

Российская академия наук  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

На правах рукописи

КУЗЬМИЧЕВА ЕВГЕНИЯ АНДРЕЕВНА

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

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

по специальности 03.02.08 — экология

Научный руководитель  
доктор биологических наук  
Савинецкий Аркадий Борисович

Москва - 2015

**ОГЛАВЛЕНИЕ**

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. Физико-географическая характеристика района исследований.....	10
1.1. Общие сведения.....	10
1.2. История заселения гор Бале человеком и практика природопользования в регионе.....	21
1.3. Динамика климата в регионе в позднем плейстоцене - голоцене (по литературным данным).....	24
ГЛАВА 2. Спорово-пыльцевой анализ как метод реконструкции истории экосистем.....	29
2.1. Особенности формирования спорово пыльцевых спектров отложений разного генезиса.....	30
2.2. Особенности интерпретации пыльцевых спектров зоогенных отложений.....	33
2.3. Воздействие человека на растительность в голоцене и антропогенные индикаторы в спорово-пыльцевых спектрах.....	37
ГЛАВА 3. Объекты и методы исследования.....	40
ГЛАВА 4. Результаты радиоуглеродного датирования и спорово-пыльцевого анализа зоогенных отложений гор Бале.....	53
4.1. Зоогенное отложение Конте-3.....	53
4.2. Зоогенное отложение Финча Хабера-2.....	59
4.3. Зоогенное отложение Кача.....	68

ГЛАВА 5. Динамика растительности гор Бале в позднем плейстоцене – голоцене на основании спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования зоогенных отложений.....	76
5.1. Особенности интерпретации спорово-пыльцевых спектров изученных зоогенных отложений.....	76
5.2. Динамика растительности северного макросклона гор Бале и плато Санетти.....	78
5.3. Динамика растительности южного макросклона Харенна.....	82
ГЛАВА 6. Влияние климатического и антропогенного факторов на растительность гор Бале.....	85
6.1. Динамика климата на территории гор Бале в позднем плейстоцене – голоцене....	85
6.2. Влияние человека на растительность гор Бале и палинотипы-индикаторы антропогенного воздействия.....	101
ВЫВОДЫ.....	105
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	107

## ВВЕДЕНИЕ

**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 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 палеорекострукции, 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 эти 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 были 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. производился 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.

**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 метода спорово-пыльцевого анализа. Автор

благодарит участников Совместной Российско-эфиопской биологической экспедиции за содействие в организации, подготовке и помощи при проведении полевых работ на территории Эфиопии, а в особенности Андрею Анатольевичу Даркову за его огромный вклад в обеспечение работоспособности экспедиции. Отдельное спасибо моим эфиопским партнерам по экспедиции – Solomon Yirga, Habte Debella Jebessa и Wondewossen Girmay Worku за совместное участие в работе экспедиции и помощь на всех ее этапах. 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 всех коллегам за участие в обсуждении результатов и помощь в оформлении работы. 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), Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и «Живая природа: современное состояние и проблемы».

## ГЛАВА 1. Физико-географическая характеристика района исследований

### 1.1. Общие сведения

Горы Бале находятся в южной части центральной Эфиопии, между  $6^{\circ}10'$  и  $7^{\circ}10'$  с.ш. и  $39^{\circ}00'$  и  $40^{\circ}00'$  в.д. (рисунок 1). Этот горный массив расположен на одном из наиболее обширных высокогорных плато в Африке – Эфиопском нагорье (Miehe, Miehe, 1994). Эфиопское нагорье разделено Рифтовой долиной на два обширных горных массива, один из которых располагается на северо-западе – Западное плато, а другой – на юго-востоке – Восточное плато. Последний включает три обширные высокогорные территории – Бале, Арси и Харерге, при этом массив Бале достигает наибольших высот Восточного плато (Uhlig, 1988). Высокогорье Бале представляет собой вулканическое плато, которое образовалось в результате геологических сдвигов Африканской и Аравийской тектонических плит в процессе формирования Восточно-Африканской Рифтовой долины (Miehe, Miehe, 1994). Плато состоит из миоценовых базальтов и трахитов, перекрытых мезозойскими морскими отложениями (Mohr, 1971; Umer *et al.*, 2007). К северу и северо-востоку от плато расположены глубокие долины, резко обрывающиеся в сторону северного макросклона гор Бале. В западной части лавовые потоки сформировали отвесный спуск в долину реки Вейб (3800 м над уровнем моря (н.у.м.)). Южная граница плато определяется крутым склоном Харенна. По всему плато расположены вулканические купола и пепловые конусы, возникшие в третичном и/или четвертичном периоде (Osmaston *et al.*, 2005).

Горный массив Бале охватывает  $2600 \text{ км}^2$ , начинаясь с высоты 2500 м н.у.м. и поднимаясь на горное плато до высот 3800-4000 м н.у.м., вершина которого – гора Тулу Димту – достигает 4377 м н.у.м. и является высочайшей точкой южной Эфиопии. Центральную часть гор Бале занимает высокогорное плато Санетти (Miehe, Miehe, 1994).

**Геология.** В течение продолжительного времени – от докембрия (более 600 млн лет назад (л.н.)) до начала рифтогенеза в миоцене – основная часть Африканского континента была слабо подвержена геологическим процессам планетарного масштаба, например, таким, которые вызвали образование горных систем Альп и Гималаев (Gill, 1974). Подобная стабильность привела к ровному рельефу, который, в случае с Восточной Африкой, запечатлен в докембрийских кристаллических породах.



Рисунок 1. Карта Восточной Африки (звездочкой помечена территория гор Бале).

Поверхность континента, как полагают, была сформирована посредством кластерного образования больших депрессий, разделенных хребтами. Подобная структура по-прежнему заметна в некоторых тропических областях Африканского континента, например в бассейне озера Чад и бассейне Конго, которые были мало затронуты в процессе последующей деформации (Hamilton, 1982).

В середине третичного периода (примерно 25 млн л.н.) в центральных и восточных областях континента началось обширное поднятие (Gautier, 1967; Morgan, 1973). Остатки субмиоценовых эрозивных поверхностей показывают, что поднятие составляло около 700 м, а в случае с горным массивом Рувензори (5110 м н.у.м.) взброс блока докембрийских пород, расположенных в западной части Рифтовой долины, достигал, по меньшей мере, 3000 м. Поднятие сопровождалось другими видами геологических процессов (такими как рифтогенез, разломообразование и вулканизм), которые продолжаются и по сей день (Hamilton, 1982).

Рифтогенез, вероятно, знаменует начальные стадии фрагментации Африканского континента и, хотя темпы отделения по всем рифтовым долинам в настоящее время очень низки (по меркам срединно-океанических хребтов), можно предположить, что в отдаленном

будущем рифтовые долины станут достаточно широкими и глубокими для того, чтобы заполниться морской водой и образовать морские проливы (Baker, Wohlenberg, 1971; Hamilton, 1982). Рифтовая система простирается от озера Малави, через западный и восточный разломы Восточной Африки (Великая Рифтовая долина), дальше на север до Красного моря и долины реки Иордан на Ближнем Востоке. Тектоническая активность, связанная с рифтогенезом, включает в себя куполообразные «вспучивания» вдоль разломов, поднятие территорий вдоль границ рифтов и опускание дна рифтовых долин. Одним из последствий всей этой деятельности было нарушение системы водостока Восточной Африки. Считается, что до образования рифтовых долин водораздел проходил примерно на долготе границы Кении и Уганды, разделяя бассейны рек, текущих в западном направлении и впадающих в Атлантический океан и рек, текущих на восток и впадающих в Индийский океан. Тектоническое поднятие вдоль западного рифта спровоцировало изменение направления рек, имевших западный сток (таких как Кагера и Катонга), на противоположное, и создание бассейнов озер Виктория и Кьога. Направление стока воды из северо-западной части Восточной Африки изменилось на северное, и в конечном итоге они были включены в бассейн Нила (Hamilton, 1982).

Вулканизм был характерной особенностью конца третичного и четвертичного периодов в Восточной Африке, а несколько вулканов остаются активными и на сегодняшний день (Baker, Wohlenberg, 1971). Самые древние вулканы имеют миоценовый возраст и располагаются в стороне от главных рифтовых долин, недалеко от границы Кении и Уганды (горы Морото, Напак, Кадам и Элгон). Поздняя вулканическая деятельность была наиболее активной в районах восточных и эфиопских рифтовых долин, поэтому большая часть нагорья Кении и Эфиопии состоит из вулканических пород (Hamilton, 1982).

**Климат.** Климат Восточной Африки в целом характеризуется как сильной изменчивостью во времени, так и резкими региональными различиями (Nicholson, 1996). В глобальном масштабе климат этих территорий находится под влиянием шести взаимодействующих между собой климатических явлений: Внутритропической зоны конвергенции (Intertropical Convergence Zone (ITCZ)), Муссонного фронта впадины Конго (Congo Air Boundary (CAB)), Тихоокеанской южной осцилляции (El Niño-Southern Oscillation (ENSO)), Индоокеанского диполя (Indian Ocean Dipole (IOD)), а также юго-восточного и северо-восточного муссонов. Межгодовая и внутрисезонная изменчивость в количестве осадков регулируется сложными взаимодействиями между этими крупномасштабными процессами атмосферной циркуляции, а также находится под

влиянием изменения температуры морской поверхности в Индийском океане (sea surface temperature (SST)) и сложного рельефа этих территорий (Nicholson, 1996; Gelorini, Verschuren, 2013). Так как Внутритропическая зона конвергенции и Муссонного фронта впадины Конго дважды в год мигрируют через экватор (с юга на север и обратно), осадки на большей части территории Восточной Африки имеют бимодальное распределение – здесь наблюдается два сезона дождей – в марте-мае и сентябре-октябре. Оба этих сезона дождей в основном обусловлены системой муссонных ветров, дующих с Индийского океана (юго-восточный и северо-восточный муссоны). Хотя оба этих муссона являются термически стабильными и относительно сухими, их взаимодействие с влажным и нестабильным муссонным фронтом и топографией местности вызывает наибольшее количество осадков в течение переходного сезона (Nicholson, 1996). На межгодовую изменчивость в количестве осадков влияют фазы Тихоокеанской южной осцилляции и связанные с ней изменения температуры океанической поверхности в западной части Индийского океана (Nicholson, 1996; Gelorini, Verschuren, 2013).

Климат непосредственно Эфиопского нагорья в большей степени подвержен влиянию внутритропической зоны конвергенции и ее сезонному перемещению в меридиональном направлении. Летом внутритропическая зона конвергенции занимает более северную позицию, зимой смещается к югу. Влажный юго-западный муссон, располагающийся южнее внутритропической зоны конвергенции, дует на всей территории Эфиопии в течение летних месяцев и служит источником летних дождей, в то время как северо-восточный континентальный пассат пустынного происхождения определяет сухой сезон в течение зимы. Однако горные районы и высокогорные плато Эфиопии, достигающие высот более 4000 м н.у.м., являются одной из наиболее мощных действующих сил, влияющих на распределение осадков в масштабах конкретного региона. Высотная поясность определяет температурный режим горных территорий: в среднем температура падает на 0,5 градуса на каждые 100 м набора высоты. Тем самым топография и температура определяют климат Эфиопии, они являются источником разных климатических типов, которые чаще всего бывают разделены ярко выраженными переходными зонами (Liljequist, 1986). Так, горные склоны, расположенные с наветренной стороны, на пути крупных потоков воздушных масс, и характеризующиеся восходящими потоками воздуха, получают обильное количество осадков. В то же время склоны, расположенные с подветренной стороны и характеризующиеся нисходящими воздушными потоками, находятся в «дождевой тени» и получают меньшее количество осадков. Эти орографические эффекты усиливаются долинными и горными бризами, возникающими в результате нагревания поверхности Земли и воздуха в дневное время и остывания их в

ночное время (Liljequist, 1986).

Внутритропическая зона конвергенции является характерной особенностью атмосферной циркуляции в тропических областях. Воздушные массы разного происхождения встречаются в зоне конвергенции, и в частности над океаном дожди выпадают из кучевых облаков. На Африканском континенте к северу от экватора зона конвергенции имеет несколько другую структуру, чем над океанической поверхностью. К северу от Северо-Африканской зоны конвергенции воздух сухой и горячий, так как имеет пустынное происхождение. Южные (относительно зоны конвергенции) воздушные массы имеют океаническое происхождение, и поэтому влажные и прохладные. На севере от зоны конвергенции дует континентальный сухой северо-восточный пассат, на юге – влажный юго-западный муссон. Зона конвергенции имеет структуру фронта с относительно холодными воздушными массами юго-западного муссона, вклинивающимися в область сухого пустынного воздуха. Башенные кучевые и кучево-дождевые облака являются характерным типом облаков для юго-западного муссона, за исключением районов, близких к внутритропической зоне конвергенции. Здесь горячий сухой воздух и граница фронта препятствуют росту облаков в вертикальном направлении – или перемещение по вертикали прекращается на границе фронта, или же, в случае если облака прорывают границу фронта по вертикали, дождевые капли выпариваются горячим воздухом наверху. Поэтому дожди вблизи внутритропической зоны конвергенции отсутствуют. Осадки выпадают к югу от зоны конвергенции, на расстоянии 200–400 километров, так как граница фронта находится выше, и облака могут беспрепятственно расти в высоту (Liljequist, 1986).

Благодаря заметному изменению рельефа в южной части Эфиопского нагорья, климатические условия в горах Бале значительно изменяются с высотой. Выраженный градиент осадков, температуры и влажности лежит между высокогорными областями на севере и низменностью на юге, а также между Рифтовой долиной и прилежащим плато.

В высокогорьях годовые изменения в количестве выпадающих осадков достаточно единообразны. Непосредственно в горах Бале наблюдается три сезона. Сухой сезон приходится на зиму (с декабря по февраль). С продвижением Внутритропической зоны конвергенции на север, а также благодаря восходящим потокам влажного воздуха с Индийского океана, в марте и апреле в южных и центральных областях Эфиопии начинается сезон «коротких дождей». На май и июнь приходится перерыв между сезонами дождей на относительно сухой период. Переходный период между этими двумя сезонами дождей хорошо заметен на некоторых метеостанциях, на других же они сливаются в один

продолжительный сезон дождей. Дожди, ассоциированные с влиянием северо-восточного муссона в августе-октябре, здесь ярко выражены – это сезон «длинных дождей» (Liljequist, 1986; Mische, Mische, 1994).

Температура воздуха в горах Бале сильно изменяется в течение суток, благодаря большим высотам, в то время как сезонные изменения температур не так заметны. Среднегодовая температура в Диншо (3170 м н.у.м.) составляет 11,8°C, а средняя минимальная температура самого холодного месяца января – 0,6°C. Заморозки обычны на высотах более 4000 м н.у.м. (Messerli, Winiger, 1992; Mische, Mische, 1994). В сухой сезон суточный перепад температур на плато Санетти достигает 40°C (от -15° до +26°C) (Hillman, 1988).

Климат южных склонов гор Бале (в особенности Харенна) характеризуется как влажный субтропический, они более влажные, чем северные (Woldu *et al.*, 1989; Mohammed, Bonnefille, 1998; Bussmann, 2006). На северных склонах наблюдается ярко выраженная сезонность выпадения осадков. Большая часть осадков выпадает здесь между июлем и сентябрем (в сезон «длинных дождей»). Годовое количество осадков растет с высотой от 925 мм/год в Гоба (2720 м н.у.м.) до 1086 мм/год в Чорчора (3500 м н.у.м.) и 1061 мм/год в Короми (3850 м н.у.м.), однако становится заметно меньше на больших высотах (852 мм/год в Конте, 4050 м н.у.м.). Центральную часть массива Бале занимает плато Санетти со средней высотой 4000 м н.у.м. На нем ежегодно выпадает около 1000 мм осадков (Mische, Mische, 1994). У подножия южных склонов Бале выпадает около 390 мм осадков в год (Доло Мена, 1400 м н.у.м.), а южный склон Харенна получает около 850 мм осадков на высоте 3000 м н.у.м. (Рира), однако здесь выпадение осадков в течение года происходит относительно равномерно и на средних высотах массива Харенна составляет около 1500 мм/год (Woldu *et al.*, 1989; Mische, Mische, 1994).

