

ВОЗМОЖНОСТИ РЕКОНСТРУКЦИИ СОСТАВА РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ НИЗОВЬЕВ РЕКИ КОЛЫМЫ С ПОМОЩЬЮ СОПРЯЖЕННОГО (ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО, ФИТОЛИТНОГО И КАРПОЛОГИЧЕСКОГО) АНАЛИЗА

О.Г. Занина¹, Д.А. Лопатина²

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, 142290, Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2, Россия; oksanochka_zet@mail.ru

²Геологический институт РАН, 119017, Москва, Пыжевский пер., 7, Россия; dalopat@mail.ru

Приведены результаты изучения комплексов фитофоссилий (спор, пыльцы, фитолитов и семян) поверхностных проб, характеризующих растительные ассоциации зоны предтундровых редколесий низовьев р. Колымы. Выявлены особенности fossilization растительных микроостатков в различных экотопах криолитозоны. Определены закономерности формирования изученных комплексов и возможности сопряженного использования палинологического, фитолитного и карпологического методов для палеоэкологических реконструкций многолетнемерзлых верхнечетвертичных отложений данного региона.

Низовья р. Колымы, современная растительность, фитолитный анализ, спорово-пыльцевой анализ, карпологический анализ

THE POSSIBILITIES OF RECONSTRUCTING THE COMPOSITION OF VEGETATION COMMUNITIES ON THE BASIS OF CONJUGATED PALYNOLOGICAL, PHYTOLITH AND CARPOLOGICAL ANALYSES FOR KOLYMA RIVER LOWER COURSE AREA

O.G. Zanina¹, D.A. Lopatina²

¹Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS,

2, Institutskaya str., Moscow region, Pushchino, 142290, Russia; oksanochka_zet@mail.ru

²Geological Institute, RAS, 7, Pigevskiy per., Moscow, 119017, Russia; dalopat@mail.ru

The results of investigation of the phytofossil complexes (spore-and-pollen spectra, phytoliths and seeds) from surface assays characterizing different plant associations from the area of the Kolyma lower course are presented. The peculiarities of fossilization of vegetative micro remnants in various ecotopes of the cryolithozone have been revealed. The formation regularities of the examined complexes and the possibility of the combined application of palynological, phytolith and carpological methods for paleoecological reconstructions of the Upper Quaternary deposits in the region have been defined.

Kolyma lower course, recent vegetation, phytolith analysis, palynological analysis, carpological analysis

ВВЕДЕНИЕ

Для реконструкции растительности и климата четвертичного периода Северо-Востока Азии ведущую роль играют палеоботанические методы. Использование палинологического метода обусловлено прежде всего массовой встречаемостью спор и пыльцы в отложениях этого возраста. При интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа отложений “ледового комплекса” нужно принимать во внимание значительное содержание в спектрах заносной пыльцы, плохую сохранность или неспособность пыльцы некоторых родов сохраняться в ископаемом состоянии [Каплина и др., 1978; Гитерман, 1985; Лопатина, Занина, 2006], переотложение палинологических остатков с учетом характера седиментации в регионе. Карпологические остатки в районах с близким залеганием многолетней мерзлоты из-за низких температур деятельного слоя и невысокой микробной активности обычно имеют хорошую сохранность, что позволяет определять растения до вида и таким

образом более детально характеризовать экологические условия [Максимович и др., 2007]. Достоинство карпологического метода заключается также в том, что карпоиды, как правило, автохтонны и дают информацию о структуре локальных сообществ. Фитоциты – микроскопические кремниевые образования, формирующиеся в растениях в процессе их жизнедеятельности. При внутриклеточном осаждении кремнезема возникают образования, повторяющие форму растительной клетки и обладающие специфической морфологией. Практически любые их признаки (форма, размер, цвет и др.) несут определенную информацию. Фитоциты, так же как споры и пыльца, встречаются массово в четвертичных отложениях, но в отличие от палинологических остатков не летучи, поэтому характеризуют локальные элементы растительных ассоциаций. Фитоцитный анализ широко используется при изучении истории развития почв и ландшафтов [Гольева, 2001; Киселева, 2006; Ровнер,

1971; Piperno, 1988]. Для современных отложений Северо-Востока Якутии этот метод применяется впервые.

Важное палеоэкологическое и тафономическое значение имеет сравнительный анализ субрецентных комплексов спор, пыльцы, фитолитов и семян, позволяющий установить причины их сходства и различий на родовом и семейственном уровнях и сопоставить их с продуцирующей растительностью. Для проверки сходимости рассматриваемых подходов изучаются данные растительных остатков из поверхностных проб с составом современной растительности площадки отбора. Результаты карпологического, фитолитного и палинологического анализов взаимно дополняют друг друга и отражают различные по уровню обобщения характеристики растительности.

При комплексных исследованиях разных типов отложений с целью реконструкции раститель-

ного покрова позднего плейстоцена Берингии [Лопатина, Занина, 2005, 2006; Занина и др., 2013; Zaniina et al., 2011] появилась необходимость проведения подобной работы для территории Северо-Востока Якутии. Состав спорово-пыльцевых спектров современных отложений низовьев р. Колымы дан в работах Г.М. Саввиновой [1980], Р.Е. Гитерман [1985], А.К. Васильчук [2002], О.Г. Заниной и Д.А. Лопатиной [2013; Занина и др., 2014]. А.К. Васильчук рассмотрены особенности тафономии спор и пыльцы в отложениях региона.

Задача настоящего исследования – установление степени соответствия комплексов спор, пыльцы, фитолитов и карпоидов из верхних минеральных горизонтов современных почв района низовьев р. Колымы с составом формирующей их растительности. При этом особое внимание уделяется выявлению состава флористического комп-

