

Российская академия наук  
Палеонтологический институт

*И мамонта, могуч и страшен,  
На битву равную охотник вызывал!*

# **МАМОНТ И ЕГО ОКРУЖЕНИЕ: 200 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ**

**Юбилейный сборник научных трудов**

Ответственный редактор  
А.Ю. Розанов

Москва  
ГЕОС  
2001

# Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов

О.В.Смирнова,\* В.Н.Калякин,\*\* С.А.Турубанова,\*\*\*  
М.В.Бобровский\*\*\*

\*ЦЭПЛ РАН

117418, Москва, Новочеремушкинская, 69,

\*\*МГУ им. М.В.Ломоносова, Географический факультет, кафедра биогеографии  
119899, Москва, Воробьевы Горы,

\*\*\* ПушГУ, кафедра системной экологии  
142292, г. Пушкино Московской обл., пр-т Науки, д. 3,

Для выявления причин изменений биоценотического покрова Восточной Европы с конца плейстоцена до позднего голоцена использована концепция ключевых видов, развитая в синэкологии. На основе анализа более 300 палеобиологических и археологических источников создана база данных и геоинформационная система, содержащие информацию о 2921 находках пыльцы и макроостатков растений в 370 точках и о 2999 находках животных в 870 точках. Построены карты точечных ареалов для 22 ключевых видов животных и растений и их групп. Реконструированы основные особенности биоценотического покрова Восточной Европы конца плейстоцена и показана связь структурных преобразований биоценотического покрова с антропогенно обусловленным изменением состава ключевых видов. Сделано заключение о том, что современная зональность сформировалась в течение позднего голоцена.

В настоящее время биогеоценотический покров (Реймерс, 1990) Восточной Европы включает следующие природные зоны: тундру, тайгу, широколиственные леса, лесостепь и степь (Нейштадт 1957; Вальтер, 1974, 1975). В конце плейстоцена, по представлениям многих авторов (Пидопличко, 1951, 1954; Нейштадт, 1957; Кузьмина, 1971; Хотинский, 1977; Верещагин, Баршников, 1983; Пучков, 1991, 1992, 1993), четко выраженная природная зональность на территории Восточной Европы отсутствовала. Ареалы многих видов растений и животных, маркирующих сейчас разные природные зоны, перекрывались на значительной площади, что определяло так называемый "смешанный характер" флоры (Дорофеев, 1963) и фауны (Пидопличко, 1951, 1954; Пучков, 1991, 1992, 1993).

В данной работе проведен анализ процесса формирования современной зональности путем исторической реконструкции биоценотического покрова Восточной Европы в разные периоды голоцена. По нашему мнению, перспективной базой исторических реконструкций может служить теория иерархического континуума живого, с позиций которой биогеоценотический покров трактуется как иерархия популяционных единиц видов разных трофических групп (The mosaic-cycle concept..., 1991; Смирнова, 1998; Заугольно-

ва, 1999). Она включает представления о ключевых видах — основных средообразователях, эдификаторах, определяющих возможность устойчивого существования больших групп подчиненных видов. Эти представления мы развиваем и используем для выявления основных изменений биоценотического покрова Восточной Европы с конца плейстоцена до позднего голоцена и для анализа формирования современной зональности.

Настоящая статья содержит краткое изложение предварительных результатов работы.

## Материалы, методические подходы и методы

I. По литературным данным и собственным наблюдениям выделены ключевые виды животных и растений (общие для Восточной Европы и для Северной Евразии), существовавших в конце плейстоцена и/или существующие ныне, и проанализированы их средообразующие воздействия (Смирнова, 1998). Поскольку представления о ключевых видах) еще не получили широкого распространения, определим их общие черты.

1. К ключевым относятся виды разных трофических групп и систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики, включающие в

цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества. В ходе жизнедеятельности эти виды производят значительные преобразования биотической и абиотической среды, которые, в том числе, ведут к изменению гидрологического, температурного, светового режимов, микро-, мезорельефа, почвенного покрова и пр.

2. Результат популяционной жизни ключевых видов – создание гетерогенной среды на микро-, мезо-, и макроуровнях. На локальных (микро- и мезо-) уровнях этим определяется возможность совместного обитания популяций экологически различных подчиненных видов. На региональном уровне и выше (макроуровень) преобразования среды, производимые наиболее крупными ключевыми видами, по масштабу и характеру изменений сопоставимы с изменениями среды, обусловленными влиянием климата.

3. Ключевые виды, как правило, имеют обширные ареалы и характеризуются большими диапазонами экологической толерантности.

4. Средообразующий эффект деятельности ключевых видов в большой мере определяется размерами их популяционных мозаик и в зависимости от них проявляется на разных уровнях: от локального до континентального. По размерам и длительности существования популяционных мозаик ключевые виды различаются на несколько порядков. В пределах одной территории популяционные мозаики ключевых видов образуют иерархический континуум.

