

Лесные экосистемы позднего плейстоцена Якутии

А.В. Протопопов^{*}, В.В. Протопопова^{**}, Й. ван дер Плихт^{***}

^{*}Академия наук РС(Я), Якутск, Россия

^{**}Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

^{***}Центр изотопных исследований, Гронингенский университет, Гронинген, Нидерланды
a.protopopov@mail.ru

Аннотация. Облик позднеплейстоценовых ландшафтов Северного полушария до сих пор является дискутируемым вопросом. Имеющиеся реконструкции растительного покрова позднего плейстоцена Якутии, основывающиеся на беслесности обширных территорий, довольно-таки противоречиво объясняют пестрый состав фаунистического комплекса, где лесные виды животных занимали вполне заметные позиции, а также палеоботанические находки лиственниц, сделанные гораздо севернее их современного ареала. Вероятнее всего, даурская лиственница в позднем плейстоцене имела более широкое распространение, чем сейчас, что объясняется ее приспособлением к многолетней мерзлоте и частым пожарам. Опираясь на позднеплейстоценовые находки пыльцы и макроостатков лиственницы и древовидных берез на севере Якутии, предполагаем довольно широкое участие лесных сообществ в сложении растительного покрова. А стациональный анализ фауны позволяет делать вывод о саванновом облике позднеплейстоценовых ландшафтов. При этом пастбищный выпас крупных и гигантских представителей мамонтовой фауны позволял поддерживать широкое распространение луговых фитоценозов часто постпирогенного происхождения. Постпирогенные сукцессионные процессы в позднем плейстоцене и в настоящее время довольно-таки похожи за одним исключением. Сейчас нет зоогенной стабилизации в процессе лесовосстановления на этапе развития травянистых формаций, которое в позднем плейстоцене приводило к широчайшему развитию луговых фитоценозов. В голоцене растительность Якутии приобрела современный таежный облик, с чем связано обогащение фауны строго лесными видами (белки, бурундуки, лютяги). Глубокая трансформация растительного покрова Якутии произошла на границе голоцена и плейстоцена, что привело к постепенному, по мере сокращения площадей пастбищ, вымиранию представителей мамонтовой фауны.

Ключевые слова: Якутия, поздний плейстоцен, голоцен, луговые сообщества, криофитные саванны, мамонтовая фауна, сивланты.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 18-45-140007 p_a и проекта VI.52.1.8 «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии» (0376-2018-0001); рег. номер АААА-А17-117020110056-0.

DOI 10.31242/2618-9712-2018-25-3-28-34

Forest ecosystems of late pleistocene of Yakutia

A.V. Protopopov^{*}, V.V. Protopopova^{**}, Hans van der Plicht^{***}

^{*}Academy of Sciences of Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, Russia

^{**}Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia

^{***}University of Groningen, Center for Isotope Research, Groningen, Netherlands
a.protopopov@mail.ru

Abstract. *The appearance of the late Pleistocene landscapes of the Northern Hemisphere is still a debated issue. The existing reconstructions of the Late Pleistocene plant cover of Yakutia, which are based on the treelessness of vast territories, rather contradictorily explain the variegated composition of the faunistic complex, where forest species of animals occupied quite noticeable positions, as well as paleobotanical finds of larches, made to the north of their modern range. Most likely, Dahurian larch in the Late Pleistocene was more widespread than it is now, which is explained by its adaptation to the long-term permafrost and frequent fires. Based on the late Pleistocene finds of pollen and macroscopic remains of larch and tree-like birch trees in the north of Yakutia, we assume a rather wide participation of forest communities in the composition of the vegetation cover. A steady analysis of the fauna allows to draw a conclusion about the savanna appearance of Late Pleistocene landscapes. At the same time, pasture grazing of large and giant representatives of the mammoth fauna made it possible to support the wide distribution of meadow phytocenoses, often a post-pyrogenic search. Post-pyrogenic succession processes in the Late Pleistocene and at present are quite similar, with one exception. Now there is no zoogenic stabilization in the process of reforestation at the stage of development of grassy formations, which in the late Pleistocene led to the widest development of meadow phytocenoses. In the Holocene, the vegetation of Yakutia acquired a modern taiga shape, with which enrichment of the fauna with strictly forest species (squirrels, chipmunks, flying squirrels) is connected. The deep transformation of the vegetation cover of Yakutia occurred at the border of the Holocene and Pleistocene, which led to the gradual extinction of representatives of the mammoth fauna as the area of pastures decreased.*

Key words: Yakutia, Late Pleistocene, Holocene, meadow communities, cryophyte savannas, mammoth fauna, sylvants.