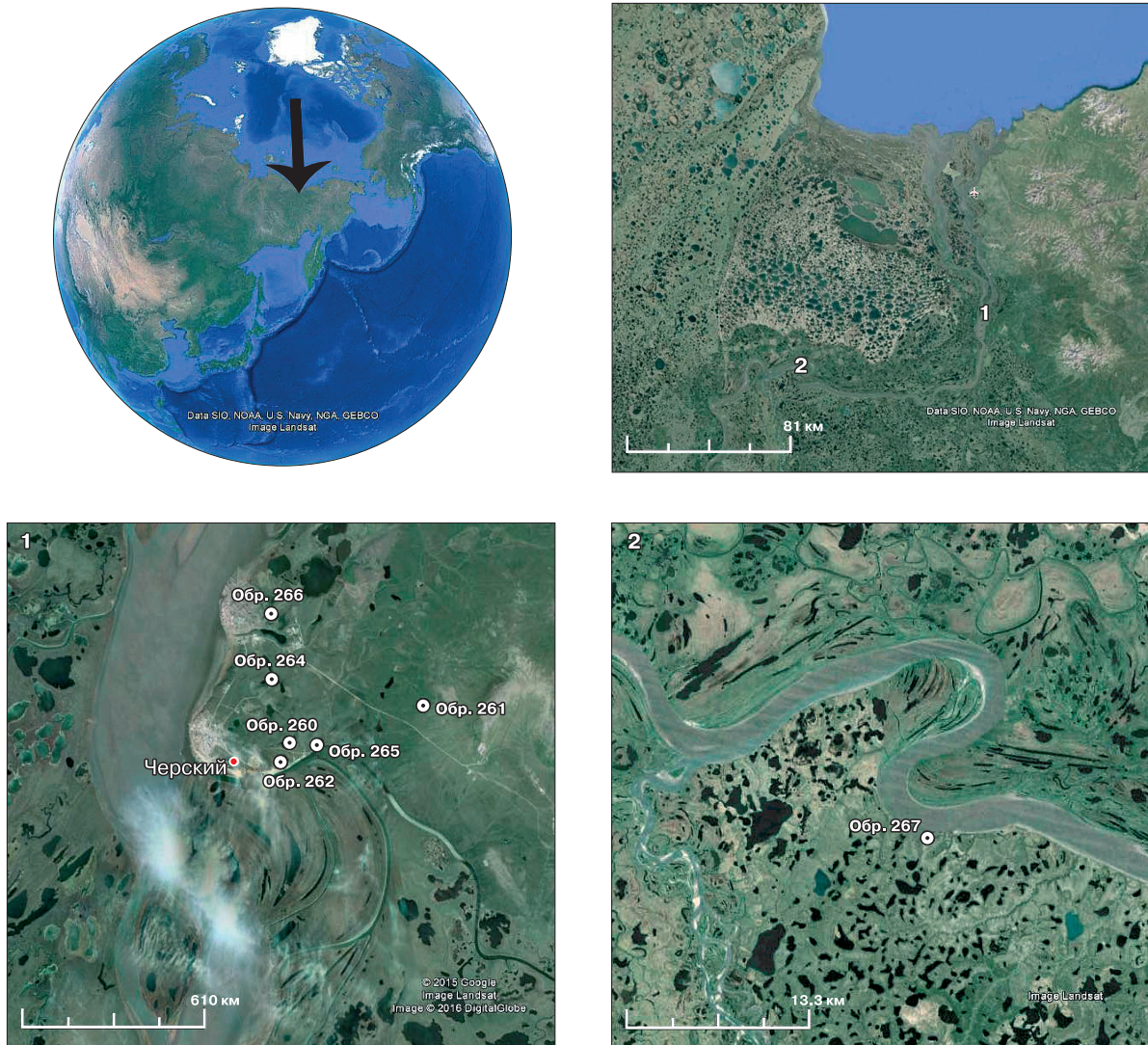


Рис. 1. Карта-схема ключевых участков 1 и 2.

лекса, переходящего в субрецентное состояние, и выделению объективных критериев для воссоздания растительного покрова по составу фитофоссилий для исследуемого региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования располагается в низовьях р. Колымы (68° с.ш., 161° в.д.) (рис. 1). В этом регионе начинается зона распространения лиственничниковых редколесий *Larix cajanderi* Mayr. Кустарниковый ярус в них представлен преимущественно *Betula exilis* Sukacz., *Salix glauca* L., *Rosa acicularis* Lindl., кустарнички – *Vaccinium uliginosum* L., *Arctous erythrocarpa* Small., *A. alpina* (L.) Niedenzu. Травянистый покров состоит из различных видов злаков, также представлены *Bistorta vivipara* (L.) Gray, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.,

Artemisia arctica Less., *Potentilla stipularis* L. и др. [Кожевников, 1981]. На крутых, хорошо прогреваемых склонах южной экспозиции развита степная растительность, представленная различными вариантами разнотравных сообществ с участием *Carex pediformis* C.A. Mey., *Calamagrostis purpurascens* R.Br., *Bromopsis pumPELLIANA* (Scribn.) Holub., *Festuca lenensis* Drob., *F. auriculata* Drob., *Poa versicolor* Bess., *Silene linearifolia* Otth, *S. repens* Patr., *Astragalus alpinus* L., *Artemisia dracunculula* L., *Draba cinerea* Adams, *Thymus serpyllum* L. и др. [Юрцев, 1981].

Образцы отбирались под типичными для изучаемого района растительными ассоциациями в различных ценозах: как зональных – предтундровых редколесий (лиственничники), так и интразональных – остепненных и болотных (см. таблицу).

