

На правах рукописи

Кузьмичева Евгения Андреевна

**ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА  
ГОР БАЛЕ (ЭФИОПИЯ) В ГОЛОЦЕНЕ**

03.02.08 — экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Москва — 2015

Работа выполнена в Лаборатории исторической экологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

**Научный руководитель:**

**Савинецкий Аркадий Борисович**

доктор биологических наук

**Официальные оппоненты:**

**Онипченко Владимир Герtruдович**

доктор биологических наук, профессор,  
зав. кафедры геоботаники ФГБОУ ВО  
МГУ имени М.В. Ломоносова

**Носова Мария Борисовна**

кандидат биологических наук,  
научный сотрудник Лаборатории  
гербария ФГБУН Главного  
ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН

**Ведущая организация:**

ФГБУН Институт экологии  
растений и животных Уральского отделения РАН

Защита состоится «19» мая 2015 г. в 14 часов 00 минут на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: 7 (495) 952-73-24, e-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33 и на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН по адресу: [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru) и сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: [www.vak2.ed.gov.ru](http://www.vak2.ed.gov.ru)

Автореферат разослан «17» апреля 2015 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Елена Александровна Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Изучение динамики климата и связанных с ней изменений растительности является одной из актуальнейших проблем в настоящее время, особенно в свете наблюдаемых глобальных климатических изменений. Исследование вековой динамики экосистем дает возможность выявить основные тренды естественных и антропогенных изменений окружающей среды и использовать их в пространственно-временных реконструкциях для прогноза реакции экосистем на изменения климата в будущем и для оптимизации природопользования.

Изучение динамики экосистем будет неполным без исследования истории растительного покрова. Растительность, являясь одним из важнейших компонентов наземных биогеоценозов, подвержена влиянию биотических и абиотических факторов, воздействие которых приводит к ее видоизменению. Наиболее распространенным методом изучения истории развития растительности является спорово-пыльцевой анализ аллювиальных, озерных и болотных отложений. Однако в целом ряде регионов Земного шара отложения, пригодные для палинологических исследований, отсутствуют и/или представлены в очень небольшом числе. История растительности и климата некоторых регионов Африканского континента (например, высокогорных и пустынных областей) до сих пор остается недостаточно изученной во многом именно по этой причине.

Одной из наиболее интересных с точки зрения истории растительности и климата территорий Африки является горный массив Бале, расположенный в юго-восточной части Эфиопии. Эта горная система обладает самой обширной высокогорной частью на всем континенте, являясь крупным центром эндемизма флоры и фауны. Высокое биоразнообразие этих территорий возникло благодаря изолированности высокогорий крутыми склонами и климатической нестабильности на протяжении длительного временного периода. Так, из 1600 видов сосудистых растений, зарегистрированных в горах Бале, 177 видов оказались эндемичными для Эфиопии, из них 31 — для этого региона (Bale Mountains National Park, 2015). Подобная картина характерна и для фауны данной территории. Для сохранения этого уникального биологического разнообразия в 1970 году был создан Национальный парк Горы Бале (Bale Mountains National Park). Национальный парк занимает территорию в 2200 км<sup>2</sup> и включает различные высотные пояса, охватывая все разнообразие растительности данных территорий (Hillman, 1988; Stephens *et al.*, 2001).

Для гор Бале свойственна характерная для всех высокогорий ярко выраженная высотная поясность, что находит свое отражение в структуре растительности. Изучение истории растительности таких территорий имеет огромный потенциал для реконструкции климата прошлого. Динамическое равновесие высотных растительных формаций настолько неустойчиво, что даже сравнительно небольшие по амплитуде изменения климатических показателей могут привести к смещениям границ высотных поясов растительности. Выявление смещения границ растительных поясов в какой-либо интервал времени в прошлом уже само по себе позволяет сделать вывод об изменениях климата (Зеликсон, Губонина, 1985).

Во многих районах Земного шара экосистемы подвергаются значительной антропогенной нагрузке, начиная с середины голоцена, что затрудняет интерпретацию палеоэкологического материала для реконструкции истории естественных экосистем. Стоит отметить, что экосистемы высокогорья Бале хоть и были подвержены антропогенному воздействию, однако до недавнего времени это влияние имело слабовыраженный характер и не причиняло экосистемам высокогорья значительного урона в силу низкой плотности населения на этих территориях в прошлом и их труднодоступности. Но все же вопрос антропогенного воздействия на экосистемы гор Бале до сих пор остается недостаточно изученным. Археологических исследований на данной территории практически не проводилось, достоверные исторические сведения о заселении этого горного массива человеком отсутствуют, а немногочисленные палеореконструкции, проведенные здесь, не дали точного ответа на этот вопрос.

Несмотря на большую важность этих территорий для реконструкции климата и антропогенного влияния на экосистемы Африканских высокогорий, история растительности и климата гор Бале до сих пор остается мало изученной. В то время как на территории Рифтовой долины, расположенной в непосредственной близости и на значительно более низких высотах, проведено большое число исследований, основанных на изучении озерных отложений (Gasse, Street, 1978; Chalié, Gasse, 2002; Legesse *et al.*, 2002; Foerster *et al.*, 2012 и др.), существует лишь несколько работ, посвященных реконструкции растительных сообществ и климатических условий гор Бале в позднем плейстоцене – голоцене (Hamilton, 1982; Mohammed, Bonnefille, 1998; Umer *et al.*, 2007). Причина этого во многом заключается в том, что на территории высокогорья Бале отсутствуют или же мало представлены отложения, пригодные для реконструкции истории и вековой динамики экосистем. Здесь существует лишь небольшое количество подходящих озерных отложений (Umer *et al.*, 2007), а торфяники зачастую характеризуются плохой сохранностью (Hamilton, 1982; Mohammed, Bonnefille, 1998). Поэтому одним из наиболее перспективных источников информации для реконструкции истории экосистем территорий, где классические объекты палинологических исследований встречаются спорадически, являются зоогенные отложения, накапливающиеся в долговременных укрытиях животных — пещерах и различных скальных нишах. В результате жизнедеятельности животных на дне таких укрытий непрерывно формируется слой помёта, костей, шерсти, перьев и растительных остатков (Князев, 1979). Непрерывный характер осадконакопления делает такие отложения важным источником информации для палеоэкологических реконструкций (Динесман, 1984; Savinetsky *et al.*, 2012). Именно этот тип отложений был использован нами для изучения истории растительности и климата высокогорья Бале (Эфиопия) в позднем плейстоцене – голоцене.

**Цель и задачи исследования.** Цель данной работы — реконструкция динамики растительности и климата гор Бале (Эфиопия) в позднем плейстоцене – голоцене на основании спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования зоогенных отложений. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) показать возможность использования зоогенных отложений для реконструкции истории экосистем изучаемой территории и выявить особенности интерпретации спорово-пыльцевых спектров отложений данного генезиса;
- 2) выделить основные этапы динамики растительных сообществ и смещения границ высотных поясов растительности;
- 3) выявить основные тенденции изменения климата в голоцене на изучаемой территории;
- 4) выделить в составе спорово-пыльцевых спектров палинотипы - индикаторы антропогенного воздействия;
- 5) оценить формы и масштабы антропогенного влияния на территорию гор Бале в прошлом.

