

М. С. Комар

О ПОЛОЖЕНИИ ЕВРОПЕЙСКИХ ГЛЯЦИАЛЬНЫХ РЕФУГИУМОВ ДРЕВЕСНЫХ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ*(Рекомендовано акад. НАН Украины П. Ф. Гожиком)*

Розглянуто можливість збереження деревної рослинності в рефугіумах протягом останнього плейстоценового зледеніння в пери- та екстрагляціальних областях Європи. Проаналізовано розміщення рефугіумів деревних на території Європи.

The possibility of conservation of tree vegetation in the refugia during the Last Pleistocene glaciation in the peri- and extraglacial areas of Europe had considered. The placement of tree refugia in Europe had analyzed.

Введение

Вопрос существования и расположения рефугиумов древесных пород на территории Центральной Европы на протяжении последнего ледникового возник в связи с укоренившимся мнением многих геологов и палинологов о том, что покровное оледенение в северных широтах и исключительно холодные условия в пери- и экстрагляциальной областях привели практически к полному исчезновению древесной растительности. Этот вопрос очень важен с точки зрения реконструкции климатических показателей времени последнего плейстоценового оледенения. Многими западными палинологами, среди которых Н. Н. Birks, К.-Е. Behre, К. Matakowa, W. H. Zagwijn и др., растительность этого времени характеризуется как тундра, парковая тундра, тундростепь и перигляциальная степь. Ими сделан вывод, что древесная, в особенности широколиственная растительность, сохранилась исключительно в рефугиумах. S. Brewer, R. Cheddadi, J. L. de Beaulieu и M. Reille на основании сведений, содержащихся в Европейской палинологической базе данных, сделали вывод о том, что основными европейскими рефугиумами широколиственных пород, в частности рода *Quercus*, являются Иберийский п-ов (рефугиумы типа Padul), Южная Италия (рефугиумы типа Laghi di Monticchio), Балканский п-ов (Ioannina). V. I. Shopov относит к ним и юго-восточное побережье Черного моря. Именно из этих рефугиумов, по мнению указанных авторов, началось расселение широколиственных древесных по территории Европы. Из числа возможных ре-

фугиумов ими были исключены Северная Испания, Южная Франция и Альпы, а также Северные Балканы, упоминаемые В. Hantley и Н. J. B. Birks. Следует заметить, что данные авторы не исключили возможности существования других небольших группировок древесных, хотя и подчеркнули, что главными источниками миграции древесных широколиственных являются перечисленные выше. Особое внимание эти авторы обращают на то, что время начала расселения древесных — позднеледниковье, т. е. предполагается, что на протяжении практически всего гляциала древесная растительность сохранилась только в этих рефугиумах. Причиной такого, на наш взгляд, ошибочного вывода могла послужить слабая изученность субаэральных отложений методом спорово-пыльцевого анализа. Многочисленные публикации украинских и в последние годы европейских исследователей указывают на присутствие древесной растительности, в том числе широколиственной, в растительном покрове даже во время максимального позднеплейстоценового похолодания. Подобному утверждению также противоречат данные о возможностях и скоростях миграции различных пород древесных и сведения о способности к эцезису*, изложенные во многих работах.

База данных

Для решения поставленной задачи были использованы сведения, содержащиеся в Европейской палинологической базе данных,

* Эцезис (от греч. oikisis — колонизация) — процесс завоевания растениями свободного пространства.

результаты собственных исследований автора, литературные данные о находках микро- и макрофитофоссилий, а также современные материалы об экологических требованиях, возможностях и скоростях миграции различных пород древесных.

Дискуссия

Прежде чем рассматривать локализацию европейских рефугиумов древесной растительности, следует ответить на вопрос: действительно ли изменение климатических условий вследствие наступления последнего оледенения привело к полному исчезновению древесной растительности на территории всей Европы?

