

6. Иванцов А.Ю. *Beltanelliformis brunsaе* Меннер: полип или цианобактерия? // Систематика организмов. Её значение для биостратиграфии и палеобиогеографии: Материалы LI X сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2013 г., г. Санкт-Петербург). – СПб., 2013. – С. 48–50.

7. Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I., Zakrevskaya M.A. Revision of the problematic Vendian macrofossil *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, Nemiana) // *Paleontological Journal*. – 2014. – V. 48, № 13. – P. 1423–1448.

8. Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М. Новые находки Metazoa в вендомии

Русской платформы // *Известия АН СССР. Серия геологическая*. – 1974. – № 12. – С. 130–134.

9. Догель В.А. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов. Изд. 7-е, перераб. и дополн. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.

10. Steiner M. Die neoproterozoischen Meergalgen Südchinas: *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E*. – 1994. – V. 15. – P. 1–146.

11. Steiner M., Reitner J. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // *Geological Society of America*. – 2001. – V. 29, №. 12. – P. 1119–1122.

Поступила в редакцию 10.02.2016

УДК 56.074.1

Использование териоиндикаторов в реконструкции растительного покрова позднего плейстоцена Северной Якутии

А.В. Протопопов

Академия наук Республики Саха (Якутия), г. Якутск

Предложен новый способ реконструкции растительного покрова позднего плейстоцена с использованием индикаторных видов млекопитающих – териоиндикаторов. Обоснован двухуровневый подход к применению териоиндикаторов в зависимости от размеров животных. Первый уровень – это грызуны, второй – средние и крупные млекопитающие. Основной стацией при использовании териоиндикаторов предлагается репродуктивная, как филогенетически закреплённая в ходе эволюции вида. Указывается, что наличие в мамонтовом фаунистическом комплексе большого числа животных, связанных с лесными фитоценозами, показывает более широкое, чем считалось раньше, участие лесных сообществ в составе позднеплейстоценовой растительности. Высокое видовое разнообразие ископаемых млекопитающих Северной Якутии может объясняться большей мозаичностью растительного покрова по сравнению с настоящим временем. Высказано предположение, что в ходе природной перестройки на рубеже плейстоцена и голоцена лесные фитоценозы расширили свои площади, превратившись в зональный тип растительности, а травяные сообщества, бывшие зональными, сохранились в интразональных местопроизрастаниях.

Ключевые слова: поздний плейстоцен, мамонтовый фаунистический комплекс, териоиндикаторы, стация, реконструкция растительности, фитоценозы.

Using Therioindicators in Reconstruction of the Late Pleistocene Vegetation of Northern Yakutia

A.V. Protopopov

The Academy of Sciences of the Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk

A new method for reconstruction of the Late Pleistocene vegetation using indicator species of mammals – therioindicators is proposed. Two-level approach in using therioindicators in relation of the size of animals is

ПРОТОПОПОВ Альберт Васильевич – к.б.н., в.н.с., a.protopopov@mail.ru.

justified. The first level is represented by rodents, the second level by medium and large size mammals. Reproductive station is proposed as the main in using therioindicators, as it is phylogenetically fixed in the course of evolution of a species. It is stated that the presence of a large number of animals associated with forest communities in mammoth fauna complexes shows wider participation of forest communities in the Late Pleistocene vegetation than it was considered before. The high species diversity of fossil mammals of Northern Yakutia can be explained by the greater mosaic of vegetation in comparison with the present time. It is suggested that in the course of a natural adjustment at the turn of the Pleistocene and Holocene forest communities expanded their area, becoming a zonal type of vegetation while grass communities, former zonal, were preserved in the intrazonal habitats.

Key words: Late Pleistocene, mammoth fauna complex, therioindicators, station, reconstruction of vegetation, plant communities.