**Научная новизна.** Впервые для территории гор Бале (Эфиопия) проведено подробное исследование истории растительности и климата в позднем плейстоцене – голоцене, опирающееся на спорово-пыльцевой анализ и радиоуглеродное датирование зоогенных отложений, расположенных в разных высотных поясах растительности. На примере данного региона подтверждена целесообразность палинологических исследований зоогенных отложений для выяснения истории растительности горных территорий. Выделены и охарактеризованы этапы изменения растительности высокогорья, выявлены общие закономерности ее вековой динамики, смещения горных поясов растительности по склонам в ответ на климатические изменения. На основе полученных данных по динамике растительности уточнены датировки глобальных климатических событий, оказавших сильное влияние на экосистемы Африканского континента. Уточнено время появления человека в высокогорье, а также установлено время интенсивного развития сельского хозяйства, что имеет не только экологическое значение, но и является значимым для истории исследуемых территорий.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные результаты могут быть использованы в качестве сравнительного массива данных при проведении исследований вековой динамики экосистем Африканского континента и других горных регионов мира. Проведенные исследования также дают возможность более точно прогнозировать динамику растительного покрова высокогорных экосистем при продолжающихся изменениях климата. Результаты работы имеют практическое значение для охраны природы, в связи с показанным в работе усилением антропогенной нагрузки на экосистемы изученной территории в настоящее время. На основе полученных данных возможна разработка рекомендаций по сохранению биоразнообразия изучаемой территории. В процессе подготовки работы создана эталонная пыльцевая коллекция, имеющая большое значение для изучения различных аспектов палинофлоры как данного региона, так и сопредельных территорий. Результаты работы используются при проведении лекций по теме «Историческая экология» в МГУ имени М.В. Ломоносова. Эталонная пыльцевая коллекция также может быть использована при проведении практических занятий по теме «Спорово-пыльцевой анализ и палинология».

**Методы исследования.** Работа выполнена на основе классических методов палеоэкологии, а именно — радиоуглеродного датирования и спорово-пыльцевого

анализа, неоднократно доказавших свою эффективность и поэтому часто используемых в современных исследованиях.

### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Спорово-пыльцевые спектры изученных зоогенных отложений в целом адекватно отражают растительность, характерную для конкретного горного пояса, в котором расположено отложение, а также растительность близлежащих горных поясов.
2. На территории гор Бале в течение позднего плейстоцена - голоцена коренной перестройки растительного покрова не происходило. Вековая динамика растительности гор Бале выражалась в смещении горных поясов растительности вверх и вниз по склонам в ответ на соответствующие изменения климата.
3. Антропогенное влияние на растительность гор Бале находит свое отражение в спорово-пыльцевых спектрах изученных зоогенных отложений. Усиление антропогенного воздействия на растительность высокогорий зарегистрировано около 1000 лет назад. С этого момента до настоящего времени антропогенная нагрузка постепенно возрастала.

**Апробация работы.** Материалы исследований были представлены на II и III Всероссийских научных конференциях «Динамика современных экосистем в голоцене» (Екатеринбург, 2010; Казань, 2013), XIII Российской палинологической конференции «Проблемы современной палинологии» (Сыктывкар, 2011), V и VI молодежных конференциях молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2012, 2014), XI Международном археозоологическом съезде (Париж, Франция, 2010), Российско-эфиопской научной конференции в области биологии (Аддис-Абеба, Эфиопия, 2012), XI Международной конференции «Методы абсолютной хронологии» (Подлесье, Польша, 2013) и на объединенном научном коллоквиуме ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН от 25 декабря 2014 года.

**Личное участие автора.** Сбор полевого материала, химическая обработка образцов и т.д. производились коллективом исследователей при активном участии автора. В том числе автор участвовал в полевых работах на территории гор Бале в 2012, 2013, 2014 гг. в составе Совместной Российско-эфиопской биологической экспедиции. Автор производил химическую подготовку образцов для спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования, полностью выполнил спорово-пыльцевой анализ образцов из отложений. Автором была сформирована эталонная пыльцевая коллекция.

**Публикации.** По теме исследования опубликовано 10 работ, из них две - в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и списка литературы. Текст изложен на 124 страницах, иллюстрирован 18 рисунками и содержит 4 таблицы. Библиографический список содержит 198 наименований, в том числе 153 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор безмерно благодарен своему научному руководителю - Аркадию Борисовичу Савинецкому за внимание, всестороннюю поддержку и помощь на всех этапах работы. Автор глубоко признателен Булату

Фаридовичу Хасанову за бесценную помощь в исследованиях и обсуждение полученных результатов, Елене Эрастовне Северовой за помощь в освоении спорово-пыльцевого метода. Автор благодарит участников Совместной Российско-эфиопской биологической экспедиции за содействие в организации, подготовке и проведении полевых работ на территории Эфиопии, а в особенности Андрея Анатольевича Даркова за его огромный вклад в обеспечение работоспособности экспедиции. Отдельное спасибо моим эфиопским партнерам по экспедиции — Solomon Yirga, Sileshi Nemomissa, Habte Debella Jebessa и Wondewossen Girmay Worku за совместное участие в работе экспедиции и помощь на всех ее этапах. Автор благодарит администрацию национального парка Горы Бале (Bale Mountains National Park) за помощь в организации полевых работ, а также нашего гида Daniel Telay и водителя Владимира В. Белехова за многолетнюю плодотворную работу в рамках экспедиции. Огромную благодарность автор выражает коллегам по лаборатории — Киселевой Нине Кузьминичне, Горловой Екатерине Николаевне, Крылович Ольге Александровне, Васюкову Дмитрию Дмитриевичу, Бабенко Анне Николаевне, Антипушиной Жанне Андреевне за помощь в сборе полевого материала, ценные дискуссии, моральную поддержку и всестороннее содействие в подготовке работы. Автор благодарен сотрудникам Гербария МГУ имени М.В. Ломоносова (MW) и гербария Университета Аддис-Абебы (ETH) за любезно предоставленный гербарный материал для создания эталонной пыльцевой коллекции. Отдельное спасибо Холодовой Марине Владимировне и всем коллегам за участие в обсуждении результатов. Автор также выражает глубочайшую благодарность своей семье и друзьям за помощь и поддержку, без которой работа была бы невозможна.

Работа выполнена при финансовой поддержке Совместной Российско-эфиопской биологической экспедиции, Российского фонда фундаментальных исследований (№12-04-00655, 12-04-31015, 15-04-04721), Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и «Живая природа: современное состояние и проблемы».

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во ВВЕДЕНИИ обоснована актуальность темы, поставлены цель и задачи исследования.

### ГЛАВА 1. Физико-географическая характеристика района исследований

В главе приведено краткое описание горного массива Бале, его геологии, современного климата, почв и водных ресурсов. Более подробная характеристика дана растительным сообществам изучаемой территории, описаны основные пояса растительности и их особенности в связи с высотной поясностью. Дан краткий обзор истории заселения гор Бале человеком, являющейся во многом мало изученной. Также рассмотрены основные виды сельскохозяйственной деятельности на территории гор Бале в настоящее время. Суммированы имеющиеся литературные данные и представления об изменениях климата на территории Восточной Африки в течение позднего плейстоцена - голоцена.

## ГЛАВА 2. Спорово-пыльцевой анализ как метод реконструкции истории экосистем

В главе описаны особенности использования спорово-пыльцевого метода для реконструкции истории экосистем, а также показана возможность его использования для решения целого ряда проблем четвертичной истории. Рассмотрены особенности формирования спорово-пыльцевых спектров (СПС) отложений разного генезиса, влияния на них различных внешних факторов, абиотических и биотических. Обсуждены особенности интерпретации СПС зоогенных отложений, дан краткий обзор литературных данных исследований зоогенных отложений в разных частях Земного шара. Показана возможность многостороннего использования спорово-пыльцевого анализа (СПА) зоогенных отложений для решения ряда различных задач исторической экологии. Отдельное внимание уделено воздействию человека на растительность и выявлению индикаторов этого воздействия в СПС.

## ГЛАВА 3. Объекты и методы исследования

Материалом для исследования истории растительности и климата изучаемой территории послужили три зоогенных отложения, образцы из которых отобраны в ходе экспедиционных работ в горах Бале в 2007-2012 гг.