Данные разных исследователей свидетельствуют, что растительный покров времени климатического оптимума последнего межледниковья выглядел следующим образом [14] (рис. 1). На территории Европы можно было выделить пять флористических провинций: Западноевропейскую (территория современной Атлантическо-Европейской провинции, выделенной А. Л. Тахтаджяном [10]), Центральноевропейскую (охватывавшую среднюю часть Европы к северу от Альп), Восточноевропейскую (аналогичную современной Восточноевропейской провинции), Североевропейскую (занимавшую территорию севернее 60° с. ш.) и Субсредиземноморскую (область современных Иллирийской и Эвксинской провинций А. Л. Тахтаджяна) [4]. Флора Западноевропейской провинции характеризовалась присутствием средиземноморских древесных пород. Для дендрофлоры Центральноевропейской провинции было характерно участие западноевропейско-средиземноморско-кавказских видов. Восточноевропейская провинция времени последнего межледниковья флористически отличалась от современной присутствием таких средневропейских древесных пород, как *Tilia platyphyllos*, *Quercus petraea*, *Viscum album* и др., хотя границы провинции остались неизменными. Дендрофлора Североевропейской провинции включала неморальные виды, наименее требовательные к условиям среды: *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*. Флора Субсредиземноморской провинции в ээмское время, в отличие от других районов Европы, по-видимому, была близка к совре-

менной. То есть степень участия древесной растительности в растительном покрове территории Европы на протяжении ээмского (микулинского) межледниковья была достаточно высока. По данным В. Frenzel [16], в начальные фазы последнего межледниковья в Центральной Европе летние температуры были выше современных на 1—1,5°C, во время климатического оптимума — на 3,5—4°C и лишь после так называемой фазы граба начали медленно снижаться. Зимние температуры также были выше современных, однако их рост начался позднее летних и продолжался практически до конца интергляциала. Многочисленные сведения других исследователей [1—3, 15, 27 и др.], а также собственные данные подтверждают это.

Последовавшее за ээмским (микулинским, прилукским, гороховским) межледниковьем валдайское (Würm, Weichselian) оледенение привело к изменению всех основных параметров, а именно: термического и водного режима, количества солнечной радиации, направления циркуляции воздушных масс. По длительности это оледенение (примерно 90 тыс. лет) можно сравнить с каждым из оледенений раннего и среднего плейстоцена. Однако его характер существенно отличался от предшествующих. Валдайский (Würm, Weichselian) мегаритм подразделяется на три крупных ритма (ранний, средний и поздний), которые, в свою очередь, были неоднородными и характеризовались климатическими флуктуациями более низких рангов разной длительности и интенсивности (рис. 2). Трансформации растительного покрова были тесно связаны с изменениями климата и, как следует из приведенной кривой, имели волнообразный характер.

Принцип Ле-Шателье описывает очень важное свойство биогеоценозов как биологических систем. Этим свойством является их саморегуляция, т. е. способность выдерживать высокие нагрузки неблагоприятных внешних воздействий и возвращаться в условно исходное состояние после существенных нарушений их структуры. Существует, однако, определенный "порог", после которого механизмы самовосстановления не срабатывают и биогеоценоз, составной частью которого является фитоценоз, необратимо разрушается.



Рис. 1. Растительный покров Северного полушария в оптимум последнего плейстоценового межледникова

Представленная кривая (рис. 2) отражает изменения растительного покрова в северной части Центральной Европы, в районах существенного влияния покровного оледенения. Но, как видно на ней, даже в этих районах лесные группировки после некоторого сокращения занимаемых площадей в течение ранних стадийов Herning и Rederstall смогли практически восстановить свои границы во время следующих за ними интерстадиалов Amersfoort/Brorup и Odderade (рис. 2). Основные изменения характера лесных группировок произошли на уровне видов-лесообразователей: широколиственные породы были практически полностью вытеснены хвойными и мелколиственными. Даже в начале плинiglaciala в

интерстадиале Oerel лесные сообщества продолжали существовать, хотя занимаемые ими площади существенно сократились. Только по мере усиления степени похолодания и аридизации климата в среднем плинiglaciala лесная растительность окончательно утратила свои позиции. На смену лесным пришли сначала сообщества парковой тундры, а затем тундры и к концу оледенения степи. То есть коренные изменения растительного покрова под влиянием изменения климата продолжались достаточно длительное время, приблизительно 50 тыс. лет: от 110 тыс. лет назад, времени окончания последнего интерglaciala, до 60 тыс. лет, времени интерстадиала Oerel. Ухудшение климатических условий в начале