Данные о точках отбора поверхностных проб в низовьях р. Колымы

№ п/п	Географическое положение	Растительность	Координаты		Высота над ур. моря, м
			с.ш.	в.д.	
1	Образец 260. Правый коренной берег р. Пантелеиха	Типчаково-петрофитно-разнотравная степь (проективное покрытие 60 %, на голых местах – щебень алевролитов до 80–90 %). <i>Festuca lenensis</i> Drob., <i>Poa attenuata</i> Trin., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey., <i>Dracocephalum palmatum</i> Steph., <i>Thymus diversifolius</i> Klokov, <i>Veronica incana</i> L., <i>Eremogone tschuktschorum</i> (Regel) Ikonn., <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link, <i>Galium verum</i> L., <i>Pulsatilla multifida</i> (Pritz.) Juz., <i>Potentilla nivea</i> L.	68°44'23.0"	161°23'56.4"	11
2	Образец 265. Правый коренной берег р. Пантелеиха, напротив впадения протоки р. Амболиха	Злаково-петрофитно-разнотравная степь (проективное покрытие 50 %) на подвижном грунте. Растения образуют подушки или мелкие кочки-дерновины, задерживающие грунт. <i>Dracocephalum palmatum</i> Steph., <i>Thymus diversifolius</i> Klokov, <i>Eremogone tschuktschorum</i> (Regel) Ikonn., <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link, <i>Festuca lenensis</i> Drob., <i>Calamagrostis purpurascens</i> R. Br., <i>Pulsatilla multifida</i> (Pritz.) Juz., <i>Potentilla nivea</i> L.	68°44'35.0"	161°25'17.2"	10
3	Образец 266. Обнажение у пос. Зеленый Мыс	Дно спущенного озера, заросшее иван-чаем. <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop., <i>Tanacetum vulgare</i> L., <i>Erigeron acris</i> L., <i>Poa pratensis</i> L., <i>Hordeum jubatum</i> (L.) Nevski, <i>Salix glauca</i> L.	68°47'02.3"	161°24'22.2"	8
4	Образец 261. Пос. Черский, западный берег оз. Щучье	Сфагновое болото. На бугорках болота – <i>Betula exilis</i> Sukacz., <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr., <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench., <i>Rubus chamaemorus</i> L., <i>Carex gynocrates</i> Wormsk.	68°44'53.6"	161°23'46.1"	10
5	Образец 262. Правый коренной берег р. Пантелеиха	Ерниковый лиственничник. <i>Larix cajanderi</i> Mayr, <i>Betula divaricata</i> Ledeb., <i>Salix glauca</i> L., <i>S. pulchra</i> Cham., <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud., <i>Vaccinium uliginosum</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L., <i>Arctous alpina</i> (L.) Spreng., <i>Empetrum nigrum</i> L., <i>E. androgynum</i> V.N. Vassil., <i>Rosa acicularis</i> Lindl., <i>Arctagrostis latifolia</i> R. Br., <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaegr., <i>Dicranum</i> sp., <i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Harm., <i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	68°44'24"	161°23'22"	11
6	Образец 264. Пос. Черский, северо-восточный склон к оз. Щучье	Ерниковый лиственничник. <i>Larix cajanderi</i> Mayr, <i>Betula divaricata</i> Ledeb., <i>Salix glauca</i> L., <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>Arctagrostis latifolia</i> R. Br., <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaegr., <i>Dicranum</i> sp., <i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd., <i>Cladonia sylvatica</i> (L.) Harm., <i>Cetraria cucullata</i> (Bellardi) Ach.	68°44'53.6"	161°23'46.1"	11
7	Образец 267. Обнажение Дуваный яр, правый коренной берег р. Колымы	Ерниковый лиственничник. <i>Larix cajanderi</i> Mayr, <i>Salix pulchra</i> Cham., <i>Betula exilis</i> Sukacz., <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., <i>V. uliginosum</i> L., <i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud., <i>Arctagrostis latifolia</i> R. Br., <i>Empetrum nigrum</i> L., <i>Rosa acicularis</i> Lindl., <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>A. palustre</i> , <i>Dicranum</i> sp., <i>Cladonia sylvatica</i> , <i>Cetraria cucullata</i> , <i>Peltigera aphthosa</i>	68°37'55.4"	159°05'34.4"	60

Отбор проб произведен в полевой сезон 2003 г. и сопровождался изучением флористического состава растительности района и непосредственно площадки отбора. Описания растительности сделаны С.В. Максимовичем и О.Г. Заниной. Пробы отбирались с глубины 0–2.5 см на площадке 1 м² (образец смешивался из 20–30 проб). Образцы просеивались через колонку сит от 5 до 0.25 мм. Полученную органическую фракцию (семена, плоды, веточки, листья) просматривали с помощью бинокля МБС-9. Определение карпологических остатков выполнено С.В. Максимовичем. Подготовка образцов к палинологическому анализу производилась по методике В.П. Гричука [Пыльцевой анализ, 1950; Палеопалинология, 1966]. Для выделения компонентов легкой биогенной фракции образца (фитолитов, детрита и остатков тканей и эпидермиса) использовалась тяжелая жидкость (К₂J + С₂J) плотностью 2.1–2.2 г/см. Названия современных видов растений приводятся по сводке С.К. Черепанова [1995].

Данные палинологического, фитолитного и карпологического анализов трудно сравнивать в количественном отношении, поскольку количество продуцируемых растениями спор, пыльцы и фитолитов на несколько порядков больше, чем плодов и семян. При палинологическом анализе используется процентное соотношение компонентов спорово-пыльцевого спектра, а также учитывается концентрация пыльцы и спор в осадках, при количественном анализе карпологических остатков подсчитывается их число в определенном объеме породы [Зюганова, 2005]. Подсчет фитолитов производился на пяти-десяти рядах препарата размером 24 × 24 мм. Фитолиты были разделены на ряд групп по морфотипам. В каждой группе фитолиты исследовались в различных плоскостях для выявления специфичных форм. Параллельно учитывались и исследовались остатки растительных тканей, спикулы губок и панцири диатомовых водорослей. В настоящей работе принято рассчитывать долю (%) того или иного таксона палинологических, карпологических остатков в их общем количестве.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ И ЛОКАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СУБРЕЦЕНТНЫХ КОМПЛЕКСОВ ФИТОЛИТОВ, СПОРОВО- ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ И БАНКОВ СЕМЯН Зональная растительность

Ерниковые лиственничники. Образцы были взяты из трех близких по флористическому составу ценозов ерниковых лиственничников региона: правый коренной берег р. Пантелеиха, северо-восточный склон к оз. Щучье в районе пос. Черский и правый коренной берег р. Колымы в районе известного опорного разреза Дуванный яр (обр. 262, 264, 267; см. таблицу, рис. 1). Изучаемый район

представляет собой предгорную равнину с отдельными невысокими горами интрузивного происхождения (Родинка, Пантелеиха и др.). Для него характерны частые скальные выходы. В качестве почвообразующей породы выступают высокольдистые пылеватые суглинки (алеувриты) верхнеплейстоценовой едомной свиты (лёссово-ледового комплекса) или продукты их голоценовой трансформации, которые перекрывают элюво-делювий плотных коренных пород.

Для спорово-пыльцевых спектров из лиственничников характерно единичное содержание пыльцы лиственницы, незначительное – ивы и заметное содержание кустарниковых берез *Betula* sect. *Nanae* (до 44 %), произрастающих в подросте этих лесов. До 20 % в спектрах составляет заносная пыльца деревьев и кустарников – *Pinus*, *Alnus*, *Duschekia* и *Betula* sect. *Albae*. В составе пыльцы трав и кустарничков преобладают семейства Poaceae и Ericaceae, злаковые обычно преобладают над верескоцветными, тогда как на площадках отбора наблюдается противоположная картина – верескоцветные являются доминантами. Единично определена пыльца таксонов трав, не отмеченных непосредственно в составе растительности в местах взятия проб: *Senecio*, *Stellaria*, Сурегасеае и Ranunculaceae. Качественный и количественный состав спорово-пыльцевых спектров из поверхностных проб лиственничников в целом близок к приведенным Р.Е. Гитерман [1985]. Однако в этой работе зафиксировано большее количество зеленых мхов (15 %) и не приведены данные об участии заносных таксонов. Региональные различия не выявлены.

