ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Экология

УДК 56.01. 574.3

DOI 10.31242/2618-9712-2020-25-2-8

Степной компонент позднеплейстоценовых экосистем Якутии

А.В. Протопопов¹, В.В. Протопопова²

¹Академия наук Республики Саха (Якутия), Якутск, Россия

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

a.protopopov@mail.ru

Аннотация. Рассматриваются вопросы происхождения реликтовых степных участков, встречающихся в некоторых районах Якутии, преимущественно в центральной и северо-восточной части, а также их распространения в позднем плейстоцене как ресурсной ниши для мамонтового мегафаунистического комплекса. Показано то, что настоящие степи существовали на территории Якутии в плиоцене и раннем плейстоцене. Ксерофитные растительные сообщества среднего плейстоцена генетически были связаны с горностепными ассоциациями. В позднем плейстоцене криоксерофитные фитоценозы не имели трансберингийских связей, но имели большее распространение, чем в настоящее время.

Широкое распространение криоксерофитных пустошных сообществ в позднем плейстоцене было обусловлено крайней криоаридностью климата и малым числом осадков, особенно в зимнее время, что приводило к выхолаживанию поверхности почвы. Несмотря на крайне низкую продуктивность, криоксерофитные пустоши давали экологическую нишу достаточно крупному копытному сайгаку, что долго служило в палеоботанических реконструкциях аргументом распространения в позднем плейстоцене степей.

Современные реликтовые степные участки и в позднем плейстоцене занимали подчиненное положение в растительном покрове Якутии, как и в настоящее время.

Ключевые слова: Якутия, Берингия, поздний плейстоцен, позднеплейстоценовые экосистемы, трансберингийские связи, реликтовые степные участки, межледниковье, криохрон, сайгак, ксерофиты.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 18-45-140007 р_а.

Введение

Участки реликтовой степной растительности являются предметом пристального изучения в течение ряда десятилетий, так как вызывают большой интерес у геоботаников и флористов вследствие видимого родства, несмотря на современную изоляцию, с североамериканскими и центрально-азиатскими зональными степными сообществами. Участки степной растительности, признанные, согласно Г.А. Пешковой [1], реликтами плиоцена, а по утверждению Б.А. Юрцева [2], – реликтами плейстоцена, распространены по всей территории северо-востока Азии. Наибольшие площади они занимают в Центральной Якутии, бассейнах рек Яна и Индигирка,

встречаются в бассейнах Колымы, Анадыря, Вилюя, нижнего течения Лены. На Чукотке проникают в тундру в виде «степоидов» [3, 4].

Этому явлению способствует ультраконтинентальный климат Якутии с высокой сухостью воздуха и малым количеством осадков. Степные сообщества, как правило, формируются на безлесных склонах коренных берегов, где происходит быстрое и глубокое оттаивание грунта весной и ранним летом, в результате чего во время вегетации устанавливается постоянный дефицит влаги в почве.

В палеогеографических и палеоботанических реконструкциях наличие вышеназванных реликтовых степных ассоциаций считается одним из

основных доказательств господства в ландшафтах позднего плейстоцена степей. В научный обиход вместо устаревшего термина «тундростепь», было введено понятие «мамонтовая степь». Именно степи предлагается считать основными пастбищами для представителей мамонтовой мегафауны [5–8].

Материалы и методы

Видовой состав степных растений, произраставших в Якутии в позднем плейстоцене, уточнен с использованием литературных источников и своих данных [9]. К степному элементу позднеплейстоценового палеофлористического комплекса относятся 35 видов высших сосудистых растений (табл. 1). Латинские названия растений приведены в соответствии с «Флорой Сибири» [10].

Выявление флорогенетических тенденций, кроме использования палеоботанических данных, проводится путем проведения ареалогического анализа [11], сопоставления географических элементов с ценогическими [12] [13] (см. табл. 1).

Для выявления тенденций флорогенеза степных сообществ рассматривались типичные для современных степей и ксерофитных сообществ

виды растений, произрастающие в настоящее время и в Азии, и в Северной Америке и имеющие дизъюнкцию ареалов в районе Берингова пролива, наличие викарных видов и подвидов. Такой подход позволяет рассчитать геологическое время формирования новых видов.

Обсуждение

В зоне степей Монголии и Забайкалья одними из эдификаторов растительного покрова являются *Stipa capillata*, *Stipa krylovii*, *Stipa baicalensis*, а также *Festuca lenensis*, *Poa attenuata*, *Helictotrichon schellianum*, *Carex pediformis*, *Agropyron cristatum*, *Leymus chinensis*, *Poa botryoides*, *Artemisia frigida*, эти виды также распространены и в реликтовых степных сообществах Якутии. Почти все эти виды имеют континентальный ареал, кроме трансконтинентальной *Artemisia frigida*. В настоящее время *Artemisia frigida* произрастает не только в степях, но и в рудеральных и пустошных фитоценозах от Поволжья до Северной Америки включительно.