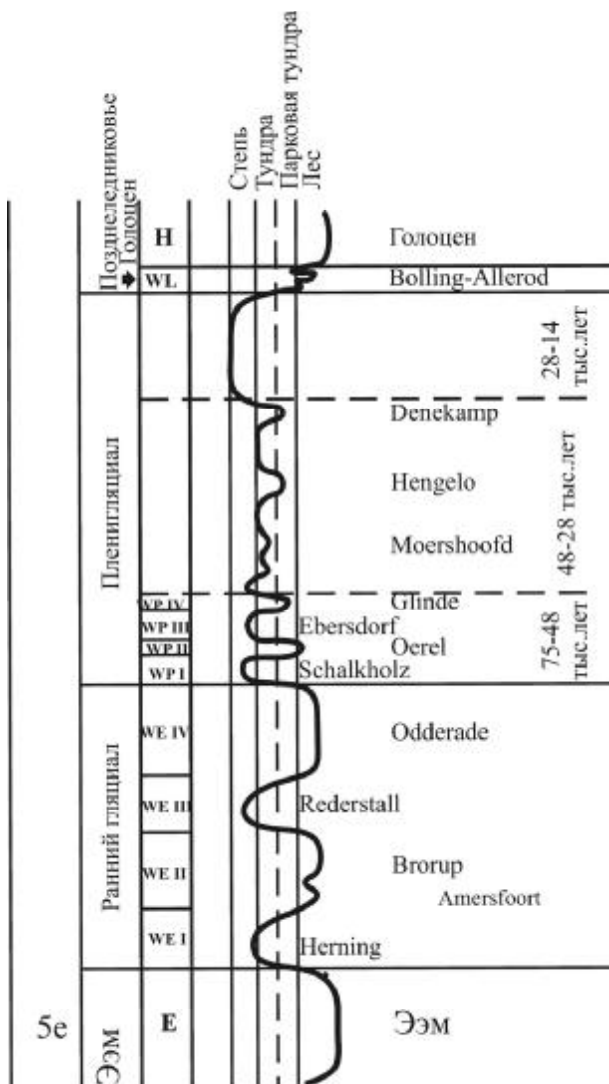


Рис. 2. Схематическая диаграмма, показывающая последовательность интерстадиалов последнего гляциала и характеристики растительного покрова северной части Центральной Европы [13]

гляциала послужило причиной снижения устойчивости лесной растительности, но до достижения критического уровня лесные группировки еще могли возобновляться генеративным способом. Когда же нагрузки достигли экстремальных значений, генеративный способ сменился наименее продуктивным вегетативным, что привело к исчезновению лесных сообществ.

Кривые, построенные для других регионов по результатам автора и последним литературным данным, также показывают определенное сходство с вышеприведенной кривой. Однако, судя по этим кривым, степень влияния покровного оледенения на растительный покров пери- и экстрагляци-

альной областей была ниже, чем на северо-западе Центральной Европы (рис. 3).

Для правильной оценки мест расположения рефугиумов древесной растительности территории Европы следует учесть способы и возможности миграции различных древесных растений.

По мнению И. Ф. Удры, процесс миграции происходит следующим образом: "авангардная группа особей периферийной популяции вида > инвазионные особи этой популяции > инвазионные группы особей этой же популяции > расширение границ популяции вида на новых местах или при изоляции и в несколько отличающихся условиях последующее вычленение новой популяции, а при более резких отличиях в условиях обитания — превращение ее в экотип и разновидность" [12, с. 102]. При этом он подчеркивает, что для определения миграционных способностей растений необходимо учитывать три основных этапа, а именно: генеративное размножение (особенно опыление и оплодотворение), диссеминацию и эцезис.

Особенности опыления и оплодотворения у семенных растений определяют пределы эффективности этих процессов и ограничивают миграционные возможности растений. Очень важна роль перекрестного опыления, так как самоопыленные растения более подвержены преждевременному отмиранию.

Миграционные возможности семенных растений могут реализовываться путем диссеминации. Диссеминация — активный способ расселения растений наравне с вегетационным. Эффективность того или иного способа диссеминации зависит как от дальности, так и от массовости распространения семян. Единичные растения практически не способны закрепиться и выжить в конкурентной среде. Занятые местообитания в состоянии удерживать только биогруппы или популяции вида. Поэтому для выживания вида более важным, чем дальность расселения, является образование вблизи от материнских особей своих популяций, способных выдержать конкурентную борьбу с другими представителями растительности.

