

Н. Я. КАЦ и С. В. КАЦ

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ХРОНОЛОГИЯ РАССЕЛЕНИЯ ЕЛИ  
В ЕВРОПЕ В ПОСЛЕВАЛДАЙСКОЕ ВРЕМЯ

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 23 III 1953)

Спорово-пыльцевый метод позволяет установить порядок изменений ландшафта в прошлом и вложить их в рамки времени. Этот метод успешно разрешает такие вопросы, как миграция древесных пород, время и интенсивность их расселения в прошлом. Выяснение же этих вопросов позволяет судить об изменении физико-географической среды.

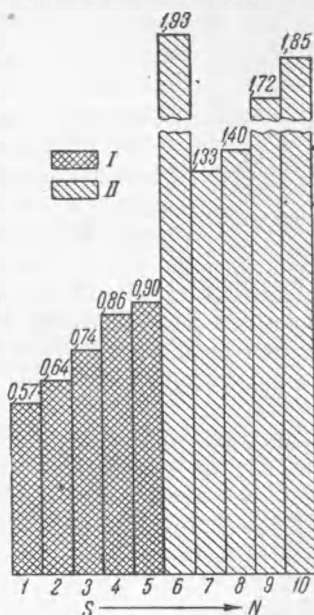
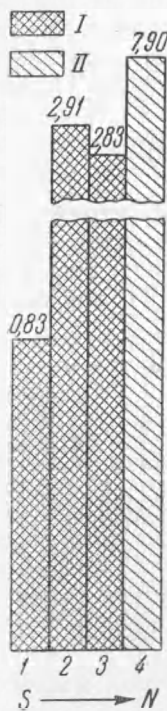


Рис. 1. ГрадIENTЫ ели по восточному профилю. I — БССР, 2 — район Москвы, 3 — центр РСФСР севернее Москвы, 4 — Эстонская ССР, 5 — район Ленинграда, 6 — Карельский перешеек, 7 — район Ванаявези, 8 — район Пяяяне, 9 — Северная Сатакунта — болота, удаленные от моря; 10 — Северная Сатакунта — болота приморские. I — подзона смешанных лесов, II — подзона хвойных лесов

Европейская ель (*Picea excelsa* Link.) — весьма благодарный объект для таких исследований. Обилие пыльцевых диаграмм от южной до северной границы ее ареала и хорошая изученность ее истории на западе СССР и в Фенноскандии в послевалдайское время позволяют сделать интересные палеогеографические выводы. Цель настоящей работы — дать при помощи нового метода анализ взаимоотношений между растением и средой в прошлом и рассмотреть эти взаимоотношения во времени и в пространстве путем географических сопоставлений и с учетом современной экологии и географии вида.

При исчислении времени мы использовали пыльцевые диаграммы, датированные по данным геохронологии, истории Балтики и пресных озер, археологии, по возрасту прослоек в торфяниках (11) и т. д. Энергию рас-

пространения ели мы измеряли градиентом (1). Он показывает, на сколько процентов возрастает в среднем за 100 лет участие ели в пыльцевом спектре за время от начала ее распространения (начало подъема кривой пыльцы) до пика этой кривой. Сравнение данных по многим районам и по двум профилям позволяет критически оценить выводы. Литература по СССР дана в прежних статьях (1-3). Здесь дается лишь дополнительный список — главным образом для Фенноскандии. Объяснение сообщаемых здесь фактов возможно пока в самых общих чертах. Районы, для которых даны градиенты, размещены с юга на север по двум широтным полосам — восточной (рис. 1) и западной (рис. 2). В восточной полосе



градиент ели возрастает с юга на север почти в 4 раза. На юге сплошного ареала ели (районы 1, 2) она распространялась медленно. Возможно, что это зависело от недостаточной влажности климата в прошлом в этих районах, где и теперь климат умеренно-континентальный (в Подмоскowie — с периодическим превышением испарения под осадками), не вполне благоприятный для ели, как, очевидно, и раньше. Другие причины: недостаточная выщелоченность почвы и конкуренция с широколиственными породами. Они распространялись вместе с елью и ранее ее достигли максимума. Во всей нынешней подзоне смешанных лесов градиент ели низкий и даже на севере подзоны (район 5) достигает всего 0,90. Лишь в хвойной зоне (районы 6-10) градиент повышается резким скачком (1,33-1,93), достигая на севере (районы 9-10) 1,85-1,72. Интенсивное распространение ели в хвойной зоне зависело не только и, может быть, не столько непосредственно от влажности климата (ведь климат влажный и в Ленинграде, и в Эстонской ССР), сколько от большей выщелоченности почвы (что связано с климатом) и от отсутствия конкуренции с широколиственными породами.