Acknowledgments. *This work was carried out with support of grant 18-45-140007 p_a of the Russian Foundation for Basic Research and project VI.52.1.8 «Fundamental and applied aspects of study of diversity of plant world of Northern and Central Yakutia» (0376-2018-0001); reg. number AAAA-A17-11702011005656-0.*

Введение

К настоящему времени утвердились представления о ландшафтах позднего плейстоцена Северного полушария как о безлесных пространствах с высокопродуктивным травяным покровом, по которым бродили тысячные стада мамонтов и других животных. Практически все реконструкции растительного покрова, проведенные исследователями из разных стран, в течение последних десятилетий не дают усомниться в этой устоявшейся парадигме. Опираются палеоботанические работы [1, 2] на результаты изучения спорово-пыльцевых спектров, где значительно преобладает пыльца злаков, осок, полыней и споры плаунков, при малом количестве пыльца древесных пород. К примеру, в голоценовых палинологических спектрах пыльца древесных пород резко преобладает, и разделение плейстоцена и голоцена в стратиграфических схемах делается по геологическим горизонтам, где она начинает преобладать над пыльцой травянистых растений.

В то же время фаунистический состав позднего плейстоцена, в данном случае Северной Якутии, очень пестр. В одних и тех же геологических горизонтах встречаются остатки тундровых (овцебык, песец, северный олень, лемминги), степных (сайгак, суслики, узкочерепная полевка), лесных (лось, бурый медведь, благородный олень, лисица, заяц, красные полевки), а также вымерших животных (шерстистый ма-

монт, шерстистый носорог, древний бизон, ленская лошадь, пещерный лев). Разнообразие позднеплейстоценовой фауны может объясняться мозаичностью растительного покрова, где лесные сообщества, наряду с тундровыми и степными, должны были занимать достаточно заметные позиции.

Обсуждение

Мозаичность современной растительности Якутии обусловлена комплексом климатических и эдафических факторов, включающих в себя чрезвычайную сухость воздуха, малое количество осадков, зимнее выхолаживание грунтов из-за неглубокого снега, наличие многолетней мерзлоты и частые пожары. Действие факторов, формирующих растительный покров, часто бывает разнонаправленным, например, высокая сухость воздуха и малое число осадков предполагают развитие ксерофильной растительности степного и пустынного типа, но наличие водоупора из мерзлых грунтов ведет к заболачиванию любых понижений рельефа. И это приводит к развитию криоксерофильной растительности из полыней, астровых, злаков на увалах, буграх, на любых возвышениях, а рядом развивается болотная растительность с осоками и пушицами, что наблюдается, например, на аласах.

Мерзлота также влияет еще и на то, что при изогие, характерной для аридной зоны пу-

стынь, в настоящее время на большей части Якутии распространены мезофильные и увлажненные леса и даже их уничтожение не приводит к опустыниванию, и начальные стадии сукцессий всегда представлены травяными сериями, либо луговыми, либо заболоченно луговыми.

Пожары запускают своеобразный восстановительный сукцессионный процесс, который в современных лиственничных лесах Якутии имеет свои особенности. Ход лесовозобновления на лиственничных гарях зависит от типа леса, интенсивности пожара и вновь возникших условий произрастания. Лиственница в большом количестве заселяет гарь уже в первые 2–3 года после пожара; в этот период на гари создается благоприятный комплекс факторов для прорастания семян, включающий уничтожение подстилки, обогащение почвы зольными элементами, уве-

шая репродуктивная способность самой лиственницы (высокая семенная продуктивность, хорошая всхожесть семян).