**Водные ресурсы.** Горы Бале являются водосборным бассейном пяти крупных рек (Ваби Шебелле, Вейб, Думал, Велмель и Ганале). Истоки этих рек – множество мелких ручьев, стекающих с высокогорья и объединяющихся в более крупные потоки. Южные склоны гор Бале (Харенна) и их подножия являются крупным водосборным бассейном реки Велмель (Uhlig, Uhlig, 1991). Эти реки в конечном итоге несут свои воды на юго-восток от массива Бале через некоторые регионы Эфиопии (Харерге, Сидамо) и южную треть территории Сомали в Индийский океан (Hillman, 1988).

**Почвы.** Так как верхние геологические слои гор Бале имеют полностью вулканическое происхождение, почвы, сформированные базальтовыми и трахитовыми материнскими породами, представляют собой довольно плодородные илистые суглинки от

красно-коричневого до черного цвета (Weinert, Mazurek, 1984; Mieke, Mieke, 1994; Johansson, 2013). Несмотря на то, что растительность гор Бале изменяется от горных лесов до афро-альпийских пустошей, почвы на всех высотах достаточно однородны – в глинистой фракции илистых суглинков (составляющей примерно 10–15%) иллиты и хлориты являются доминирующими минеральными соединениями (Weinert, Mazurek, 1984; Mieke, Mieke, 1994). С набором высоты плодородность почв увеличивается, эти почвы богаче органическим веществом и имеют отчетливый гумусовый слой (Yimer *et al.*, 2006).

**Растительность.** Растительные ассоциации и их границы тесно связаны с годовыми и сезонными колебаниями температуры, количества осадков и суммарного испарения. Различия в количестве осадков и температурном режиме создают отчетливую высотную поясность гор Бале с хорошо выраженными растительными зонами. Высотная поясность гор Бале, описанная многими авторами (Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Mieke, Mieke, 1994; Bussmann, 2006 и др.), сходна со всеми остальными горами Восточной Африки (Hedberg, 1955; Messerli, Winiger, 1992).

Сельскохозяйственная деятельность наиболее интенсивна на сухих северных склонах, поэтому на них сохранились только остатки естественной растительности. Здесь представлены сухие недифференцированные хвойные горные леса. Сухие можжевеловые (*Juniperus procera*) и подокарповые леса (*Podocarpus gracilior*) в ассоциации с *Olea europaea* и *Olea capensis*, с изредка встречающейся *Euphorbia candelabrum* (поднимающейся до 2850 м н.у.м.), а также травянистыми суккулентами, например, *Kalanchoe deficiens*, здесь представлены до высоты 3000 м н.у.м. (рисунок 2). Сопровождающие древесные виды в этих сухих горных лесах – *Buddleja polystachya*, *Myrsine melanophloeos*, *Schefflera volkensii* и изредка встречающиеся *Erythrina brucei* и *Maytenus ovatus*. В подлеске нижнего лесного пояса наиболее обильны *Rosa abyssinica*, *Rubus steudneri*, *Euphorbia depauperata*. Травяной покров в этом типе леса представлен большим количеством видов, наиболее заметны виды рода *Kniphofia*, а также *Leonotis velutina* и *Lobelia giberroa* (Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Mieke, Mieke, 1994). *Olea* с набором высоты становится все более редкой, высотный предел ее распространения находится на высоте около 3000 м н.у.м. Выше 3000 м н.у.м. *Podocarpus* встречается все реже, в то время как здесь появляется *Hagenia abyssinica*, что приводит к формированию можжевелово-хагениевых фитоценозов (рисунок 2). Однако эти два кодоминантных вида, формирующие данные фитоценозы, различаются по своим требованиям к влажности почвы, и особенности их локального распределения зависят от орографии местности:

*Hagenia* произрастает в долинах и понижениях рельефа, а *Juniperus* – на сухих местообитаниях. Высотный предел распространения можжевельника находится на высоте около 3200 м н.у.м., где начинают преобладать тенистые леса с *Hagenia abyssinica* и *Hypericum revolutum* (рисунок 2). Сопровождающие виды на этих высотах – *Myrsine melanophloeos* и *Schefflera volkensii* (Uhlig, 1988; Mieke, Mieke, 1994; Mohammed, Bonnefille, 1998). *Schefflera* достигает своего высотного предела на отметке 3300 м н.у.м. Здесь же сильно сокращается обилие *Myrsine melanophloeos*. Несмотря на то, что *Hagenia abyssinica* присутствует до самой верхней границы распространения лесной растительности, на высотах более 3200 м н.у.м. она встречается реже. На этих высотах *Hypericum revolutum* занимает 80–90% территории, в верхнем ярусе его сопровождают единичные экземпляры *Hagenia* и *Myrsine*. В нижних ярусах здесь присутствуют *Euphorbia depauperata*, *Echinops steudneri* и *Kniphofia* sp. Высотный предел распространения зверобойных лесов находится около 3500 м н.у.м. (Uhlig, Uhlig, 1991).

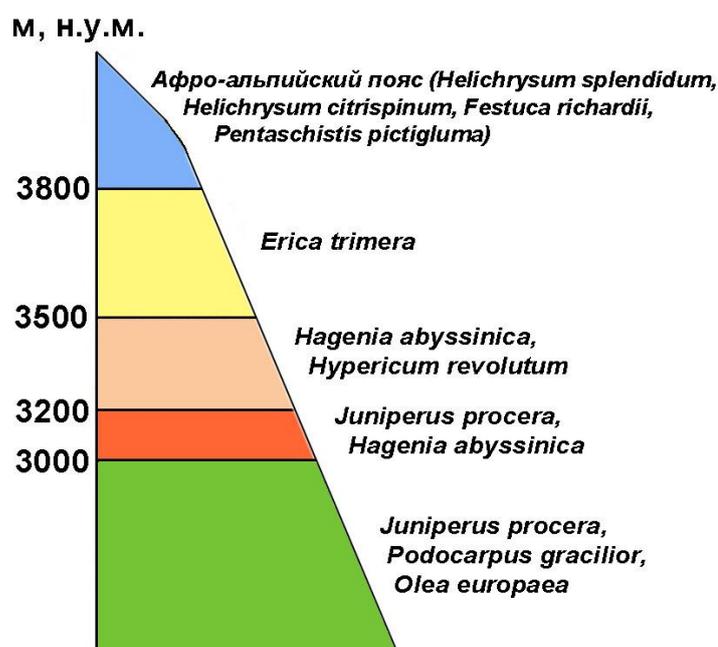


Рисунок 2. Высотная поясность растительности северного макросклона гор Бале.

Южный макросклон гор Бале покрыт обширным лесным массивом, носящим название Харенна. В отличие от сухих северных склонов, на южных склонах осадки выпадают практически в течение всего года (Umer *et al.*, 2007), поэтому здесь представлены смешанные широколиственные горные леса без можжевельника (Uhlig, 1988; Friis, 1992; Mieke, Mieke, 1994; Mohammed, Bonnefille, 1998). Предгорья южных склонов (до 1600 м н.у.м.) покрыты смешанными лесами с доминантом *Podocarpus*

*gracilior*, ассоциированным с *Warburgia ugandensis*, *Olea capensis*, *Polyscias ferruginea* в сопровождении *Celtis africana*, *Cordia africana*, *Croton macrostachys*, *Diospyros abyssinica*, *Mimusops kummel*, *Syzygium guineense* (Uhlig, Uhlig, 1991) (рисунок 3). Южные склоны на высотах 1600–1900 м н.у.м. покрыты густыми вечнозелеными лесами с *Podocarpus gracilior*, *Syzygium guineense*, *Pouteria adolfi-friederici* и *Celtis africana*, а также *Celtis gomphophylla*, который, в отличие от вышеперечисленных видов, формирует разомкнутую крону. Подлесок в этих лесах сформирован густыми зарослями дикого кофе (*Coffea arabica*) (Bussmann, 2006) (рисунок 3). Выше 1600 м н.у.м. частота встречаемости *Podocarpus gracilior* падает, а на высоте 1900 м н.у.м. он достигает своего предела распространения. Это определяет переход к другому типу леса, в котором присутствуют все описанные выше древесные виды, но в других соотношениях. Этот тип леса определяется как смешанный широколиственный (Uhlig, Uhlig, 1991).

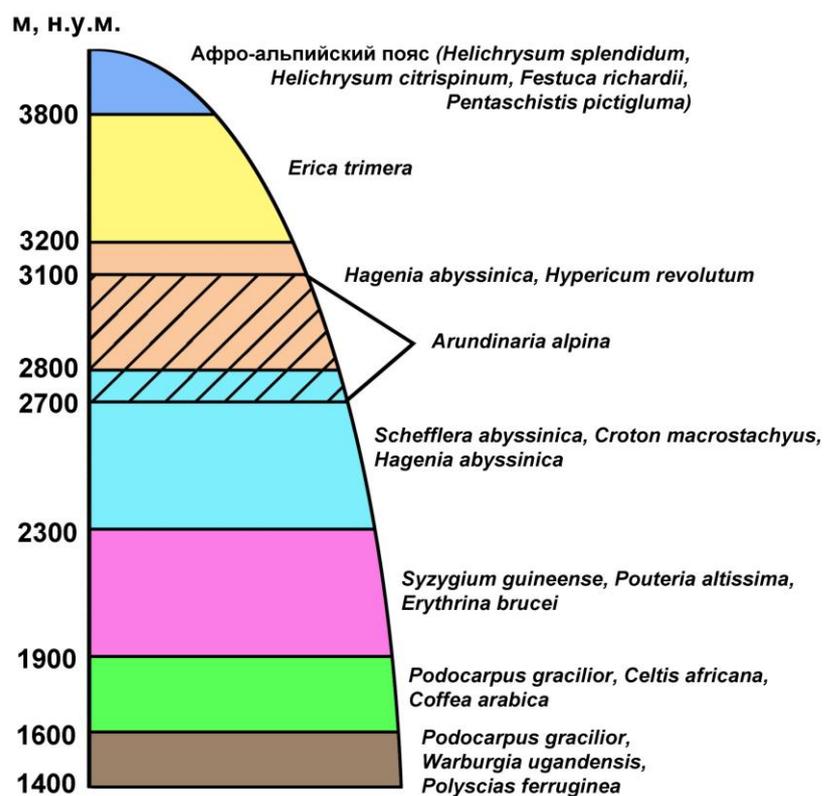


Рисунок 3. Высотная поясность растительности южного макросклона гор Бале.

С высоты 2000 м н.у.м. присутствие *Syzygium guineense* в растительном покрове становится все более заметным. Здесь также присутствуют *Pouteria altissima*, *Brucea antidysenterica*, *Croton macrostachys*, *Erythrina brucei*, *Ocotea kenyensis*, *Schefflera abyssinica*. Это более влажный тип леса, первый ярус древесной растительности которого

достигает 25-30 м, а отдельные экземпляры *Pouteria* достигают 38 м (Uhlig, Uhlig, 1991) (рисунок 3). Выше 2300 м н.у.м. *Cassipourea malosana*, *Schefflera abyssinica* и *Croton macrostachyus* формируют вечнозеленый горный лес, здесь же появляется *Hagenia abyssinica*, обилие которой в растительном покрове возрастает с набором высоты (рисунок 3). Этот тип леса постепенно переходит в затененные лесные сообщества с доминированием на высотах около 2800 м н.у.м. *Hagenia abyssinica* и *Hypericum revolutum* (встречается с высоты 2600 м н.у.м.). Здесь присутствует *Myrsine melanophloeos* в сопровождении *Schefflera volkensii* и бамбука (*Arundinaria alpina*). Заросли бамбука встречаются на высотах от 2700 до 3100 м н.у.м., в наиболее влажных местообитаниях под пологом леса из *Hagenia abyssinica* (рисунок 3). На сухих северных склонах бамбук полностью отсутствует (Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Bussmann, 2006).

Типичная для гор Восточной Африки эрикоидная растительность с доминантом *Erica trimera* начинается с высоты около 3200 м н.у.м. (Mohammed, Bonnefille, 1998; Bussmann, 2006) (рисунки 2 и 3). *Erica trimera* произрастает в лесах на южных склонах с высоты около 3000 м н.у.м., а вересковый пояс растительности формируется на высоте около 3200 м н.у.м. (Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Miede, Miede, 1994; Bussmann, 2006; Umer *et al.*, 2007). В горах Бале жизненная форма эрики с подъемом высоты от 3100 до 4200 м н.у.м. постепенно меняется от одноствольных деревьев до 15 м высотой к многоствольным кустарникам. Со сменой жизненной формы эрики меняется и состав древесной растительности в целом. Здесь происходит постепенный переход от 8-метровых хагениево-зверобойных лесов с доминированием эрики к однообразным 1–3-метровым кустарниковым эрикоидным зарослям. Эта смена растительности в целом рассматривается как маркирующая верхнюю границу леса на пределе распространения лесного пояса. Кустарниковые заросли *Erica* более или менее открытые, состоят из разных стадий регенерации после пожаров, однако распространены до высоты около 3800 м н.у.м., где внешние склоны сглаживаются в сторону центральной части плато Санетти. Непосредственно на плато Санетти на высотах более 3800 м н.у.м. эрикоидная растительность становится лоскутной (Miede, Miede, 1994). Как и в других местах в Эфиопии и по всей Восточной Африке, растительность эрикоидного пояса сильно видоизменена под влиянием человека. Стволы в основании часто формируют древесные клубни (лигнотуберы). Они считаются следствием повторяющихся ожоговых повреждений во время пожаров. Пожары видоизменяют структуру существующей эрикоидной растительности и, что более важно, вызывают широкомасштабное замещение эрикоидной растительности на травянистые сообщества с преобладанием кустарниковых форм некоторых видов бессмертников (*Helichrysum* sp.). Именно с пожарами связывают

снижение современной границы леса на несколько сотен метров (Wesche *et al.*, 2000).

В целом высотный предел распространения древесной растительности в горах Бале находится на высоте от 3200 до 3500 м н.у.м. Конкретная локализация верхней границы леса зависит от климатических, орографических и эдафических условий. Основные древесные виды, достигающие верхней границы леса в горах Бале – *Hypericum revolutum*, *Hagenia abyssinica*, *Juniperus procera*, *Myrsine melanophloeos* и *Erica trimera*. Так, например, *Hagenia abyssinica* на южном макросклоне гор Бале присутствует в больших количествах с высоты 2300 м н.у.м., в то время как на северном склоне – с высоты около 3000 м н.у.м., в основном во влажных местообитаниях. *Hypericum revolutum* на низких высотах является сопровождающим видом в смешанных лесах, а с набором высоты он становится доминантным, так как низкие ночные температуры не позволяют другим лесным видам произрастать так высоко. В свою очередь нижняя граница афро-альпийской растительности зависит от верхней границы лесной и кустарниковой растительности, так как типичные для афро-альпийской растительности светолюбивые виды трав и кустарничков легко могут быть затенены и вытеснены более высокой древесной растительностью (Uhlig, 1988).

Вересковые пустоши сменяются афро-альпийской растительностью, которая покрывает склоны до самых высоких точек горного массива. Большинство видов трав и кустарничков афро-альпийского пояса сходно во всех горных системах Восточной Африки (Bussmann, 2006). Переходная зона между эрикоидным и афро-альпийским поясами в горах Бале находится на высоте около 3800–4000 м н.у.м. (рисунки 2 и 3). На гладких, относительно защищенных от ветра склонах вересковая растительность постепенно распадается на отдельные кустарники сферической формы, имеющие около одного метра в высоту. Эти единичные экземпляры предпочитают расти в более или менее закрытых кустарниковых зарослях из *Helichrysum splendidum* и *Alchemilla haumannii*. Выше этой переходной зоны афро-альпийская растительность становится более открытой и богатой травянистыми формами; *Alchemilla* исчезает, а *Erica* уходит в экстразональные местообитания между камнями. На сухих, наветренных склонах или там, где микрорельеф более резкий, полосы и пятна эрики поднимаются выше и глубже заходят в афро-альпийский пояс растительности, пользуясь микроклиматически благоприятными нишами (лощины, овраги) (Miehe, Miehe, 1994).