В банках семян из лиственничников преобладают семена *Larix*, а содержание *Betula divaricata* Ledeb. и *Arctagrostis latifolia* R.Br. в них постоянно (рис. 2). Семена верескоцветных, распространенных на исследуемой территории, не всегда представлены в полученных образцах. Доля заносных видов невелика, обнаружены лишь семена *Empetrum androgynum* V.N. Vassil. вида, произрастающего на расстоянии 50–100 м от изучаемых площадок.

В мацерате из поверхностных проб лиственничников преобладают остатки тканей (преимущественно мхов и верескоцветных) и эпидермиса. Для этих проб характерна низкая насыщенность фитолитами, состав которых не отличается разнообразием. Определены фитолиты злаков и хвоща, единично – осок. В результате исследований установлено, что *Larix cajanderi* Mayr (одна из наиболее распространенных древесных пород Северо-Востока России) не продуцирует фитолиты. Однако в материале поверхностных проб из лиственничников установлены специфические формы с окаймленными порами, вероятно, образующиеся в коре и пробке лиственницы. У кустарничков семейств Betulaceae, в которые входит *Duschekia*, и

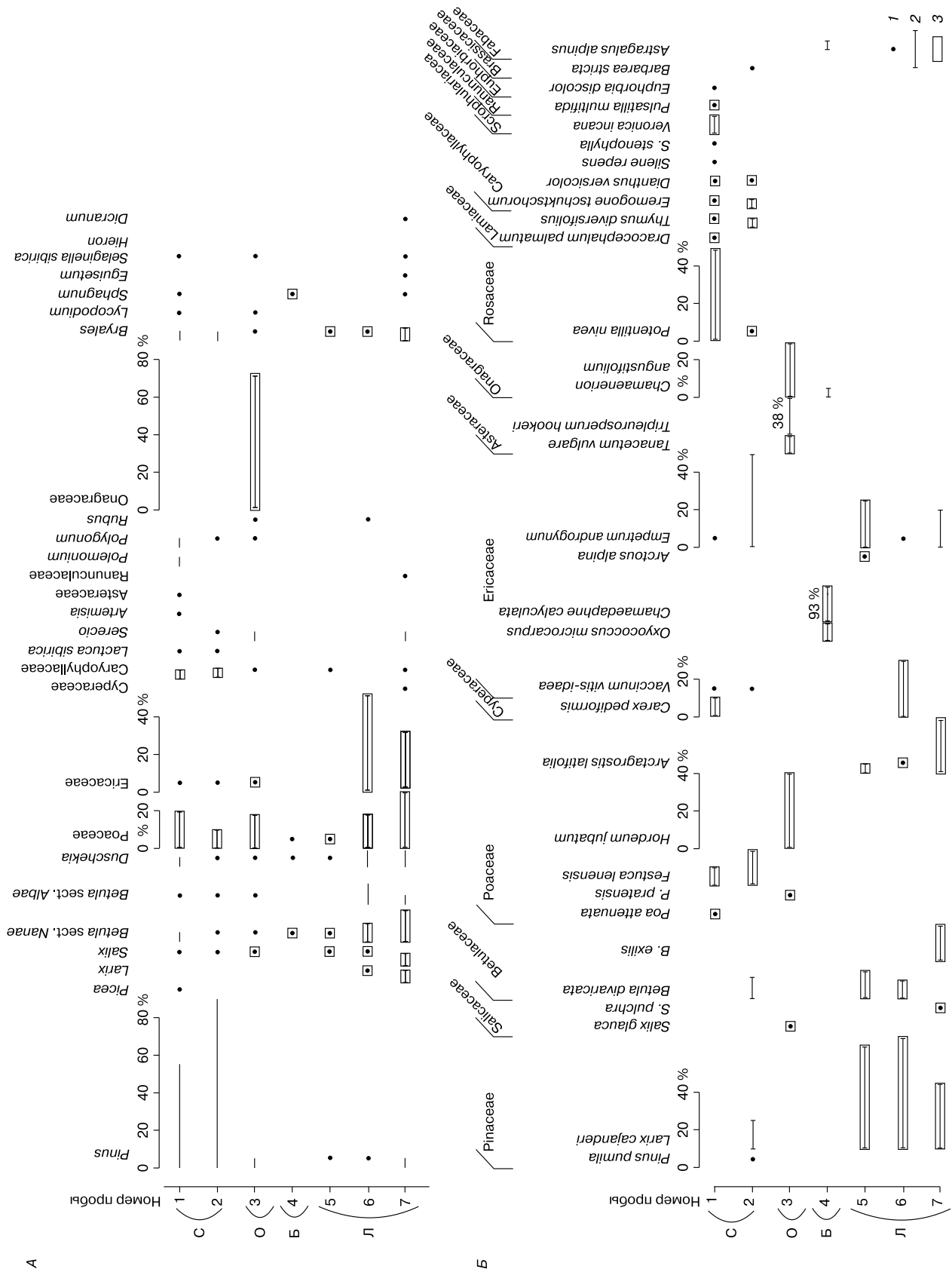


Рис. 2. Растительные остатки из поверхностных проб низовьев р. Колымы: палинологические (А) и карпологиические (Б).

Содержание растительных остатков: 1 – единичное (1–2 экз.); 2 – в процентах (см. масштаб); 3 – в рамку объединены таксоны, произрастающие на площади отбора. С – стелной участок, О – заросшее озеро, Б – болото, Л – листовничники.

Salicaceae фитолиты тоже не выявлены. Однако в образцах довольно часто встречаются структуры, характерные для пробки кустарников Betulaceae. Это темноокрашенные (от темно-коричневого до почти черного цвета) остатки тканей с пяти-шестиугольными клетками, не образующими правильных рядов.

Интразональная растительность

Степные участки (степовиды). Изученные участки расположены на правом коренном берегу р. Пантелеиха (обр. 260, 262; см. таблицу, рис. 1) в районах распространения типчаково- и злаково-петрофитно-разнотравной степи на выходах скальных пород и приурочены к крутым, хорошо прогреваемым в летний период склонам южной экспозиции.