Восстановление лесной растительности на гарях происходит в четыре стадии: травяная от 3 до 8 лет с преобладанием *Limnas stelleri*, *Calamagrostis epigeios*, *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla anserine*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Agrostis gigantea*, *Crepis tectorum*, *Stellaria crassifolia*, *Vicia cracca*, березово-кустарниковая до 10–20 лет с господством *Salix bebbiana*, *Salix pseudopentandra*, *Salix pyrolifolia*, *Betula pendula*, березово-лиственничного молодняка с изреженным травяно-кустарничковым покровом с началом восстановления лесного напочвенного покрова до 30–50 лет, лиственничного молодняка от 30 до 70 лет. В среднем восстановление исходного типа леса происходит за 70–80 лет (рис. 1).

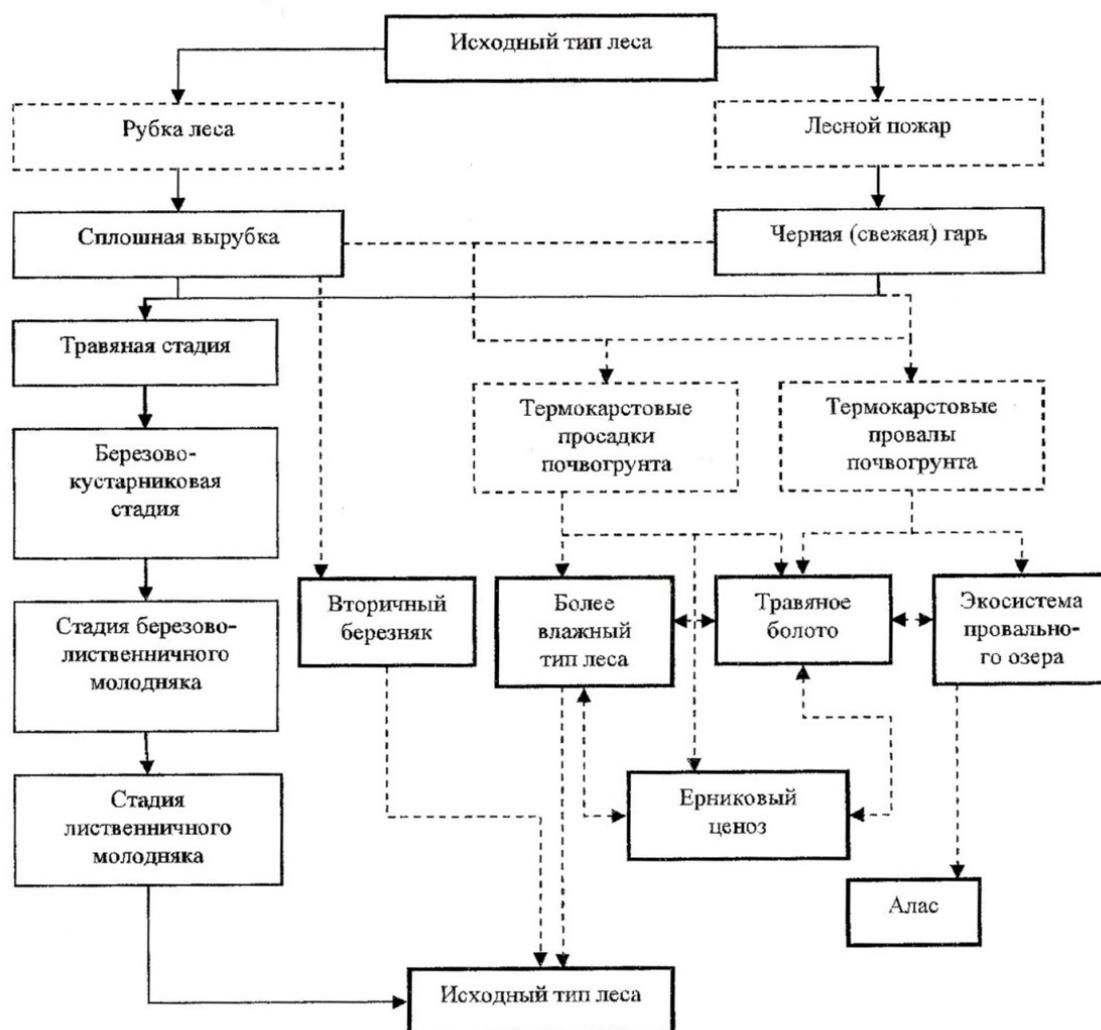


Рис. 1. Схема лесовозобновительной сукцессии в современных лиственничных лесах Якутии [3]
 Fig. 1. Scheme of reforestation succession in modern larch forests of Yakutia [3]

личение в первые годы после пожара влажности верхних слоев почвы, чему способствует хоро-

Наличие многолетней мерзлоты вносит определенные коррективы в современные постпиро-

генные сукцессионные процессы, когда в результате термокарстовых просадок и провалов образуются заболоченные ерники, болота и провальные озера, позже трансформирующиеся в аласы.

Сходные процессы могли происходить и в позднем плейстоцене, так как мерзлота имела тогда не менее широкое распространение, чем сейчас. Несомненно и то, что основной древесной породой в позднем плейстоцене Якутии являлась лиственница даурская (*Larix gmelinii* x *Larix sibirica*). Возникает вопрос, а так ли широко были распространены лиственничные леса.

Уточнение роли даурской лиственницы в сложении растительного покрова Якутии в позднем плейстоцене осложняется тем, что пыльца лиственницы очень плохо сохраняется в геологических отложениях. Это обусловлено малым количеством крахмала в пыльцевых зернах, а отсутствие летальных мешков ограничивает их разлет во время опыления. Все это позволяет считать, что даже наличие одного пыльцевого зерна лиственницы в палинологической пробе указывает на присутствие лиственничных формаций в растительности изучаемого периода и местности [4].