Скальная ниша Конте находится в самой высотной части гор Бале — на плато Санетти, на высоте 4110 м н.у.м. Ниша расположена в нижней части отвесной скалы юго-восточной экспозиции и содержит отложение помета, предположительно, капского дамана (*Procavia capensis*). Мощность зоогенного отложения Конте-3 составляет около 20 см. Профиль отложения сравнительно однородный. Образцы для радиоуглеродного датирования были отобраны в 2007 г., толщина отобранных образцов — 3-4 см (всего 4 образца). Образцы для СПА были отобраны в 2012 г., толщина отобранных образцов — 1 см (всего 20 образцов).

Скальная ниша Финча Хабера расположена на северном макросклоне гор Бале, на высоте 3430 м н.у.м., на берегу небольшого ручья. Ниша также содержит отложение помета капского дамана и, возможно, других животных. Мощность отложения Финча Хабера-2 составляет 86 см. Отложение очень плотное. Профиль отложения более или менее однородный. В 2008 г. было отобрано 17 общих образцов для СПА и радиоуглеродного датирования. Толщина отобранных образцов составила около 3-4 см.

Скальная ниша Кача расположена на южном макросклоне гор Бале, носящем название Харенна (Harenna Escarpment), на высоте 2700 м н.у.м., в бамбуковом поясе растительности. Ниша локализована в основании скального останца. Отложение сформировано пометом различных диких животных. В 2012 г. было отобрано 37 образцов для радиоуглеродного датирования, толщина образцов составила 3-4 см. Для СПА было отобрано 102 образца толщиной 1-2 см. В работе исследовано 19 образцов с шагом 3-4 см.

Для определения возраста отложений использовался метод радиоуглеродного датирования. Материалом для датирования послужили растительные остатки и древесные угли. Все датировки получены сцинтилляционным методом (Арсланов, 1987) в Лаборатории исторической



экологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Всего в работе использовано 18 датировок. Калибровка полученных датировок и построение моделей скорости роста отложений велось в программе Bchron 3.1 (Parnell *et al.*, 2008).

Подготовка образцов для СПА проводилась ацетолизным методом согласно стандартным методикам (Faegri, Iversen, 1975; Moore *et al.*, 1991). Объем образцов составил 4 см<sup>3</sup> для отложения Финча Хабера-2, для отложений Кача и Конте-3 была использована навеска 1 грамм. Концентрация пыльцы рассчитывалась с использованием таблеток со спорами *Lycopodium clavatum* («экзотическая пыльца», №№ партий: 483216 (Финча Хабера) и 1031 (Конте и Кача)) (Stockmarr, 1973). В каждом образце подсчет пыльцевых зерен и спор проводили по возможности до 500 (1000) (в некоторых случаях до 300) пыльцевых зерен и спор при увеличении в 400 раз (в некоторых случаях в 1000 раз). Для определения пыльцевых зерен и спор были использованы атласы пыльцы (Bonnefille, 1971; Reille, 1998), палинологические базы данных в сети Интернет (African Pollen Database, 2005), а также собственная эталонная пыльцевая коллекция, включающая около 70 палинотипов. Для построения спорово-пыльцевых диаграмм использовались программы Tilia 1.7.16, Tilia 2.0 и TGView 2.0.2. Пыльцевые зоны выделялись с помощью стратиграфически ограниченного кластерного анализа (CONISS) (Grimm, 1987), а также на основании экспертной оценки полученных диаграмм (наличия/отсутствия определенных таксонов, изменений концентрации пыльцы и спор и т.д.).

#### ГЛАВА 4. Результаты радиоуглеродного датирования и спорово-пыльцевого анализа зоогенных отложений гор Бале

**4.1. Зоогенное отложение Конте-3.** Для данного отложения было выполнено четыре радиоуглеродные датировки. Построенная на основании полученных датировок модель скорости роста отложения показала, что осадконакопление в скальной нише Конте началось около 7000 л.н. Отложение накапливалось равномерно, скорость осадконакопления составляла около 0,03 мм/год. В СПС Конте-3 было зарегистрировано 23 пыльцевых типа, из них пять — пыльца древесных растений и кустарников (*Ericaceae*, *Hagenia abyssinica*, *Juniperus*, *Olea*, *Podocarpus*), 17 палинотипов — пыльца травянистых растений, а также один — споры папоротников (*Polypodiaceae* s.l.). СПС характеризуются значительным преобладанием пыльцы травянистых растений — от 71 до 97% приходится на долю пыльцы трав. Среди древесных палинотипов преобладает пыльца ногоплодника (*Podocarpus*) (17-93% от суммы всей древесной пыльцы), среди травянистых — пыльца подсемейства астровых (*Asteroidae*) семейства сложноцветных (*Asteraceae*) (30-72% от суммы пыльцы травянистых растений), являющаяся доминантом в составе СПС. Суммарная концентрация определенной пыльцы и спор варьирует от 10000 до 2941000 пыльцевых зерен/грамм. В нижней части отложения суммарная концентрация пыльцы значительно ниже, чем в вышележащих слоях (10000-468000 зерен/грамм), и постепенно увеличивается вверх по профилю, достигая в верхних слоях наибольших значений (2700000-2941000 зерен/грамм). На основании кластерного анализа (CONISS) в профиле отложения было выделено две пыльцевые зоны (ПЗ) — ПЗ-1 (14-20 см; 7300-4600 л.н.) и ПЗ-2 (0-14 см; 4600 л.н. — современность). В пределах ПЗ-2 было

дополнительно выделено две подзоны — ПЗ-2а (14-2 см; 4600-600 л.н.) и ПЗ-2б (2-0 см; 600 л.н. — современность).

**4.2. Зоогенное отложение Финча Хабера-2.** Отложение Финча Хабера-2 имеет сложную стратиграфию. На глубине 57-86 см отложение разделено на два уровня слоем из камней и обломков горной породы. Возможно, в скальной нише произошел обвал потолка и нижняя толща отложения (86-96 см) оказалась отделена от поверхности каменным завалом. Из-за недостатка органического материала возраст формирования этой толщи определить не удалось. Для верхней толщи отложения были получены радиоуглеродные датировки десяти образцов с разных глубин. Построенная на основании полученных датировок модель скорости роста показала, что отложение накапливалось неравномерно. Скорость осадконакопления была довольно высока в промежутках 15000-13000 и 9500-5000 л.н., и замедлена в промежутках 13000-9500 и 5000-1500 л.н. Время начала накопления верхней толщи отложения также неизвестно: малое количество органического материала не позволило датировать слои отложения с глубины 51-57 см. Очевидно, что возраст этих слоев превышает 15000 лет. Осадконакопление в скальной нише прекратилось около 1500 л.н. СПС нижней толщи очень беден и представлен всего тремя определенными палинотипами (*Asterioideae*, *Roaceae*, *Artemisia* (25-36%, 35-65% и 0,7% соответственно)). Суммарная концентрация пыльцы в этой толще составляет 250340-319700 зерен/см<sup>3</sup>. В СПС верхней толщи всего было идентифицировано 22 таксона, из них семь — древесные и кустарниковые растения, 14 — травянистые, а также один — папоротники (*Polypodiaceae* s.l.). СПС характеризуются абсолютным преобладанием пыльцы трав (88-99% от суммы всей определенной пыльцы). На долю древесной пыльцы приходится от 1 до 11%. СПС отложения Финча Хабера-2 монодоминантные. Абсолютным доминантом является пыльца злаков (*Roaceae*). Суммарная концентрация определенной пыльцы и спор варьирует от 1413000 до 3791000 зерен/см<sup>3</sup>. Суммарная концентрация древесных и кустарниковых палинотипов варьирует от 22500 до 111500 зерен/см<sup>3</sup>, травянистых — от 1353000 до 3336000 зерен/см<sup>3</sup>. На пыльцевых диаграммах верхней толщи отложения Финча Хабера-2 было выделено 5 пыльцевых зон (ПЗ): ПЗ-1 (48-57 см; до 15000 л.н.), ПЗ-2 (35-48 см; 15000-10000 л.н.), ПЗ-3 (26-35 см; 10000-8200 л.н.), ПЗ-4 (15-26 см; 8200-5000 л.н.) и ПЗ-5 (15-11 см; 5000-1500 л.н.).