Все основные способы диссеминации как у древесных, так и у многолетних семенных растений содействуют постепенному

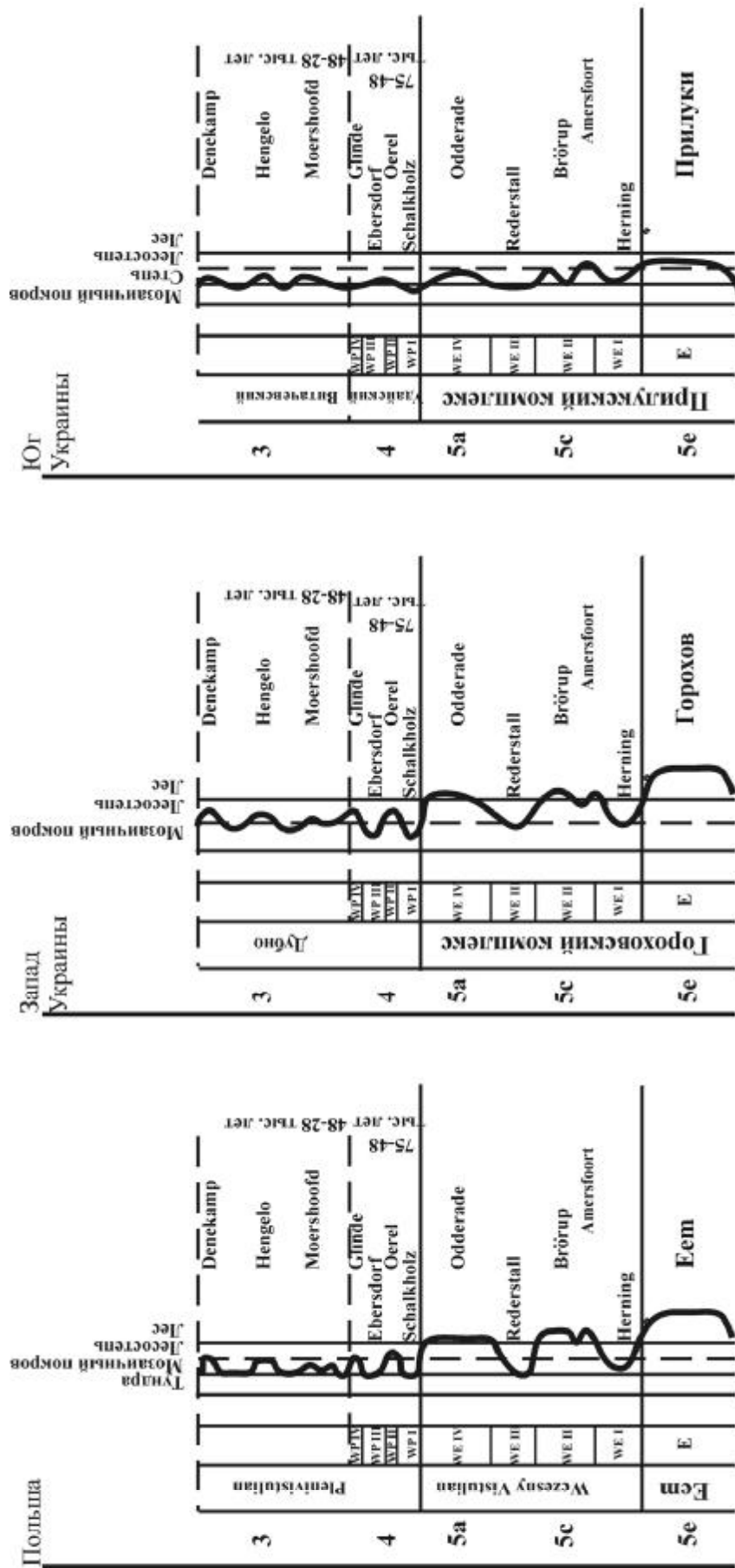


Рис. 3. Схематическая диаграмма, показывающая последовательность интерстадиалов последнего гляциала и характеристики растительного покрова Польши и Украины

расселению на расстояния, обусловленные возможным перекрестным опылением определенного вида, а их ареалы формируются под влиянием физико-географических, биотических и антропогенных факторов [12].

Однако даже успешное опыление, оплодотворение и диссеминации не всегда приводят к расселению растений. Поэтому о миграции можно говорить лишь после того, как у группы прижившихся особей вида появится потомство. Медленный темп расселения многолетних семенных растений обусловлен замедленными эколого-генетическими перестройками, постепенностью и длительностью приспособления мигрирующего вида к новым условиям. Мнение о высоких скоростях миграции древесных противоречит популяционной сущности самого вида.

Каковы же темпы расселения и миграционные возможности различных древесных? В работе И. Ф. Удры [12] приведено обоснование скорости расселения и миграции основных видов и групп лесных древесных растений.

