Волги, Нижней Камы произошла полная деградация почв лесного генезиса как зонального элемента (Глушанкова, Агаджанян, 2015), а также деструкция лесной зоны (Маркова и др., 2008).

Перигляциальные степи сменили сосновые леса с участием листопадных пород [березы, изредка дубы, липы и граб], известные ранее на юге Предуралья (Немкова, 1992). В начальную фазу среднего валдая на территории Волжского Полесья и Мокшанской низины располагались березово-сосновые леса с появлением липы, вяза, орешника. В разрезах обнаружены пыльца и макроостатки *Picea sect. Picea*, *Betula nana*, *Potentilla nivea*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus reptans* [Кожило], *Betula alba*,

*Potamogeton praelongus*, *P. filiformis*, *Carex* subgen. *vignea*, *Eleocharis palustris*, *Hypericum perforatum*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata* (Легенда Средневожской..., 1999).

В эпоху поздевалдайского оледенения за пределами ледника располагалась обширная область господства открытых перигляциальных ландшафтов со слабо выраженной широтной дифференциацией. Климат этого этапа характеризуется как экстрааридный, суровый (Глушанкова, Агаджанян, 2015). Отклонения январских температур от современных составляли 30-10 °С в северных и центральных областях Европы и 8-15 °С южнее 45-47° с.ш. по сравнению с современностью (Маркова и др., 2008). Южная граница подземного оледенения проходила через населенные пункты Перелюб, Ершов, Мокроус, Балашов Саратовской области (Чигуряева и др., 1988).

В поздневалдайскую фазу в бассейне р. Урал установлены два холодных отрезка времени и один более теплый между ними, связанные с колебаниями уровня Хвалынского морского бассейна. В бассейне р. Урал в период регрессии раннехвалынского бассейна, совпадающей с началом осташковского похолодания, доминирующими ландшафтами были холодные степи со своеобразным составом: большое количество эфедры, степные ксерофиты, злаки. Это похолодание было очень сильным и сопровождалось иссушением климата (Немкова, 1992). Современные данные свидетельствуют о том, что в конце последнего максимума оледенения ледниковый щит, протянувшийся от Скандинавии до Таймыра, создавал на севере Евразии субмеридиональную циркуляцию с господствующими северными ветрами. Последние явились главной причиной того, что климат Южного Урала был настолько суров, что в замкнутых котловинах вода отсутствовала вплоть до середины дриаса и аллеред. По той же причине Урал не выполнял барьерную роль в плейстоцене (Дерягин, 2017). Затем, во время позднехвалынской трансгрессии, на территории Прикаспия климат стал более влажным и теплым – вновь появились лесостепные сообщества: на фоне разнотравно-маревых степей в более влажных местообитаниях возобновились хвойно-листопадные леса (сосна, ясень, береза, липа). В конце осташковского времени (при регрессии позднехвалынского моря) вновь стало холоднее: сократилось разнообразие листопадных пород и разнотравья, увеличилась роль маревых, эфедры. Климат стал более суровым, однако, не столь холодным и сухим, как в раннеосташковское время (Немкова, 1992).

Во время регрессии Хвалынского моря климат был холодным континентальным. В это время на осушенном шельфе Северного Каспия преобладали холодные степные и полупустынные ландшафты. На начальных стадиях регрессии в Нижнем Поволжье доминировали открытые

пространства, среди растительности преобладали маревые и многочисленные злаки, полыни и разнотравье (Свиточ, 2016). Территория была освоена древним человеком – мустьерские стоянки в балке Сухая Мечетка в Волгоградской области, близ с. Хрящевка и в Барбошином овраге на территории Самарской области, близ пос. Ундоры в Ульяновской области (Кузнецова, 2000) – все близ берега Волги.

В дальнейшем климат стал более суровым, в грунтах появились морозобойные трещины, исчезли древесные породы растительности, а ландшафты стали напоминать холодные полупустыни. Во время средневалдайского потепления климат северных побережий Каспия, возможно, был теплее, получили распространение хвойно-мелколиственные леса. Окончание регрессии приходится на осташковскую (поздневалдайскую) ледниковую эпоху, на осушенном шельфе были распространены открытые холодные ландшафты (Свиточ, 2016).