Доминирующей растительной формацией в афро-альпийском поясе в горах Бале являются кустарничковые заросли бессмертника. На низких высотах, и особенно в более влажных сообществах, доминирует *Helichrysum splendidum*, который формирует довольно

густые кустарничковые заросли, в которых травы занимают подчиненное положение. Эндемик Эфиопии лобелия гигантская (*Lobelia rhynchopetalum*) здесь является классическим, часто встречающимся видом. Однако на большей части территорий высокогорного плато кустарнички редко покрывают более 50% поверхности земли, оставляя много открытого пространства для травянистого покрова. Этот компонент включает большинство видов, характерных для афро-альпийской растительности. Плотнoderновинные злаки – *Festuca richardii*, *Pentaschistis pictigluma*, *Agrostis quinqueseta* – ко-доминируют с кустарничковой растительностью бессмертников (Miehe, Miehe, 1994) (рисунок 2). Также здесь представлены розеточные формы сложноцветных и некоторых других видов. Для локальных понижений рельефа, вокруг небольших озер ледникового происхождения типичными представителями являются кочкообразующие осоки разных видов (*Carex* sp.).

Хотя верхний предел распространения афро-альпийской растительности в горах Бале не достигается, растительность на вершинах (на высотах 4200–4370 м н.у.м.) отличается от кустарничковых сообществ, описанных выше. В то время как в последнем случае растительный покров является более или менее сомкнутым (если учитывать моховой покров), процент открытой поверхности резко возрастает над верхней границей встречаемости отдельных экземпляров эрики (Miehe, Miehe, 1994).

## **1.2. История заселения гор Бале человеком и практика природопользования в регионе**

Для понимания особенностей взаимодействия человека со средой (и с растительностью как частью среды) в прошлом, необходимо принимать во внимание историю заселения изучаемой территории. На основании прямых и косвенных данных гуманитарных наук можно судить об истории освоения территории человеком, изменении условий существования живых организмов и делать выводы относительно истории формирования современного растительного покрова изучаемой территории.

Археологические исследования на территории гор Бале проводились на небольших высотах, и их результаты охватывают эпоху раннего палеолита. Так, первые признаки присутствия человека на территории гор Бале были найдены в долине Гадеб в верхнем течении реки Ваби Шебеле (2340 м н.у.м.) – первые каменные орудия датируются возрастом около 1,5 млн лет (Clark, Williams, 1978). Здесь последовательно

зарегистрированы развитые олдувайская и ашельская культуры. Вероятно, это самые высокогорные местонахождения этих культур для конца раннего – среднего плейстоцена на всем Африканском континенте.

Исторические данные о горах Бале и прилежащих территориях практически отсутствуют. Примерно с XX по V в. до н.э. длился полуторатысячелетний пунтийский период эфиопской истории. Эфиопское нагорье было в самом центре расселения кушитских племен Оромо (Галла), территория которых на севере достигала Египта, а на юге – Танзании. Главным занятием этих племен было скотоводство, но знали они и земледелие, местами, возможно, с террасированием горных склонов и искусственным орошением полей (Бартницкий, Мантель-Нечко, 1976). Более точные данные относительно изучаемой территории отсутствуют.

Современное население региона Бале в основном состоит из восточно-кушитских представителей племен Оромо, ранее бывших анимистичными скотоводами, которые были исламизированы в течение нескольких веков, начиная с XIII века н.э. (Бартницкий, Мантель-Нечко, 1976; Mische, Mische, 1994). В настоящее время в горах Бале отмечается самая высокая плотность населения за всю историю. Проблема увеличения плотности населения в этом регионе была отмечена еще в 1980-х годах (Hillman, 1988). Так, в период с 1994 по 2005 годы население выросло с 1,22 до 1,73 млн человек. Непосредственно в высокогорье плотность населения составляет около 27 чел./км<sup>2</sup>, в то время как в предгорьях оно достигает 77 чел./км<sup>2</sup> (Kidane *et al.*, 2012). Исторические свидетельства говорят о том, что высокогорье прежде не было населено постоянными племенами. Население составляли племена, кочевавшие через горы со скотом, либо приводившие скот на высокогорные минеральные источники. Считается, что основными причинами, по которым кочующие скотоводы приходили в высокогорья, были: 1) наличие травянистой растительности в высокогорьях в сухой сезон; 2) минеральные источники в эрикоидном поясе, дававшие скоту незаменимые минеральные вещества и микроэлементы; 3) простота охоты на антилоп и другую добычу в условиях афро-альпийского пояса растительности (Mische, Mische, 1994; Stephens *et al.*, 2001).

Несмотря на то, что в настоящее время обширные пространства горного массива Бале находятся на территории национального парка, экосистемы гор Бале до сих пор подвержены сильному антропогенному влиянию. В настоящее время экономика высокогорных территорий Эфиопии базируется на животноводстве. Выпас скота ведется во всех поясах растительности. Крупный рогатый скот является здесь наиболее важным представителем домашнего скота, используемым в основном в качестве тягловой силы

и для получения молока, но также и для получения мяса. Местные жители выжигают заросли *Erica trimera* с целью очистки территорий от кустарниковой растительности под пастбища с периодичностью менее чем в 10 лет, уничтожая при этом естественные укрытия хищников (например, гиен), что способствует безопасному выпасу скота (Hillman, 1988; Teketay, 1992; Miede, Miede, 1994; Wesche *et al.*, 2000; Gustafsson, 2009). Очевидно, что пожары видоизменяют структуру существующей эрикоидной растительности, но, что более важно, вызывают широкомасштабное замещение сообществ с доминирующей эрикой на афро-альпийские травянистые сообщества с кустарничками *Helichrysum* sp., которые имеют подушковидную жизненную форму (Wesche *et al.*, 2000). Несмотря на создание национального парка, выжигание больших площадей эрикоидной растительности продолжается. Однако существует мнение, что если полностью запретить выпас скота на территории национального парка, в отсутствие давления быстро разрастающаяся эрикоидная растительность может приобрести гомогенную структуру, и одновременно с этим резко упадет биоразнообразие, которое парк призван охранять (Wesche *et al.*, 2000).

Считается (Miede, Miede, 1994; Bale Mountains National Park, 2014), что местное население начало активное использование этих территорий в качестве сельскохозяйственных угодий примерно 2000 л.н. В первую очередь использование природных ресурсов было связано с заготовкой леса для изготовления строительных материалов и получения дров. В связи с этим было постепенно сведено огромное количество высокогорных лесов. В настоящее время заготовка леса наиболее интенсивна в южной части горного массива, в части леса Харенна, которая находится за пределами национального парка, однако вырубки и следы лесозаготовок встречаются и в границах природного резервата. Поэтому массовые вырубки древесных пород и по сей день наносят значительный урон природным ассоциациям гор Бале. Это один из главных факторов потери биоразнообразия на изучаемой территории. Практически полностью сведены леса из *Hypericum* и *Hagenia*. Эрикоидные леса сократились с 15,0% до 12,37%, а кустарниковые эрикоидные сообщества сократились с 6,86% до 5,55% (Kidane *et al.*, 2012). В настоящее время вырубки на территории гор Бале активно засаживаются интродуцированными эвкалиптами, соснами и кипарисами, однако эти посадки очень бедны в видовом отношении и не способны восполнить потерю видов естественных лесов.

Выращивание ячменя и пчеловодство являются наиболее распространенными видами сельскохозяйственной деятельности на территории лесного массива Харенна (Woldu *et al.*, 1989). Сейчас большие площади также используются под посевы пшеницы

и других сельскохозяйственных культур. Как показало изучение многолетних спутниковых съемок, с 1973 года площадь сельскохозяйственных угодий увеличились с 1,71% до 9,34% (Kidane *et al.*, 2012). Также в лесном массиве Харенна местное население активно занимается сбором дикого кофе (*Coffea arabica*), что наносит заметный урон природной среде национального парка и прилегающих территорий. Как показали исследования, проведенные в «кофейных» лесах, непрерывное активное использование зарослей дикого кофе в качестве поставщика сырья в промышленных масштабах подавляет регенерацию древесных пород в этом типе леса, из-за чего уменьшается плотность древостоя и, в конечном итоге, приводит к выпадению некоторых видов из состава лесной растительности (Senbeta, Denich, 2006). Это не только уменьшает биоразнообразие этих уникальных территорий, но и приводит к уменьшению продуктивности кофейных деревьев. Поэтому стратегии использования лесов с дикими популяциями кофе в качестве источника кофейной продукции должны сосредоточиться на балансе между разнообразием растений и объемах производства кофе.

Растущее влияние человека, включая заселение территории и выпас скота, имеет серьезное воздействие на дикую природу национального парка гор Бале, особенно его эндемичных обитателей – горную ньялу (*Tragelaphus buxtoni*) и эфиопского (сименского) волка (*Canis simensis*) (Hillman, 1988; Stephens *et al.*, 2001). Лесные территории быстро деградируют, леса интенсивно вырубаются на строительные материалы и быстро сокращаются, высокогорные сообщества кустарников замещаются пастбищами. Большинство территорий, которые в естественных условиях должны были бы быть заняты лесами из голосеменных пород (*Podocarpus gracilior* и *Juniperus procera*), сегодня занимают пастбища и кустарниковые заросли из *Carissa edulis*, *Dodonaea viscosa*, *Euclea schimperi* и т.д. (Hamilton, 1982).

### **1.3. Динамика климата в регионе в позднем плейстоцене - голоцене (по литературным данным)**

Истории экосистем Восточной Африки в целом посвящено большое количество работ, проведенных в разных точках региона с применением широкого спектра методов для анализа огромного массива данных. Множество палеоэкологических исследований проведено в Рифтовой долине, где расположено большое число озер с хорошо сохранившимися донными отложениями, пригодными для целей реконструкции динамики

природной среды и экосистем в течение плейстоцена – голоцена (Gasse, Street, 1978; Lamb *et al.*, 2004; Garcin *et al.*, 2009 и др.). Также большое количество работ выполнено в горных системах Восточной Африки. Так, изучение кернов льдов с горы Килиманджаро выявило отчетливые изменения в составе льдов, свидетельствующие о смене климатических обстановок в течение голоцена (Thompson *et al.*, 2002). Несколько работ по изучению болотных и озерных отложений было выполнено на горе Кения, полученные данные охватывают период с конца плейстоцена до наших дней (Hamilton, 1982; Street-Perrott *et al.*, 2007; Rucina *et al.*, 2009). Однако для высокогорья Бале, являющегося наиболее обширным высокогорным массивом в Восточной Африке, количество проведенных палеоэкологических исследований мало. Здесь было проведено палеолимнологическое исследование нескольких небольших озер ледникового происхождения (Löffler, 1978), изучено отложение из озера Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007), а также исследовано несколько торфяных отложений (Hamilton, 1982; Bonnefille, Mohammed, 1994; Mohammed, Bonnefille, 1998). Наиболее полным является исследование озерного отложения Гарба Гурача, расположенного на высоте 3950 м.н.у.м. на границе эрикоидного и афро-альпийского поясов растительности (Umer *et al.*, 2007). В этом исследовании была изучена пыльцевая колонка, охватывающая период в 16700 лет. Для донных осадков оз. Гарба Гурача получено 11 радиоуглеродных датировок. Данные иллюстрируют изменения растительного покрова в ответ на изменения климата в течение позднего плейстоцена – голоцена. Исследование озерного отложения Гарба Гурача спорово-пыльцевым и радиоуглеродным методами показало, что высокогорная растительность Эфиопии была чувствительна к изменениям влажности, особенно в период конца плейстоцена – начала голоцена, а также к увеличению аридности климата в последние 4000-5000 лет. В течение 7000 лет, в период раннего и среднего голоцена, эрикоидный пояс поднимался до больших высот и покрывал практически все плато Санетти, в то время как афро-альпийская растительность сократилась до небольших участков на самых вершинах. Однако 4500 л.н. влажность климата сильно уменьшилась, что вызвало увеличение площади афро-альпийской зоны, понижение верхней границы эрикоидной растительности, а также развитие современных сухих африканских горных лесов из можжевельника и ногоплодника на северных склонах гор Бале. Повторяющиеся более теплые периоды между оледенениями и этапами похолоданий и иссушений стали причиной высокого эндемичного биоразнообразия высокогорья Бале (Umer *et al.*, 2007).

Множество работ указывает на то, что в течение четвертичного периода в период оледенений высочайшие горные системы Восточной Африки покрывались массивными ледниками (Osmaston, Harrison, 2005; Mark, Osmaston, 2008). Это справедливо и для гор

Бале, являющихся вторым по высоте горным массивом в Эфиопии. Данные по оледенению горного массива Бале значительно разнятся с данными по другим горным системам Восточной Африки. Однако существуют четкие свидетельства, говорящие о том, что оледенение имело место в горах Бале, и, возможно, не один раз. Большое количество работ демонстрирует четкие доказательства наличия ледяной шапки в центральной части высокогорного плато и долинных ледников, имевших место, по крайней мере, в течение последнего ледникового максимума (Löffler, 1978; Hamilton, 1982; Bonnefille, Hamilton, 1986; Bonnefille, Mohammed, 1994; Grab, 2002; Osmaston, Harrison, 2005; Mitchell *et al.*, 2006). Боковые моренные гряды можно встретить в большом количестве мест, однако, так как они расположены на открытых склонах и водоразделах, есть сомнения, сформировались ли они в тот же момент, что и расположенные рядом глубокие долины (Osmaston *et al.*, 2005).

Отступление ледников в конце последнего оледенения датировано в горах Восточной Африки около 14000 л.н. (Messerli, Winiger, 1992; Osmaston, Harrison, 2005; Osmaston *et al.*, 2005). Однако множество различных радиоуглеродных исследований, направленных на выяснение более точной даты отступления ледника, привели к разным результатам, зачастую противоречащим друг другу, поэтому однозначного ответа на этот вопрос до сих пор нет (Miehe, Miehe, 1994; Mohammed, Bonnefille, 1998; Umer *et al.*, 2007).

Согласно литературным данным, в целом для африканских высокогорий 20000–14000 л.н. был характерен сухой и холодный климат, свойственный для ледникового периода (Hamilton, 1982; Messerli, Winiger, 1992; Umer *et al.*, 2007). Заметное потепление и увлажнение произошло около 15000 л.н. Наступивший в этот момент плейстоценовый период носит название Африканского влажного (гумидного) периода (African Humid Period) (deMenocal *et al.*, 2000; Otto-Bliesner *et al.*, 2014).

Африканский влажный период был прерван засушливым и холодным событием около 12500 л.н. Это резкое ухудшение климатических условий соответствует периоду позднего дриаса умеренных широт Северного полушария (Vegetation history, 1988), 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). Это климатическое событие имело сильное влияние на экосистемы тропической Африки и поэтому ярко отразилось на палеоданных этого региона (Gillespie *et al.*, 1983; Gasse *et al.*, 1989; Johnson *et al.*, 2000; Foerster *et al.*, 2012 и др.). В некоторых озерных отложениях Восточной Африки влияние позднего дриаса не зарегистрировано (Junginger *et al.*, 2014).

В полной мере Африканский влажный период проявился с завершением позднего

дрияса и началом голоцена (11700-11200 л.н.). Множество работ, посвященных истории климата Африканского континента указывает на максимальное увлажнение около 10000 л.н. (Nicholson, Flohn, 1980; Mische, Mische, 1994; Junginger, 2011). Исследования, проведенные в Сахеле и Западной Сахаре, показали, что продолжение Африканского влажного периода имело место 10000–9000 л.н. и/или 9000–6000 л.н., соответственно (Hély *et al.*, 2009).

По другим данным, климатический оптимум на территории Восточной Африки датируется периодом 8300–6700 л.н. (Messerli, Winiger, 1992). В этот момент площадь пустыни Сахара сократилась в несколько раз по сравнению с современным состоянием, обширные пространства на ее территориях были покрыты степными и саванными растительными ассоциациями (Jolly *et al.*, 1998; Kuper, Kröpelin, 2006; deMenocal, Tierney, 2012).