Доминирование во флоре растений с азиатским ареалом вполне типично для степных флор Азии. Так, например, *Ephedra monosperma* и *Ar-*

Таблица 1

Виды растений, входящие в степную формацию палеофлористического комплекса

Table 1

Species of plants included in the steppe formation paleofloristic complex

Вид	Ареалогическая группа	Ценогическая приуроченность
1	2	3
1. <i>Artemisia scoparia</i>	Евразийская	Степи, остепненные луга, берега рек, щебнистые и песчаные склоны
2. <i>Artemisia macrantha</i>	Азиатская	Остепненные луга и луговые степи, заросли кустарников, березовые колки, разреженные леса, каменистые склоны
3. <i>Artemisia gmelinii</i>	Азиатская	Луговые закустаренные степи, опушки, березовые колки, кустарниковые заросли
4. <i>Artemisia frigida</i>	Азиатско-североамериканская	Степи, щебнистые и каменистые склоны, старые залежи
5. <i>Artemisia dracunculus</i>	Евразийская	Степи, остепненные луга, березовые колки, опушки и полянки сухих лесов, кустарниковые заросли, берега рек, остепненные луга
6. <i>Artemisia commutata</i>	Азиатская	Степи, остепненные луга, сосновые боры и опушки, щебнистые и песчаные склоны
7. <i>Artemisia jacutica</i>	Восточносибирская	Степи, галечники, обочины дорог, мусорные места, пески, солонцы, берега соленых озер
8. <i>Aster alpinus</i>	Евразийская	Остепненные луга, луговые степи, каменистые и щебнистые горные тундры, щебнистые и каменистые склоны гор, известковые скалы, песчаные сосновые боры

1	2	3
9. <i>Phlox sibirica</i>	Азиатская	Сухие каменистые склоны, песчаные степи, сухие остепненные леса
10. <i>Potentilla longifolia</i>	Азиатская	Степи, суходольные луга, каменистые склоны, разреженные леса
11. <i>Sisymbrium polymorphum</i>	Сибирская	Степи, щебнистые и каменистые склоны, песчаные известняки, опушки светлохвойных лесов
12. <i>Lepidium latifolium</i>	Евразийская	Солонцеватые степи, засоленные луга, пашни и залежи
13. <i>Ceratoides papposa</i>	Евразийская	Степи и остепненные склоны
14. <i>Carex supina</i>	Евразийская	Степи, остепненные луга, сухие леса
15. <i>Carex pediformis</i>	Евразийская	Степи, остепненные леса, сухие склоны
16. <i>Carex duriuscula</i>	Сибирско-североамериканская	Равнинные и горные степи, степные каменистые склоны, сухие леса, остепненные луга с солонцеватой почвой
17. <i>Carex argunensis</i>	Азиатская	Щебнистые склоны, скалы, песчаные участки, остепненные сосновые леса на песке
18. <i>Kobresia filifolia</i>	Сибирская	Степные, луговые, каменистые и щебнистые склоны, скалы, сухие редколесья, суходольные и пойменные луга
19. <i>Poa attenuata</i>	Азиатская	Высокогорные степи, каменистые склоны
20. <i>Helictotrichon krylovii</i>	Восточносибирская	Степи, сухие луга, лесные поляны, лиственничные и сосновые леса
21. <i>Agropyron cristatum</i>	Азиатская	Степи, остепненные сухие карбонатные склоны, сухие надпойменные террасы
22. <i>Poa botryoides</i>	Сибирско-дальневосточная	Остепненные склоны гор, остепненные луга, редкостойные сосновые леса, скалы, песчаные бугры, галечники
23. <i>Koeleria cristata</i>	Циркумбореальная	Разнотравные, разнотравно-злаковые и луговые степи, остепненные, пойменные, солонцеватые луга, пойменные галечники, обочины дорог
24. <i>Ephedra monosperma</i>	Азиатская	Сухие карбонатные скалы, степные склоны, остепненные опушки, каменистые степи и пустоши
25. <i>Selaginella rupestris</i>	Азиатско-североамериканская	Скалы, осыпи, остепненные луга, степи, заросли кедрового стланика, сухие сосновые боры и сосново-лиственничные леса на песчаной почве, щебнистые тундры
26. <i>Plantago canescens</i>	Восточносибирско-североамериканская	Луга, луговые степи, песчаные склоны, опушки, вдоль дорог
27. <i>Thymus</i> sp.	Азиатская	Сухие склоны, скалы, степи, песчаные берега рек
28. <i>Eritrichium sericeum</i>	Восточносибирская	Каменистые и щебнистые степные склоны
29. <i>Suaeda corniculata</i>	Азиатская	Солончаки
30. <i>Pulsatilla flavescens</i>	Сибирская	Степи, склоны, луга, березовые и светлохвойные леса
31. <i>Silene repens</i>	Азиатская	Луга, настоящие степи, каменистые склоны, солонцеватые луга
32. <i>Lychnis sibirica</i>	Сибирская	Щебнистые и каменистые склоны, сосновые и березовые леса
33. <i>Eremogone tschuktschorum</i>	Восточносибирская	Каменисто-щебнистые и скалистые склоны, каменистые и лишайниковые тундры, остепненные участки лиственничных редколесий
34. <i>Ulmus pumila</i>	Азиатская	Сосновые леса, степи, скалы, по склонам долин
35. <i>Allium strictum</i>	Сибирская	Каменистые склоны, степи, лиственничные леса