В спектрах из интразональных остепненных участков, развитых в пределах лиственничников, господствует пыльца *Pinus s/g Haploxyylon* (до 80 %, см. рис. 2, А), относящаяся, по-видимому, к кедровому стланнику, отдельные растения которого встречаются на расстоянии 200–500 м, а заросли на 1–2 км от исследуемых площадок. Пыльца трав и кустарничков, составляющих основной фон растительности площадок, занимает в спектрах подчиненное положение. Определена лишь пыльца злаковых и гвоздичных, остальные семейства не фиксируются палинологическим методом. Таким образом, данные спектры не отражают качественный и количественный состав продуцирующей их растительности. Р.Е. Гитерман [1985] приводит данные о преобладании пыльцы кедрового стланника в поверхностных пробах из степных участков в пределах лиственничников.

В составе банков семян из степных участков представлены практически все виды, произрастающие на площадках отбора. Однако, так же как и в спорово-пыльцевых спектрах, в комплексах карпологических остатков фиксируются заносные компоненты. В банке площадки 260 они установлены единично, в банке площадки 265 определены семена растений, произрастающих в лиственничниках (*Empetrum androgynum* V.N. Vassil., *Larix cajanderi* Mayr и *Betula divaricata* Ledeb.) в количестве, значительно превышающем число семян растений, отмеченных на исследуемой площадке.

Поверхностные пробы из степных участков характеризуются высоким содержанием фитолитов с разнообразием морфотипов (волнистые, волнисто-петельчатые, сильнозубчатые, трапециевидные, гантелеобразные, удлиненные формы с разнообразными по морфологии краями, ланцетные массивные и игольчатые), характерных для злаков (мятликов, вейника), осок и двудольных трав (см. фототаблицу). Выявлено много детрита однодольных с устьицами и лигнифицированные

ткани кустарничков. Остатки мхов единичны. Древесный детрит и формы, характерные для хвойных, отсутствуют. Комплекс фитолитов свидетельствует о доминировании травянистых группировок, произрастающих на открытых ландшафтах с нормальным увлажнением, и отражает состав растительности площадки отбора.

Дно спущенного озера

Проба 266 (см. таблицу, рис. 1), взятая у пос. Зеленый Мыс со дна озера, заросшего иванчаем, характеризуется доминированием пыльцы кипрейных, вероятно, принадлежащей к виду иван-чай узколистный *Chamaenerion angustifolium* (L.) Hill., заметным содержанием злаковых и достаточно адекватно отражает состав локальной растительности. Все виды растений, произрастающих на исследуемой площадке, за исключением *Erigeron acris* L., представлены в рассматриваемом банке семян. В значительном количестве отмечены заносные семена *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip. Проба характеризуется высоким содержанием разнообразных форм фитолитов (гладкие, зубчатые, сильно- и слабозубчатые, несимметричные волнистые удлиненные, трапециевидные, округлые, овальные, цилиндрические и ланцетные формы). Преобладают удлиненные, ланцетные и трапециевидные формы. В значительном количестве определен детрит однодольных с устьицами и лигнифицированные ткани кустарничков. Остатки мхов и осок единичны, хвойные не отмечены. Таким образом, фитолитный анализ вполне адекватно характеризует локальную травянистую растительность.

Сфагновое болото

В спорово-пыльцевом спектре ключевого участка на сфагновом болоте на западном берегу оз. Щучье у пос. Черский (см. таблицу, рис. 1) содержание палинологических остатков (*Sphagnum*, *Betula* sect. *Nanae* и *Ericaceae*) единично. В банке семян отмечены лишь представители верескоцветных. В мацерате преобладают ткани мхов (*Sphagnum*, *Dicranum*), в значительном количестве встречены эпидермис однодольных и вересковых с устьичными комплексами и лигнифицированные ткани кустарничков. Фитолиты в основном недиагностические (гладкие и цилиндрические), но встречаются овальные и округлые формы, характерные для мхов. Фитолиты осок единичны, остатки хвойных не обнаружены. В образце заметно содержание раковин амёб и разнообразие типов диатомовых водорослей, характерных для горизонтов с повышенным увлажнением. Таким образом, фитолитный анализ, в отличие от палинологического и карпологического, отражает доминирование мхов и верескоцветных с участием осок, произрастающих на данном участке.



Фототаблица. Формы фитоцитов, выделенные из образцов поверхностных проб р. Колымы.

A – шарообразные фитоциты, B – удлиненные иглистые, C – удлиненные с волнистым краем, D – удлиненные гладкие, E – ланцетные формы, F – трапециевидные формы, H – корродированные фитоциты. Масштаб дан для каждого морфотипа.

**РЕЗУЛЬТАТЫ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА
СПОР, ПЫЛЬЦЫ, ФИТОЛИТОВ
И КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ
ИЗ ПОВЕРХНОСТНЫХ ПРОБ НИЗОВЬЕВ
КОЛЫМЫ**

При сопоставлении состава локальной растительности с субрецентными спектрами обнаружено, что заметную долю в спектрах составляет заносная пыльца деревьев и кустарников (*Pinus s/g Haploxyton, Betula sect. Albae, Duschekia, Alnus*). А.К. Васильчук [2005] при анализе тундровых спектров выделяет в них следующие компоненты: дальнезаносные (перенесенные от производящего их растения на расстояние более 500 км), региональные (перенесенные на расстояние от 750 м до 200–500 км в зависимости от рельефа) и локальные, отражающие участие растений, произрастающих на площадке отбора в радиусе до 750 м. А.К. Васильчук допускает выделение сублокальных и субрегиональных пыльцы и спор, которые могут быть отнесены и к региональным, и к локальным компонентам.

Дальнезаносным и региональным компонентом в изученных спектрах является пыльца сосны, которая переносится ветром на значительные расстояния [Кабайлене, 1976, 1983]. Обычно ее содержание в спектрах составляет от 1.5 до 10 %, однако в спектрах из участков степоидов с проективным покрытием 50–60 % она доминирует (до 80 %). Преобладает пыльца *Pinus s/g Haploxyton*, вероятно, относящаяся к виду *Pinus pumila* (Pall.) Regel, небольшие заросли которого находятся на расстоянии 0.2–2 км от мест отбора проб. Разнотравные сообщества, произрастающие на степных участках, не отражены в спорово-пыльцевых спектрах, за исключением Роасеae и редких Сагуорфилласеae и Астерасеae. Дальнезаносными и региональными в спектрах являются: пыльца высокоствольных берез секции *Albae*, присутствующая в заметном количестве в спектрах из лиственничников и тундр, *Duschekia*, содержание которого в спектрах из лиственничников достигает 20 %, а также *Alnus*. Северная граница этих видов находится на расстоянии около 100 км от исследованной территории, за исключением берез секции *Albae*, северная граница которых проходит значительно южнее. Субрегиональным компонентом обычно является единичная пыльца некоторых трав, представителей родов *Polemonium, Polygonum, Rubus, Valeriana* и семейств Chenopodiaceae, Brassicaceae и Campanulaceae.