В течение раннего и среднего голоцена Африканский влажный период несколько раз прерывался похолоданиями и засушливыми событиями. Так, колебания содержания калия, кальция и стронция в озерных осадках бассейна Чоу-Бахр (Эфиопия) указывают на серию кратковременных засушливых периодов 10800–10500 и 9800–9100 л.н., с последующим постепенным снижением влажности в период 8000–7500 л.н. и резким засушливым событием около 7000 л.н. (Foerster *et al.*, 2012). Большинство из этих событий были также зарегистрированы в других источниках палеоинформации на территории всей Восточной Африки, включая «пылевые» слои во льдах Килиманджаро (Thompson *et al.*, 2002), изменения уровней озер и их солености, а также изменения состава диатомовых водорослей (Telford, Lamb, 1999; Gasse, 2000; Chalié, Gasse, 2002).

Африканский влажный период закончился около 5000 л.н. (Adkins *et al.*, 2006; Berke *et al.*, 2012; Foerster *et al.*, 2012). В промежутке 6000–5000 л.н. наблюдался крупный влажный период, после чего на всей территории Африки началась аридизация климата, которая привела к образованию огромного пустынного массива Сахары, пересыханию множества озер и падению уровня рек в тропической части континента (Kuper, Kröpelin, 2006). По другим данным окончание Африканского влажного периода носило постепенный характер и имело место в течение продолжительного временного периода. Так, в озерном бассейне Чоу-Бахр (Эфиопия) первые признаки начинающейся аридизации обнаруживаются около 6000 л.н., а ее максимум был достигнут 5000 л.н. (Foerster *et al.*, 2012). Данные по динамике береговых линий долины Сугута (Кения) указывают на окончание гумидного периода и начала постепенной аридизации около 6800 л.н. (Junginger, 2011). Исследование осадочных кернов оз. Йоа на северо-востоке Чада (зона

Сахеля) демонстрирует постепенную аридизацию в период 5000–3000 л.н. (Kröpelin *et al.*, 2008). В горах Бале тренд аридизации климата регистрируется с 4500 л.н., однако первые признаки отмечаются около 6500 л.н. (Umer *et al.*, 2007). Можно сказать, что, хотя большинство полученных палеоклиматических сводок регистрируют Африканский влажный период, начало и окончание его может быть не синхронным, и, вероятно, в разных регионах эти события происходили не одновременно (deMenocal, Tierney, 2012).

Тренд аридизации был прерван около 3000 л.н., и в период 3000–1500 л.н. имел место слабо выраженный период увлажнения климата, однако это было лишь небольшое отклонение от постоянного тренда увеличения засушливости климата (Messerli, Winiger, 1992; Mohammed, Bonnefille, 1998; Foerster *et al.*, 2012).

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

Для реконструкции истории экосистем используется целый ряд методов, однако основным способом реконструкции растительных сообществ прошлого является спорово-пыльцевой анализ. Спорово-пыльцевой анализ впервые был применен Л. Фон Постом в 1916 году с целью реконструкции позднечетвертичных изменений растительного покрова по озерным и болотным отложениям Швеции (Faegri, Iversen, 1975). В России метод спорово-пыльцевого анализа первыми разрабатывали В.Н. Сукачев и В.С. Доктуровский, применявшие спорово-пыльцевой анализ для изучения торфяных отложений (Доктуровский, 1923; Сукачев, 1938).

Использование спорово-пыльцевого метода для палеоэкологических целей возможно благодаря хорошей сохранности пыльцевых зерен и спор. Хорошей сохранности способствует один из слоев оболочки спор и пыльцы высших растений – экзина. Она состоит из биополимера спорополленина, являющегося одним из самых стойких в органическом мире (Brooks, Shaw, 1978). Благодаря ему пыльца и споры хорошо сохраняются в отложениях различного типа (Гричук, Заклинская, 1948; Сладков, 1967, Faegri, Iversen, 1975). Хорошая сохранность микрофоссилий позволяет определять пыльцевые типы до самых низких таксономических рангов. Этим обуславливается возможность использования пыльцевого метода для реконструкций истории экосистем.

С помощью спорово-пыльцевого анализа можно подойти к решению широкого спектра проблем четвертичной истории. Среди них: определение стратиграфического положения пыльценосных отложений и корреляция разрезов, реконструкция растительных сообществ, реконструкция палеоклиматических и палеогеографических условий и другие. Спорово-пыльцевой анализ успешно применяется для восстановления истории растительного покрова. В основе метода лежит то обстоятельство, что состав спорово-пыльцевых спектров более или менее адекватно отражает характер растительности, продуцировавшей эти спектры (Гричук, Заклинская, 1948; Сладков, 1967; Faegri, Iversen, 1975; Moore *et al.*, 1991). Взаимосвязь различных экологических факторов (физико-географических, геолого-геохимических, гидрологических, орографических) в пределах палеоландшафта проявляется опосредованно в таксономическом составе спектра и количественном содержании пыльцы конкретных видов. Изменение этих характеристик связано с теми или иными перестройками в экосистемах (Макарова, 2001). Именно поэтому по результатам спорово-пыльцевого анализа можно судить о климатических условиях прошлого (Гитерман, 1979).

Применение спорово-пыльцевого метода предполагает многочисленные допущения, связанные с особенностями формирования пыльцевых спектров, обработкой образцов различными способами и точностью определения пыльцы, однако из всех палеоботанических методов он наиболее информативен и остается одним из основных в палеоэкологии (Носова, 2008). Основные недостатки спорово-пыльцевого анализа заключаются в низком геоботаническом уровне выделения эталонных пыльцевых спектров современной растительности и ограниченных возможностях таксономической диагностики пыльцы травянистых растений, определяемых в большинстве случаев до семейства, что часто недостаточно для характеристики растительности как компонента биогеоценоза (Динесман, 1984).

В связи с этими проблемами в интерпретации спорово-пыльцевых спектров многими авторами предпринимались попытки разработки унифицированных методов анализа, включающих сравнение полученных спектров с современной растительностью. Полученные в результате сравнения данные позволяют реконструировать условия среды прошлого и прогнозировать изменения климата в будущем. Наиболее используемым является метод палеоаналогов – метод палеогеографических реконструкций, оценивающий реакции растительных сообществ на климатические изменения, разработанный более 20 лет назад (Hoffert, Covey, 1992). До недавнего времени он применялся лишь для описания динамики растительности на глобальном уровне, однако в настоящее время предпринимаются попытки использовать его для локальных задач (Новенко и др., 2014). Еще один из таких методов реконструкции климатов прошлого на основании данных спорово-пыльцевого анализа базируется на зональном принципе. В его основе лежит использование «Индексов сходства» («similarity indexes») которые рассчитываются для спорово-пыльцевых спектров отложений любого генезиса и возраста. Индексы сходства позволяют установить объективную связь, которая существует между компонентами фоссильных спорово-пыльцевых и рецентных спорово-пыльцевых спектров и, следовательно, связь между современной растительностью, растительностью прошлого и климатом (Украинцева, 2008).

## **2.1. Особенности формирования спорово-пыльцевых спектров отложений разного генезиса**

Изучение факторов, влияющих на формирование спорово-пыльцевых спектров, имеет первостепенное значение для интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа (Березина, Тюремнов, 1967). От механизма формирования пыльцевых спектров

зависит степень их соответствия тому или иному типу растительного покрова. Одни спектры отражают зональную растительность, другие – локальный фитоценоз (Каревская, 2014). Основными и общими факторами, оказывающими влияние на формирование любых спорово-пыльцевых спектров, независимо от их генезиса, являются:

1. Пыльцевая продуктивность растений;
2. Транспорт пыльцы ветром;
3. Сохранность пыльцевых зерен.

1. Пыльцевая продуктивность одного и того же вида определяется особенностями среды обитания, климатическими параметрами, физиологическим статусом растения. Межсезонные и внутривидовые различия пыльцевой продуктивности нивелируются при анализе образцов осадочной породы, так как при седиментации происходит усреднение пыльцевого дождя за сезон или даже за несколько десятков и сотен лет (Носова, 2008). Кроме того, пыльцевая продуктивность сильно варьирует у разных видов растений. Отчасти эти различия связаны со способом опыления: насекомоопыляемые виды продуцируют существенно меньшее количество пыльцы, чем ветроопыляемые (Фегри, ван дер Пэйл, 1982).

Одним из возможных путей преодоления трудностей интерпретации, связанных с различиями в пыльцевой продуктивности разных видов растений, является введение поправочных коэффициентов (Березина, 1969; Кабайлене, 1969). Этот метод сейчас применяется, главным образом, только для оценки того, насколько недопредставлена или перепредставлена пыльца того или иного таксона в спектрах при сравнении с составом растительности зоны, региона, фитоценоза. Недостаток метода поправочных коэффициентов состоит в том, что мы не знаем, в результате чего изменялось количество пыльцы – в результате увеличения/уменьшения участия данного таксона в растительности или в результате изменения пыльцевой (споровой) продуктивности. Из всего вышесказанного следует, что к применению поправочных коэффициентов следует относиться с особым вниманием, учитывая при их использовании особенности формирования конкретных спектров, а также условий, в которых эти спектры формировались.

2. Особенности транспорта пыльцы ветром связаны с ее весом и аэродинамическими свойствами. Они также отражаются на составе спектров. Так называемая «летучесть» пыльцы, так же как и продуктивность, связана с особенностями механизмов опыления у разных растений. Анемофильные виды, опыляющиеся при

помощи ветра, производят большое количество пыльцы, и эта пыльца обладает высокой летучестью. Динамика кривых пыльцы этих видов в спорово-пыльцевых диаграммах отражает крупномасштабные изменения растительности на региональном уровне. Энтомофильные растения, а также растения, опыляющиеся птицами, летучими мышами и другими животными, производят небольшое количество менее летучей пыльцы. Их пыльца в составе пыльцевых спектров скорее отражает локальные особенности растительности (Faegri, Iversen, 1975; Moore *et al.*, 1991; Носова, 2008).

На транспорт пыльцы ветром также влияет рельеф местности. В силу орографических причин вертикальный транспорт пыльцевых зерен стремится к переносу пыльцы вверх по склонам. Однако такой способ транспортировки пыльцы не способен захватывать большое количество пыльцевых зерен и переносить пыльцу на более длинные дистанции, чем простое горизонтальное перемещение. Однако растения, характерные для вышележащих растительных поясов обычно производят меньше пыльцы, и их пыльцевые спектры вследствие этого более чувствительны к «загрязнению». Поэтому при интерпретации пыльцевых диаграмм, полученных для горных регионов, следует учитывать такие особенности переноса пыльцы (Faegri, Iversen, 1975).

3. Различная сохранность пыльцы и спор в некоторых случаях резко изменяет характер спорово-пыльцевых спектров (Березина, 1969). Пыльца многих растений, как известно, плохо сохраняется при фоссилизации (тополь (*Populus*), лиственница (*Larix*), представители семейства розоцветных (*Rosaceae*) и др.) (Березина, Тюрмнов, 1967). Помимо неизбежного механического воздействия огромное влияние на сохранность пыльцы и спор оказывают химические факторы, температурный режим, гидрология, аэрация, деятельность микроорганизмов, в частности почвенных бактерий и грибной микрофлоры, и многое другое (Абрамова, Березина, 2002). В большой степени на сохранность микрофоссилий влияет кислотность среды: разрушения наиболее интенсивны в щелочной среде (Абрамова, Березина, 2002). По этой причине сохранность пыльцы в разных отложениях не одинакова, что может оказывать влияние на состав пыльцевого спектра, и это необходимо учитывать при интерпретации спорово-пыльцевых диаграмм (Березина, Тюрмнов, 1967).

Зоогенные отложения в этом плане являются еще более сложным объектом для палинологических исследований. Пыльцевые спектры экскрементов животных формируются микрофоссилиями, поступающими различными путями (пыльцевой дождь, остатки пищи, экскременты), в результате чего образуется сложная структура, требующая особого внимания и специфических методов интерпретации полученных данных.

## 2.2. Особенности интерпретации пыльцевых спектров зоогенных отложений

Зоогенные отложения в пещерах и скальных нишах образуются скоплениями остатков пищи и экскрементов животных, постоянно использовавших эти убежища. Такие отложения могут накапливаться на протяжении многих столетий и даже тысячелетий. Длительное послойное накопление органического материала на дне пещер и ниш делает зоогенные отложения своеобразным памятником истории экосистем (Князев, 1979). Как показал опыт исследования зоогенных отложений пещер, они являются не случайным скоплением ископаемого материала, а последовательным захоронением остатков различных компонентов одного биогеоценоза (Князев, 1979). Несоответствие между образованными ими тафоценозами и структурой окружающих биогеоценозов возникает главным образом из-за особенностей кормодобывающей деятельности хозяев убежища. Для небольших животных она протекает на ограниченной прилегающей территории. Поэтому изучение зоогенных отложений, скапливающихся в пещерах и скальных нишах, позволяет судить о структуре типов биогеоценозов и биогеоценологических формаций (Динесман, 1984).

Следует учитывать, однако, что пыльцевой дождь также вносит существенный вклад в формирующийся спорово-пыльцевой спектр зоогенных отложений, поэтому полученные спектры отражают не только локальные, но и региональные изменения растительности. Данные пыльцевого анализа, полученные из разных слоев зоогенных отложений, отражают общий состав растительности района, кормовой спектр животных, сезонные изменения периода цветения различных видов, а также климатические изменения (Бабенко, 2007; Carrion *et al.*, 1999; Gil-Romera *et al.*, 2007 и др.).

При использовании экскрементов в качестве объекта палинологических исследований возникают сложности, которые во многом обусловлены различными путями формирования пыльцевых спектров экскрементов животных. Ряд работ указывает на то, что пыльцевые спектры могут отражать как региональную растительность, так и состав кормов (Мое, 1983; Савинецкий и др., 1992; Hunt *et al.*, 2001 и др.). Это объясняется двумя путями поступления пыльцы в пометные отложения. Одним из путей является улавливание пыльцы из атмосферы. Пыльца оседает на поверхность отложения, тем самым создавая характерный пыльцевой фон фитоценоза. Вторым способом поступления пыльцы в отложения являются экскременты травоядных животных. Помет травоядных может включать пыльцу как осевшую из атмосферы на поедаемые растения и выпитую воду, так и пыльцу непосредственно съеденных цветков. Проглоченная вместе с кормом

пыльца проходит через пищеварительный тракт млекопитающих без особых повреждений. Поэтому пыльцевые спектры помета животных, питавшихся вегетативными частями растений, отражают состав пыльцевого фона фитоценоза. Однако характер спектров резко меняется при поедании животными цветков. Это сильно осложняет интерпретацию пыльцевых спектров зоогенных отложений. Пыльцевые спектры помета, накапливающегося в период массового цветения, когда животные поедают большое количество цветков, отражают, прежде всего, состав кормов животных, а не пыльцевой фон (Савинецкий, Соколовская, 1984; Савинецкий и др., 1992).

Первый опыт палинологического изучения зоогенных отложений принадлежит А. Пуну и П. Кьезелю (Pons, Quézel, 1958). Наибольшее количество работ по изучению зоогенных отложений выполнено на территории Южной Африки (Gil-Romera *et al.*, 2006, 2007; Scott, Woodborne, 2007 и др.), юга Европы (Carrion *et al.*, 1999, Carrion *et al.*, 2001 и др.), США (Betancourt *et al.*, 2001; Panno *et al.*, 2004; Kropf *et al.*, 2007 и др.) и Австралии (Dortch, 2004; Webeck, Pearson, 2005 и др.). Также несколько исследований зоогенных отложений было проведено на территории Монголии (Киселева, 1982; Князев, 1982; Динесман и др., 1989; Динесман, Болд, 1992 и др.), Кавказа (Савинецкий, 1990; Киселева, 1992; Князев, Савинецкий, 1992) и Израиля (Rosen *et al.*, 2005; Бабенко и др., 2007; Бабенко, 2012).

Зоогенные отложения могут быть сформированы пометом различных животных, и при этом все они являются подходящими для целей палеоэкологических исследований, так как попадающий в них материал хорошо сохраняется в течение сотен и тысяч лет. Учеными в разных регионах мира изучаются отложения помета летучих мышей (Navarro *et al.*, 2000; Shahack-Gross *et al.*, 2004 и др.), копытных (Динесман и др., 1989; Carrion *et al.*, 2000; Hunt *et al.*, 2001 и др.), грызунов (Динесман и др., 1989; Packrat Middens..., 1990 и др.) Множество работ посвящено анализу отложений помета даманов (*Procapra capensis*, виды рода *Heterohyrax*). Большинство таких работ было выполнено в Южной Африке. Помет даманов в аридных и семиаридных районах Африки хорошо сохраняет растительный материал, включающий пыльцу. Известно, что отложения подобного типа формируются посредством скрепления помета мочой, которая склеивает экскременты в плотную, хорошо сохраняющуюся массу (Scott, Bousman, 1990; Scott, Vogel, 1992; Scott, 1996; Scott *et al.*, 2012).