По степени миграционных возможностей и роли лесных пород в образовании сообществ растения подразделены на следующие группы:

- Лиственные эуанемохоры (пионерные лесообразователи). К ним относятся виды родов березы (*Betula*), осины и тополя (*Populus*), ивы (*Salix*) и ольхи (*Alnus*).
- Светлохвойные эуанемохоры (пионерные эдификаторы). К ним принадлежат светлохвойные древесные виды. В умеренном поясе — это виды родов сосны (*Pinus*), в основном из секции *Diploxylon*, и лиственница (*Larix*).
- Темнохвойные эуанемохоры (таежные эдификаторы) — это виды родов ели (*Picea*), пихты (*Abies*), тсуги (*Tsuga*), псевдотсуги (*Pseudotsuga*) и кедра (*Cedrus*).
- Темнохвойные барохорно-зоохорные породы (лесные эдификаторы). К этим породам относятся в основном кедровые сосны из секции *Haploxylon* (*Pinus cembra* L., *P. sibirica* Du Tour, *P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Regel), а из секции *Diploxylon* — *Pinus pinea* L.
- Лиственные барохорно-зоохорные породы (неморальные эдификаторы).

К ним принадлежат медленнорастущие долгоживущие широколиственные виды родов семейства буковых (*Fagaceae*): дуб (*Quercus*), бук (*Fagus*), каштан (*Castanea*). В эту группу также входит каштан конский (*Aesculus*) и виды рода орех (*Juglans*).

- Древесные гемианемохоры (лесные конфекторы). К ним относятся породы, не образующие монодоминантных, но являющиеся важнейшими компонентами широколиственных лесов. Это виды родов: клен (*Acer*), липа (*Tilia*), граб (*Carpinus*), ясень (*Fraxinus*) и ильм (*Ulmus*). По способу опыления некоторые из них анемофильны (граб, ильм, ясень), а часть энтомофильны (клен и липа).
- Древесные зоохоры (лесные ягодные и плодовые ассектаторы). Древесные и кустарниковые виды растений, расселяющиеся на достаточно далекие расстояния с помощью животных и птиц или древесные зоохоры — это, как правило, виды с сочными плодами и ягодами (например рябина (*Sorbus aucuparia* L.), береска (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz), бузина (*Sambucus* sp.), калина (*Viburnum* sp.), крушина (*Rhamnus* sp.), кизил (*Cornus mas* L.), жимолость (*Lonicera* sp.) и др.).

Данные о скоростях расселения и наиболее вероятных пределах скорости миграции основных видов древесных были собраны И. Ф. Удрой в таблицу. Из этой таблицы следует, что скорость миграции растительных компонентов определенных формаций близка к скорости миграции основных эдификаторов этих формаций, т.е. прослеживается тесная взаимосвязь структурных элементов формаций. Так, скорость миграции элементов формаций пионерных лесообразователей достигает 100 м/год и более. Меньшая скорость миграции (30—60 м/год) характерна для эдификаторов светлохвойных лесов. Еще меньшую скорость миграции показывают плодово-ягодные ассектаторы-зоофилы с зоохорной диссеминацией (40—50 м/год). Таежные эдификаторы с легкими семенами мигрируют со скоростями 10—25, с тяжелыми семенами — 15—20 м/год. Скорость миграции неморальных эдификаторов и их спутников вместе с конфекторами и некоторыми ассектаторами колеблется в пределах 5—10 м/год.

А. А. Челурная [13] в своем автореферате приводит другие скорости миграции некоторых лиственных, рассчитанные ею: для граба — 530—640 и для дуба — 250—280 м/год. Она пишет, что эти данные совпадают с данными Л.Р. Серебряного [7], а также В. Hantley и J. Birks [17]. Однако И. Ф. Удра [12] еще раньше показал несостоятельность подобных выводов.

А теперь рассмотрим вопрос о возможности размещения основных европейских гляциальных рефугиумов на Иберийском и Балканском п-овах и в Южной Италии.

Как известно, климат — основной направляющий фактор миграции растений за пределы их ареалов. Сочетание климата с эдафическими условиями, особенностями рельефа, отсутствием или наличием биотических препятствий определяет пути и темпы миграций. Как упоминалось ранее, при ухудшении климатических условий амплитуда экологической пластичности вида уменьшается, т. е. ухудшение климатических параметров приводит к сокращению ареала вида. При последующем улучшении климатических параметров растительные группировки будут стремиться восстановить и затем расширить свои границы. Однако следует помнить очень важное условие, которое упоминается в многочисленных работах, а именно: распростра-

ние наземных растений происходит постепенно, без разрыва их ареалов.