Заметная доля заносной пыльцы деревьев и кустарников в спектрах обусловлена низкой пыльцевой продуктивностью растений изучаемого региона, причиной которой, вероятно, являются суровые климатические условия [Тихменев, 1981, 1984].

Приспособляясь к неблагоприятным условиям, растения тундр могут перейти на вегетатив-

ное размножение, а это искажает картину растительного покрова, отраженного в спорово-пыльцевых спектрах, в которых заметную роль начинает играть заносная пыльца [Дирксен, 2000]. Н.Я. Кац и Р.В. Федорова [1983] отмечают, что пыльцевые зерна ряда произрастающих в тундре растений, в частности, капустных, отмеченных в составе локальной растительности региона, – мелкие и немногочисленные. Клейстогамия (опыление в закрытых цветках), наблюдаемая у некоторых родов анемофильных растений при длительном периоде пониженной температуры, способствует уменьшению пыльцевой продуктивности и, следовательно, более низкой концентрации пыльцы в отложениях. Заносные таксоны в банках семян преобладают на открытых участках степоидов – это остатки лиственницы *Larix cajanderi* Мауг, березы *Betula divaricata* Ledeb. и кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel (см. рис. 2, Б). В лиственничниках содержание заносных карпоидов обычно единично вследствие закрытости экосистемы.

Локальная составляющая спорово-пыльцевых спектров несет конкретную информацию о составе местных фитоценозов. *Larix cajanderi* Мауг – единственный вид деревьев в исследуемом регионе. Пыльца лиственницы в пробах из лиственничников содержится единично, тогда как в банках семян наблюдается противоположная картина – ее семена доминируют. Лиственница не продуцирует фитолиты, однако в поверхностных пробах из лиственничников определены в большом количестве характерные для коры и пробки этого дерева специфические формы. Кустарниковый ярус в лесах представлен преимущественно ивами, березами и видами семейства Ericaceae, что находит отражение в составе спектров. В спектрах в заметном количестве (около 30 %) представлена пыльца *Betula sect. Nanae* (вероятно, относящаяся к распространенным в современной флоре региона кустарниковым видам берез – *Betula divaricata* Ledeb. и *B. exilis* Sukacz) и пыльца семейства Ericaceae (около 40 %). Пыльца ивы в спектрах из лиственничников встречается постоянно, но в незначительном количестве (не более 10 %). На рецентных и субрецентных материалах установлено, что содержание пыльцы ивы в спектрах значительно меньше ее фактического участия в растительном покрове [Махова, 1971; Смирнова, 1971].

Семена березы и ивы определены в пробах и карпологическим методом (до 20 %). Фитолитный анализ, наоборот, не позволяет зафиксировать участие этих кустарниковых форм в составе растительности. В подросте лиственничников встречается кустарник *Rosa acicularis* Lindl., однако остатки этого вида не были зафиксированы ни одним из трех методов. Отсутствие пыльцы этого семейства в спектрах, возможно, обусловлено тем, что пыльца розовых имеет очень тонкую и неж-

ную экину и из-за низкого содержания спорополнителя быстро разрушается в процессе окисления [Вронский, Федорова, 1981; Sangster, Dale, 1964]. Не исключается, что значительную часть сочных плодов розовых собирают птицы и мелкие млекопитающие, поэтому их карпоиды не переходят в субрецентное состояние.

Сопоставляя геоботанические описания локальной растительности с субрецентными спорово-пыльцевыми и фитолитными спектрами и банками семян для каждой площадки, следует отметить, что сравнение травянистых и кустарничковых растений, определенных в их составе, проводится в основном на уровне семейств. Пыльца большинства растений этой группы зачастую из-за плохой сохранности даже в субрецентных спектрах и отсутствия четких родоспецифических признаков определяется лишь до семейства. Необходимо отметить присутствие во всех спектрах деформированной пыльцы травянистых растений, преимущественно злаковых и верескоцветных, что, возможно, обусловлено суровыми климатическими условиями, неблагоприятно влияющими на полное созревание пыльцевых зерен и их сохранность.

Фитолиты трав из изученных проб большей частью корродированы (см. фютаблицу, Н), что свидетельствует либо о нехватке минеральных веществ в период роста растений, либо о неблагоприятных погодных условиях в течение периода вегетации. Степень сохранности карпоидов травянистых растений можно квалифицировать как удовлетворительную и хорошую, что позволяет определять растения до вида. Обычно отобранные из образцов семена злаков выглядят несколько потемневшими, но нередко имеют почти естественный цвет, сохраняют форму, жилкование и стерженьки, а также рисунок и структуру поверхности. Сохранность неодинакова в разных образцах, что объясняется условиями захоронения, составом вмещающих пород и степенью зрелости самих семян на момент попадания в почву. По нашим наблюдениям, карпоиды наиболее хорошо сохраняются в торфянистых горизонтах современных почв региона, заболоченных местообитаниях, илистых отложениях на дне морозобойных трещин, озер и других водоемов. В пробах из лиственничников до половины всех карпоидов составляли семена лиственницы, но около 60 % их повреждено насекомыми или мышами. В образцах часто отсутствуют или встречены единично семена растений, дающих съедобные вкусные ягоды (голубика, брусника, клюква).

В спорово-пыльцевых спектрах не всегда отражены (а если отражены, то не совсем адекватно в количественном отношении) ряд родов трав. Стабильно и в заметных количествах присутствует пыльца злаковых, встречающихся в значительных количествах на исследованных

участках лиственничных редколесий. Не исключено, что из-за высокой продуктивности и транспортабельности часть пыльцы злаковых, а также полыней в спектрах является заносной. Злаковые характеризуются высокой пыльцевой продуктивностью, пыльца этого семейства имеет гладкую экину без скульптурных выростов, что способствует ее быстрому рассеиванию в воздухе и переносу на большие расстояния. Отметим, что семена верескоцветных и злаковых стабильно присутствуют и в банках семян из лиственничников. Пыльца насекомоопыляемых семейств *Caerophyllaceae*, *Onagraceae*, *Lamiaceae*, *Ranunculaceae* и *Liliaceae* представлена незначительно, даже при наличии представителей этих семейств на исследуемых площадках (за исключением спектра пробы 266 с доминированием пыльцы кипрейных, взятой непосредственно с кипрейного луга), что, вероятно, обусловлено способом ее переноса.