**4.3. Зоогенное отложение Кача.** Для отложения Кача было выполнено четыре радиоуглеродные датировки. Модель скорости роста показала, что отложение Кача имеет возраст около 6500 лет. Скорость осадконакопления была относительно высока в период 6500-4600 л.н., а затем снизилась и в период 4600 л.н. — современность была относительно более низкой. В СПС отложения Кача было идентифицировано 32 палинотипа, 10 из них принадлежат деревьям и кустарникам, 19 — травянистым растениям и три представлены спорами папоротников и мхов. СПС характеризуются процентным преобладанием травянистых растений (44-80%). Процентное содержание пыльцы древесных и кустарниковых палинотипов колеблется от 1 до 16%. СПС отложения Кача также можно охарактеризовать как монодоминантные — на долю палинотипа *Roaceae* приходится от 11 до 67% от суммы всей определенной пыльцы. Суммарная концентрация определенной пыльцы и спор варьирует от 92200

до 497000 зерен/грамм. Концентрация древесной и кустарниковой пыльцы колеблется от 1100 до 41000 зерен/грамм, концентрация пыльцы травянистых растений — от 63000 до 277000 зерен/грамм. На диаграммах отложения Кача были выделены две пыльцевые зоны (ПЗ): ПЗ-1 (48-132 см; 6500-2500 л.н.) и ПЗ-2 (0-45 см; 2500 л.н. — современность). В пределах ПЗ-1 было выделено две подзоны — ПЗ-1а (132-85 см; 6500-5000 л.н.) и ПЗ-1б (78-48 см; 5000-2500 л.н.).

## **ГЛАВА 5. Динамика растительности гор Бале в позднем плейстоцене - голоцене на основании спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования зоогенных отложений**

**5.1. Особенности интерпретации спорово-пыльцевых спектров изученных зоогенных отложений.** СПС изученных зоогенных отложений характеризуются выраженной монодоминантностью. В отложениях Финча Хабера-2 и Кача доминирующим палинотипом является пыльца злаков (Poaceae), а в отложении Конте-3 преобладает пыльца подсемейства астровых (Asteroideae) семейства сложноцветных (Asteraceae). Монодоминантный характер СПС объясняется пометным происхождением отложений и доступностью для травоядных животных того или иного типа растительности поблизости от скальных ниш. Преобладание пыльцы сложноцветных в СПС отложения Конте-3 объясняется структурой растительности плато Санетти — наиболее заметными представителями афро-альпийских растительных сообществ этой территории являются подушковидные кустарники видов рода *Helichrysum* (Asteraceae). Вероятно, именно они представляют собой основную часть пищевого рациона даманов (пометом которых сформировано это отложение) в окрестностях ниши Конте, особенно в сухой сезон. Для отложений Финча Хабера-2 и Кача характерно преобладание в СПС пыльцы злаков. Эти скальные ниши расположены ниже (3500 м н.у.м. на северном макросклоне (Финча Хабера-2) и 2700 м н.у.м. на южном макросклоне (Кача)), чем ниша Конте. Скорее всего, на этих высотах доступность представителей семейства Poaceae в качестве пищевого объекта для травоядных животных всегда была высока, поэтому им не приходилось искать какие-либо другие корма. Следовательно, анализируя СПС зоогенных отложений, нужно говорить не о пищевых предпочтениях животных, чьим пометом сформировано отложение, а о доступности того или иного типа корма в конкретных растительных сообществах.

При анализе отложений зоогенного происхождения также следует учитывать и другой путь поступления пыльцы в отложение. Это так называемый «пыльцевой дождь». В отличие от пыльцы, поступающей с пометом, которая характеризует скорее локальную растительность, пыльцевой дождь в большей степени отражает региональную растительность. Однако на процентных диаграммах, из-за преобладания пыльцы одного палинотипа (в нашем случае, астровых и злаков), часто бывает трудно проследить динамику других палинотипов, отражающих региональную растительность и, следовательно, делать выводы об изменениях растительности и климата в регионе, основываясь только на процентном составе, не представляется возможным. Этим обусловлена необходимость применения метода подсчета концентрации пыльцы.

**5.2. Динамика растительности северного макросклона гор Бале и плато Санетти.** СПС нижней толщи отложения Финча Хабера-2 беден пылью. Судя по составу СПС нижней толщи, можно предположить, что она была сформирована в течение последнего ледникового максимума (26000-20000 л.н.), когда высокогорное плато Санетти было покрыто ледником, а на нижерасположенных склонах (3000-3500 м н.у.м.) присутствовала травянистая растительность с преобладанием злаков и кустарничков астровых и полыни. Такой тип растительности можно рассматривать как «пионерный» в условиях перигляциальных процессов, происходивших на этих высотах в течение последнего ледникового максимума. Стоит отметить, что такие СПС не имеют аналогов в современной растительности изучаемой территории.

Нижняя часть верхней толщи (51-57 см) отложения Финча Хабера-2 продатирована не была, но, судя по датировкам вышележащих слоев, она сформировалась в период до 15000 л.н. СПС этой части соответствуют неблагоприятным условиям позднеледникового (рис. 1А) и свидетельствуют о существовании на высотах более 3000 м н.у.м. растительных сообществ саванно-лугового засушливого типа, в которых доминировали злаки совместно с карликовыми кустарничками астровых и маревых/амарантовых. Подобный состав СПС в этот период времени зарегистрированы и в других отложениях изучаемого региона — торфянике Бадда (Hamilton, 1982) и озерном отложении Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007). Также на засушливые условия в этот период указывает динамика пыли древесных палинотипов (рис. 1А), что соответствует распространению сухих горных хвойных лесов из ногоплодника и можжевельника в нижележащих горных поясах. Считается, что можжевельник предпочитает более засушливые местообитания, чем ногоплодник (Hamilton, 1982), поэтому можжевеловые леса являются наиболее сухим типом горных лесов на этих территориях (Uhlir, 1988). Отсутствие или низкие концентрации других древесных палинотипов указывают на то, что лесные горные сообщества в целом занимали значительно меньшую площадь, чем в настоящее время, и были расположены на более низких высотах. Полученные данные согласуются с данными по другим территориям Восточной Африки (Hamilton, 1982; Ivory *et al.*, 2012).

Около 15000 л.н. растительность гор Бале на высотах 3000-3500 м н.у.м. изменилась: можжевельник выпал из состава древесной растительности, уступив место ногоплоднику (рис. 1А). Непосредственно в высокогорье (около 3500 м н.у.м.) состав растительности обогатился новыми таксонами (Ariaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae), а растительный покров стал более сомкнутым. Около 12500 л.н. в СПС отложения Финча Хабера-2 зарегистрировано понижение верхней границы леса вниз по склонам, а также распространение на высоте около 3500 м н.у.м. растительности более ксероморфного саванного типа с преобладанием злаковников, полукустарничков полыни и подушковидных форм астровых. Такая же тенденция наблюдается в этот период времени в СПС озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007).