Если измерить расстояния от общепринятых (Иберийский п-ов (рефугиумы типа Padul), Южная Италия (рефугиумы типа Laghi di Monticchio), Балканский п-ов (Ioannina)) и возможных рефугиумов до некоторых исследованных разрезов, то мы получим следующие цифры (см. таблицу).

Расчет предполагаемого времени миграции некоторых древесных на данные расстояния, исходя из максимальных скоростей, показывает, что при таких скоростях многократное расселение и миграция древесных растений из рефугиумов Иберийского и Балканского п-овов и Южной Италии на протяжении интерстадиалов последнего ледникового отрезка совершенно невозможно. Следовательно, существуют две вероятности. Либо древесная растительность могла сохраняться в других рефугиумах, либо влияние климатических и эдафических факторов было не настолько сильным, чтобы полностью уничтожить эту растительность в пери- и экстрагляциальной областях Центральной и некоторой части Восточной Европы.

В литературе, особенно последнего времени [25, 26 и др.], содержатся сведения о находках пыльцы и макроостатков древесных растений в отложениях, датированных

Расстояние (км) между предполагаемыми рефугиумами и исследованными разрезами

Рефугиум	Разрез	Приблизительное расстояние (км)
Южная Италия	Bad Kosen	1136
То же	Dolni Vestonice	862
Балканский п-ов	Bad Kosen	1434
То же	Dolni Vestonice	1045
Северные Балканы	Bad Kosen	1358
Северные Балканы	Dolni Vestonice	928
То же	Tarnawce	787
– “ –	Езуполь	686
– “ –	Роксоланы	560
– “ –	Великая Андрусовка	995
– “ –	Межирич	895
Карпаты	Bad Kosen	1000
То же	Dolni Vestonice	600
– “ –	Tarnawce	230
– “ –	Езуполь	100

временем последнего плейстоценового оледенения. Авторами публикаций делается вывод о существовании древесных группировок в местах находок микро- и макрофоссилий. Можно заметить определенную закономерность локализации упомянутых древесных группировок. Все они находятся в экстрагляциальной области, в районах развития пород лессово-почвенной формации с сингенетическим типом почвообразования. Для них характерно либо близкое расположение горных сооружений, либо приуроченность к речным долинам. О. В. Смирнова и другие исследователи в серии работ, используя концепцию ключевых видов [8—9, 11], представили реконструкцию биоценотического покрова Восточной Европы с конца плейстоцена до позднего голоцена на основе анализа более 400 палеобиологических и археологических источников. Авторы сделали вывод, что "...Одновременное присутствие ключевых видов животных, характерных в настоящее время для различных природных зон, в пределах одной и той же локальной и/или региональной территорий, 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 ценоценотической приуроченности находили необходимые условия для совместного обитания" [8, с. 139].

J. R. Stewart и A. M. Lister [23] также отмечали, что в конце плейстоцена хорошо изученные европейские южные и восточные рефугиумы теплолюбивых животных и растений были дополнены загадочными "убежищами" в Северной Европе. Эти северные "убежища" были расположены в районах с защищенным рельефом, что при условии стабильности подходящего микроклимата может частично объяснить присутствие в конце плейстоцена комплексов млекопитающих, не имеющих современных аналогов ("nonanalogue").

В качестве возражений этому утверждению P. C. Tzedakis et al. [24] привели следующие доводы. Нет четких генетических доказательств существования разобщенных рефугиумов к северу от главной для умеренных древесных пород рефугиальной области Европы. Появление умеренных видов древесных происходило либо не во время максимального похолодания последнего оледенения (19—23 тыс. лет), либо датировки осадков некорректны. Имеющиеся данные свидетельствуют, что послеледниковая колонизация умеренными видами древесных не происходила севернее 45° с. ш., а их выживание и история миграции может отличаться от приведенных примеров. Данные об остатках умеренных видов млекопитающих в Северной Европе не ясны, но, возможно, J. R. Stewart и A. M. Lister должны были бы сослаться на поведенческие размещения и факультативные адаптации животных, чем пытаться заставить данные палеоботаники соответствовать истории млекопитающих.