5. По особенностям воздействия на среду ключевые виды условно можно объединить в небольшое число функциональных типов. Виды одного функционального типа определяют существование соответствующего типа экосистемы: животные-фитофаги – экосистем пастбищного типа, деревья – экосистем детритного типа (Реймерс, 1990). Особо следует отметить средообразующую деятельность бобров в долинах малых и средних рек, ведущую к формированию специфических «бобровых ландшафтов». В связи с тем, что ареалы ключевых видов, относящихся к разным функциональным типам, часто перекрываются, в пределах локальной территории устойчиво сосуществуют структурно различные экосистемы, образуя крупноразмерную мозаику.

Для рассматриваемой территории с середины – конца плейстоцена можно условно выделить три группы ключевых видов.

А – Ключевые виды пастбищных экосистем: животные-фитофаги разных размеров от гигантов типа мамонта до сравнительно небольших типа сусликов и сурков. Их функциональные воздействия проявляются: 1) в формировании

полуоткрытых или открытых ландшафтов вследствие образования разрывов в древесной растительности мезо- и макромасштаба и развития в них травянистых экосистем; 2) в обеспечении устойчивого существования светолюбивой флоры и фауны; 3) в формировании высокопродуктивных пастбищ вследствие пастбы и удобрения почв; 4) в стравливании растительности при пастбе, формировании обнаженных субстратов и возникновении эрозионных процессов микро- и мезомасштаба; 5) в роющей деятельности, регулирующей гидрологический и почвенный режим (Пидопличко, 1951; Абатуров, 1979, 1986; Пучков, 1991, 1992).

Б – Ключевые виды детритных экосистем: деревья и животные-фитофаги средних размеров (лось, косуля, кабан и пр.). Функциональные воздействия деревьев проявляются: 1) в создании взрослыми деревьями затененных местообитаний с выровненным режимом влажности и температуры, обеспечивающим устойчивое существование теневой флоры и фауны; 2) в появлении прорывов в пологе леса вследствие отмирания старых деревьев, сопровождающихся почвенными пертурбациями. Эти воздействия обеспечивают развитие молодых деревьев, постоянное присутствие видов полуоткрытых местообитаний и приводят к созданию гетерогенной среды микро- и мезомасштаба. Функциональные воздействия фитофагов проявляются в регулировании видового состава древесных видов вследствие избирательного поедания (Верещагин, Русаков, 1979; Восточноевропейские..., 1994).

В – Ключевой вид долинных ландшафтов малых и средних рек – бобр.

Функциональные воздействия этого вида проявляются: 1) в изменении уровня грунтовых вод вследствие постройки плотин, создании прудов и регулировании гидрологического режима на мезо- и макроуровне; 2) в затоплении лесов, образовании низинных болот и лугов; 3) в уничтожении деревьев по берегам малых водотоков и формировании травянистых экосистем (Скалон, 1951; Восточноевропейские..., 1994).

В настоящей работе анализируются данные по следующим ключевым видам или родам (в случае, когда остатки определены до рода). Растения: дуб (*Quercus sp.*), бук (*Fagus sp.*), ясень (*Fraxinus sp.*), клен (*Acer sp.*), липа (*Tilia sp.*), вяз (*Ulmus sp.*), лещина (*Corylus sp.*), ель (*Picea sp.*), пихта (*Abies sp.*). Животные: мамонт (*Mammuthus primigenius*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), бизон (*Bison priscus*), гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), зубр (*Bison bonasus*), лось (*Alces alces*), благородный олень

(*Cervus elaphus*), северный олень (*Rangifer tarandus*), козуля (*Capreolus capreolus*), кабан (*Sus scrofa*), сайга (*Saiga tatarica*), суслик (*Citellus sp.*), сурок (*Marmota sp.*), бобр (*Castor fiber*).

II. Создана база данных (БД) по а) остеологическому материалу, б) споро-пыльцевым диаграммам и макроостаткам растений из более чем 300 палеобиологических и археологических источников; в связи с небольшим объемом статьи список использованных литературных источников не приводится. База данных реализована в СУБД DateEase (для MS-DOS) и Access (для Windows) и содержит информацию о 2999 находках животных и 2921 находках растений. База имеет поля: местонахождение, род, вид, форма захоронения, возраст: а) по геохронологической и археологической периодизации, б) по радиоуглеродным датировкам; источник информации и др. На основе оцифрованной карты СССР и описанной выше БД создана ГИС, реализованная в системе ArcView. Она содержит тематическую информацию о находках для 370 точек местонахождений пыльцы и макроостатков растений и 870 точек местонахождений животных. Наиболее полная информация имеется в настоящее время для европейской части бывшего СССР. По Си-

бири и Дальнему Востоку информации сравнительно немного, поэтому мы привлекаем ее при обсуждении отдельных вопросов.