Рис. 2. Градиенты ели по западному профилю. I — юг Смоланда, 2 — район между озерами Венер и Веттерн, 3 — район Упсалы и Стокгольма, 4 — районы провинций Вестерботтен и Емтланд. I — подзона дубово-хвойная, II — подзона хвойных лесов

По западному профилю градиент ели также возрастает с юга на север (рис. 2). На юге дубово-хвойной подзоны (10) (район 1) градиент наименьший 0,83, на севере ее (районы 2, 3) он возрастает до 2,83-2,91, а в хвойной зоне (район 4) до 7,9. Следовательно, по обоим профилям современные границы зон являются рубежами резкой смены значений градиентов, а также смены условий, определявших распространение ели в прошлом.

На юге и юго-западе Швеции ель не доходит до моря. Ее граница здесь обусловлена резко выраженным морским климатом (10), вероятно, морскими ветрами. В Европейской части СССР южная граница ели тоже климатическая, но зависит она от недостатка влажности.

Малый градиент ели в Смоланде (рис. 2, район 1) обусловлен, кроме климата, еще тем, что ели, пришедшей сюда только в субатлантическое время, пришлось отвоевать место у давно уже поселившегося здесь дуба, а также у мощного конкурента — бука, начавшего расселяться здесь несколько раньше ели. Возможно еще, что ель из-за позднего прихода не успела занять здесь всех подходящих местообитаний до прихода человека, остановившего ее экспансию. На севере дубово-хвойной подзоны при большой влажности воздуха и выщелоченности почвы градиент ели сильно возрастает (районы 2, 3). К тому же один ее конкурент — дуб —

был ослаблен здесь вследствие низкой температуры вегетационного периода, а другой — бук — сюда не заходил (13). В хвойной зоне Швеции ель, как уже указано, распространялась с огромной энергией. Интересно, что градиент ели по западному профилю гораздо выше, чем по восточному. Очевидно, комплекс условий по западному профилю — свойства почвы, в частности большая выщелоченность, влажность воздуха, — более благоприятен для ели. Распространение же ее в Финляндии, возможно, задерживалось обилием выходов коренных пород.

Остановимся на хронологии ели: на времени ее распространения и достижения максимума. В районах 1—5 восточной полосы ель стала распространяться наиболее рано (около 6000 лет до н. э.) и практически одновременно, так как расхождение в сроках по районам лежит в пределах ошибки в датировках (рис. 3). Одновременное распространение как вне оледенения, так и в южной его части показывает, что на периферию оледенения ель проникла очень рано. В Финляндии ель запаздывает — она пришла сюда позднее, еще более запаздывает в северной Швеции (рис. 4) — разница против Карельского перешейка, на 3000 лет.

На западе Финляндии (район 8) она запаздывает против востока (районы 6, 7) — в Финляндии она рассеялась с востока.

Распространение ели вне оледенения и в разных частях его шло поразному. Вне оледенения в ледниковую эпоху и позднее в субарктическое время (время «нижней ели») существовали островные еловые леса. Из этих очагов в атлантическое время ель расселялась во все стороны путем радиаций. Одновозрастность нижнего максимума ели в краевой зоне оледенения и вне его и одновременность распространения ели здесь и там подтверждает взгляд, что ледник на периферии отступал не фронтально, а неравномерно вытаявая и оставляя полосы мертвого льда, пскрытого моренной (4). Поэтому на периферии ледника уже со времени отступления его вплоть до субарктического времени начали возникать островные еловые леса, смыкание которых произошло лишь позднее также путем радиаций из отдельных очагов. В своей центральной части, ближе к центрам питания, ледник отступал фронтально, и ель, двигаясь за ним, постепенно запаздывала к северу и северо-западу, как указывалось выше. Это движение в одном направлении мы называем миграциями в отличие от радиаций (см. старые схемы Г. Андерссона (7) и Г. Вебера (14)).