Введение

Реконструкция растительного покрова позднего плейстоцена Северной Якутии по данным спорово-пыльцевого анализа часто встречается с трудностью выделения зональных формаций, так как по качественному составу флоры выявляемым палинологическим методом, сложно судить о господствующем типе фитоценозов. Это связано с тем, что соотношения спор и пыльцы в палиноспектрах не всегда соответствует соотношениям доминантных видов растительного покрова [1]. Основной причиной является то, что различные виды растений вырабатывают разное количество пыльцы, а пыльца некоторых видов плохо сохраняется в отложениях, что искажает соотношения таксонов в палиноспектрах. В первую очередь речь идет о пыльце лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz.), основного доминанта современного растительного покрова Северной Якутии, за исключением тундровой зоны.

Благодаря многолетним палеоботаническим исследованиям четвертичных ориктоценозов, вмещающих отложений и содержимого желудочно-кишечного тракта представителей мамонтового фаунистического комплекса, удалось выявить основные черты характера динамики растительного покрова позднего плейстоцена Северной Якутии [1–3]. Принято считать, что зональным типом растительности были безлесные высокопродуктивные тундростепи – сообщества, не имеющие аналогов в настоящее время [3–5]. В течение многих тысячелетий, в условиях холодного и засушливого климата, очень похожего на климат современной Центральной Якутии [6], на них кормились такие растительноядные гиганты, как мамонты и шерстистые носороги.

В то же время имеются обоснованные сомнения в существовании позднеплейстоценовых тундростепей, также основанные на иной интерпретации спорово-пыльцевых спектров [7, 8]. Если существующие методы палинологических исследований не могут дать обоснованного ответа по вопросу зонального типа растительно-

го покрова Северной Якутии в позднем плейстоцене, то их следует дополнить другими способами.

К примеру, для реконструкции растительного покрова Европы второй половины позднего плейстоцена были использованы индикаторные виды животных и обоснована методика их применения [9].

Использование животных как индикаторов растительного покрова основано на их адаптационных особенностях и трофических связях как консументного компонента структурно-функциональной системы наземных биогеоценозов. При актуалистическом подходе в реконструкции позднеплейстоценовых фитоценозов зооиндикацию можно рассматривать с точки зрения реализованных экологических ниш современных видов животных, с учетом того, что их экологические адаптации в позднем плейстоцене и голоцене были неизменны.

Млекопитающие при всей своей экологической пластичности достаточно специализированы к определенным условиям среды, что является результатом длительного эволюционного процесса. При этом степень и особенности специализации у разных представителей териофауны сильно различаются. Крайние стенобиоты в арктической и бореальной зонах отсутствуют, но у определенных видов есть предпочтения или адаптации к конкретным биотопам, что связано и с питанием, и с размножением, и с моделью поведения. На основе этого можно утверждать, что палеофаунистический состав является достаточно информативным показателем для реконструкции существовавших в конце четвертичного периода фитоценозов.

Материалы и методы исследования

В ходе экспедиционных работ в Абыйском, Верхоянском и Усть-Янском районах в 2011–2015 гг. были сделаны новые для северо-восточной части Якутии находки лисицы (*Vulpes vulpes* L.) и соболя (*Martes zibelliana* L.), относящиеся к позднему плейстоцену. Также было собрано большое количество палеонтологиче-

Экологическая приуроченность современных индикаторных видов млекопитающих

Таксон	Степи	Луга	Леса	Горная тайга	Горная тундра	Тундра
<i>Alces alces</i> – лось		++	+++	+		+
<i>Rangifer tarandus</i> – северный олень		+	+++	+++	++	+++
<i>Alopex lagopus</i> – песец			+			+++
<i>Spermophilus sp.</i> – суслики	+++	+++	+			+
<i>Lemmus sibiricus</i> – сибирский лемминг			+			+++
<i>Dicrostonyx torquatus</i> – копытный лемминг					+	+++
<i>Ursus arctos</i> – бурый медведь		+	+++	+++		+
<i>Ovis nivicola</i> – снежный баран		+		++	+++	
<i>Vulpes vulpes</i> – лисица обыкновенная	++	++	+++			++
<i>Martes zibelliana</i> – соболь			+++	+++		
<i>Cervus elaphus</i> – изюбрь			+++	+++		
<i>Lepus timidus</i> – заяц		+++	++	+		++
<i>Ochotona alpina</i> – пищуха		+	+		+++	
<i>Castor fiber</i> – бобр		+	++			
<i>Ovibos pallantis</i> – овцебык						+++
<i>Saiga tatarica</i> – сайгак	+++	+				
<i>Bison priscus</i> – бизон	+++	+++	+++			

+++ – основной биотоп; ++ – постоянное присутствие; + – спорадические заходы.