В ходе анализа формирования зональности живого покрова Восточной Европы, помимо исследования ареалов конкретных ключевых видов (родов), мы рассмотрели совокупные ареалы групп видов, в настоящее время маркирующих разные природные зоны. Деревья и кустарники объединены в две группы: широколиственных и темнохвойных видов (или родов). Животные – в три группы видов – обитателей современных зон: степной, лесной, тундровой. Материал анализировался на четырех временных срезах: 1) конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит), 2) ранний голоцен (мезолит), 3) средний голоцен (неолит и бронза) и 4) поздний голоцен (эпоха железа). В связи с тем, что детальность периодизации голоцена сильно различается в разных источниках, мы воспользовались наименее дробной периодизацией (Нейштадт, 1957), приведя в соответствие с ней материалы других авторов. Для каждого временного среза приведены геохронологическая и археологическая шкалы (Береговая, 1960, 1984; Бадер, 1974).

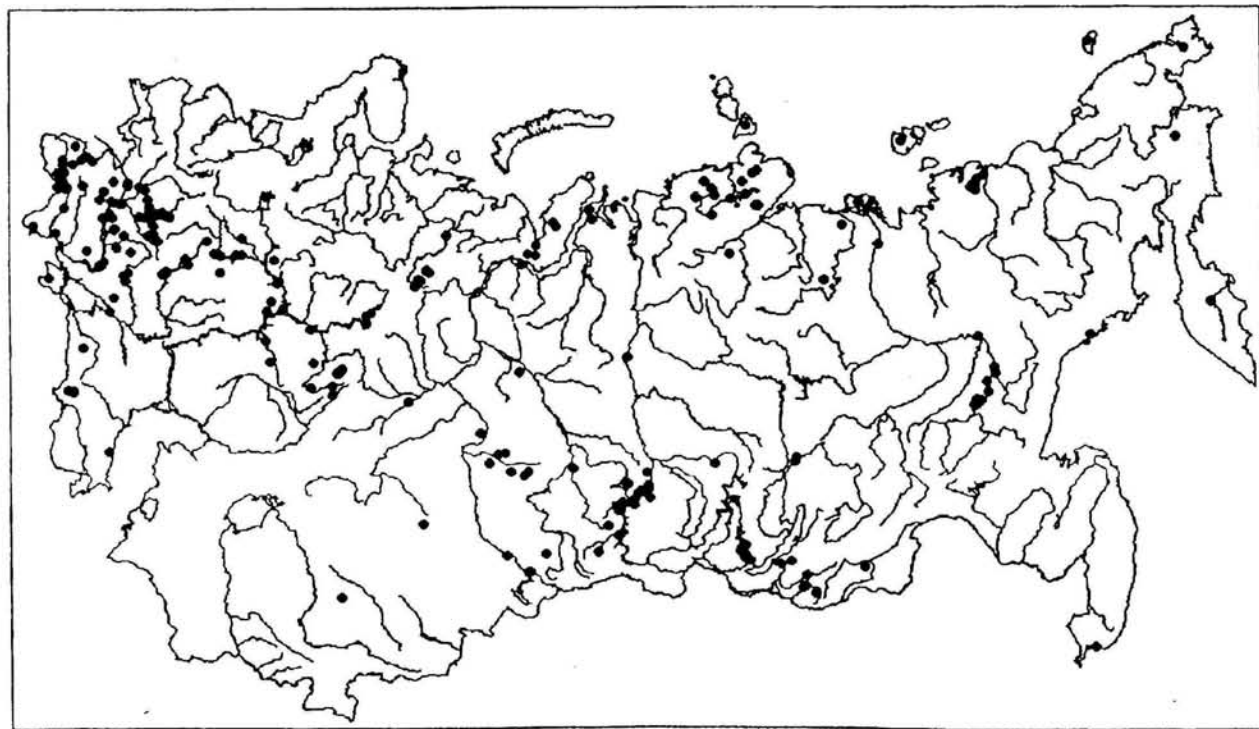


Рис. 1. Ареалы вымерших ключевых видов животных (мамонта, шерстистого носорога, бизона, гигантского оленя) в позднем плейстоцене – раннем голоцене.

## Результаты и обсуждение

### Конец плейстоцена и древний голоцен (поздний и финальный палеолит)

В рассматриваемый период на большей части Северной Евразии присутствуют все перечисленные выше ключевые виды животных (рис. 1, 2.A) и растений (рис. 3.A). По числу местонахождений господствующее положение занимает мамонт, что может быть сопряжено с тем, что большинство находок свя-

зано со стоянками человека, а мамонт являлся предпочтительным объектом охоты (Пидопличко, 1951; Верещагин, Барышников, 1980; Martin, 1984; Пучков, 1993). Наиболее крупные фитофаги – ныне вымершие виды мамонтового комплекса – мамонт, шерстистый носорог, бизон, гигантский олень и др. были широко распространены почти по всей территории Северной Евразии (рис. 1.). Широкое распространение и высокая численность этих видов – одна из черт, отличающих это время от последующих.