В работе [5] отмечается достаточно широкое распространение лиственницы на северо-востоке Азии в конце каргинского периода. Об этом же обстоятельстве свидетельствует находка ствола лиственницы на острове Котельный, возраст которой составляет 33600 ± 150 лет (GrA-62148) [6]. В предгорьях хребта Сунтар-Хаята также были обнаружены пни лиственницы, произраставшие 45800 ± 2300 лет назад (MPI-46) на 170 м выше границы современного лесного пояса [7]. Последние находки лиственниц, сделанные гораздо дальше и выше современной лесной границы, также указывают на более теплые климатические характеристики каргинского термохрона.

Пыльца лиственницы была обнаружена в содержимом желудочно-кишечного тракта и вмещающих отложений у более чем десятка палеонтологических находок, относящихся к позднему плейстоцену [8].

Все эти случаи выявления макроостатков и пыльцы лиственницы даурской на севере Якутии в позднем плейстоцене позволяют сделать вывод о более облесенной территории, чем представляется в большинстве реконструкций растительного покрова.

Качественный показатель присутствия даурской лиственницы, примеры которых приведены в предыдущем абзаце в позднеплейстоценовой флоре Якутии, не позволяет делать вывод о количественных показателях распространенно-

сти лиственничных лесов. Количественные характеристики распространенности фитоценозов можно получить, анализируя состав фаунистических комплексов изучаемого периода [9]. Присутствие в позднеплейстоценовом фаунистическом комплексе таких факультативных сивлантов, как благородный олень, бурый медведь, лисица, лось, заяц-беляк и красные полевки, и отсутствие облигатных сивлантов, как белка, летяга и бурундук, позволяют сделать вывод о разреженности лиственничных лесов при их довольно широком распространении, о чем свидетельствуют палеоботанические данные. Скорее всего, позднеплейстоценовый ландшафт Якутии имел саванновый характер.