Трансберингийские связи степной флоры

Table 2

Transberingian communications of the steppe flora

Западная Берингия	Восточная Берингия	Исторический период	Доминирующие экосистемы
<i>Stipa capillata</i> , <i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa spartea</i> , <i>Stipa commata</i>	Неоген (миоцен–плиоцен)	Равнинные степи
<i>Helictotrichon mongolicum</i> , <i>Helictotrichon hookeri</i> , <i>Helictotrichon schellianum</i>	<i>Helictotrichon asiaticum</i> , <i>Helictotrichon mortonianum</i>	Ранний плейстоцен	Горные степи
<i>Festuca lenensis</i> <i>Carex duriuscula</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Selaginella rupestris</i> , <i>Koeleria cristata</i>	<i>Festuca lenensis</i> <i>Carex duriuscula</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Selaginella rupestris</i> , <i>Koeleria cristata</i>	Средний плейстоцен	Криоксерофитные
<i>Artemisia jacutica</i> , <i>Potentilla tollii</i> , <i>Eritrichium sericeum</i> , <i>Eremogone tschuktschorum</i>	–	Поздний плейстоцен	Криоксерофитные

temisia commutata являются реликтами плиоценовых степей [14], как и большая часть степных видов с евразийскими и азиатскими ареалами. Преобладание азиатского хорологического элемента в степных флорах Г.А. Пешкова [15] считает свидетельством автохтонных тенденций во флорогенезе плиоценовых степей. При этом В.А. Шелудякова [16], М.Н. Караваев [17] и Б.А. Юрцев [2] отмечают, что более половины представителей степных сообществ северо-востока Якутии имеют близких родственников в ксерофильных флорах Северной Америки. Но, одновременно с этим, там и здесь существует очень мало одинаковых видов. Эта особенность указывает на автохтонные тенденции во флорогенезе степных флор по обе стороны Берингова пролива, но уже в более позднее время (табл. 2).

В качестве примера викарных видов, указывающих на древние флорогенетические связи между степными и горностепными флорами Азии и Северной Америки, можно привести *Helictotrichon mongolicum*, распространенный в Западной Сибири и Средней Азии, и *Helictotrichon mortonianum*, произрастающий в Кордильерах [18] (см. табл. 2). Б.А.Юрцев [2] также приводит в пример виды *Helictotrichon asiaticum*, встречающийся на Юконе и в Скалистых горах, и *Helictotrichon hookeri*, ареал распространения которого охватывает Европу, Центральную Азию, юг Сибири, се-

вер Китая и который в Якутии замещается близкородственным видом *Helictotrichon schellianum*. Основываясь на приведенных и других примерах викарных видов степной флоры Азии и Северной Америки, Б.А. Юрцев [2] делает вывод, что обмен ксерофильными таксонами, к настоящему времени обособленными на уровне викарных видов, произошел в раннем плейстоцене (см. табл. 2).

Трансберингийский ареал *Plantago canescens*, *Selaginella rupestris*, *Koeleria cristata*, *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida* дает основания предполагать, что расселение их через Берингию произошло в среднем плейстоцене, а возможное смыкание ранее разобщенных в периоды трансгрессий Берингова моря ареалов могло происходить и в позднем плейстоцене [2]. При этом ценоморфная приуроченность к сухим щебнистым, скальным и галечниковым местообитаниям позволила этим растениям петрофитам удержаться в тундровой зоне в голоцене [4]. Позднеплейстоценовые и среднеплейстоценовые трансберингийские связи этих растений объясняются, скорее всего, не смыканием настоящих степей Азии и Северной Америки в эти периоды, а слиянием криоксерофильных петрофитных биотопов.