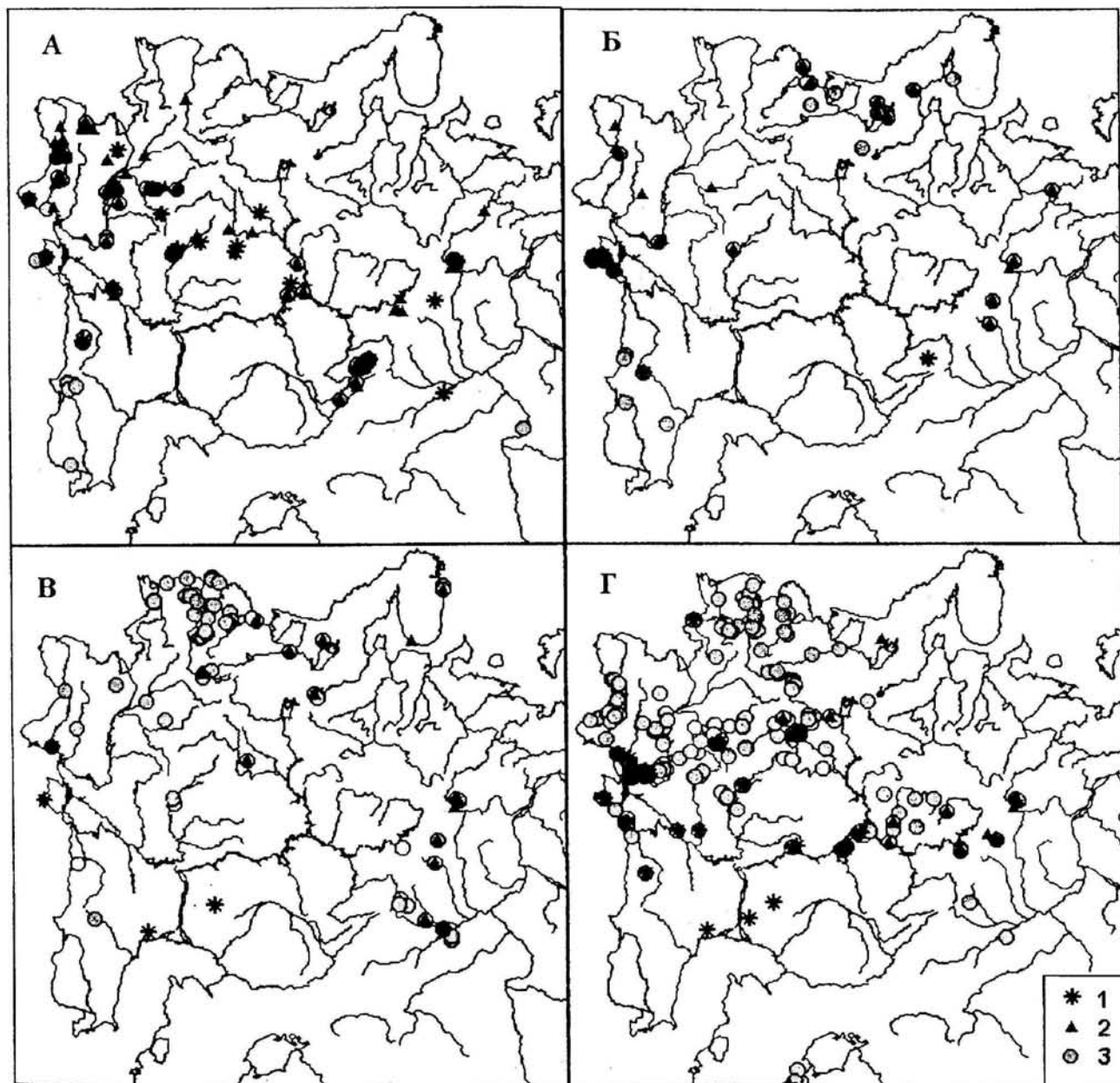


Рис. 2. Ареалы сохранившихся ключевых видов животных: А – поздний плейстоцен – древний голоцен, Б – ранний голоцен, В – средний голоцен, Г – поздний голоцен  
1-3 виды: 1 – степные, 2 – тундровые, 3 – лесные виды.