ческих остатков современных животных, входивших в мамонтовый фаунистический комплекс, индикаторная способность которых определялась по их современным ареалам и занимаемым в настоящее время биотопам (табл.1).

Основываясь на экологических нишах и индивидуальных участках различных видов животных, считаем, что зооиндикацию фитоценозов в ходе реконструкции растительного покрова прошлых эпох нужно проводить на трех уровнях. Первый уровень – это индикация синузидий или группировок растений, наиболее точными индикаторами которых являются насекомые и другие беспозвоночные. Во вторую группу индикаторов входят мышевидные грызуны, благодаря которым можно устанавливать наличие определенных ассоциаций, фитоценозов и типов сообществ. Третий уровень индикации составляют крупные млекопитающие, популяции которых можно рассматривать на уровне природно-ландшафтных зон и крупных формаций, определяющих облик растительного покрова. Вторая и третья группы видов животных относятся к териоиндикаторам.

Такое распределение зооиндикаторов основывается на принципе прямой зависимости площадей индивидуальных участков особей и посещаемых стадий с размерами животных. Чем больше размер животного, тем большую территорию он занимает [10, 11]. Соответственно должен различаться и подход к их индикаторным особенностям при реконструкции растительного покрова.

Результаты и обсуждение

Как правило, при реконструкции растительного покрова с помощью териоиндикаторов исходят из их экологической приуроченности и современных ареалов. Индикаторами тундр при этом считаются лемминги, северные олени, песцы и овцебыки. Таежно-лесные формации определяются при наличии бобра, благородного оленя, лося, соболя, лисицы, бурого медведя. На участие степей в составе позднелестостеновой растительности указывают находки сайгаков и

сусликов. Животные, преимущественно обитающие в луговых фитоценозах, такие как полевка-экономка и водяная полевка, считающиеся убиквистами, часто не учитываются при палеогеографических реконструкциях [9].

Необходимо отметить, что при распаде мамонтового фаунистического комплекса на севере Якутии в начале голоцена, сопровождавшегося вымиранием некоторых крупных видов, таких как мамонты, шерстистые носороги, бизоны и лошади, ни один вид грызунов не исчез. Важнейшую роль в устойчивости видов в ходе природных перестроек, кроме приспособления к меняющимся экологическим факторам, играет сохранение в неизменном виде некоторых биотопов [12]. То есть вымирание крупных и гигантских растительных представителей мамонтовой фауны, скорее всего, связано не с исчезновением зональных формаций, а с сокращением их площадей, что способствовало сохранению всех видов грызунов в современной фауне Северной Якутии.

Если рассматривать станции современных мелких млекопитающих, необходимых для реконструкции растительных сообществ на уровне ассоциаций, то видно, что большинство видов предпочитают открытые биотопы, кроме красных полевок (табл.2) [13].

Такой состав стадий мелких млекопитающих указывает на то, что ландшафты позднего плейстоцена, возможно, представляли собой открытые пространства с мозаичной растительностью с соотносимым соотношением сухих (копытный лемминг, суслики, узкочерепная полевка) и

Таблица 2

Современные станции позднеплейстоценовых грызунов Якутии

Вид	Стации, ассоциации растительности
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	Кустарничково-разнотравные тундровые ассоциации с участием шикши, брусники, дриады, карликовых ив и берез, злаковых, осоковых и бобовых
<i>Lemmus sibiricus</i>	Пушицево-осоково-моховые тундры, зеленомошно-осоковые кочкарники, осоково-вейниковые луга, заболоченные ерники, заболоченные зеленомошные лиственничники
<i>Spermophilus sp.</i>	Остепненные и суходольные разнотравные луга, опушки сухих лесов и гари, песчаные не заливаемые участки островов с ивами и тополями
<i>Microtus gregalis</i>	Разнотравные луга в поймах и аласах, пойменные ивняки, сухие луговины на булгуннях в тундровой зоне
<i>Microtus oeconomus</i>	Пойменные и аласные разнотравно-злаковые и осоковые луга, прибрежные заболоченные луга, прибрежные ерники, ольховники, хвощевники, лесные болота
<i>Clethrionomys sp.</i>	Пойменные березовые леса, смешанные лиственнично-березовые леса, бруснично-зеленомошные лиственничники, старые гари, ерники