Восточносибирские и сибирские эндемики, такие как *Eremogone tschuktschorum*, *Pulsatilla flavescens*, *Helictotrichon krylovii*, *Sisymbrium polymorphum*, как и трансберингийские горностеп-

ные виды *Carex duriuscula*, *Artemisia frigida*, *Koeleria cristata*, достаточно эвритопны, произрастая как на степных участках, так и на лугах и опушках сухих светлохвойных лесов, щебнистых склонах и галечниках. Их формообразование происходило в плейстоцене в горных районах, в современности в верховьях рек Ангара и Лена [14, 19].

В этот период степная растительность под влиянием глобального похолодания трансформировалась в криоксерофильные флорокомплексы, приуроченные к фациям открытых сухих склонов, светлохвойных лесов, остепненных лугов и галечников.

В плейстоцене, скорее всего, было две волны трансберингийского обмена степными флорами (табл. 2). Первая волна, предположительно, относится к раннему плейстоцену, когда степная флора модифицировалась в горностепную; вторая волна относится к среднему плейстоцену, вероятнее всего, это случилось во время самаровского оледенения. Именно в это время горностепные и горнотундровые виды, спускаясь в равнины, начинают произрастать на похожих сухих щебнистых и песчаных местопрорастаниях.

Фитоценогенетическая приуроченность таких горнотундровых растений, как *Dryas punctata*, к сухим щебнистым и скальным субстратам в ходе нарастания криоаридных процессов по мере деградации лесной и равнинно-степной растительности в среднем плейстоцене позволила принять участие в формировании криоксерофильных сообществ на плакорах. Такие криоксерофильные сообщества характеризуются ослабленными фитоценогенетическими связями и подавляющим влиянием абиотических факторов в их функционировании. Схожие условия, возможно, формировались в сарганское время, но на довольно короткое время.

Определяющее значение во флорогенезе растительного покрова Северной Якутии, скорее всего, имело самаровское оледенение среднего плейстоцена, когда наряду с выпадением большого количества термофильных степных и бореальных таксонов происходило флористическое пополнение тундровых, светлохвойных и степных формаций представителями высокогорной флоры. Флора Якутии приобрела современный облик в среднем плейстоцене.

В термохроны позднего плейстоцена многие термофильные виды растений, как, например, *Ul-*

mus pumila, произрастали далеко севернее своего нынешнего ареала, а криоксерофильные сообщества сокращали свое участие в растительном покрове Северной Якутии, уступая место лесным формациям. Зональная степная растительность в позднем плейстоцене не восстанавливалась. В течение позднего плейстоцена горностепные криоксерофильные сообщества, аналогичные современным, то расширяли свои площади, то сокращали их; максимальное их распространение отмечается в сарганский криохрон.

Развивающиеся на возвышенностях со сдуваемым зимой снежным покровом и повышенным летним иссушением почвенной поверхности криоксерофильные сообщества отличались малой продуктивностью. На основании зооиндикационных особенностей жука-пилюльщика – *Morychus viridis*, Д.И. Берман [20] предполагает широкое распространение в позднем плейстоцене ассоциаций, образованных *Carex argunensis* и *Polytrichum piliferum*. Исходя из особенностей современного дизъюнктивного ареала *Carex argunensis* с наличием реликтовой популяции в верховьях Колымы и частоты встречаемости остатков жука-пилюльщика в позднеплейстоценовых ориктоценозах, можно предположить, что в сарганское время сообщества с участием этой осоки были намного больше распространены, чем в настоящее время. Ценоморфная приуроченность *Carex argunensis* к горнотундровым экотопам, сухим щебнистым склонам, осыпям, сухим лесам и редколесьям, приречным пескам [21] указывает на то, что ее формообразование происходило в более выраженных горнотундровых криоксерофильных условиях. Климатические условия распространения жука-пилюльщика характеризовались малоснежностью и сильными зимними ветрами, летней сухостью, широким распространением в растительном покрове разреженных хионофобных группировок в сочетании степных и тундровых растений [20].

Экстремально низкие зимние температуры наряду с малоснежностью, способствовавшей выхолаживанию почвы, и летним иссушением в криохроны плейстоцена приводили к вымиранию доминировавших растительных сообществ на пологих возвышенностях рельефа, где свободный грунт затем занимали горностепные, горнотундровые и рудеральные растения, фитоценогенетически между собой не связанные. Одним из основных факторов отбора растений для произрастания

в таких пустошных или рудеральных местообитаниях была ксерофильность в сочетании с терпимостью к выхолаживанию в зимних условиях при отсутствии снежного покрова, что могло выработаться эволюционным путем только в горных, достаточно сухих и холодных условиях.