Н.К. Верещагин и Г.Ф. Барышников [10] указывают на несомненное конвергентное сходство африканской слоновой и евразийской мамонтовой мегафауны. Н.Б. Верховская [11] предполагает, что в позднем плейстоцене на Северном полушарии своеобразные растительные сообщества сформировали особую природную зону криофитных саванн, представляющих собой высокопродуктивные пойменные луговые фитоценозы, образование которых зависело от многочисленных мигрирующих русел рек и речек и небольших участков лесной растительности.

Современные саванны, представляя довольно широко распространенный на нескольких континентах биом, являются субклимаксным типом растительности, стабилизировавшимся на травяной стадии сукцессионного процесса благодаря периодическому воздействию природных пожаров и стравливанию крупными стадными травоядными, уничтожающими деревья и кустарники. Например, слоны уничтожают до 30 % взрослых деревьев в местах своего обитания, способствуя расширению злаковников и не давая разрастаться лесам [12], а благодаря пожарам леса покрывают всего 27 % территории Африки и Южной Америки, хотя потенциально могли бы распространиться на 56 % [13].

Вполне вероятно, что мамонтовые пастбища на севере Евразии также находились на субклимаксной травяной стадии под действием перманентно действующих экзогенных пирогенных и зоогенных факторов. Образование субклимаксных сообществ указывает на преобладающую роль экзогенных факторов над эндогенными в сингенетическом процессе [14]. Именно такими сообществами в настоящее время являются северотаежные лиственничные леса, условиями существования которых служат мерзлотные и пирогенные процессы, а также луговые сообщества, являющиеся сукцессионными стадиями преобразования пойм или производными демультипликативных явлений, связанных с пожарами, вы-

рубками и рекреационной нагрузкой. Такие сообщества могут существовать неограниченное время, в течение периода действия факторов их вызвавших и поддерживающих.

Криофитные саванны позднего плейстоцена при их конвергентном сходстве с современными африканскими саваннами должны быть высокопродуктивными, травянистыми, состоящими предпочтительно из корневищных злаков с локальным участием пионерных кустарников и пиропитных разреженных лесных сообществ. При этом они должны участвовать в современных сукцессионных процессах в виде сериальных стадий и, согласно первому биоценологическому постулату В. Тишлера [15], являться неотъемлемым компонентом современной растительности.

Единственным типом растительности в условиях умеренных широт Северного полушария, подходящей всем перечисленным условиям, являющейся луговые сообщества, представленные различными типами в зависимости от эдафических условий от средневлажных до сухих остепненных и заболоченных [8].

Широкое участие первичных лугов, связанных с аллювиальными процессами в сложении растительного покрова позднего плейстоцена, Н.Б. Верховская [11] связывает с особенным режимом питания рек из-за обширных горнодолинных ледников, способствовавших увеличению твердого стока, что в свою очередь приводило к формированию широких многорукавных аллювиальных равнин. Длительно существующего русла подобные речные системы не имели, отдельные протоки постоянно перемещались по поверхности равнин. Переработку и переотложение мигрирующими руслами аллювиальных наносов, а также интенсивный дренаж запускают сукцессионные процессы, одной из стадий которых, кроме пионерных аллювиофитных растительных группировок, являются пойменные злаковые и разнотравно-злаковые луга и кустарниковые сообщества.

Такой процесс лугообразования в позднем плейстоцене, возможно, имел широкое распространение так же, как и образование приозерных лугов и лугов на месте спущенных озер. В дальнейшем, существование таких лугов зависело от повторения эдафических воздействий и, возможно, от пастбищного стравливания и вытаптывания, препятствующих образованию климаксных лесных сообществ.

Схожий процесс зоогенной стабилизации сукцессионного процесса на луговой стадии по аналогии с африканскими саваннами происходил также в случаях постпирогенного лесовосстановления лиственных лесов.

Пиропитность лиственных лесов обусловлена тем, что само их существование напрямую зависит от периодических пожаров, в ходе которых уничтожаются зеленые мхи, и вместо достижения климакса (суперклимакса) в виде зеленомошной лиственной редины сукцессионный процесс возвращается на травяную стадию с последующим восстановлением густого древостоя.