В работе Л. Скотта и С.Б. Боусмана (Scott, Bousman, 1990) спорово-пыльцевым методом были исследованы два многослойных отложения помета даманов из Южной Африки, нижние слои которых датируются возрастом 300 и 1130 л.н. Сравнение

пыльцевых спектров помета со спектрами аллювиальных наносов рядом с одной из точек отбора проб, а также с современными напочвенными образцами, показало, что помет содержит пыльцу, которая отражает особенности местной растительности, и что пищевые предпочтения даманов, вероятно, не имеют большого влияния на пыльцевые спектры их помета. Изменения в пыльцевом составе отражают изменение климатических условий в течение времени накопления профиля отложения помета. Сходные результаты были получены в работе Скотта и Куреманса (Scott, Cooremans, 1992), в которой авторы подтверждают сделанные ранее (Scott, 1990; Scott, Bousman, 1990) выводы о том, что помет даманов обеспечивает достаточно беспристрастный по диете пыльцевой спектр. Сопоставление пыльцевых спектров помета со спектрами современных напочвенных образцов не выявило ярко выраженных различий между ними. Незначительное несогласие состава спектров может быть связано с тем, что травоядные животные при приеме пищи могут случайно или намеренно проглатывать цветки, богатые пыльцой, резко повышая ее процентное содержание в помете.

Исследование отложений помета дамана спорово-пыльцевым методом совместно с другими методами палеоэкологических реконструкций (радиоуглеродный метод, анализ стабильных изотопов и др.) широко используется для реконструкции истории растительности и климатических изменений последних 30000 лет. Так, была проведена реконструкция растительности Капской провинции, на основании чего были сделаны выводы о климатических изменениях в этом регионе за последние 23000 лет (Scott, Woodborne, 2007), а также в регионе Карру (Южная Африка) за последние 10000 лет (Scott *et al.*, 2005).

Наряду с реконструкцией многовековой истории растительности и климатических изменений пыльцевые спектры отложений помета используются также для исследования изменений в составе растительности в течение очень небольших промежутков времени. Скотт и Вогель (Scott, Vogel, 1992) показали, что колебания содержания пыльцы в спектрах помета дамана соответствуют последним изменениям растительности в период с 1947 по 1990 год, которые были изучены по сериям фотографий, сделанных с воздуха на протяжении этого промежутка времени. Авторы доказали, что растительность резко реагирует на кратковременные климатические изменения, а также на различные нарушения антропогенного характера (например, чрезмерный выпас скота), что находит свое отражение в пыльцевом спектре зоогенных отложений.

Влияние антропогенного воздействия на пыльцевые спектры помета дамана наиболее ярко было показано в исследовании помета дамана с территории древнего города

Петра (Иордания) (Fall, 1990). В работе отражен момент резкого снижения количества древесной пыльцы в спорово-пыльцевом спектре пометных отложений, который знаменует конец Византийской эпохи во втором веке н.э. Такие изменения, по мнению автора, могли быть результатом нескольких веков лесозаготовок, из-за которых было сведено огромное количество средиземноморских лесов. Падение концентрации пыльцы оливы (*Olea*), важнейшего в то время культивируемого вида, автор связывает с сокращением расходов на содержание, а затем и полным отказом от оливковых садов в Петре в IV веке н.э.

Возможности использования отложений помета даманоу для палеоэкологических целей подробно обобщены в работе по южноафриканским территориям (Chase *et al.*, 2012). Авторы показывают, что использование зоогенных отложений помета даманоу не ограничивается классическими методами, такими как спорово-пыльцевой анализ и радиоуглеродное датирование, но также возможно применение других современных методов для реконструкции растительности и условий окружающей среды в прошлом. Так, показана возможность применения метода стабильных изотопов углерода и азота. Данные по динамике изотопа углерода  $^{13}\text{C}$  используются для выявления изменений в относительном изобилии и изменении соотношения между растениями с разным типом фотосинтеза (C3, C4 и CAM), что может опосредованно свидетельствовать о характере растительности и климатических обстановках изучаемого региона (Chase *et al.*, 2009; Chase *et al.*, 2012). Динамика изотопа азота  $^{15}\text{N}$  используется в качестве данных о доступности влаги в окружающей среде. Другими методами являются фитолитный анализ, анализ остатков древесных угольков, сферулитов и т.д. Также для пометных отложений травоядных животных возможно использование таких данных, как липидные биомаркеры, древняя ДНК (Chase *et al.*, 2012).

Результаты проведенных исследований подтверждают предположение А.В. Князева (1979) о том, что изучение древних зоогенных отложений помогает получить интегрированную картину изменений биогеоценозов прошлого. Зоогенные отложения могут служить достаточно информативной «базой данных» для целей реконструкции динамики растительности на разных временных промежутках, от нескольких десятков лет до нескольких тысячелетий. При исследовании молодых отложений можно уловить быстро протекающие изменения биогеоценозов в последние десятилетия и столетия (Князев, 1979), а также оценить степень влияния человека на окружающую среду исследуемого региона в прошлом.

### 2.3. Воздействие человека на растительность в голоцене и антропогенные индикаторы в спорово-пыльцевых спектрах

Человек и его деятельность, начиная с неолитического периода, рассматривается как один из основных факторов формирования современной флоры и растительности (Behre, 1988). Характер растительности менялся как в результате непосредственного воздействия (вырубки, пашни, выпас скота, вытаптывание), так и косвенно, например, как результат истребления фитофагов. В спорово-пыльцевых спектрах все эти процессы отражались, прежде всего, в изменении таксономического состава (видового и родового), а также в изменении соотношения различных пыльцевых типов (Носова, 2008).

Значение пыльцевых спектров для оценки роли человека в изменениях растительного покрова демонстрировалось в середине XX века в работах Иверсена (Iversen, 1949), в нашей стране – несколько позже (Хотинский, 1977; Гуман, 1978). С тех пор появилось большое число исследований, посвященных методическим аспектам как определения таксонов – индикаторов антропогенного воздействия, так и интерпретации полученных данных (Алешинская и др., 2007; Brun, 2011 и др.).

В современных работах принято выделять несколько групп таксонов – индикаторов антропогенного воздействия, более или менее надежно идентифицируемых при спорово-пыльцевом анализе:

1) **Cerealia.** Под этим названием объединяют пыльцевые зерна культурных злаков. Пыльца культурных злаков отличается большим размером по сравнению с дикорастущими видами (Споры..., 1983; Рябогина, 2006). Считается, что пыльцевые зерна культурных злаков имеют большие размеры, чем пыльца диких, и их диаметр в среднем колеблется от 45 до 100 мкм (Leroi-Gourhan, 1969; Joly *et al.*, 2007). Однако из этого правила существует целый ряд исключений. Так, исследование размеров пыльцевых зерен злаков, проведенное в западной Уганде, показало, что этот традиционный биометрический метод разграничения пыльцы культурных и дикорастущих злаков по размерным характеристикам, разработанный для Европы и Ближнего Востока, не подходит для восточноафриканских территорий, и, следовательно, не может быть использован как индикатор человеческой активности в Восточной Африке (De Raeve *et al.*, 2013).

2) **Сорные растения.** В практике спорово-пыльцевого анализа наиболее явным диагностическим признаком земледелия считается присутствие в

отложениях не только крупных по размерам пыльцевых зерен культурных злаков, но и повышенное содержание пыльцевых зерен сорных растений, сопутствующих им (Алешинская и др., 2007), особенно многочисленных в спектрах развивающихся культурных ценозов, на начальных этапах становления культуры агротехники. Среди сорных видов Г. Вальтер и В.В. Алехин (1936) выделили несколько групп сорняков, среди которых наиболее важной для изучения истории растительности с помощью спорово-пыльцевого анализа является группа археофитов – сорных растений, появившихся в доисторические времена и известных для поселений человека с неолита. Это такие растения как *Agrostemma githago*, *Chenopodium album*, *Thlaspi arvensis*, виды *Atriplex*, *Centaurea*, *Linaria*, *Convolvulus*, *Polygonum* и многие другие (Вальтер, Алехин, 1936; Brun, 2011).

1) ***Urtica*, *Artemisia***. Присутствие в пыльцевых спектрах пыльцевых зерен крапивы (*Urtica*) связывается с выпасом скота, а комплекс, где наряду с крапивой отмечалась пыльца щавелей и подорожников, свидетельствует о наличии вытопанных мест как признака скотоводства (Сукачев, 1938). Однако некоторые исследователи полагают, что данные таксоны не следует считать достоверными индикаторами пастбищ и пашни (Гуман, 1978; Behre, 1981). Скорее, их следует считать индикаторами нарушенных фитоценозов, с учетом того, что нарушения могли иметь не только антропогенное происхождение. Существенное увеличение содержания пыльцы этих таксонов и достижение эмпирического предела можно рассматривать как индикатор сельскохозяйственной деятельности (Носова, 2008).

2) **Виды рода *Plantago*** относят к индикаторам открытых пастбищ, а также уплотненных субстратов (Behre, 1981), однако С. Brun (2011) утверждает, что представители данного рода указывают на любые типы антропогенных нарушений.

Таким образом, применение в палинологии знаний об экологической приуроченности видов-спутников человека дает возможность с большей или меньшей степенью точности оценивать антропогенное воздействие на растительность в течение голоцена (Носова, 2008).

Одним из подходов к интерпретации спорово-пыльцевых диаграмм с точки зрения оценки степени антропогенного влияния является так называемый прямой метод (Behre, 1981). При его использовании большое значение придается выделению нескольких значимых пыльцевых типов. Кривые древесных пород при этом чаще всего не обсуждаются, так как большинство исследователей не считают древесную пыльцу пригодной для индикации антропогенного воздействия. Однако, не являясь прямыми

антропогенными индикаторами, закономерности хода кривых основных лесообразующих пород могут обсуждаться в связи с вмешательством человека в природные процессы (Behre, 1988). Это особенно важно для рассматриваемой нами территории, так как одним из наиболее значимых климатических и антропогенных показателей в горных массивах является верхняя граница леса и ее флуктуации с течением времени.

### ГЛАВА 3. Объекты и методы исследования

В работе были исследованы зоогенные отложения из трех скальных ниш, найденных во время полевых работ Совместной Российско-эфиопской биологической экспедиции сотрудниками Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН в 2007-2012 годах. Изученные зоогенные отложения расположены в горах Бале, в южной части центральной Эфиопии, в юго-восточной части Эфиопского нагорья, на территории национального парка Горы Бале (рисунок 4, таблица 1).

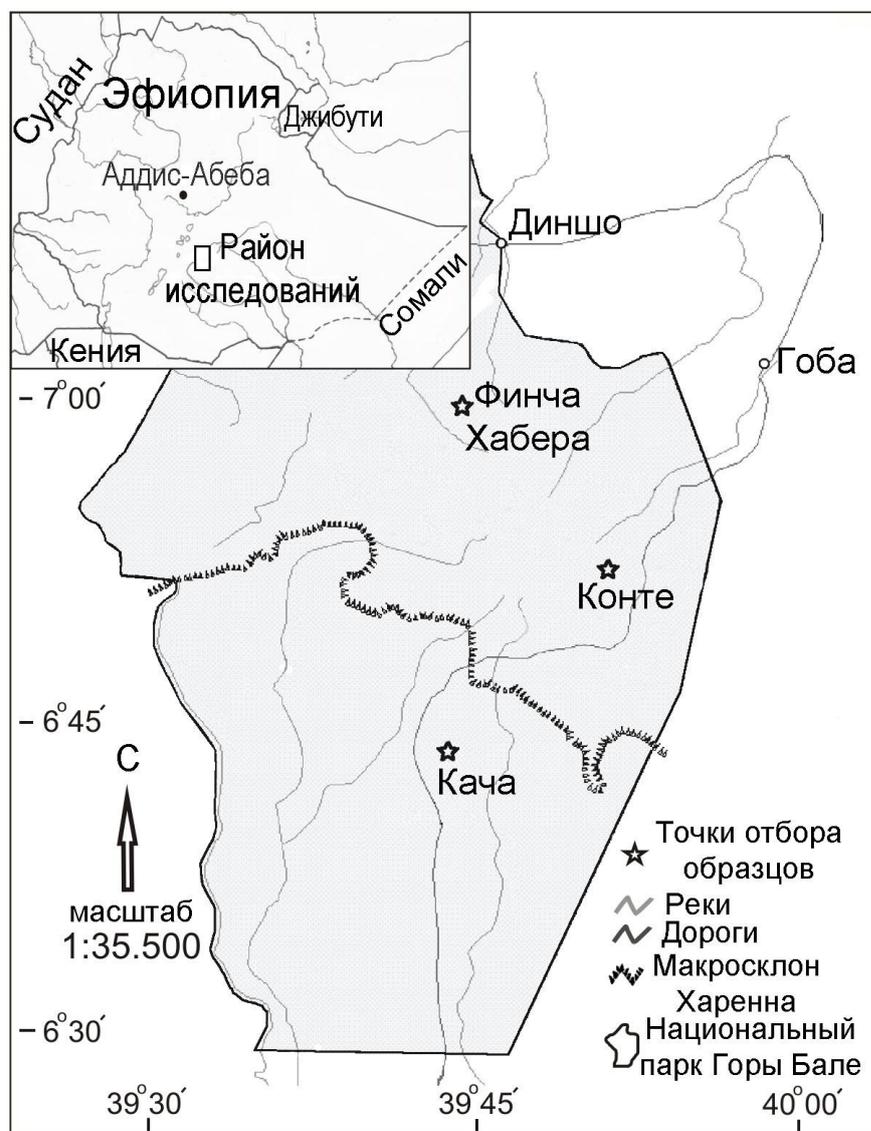


Рисунок 4. Карта района исследований.

Таблица 1. Местоположение и краткая характеристика изученных скальных ниш гор Бале

Географические координаты		Длина ниши, м	Высота ниши, м	Глубина ниши, м	Направление входа	Высота н.у.м., м
с.ш.	в.д.					
<b>Конте</b>						
06°51′	039°53′	2,7	1,2	2,8	Юго-восток	4110
<b>Финча Хабера</b>						
07°01′	039°44′	70	3	30	Восток	3430
<b>Кача</b>						
06°43′	039°44′	4,6	4,4	5,3	Восток	2700

**Скальная ниша Конте** находится в самой высотной части гор Бале – на плато Санетти, на высоте 4110 м н.у.м. (рисунок 4, таблица 1). Ниша расположена в нижней части отвесной скалы юго-восточной экспозиции, на северном берегу небольшого мелководного озера (рисунок 5А).

Ниша содержит отложение помета, предположительно, капского дамана (*Procapra capensis*) и, возможно, других животных. Мощность зоогенного отложения составляет около 20 см (рисунок 5Б), нижняя граница его неровная. Верхний слой отложения представляет собой моховую подстилку, что может свидетельствовать о неинтенсивном использовании ниши Конте животными и человеком в настоящее время. Нижние слои отложения более плотные и содержат большое количество древесных углей. В целом профиль отложения сравнительно однородный (рисунок 5Б).

Описание разреза:

- 0 – 0,6 см – моховая подстилка;
- 0,6 – 6 см – темно-бурый рыхлый слой, пронизанный корнями;
- 6 – 10 см – более светлый слой с включением древесных углей;
- 10 – 20 см – чёрный плотный слой с углями.