Заметные изменения в составе растительного покрова гор Бале на высотах 3000-3500 м н.у.м. зарегистрированы около 10000 л.н. Горные лесные пояса растительности в этот момент времени поднялись вверх по склонам, эрикоидные

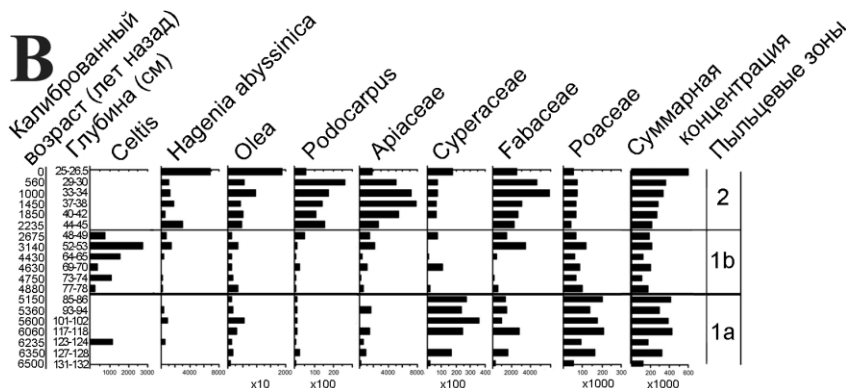
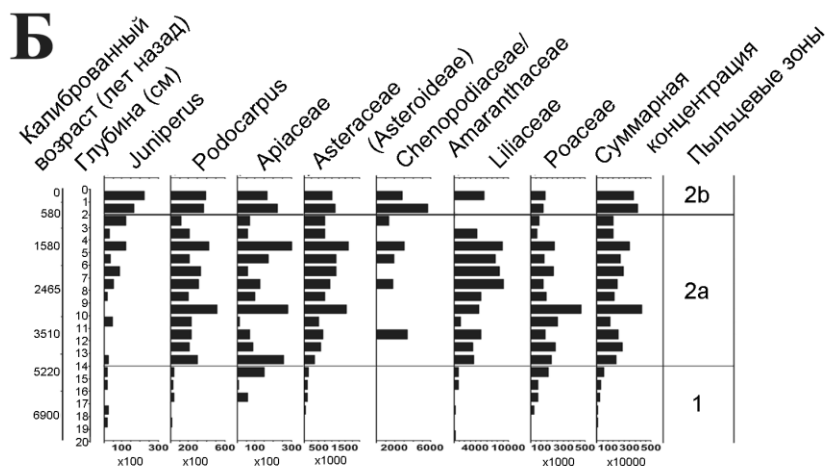
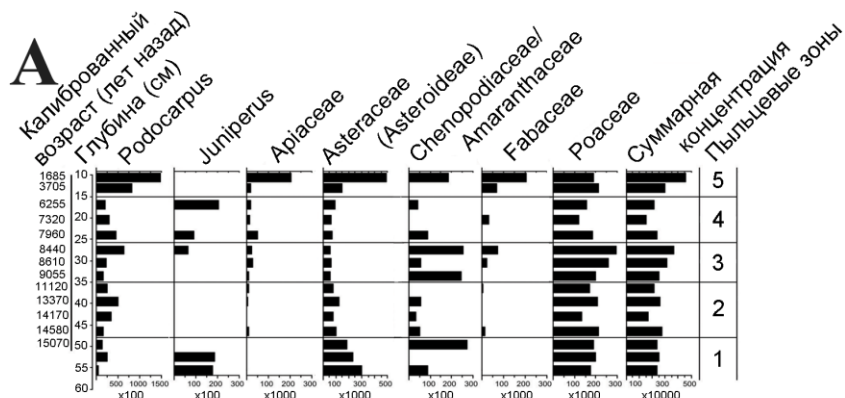


Рисунок 1. Диаграммы концентрации наиболее значимых палинотипов (А – отложение Финча Хабера-2; Б – отложение Конте-3; В – отложение Кача).

растительные сообщества распространились до наибольших высот (около 4000 м н.у.м.), а состав травянистой растительности приобрел более мезофитный облик, снова разнообразившись влаголюбивыми представителями (рис. 1А).

Около 8200 л.н. в СПС отложения Финча Хабера-2 вновь появляется палинотип *Juniperus*, что свидетельствует о повторном формировании на северном макросклоне гор Бале сухих горных лесов из можжевельника. Падение концентрации пыльцы ногоплодника говорит о замещении его можжевельником в составе растительных сообществ северных склонов (рис. 1А). Однако эти изменения носили, вероятно, непродолжительный характер, о чем свидетельствует последующее исчезновение пыльцы можжевельника. В период 8200-5000 л.н. происходили изменения, указывающие на приобретение растительностью более ксероморфного облика. В составе древесной растительности постепенно происходило замещение ногоплодника более засухоустойчивым можжевельником, а в составе травянистой растительности около 6200 л.н. вновь появилась полынь одновременно с уменьшением участия менее засухоустойчивых травянистых растений (Fabaceae, Ariaceae) (рис. 1А). Падающая общая концентрация пыльцы может говорить о более разреженном растительном покрове.

Верхняя часть отложения Финча Хабера-2 имеет примерно такой же возраст, как и нижняя часть отложения Конте-3, расположенного непосредственно на плато Санетти (4110 м н.у.м.). В нижней части отложения Конте-3 (7300-4600 л.н.) преобладает пыльца злаков (рис. 1Б). Вероятно, в этот период времени злаки составляли большую долю в составе растительности плато Санетти и/или их вегетационный период был длиннее. В связи с этим доступность злаков для даманов, из помета которых состоит отложение Конте-3, в качестве кормового объекта была несколько выше, чем в настоящее время. Около 4600 л.н. смена доминанта СПС на пыльцу астровых и появление пыльцы маревых/амарантовых (рис. 1Б) свидетельствует об изменении растительности плато Санетти в сторону более засухоустойчивых сообществ с преобладанием подушковидных форм кустарничков семейства астровых. Изменения в древесной части СПС указывают на начало активного распространения сухих горных можжевельниковых лесов на северном макросклоне гор Бале. Около 3000-2500 л.н. изменения в СПС отложения Конте-3 (рис. 1Б) свидетельствуют в пользу увеличения разнообразия растительного покрова плато Санетти и его большей сомкнутости в этот период времени, в связи с чем доступность различных пищевых объектов для травоядных животных стала значительно выше, чем раньше. В это же время увеличивается доля участия ногоплодника в нижерасположенных лесных сообществах. Это подтверждают данные по озерному отложению Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007) и торфяникам Оргоба 4 и Тамса (Mohammed, Bonnefille, 1998, 2002). Около 1500 л.н. изменения в СПС свидетельствуют о смещении древесной растительности вниз по склонам и широком распространении афро-альпийских сообществ современного типа на плато Санетти.

**5.3. Динамика растительности южного макросклона Харенна.** Скальная ниша Кача расположена на южном макросклоне гор Бале, имеющем отличные от северного особенности климата и, следовательно, растительности. Преобладание

пыльцы злаков в СПС отложения Кача может говорить о зоогенном происхождении отложения — травоядные животные, пометом которых сформировано отложение, могли избирательно поедать представителей семейства Poaceae. Также высокое процентное содержание пыльцы злаков в отложении может говорить о локализации ниши — она расположена в бамбуковом поясе растительности. Однако пыльца местного вида бамбука — *Arundinaria alpina* — по своим морфологическим особенностям практически не отличается от пыльцы других дикорастущих злаков, поэтому определить, был ли представлен бамбук на этих высотах в течение всего периода формирования отложения, не представляется возможным.

Южный склон Харенна более влажный в климатическом отношении, чем северный макросклон, поэтому здесь представлены леса без можжевельника. Можжевельник не встречается ни в СПС верхних слоев отложения Кача, что отражает его отсутствие в составе растительных сообществ в настоящее время, ни в СПС нижних слоев. Это позволяет утверждать, что на протяжении 6500 лет (время формирования отложения Кача), климатические условия южных склонов гор Бале были относительно влажными, что не позволило можжевельнику, формирующему на северных склонах обширные леса, войти в состав растительности массива Харенна.