Возможность возникновения лесных пожаров находится в прямой зависимости от погодных условий, влияющих на наличие влаги в лесных горючих материалах. При этом возникновение пожаров не зависит от одного какого-либо климатического показателя, так как на влажность горючих материалов влияют не только количество, но и продолжительность осадков, температура воздуха, его относительная влажность, частота выпадения осадков, длительность теплых дней и т.д.

Постпирогенные сукцессионные процессы в позднем плейстоцене Якутии, скорее всего, имели большое сходство с современными, за одним исключением. Как видно на рис. 2, в случае термокарстовых явлений, как и в настоящее время, могут образовываться провальные озера с последующим развитием аласов с соответствующими луговыми, прибрежно-водными и лугостепными сообществами. Лесовосстановительная сукцессия при определенных условиях могла закончиться восстановлением исходного типа леса. А отличие от современного сукцессионного процесса заключается в том, что присутствие в фауне таких крупных стадных растительноядных животных, как мамонты и бизоны, способствовало его стабилизации на травяной стадии.

Ландшафтообразующая роль крупных травоядных в позднем плейстоцене приводила, скорее всего, к изреживанию лесов и уничтожению кустарниковых зарослей на горячих и, как следствие, распространению лугов. В современное время из-за отсутствия в якутской фауне таких крупных стадных растительноядных животных травяные стадии постпирогенного сукцессионного процесса длятся всего от 3 до максимум 8 лет, быстро переходя на кустарниковую.

Заключение

Опираясь как на палеоботанические, так и на палеозоологические данные, следует признать то, что позднеплейстоценовые ландшафты Якутии были схожи с современными африканскими и представляли собой криофитные саванны. Дериватами этих саванн в современном растительном покрове Северного полушария выступают луговые сообщества, основу которых составляют мезофильные корневищные злаки.

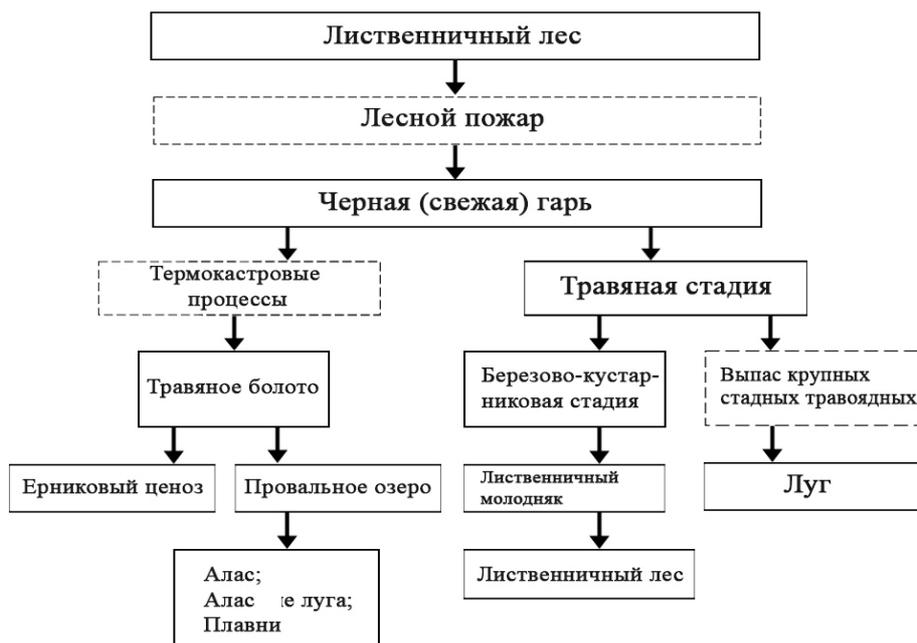


Рис. 2. Постпирогенный сукцессионный процесс позднего плейстоцена
 Fig. 2. Post-pyrogenic Late Pleistocene Succession Process

Лесные сообщества были представлены, как и в современных саваннах, редкими группами лиственниц и древовидных берез. В термохроне позднего плейстоцена среди древесных пород северо-востока Якутии присутствовали сосны, ели и возможно даже вязы и лещина, но основной лесобразующей породой были даурская лиственница, а также древовидные березы.