переувлажненных (сибирский лемминг, полевка-экономка, водяная полевка) биотопов. Были также распространены лесные фитоценозы, на что указывают пусть и редкие находки красных полевков [14].

Териоиндикация позднеплейстоценовой растительности при помощи крупных млекопитающих усложняется их эврибиотностью и экологической пластичностью. Крупные животные обитают в самых разнообразных растительных ассоциациях (кормные, сезонные, ночные, дневные и другие станции).

Но у каждого вида есть станция, которая, вероятнее всего, закреплена в ходе эволюционного процесса на филогенетическом уровне. Это репродуктивная станция видов животных. В орнитологии общепринято наличие у птиц гнездовой станции, являющейся важным экологическим признаком вида. В териологии принято обозначать репродуктивные станции понятиями родильный дом, район отела, выводковая станция, участки норения и т.д. Для териоиндикации наиболее важны репродуктивные станции растительноядных млекопитающих как консументов первого порядка, непосредственно отражающих тип растительности (табл.3).

Лучше всего репродуктивные станции изучены у сайгаков, предпочитающих телиться на рав-

нинных участках степной зоны с низкорослым и разреженным ксерофитным разнотравьем с обязательным присутствием в травостое прутника – *Kochia prostrata* [15].

Е.Е. Сыроечковский [16] указывает на то, что важным условием для отела тундровых северных оленей является наличие прогретых сухих проталин на холмах и гривах. На снег важенки никогда не телятся. Для лесного подвид северных оленей также важно наличие сухих прогретых полянок или склонов южных экспозиций. Такое сходство в поведении тундровых и таежных подвидов оленей, обитающих не просто в разных станциях, а в разных биомах, думается не случайно, и закреплено филогенетически еще до их разделения в плейстоцене.

В отличие от оленей овцебыки рожают телят на снег [17]. Репродуктивные станции овцебыков совпадают с зимними кормными станциями и расположены в ивово-пушицево-осоково-моховых тундрах.

Такая разница в стратегии размножения у двух тундровых животных, обитающих в одном биоме, может свидетельствовать о том, что их видообразование происходило в разных условиях.

Репродуктивными станциями лосей, зайцев, изюбров являются кустарниковые заросли и за-

Таблица 3

Репродуктивные станции современных индикаторных видов млекопитающих

Таксон	Репродуктивная станция
<i>Alces alces</i> – лось	Заросли ивняка и ольховника на поймах, старые заросшие гари с березой
<i>Rangifer tarandus</i> – северный олень	Тундровый подвид – сухие прогретые проталины на возвышенной холмистой тундре. Таежный подвид – сухие прогретые лесные поляны на гривах и склонах южной экспозиции, сухие островки на болотах
<i>Ovis nivicola</i> – снежный баран	Скалистые участки южной экспозиции в лесном поясе гор
<i>Cervus elaphus</i> – изюбрь	Пойменные заросли кустарниковых ив, заросшие захламленные гари
<i>Lepus timidus</i> – заяц	Заросшие захламленные гари, лесные участки с густым подростом и подростом
<i>Ovibos pallantis</i> – овцебык	Ивово-пушицево-осоково-моховые тундры
<i>Saiga tatarica</i> – сайгак	Равнинные сухие участки с редкой и низкорослой растительностью с преобладанием <i>Kochia prostrata</i>

хламленные зарастающие гари. Отел овцебыков происходит в типичных тундрах, а родильные дома сайгаков расположены в сухих полупустынных ассоциациях с изреженным травостоем и с обязательным участием прутника – *Kochia prostrata*.