Отложение Кача начало формироваться около 6500 л.н. В период 6500-5000 л.н. в СПС этого отложения преобладают травянистые палинотипы (рис. 1В), а в особенности высоки концентрации Poaceae, Rosaceae и Symplocaceae. Это может свидетельствовать об абсолютном доминировании бамбуковых зарослей на этой высоте (2700 м н.у.м.). Однако отсутствие различий между пыльцой бамбука и других злаков, а также невозможность проследить динамику цветения бамбука в СПС отложения не дают абсолютной уверенности в таком предположении. Около 5000 л.н. происходит смена состава СПС — концентрации травянистых палинотипов падают, а в древесной части СПС в значительных концентрациях появляется палинотип *Celtis* (рис. 1В). Вероятно, около 5000 л.н. бамбуковые заросли стали более разреженными, а *Celtis*, который считается лесной породой, быстрее всего колонизирующей открытые участки в лесу (прогалы, поляны, вырубки) (Guntton *et al.*, 2010), захватил все пригодные для него местообитания на данных высотах (около 2700 м н.у.м.).

Значительные изменения растительность южного макросклона претерпевает около 2500 л.н. — в это время происходит обширное развитие лесов сухого типа из оливы, хагении и ногоплодника и выпадение влаголюбивых древесных представителей (например, *Celtis*) из состава растительности этих высот (рис. 1В). В период 2500-1000 л.н. растительность разнообразилась некоторыми влаголюбивыми представителями (Fabaceae, Apiaceae, *Syzygium*) (рис. 1В).

## ГЛАВА 6. Влияние климатического и антропогенного факторов на растительность гор Бале

**6.1. Динамика климата на территории гор Бале в позднем плейстоцене - голоцене.** Полученные данные по истории растительности гор Бале позднего плейстоцена - голоцена совместно с литературными источниками позволили восстановить динамику климата гор Бале в течение этого периода. Согласно

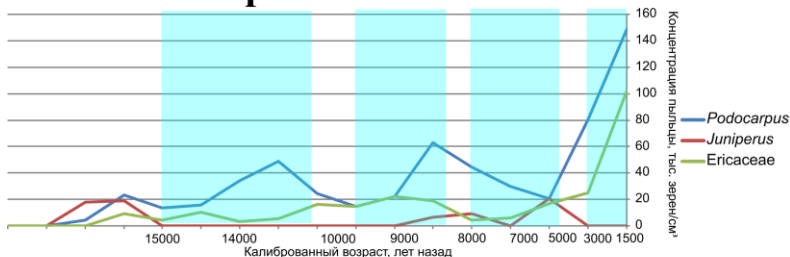
литературным данным, для многих областей Африканского континента в конце плейстоцена был характерен сухой и холодный климат. Вершины, достигающие 4000 м н.у.м и более, были покрыты ледниковыми шапками (Messerli *et al.*, 1977; Messerli, Winiger, 1992; Umer *et al.*, 2004; Osmaston *et al.*, 2005). Оледенение в горах Бале было наиболее обширным и активным из всех горных систем Эфиопии (не менее 600 км<sup>2</sup> с границей вечных снегов — около 3700 м н.у.м.). Время отступления ледников в горах Бале датируется возрастом около 14000 л.н. (Mohammed, Bonnefille, 1998; Osmaston, Harrison, 2005). Полученные нами данные по динамике растительных сообществ гор Бале свидетельствуют о том, что в период позднеледниковья здесь была представлена скудная растительность из астровых и злаков, что говорит о холодных условиях последнего ледникового максимума.

Смена климатической обстановки в горах Бале, по нашим данным, произошла около 15000 л.н. с началом Африканского влажного периода (АВП). Здесь отмечается заметное увлажнение и потепление климата, что выразилось как в изменении растительного покрова северного макросклона (рис. 2), так и резком увеличении скорости роста отложения Финча Хабера-2. Многочисленные исследования, проведенные на территории Северной и Восточной Африки, также показали (deMenocal *et al.*, 2000; Ivory *et al.*, 2012; Otto-Bliesner *et al.*, 2014), что период значительного увлажнения и потепления начался около 15000 л.н. Эти изменения условий среды связывают с усилением западно-африканского и летнего индийского муссонов и смещением Внутритропической зоны конвергенции в северном направлении (Barker *et al.*, 2004; deMenocal, Tierney, 2012).

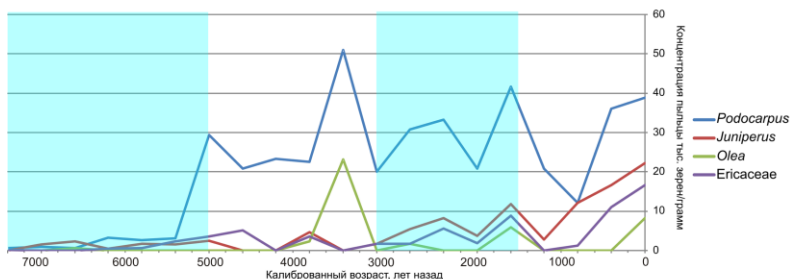
АВП был прерван засушливым и холодным событием, на что указывает заметное снижение скорости роста отложения Финча Хабера-2 около 13000-12500 л.н. Это резкое ухудшение климатических условий соответствует периоду позднего дриаса умеренных широт Северного полушария, что совпадает с засушливыми условиями на всей территории Африки к северу от 8°-9° ю.ш. (deMenocal *et al.*, 2000; Foerster *et al.*, 2012; Ivory *et al.*, 2012). Изменения состава растительности, отмеченные в СПС отложения Финча Хабера-2 в это время (рис. 2 и 3), свидетельствуют о снижении верхней границы леса и распространении растительных сообществ ксероморфного типа в высокогорье. Период позднего дриаса продолжался, по разным данным, в течение 1000-1500 лет (Carlson, 2013). Конец позднего дриаса по данным из отложения Финча Хабера-2 регистрируется около 10000 л.н. Увеличение количества осадков в первой половине голоцена отразилось на резком увеличении скорости роста этого отложения. Это явление могло быть вызвано увеличением числа животных, обитавших в окрестностях и посещавших пещеру, в ответ на развитие более густого растительного покрова, увеличившего доступность пищевых ресурсов в высокогорье. Палеоклиматические данные свидетельствуют, что первая половина голоцена была очень влажной (Nicholson, Flohn, 1980; Kuper, Kröpelin, 2006; deMenocal, Tierney, 2012). Изменения в составе растительности северного макросклона гор Бале также свидетельствуют о наибольшей увлажненности региона именно в период раннего и среднего голоцена.



## Финча Хабера - 2



## Конте - 3



## Кача

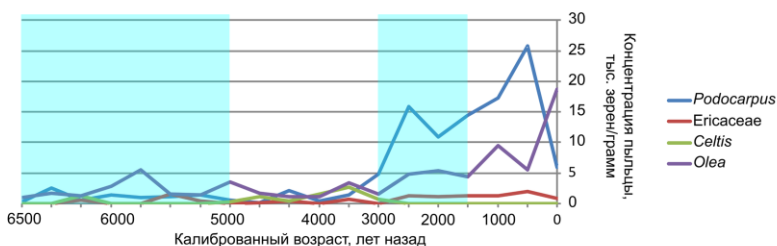
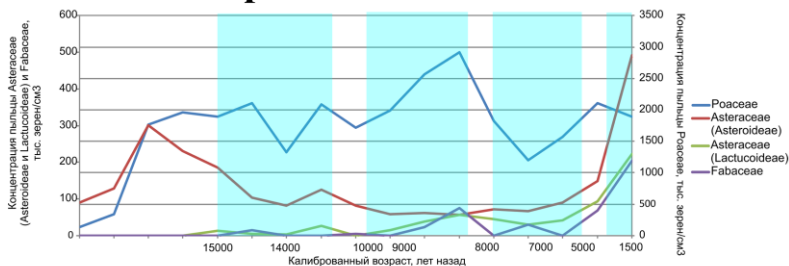


Рисунок 2. Диаграммы изменения концентрации пыльцы наиболее значимых древесных таксонов. Голубым цветом обозначены периоды увлажнения климата.