В настоящее время подобные разреженные растительные сообщества характеризуются отсутствием или слабой выраженностью фитоценологических связей. Их формирование происходит стохастически под абсолютным воздействием внешних факторов и генетически целиком зависит от окружающей растительности, выступающей донором патентных и эксплерентных видов, приспособленных к тем климатическим и эдафическим условиям, которые являются определяющими в таких диссипативных сообществах.

В позднем плейстоцене такие биотопы могли заселяться как синузильными группировками *Carex argunensis*, *Dryas punctata*, *Selaginella rupestris*, *Empetrum nigrum*, различных степных злаков, так и различными видами полыней, ив, крупок, маревых, создавая тундростепной аспект интерпретации позднеплейстоценовых споровопыльцевых спектров.

Малая продуктивность таких биотопов не позволяла им выступать основными пастбищами для представителей мамонтовой мегафауны, возможно, кроме *Saiga tatarica* [22]. Сайгак, начиная с 19 в., является одним из главных доводов тундростепного облика мамонтовой фауны, олицетворяя ее степную часть. Но современные исследования экологии и биологии сайгака указывают на ее приуроченность не к степным, а больше к полупустынным сообществам [23]. Очень интересные исследования по пищевому предпочтению сайгаков провели Б.Д. Абатуров с коллегами [24, 25], в результате которых выяснилось, что сайгаки при наличии маревых и гречишных в пастбищах стараются избегать поедания злаков, что сразу ставит вопрос о степной приуроченности сайгаков. В результате исследований также выяснилось, что сайгаки предпочитают биотопы, подвергшиеся пастбищной дигрессии с большим количеством сорных растений – *Kochia prostrata*, *Ceratocarpus arenarius*, *Bassia sedoides*, *Chenopodium alba* из семейства маревых, *Polygonum aviculare*, *Polygonum patulum* из семейства гречишных, *Potentilla bifurca* из розоцветных и другие. Некоторые из этих видов отмечаются в

палеофлористическом комплексе позднего плейстоцена Якутии, как *Polygonum aviculare*, *Descurainia sophia* (см. табл. 1), а другие, как *Kochia prostrata*, присутствуют в современной якутской флоре и, скорее всего, были гораздо шире распространены на позднеплейстоценовых стадиях сайгака. К сходным результатам о превалянии в питании сайгака маревых пришли Дж. Юргенсен с коллегами в ходе изучения палеодиеты плейстоценовой антилопы радиоизотопным способом [26]. Таким образом, сайгак при широком распространении рудеральных сообществ на территории Якутии был обеспечен кормовой базой в достаточной мере.

Останки сайгака в плейстоценовых отложениях свидетельствуют о широком распространении рудеральных сообществ, составленных из представителей маревых, гречишных, крестоцветных, астровых и злаковых в позднем плейстоцене. Возможно, что даже о более широком распространении, чем сейчас, несмотря на возросшую в последнее время антропогенную нагрузку на фитоценозы, приведшую к увеличению площадей рудеральных сообществ антропогенного происхождения. Данный факт, вероятнее всего, связан с тем, что в позднем плейстоцене экзогенные факторы формирования растительного покрова преобладали над эндогенными, что в свою очередь и привело к возрастанию роли стохастических сообществ ценофобных рудералов в региональной природной системе и соответственно снижению роли климатических сообществ – тайги и настоящих ковыльных степей.

Наличие сайгака в позднеплейстоценовом фаунистическом комплексе Северной Якутии также свидетельствует о малой высоте снежного покрова зимой. Это хорошо соотносится с хинофобностью ассоциаций *Carex argunensis*, возможно, широко распространенных в позднем плейстоцене, если судить по количеству находок жука-пилюльщика.

Заключение

Находки сайгака, жука-пилюльщика, а также большого количества макроостатков злаков, астровых, маревых, гречишных и крестоцветных в позднеплейстоценовых ориктоценозах свидетельствуют о широком развитии криоксерофитных сообществ. Типологическое определение этих сообществ как степных вызывает довольно большие сомнения. Анализ ареалов ксерофитных видов растений, произрастающих в современных

реликтовых степных ассоциациях и представленных в криоксерофитных сообществах позднего плейстоцена Якутии, указывает на то, что настоящие, ковыльные степи отсутствуют на территории Якутии с раннего плейстоцена, а возможно, и плиоцена. Реконструированные на основе позднеплейстоценовых находок жука-пилюльщика сообщества степями не являются, а являются криоксерофитными, хионофобными, диссипативными, осочковыми ценозами. Подобные сообщества со значительным участием рудеральных видов являются репродуктивными стадиями сайгаков, еще до недавнего времени олицетворявшими степной облик позднеплейстоценовой растительности Якутии.