Пыльца ряда семейств трав (*Scrophulariaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*), присутствующих в составе растительности, не обнаружена в спектрах, возможно, из-за низкой пыльцевой продуктивности этих растений в суровых климатических условиях и перехода их на вегетативное размножение. Таким образом, пыльца травянистых и кустарничковых растений не всегда отражает качественное разнообразие локальной растительности, что обусловлено как биологическими особенностями растений (строением пыльцы, пыльцевой продуктивностью, способом опыления), так и спецификой распространения и сохранностью пыльцы разных видов растений. Семена травянистых растений, напротив, часто присутствуют в банках семян и достаточно адекватно отражают состав растительности исследованных площадок. Многообразие морфотипов фитолитов позволяет установить качественное разнообразие травянистой растительности, хотя не всегда можно определить систематическую принадлежность тех или иных форм. С достаточной уверенностью этот метод позволяет фиксировать присутствие осок и злаков. Разнообразие фитолитов отмечено на открытых степных участках, тогда как в поверхностных пробах из лиственничников они представлены единично и не отличаются качественным многообразием.

В составе локальной растительности заметную роль играют мхи, преимущественно листовелые, хотя карпологических остатков мхов в банках семян не выявлено. В спектрах содержание спор, определенных до порядка *Bryales*, незначительно, вероятно, из-за перехода этих растений на размножение вегетативным способом. Споры плаунка наскального, плаунов, хвощей, многоножковых папоротников, дикранума представлены во всех спектрах единично и являются заносными. Фитолитный анализ, наоборот, позволяет уверенно фиксировать присутствие мхов на изученных

участках. Мхи продуцируют хорошо диагностируемые специфические формы фитоцитов (группа округлых). Кроме того, в силу специфики процессов современного почвообразования в этом регионе в мацерате из образцов присутствует достаточное количество тканей, позволяющих фиксировать отдельные роды мхов.

ВЫВОДЫ

Впервые был проведен сравнительный анализ спор и пыльцы, фитоцитов и карпологических остатков из ряда поверхностных проб низовий р. Колымы. Субрецентные растительные остатки из района с близким залеганием многолетней мерзлоты имеют хорошую сохранность вследствие низкой микробной активности и недолговременного нахождения в деятельном слое. Карпологический анализ поверхностных проб достаточно адекватно отражает состав окружающей растительности. Во всех изученных банках семян присутствуют заносные таксоны, причем их количество наиболее значительно на открытых площадках – остепненных участках и дне заросшего озера. Доля заносной пыльцы деревьев и кустарников в изученных спектрах зачастую затеняет содержание пыльцы растений, произрастающих в местах отбора проб. Присутствие этой пыльцы в спектрах не несет информации о составе растительности, а свидетельствует об атмосферной циркуляции в регионе и рельефе местности. Заносные таксоны в фитоцитных спектрах отсутствуют, что позволяет характеризовать растительность, произрастающую непосредственно на площадке отбора.

При анализе спорово-пыльцевых спектров из лиственничников определено, что количество плохосохраняющейся пыльцы лиственницы в них единично, тогда как в банках семян наблюдается противоположная картина – семена лиственницы доминируют. Этот род не продуцирует фитоциты, однако довольно хорошо определим по характерным микрообразованиям коры. Ива и кустарниковые виды берез, произрастающие в подросте этих лесов, стабильно фиксируются в спорово-пыльцевых спектрах и банках семян. Фитоциты этих родов не обнаружены. Травянистый покров лиственничников отражает преобладающая в спектрах пыльца семейств Ericaceae и Rosaceae, которые установавлены и в банках семян. Участие злаковых и осок в растительном покрове подтверждается и результатами фитоцитного анализа. Остатки мхов из лиственничников не фиксируются палинологическим и карпологическим методами, но в мацератах в значительном количестве отмечены специфические фитоциты и остатки их тканей.

Спектры с южных склонов остепненных участков в пределах лиственничных редколесий не отражают произрастающие на них разнотравные сообщества, в них преобладает заносная пыльца сосны, вероятно кедрового стланика. В банках

семян из исследованных площадок определены как произрастающие на них виды трав, так и заносные таксоны, искажающие картину локальной растительности, отраженную карпологическим методом. Фитоцитный анализ позволяет установить разнообразие травянистой растительности, произрастающей на площадках отбора. В отличие от спорово-пыльцевого анализа, остатки хвойных по результатам этого анализа не выявлены.

Довольно реалистично по данным трех видов анализов отражен состав растительности (преобладание кипрейных и злаковых) дна спущенного озера. Однако в банке семян отмечено значительное содержание заносных форм.

Данные палинологического и карпологического анализов не отвечают реальной картине растительного покрова сфагнового болота. Единичное содержание палинологических остатков в поверхностных пробах может быть обусловлено вымыванием спор и пыльцы из моховой дернины водотоками или поеданием их фитофагами. В банке семян присутствуют лишь отдельные представители верескоцветных, не отражая действительной роли других таксонов в растительном покрове. Однако в мацерате из поверхностной пробы отмечено значительное количество остатков тканей мхов, верескоцветных и кустарников, определены фитоциты мхов и осок. Фитоцитный анализ, в отличие от палинологического и карпологического, в этом случае оказывается более результативным и отражает состав болотной растительности.

При проведении реконструкций растительного покрова необходимо помнить о вероятном переходе части растений на вегетативное размножение в условиях сурового климата и, как следствие, низкой продуктивности местных фитоценозов.

Субрецентные спорово-пыльцевые спектры, изученные в районе низовьев р. Колымы, не всегда адекватно отражают состав окружающей растительности, но дают четкое представление о его эдификаторах, за исключением лиственницы. Заметное содержание, а часто и преобладание в спектрах заносной пыльцы обусловлено открытостью изучаемых ландшафтов. Автохтонный генезис карпологических остатков и фитоцитов позволяет реконструировать локальный тип растительности в пределах более широкого флористического фона, устанавливаемого по данным палинологического анализа. Представляется, что наиболее удачным подходом к реконструкции растительности четвертичного времени является комплексный ботанический анализ, где локальная составляющая рассматривается через призму региональной и с поправкой на нее.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-05-07686) и по теме ГИИ РАН № 116032510034 (тема ФАНО № 0135-2014-0034).