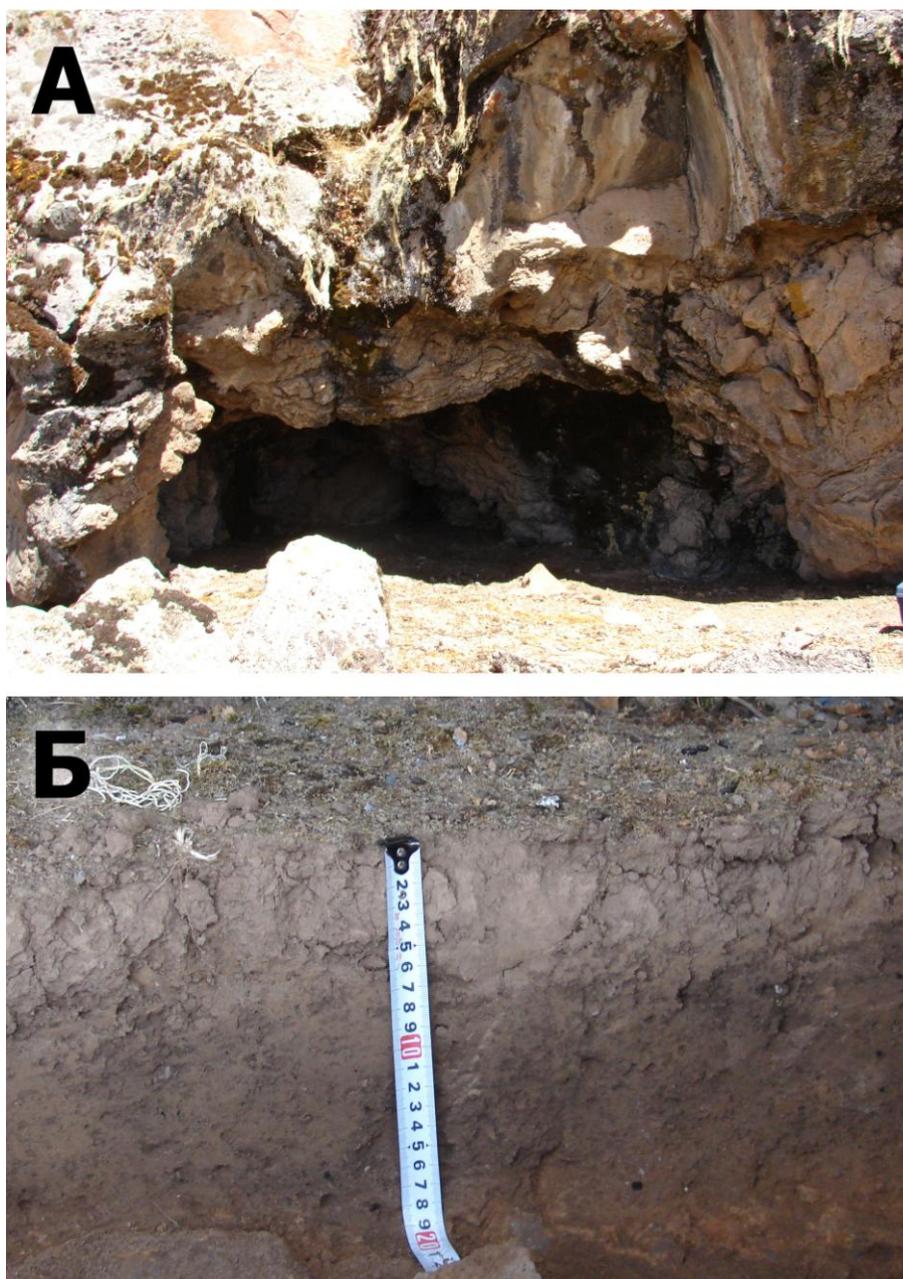


Рисунок 5. Скальная ниша Конте (А) и профиль зоогенного отложения Конте-3 (Б).

Образцы для спорово-пыльцевого анализа из зоогенного отложения Конте были отобраны в 2012 году с помощью стальных трубочек диаметром восемь миллиметров, толщина отобранных образцов составила 1 см. Всего по профилю отложения было отобрано 20 образцов для спорово-пыльцевого анализа. Образцы для радиоуглеродного датирования были отобраны из отложения Конте в 2007 году, толщина отобранных образцов составила около 3–4 см. Всего было отобрано 4 образца для радиоуглеродного датирования.

**Скальная ниша Финча Хабера** расположена на северном макросклоне гор Бале, на высоте 3430 м н.у.м., на берегу небольшого ручья (рисунки 4 и 6А, таблица 1). Ниша также содержит отложение помета капского дамана (*Procavia capensis*) и, возможно, других животных (рисунок 6Б).

Мощность зоогенного отложения Финча Хабера составляет 86 см (10–96 см). Нулевой уровень располагается на высоте 10 см от поверхности отложения (рисунок 6Б). Отложение очень плотное. В целом профиль отложения более или менее однородный.

Описание разреза:

- 10 – 11 см – коричневый с серым оттенком плотный пометный слой. Поверхность слоя неровная, волнистая. Граница с нижележащим слоем четкая;
- 11 – 26 см – пометный слой коричневого цвета (без серого оттенка), плотный, но рассыпчатый. Содержит вкрапления – зерна карбонатов белого цвета размером до 1 мм. Содержит включения: шерсть, кости, растительные остатки и камни. Нижняя часть слоя более плотная. Граница с нижележащим слоем четкая, но неровная;
- 26 – 38 см – пометный темно-коричневый слой, при соскобе по цвету похож на вышележащий. Слой очень плотный, но рассыпчатый. Встречаются редкие вкрапления зерен карбонатов белого цвета. Включения: шерсть, кости, растительные остатки (меньше, чем в предыдущем слое) и минеральные конкреции. Граница с нижележащим слоем четкая, неровная;
- 38 – 51 см – коричневый пометный слой (немного светлее, чем вышележащий), плотный, рассыпчатый. Окрашен равномернее, чем предыдущий, но есть более темные пятна. Содержит вкрапления зерен карбонатов белого цвета размером 1–3 мм. Включения: шерсть, кости, растительные остатки и мелкие камни (меньше, чем в вышележащем слое). Граница с нижележащим слоем четкая, неровная;
- 51 – 86 см – плотный светло-коричневый пометный слой, более глинистый, чем вышележащий. Также содержит вкрапления мелких зерен карбонатов белого цвета. Включения: кости, растительные остатки и редко - мелкие камни. С глубины 57 см слой содержит большое количество крупных камней;
- 86 – 96 см – рыхлый темно-бурый пометный слой, содержит большое количество крупных камней. Встречаются редкие вкрапления мелких зерен карбонатов белого цвета. Другие включения: кости, растительные остатки и мелкие камни.

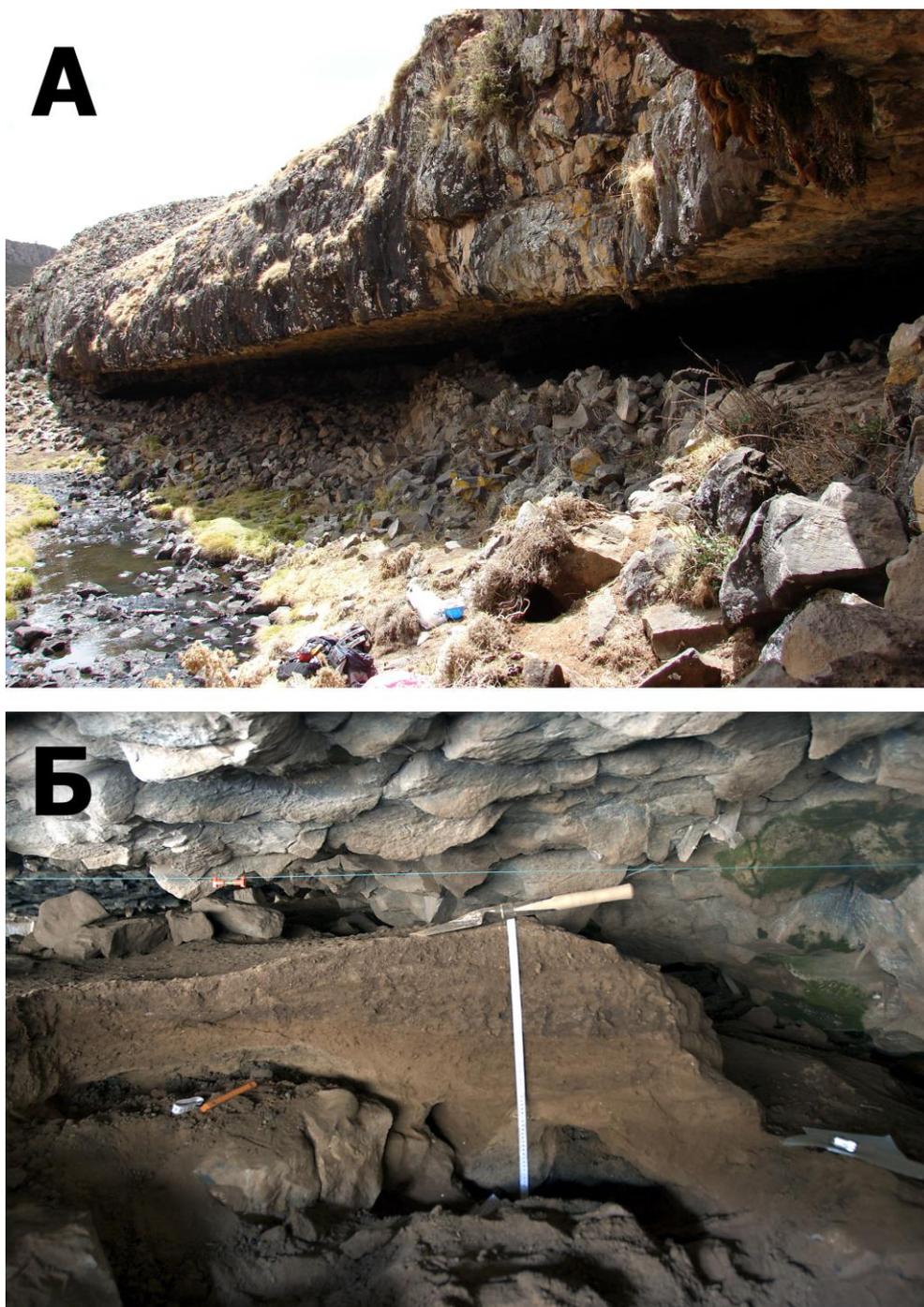


Рисунок 6. Скальная ниша Финча Хабера (А) и профиль зоогенного отложения Финча Хабера-2 (Б).

Из зоогенного отложения Финча Хабера в 2008 году было отобрано 17 общих образцов для спорово-пыльцевого анализа 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. (рисунок 4, таблица 1).

Ниша локализована в основании скального останца. Ниша расположена в бамбуковом поясе растительности, характерном для данных высот. Потолок ниши куполообразно поднимается к дальней стенке (рисунок 7А). Отложение сформировано пометом, предположительно, диких животных (рисунок 7Б). На поверхности отложения растут папоротники, имеются всходы различных семенных растений.

Поверхность отложения неровная, нулевой уровень располагается на расстоянии 25 см от поверхности отложения, в центральной части разреза (левый край разреза располагается на расстоянии 40 см от нулевого уровня, правый край – на расстоянии 11 см). Описание разреза сделано по глубинам в центральной части (рисунок 7Б).

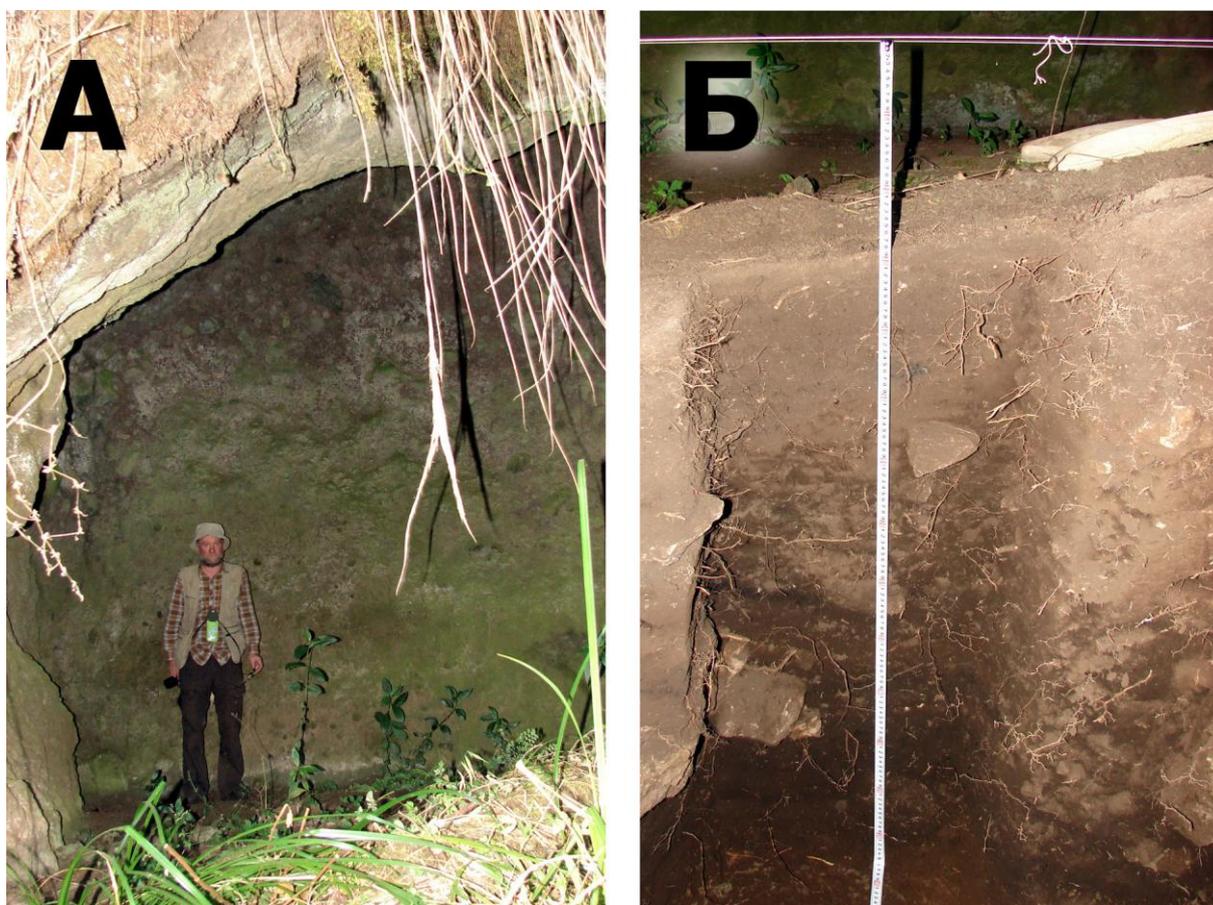


Рисунок 7. Скальная ниша Кача (А) и профиль зоогенного отложения Кача (Б).

Описание разреза:

- 25 – 30 см – дернина, густо пронизанная корнями растений, слой плотный, темно-коричневый, цвет слоя по атласу цветов Манселла (Munsell Soil Colour Charts, 2000) – 10YR 2/2;

- 30 – 48 см – относительно рыхлый слой, также пронизан корнями. Встречаются включения: камни размером 3–20 см, в нижней части слоя камней больше; от нижележащего слоя отделен рассеянными крупными камнями; цвет слоя темно-бурый - 10YR 2/1;
- 48 – 124 см – плотный черный слой, имеются включения: камни, незначительное количество корней. Грунт из слоя мажется как глина, не скатывается в шарик. В этом слое отмечается несколько черных полос, похожих на места горения («очаг»?) – на глубине 78 см и 88 см. Цвет слоя темно-бурый – 10YR 2/1. На глубине 102–124 см отложение очень плотное, с глубины 102 см становится более рыхлым, уплотняется снова около 69–70 см, однако плотный материал располагается пятнами. С глубины 60-61 см плотные пятна пропадают, материал в отложении становится более мягким. На глубине 50 см появляются корни, отложение становится рыхлым. Этот слой снизу подстилается крупными камнями размером 10–50 см;
- 124 – 132 см – слой похож на вышележащий, но содержит больше мелких камней, цвет слоя коричневый – 10YR 2/1;
- 132 см – пол скальной ниши, коренная порода.