Другая отличительная черта позднелепистоценовых сообществ, отмеченная многими исследователями, — смешанный характер фауны и флоры: одновременное присутствие вместе с вымершими гигантами животных современных тундр (северный олень), степей (сайга, сурки, суслики, лошадь и др.), лесов (лось, кабан, бобр и др.) (рис. 2.А), а также широколиственных и темнохвойных видов деревьев (рис. 3.А). Одновременное присутствие ключевых видов животных, характерных в настоящее время для различных природных зон, в пределах одной и той же локальной и/или региональной территорий и обусловило своеобразную структуру растительности конца плейстоцена — древнего голоцена. В каждом биогеографическом районе совместно существовали экосистемы, сейчас маркирующие разные природные зоны. Макро- и мегакомплексность, регистрируемая в настоящее время на больших территориях в виде зональности, еще не была сформирована. Вместо нее была выражена мезокомплексность, т.е. такая структура живого покрова, когда на ограниченной территории виды различной современной ценотической приуроченности находили необходимые условия для совместного обитания. Сильно редуцированный аналог таких сообществ — современные «осколки» реликтовых степей от Северо-Востока Азии до Гренландии (Юрцев, 1981). Карты точечных ареалов перечисленных групп животных и растений подтверждают представление об отсутствии членения живого покрова на зоны, аналогичные современным. Это не исключает долготных и широтных различий в видовом составе экосистем рассматриваемой территории.

В иерархии популяционных мозаик лидировали мозаики гигантских фитофагов мамонтового комплекса, определявших структурное и регулировавших таксономическое разнообразие, в том числе смешанный характер флоры и фауны. Можно предположить, что именно совокупное средообразующее воздействие этих животных на растительный покров Северной Евразии привело к тому, что пояс сплошных лесов практически не был выражен (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977).

Таким образом, смешанный характер фауны и флоры, подчеркивавшийся многими исследователями, получает биологическое объяснение при учете средообразующих воздействий ключевых видов, прежде всего гигантских фитофагов.

#### **Ранний голоцен (мезолит)**

В раннем голоцене сохраняется описанная выше смешанность флоры и фауны (рис. 2.Б, 3.Б). При общем сокращении числа раннеголо-

ценовых находок вымерших видов мамонтового комплекса, характер их размещения и границы ареалов в течение длительного времени не меняются, что в значительной степени согласуется с предположениями об антропогенных причинах вымирания ряда видов мамонтового комплекса (Пидопличко, 1951; Пучков, 1993; Антипина, Маслов, 1994). Деграция мамонтового комплекса, начавшаяся еще в позднем палеолите, постепенно вела к усилению роли древесной растительности. Шла трансформация преимущественно пастбищных (травянистых) экосистем плакоров в детритные (древесные). Это событие можно оценить как первый крупный шаг к формированию современной зональности.

Деревьями-пионерами залесения территорий покинутых пастбищ были виды с легколетучими семенами и быстрым оборотом поколений (родов береза, ива и осина, сосна обыкновенная), за ними следовали широколиственные (родов дуб, липа, клен, ясень, бук, граб и др.) и темнохвойные (родов ель, пихта). Очень небольшие скорости распространения деревьев (Удра, 1988), особенно широколиственных видов, свидетельствуют против представлений о широкомасштабных инвазиях этих видов в рассматриваемый период и позже. Вероятно, они постоянно присутствовали в непосредственной близости к пастбищным экосистемам в сравнительно небольших по площади рефугиумах. Это предположение подтверждается данными о наличии их пыльцы в спектрах древнего и раннего голоцена, а также тем, что увеличение числа местонахождений в раннем голоцене по сравнению с древним не сопровождается сколько-нибудь заметным изменением границ ареалов упомянутых видов (рис. 3.А-3.Б).

#### **Средний голоцен (неолит и бронза)**

В этот период почти во всей Северной Евразии наиболее крупные виды мамонтового комплекса уже не встречаются, заметно сократился и ареал некоторых крупных фитофагов: зубра, лошади, кулана (Гептнер и др., 1961; Верещагин, Барышников, 1980). В то же время в растительном покрове максимально представлены как темнохвойные, так и широколиственные виды деревьев и кустарников (Нейштадт, 1957; Серебрянный, 1973; Хотинский, 1977). Эти виды найдены в наибольшем числе местонахождений, их ареалы имеют максимальные (по сравнению с предшествующими и последующими периодами голоцена) размеры (рис. 3.В). Следует обратить внимание на почти полное совпадение ареалов широколиственных и темнохвойных деревьев.

Несмотря на усиление роли древесной растительности, сопоставление ареалов исследуемых ви-

дов показывает, что одновременно на одной и той же территории присутствовали ключевые виды животных открытых, полуоткрытых и закрытых ландшафтов (рис. 2.В). Это дает возможность заключить, что лесной покров был не монолитен, а насыщен

открытыми пространствами, достаточными для существования таких животных как сайга, зубр, северный олень и лошадь. Такой облик природных ландшафтов, постепенно теряющих ключевые виды животных, сохранился вплоть до позднего голоцена.