Количество природных пожаров в позднем плейстоцене было, скорее всего, не меньше, а больше, чем сейчас, с учетом более высокой аридности климата и летней теплообеспеченности. Постпирогенные сукцессии в позднем плейстоцене Якутии имели заметное отличие от современных. Из-за пастбищной нагрузки на травяной стадии процесс приостанавливался и вместо лесовосстановления вторичные луга могли существовать неопределенно долгое время. Аналогичный процесс в настоящее время наблюдается в африканских саваннах, где слоны выступают ландшафтообразующим фактором. В позднем плейстоцене таким фактором, вероятнее всего, были мамонты, оказывавшие определяющее влияние на ход и направление постпирогенного сукцессионного процесса.

Таким образом, можно сделать выводы о том, что облик и функциональные особенности растительного покрова Якутии в позднем плейстоцене определялись комплексным воздействием климатических (аридность, зимнее выхолаживание и резкая континентальность), эдафических (многолетняя мерзлота) и экологических (пирогенез и пастбищный выпас крупных стадных растительноядных животных) факторов.

Об изреженности лесов свидетельствует наличие в мамонтовом фаунистическом комплексе факультативных сивлантов – благородных оленей, лисиц, бурых медведей и зайцев, красных полевок. С началом голоцена по мере разрастания и смыкания лесной растительности фауна пополнилась такими облигатными сивлантами, как белки, летяги и бурундуки. Сокращение луговых фитоценозов в голоцене вызвало вымирание шерстистых мамонтов, носорогов, бизонов, лошадей и пещерных львов. Растительность Якутии потеряла саванновый облик и приобрела более таежный вид.

Литература

1. Томская А.И. Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 1981. 221 с.
2. Гитерман Р.Е. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 96 с.
3. Исаев А.П. Естественная и антропогенная динамика лиственничных лесов криолитозоны (на примере Якутии): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Якутск, 2010. 53 с.
4. Украинцева В.В. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. Красноярск: Изд-во «Поликом», 2002. 192 с.
5. Binney H., Willis K., Edwards M. and al. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // Quaternary Science Reviews. 2009. V. 28. P. 2445–2464.
6. Geel van Bas, Protopopov A., Protopopova V., Pavlov I., J. van der Plicht, Guido B.A. van

Reenen. Larix during the Mid-Pleniglacial (Greenland Interstadial 8) on Kotelny Island, northern Siberia // *Boreas*. 2016. P. 1–8.

7. *Лыткин В.М., Галанин А.А.* Динамика ледников хребта Сунтар-Хаята за последние 700 лет // *Наука и образование*. 2014. №1. С. 74–79.

8. *Протопопов А.В.* Динамика наземных экосистем Якутии в позднем плейстоцене и голоцене. Якутск: Изд-во «Алаас», 2017. 432 с.

9. *Протопопов А.В.* Использование териоиндикаторов в реконструкции растительного покрова позднего плейстоцена Северной Якутии // *Наука и образование*. 2016. № 3. С. 16–20.

10. *Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F.* The ecological structure of the 'Mammoth Fauna' in Eurasia // *Annales Zooloici Fennici*. 1985. V. 28, no. 3–4. P. 253–259.

11. *Верховская Н. Б.* Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // *Журнал общей биологии*. 1988. Вып. 49, № 1. С. 70–83.

12. *Насимович А.А.* Африканский слон. М.: Наука, 1975. 55 с.

13. *Bond W.J., Woodward F.I., Midgley G.F.* The global distribution of ecosystem in a world without fire // *New Phytologist*. 2005. V. 165, no. 2. P. 525–538.

14. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.

15. *Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994. 367 с.

4. *Ukrainitseva V.V.* Rastitel'nost' i klimat Sibiri epokhi mamonta. Krasnoyarsk: Izd-vo «Polikom», 2002. 192 s.