АВП (15000-5000 л.н.) несколько раз прерывался засушливыми эпизодами, наиболее заметным из которых является событие, произошедшее около 8200 л.н. Та же последовательность климатических событий отмечена в других регионах Восточной Африки и Сахары (Thompson *et al.*, 2002; Adkins *et al.*, 2006; Garcin *et al.*, 2012). Скорость осадконакопления отложения Финча Хабера-2 с 8200 л.н. несколько снизилась, однако все еще была довольно высока. На период с 8000 до 5000 л.н. приходился климатический оптимум (Messerli, Winiger, 1992; Miele, Miele, 1994; Umer *et al.*, 2007). На достаточно влажные климатические условия указывают и данные по отложению Конте-3. Преобладание злаков в растительном покрове плато Санетти, на котором расположена скальная ниша Конте, и, как следствие, в СПС этого отложения в период среднего голоцена,

свидетельствует в пользу более влажных и теплых условий, характерных для АВП (рис. 2 и 3). Состав растительности, регистрируемый нами в период среднего голоцена на южном макросклоне гор Бале на высоте 2700 м н.у.м., где расположена скальная ниша Кача, также указывает на существование влажных климатических условий (рис. 2 и 3).

## Финча Хабера - 2



## Конте - 3



## Кача

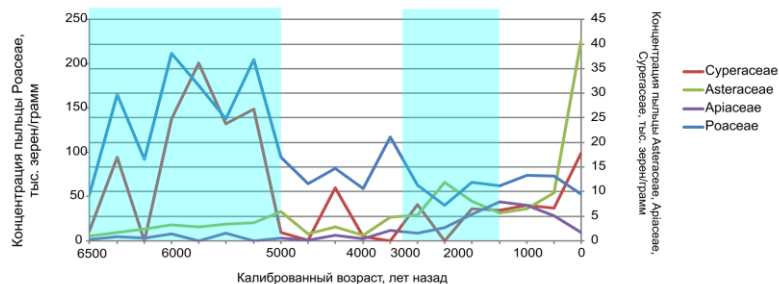


Рисунок 3. Диаграммы изменения концентрации пыльцы наиболее значимых травянистых таксонов. Голубым цветом обозначены периоды увлажнения климата.

По литературным данным известно, что АВП закончился около 5000 л.н. (Adkins *et al.*, 2006; Berke *et al.*, 2012; Foerster *et al.*, 2012; Gebru *et al.*, 2013). Однако следует отметить, что точная датировка окончания АВП до сих остается предметом спора исследователей. Изменения в растительном покрове, регистрируемые в отложении Конте-3, уточняют время окончания АВП: завершение этой гумидной фазы и начало интенсивной аридизации климата в изучаемом нами регионе приходится на возраст около 4600 л.н. (рис. 2 и 3). В составе растительности южного

макросклона гор Бале на высоте 2700 м н.у.м. в это же время (около 4600 л.н.) также наблюдаются изменения, говорящие об уменьшении влагодоступности на этой территории (рис. 2 и 3). В ответ на начало аридизации климата из состава растительного покрова выпадает пыльца осоковых, резко падает концентрация пыльцы злаков (рис. 3). В целом такие изменения могут свидетельствовать о смене климата на более засушливый.

Примечательна динамика пыльцевого типа *Celtis* в СПС отложения Кача (рис. 1В и 2). В настоящее время представители рода *Celtis* обитают в лесных сообществах Харенна на значительно более низких высотах — 1600-1900 м н.у.м., а на высотах 2700-3000 м н.у.м. не встречаются. В СПС из донных осадков оз. Макома (Уганда), расположенного на высоте 2960 м н.у.м., пик содержания пыльцевого типа *Celtis* приходится на возраст около 4500-3000 л.н. (Livingstone, 1967; Hamilton, 1982) — так же, как и в отложении Кача. Авторами работы высказывается предположение, что увеличение содержания пыльцы *Celtis* в отложении говорит о развитии влажных горных лесов поблизости от места осадконакопления и, следовательно, об увлажнении климата в этот период времени. Однако множество работ указывает на то, что в это время в регионе и на всем континенте началась аридизация климата. В нашем случае можно предположить, что в ответ на постепенное снижение влажности климата в период 4600-3000 л.н. бамбуковые заросли вокруг скальной ниши Кача стали менее сомкнутыми, что дало возможность лесным сообществам с представителями рода *Celtis* развиваться на данных высотах. Вероятно, для южных склонов гор Бале, являющихся более влажными из-за особенностей своего расположения, было характерно постепенное завершение АВП. В СПС отложения Кача 2500 л.н. зарегистрированы значительные изменения: в это время из состава растительности полностью выпадают представители рода *Celtis*, одновременно с чем происходит активное развитие лесов сухого типа из ногоплодника, оливы и хагении (рис. 1В и 2).

Усиливающаяся аридизация климата в течение последних 4600 лет была прервана небольшим относительно влажным периодом 3000(2500)-1500(1000) л.н. Увеличение доли влаголюбивых растений в составе растительного покрова плато Санетти может свидетельствовать о более влажных климатических условиях в этот период времени (рис. 3). В СПС отложения Финча Хабера-2 отмечено исчезновение палинотипа *Juniperus* в двух верхних слоях отложения (рис. 2). В отложении Кача рост содержания пыльцы влаголюбивых видов зарегистрирован около 2000-1500 л.н. (рис. 3). В составе растительности южного макросклона около 1500-1000 л.н. регистрируется увеличение представленности *Syzygium*, в настоящее время обитающего значительно ниже (1700-2200 м н.у.м.), который в ответ на увлажнение климата мог подняться выше по склонам и закрепиться в локально более влагообеспеченных местообитаниях. Период заметного увлажнения климата в регионе также зарегистрирован по данным из озерных отложений Рифтовой долины (Gillepsie *et al.*, 1983; Bonnefille *et al.*, 1986; Mohammed *et al.*, 1996). Он продолжался 1000-1500 лет и закончился около 1500-1000 л.н. (рис. 3).

**6.2. Влияние человека на растительность гор Бале и палинотипы - индикаторы антропогенного воздействия.** Первоначальное появление человека в высокогорье Бале на высотах более 3000 м н.у.м. отмечается около 7000 л.н., о чем

свидетельствует наличие древесных углей в изученных нами отложениях. Следы активной человеческой деятельности, такие как вырубка лесов, зарегистрированы около 2000 л.н. (Hamilton, 1982; Umer *et al.*, 2007). В СПС отложения Кача в поверхностном образце регистрируется резкое снижение концентрации пыльцы ногоплодника и вересковых с одновременным резким увеличением концентрации пыльцы хагении. Вырубки в вечнозеленых горных лесах вызывают широкомасштабное замещение сведенных пород деревьев, характерных для данного лесного пояса (ногоплодник), пионерными видами, формирующими вторичные леса и чаще всего являющимися анемофилами (хагения) (Bonnefille *et al.*, 1993). Антропогенная нагрузка непосредственно на растительность высокогорий (активный выпас скота и использование афро-альпийской растительности в качестве пастбищ) на высотах около 4000 м н.у.м. (плато Санетти) возросла около 600 л.н. В СПС отложения Конте-3 в это время увеличивается содержание пыльцы крапивы, а также появляется пыльца подорожника. Крапива является ярко выраженным нитрофилом, поэтому ее постоянное присутствие в СПС отложений неудивительно. Растения вида *Urtica simensis* наблюдались нами у входа в каждую пещеру и скальную нишу, встреченную в горах Бале. Однако резкое увеличение содержания пыльцы крапивы свидетельствует об активном развитии скотоводства. Появление пыльцы подорожника говорит о наличии вытопанных субстратов открытых пастбищ (Behre, 1981), а увеличение содержания пыльцевых зерен крапивы могло произойти в результате возникновения новых подходящих для нее мест обитания вследствие появления большого количества загонов для скота.