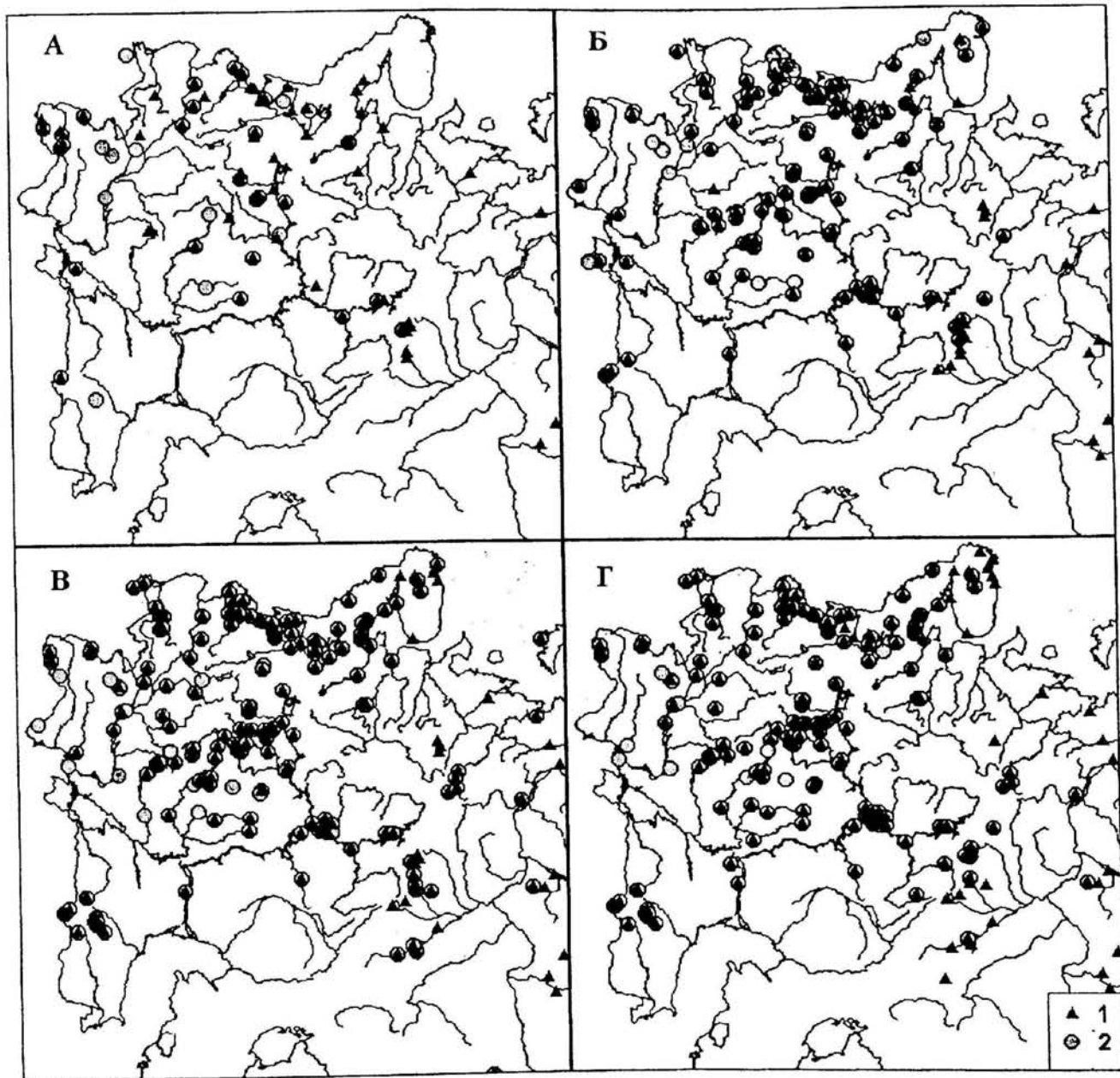


Рис. 3. Ареалы ключевых видов растений: А – поздний плейстоцен – древний голоцен, Б – ранний голоцен, В – средний голоцен, Г – поздний голоцен

1-2 виды: 1 – темнохвойные, 2 – широколиственные

В среднем голоцене оформляется новый фактор воздействия на биоценотический покров, по своей силе соизмеримый с воздействиями ключевых видов – производящее хозяйство (Краснов, 1971; Мерперт, 1974). В остеологическом материале сокращается количество находок ди-

ких копытных (зубра, тура, тарпана и др.), все большую долю составляет домашний скот (Цалкин, 1956); в споропыльцевых спектрах появляется пыльца культурных злаков (Крупенина, 1973). К концу среднего голоцена одним из результатов антропогенного преобразования био-

геоэкологического покрова стало формирование степной зоны на юге Восточной Европы (Восточноевропейские..., 1994). Это событие можно считать вторым крупным шагом к формированию современной зональности.

#### **Поздний голоцен (эпоха железа)**

Сравнение ареалов древесных видов показывает, что в позднем голоцене широколиственные и темнохвойные виды, как и в среднем голоцене, практически всюду встречаются вместе (рис. 3.Г). Однако оценка участия деревьев в споропыльцевых спектрах демонстрирует сокращение доли темнохвойных видов на юге и увеличение на севере, по сравнению со средним голоценом (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977). Эти изменения свидетельствуют о начале трансформации ареалов темнохвойных и широколиственных видов, которая завершилась оформлением зон тайги и широколиственных лесов.