В.К. Немкова (1992) также указывает на колебания климата за время осташковского (поздневалдайского) похолодания для территории Предуралья – более холодный и сухой вначале, затем отмечено некоторое потепление и второе похолодание, но менее значительное, чем первое. В осташковское время на территории Южного Предуралья лесные и открытые ландшафты, возможно, находились в примерно равных соотношениях. В лесах преобладали березы, реже встречались сосны, а ели и липы – единично. В составе безлесных ассоциаций увеличилось значение маревых (Немкова, 1992). Подобные условия, но с большей долей участия маревых и полыней, разнотравья фиксируются и для северной части Нижнего Поволжья, а на сопредельных территориях Среднего Поволжья в спорово-пыльцевых спектрах обнаружено небольшое количество *Selaginella selaginoides*, *Betula nana*, *B. humilis*, *Alnaster fruticosus* (Завьялов и др., 2002).

Окончание валдайской ледниковой эпохи представляет собой чередование холодных (ранний, средний и верхний дриас) и теплых (беллинг, аллеред) фаз. Во время отступления ледникового покрова климат в Северном полушарии был холоднее современного – палеоклиматические реконструкции показывают, что отклонения январских температур от современных составляли –11 – –7 °С, а июльских – 2–9 °С. Южнее 51° с.ш. в Восточной Европе доминировали степные ценозы (Маркова и др., 2008). Во время межстадиальных потеплений беллинг–аллеред на территории Среднего Поволжья средние температуры июля были ниже современных на 2–3 °С, января – на 3–4 °С (Кременецкий, 1998, цит. по: Маркова и др., 2008). Растительный покров исследуемого региона представлял собой перигляциальную лесостепь (сосново-березовые леса в сочетании с луговыми степями и тун-

дровыми ассоциациями). Находки пыльцы *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus* и *Quercus* известны с территории Прикамья (Маркова и др., 2008). В беллингское потепление в еловых лесах юга Предуралья в небольшом количестве встречались темнохвойные сосны, единичные липы и березы, а во время аллередского преобладали сосново-еловые леса с примесью лип и берез, безлесных пространств было мало (Немкова, 1992). Для восточной части Приволжской возвышенности имеются указания на произрастание здесь в аллереде липы и орешника, однако отсутствие радиоуглеродных датировок не позволяет использовать эти данные (Благовещенская, 2009).

Похолодание позднего дриаса и сопутствующее ему усиление континентальности климата способствовали расширению ареалов открытых ландшафтов, деструкции зональной растительности, сформированной в течение межстадиальных потеплений беллинг-аллеред, и становлению на территории Среднего Поволжья лесостепной растительности, представляющей собой сочетание луговых и злаковых степных ассоциаций с сосновыми и березовыми лесами с участием широколиственных пород (Маркова и др., 2008). Схожие сообщества отмечены и для юга Предуралья (Немкова, 1992). По мнению Г.И. Дохман (1968), перигляциальная степь позднего дриаса является исходной для современной лесостепи. На востоке центральной части Приволжской возвышенности при доминировании степных участков с участием *Atriplex* sp., *Eurotia ceratoides*, *Kochia laniflora*, *Kochia* sp., *Salsola* sp. и *Ephedra* встречались березовые редколесья из *Betula pendula* и, гораздо реже, *Pinus sylvestris*. Из споровых господствовали хвощи, реже – папоротники. По увлажненным местообитаниям встречались *Betula humilis*, кустарниковые и кустарничковые виды *Salix* (Благовещенская, 2009).

К концу палеолита (аллеред, поздний дриас) влияние человека на ландшафты еще не наблюдается. По мнению А.Х. Халикова (1969), на территории Среднего Поволжья численность племен позднего палеолита составляла не более одной тысячи человек.