Из зоогенного отложения Кача в 2012 году было отобрано 37 образцов для радиоуглеродного датирования, толщина образцов при этом составила 3–4 см. Для спорово-пыльцевого анализа с помощью стальных трубочек было отобрано 102 образца толщиной 1–2 см. В работе исследовано 19 образцов с шагом 3–4 см.

### **Полевые и лабораторные методы отбора и обработки образцов**

Для обнаружения зоогенных отложений, начиная с 2006 года, проводилась рекогносцировка местности. В каждой найденной скальной нише закладывался шурф до твердой подстилающей поверхности ниши. Полученный в результате зачистки разреза профиль отложения подвергался детальному описанию. Границы слоев определялись визуально, с учетом цвета, плотности отложения, количества углистых остатков. Мощность выделенных и описанных слоев определялась стратиграфией отложения и возможностью отбора образцов без перемешивания. Мощность слоев колебалась от 1 до 76 см (в среднем около 10–20 см).

Окраска слоев зоогенного отложения Кача определялась по атласу Манселла (Munsell Soil Colour Charts, 2000), который позволяет определить цвет почвы. Использование таблиц Манселла для определения окраски слоев дает возможность избежать ошибок, возникающих из-за субъективного восприятия цветов.

Образцы для лабораторного изучения отбирались после описания профиля отложения. Образцы для спорово-пыльцевого анализа в зоогенных отложениях Конте-3 и Кача были отобраны с помощью стальных трубочек с внутренним диаметром 8 мм одной колонкой снизу вверх, чтобы избежать разрушения стенки разреза и загрязнения нижележащих образцов материалом сверху. Толщина таких образцов составляет в среднем 1 см, что в значительной степени увеличивает разрешающую способность профиля для спорово-пыльцевого и других анализов, особенно в случае с плотно спрессованными отложениями. Образцы из отложения Финча Хабера-2 были отобраны с помощью археологического мастерка. Отбор проводился сплошной колонкой послойно сверху вниз. Толщина этих образцов составила 3–4 см.

Образцы для радиоуглеродного датирования отбирались при помощи археологического мастерка после отбора образцов на спорово-пыльцевой анализ. Отбор проводился сплошной колонкой послойно в соответствии со стратиграфией вскрытых толщ с небольшой площади. Для сбора углей и сохранившихся растительных остатков проводился послойный отсев материала на почвенных ситах. Отобранные образцы этикетировались и упаковывались для транспортировки.

Радиоуглеродное датирование применяется для оценки времени жизни и гибели биологических объектов, а по ним – возраста геологических образований, археологических памятников, климатических и связанных с ними явлений. Возраст слоев изученных отложений определяли при помощи радиоуглеродного анализа растительных остатков и древесных углей. Датировки получены сцинтилляционным методом (Арсланов, 1987). Датированные образцы сначала подвергали химической очистке от карбонатов при кипячении в слабом растворе соляной кислоты (5% HCl). Далее образцы были промыты и обуглены без доступа кислорода, а затем в реакторе спекались с литием. Счетным веществом служил бензол, синтезированный тримеризацией ацетилена, полученного через карбид лития из углерода датированного образца (Арсланов, 1987). Все использованные в работе датировки были получены в Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Все даты, используемые в данном исследовании, приведены в шкале абсолютного летоисчисления и выражены как календарные даты в виде «лет назад».

Возраст образца, определяемый радиоуглеродным методом, рассчитывается исходя из предположения о постоянстве содержания изотопа  $^{14}\text{C}$  в атмосфере. Однако, концентрация  $^{14}\text{C}$  в атмосфере на протяжении последних тысячелетий была подвержена значительным колебаниям, обусловленными изменениями солнечной активности, климата и напряжённости магнитного поля Земли. Также сильное влияние на концентрацию изотопа  $^{14}\text{C}$  в атмосфере оказало сжигание, начиная со второй половины XIX века, огромных объемов ископаемого органического топлива, которое снизило содержание радиоактивного изотопа углерода на единицы процентов (эффект Зюсса), а наземные ядерные испытания 50-60-ых годов XX века резко повысили его содержание на десятки процентов («бомбовый» эффект) (Арсланов, 1987; Stuiver, Braziunas, 1993). Вследствие этого, радиоуглеродные датировки должны быть скорректированы с учетом изменений содержания изотопа  $^{14}\text{C}$  в атмосфере или, иначе, откалиброваны. Для процедуры калибровки радиоуглеродных дат было разработано несколько компьютерных программ, находящихся в свободном доступе в сети Интернет, например OxCal (Bronk Ramsey, 1995) и др.

Корректная синхронизация исторических явлений может проводиться только при наличии качественной модели, соотносящей возраст отложения с глубиной залегания конкретного слоя (Agterberg, 1990). Такие модели скорости роста отложений строят на основе полученных калиброванных датировок. До последнего времени существовало ограниченное число подходов к проблеме построения моделей роста отложений. Все они основаны на аппроксимации процесса роста отложения кривой, построенной по тем или иным правилам (Telford *et al.*, 2004 и др.). Однако оценка адекватности этих моделей показала, что ни один из этих подходов нельзя считать вполне корректным. Главная проблема состоит в том, что они не позволяют оценить неопределенность датировок событий в истории экосистем (Хасанов, 2010). Развитие вычислительной техники и привлечение сложного математического аппарата позволило создать несколько компьютерных программ, моделирующих процессы роста отложений с учетом различных трудностей. В нашей работе модели скоростей роста отложений были построены с помощью одной из таких программ – Vchron 3.1 (Parnell *et al.*, 2008). В отличие от других подобных алгоритмов, эта программа не требует никаких дополнительных вводных параметров, кроме собственно радиоуглеродных датировок. При построении модели скорости роста отложения данная программа создает кривую, ограниченную калиброванными радиоуглеродными датировками, относящимися к определенным глубинам. Этот процесс основан исключительно на предположении, что каждый вышележащий слой моложе нижележащего (т.е. отложение накапливалось постепенно

снизу вверх и не перемешивалось). Также программа включает оценку вероятностей точности датировки для каждого слоя. Результаты калибровки и распределения этих вероятностей могут иметь сложную форму. Поэтому в таблицах результатов радиоуглеродного анализа медианы распределений представлены вместе с диапазонами, включающими истинную дату с вероятностью 68%. Это эквивалентно  $\pm 2\sigma$  некалиброванной радиоуглеродной датировки. Ширина этих диапазонов зависит как от неопределенности радиоуглеродных датировок, так и толщины выбранных слоев. В случае отложений пометного происхождения с низкими показателями скорости накопления последний фактор может быть существенным. Кроме того, в результатах работы использованы медианы и диапазоны, рассчитанные как для датированных слоев отложений, так и для недатированных, что стало возможно благодаря использованию Vchron 3.1. Это обстоятельство определило выбор именно этой программы в данной работе.

Спорово-пыльцевой анализ. Химическая подготовка образцов для спорово-пыльцевого анализа проводилась в Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Обработка проводилась ацетоллизным 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 спорово-пыльцевого анализа отложений Кача и Конте-3 была использована навеска 1 грамм. Перед химической обработкой в каждый образец были добавлены таблетки со спорами *Lycopodium clavatum* («экзотическая пыльца», № партий: 483216 (Финча Хабера) и 1031 (Конте и Кача)) для последующего определения концентрации пыльцы (Stockmarr, 1973). Для удаления карбонатных соединений на первом этапе химической обработки образцы были подвергнуты кипячению в слабом растворе соляной кислоты (10% HCl). Затем образцы были промыты дистиллированной водой с центрифугированием и обработаны 10% раствором едкого кали (10% KOH) на водяной бане в течение 5–7 минут. Обработка едким кали необходима, так как щелочь растворяет имеющиеся в образцах органические коллоиды, которые часто склеивают пыльцевые зерна с минеральными частицами, что сильно затрудняет последующее определение пыльцы и спор в готовых препаратах. Для удаления крупных растительных остатков и минеральных частиц образцы были промыты через тонкое сито (0,25 мм) и оставлены на сутки в большом объеме дистиллированной воды для осаждения взвешенных частиц. Далее образцы обрабатывали плавиковой кислотой (40% HF) на кипящей водяной бане в течение 3–5 минут для удаления соединений кремния (SiO<sub>2</sub>). Образовавшиеся коллоидные частицы кремния (фторсиликаты) 2–3 раза отмывались посредством кипячения образцов в слабом растворе

соляной кислоты (10% HCl) с последующим промыванием образцов дистиллированной водой. Для обезвоживания образцов на следующем этапе в пробирки добавляли ледяную уксусную кислоту (100% CH<sub>3</sub>COOH), перемешивали и центрифугировали. Затем образцы обрабатывали ацетолизной смесью, состоящей из одной части концентрированной серной кислоты (H<sub>2</sub>SO<sub>4(конц)</sub>) и девяти частей уксусного ангидрида (C<sub>4</sub>H<sub>6</sub>O<sub>3</sub>), в течение 5–7 минут для удаления органических соединений. После обработки ацетолизной смесью и центрифугирования образцы вновь заливали ледяной уксусной кислотой и центрифугировали. Для прекращения действия ацетолизной смеси образцы были обработаны кипящим раствором едкого кали слабой концентрации (10% KOH). На заключительной стадии образцы были многократно отмыты дистиллированной водой с центрифугированием, перенесены в пробирки типа «эппендорф» и залиты глицерином для хранения.

Подсчет пыльцевых зерен и спор производили на окантованных лаком временных глицериновых препаратах. Окантовка лаком была необходима, чтобы иметь возможность сохранить препараты для последующего переопределения сложных и вызывающих сомнения палинотипов. В каждом образце подсчет 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) с помощью светового микроскопа Olympus BX51. Вопрос о необходимом количестве учитываемых при анализе таксонов и подсчитываемых пыльцевых зерен оставался открытым в течение всего времени развития спорово-пыльцевого метода, актуален он и сейчас. На начальных этапах развития пыльцевого анализа достаточным считалось количество 100 пыльцевых зерен древесных пород (Нейштадт, 1928). Пыльца и споры недревесных растений не учитывались. Затем число учитываемых зерен и спор увеличилось до 150–200, и была показана необходимость учета всех пыльцевых зерен и спор, встреченных при просмотре препарата (Гричук, Заклинская, 1948; Сладков, 1967). В настоящее время большинство работ основано на учете 400–600 пыльцевых зерен (Berlund, Ralska-Jasiewiczowa, 1986; Moore *et al.*, 1991 и др.). Часть авторов указывает на то, что в некоторых случаях (например, при индикации антропогенного воздействия) необходимо вести подсчет пыльцевых зерен и спор до 1000 и более (Berlund, Ralska-Jasiewiczowa, 1986), однако это весьма трудозатратно и не всегда дает ожидаемый результат. Поэтому в основном авторы предлагают считать до 500 пыльцевых зерен, прибегая при необходимости к просмотру дополнительных препаратов для обнаружения редких пыльцевых типов. При этом последние уже не включаются в общую пыльцевую сумму, а отмечаются на диаграмме особыми значками (Moore *et al.*, 1991; Носова, 2008).

Для определения пыльцевых зерен и спор были использованы атласы пыльцы (Bonfille, 1971; Reille, 1998), палинологические базы данных в сети Интернет (African Pollen Database, 2005), а также собственная эталонная коллекция пыльцевых препаратов, включающая около 70 палинотипов. Для ее создания на основании данных литературы по растительности исследуемого региона (Uhlig, 1988; Flora of Ethiopia, 1989; Uhlig, Uhlig, 1991; Miehe, Miehe, 1994; Flora..., 1995; Flora..., 2000; Flora..., 2003; Flora..., 2004 и др.) были составлены списки наиболее распространенных растений. В соответствии с этими списками в гербариях МГУ имени М.В. Ломоносова (MW) и Университета Аддис-Абебы (ETH) был отобран сухой материал (пыльники, бутоны, соцветия). Также в ходе полевых работ на территории изучаемого региона был собран собственный гербарный материал недостающих видов и семейств. Сухой гербарный и собранный в ходе полевых работ материал был обработан упрощенным ацетолизным методом, образцы были непосредственно помещены в ацетолизную смесь и выдержаны на водяной бане в течение 7–10 минут при постоянном помешивании. Затем образцы центрифугировали при 2000 об/мин и отмывали дистиллированной водой 3–4 раза, после чего каждый образец был залит глицерином и перенесен в отдельную пробирку типа «эппендорф» для хранения. Конечным этапом создания эталонной коллекции стало приготовление постоянных глицерин-желатиновых препаратов пыльцы. Эталонные образцы пыльцевых зерен основных таксонов были сфотографированы на световом микроскопе Leica DMR и Olympus BX51 при увеличении в 1000 раз. Эталонная коллекция пыльцевых препаратов хранится в Лаборатории исторической экологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. В связи с сильным сходством пыльцевых зерен внутри родов и даже многих семейств определение пыльцевых зерен и спор проводили в основном до уровня семейства, иногда рода.

Наиболее наглядным представлением результатов спорово-пыльцевого анализа является спорово-пыльцевая диаграмма. В данной работе 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.). Процентные соотношения пыльцы вычислялись от суммы всех определенных пыльцевых зерен и спор.

Наряду с процентными соотношениями пыльцевых типов для анализа спорово-пыльцевых спектров используется динамика концентрации палиноморф. Необходимость использования концентраций пыльцы обусловлена тем, что в процентных

пыльцевых диаграммах динамика таксонов, являющихся важными для анализа, может быть почти незаметна из-за сильного преобладания одного или нескольких типов пыльцы. Интерпретация таких диаграмм сильно затруднена, так как процентное содержание других таксонов настолько низко, что проследить его изменение с течением времени не представляется возможным. В то же время диаграммы концентрации пыльцы показывают как динамику концентрации доминирующих палиноморф, так и концентрации других таксонов. Изменения концентрации пыльцы и спор в отложениях характеризуют каждый таксон индивидуально и независимо от прочих компонентов спектра, поэтому изучение концентрации пыльцы позволяет существенно дополнить и уточнить интерпретацию результатов пыльцевого анализа (Борисова, 2011). В современной практике широко применяются специальные таблетки, содержащие известное количество спор *Lycopodium clavatum*, которые производятся в Отделе четвертичной геологии университета г. Лунд в Швеции (Stockmarr, 1971).

В нашей работе концентрация пыльцы рассчитывалась в программе Tilia 2.0 по следующей формуле:

$$C = \frac{Np \times T \times Nlt}{V \times Nl}, \quad \text{где}$$

$C$  – концентрация пыльцы;

$Np$  – подсчитанное количество пыльцевых зерен;

$T$  – количество добавленных таблеток;

$Nlt$  – количество спор *Lycopodium clavatum* в одной таблетке;

$V$  – объем/масса отобранного образца;

$Nl$  – количество подсчитанных спор *Lycopodium clavatum*.

При интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа особое внимание уделялось ходу кривых отдельных палинотипов, их взаимному расположению, а также появлению максимумов содержания таксонов (Пыльцевой анализ, 1950). При построении диаграмм нами было использовано традиционное расположение таксонов в диаграмме – по группам видов (деревья и кустарники, травы, споровые растения). В каждой группе палинотипы располагаются в алфавитном порядке (Moore *et al.*, 1991).

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

### 4.1. Зоогенное отложение Конте-3

Для зоогенного отложения Конте-3 было выполнено четыре радиоуглеродные датировки. Полученные результаты представлены в таблице 2. Помимо полученных радиоуглеродных датировок в таблице указан калиброванный возраст образцов, вычисленный по модели скорости роста отложения, которая была построена с помощью компьютерной программы Vchron 3.1. Построенная на основании полученных радиоуглеродных датировок модель скорости роста отложения (рисунок 8) показала, что осадконакопление в скальной нише Конте началось около 7000 л.н. Отложение накапливалось равномерно, скорость осадконакопления составляла около 0,03 мм/год.

Таблица 2. Радиоуглеродные датировки зоогенного отложения Конте-3 и калиброванный возраст слоев, рассчитанный с помощью программы Vchron 3.1.