Значительные перемещения на север южной границы ели и пихты, видимо обусловлены антропогенной аридизацией юга Восточной Европы и расширением сформировавшейся в среднем голоцене степной зоны. Отступление на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма, липы, дуба и др.) явилось результатом развития подсечно-огневого земледелия (Краснов, 1971), сопряженного с массовым выжиганием лесов на севере Восточной Европы (Елина и др., 1996). В это же время развитие домашнего оленеводства (Городков, 1954), также сопровождаемое усиленным выжиганием лесов на их северной границе, привело к развитию зоны тундр.

Палеонтологические и археологические данные свидетельствуют о сохранении в позднем голоцене смешанного характера фауны на большей части территории Восточной Европы (рис. 2.Г). Местами такой характер фауны сохранялся до недавнего времени. Так, в конце 18-го века на пространстве от нынешней Воронежской области до севера Казахстана и юга Западной Сибири еще встречались тарпаны и куланы (Гмелин, 1771); северные олени при зимних кочевках регулярно доходили до севера калмыцких степей (Паллас, 1773). В начале 19-го века сурки были распространены на территории нынешней Калужской области (Зельницкий, 1804). В целом на протяжении позднего голоцена практически завершилось вымирание ключевых видов животных. Вымерли зубр, тур, тарпан; на грани исчезновения в 18-ом – начале 20-го веков оказались бобр, сайгак. Существование открытых и полукрытых пространств, поддерживаемых ранее средообразующей деятельностью фитофагов, стало целиком зависеть от деятельности человека.

Итак, антропогенно обусловленное расчленение лесного пояса Восточной Европы на зоны тайги и широколиственных лесов, формирование зоны тундр, с одной стороны, и окончательную потерю природных ключевых видов пастбищных экосистем, с другой, можно рассматривать как третий шаг к формированию современной зональности.

#### **Заключение**

Использование представлений о ключевых видах позволяет предложить один из возможных сценариев развития биоэкологического покрова Восточной Европы с конца плейстоцена до современности. В начале анализируемого периода средообразующая деятельность наиболее мощных ключевых видов определяла макро- и мегамасштабную гетерогенность среды. Эта биологически обусловленная гетерогенность нивелировала климатическую гетерогенность территории Восточной Европы и определяла возможность одновременного устойчивого сосуществования (практически на всем ее протяжении) видов разной экологии, формируя и поддерживая тем самым смешанный характер флоры и фауны. В связи с этим четко выраженная природная зональность в конце плейстоцена и в древнем голоцене отсутствовала. После уничтожения наиболее крупных фитофагов мезо- и макрогетерогенность среды поддерживалась оставшимися ключевыми видами. В результате, смешанность фауны и флоры, описанная для плейстоцена и древнего голоцена (Пидопличко, 1954; Флеров и др., 1955; Кузьмина, 1971; Гричук, 1989 и др.), сохранялась в той или иной мере на большей части Восточной Европы до позднего голоцена включительно.

Формирование современной зональности рассматривается нами как постепенный процесс ослабления роли природных ключевых видов и замены ее антропогенными воздействиями, сначала в мезо-, затем в макромасштабе. Предложенный сценарий реконструкции исключает большую мобильность природных зон в голоцене и ранее, что хорошо согласуется с биологически обусловленными медленными темпами расселения растений и ряда животных.

В ходе формирования современной зональности ареалы ключевых видов растений с конца плейстоцена до позднего голоцена оставались практически неизменными. Существенные изменения ареалов этих видов датируются уже историческим временем. Вместе с тем, исчезновение наиболее крупных ключевых видов животных и существенные преобразования ареалов других видов животных отмечены на протяжении всего голоцена. Эти различия



в судьбе ключевых видов растений и животных в значительной степени определили потенциально лесной характер большей части территории Восточной Европы и в настоящее время.

Окончательное оформление современной зональности можно датировать одним-двумя последними тысячелетиями. Подробный анализ позднеголоценовых преобразований Восточной

Европы – отдельная широкая задача, для решения которой, помимо палеонтологических и археологических данных, необходимо использовать исторические источники.

Исследования проведены при частичной поддержке грантов ГНТП «Биоразнообразие» РФФИ №98-04-48846, №98-04-48329.