Климатические изменения, происходившие на протяжении плейстоцена и связанные с чередованием ледниковых и межледниковых эпох, оказали решающее влияние на развитие биоты Среднего Поволжья и сопредельных территорий. В периоды оледенений исследуемая территория располагалась в приледниковой зоне, для которой было характерно наличие многолетней почвенной мерзлоты, доминирование травянистых формаций ксерофитов, отсутствие кустарников, в периоды потепления увеличивалась покрытая лесом площадь. Относительно короткий срок смены климатических режимов вряд ли позволял растениям суметь приспособиться с той же скоростью к изменившимся условиям

среды в эти сроки, поэтому сохранение реликтов доплейстоценового и ранне- и среднеплейстоценового возраста (Литвинов, 1902; Спрыгин, 1936, 1941 и другие работы) вряд ли возможно. Впервые вопрос о более молодом возрасте реликтовых растений на Среднерусской возвышенности поставил Г.Э. Гроссет (1935, 1971), чью точку зрения позднее развивают М.В. Казакова и В.Н. Тихомиров (1984), В.И. Радыгина (2002), А.П. Сухоруков (2010) и другие исследователи.

Реконструированные в последнее время палеогеографические события в плейстоценовой истории Восточно-Европейской равнины (Болиховская, 1995; Завьялов и др., 2002; Глушанкова, Агаджанян, 2015) с малой долей вероятности позволяют допустить непрерывность развития растительного покрова в перигляциальной зоне (Гричук, 1954; Обедиентова, 1975; Благовещенский, 2005).

Сомнение в наличии рефугиума плиоценовой и ранне-плейстоценовой флоры на территории Жигулевской возвышенности основано на ряде обстоятельств: ее удаленность от крупных морских бассейнов, небольшая для задержания осадков (при условии существования западного воздушного переноса в то время) высота, наличие многолетней мерзлоты в ледниковые эпохи и их малоснежность, относительно короткий безморозный период, а также особенности рельефа – южные склоны в Жигулях, как правило, более пологие, тогда как основная часть реликтовых растений приурочена как раз к склонам северной экспозиции или склонам и днищам оврагов.

Вместе с тем не исключено, что со времени, предшествующего валдайскому оледенению, в отдельных местах на Приволжской возвышенности, в том числе в Жигулях, все же сохранились сосна и ее спутники; именно они стали пионерами в освоении территории после отступления ледника. Вероятно, с этого криохрона могли сохраниться такие бореальные элементы, как *Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, а также *Betula humilis*, *Asplenium ruta-muraria*, *Gymnocarpium robertianum*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*.