5. *Binney H., Willis K., Edwards M. et al.* The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // *Quaternary Science Reviews*. 2009. V. 28, P. 2445–2464. DOI: 10.1016/j.quascirev.2009.04.016.

6. *Geel van Bas, Protopopov A., Protopopova V., Pavlov I., J. van der Plicht, Guido B.A. van Reenen.* Larix during the Mid-Pleniglacial (Greenland Interstadial 8) on Kotelny Island, northern Siberia // *Boreas*. 2016. P. 1–8.

7. *Lytkin V.M., Galanin A.A.* Dinamika lednikov khrebta Suntar-Khayata za poslednie 700 let // *Nauka i obrazovanie*. 2014. № 1. S. 74–79.

8. *Protopopov A.V.* Dinamika nazemnykh ekosistem Yakutii v pozdnem plejstotsene i golotsene. Yakutsk: Izd-vo «Alaas», 2017. 432 s.

9. *Protopopov A.V.* Ispol'zovanie terioindikatorov v rekonstruktsii rastitel'nogo pokrova pozdnego plejstotsena Severnoj Yakutii // *Nauka i obrazovanie*, 2016. № 3. S. 16–20.

10. *Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F.* The ecological structure of the «Mammoth Fauna» in Eurasia // *Annales Zooloici Fennici*. 1985. V. 28, no. 3–4. P. 253–259.

11. *Verkhovskaya N.B.* Mamontovye ekosistemy i prichiny ikh ischeznoeniya // *Zhurnal obschej biologii*. 1988. V. 49, № 1. S. 70–83.

12. *Nasimovich A.A.* Afrikanskij slon. M.: Nauka, 1975. 55 s.

13. *Bond W.J., Woodward F.I., Midgley G.F.* The global distribution of ecosystem in a world without fire // *New Phytologist*, 2005. V. 165, no. 2. P. 525–538. DOI:10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x.

14. *Razumovskij S.M.* Zakonomernosti dinamiki biotsenozov. M.: Nauka, 1981. 231 s.

15. *Rejmers N.F.* Ekologiya (teorii, zakony, pravila, printsipy i gipotezy). M.: Rossiya mladaya, 1994. 367 s.

References

1. *Tomskaya A.I.* Palinologiya kajnozoya Yakutii. Novosibirsk: Nauka, 1981. 221 s.

2. *Giterman R.E.* Istoriya rastitel'nosti Severo-Vostoka SSSR v plitsene i plejstotsene. M.: Nauka, 1985. 96 s.

3. *Isaev A.P.* Estestvennaya i antropogennaya dinamika listvennichnykh lesov kriolitozony (na primere Yakutii): Avtoref. diss. ... d-ra biologicheskikh nauk. Yakutsk, 2010. 53 s.

Поступила в редакцию 01.09.2018

Об авторах

ПРОТОПОПОВ Альберт Васильевич, доктор биологических наук, заведующий отделом, Академия наук Республики Саха (Якутия), 677007, Якутск, пр. Ленина, 33, Россия,
<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, Россия,
<http://orcid.org/0000-0001-8612-5960>, protopopova.vic@yandex.ru;
Йоханнес ван дер ПЛИХТ, доктор, профессор, Университет Гронинген, Гронинген, Нидерланды, PO Box 72 9700 AB,
<http://orcid.org/0000-0003-4298-7037>, j.van.der.plicht@rug.nl.

About the authors

PROTOPOPOV Al'bert Vasil'evich, Doctor of Biological Sciences, Head of Department, Academy of Sciences of Republic of Sakha (Yakutia), 33 Lenin Ave., Yakutsk, 677007, Russia,
<http://orcid.org/0000-0001-6543-4596>, a.protopopov@mail.ru;
PROTOPOPOVA Viktoria Valer'evna, 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;
Johannes van der PLICHT, Doctor, Professor, University of Groningen, PO Box 72 9700 AB, Groningen, Netherlands,
<http://orcid.org/0000-0003-4298-7037>, j.van.der.plicht@rug.nl.