Из северной Швеции, куда ель пришла, возможно, из Финляндии, она мигрировала на юг, постепенно запаздывая к югу (рис. 4). Рассмотрим теперь время кульминации ели и время от начала ее распространения до кульминации. В континентальных районах восточного профиля (рис. 3, районы 1—3) ель начала распространяться рано, кульминировала поздно и в течение весьма долгого времени. Здесь условия для ели были в общем неблагоприятны. В районах 4—8 с влажным климатом ель кульминирует на 500—1000 лет раньше, время до кульминации на 1000—4000 лет короче, градиент же выше. В Финляндии (районы 6—8) наблюдается ранняя кульминация, хотя начало ели запаздывает здесь против континентальных районов на 1000—3500 лет. Время же до кульминации здесь на 3000—4500 лет короче. Значит, влажный климат Финляндии был

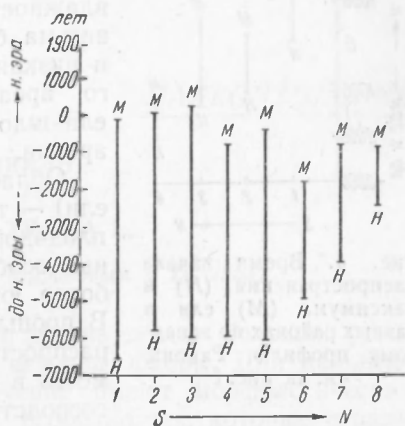


Рис. 3. Время начала распространения (Н) и максимума (М) ели в разных районах по восточному профилю. Районы 1—7 (см. рис. 1), район 8 — Северная Сатакунта

весьма благоприятен для ели (об этом говорит и высокий градиент), хотя температура вегетационного периода и низкая. В Швецию ель пришла поздно. Поэтому и ее распространение, и максимум (рис. 4) запаздывают (кроме района 4). Зато время до максимума сокращается до 2—1 тысячи лет, градиент же очень высок (кроме юга). Большая влажность воздуха и выщелоченность почвы здесь весьма благоприятны для ели, хотя температура и низкая. Любопытно, что в молодой части своего ареала — в Скандинавии — распространение ели шло гораздо быстрее, чем ближе к центру ареала.

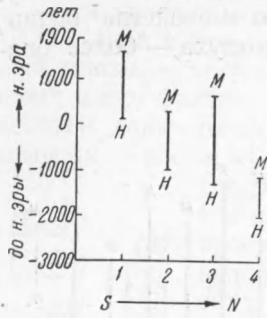


Рис. 4. Время начала распространения (Н) и максимума (М) ели в разных районах по западному профилю. Районы см. на рис. 1

Область господства (= массового развития ели) — таежная зона. Область же оптимального плодоношения и наилучшего развития отдельных особей (индивидуальный оптимум) — другая, более южная — это подзона смешанных лесов. В прошлом, как мы видели, наибольшая энергия распространения (наибольший градиент) имела место в области прежнего, а также и нынешнего господства ели — в зоне тайги. Значит, эта энергия зависит не столько от индивидуального оптимума и оптимального плодоношения (ведь и то, и другое наблюдается не в зоне тайги, а в подзоне смешанных лесов), сколько от других факторов.

Поступило  
23\_III 1953

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. Я. Кац, ДАН, 81, № 1 (1951). <sup>2</sup> Н. Я. Кац, ДАН, 84, № 3 (1952).  
<sup>3</sup> Н. Я. Кац, Бюлл. МОИП, отд. биол., № 6 (1952). <sup>4</sup> К. К. Марков, Вopr. геогр., 1, (1946). <sup>5</sup> L. Aario, Fennia, 55, No. 1 (1932). <sup>6</sup> L. Aario, Fennia, 62, No. 1 (1936). <sup>7</sup> G. Andersson, Engl. Botan. Jahrb., 22 (1897). <sup>8</sup> V. Auer, Communic. ex Institut. Quaestion. Forest. Finland., Edit. 9 (1925). <sup>9</sup> G. Booberg, Norrländsk Handbibliot., 12 (1930). <sup>10</sup> G. E. Du Rietz, Svenska växtsociolog. sällskap, Handlingar, 8 (1925). <sup>11</sup> E. Granlund, Sveriges Geologiska Undersöknings Årsbok, 26 (1932). <sup>12</sup> Нуурпää, Annal. Acad. Scient. Fennicae, Ser. A, 37, No. 1 (1932). <sup>13</sup> B. Lindquist, Svenska Skogsvårdsfören Tidskrift, H. 3 (1931). <sup>14</sup> H. Weber, Abhandl. Naturf. Ver. Bremen, 29, H. 1 (1918).