Расселение же тепло- и влаголюбивой флоры в Среднем Поволжье началось лишь после окончания валдайской климатической эпохи. При этом наличие целого ряда видов с поволжско-южноуральским ареалом свидетельствует не только о наличии схожих по экологическим условиям местообитаний, но и о существовании флористических связей, благодаря которым освоение территории Среднего Поволжья термофильными элементами шло в первую очередь со стороны Южного Урала, где существовал рефугиум неморальной флоры, наличие которой допускается рядом исследователей (Камелин и др., 1999; Куликов, 2005; Князев, 2014). Другой миграционный поток направлялся из западных и южных районов.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананова Е.Н. Флора типа «перигляциальной» из древнечетвертичных отложений Камы // Проблемы ботаники. М.; Л., 1959. Вып. 4. С. 92-128.
2. Благовещенская Н.В. Динамика растительного покрова центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Ульяновск: УлГУ, 2009. 283 с.
3. Благовещенский В.В. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: УлГУ, 2005. 715 с.
4. Апшеронский век Восточно-Европейской равнины / Е.А. Блудорова, Ю.М. Васильев Н.Я. Жидовинов, Г.И. Кармишина, В.К. Немкова, К.В. Никифорова, М.Г. Попова-Львова, А.А. Чигуряева, В.Л. Яхимович // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1983. № 52. С. 3-16.
5. Болиховская Н.С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1995. 270 с.
6. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитохронологической шкалах / Э.А. Вангенгейм, М.Л. Векуа, В.И. Жегалло, М.А. Певзнер, И.Г. Тактакишвили, А.С. Тесаков // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 60. 1991. С. 41-52.
7. Варенова Т.В., Мороз В.П., Варенов Д.В. История развития палеогеографических обстановок на территории Самарской области // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы IV Всерос. науч.-практич. конф., посвящ. 150-летию со дня рожд. первого зав. кафедрой географии ПГСГА, проф. К.В. Полякова. Самара: ПГСГА, 2013. С. 15-26.
8. Васюков В.М., Саксонов С.В., Сенатор С.А. Эндемичные растения бассейна Волги // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. IX, № 3. С. 27-44.
9. Глушанкова Н.И., Азаджян А.К. Реконструкции развития палеогеографических событий в плейстоценовой истории бассейнов рек Дона, Волги, Камы // Изв. РГО. 2015. Т. 147. № 2. С. 38-56.
10. Горецкий Г.И. О великих прареках антропогена Русской равнины // Материалы Всесоюз. совещания по изучению четвертичного периода. М., 1961. Т. 1. С. 116-121.
11. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
12. Гричук В.П. Материалы к палеоботанической характеристике четвертичных и плиоценовых отложений северо-западной части Прикаспийской низменности // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. 1954. Т. 61. С. 5-79.
13. Гроссет Г. Э. О возрасте реликтовой флоры равнинной европейской части СССР // Землеведение. М.; Л. 1935, Т. 37, вып. 3. С. 185-235.
14. Гроссет Г.Э. Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы и возраст реликтов этой формации // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 18-36.
15. Губонина З.П. Палеофитологическое обоснование возраста аллювия средней Волги. М.: Наука. 1978. 131 с.
16. Дерягин В.В. Голоценовая палеогеография растительности восточного склона Южного Урала по данным вещественного анализа донных отложений озер // Трешниковские чтения – 2017: материалы VII Всерос. науч.-практич. конф. С. 18-19.
17. Дохман Г.И. Лесостепь европейской части СССР. К познанию закономерностей природы лесостепи. М.: Наука, 1968. 271 с.
18. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение III. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Плейстоцен / Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин, В.З. Макаров, М.А. Березуцкий, Н.Н. Якушев // Поволжский экологический журнал. 2002. № 3. С. 217-235.
19. Иванов А.М., Поляков К.В. Геологическое строение Куйбышевской области. Куйбышев: Типография им. Мяги, 1960. 82 с.
20. Казакова М.В., Тихомиров В.Н. О мнимых реликтах на Среднерусской возвышенности // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 102-117.
21. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1999. 83 с.
22. Князев М.С. Бобовые (*Fabaceae* Lindl.) Урала: видообразование, географическое распространение, историко-экологические свиты. Дисс. ... докт. биол. наук. Т. 1. СПб., 2014. 463 с.
23. История климата и растительности среднего Поволжья в позднем ледниковье и голоцене / К.В. Кременецкий, Т. Беттгер, В.А. Климанов, А.Г. Тарасов, Ф. Юнге // Всерос. совещ. «Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке». СПб., 1998. С. 117-118.
24. Кузнецова Л.В. Палеолит // История Самарского Поволжья с древнейших времен до наших дней. Каменный век Самара: Изд-во Самарск. НЦ РАН, 2000. 82 с.
25. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
26. Легенда Средневолжской серии листов Государственной геологической карты Российской Федерации масштаба 1: 200 000 (издание второе). Объяснительная записка. 1999.
27. Литвинов Д.И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. // Тр. бот. муз. импер. АН. СПб., 1902. Вып. 1. С. 76-109.
28. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.). / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Ш. Бохнке, П.А. Косинцев, И. Мол, А.Ю. Пузаченко, А.Н. Симакова, Н.Г. Смирнов, А. Верпоорте, И.Б. Головачев. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 556 с.
29. Немкова В.К. Флоры и растительность Предуралья в плиоцене, плейстоцене и голоцене // Флора и фауна кайнозоя Предуралья и некоторые аспекты магнитостратиграфии. Башкир. НЦ УрО РАН, 1992. С. 11-32.
30. Никитин Е.А. Плейстоценовые отложения и образование рельефа Самарской области. Самара, 2002. 120 с.
31. Обедиев Г.В. Формирование речных систем Русской равнины. М.: Недра, 1975. 174 с.
32. Опорный разрез плиоцена и плейстоцена Домашкинские Вершины / В.Л. Яхимович, Ф.И. Су-