Литература

- Васильчук А.К.** Палиноспектры C^{14} -датированных образцов синкриогенных пород севера Западной Сибири и Якутии // Криосфера Земли, 2002, т. VI, № 2, с. 3–21.
- Васильчук А.К.** Региональная и дальнезонасная пыльца в тундровых палиноспектрах // Изв. РАН. Сер. биол., 2005, № 1, с. 1–12.
- Вронский В.А., Федорова Р.В.** Концентрация пыльцы и спор в современных континентальных и морских отложениях // Изв. АН СССР. Сер. геол., 1981, № 12, с. 79–86.
- Гитерман Р.Е.** История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене // Тр. ГИН. М., 1985, вып. 30, 93 с.
- Гольева А.А.** Фитолиты и их информационная роль в изучении природных археологических объектов / А.А. Гольева. Москва, Сыктывкар, Элиста, Ин-т географии РАН, 2001, 200 с.
- Дирксен В.Г.** Исследование субрецентных спорово-пыльцевых спектров безлесных территорий для палеогеографических реконструкций // Палеонтол. журн., 2000, № 2, с. 102–107.
- Занина О.Г., Лопатина Д.А., Губин С.В., Максимович С.В.** К истории растительности Западной Берингии в позднем плейстоцене (МИС2 и МИС3) // VIII Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода “Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований”: Сб. ст. Ростов н/Д., Изд-во ЮНЦ РАН, 2013, с. 202–203.
- Занина О.Г., Лопатина Д.А.** Отражение современной растительности Колымской низменности субрецентными спорово-пыльцевыми спектрами // Методы палеоэкологических исследований: Тез. докл. палинологической шк.-конф. с междунар. участием (Москва, 16–19 апр. 2014 г.). М., Изд-во Моск. ун-та, 2014, с. 30.
- Зюганова И.С.** Сопоставление данных карпологического и палинологического анализов для характеристики растительности позднего плейстоцена (на примере разреза Плес, бассейн верхней Волги) // Материалы XI Палинологической конф. “Палинология: теория и практика”. М., 2005, с. 92–94.
- Кабайлене М.В.** О рассеивании пыльцы ветром и методах его изучения // Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Рига, Зинатне, 1976, с. 155–165.
- Кабайлене М.В.** Некоторые вопросы корреляции и расчленения спорово-пыльцевых диаграмм (на примере изучения голоценовых отложений Литвы) // Современные аспекты применения палинологии в СССР: Сб. науч. тр. Тюмень, ЗапСибНИГНИ, 1983, с. 72–76.
- Каплина Т.Н., Гитерман Р.Е., Лахтина О.В., Абрашов Б.А., Киселев С.В., Шер А.В.** Дуванный яр – опорный разрез верхнеплейстоценовых отложений Колымской низменности // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1978, № 46, с. 49–65.
- Кац В.Я., Федорова Р.В.** О возможности использования спорово-пыльцевого анализа при проведении исследований в высокоширотных районах Арктики // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, № 2, с. 63–70.
- Киселева Н.К.** Фитолитный анализ в палеоэкологических исследованиях // Динамика современных экосистем в голоцене / Ред. А.Б. Савинецкий. М., Т-во науч. изданий КМК, 2006, с. 99–107.
- Кожевников Ю.П.** Ботанико-географические наблюдения на Колыме в районах среднего течения р. Березовка и поселка Черский // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 99–117.
- Лопатина Д.А., Занина О.Г.** Норы грызунов как объект палеоботанических исследований верхнеплейстоценовых отложений Колымской низменности // Материалы XI Палинологической конф. “Палинология: теория и практика”. М., ИГиРГИ, 2005, с. 141–142.
- Лопатина Д.А., Занина О.Г.** Палеоботанический анализ материала ископаемых нор сусликов и вмещающих их верхнеплейстоценовых отложений низовий р. Колымы // Стратиграфия. Геол. корреляция, 2006, т. 14, № 5, с. 94–107.
- Максимович С.В., Губин С.В., Занина О.Г.** Возможны ли палеорекострукции для мерзлотных областей вплоть до фитоценозов и структур почвенного покрова? // Материалы Международной конф. “Криогенные ресурсы полярных регионов”. Салехард, ОНТИ Пушкинского науч. центра РАН, 2007, т. 1, с. 91–93.
- Махова Ю.А.** Спорово-пыльцевые спектры современного аллювия рек бассейна среднего Амура // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М., Изд-во Моск. ун-та, 1971, с. 33–47.
- Палеопалинология. Т. I** / Ред. И.М. Покровская. Л., Недра, 1966, 352 с.
- Пыльцевой анализ** / Ред. А.Н. Криштофович. М., Госгеолтехиздат, 1950, 571 с.
- Саввинова Г.М.** Спорово-пыльцевые спектры современных отложений низовьев реки Колымы // Растительность и почвы субарктической тундры / Отв. ред. В.Н. Андреев. Новосибирск, Наука, 1980, с. 85–91.
- Смирнова Т.И.** Современные спорово-пыльцевые спектры восточной части Большеземельской тундры // Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М., Изд-во Моск. ун-та, 1971, с. 57–64.
- Тихменев Е.А.** Жизнеспособность пыльцы и опыление арктических растений // Экология, 1981, № 5, с. 25–31.
- Тихменев Е.А.** Опыление и самоопылительный потенциал энтомофильных растений арктических и горных тундр Северо-Востока СССР // Экология, 1984, № 4, с. 8–15.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. СПб., Мир и семья, 1995, 992 с.
- Юрцев Б.А.** Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии / Б.А. Юрцев. Новосибирск, Наука, 1981, 168 с.
- Piperno D.R.** Phytolith analysis: an archeological and geological perspective / D.R. Piperno. San Diego, USA, Academic Press, 1988, 268 p.
- Rovner I.** Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction // Quatern. Res., 1971, vol. 1, p. 345–359.
- Sangster A.G., Dale H.M.** Pollen grain preservation of underrepresented species in fossil spectra // Canad. J. Botan., 1964, vol. 42, p. 437–449.
- Zanina O.G., Gubin S.V., Kuzmina S.A., Maximovich S.V., Lopatina D.A.** Late-Pleistocene (MIS 3-2) palaeoenvironments as recorded by sediments, palaeosols, and ground-squirrel nests at Duvanny Yar, Kolyma lowland, northeast Siberia // Quatern. Sci. Rev., 2011, vol. 30, p. 2107–2123.

Поступила в редакцию
22 января 2016 г.