Однако позднее R. S. Sommer, A. Nadachowski также отметили [22], что гляциальные рефугиумы были основными областями для выживания умеренных видов во время неблагоприятных экологических условий времени последнего оледенения и источниками послеледниковой реколонизации. Они подчеркнули, что географический диапазон исследованных ими 47 археологических объектов четко показывает их расположение, которое отличается от традиционных рефугиальных областей умеренной фауны. Значительное число стоянок, расположенных на юго-западе Франции и в Карпатском регионе, содержат костные остатки благородного оленя *Cervus elaphus*, косули *Capreolus capreolus*, дикого кабана *Sus scrofa* и красной лисицы *Vulpes vulpes*. Фаунистический состав большинства изученных палеолитических памятников указывает на совместное появление этих умеренных видов с адаптированными к холоду фаунистическими элементами, таких как мамонт *Mammuthus primigenius* и/или северный олень *Rangifer tarandus*. Эти авторы отмечают, что, к сожалению, места гляциальных рефугиумов животных и растений, как правило, описаны моделями без ссылки на реальные географические диапазоны того времени.

Данные о позднегляциальной и голоценовой истории растительности территории Польши, собранные польскими палинологами [20], также показывают, что Карпатско-Судетский регион играл важную роль источника послеледниковой реколонизации древесных пород. Вывод о важности Западных Карпат как крупного древесного рефугиума времени последнего плейстоценового оледенения содержится и в работах чешских исследователей. Ими подчеркивается, что в Паннонском бассейне и районе Моравского передового прогиба также сохранялась древесная растительность даже во время максимума последнего оледенения, хотя степень разреженности древесных группировок была выше, чем в Карпатах [18].

Подтверждение значения Карпатского региона как рефугиума древесных пород мы находим и в более ранних публикациях [21], где подчеркивается, что этот регион как рефугиальный сформировался еще в неогене.

Проведенные автором исследования как опорных разрезов, так и позднепалеолитических археологических объектов территории Центральной и некоторой части Восточной Европы [5, 19 и др.] не только подтверждают заключение о рефугиальном значении Карпатского региона, но и позволяют сделать вывод о том, что практически вся территория Украины, за исключением крайних северных и некоторых западных районов, была своеобразным рефугиумом древесных пород на протяжении всего последнего оледенения. Горные сооружения Карпат и Крыма, Донбасс и долины крупных рек служили отличными "убежищами" древесных пород, даже широколиственных и умеренно термофильных.

Похожую точку зрения относительно расположения гляциальных рефугиумов на Русской (Восточно-Европейской) равнине высказал еще в 1892 г. П. Ф. Маевский [6]. По его мнению, к реликтовым районам относятся Подольская возвышенность, Донецкий кряж, гранитные выходы в районе Жданов — Бердянск, правобережье Днепра, некоторые возвышенности в Харьковской, Курской, Воронежской и Тульской областях с выходами мела и известняков ("горные боры"), приволжские возвышенности, Средний и Южный Урал. Именно из

этих районов, а также из реликтовых центров Центральноевропейской и Кавказской провинций происходило расселение растений в послеледниковое время на Восточно-Европейской равнине.

Выводы

1. Существование южных Европейских рефугиумов, таких как Иберийский п-ов (рефугиумы типа Padul), Южная Италия (рефугиумы типа Laghi di Monticchio), Балканский п-ов (рефугиумы типа Ioannina), не вызывает сомнений.

2. Нельзя исключить Северную Испанию, Южную Францию и Альпы, а также Северные Балканы из числа рефугиальных областей.

3. Несомненно, Карпатский регион являлся одним из крупных рефугиумов древесных пород на протяжении последнего плейстоценового оледенения для территории Центральной Европы.

4. Практически вся территория Украины, за исключением крайних северных и части западных районов, была своеобразным рефугиумом древесных пород на протяжении всего последнего оледенения. Горные сооружения (Карпаты и Крым), Донбасс и долины крупных рек служили отличными "убежищами" древесных пород, даже широколиственных и умеренно термофильных.