- лейманова, Г.А. Данукалова. М.Г. Попова-Львова, А.Г. Яковлев, Е.Ф. Ахлестина, В.К. Немкова, Л.И. Алимбекова. Уфа: Гилем, 2000. 96 с.
33. Определитель сосудистых растений Тамбовской области. Тула: Гриф и К, 2010. 350 с.
34. *Радыгина В.И.* Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории. М., 2002. 691 с.
35. *Сагалаев В.А.* Флора степей и пустынь Юго-Востока европейской России, ее генезис и современное состояние. М., 2000. 414 с.
36. *Сачков С.А., Кавеленова Л.М., Розно С.А.* К проблеме исторических изменений дендрофлоры в лесостепи Среднего Поволжья (на примере Самарской области) // Изв. Самарск. НЦ РАН. 2009. Т. 11, № 1. С. (567-572).
37. *Свиточ А.А.* Регрессивные эпохи Большого Каспия // Водные ресурсы. 2016. Т. 43, № 2. С. 134-148.
38. *Сенатор С.А.* Флористическое богатство физико-географических районов и схема флористического районирования Среднего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2016. № 1. С. 94-105.
39. *Сенатор С.А., Моров В.П.* Географические условия и развитие растительного покрова Среднего Поволжья в плиоцене // Самарский научный вестник. 2016. № 1(14). С. 56-62.
40. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия / *О.В. Смирнова, С.А. Турубанова, М.В. Бобровский, В.Н. Коротков, Л.Г. Ханина* // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144-159.
41. *Спрыгин И.И.* О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности // Учен. зап. Казанск. ун-та. Казань, 1936. Т. 96, кн. 6, вып. 3. С. 67-117.
42. *Спрыгин И.И.* Реликтовые растения Поволжья // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып.1. С. 293-314.
43. *Сухоруков А.П.* Реконструкция флор в позднем неогене и плейстоцене на территории Окско-Донской равнины // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2010. № 8. С. 5-7.
44. *Халиков А.Х.* Древняя история Среднего Поволжья. М.: Наука, 1969. 395 с.
45. *Чигуряева А.А., Жидовинов Н.Я., Мичурин В.Г.* Изменения растительности и климата на Юго-Востоке Европейской части СССР в четвертичное время // Вопр. ботаники Юго-Востока. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1988. Вып. 6. С. 53-79.
46. *Чумаков О.Е.* Объяснительная записка к местной стратиграфической схеме четвертичных отложений территории деятельности ГПП «Волгагеология» Ниж. Новгород, 1998. С. 10, 34.
47. *Шик С.М.* Некоторые проблемы стратиграфии и палеогеографии квартара // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 68. 2008. С. 40-49.

## GEOGRAPHICAL CONDITIONS AND EVOLUTION OF VEGETATION COVER OF MIDDLE VOLGA REGION ON THE PLEISTOCENE

© 2017 S.A. Senator<sup>1</sup>, V.P. Morov<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Ecology of the Volga river Basin of Russian Academy of Science, Togliatti

<sup>2</sup> Samara State Technical University

An attempt of reconstruction of the geographical conditions and vegetation cover on the territory of Middle Volga region (within the borders of Samara and Ulyanovsk regions) is taken. The data on the composition of pollen spectra is added. Some aspects of the age of relict plant species and status of the Zhiguli Upland as floral refugium are discussed.

*Keywords:* reconstruction of the vegetation cover, Pleistocene, relicts, refugium, Zhiguli Upland, the Middle Volga region.