Заключение

Обзор репродуктивных стадий современных млекопитающих, входивших в мамонтовый фаунистический комплекс Якутии, показывает, что растительный покров позднего плейстоцена характеризуется высокой степенью мозаичности с преобладанием на плакорах травяных сообществ. Зональное значение степных фитоценозов в позднем плейстоцене Северной Якутии вызывает большое сомнение, так как в фауне отсутствовали типичные степные виды, а сайгак связан больше не со степями, а с разреженными фитоценозами полупустынного типа, образованными ксерофильными представителями разнотравья и полукустарников – *Kochia*, *Artemisia*, *Ephedra*, *Poaceae*. Сосуществование сайгака и овцебыка в одном фаунокомплексе можно объяснить значением рельефа в распространении растительного покрова, когда в условиях близкого залегания многолетнемерзлых грунтов в аридном климате поверхность повышений иссушается с последующим развитием на них ксерофитов степного, лугостепного или сорного происхождения, а понижения заболачиваются с разрастанием гигрофильных растений, доминирующих в современных тундрах.

Находки бурого медведя, лисицы и соболя в позднеплейстоценовых ориктоценозах Северной Якутии, с учетом их современного ареала, указывают на большее, чем считается, распространение таежных формаций. На широкое присутствие в растительном покрове позднего плейстоцена кустарниковых ассоциаций пойменного и постпирогенного происхождения указывают находки изюбрей, лосей и зайцев, о чем свидетельствуют и палеоботанические данные [1–3].

Таким образом, зональным типом растительности позднего плейстоцена Северной Якутии были мозаичные травянистые сообщества с далеко отстоящими друг от друга лесными участками.

Природная перестройка на рубеже плейстоцена и голоцена привела к перекомбинации фитоценозов, в результате которой лиственничные леса и моховые тундры стали зональными типами растительности, а луговые сообщества перешли на интразональные местообитания.

Литература

1. Украинцева В.В. Растительность и климат Сибири эпохи мамонта. – Красноярск: Поликом, 2002. – 192 с.
2. Томская А.И. Палинология кайнозоя Якутии. – Новосибирск: Наука, 1981. – 221 с.
3. Гитерман Р.Е. История растительности северо-востока СССР в плиоцене и плейстоцене. – М., 1985. – 91 с.
4. Шер А.В. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (Сообщение 1) // Криосфера Земли. – 1997а. – Т. I, № 1. – С. 21–29.
5. Шер А.В. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (Сообщение 2) // Криосфера Земли. – 1997б. – Т. I, № 2. – С. 3–11.
6. Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. – М.: Наука, 1973. – 232 с.
7. Верховская Н.Б. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // Журн. общей биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 76–83.
8. Кожевников Ю.П., Украинцева В.В. Тундростепи плейстоцена: аргументы за и против // Изв. РАН. Сер. геогр. – 1997. – № 3. – С. 96–110.
9. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс.л.н.) / Отв.ред. А.К. Маркова, Т. Ван Кольфсхотен. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 556 с.
10. Peters R.H. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press., 1983. – 324 p.
11. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? – М.: Мир, 1987. – 259 с.
12. Расницын А.П. Теоретические основы эволюционной биологии // Введение в палеоэнтомологию. – М.: Изд-во КМК, 2008. – С.6–79.
13. Млекопитающие Якутии / Отв. ред. В.А. Тавровский. – М.: Наука, 1971. – 660 с.
14. Агаджанян А.К., Мотузко А.Н. Териофауна плейстоцена. – М.: Изд-во МГУ, 1972. – 288 с.
15. Сайгак: филогения, систематика, экология, охрана и использование / Под ред. В.Е. Соколова, Л.В. Жирнова. – М.: Изд-во РАН, 1998. – 358 с.
16. Сыроечковский Е.Е. Северный олень. – М.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.
17. Якушкин Г.Д. Овцебыки на Таймыре. – Новосибирск: РАСХ Сиб. отд-ние НИИСХ Крайнего Севера, 1998. – 236 с.

Поступила в редакцию 22.07.2016