1. Величко А. А., Гричук В. П., Гуртовая Е. Е. и др. Палеоклиматические реконструкции для оптимума микулинского межледниковья на территории Европы // Изв. АН СССР. Сер. геогр. — 1982. — № 1. — С. 15—27.
2. Величко А. А., Зеликсон Э. М., Борисова О. К. и др. Количественные реконструкции климата Восточно-Европейской равнины за последние 450 тыс. лет // Там же. — 2004. — № 1. — С. 7—25.
3. Величко А. А., Новенко Е. Ю., Зеликсон Э. М. и др. Природные условия микулинского (зэмского) межледниковья в Центральной и Восточной Европе. Сравнительный анализ // Там же. — № 6. — С. 41—57.
4. Зеликсон Э. М. Флористическое районирование Европы в микулинское (зэмское) межледниковье // Там же. — 1983. — № 2. — С. 90—97.
5. Комар М. Палеогеографические особенности последнего интергляциал-гляциального

- цикла на территории Украины // Материалы междунар. науч. конф. "Актуальные проблемы геологии Беларуси и смежных территорий", посвящённой 90-летию со дня рождения акад. НАН Беларуси А.С. Махнач. — Минск, 2008. — С. 117—120.
6. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части России. — М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2006. — 600 с.
 7. *Серебрянный Л. Р.* Динамика распространения некоторых древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время // Палинология голоцена. — М.: Наука, 1971. — С. 17—31.
 8. *Смирнова О. В., Бобровский М. В., Турубанова С. А., Калякин В. Н.* Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. — М.: Наука, 2004. — № 1. — С. 134—147.
 9. *Смирнова О. В., Калякин В. Н., Турубанова С. А., Бобровский М. В.* Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. — М.: ГЕОС, 2001. — С. 200—208.
 10. *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.
 11. *Турбанова С. А.* Экологический сценарий истории формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий на основе реконструкции ареалов ключевых видов животных и растений: Дис. ... канд. биол. наук. — М., 2002. — 101 с.
 12. *Удра И. Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. — Киев: Наук. думка, 1988. — 196 с.
 13. *Челурная А. А.* Пространственно-временной анализ динамики растительности в пределах лесной зоны Восточно-Европейской равнины в микулинское межледниковье (по палинологическим данным): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — М., 2009. — 24 с.
 14. *Behre K.-E.* Biostratigraphy of the last glacial period in Europe // *Quatern. Sci. Rev.* — 1989. — Vol. 8. — P. 25—44.
 15. *Drescher-Schneider R.* The Riss-Wurm interglacial from West to East in the Alps: an overview of the vegetational succession and climatic development // *Geologie en Mijnbouw/Netherlands Journal of Geosciences.* — 2000. — Vol. 79, № 2/3. — P. 233—239.
 16. *Frenzel B.* Das Klima des letzten Interglazials in Europa // *Palaoklimaforschung.* — 1991. — Vol. 1. — S. 51—78.
 17. *Hantley B., Birks H. J. B.* An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13000 years ago. — Cambridge: Cambridge University Press, 1983. — 667 p.
 18. *Jankovska V., Pokorny P.* Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republik) // *Preslia.* — 2008. — P. 307—324.
 19. *Komar M., Lanczont M., Madeyska T.* Spatial vegetation patterns based on palynological records in the loess area between the Dnieper and Odra rivers during the last interglacial-glacial cycle // *Quatern. Intern.* — 2009. — Vol. 198, № 1—2. — P. 152—172.
 20. *Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps* (Ed. M. Ralska-Jasiewiczowa). — Krakow: W. Szafer Inst. of Botany Polish Acad. of Sci., 2004. — 444 p.
 21. *Navrotskaya J. L., Syabryaj S. V., Bezus'ko L. G. et al.* The Ugolsky Massif — a refuge of thermophilic flora in the Ukrainian Carpathians // *Acta Palaeobotanica.* — 1991. — Vol. 31, № 1—2. — P. 245—259.
 22. *Sommer R. S., Nadachowski A.* Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records // *Mammal Rev.* — 2006. — Vol. 36, № 4. — P. 251—265.
 23. *Stewart J. R., Lister A. M.* Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // *Trends in Ecology & Evolution.* — 2001. — Vol. 16, № 11. — P. 608—613.
 24. *Tzedakis, P. C., Lawson, I. T., Frogley et al.* Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications // *Science.* — 2002. — № 297. — P. 2044—2047.
 25. *Willis K. J., Rudner E. & Sumegi P.* The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe // *Quatern. Res.* — 2000. — № 53. — P. 203—213.
 26. *Willis K. J., van Andel T. H.* Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation // *Quatern. Sci. Rev.* — 2004. — Vol. 23. — P. 2369—2387.
 27. *Zagwijn W. H.* An analysis of Eemian climate in western and central Europe // *Ibid.* — 1996. — Vol. 15. — P. 451—469.

Ин-т геол. наук НАН Украины,
Киев
E-mail: makom@ukr.net

Статья поступила
15.02.10