### Литература

- Абатуров Б.Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука, 1979. 128 с.
- Абатуров Б.Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах // Растительные животные в экосистемах суши. М.: Наука, 1986. С. 7-12.
- Антипина Е.Е., Маслов С.П. Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука, 1994. С. 111-120.
- Бадер О.Н. Проблема смещения ландшафтных зон в голоцене и археология // Первобытный человек, его материальная культура и природная среда в плейстоцене и голоцене. М., 1974. С. 225-230.
- Береговая Н.А. Палеолитические местонахождения СССР. М.–Л.: изд-во АН СССР, 1960. 210с.
- Береговая Н.А. Палеолитические местонахождения СССР. Л.: Наука, 1984. 172 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс. Т. II, 1974. 422 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс. Т. III, 1975. 426с.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР (История, образ жизни и хозяйственное использование). Л.: Наука, 1979. 309 с.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980. С. 3-19.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Экологическая структура мамонтовой фауны Евразии // Зоол. Журн. Т. 62. Вып. 8, 1983. С. 1245-1251.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. 364с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Т.1. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. 776 с.
- Городков Б.Н. Материалы для познания четвертичных ландшафтов Арктики // Бот. журн. Т. 39. N 1, 1954. С. 16-29.
- Гмелин С.Г. Путешествие по России для исследования трех царств природы естества. Часть первая. Путешествие из Санктпетербурга до Черкаска, Главного города Донских казаков в 1768 и 1769 годах. СПб., 1771. 272 с.
- Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М., 1989. 183 с.
- Дорофеев П.И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М. – Л. Вып. IV, 1963. С. 5-180.
- Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А. Этапы развития растительности голоцена в Южной и Восточной Карелии // Бот. журн. Т.81. N 3, 1996. С. 1-17.
- Заугольнова Л.Б. Современные представления о структуре растительного покрова: концепция иерархического континуума // Успехи совр. биол. Т. 119. №2, 1999. С. 115-127.
- Зельницкий. Обзорение Калужской губернии в естественном ее состоянии // Уралия. Периодическое издание в Калуге, первая четверть, 1804. С. 15–56.
- Краснов Ю.А. Раннее земледелие и животноводство в лесной полосе Восточной Европы. М.: Наука, 1971. 168 с.
- Крупенина Л.А. Признаки антропогенного влияния на растительный покров центральной части Среднерусской возвышенности в голоцене // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 91-97.
- Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем голоцене // Материалы по фаунам антропогена СССР. Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1971. С. 44-122..
- Мерперт Н.Я. Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья М.: Наука, 1974. 152 с.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
- Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. Ч. 1. СПб., 1773. 784 с.
- Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде. Вып. 2. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны. Киев: Изд-во АН УССР, 1951. 264 с.
- Пидопличко И.Г. О ледниковом периоде. Вып. 3. История четвертичной фауны европейской части СССР. Киев.: Изд-во АН УССР, 1954. 220с.
- Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1. // Вестн. зоологии. N 5, 1991. С. 45-53.
- Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. // Вестн. зоологии. N 1, 1992. С. 58-66.
- Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. // Вестн. зоологии. №1, 1993. С. 63-71.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 637 с.
- Серебрянный Л.Р. Распространение древесных пород на Северо-Западе СССР в послеледниковое время

- // Палинология голоцена и маринология. М.: Наука, 1973. С. 14-18.
- Скалон В.Н. Речные бобры Северной Азии. М.: МОИП, 1951. 208 с.
- Смирнова О.В. Популяционная организация биоцено- тического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биологии. Т. 118. N 2, 1998. С. 25-39.
- Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биogeографии. Киев: Наукова думка, 1988. 200с.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.
- Цалкин В.И. Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси // Материалы и исследова- ния по археологии СССР. № 51. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 185 с.
- Флеров К.К., Трофимов Б.А., Яновская Н.М. История фауны млекопитающих в четвертичной периоде. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1955. 40 с.
- Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо- Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Martin P.S. Prehistoric Overkill; The Global Model // Quaternary Extinctions. Tucson, 1984. P. 354-403.
- The mosaic-cycle concept of ecosystems // Ecol. studies. V. 85, 1991. 105 p.

**Modern biogeographical zones of East Europe as a result of transformation of the late Pleistocene key species complex**

**O.V.Smirnova\*, V.N.Kalyakin\*\*, S.A.Turubanova\*\*\*, M.V.Bobrovsky\*\*\*,**

**\*CEPL.RAN,**

117418, Moscow, Novoscheremushkinskaja 69,  
smirnova@cepl.rssi.ru

\*\*MGU, Geographical faculty, Department of Biogeography,  
119899, Moscow, Vorob'evy Gory, Moscow State university,  
kalyakin@l.zoomuz.bio.msu.ru

\*\*\* PGU;

142292, Pushchino, Moscow Region, st. Nauki 3  
lala@syseco.pgu.serpukhov.su

The concept of key species was used for analysis of ecosystem structure and development of natural zones of Eastern Europe from the terminal Pleistocene to the terminal Holocene. A large amount of paleontological and archeological data was systematized with the used of a computer database including 2921 records on plants from 370 sites and 2999 on animals from 870 sites. The maps for 22 key species ranges and their groups were produced by GIS technology in the ArcView system. The structure of the main ecosystem of Eastern Europe was reconstructed for four periods: the terminal Pleistocene and Early, Middle and Late Holocene.

It is concluded that the modern biogeographic zones were formed in the Late Holocene as a result of human activities.