Такие сообщества могли образовываться и распространяться вследствие экстремальных макроклиматических факторов (низкие зимние и высокие летние температуры, малоснежная зима), приводящих к выхолаживанию в зимнее время и высыханию верхних горизонтов почвы летом. Также на их формирование влияли распространение многолетней мерзлоты с криогенными процессами вспучивания, приводящими к образованию микро- и мезоположительных форм рельефа, и вытаптывание травяного покрова крупными стадными млекопитающими, что инициировало и усиливало процессы пастбищной дигрессии.

Дерновинно-злаковые и луговые степи в Якутии деградировали и распались вследствие нарастающего похолодания уже к середине плейстоцена. Часть степных участков были замещены пустошами и рудеральными ассоциациями. В позднем плейстоцене, в межледниковья, широкое распространение получили высокопродуктивные луговые сообщества, местами с присутствием отдельных степных видов, также присутствовали лесные группировки и криоксерофитные рудерально-пустошные ценозы. Последние усиливали свои позиции в криохроны позднего плейстоцена. Растительный покров носил мозаичный характер саваннового облика. В позднем плейстоцене в Якутии степи представляли собой такой же экстразональный тип растительности, как и в настоящее время, являясь реликтами более ранних эпох.

Литература

1. *Пешкова Г.А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 208 с.
2. *Юрцев Б.А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск, Наука, 1981. 168 с.

3. *Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.

4. *Кожевников Ю.П.* Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб.: НПО «Мир и семья-95», 1996. 400 с.

5. *Zazula G.D., Froese D.G., Elias S.A., Kuzmina S., Mathewes R.W.* Arctic ground squirrels of the mammoth-steppe: paleoecology of Late Pleistocene middens (24000–29450 14 C yr BP), Yukon Territory, Canada // *Quaternary Science Reviews*. 2007. Vol. 26 P. 979–1003. doi:10.1016/j.palaeo.2006.06.005

6. *Gaglioti B.V., Barnes B.M., Zazula G.D., Beau-doin A.B., Wooller M.J.* Late Pleistocene paleoecology of arctic ground squirrel (*Urocitellus parryi*) caches and nests from Interior Alaska's mammoth steppe ecosystem, USA // *Quaternary Research*. 2011. Vol. 76, No. 3. P. 679–693. doi:10.1016/j.yqres.2011.08.004

7. *Zimov S.A., Zimov N.S., Tikhonov A.N., Chapin F.S.* Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon // *Quaternary Science Reviews*. 2012. Vol. 57. P. 26–45. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.10.005>

8. *MacDonald G.M., Beilman D.W., Kuzmin Y.V., Orlova L.A., Kremenetski K.V., Shapiro B., Wayne R.K., Van Valkenburgh B.* Pattern of extinction of the woolly mammoth in Beringia // *Nature Communication*. 2012. P. 35–51. doi: 10.1038/ncomms1881

9. *Протопопов А.В.* Динамика наземных экосистем Якутии в позднем плейстоцене и голоцене. Якутск: Алаас, 2017. 412 с.

10. *Флора Сибири*. Т. 1–13. Новосибирск: Наука, Сиб.отд-ние, 1988–1997.

11. *Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

12. *Бельгард А.Л.* Лесная растительность Юго-Востока УССР. Киев: КГУ, 1950. 264 с.

13. *Ермаков Н.Б.* Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.

14. *Намзалов Б.-Ц.Б.* Реликты в растительности Байкальской Сибири // *Вестник Бурятского государственного университета*. 2012. Спец. вып. [3]. С. 148–150.

15. *Пешкова Г.А.* Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 200 с.

16. *Шелудякова В.А.* Степная растительность Якутского Заполярья // *Труды Ин-та биол. ЯФ СО РАН СССР*. 1957. Вып. 3. С. 68–81.

17. *Караваев М.Н.* Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pawl.) Henrard. на крайнем северо-востоке Сибири // *Ботанический журнал*. 1958. Т. 43, № 4. С. 481–489.

18. *Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976.

19. *Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1968. 236 с.

20. *Берман Д.И.* Экология животных Северо-Восточной Азии и реконструкция плейстоценовых ландшафтов Берингии: Дисс. на соискание научн. степени докт. биол. наук в виде доклада. М., 2007. 56 с.

21. Егорова А.А. Сосудистые растения Юго-Западной Якутии // Флора и растительность Якутии. М., 2013. 169 с.