В СПС отложения Кача заметное увеличение концентрации пыльцы крапивы приходится на время около 1000 л.н. В течение 1000 лет концентрация крапивы одинаково высока, а в поверхностном слое она увеличивается в несколько раз, что свидетельствует о наиболее активном использовании лесного массива Харенна в качестве угодий для выпаса скота в настоящее время. Об этом же свидетельствует резкое увеличение концентрации *Plantago* в самом верхнем образце этого отложения. Таким образом, признаки активной сельскохозяйственной деятельности здесь появляются чуть раньше, чем на северных склонах — около 1000 л.н., но наиболее активна она в последнее время.

Следует отметить, что в СПС озерных и торфяных отложений, исследованных в горах Бале и других массивах Восточной Африки, пыльцевые зерна крапивных практически не встречаются (Bonnefille, Mohammed, 1994; Mohammed, Bonnefille, 1998; Umer *et al.*, 2007). Одновременный рост содержания пыльцы *Urticaceae* и *Plantago*, свидетельствующий об активной сельскохозяйственной деятельности, в частности, выпасе скота, отмечен только в изученных нами зоогенных отложениях. Это говорит о том, что зоогенные отложения являются во многом незаменимым объектом для целей реконструкции многовековой динамики климата и растительности, а также антропогенного воздействия, особенно для таких территорий.

## ВЫВОДЫ

1. Изученные зоогенные отложения являются надежным источником информации для реконструкции истории растительности и климата на территории гор Бале в позднем плейстоцене - голоцене благодаря хорошей сохранности,

а полученные результаты коррелируют с другими палеоэкологическими данными в регионе.

2. В отличие от других типов отложений, для пыльцевых спектров изученных зоогенных отложений свойственна ярко выраженная монодоминантность. Монодоминантный характер пыльцевых спектров объясняется пометным происхождением отложений и, как следствие, доступностью тех или иных видов растений для животных: на плато Санетти наиболее доступным объектом питания были астровые, в других местах — злаки.

3. Спорово-пыльцевые спектры изученных отложений отражают изменения в растительном покрове, выразившиеся в смещении высотных поясов растительности в ответ на глобальные изменения климата. Основными индикаторами климатических изменений является пыльца *Podocarpus*, *Juniperus*, *Ericaceae*, *Roaceae*, а также некоторых других травянистых растений.

4. В палеоэкологических записях изученных нами отложений хорошо отражен Африканский влажный период (15000-4600 л.н.), который был прерван засушливым и холодным периодом около 12500-10000 л.н., что соответствует периоду позднего дриаса умеренных широт Северного полушария. Растительность гор Бале активно отозвалась на гумидные условия Африканского влажного периода расширением влаго- и теплолюбивых поясов растительности вверх по склонам.

5. Время окончания Африканского влажного периода в изученных отложениях датируется возрастом 4600 л.н., что является важным уточнением для истории климата Восточной Африки и Африканского континента в целом. Последующая постепенная аридизация климата была прервана влажным и теплым периодом 2500-1000 л.н.

6. Палинотипами - индикаторами антропогенного воздействия являются *Plantago* и *Urticaceae*, резкое увеличение содержания которых в пыльцевых спектрах свидетельствует об активном выпасе скота. Индикаторами вырубки лесов является увеличение в составе спектров доли пыльцы *Hagenia abyssinica* и уменьшение доли пыльцы *Podocarpus*.

7. Появление человека в высокогорье Бале (на высотах более 2500 м н.у.м.) отмечается около 7000 л.н. Активная сельскохозяйственная деятельность (например, выпас скота) в афро-альпийской зоне (на высотах около 4000 м н.у.м.) зарегистрирована около 600 л.н. На южном макросклоне Харенна первые признаки активной сельскохозяйственной деятельности зарегистрированы несколько раньше — около 1000 л.н. С этого момента до настоящего времени антропогенная нагрузка постепенно возростала.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *Статьи в рецензируемых журналах:*

1. **Kuzmicheva E.A.**, Debella H.J., Khasanov B.F., Krylovich O.A., Babenko A.N., Savinetsky A.B., Severova E.E., Yirga S. Holocene hyrax dung deposits in the afroalpine belt of the Bale Mountains (Ethiopia) and their palaeoclimatic implication // *Environmental Archaeology*.– 2013.– Vol. 18, No 1.- P. 72-81.

2. **Кузьмичева Е. А.**, Хасанов Б. Ф., Крылович О. А., Савинецкий А. Б. Реконструкция растительности и климата высокогорья Бале (Эфиопия) в голоцене по данным спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования зоогенных отложений // Доклады Академии Наук.- 2014.- Т. 458, № 1.- С. 116–121.

*Статьи в рецензируемых изданиях, материалы и тезисы конференций:*

3. **Кузьмичева Е.А.**, Северова Е.Э., Хасанов Б.Ф. Спорово-пыльцевой анализ зоогенных отложений афро-альпийского пояса гор Бале (Эфиопия) // Динамика экосистем в голоцене. Материалы Второй Рос. науч. конф. (Екатеринбург; 12-14 окт. 2010 г.)– Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010.- С. 118-122.
4. **Кузьмичева Е.А.**, Северова Е.Э., Хасанов Б.Ф. Изучение истории растительности афро-альпийского пояса гор Бале (Эфиопия) в голоцене на основании спорово-пыльцевого анализа зоогенных отложений // Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Рос. палинологической конф. с международным участием (Сыктывкар; 5-8 сент. 2011 г.).- Т. II.- Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011.- С. 123-127.
5. Savinetsky, A.B., Babenko, A.N., Debella, H.J., Khasanov, B.F., Kiseleva, N.K., Krylovich, O.A., **Kuzmicheva E.A.**, Rosen S., Yirga S. Zoogenic deposits in rock shelters from the Old World (experience for palaeoecological purposes) // British Archaeological Reports International Series 2354: Proceedings of the General Session of the 11<sup>th</sup> International Council for Archaeozoology Conference (Paris, 23–28 August 2010).- Oxford: Archaeopress, 2012.- P. 25–31.
6. **Кузьмичева Е.А.**, Северова Е.Э., Хасанов Б.Ф. История растительности афро-альпийского пояса гор Бале (Эфиопия) в позднем плейстоцене – голоцене // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Тезисы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (Москва, 5-6 апреля 2012 г.).- Москва: Т-во научных изданий КМК, 2012.- С. 30.
7. **Кузьмичева Е.А.** Изменение растительности и климата гор Бале (Эфиопия) по данным спорово-пыльцевого анализа зоогенных отложений // Динамика современных экосистем в голоцене. Материалы Третьей Всерос. науч. конф. (с международным участием) (Казань; 12-15 марта 2013 г.).- Казань: ИПЭН АН РТ, 2013.- С. 214-218.
8. **Kuzmicheva E.A.** Holocene climate and vegetation of the Bale Mountains (Ethiopia) based on pollen analysis and radiocarbon dating of zoogenic deposits // 11<sup>th</sup> International Conference "Methods of Absolute Chronology" (15-18<sup>th</sup> May 2013, Podlesice, Poland): Abstracts&Programme.- 2013.- P. 35.
9. **Кузьмичева Е.А.** Палинологический анализ зоогенного отложения Конте-3 (горы Бале, Эфиопия) // Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 23-25 апреля 2014 г.).- Москва: Т-во научных изданий КМК, 2014.- С. 111-112.
10. Бабенко А.Н., **Кузьмичева Е.А.** Применение факторного анализа для интерпретации пыльцевых спектров зоогенных отложений // Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 23-25 апреля 2014 г.).- Москва: Т-во научных изданий КМК, 2014.- С. 17-18.