22. Protopopov A., Protopopova V., Neuzvestnykh A. The importance of ecotonic habitats in the spatial organization of the Late Pleistocene ecosystems of Yakutia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/395/1/012025>

23. Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / ред. В.Е. Соколов, Л.В. Жирнов. М.: Изд-во РАН, 1998. 358 с.

24. Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресур-

сов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118, вып. 5. С. 564–584.

25. Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 125–127.

26. Jürgensen J., Drucker D.G., Stuart A.J., Schneider M., Buuveibaatar B., Bocherens H. Diet and habitat of the saiga antelope during the late Quaternary using stable carbon and nitrogen isotope ratios // Quaternary Science Reviews. 2017. Vol. 160. P. 150–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.01.022>

Поступила в редакцию 20.02.2020

Принята к публикации 03.05.2020

Об авторах

ПРОТОПОПОВ Альберт Васильевич, доктор биологических наук, заведующий отделом, Академия наук Республики Саха (Якутия), 677007, Якутск, пр. Ленина, 33, <http://orcid.org/0000-0001-6543-4596>, a.protopopov@mail.ru;

ПРОТОПОПОВА Виктория Валерьевна, инженер-исследователь, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, 677980, Якутск, пр. Ленина, 41, <http://orcid.org/0000-0001-8612-5960>, protopopova.vic@yandex.ru.

Информация для цитирования

Протопопов А.В., Протопопова В.В. Степной компонент позднеплейстоценовых экосистем Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25, № 2. С. 98–107. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-2-8>

DOI 10.31242/2618-9712-2020-25-2-8

Steppe component of the Late Pleistocene ecosystems of Yakutia

A.V. Protopopov¹, V.V. Protopopova²

¹Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, Russia

²Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia

a.protopopov@mail.ru

Abstract. The article discusses the origin of relict steppe sites found in some regions of Yakutia, mainly in the central and northeastern parts, as well as their distribution in the Late Pleistocene as a resource niche for a mammoth megafaunistic complex. It was shown that the true steppes existed on the territory of Yakutia in the Pliocene and Early Pleistocene. Xerophytic plant communities of the Middle Pleistocene genetic related to mountain-steppe associations. In the Late Pleistocene, cryoxerophytic phytocenoses did not have trans-Bering links, but were more widespread than at present.

The wide distribution of cryoxerophytic barren communities in the Late Pleistocene was due to extreme cryoaridity of the climate and low rainfall, especially in winter, which led to soil surface cooling. Despite the extremely low productivity, cryoxerophytic wastelands gave an ecological niche to a rather large ungulate saiga, which for a long time served as an argument in paleobotanical reconstructions for the distribution of steppes in Late Pleistocene.

In the Late Pleistocene, modern relict steppe plots occupied a subordinate position in the vegetation cover of Yakutia, which is still observed today.

Key words: Yakutia, Beringia, Late Pleistocene, Late Pleistocene ecosystems, Transberingian connections, relict steppe areas, interglacial period, cryochron, saiga, xerophytes.

Acknowledgements. This work was supported by the RFBR grant 18-45-140007 p_a.

References

1. Peshkova G.A. Stepnaya flora Bajkalskoj Sibiri. M.: Nauka, 1972. 208 p.
2. Yurcev B.A. Reliktovye stepnye komplekсы Severo-Vostochnoj Azii. Novosibirsk: Nauka, 1981. 168 p.
3. Sochava V.B. Geograficheskie aspekty sibirskoj tajgi. Novosibirsk: Nauka, 1980. 256 p.
4. Kozhevnikov Yu.P. Rastitelnyj pokrov Severnoj Azii v istoricheskoj perspektive. SPb.: NPO «Mir i sem'ya-95», 1996. 400 p.
5. Zazula G.D., Froese D.G., Elias S.A., Kuzmina S., Mathewes R.W. Arctic ground squirrels of the mammoth-steppe: paleoecology of Late Pleistocene middens (24000–29450 14 C yr BP), Yukon Territory, Canada // Quaternary Science Reviews. 2007. Vol. 26. P. 979–1003. doi:10.1016/j.palaeo.2006.06.005
6. Gaglioti B.V., Barnes B.M., Zazula G.D., Beau-doin A.B., Wooller M.J. Late Pleistocene paleoecology of arctic ground squirrel (*Urocitellus parryi*) caches and nests from Interior Alaska's mammoth steppe ecosystem, USA // Quaternary Research. Vol. 76, No. 3. 2011. P. 679–693. doi:10.1016/j.yqres.2011.08.004
7. Zimov S.A., Zimov N.S., Tikhonov A.N., Chapin F.S. Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon // Quaternary Science Reviews. 2012. Vol. 57. P. 26–45. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.10.005>
8. MacDonald G.M., Beilman D.W., Kuzmin Y.V., Orlova L.A., Kremenetski K.V., Shapiro B., Wayne R.K., Van Valkenburgh B. Pattern of extinction of the woolly mammoth in Beringia // Nature Communication. 2012. P. 35–51. doi: 10.1038/ncomms1881
9. Protopopov A.V. Dinamika nazemnyh ekosistem Yakutii v pozdnem plejstocene i golocene. Yakutsk: Alaas, 2017. 412 p.
10. Flora Sibiri. T. 1–13. Novosibirsk: Nauka, Sib. otd-nie, 1988–1997.
11. Tolmachev A.I. Vvedenie v geografiju rastenij. L., 1974. 244 p.
12. Bel'gard A.L. Lesnaya rastitel'nost' Yugo-Vostoka USSR. Kiev: KGU, 1950. 264 p.
13. Ermakov N.B. Raznoobraziye boreal'noj rastitel'nosti Severnoj Azii. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2003. 232 p.
14. Namzalov B.Cz.B. Relikty v rastitelnosti Bajkalskoj Sibiri // Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2012. Specz. vyp. [3]. P. 148–150.
15. Peshkova G.A. Florogeneticheskij analiz stepnoj flory gor Yuzhnoj Sibiri. Novosibirsk: Nauka, 2001. 200 p.
16. Sheludyakova V.A. Stepnaya rastitelnost Yakutskogo Zapolyarya // Trudy In-ta biol. YaF SO AN SSSR. 1957. Iss. 3. P. 68–81.
17. Karavaev M.N. Fragmenty reliktovyh stepej s *Helictotrichon krylovii* (N. Pawl.) Henrard. na krajnem severo-vostoke Sibiri // Botanicheskij zhurnal. 1958. Vol. 43, No. 4. P. 481–489.
18. Czvelyov N.N. Zlaki SSSR. L.: Nauka, 1976.
19. Yurcev B.A. Flora Suntar-Xayata. L.: Nauka, Leningr. otd-nie, 1968. 236 p.
20. Berman D.I. Ekologiya zhivotnyh Severo-Vostochnoj Azii i rekonstrukciya plejstocenovyh landshaftov Beringii: Diss. na soiskanie nauchn. stepeni dokt. biol. nauk v vide doklada. M., 2007. 56 p.
21. Egorova A.A. Sosudistye rasteniya Yugo-Zapadnoj Yakutii // Flora i rastitelnost Yakutii. M., 2013. 169 p.
22. Protopopov A., Protopopova V., Neyzvestnykh A. The importance of ecotonic habitats in the spatial organization of the Late Pleistocene ecosystems of Yakutia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1755-1315/395/1/012025>
23. Sajgak: filogeniya, sistematika, e'kologiya, ohrana i ispol'zovanie / Pod. red. V.E. Sokolova, L.V. Zhirnova. M.: Izd-vo RAN, 1998. 358 p.
24. Abaturov B.D., Petrishhev B.I., Kolesnikov M.P., Subbotin A.E. Sezonnaya dinamika kormovyh resursov i pitanie sajgaka na estestvennom pastbishhe v polupustyne // Uspexi sovrem. biologii. 1998. Vol. 118, Iss. 5. P. 564–584.
25. Abaturov B.D. Kormovye resursy, obespechenost pishhej i zhiznesposobnost populyacij rastitelnoyadnyh mlekopitayushhih // Zool. zhurn. 2005. Vol. 84, No. 10. P. 125–127.
26. Jürgensen J., Drucker D.G., Stuart A.J., Schneider M., Buuveibaatar B., Bocherens H. Diet and habitat of the saiga antelope during the late Quaternary using stable carbon and nitrogen isotope ratios // Quaternary Science Reviews. 2017. Vol. 160. P. 150–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.01.022>

СТЕПНОЙ КОМПОНЕНТ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ЭКОСИСТЕМ ЯКУТИИ

About the authors

ПРОТОПОПОВ Albert Vasilevich, doctor of biological sciences, head of department, Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), 33 Lenin ave., Yakutsk, 677007, Russia,

<http://orcid.org/0000-0001-6543-4596>, a.protopopov@mail.ru;

ПРОТОПОПОВА Viktoria Valerevna, engineer-researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone, SB RAS, 41 Lenin ave., Yakutsk, 677980, Russia,

<http://orcid.org/0000-0001-8612-5960>, protopopova.vic@yandex.ru.

Citation

Protopopov A.V., Protopopova V.V. Steppe component of the Late Pleistocene ecosystems of Yakutia // Arctic and Subarctic Natural Resources. 2020. Vol. 25, No. 2. P. 98–107. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-2-8>