Лабораторный №	Глубина (см)	Радиоуглеродный возраст (лет назад)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана±2σ)
ИЭМЭЖ-1398	1–3	Современный	580	270 – 920
	3–6		1580	1135 – 1870
ИЭМЭЖ-1397	6–10	2015±185	2465	2070 – 2840
ИЭМЭЖ-1396	10–13	3010±55	3510	3050 – 4185
	13–16		5220	4450 – 5900
ИЭМЭЖ-1395	16–20	5800±195	6900	6355 – 7795

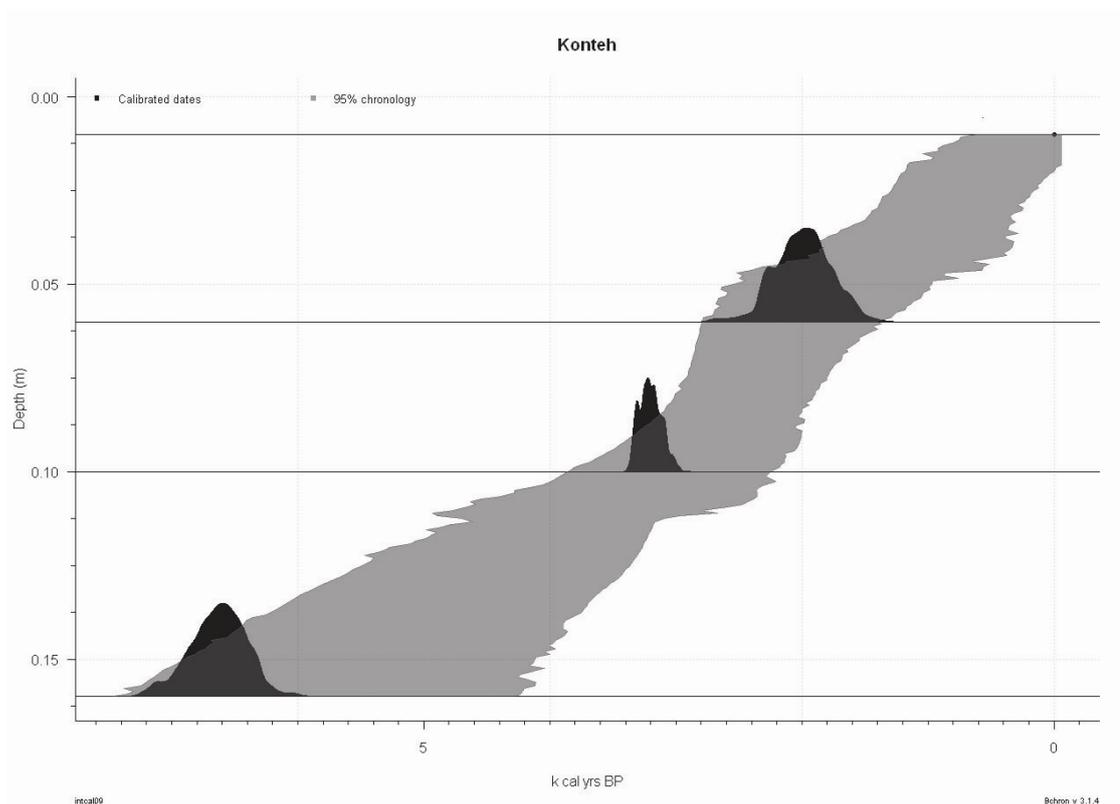


Рисунок 8. Модель скорости роста зоогенного отложения Конте-3.

Всего в спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Конте-3 нами было зарегистрировано 23 пыльцевых типа разных таксономических рангов. 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.*) (рисунок 9). Пыльцевые спектры отложения Конте-3 характеризуются значительным преобладанием пыльцы травянистых растений – от 71 до 97% приходится на долю пыльцы трав. Процентное содержание пыльцы древесных растений и кустарников составляет от 1,5 до 16,7%, а на долю папоротников приходится от 0,1 до 20% (в данном случае проценты даны без учета неопределенной пыльцы). Процентное содержание неопределенной пыльцы колеблется от 17 до 57%, оно наиболее велико в нижней части отложения вследствие плохой сохранности пыльцы. Среди древесных палинотипов наибольшую роль в составе спорово-пыльцевых спектров играет пыльца ногоплодника (*Podocarpus*), ее доля составляет 17-93% от суммы всей древесной пыльцы. Также значительную роль в древесной части спектров играет пыльца можжевельника (*Juniperus*) – на ее долю приходится от 7 до 67% всей древесной пыльцы. Пыльцевые зерна других древесных таксонов (*Ericaceae*, *Hagenia abyssinica*, *Olea*) отмечены единично или редко. Пыльца древесных растений в целом немногочисленна и, по-видимому, привнесена в отложение воздушными потоками из нижележащих лесных

поясов растительности.

Пыльца травянистых растений представлена в общей сложности 17 палинотипами, однако наибольшую роль в составе спорово-пыльцевых спектров играют только три из них. На долю палинотипа подсемейства астровых (Asteroideae) семейства сложноцветных (Asteraceae) приходится от 30 до 72% от суммы пыльцы травянистых растений. Помимо астровых в формировании спорово-пыльцевых спектров большую роль играют злаки (Poaceae) – их процентное содержание колеблется от 2,5 до 36%. Также в составе спорово-пыльцевых спектров заметно участие пыльцы крапивных (Urticaceae) (от 1,5 до 53% от суммы всей определенной пыльцы и от 2 до 35% от суммы пыльцы травянистых растений) (рисунок 9).

Состав спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Конте-3 в целом по профилю изменяется незначительно. В нижних слоях несколько богаче представлена пыльца злаков (30-50%), чем астровых и крапивных (20–40% и 1,5–14%, соответственно). Процентное содержание пыльцы древесных растений в нижних слоях также в целом выше (2–17%). В верхних слоях отложения процентное содержание пыльцы злаков падает до 4–26%, процентное содержание пыльцы астровых увеличивается до 33–70%. На долю пыльцы древесных растений в верхней части отложения приходится в среднем около 2,5% (1,5–3,5%). Процентное содержание спор папоротников в верхней части отложения заметно меньше, на них приходится от 0,1 до 12,5%.

В спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Конте-3 не отмечена пыльца некоторых важных для флоры афроальпийского пояса видов (например, *Lobelia rhynchopetalum*, Scrophulariaceae) а также видов лесных горных поясов растительности (например, *Hypericum revolutum*), что может быть связано с особенностями их опыления, и, как следствие, малой продуктивностью и плохой сохранностью пыльцы.

В образцах, отобранных из отложения Конте-3, 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 (2700000–29410000 зерен/грамм) (рисунок 10). Наиболее бедным пылью является самый нижний слой – 19–20 см (10000 зерен/грамм). Суммарная концентрация древесной пыльцы варьирует от 770 до 89000 зерен/грамм, концентрация спор папоротников – от 1700 до 13900 зерен/грамм. Суммарная концентрация травянистых растений изменяется в пределах от 7700 до 2866000 зерен/грамм.

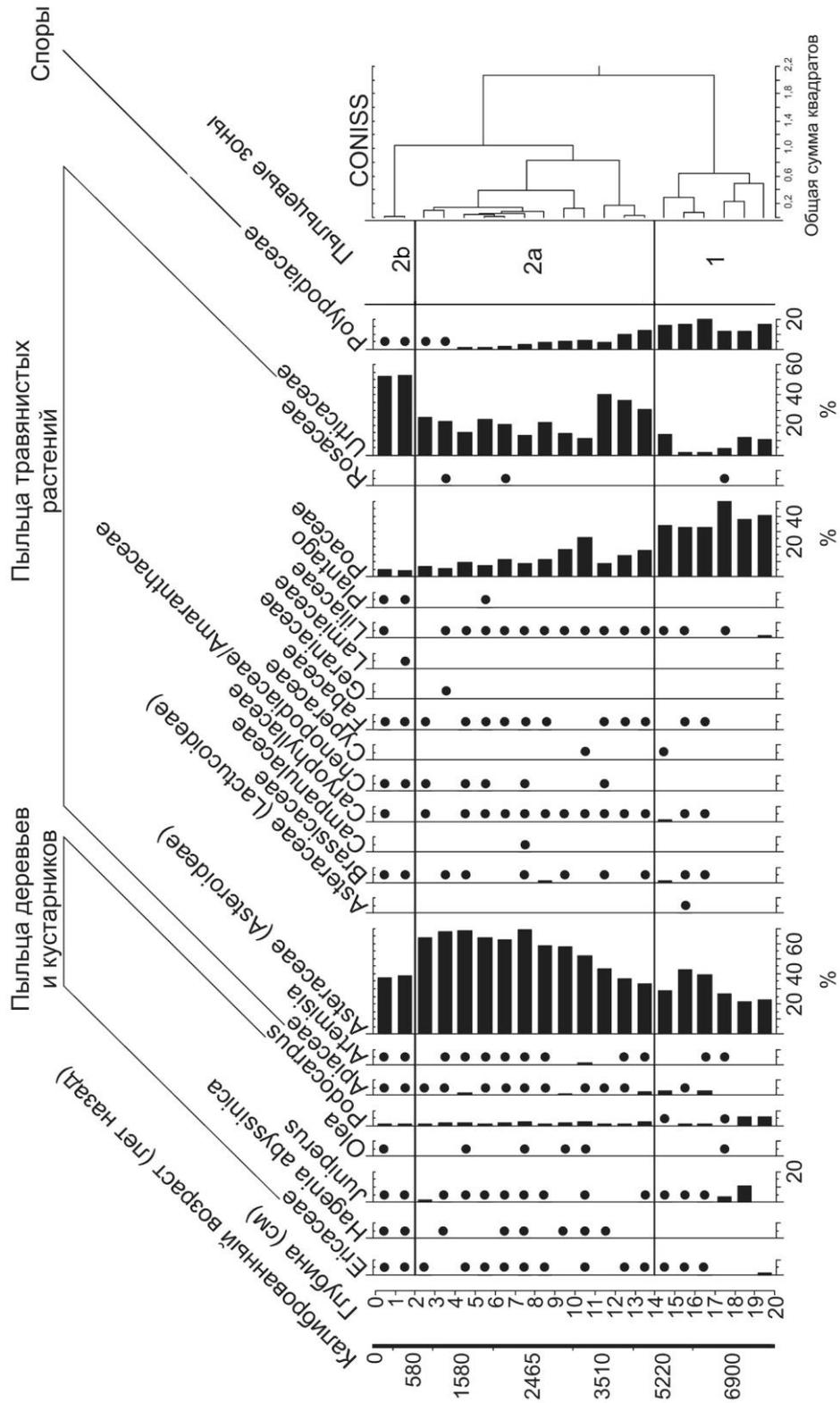


Рисунок 9. Процентная спорово-пыльцевая диаграмма зоогенного отложения Конте-3 (точками указано процентное содержание таксонов <1%).

На основании стратиграфически ограниченного кластерного анализа (CONISS) в профиле отложения Конте-3 было выделено две пыльцевые зоны (ПЗ). В пределах пыльцевой зоны 2 (ПЗ-2) было дополнительно выделено две подзоны (рисунки 9 и 10).

Пыльцевая зона 1 (ПЗ-1) включает слои, сформировавшиеся в период 7300–4600 л.н. (глубина 14–20 см). В этой зоне процентное содержание пыльцы злаков выше, чем астровых (32–50% и 21–43%, соответственно). Концентрация пыльцы злаков в ПЗ-1 также несколько выше (4150–160000 зерен/грамм), чем концентрация пыльцы астровых (2300–135000 зерен/грамм). Заметно более высокое процентное содержание спор папоротников в ПЗ-1 (12–20%). Процентное содержание пыльцы древесных растений в ПЗ-1 также в целом выше (2–17%). Концентрации пыльцы всех таксонов и, как следствие, суммарной концентрации пыльцы в этой зоне значительно ниже, чем в вышележащей ПЗ-2.

Пыльцевая зона 2 (ПЗ-2) сформировалась в период 4600 л.н. – современность (глубина 0–14 см). В этой зоне увеличивается процентное содержание пыльцы астровых (33–70%), крапивных (до 53% в верхних слоях), а процентное содержание спор папоротников значительно падает (в среднем до 2,5%). Наиболее характерной чертой ПЗ-2 является значительное увеличение концентрации пыльцы древесных и кустарниковых растений (*Ericaceae*, *Podocarpus*, *Juniperus*) и появление новых древесных палинотипов (*Hagenia abyssinica*, *Olea*). Увеличение концентрации пыльцы вересковых происходит постепенно на протяжении всей зоны и достигает максимума в поверхностном образце (150–16700 зерен/грамм). Такая же тенденция характерна и для концентрации пыльцы можжевельника (1700–22200 зерен/грамм). Концентрация пыльцы ногоплодника высока на протяжении всей зоны (12100–51000 зерен/грамм), однако максимальной концентрации она достигает на глубине 9–10 см (2900–3000 л.н.) (51000 зерен/грамм). Заметно появление палинотипа *Hagenia abyssinica* в ПЗ-2. Этот пылевой тип появляется на глубине 11–12 см (3700 л.н.) в концентрации 1670 зерен/грамм, и его концентрация постепенно увеличивается. Концентрация спор папоротников резко падает от 152000 зерен/грамм в нижней части ПЗ-2 до 2780 зерен/грамм в верхней части. Пыльцевые зерна крапивных встречаются по всему профилю отложения, однако в ПЗ-2 концентрация этого палинотипа увеличивается. Концентрация пыльцы злаков на протяжении ПЗ-2 имеет нелинейную динамику, она постепенно увеличивается в нижней части ПЗ-2, достигая максимума в слое 9–10 см (2900–3000 л.н.) (463000 зерен/грамм), а затем начинает падать, достигая минимума в слое 3–4 см (1350 л.н.) (61000 зерен/грамм). В ПЗ-2 наблюдается постепенное увеличение концентрации пыльцы астровых, максимальных значений она



достигает в слоях 9-10 см (около 3000 л.н.) (1520000 зерен/грамм) и 4-5 см (1700 л.н.) (1614000 зерен/грамм).

Пыльцевая зона 2 имеет две подзоны. Спорово-пыльцевые спектры подзоны 2a (ПЗ-2a) (глубина 14-2 см; 4600-600 л.н.) в целом соответствуют общей характеристике ПЗ-2. В пределах подзоны 2a наблюдается период (около 3000(2500)–1500 л.н.), где увеличиваются концентрации пыльцы ногоплодника и астровых (до максимальных значений, указанных выше), лилейных (до 9000 зерен/грамм), спор папоротников (до 140000 зерен/грамм); суммарная концентрация пыльцы здесь также очень высока (2620000 зерен/грамм) (рисунок 10). В течение 1000-1500 лет (3000(2500)-1500 л.н.) содержание этих палинотипов держится на высоком уровне, а затем падает около 1500 л.н.

Подзона 2b (глубина 2–0 см; 600 л.н. – современность) характеризуется заметными изменениями в составе спорово-пыльцевых спектров. Здесь резко увеличивается процентное содержание и концентрация пыльцы крапивы (до 53% и 1562000 зерен/грамм, соответственно), а также появляется пыльца подорожника в концентрации 5560 зерен/грамм (рисунок 10). В этой подзоне максимального значения достигает концентрация пыльцы хагении (8340 зерен/грамм). Максимальных значений здесь достигает концентрация пыльцы можжевельника (22200 зерен/грамм в верхнем слое отложения) и концентрация пыльцы маревых/амарантовых (5560 зерен/грамм), а также суммарная концентрация пыльцы (2941000 зерен/грамм).

#### **4.2. Зоогенное отложение Финча Хабера-2**

Зоогенное отложение Финча Хабера-2 имеет сложную стратиграфию. На глубине 57-86 см в отложении залегает слой из камней и обломков горной породы, разделяющий отложение на два уровня. 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 зоогенного отложения Финча Хабера-2 были получены радиоуглеродные датировки десяти образцов с разных глубин (таблица 3).

Таблица 3. Радиоуглеродные датировки зоогенного отложения Финча Хабера-2 и калиброванный возраст слоев, рассчитанный с помощью программы Vchron 3.1.

Лабораторный №	Глубина (см)	Радиоуглеродный возраст (лет назад)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана±2σ)
ИЭМЭЖ-1429	10–11	730±45	1685	860 – 2440
ИЭМЭЖ-1428	11–15	2020±135	3705	2275 – 5235
ИЭМЭЖ-1427	15–19	4820±150	6255	5585 – 6840
ИЭМЭЖ-1430	19–22	6170±180	7320	6985 – 7645
	22–26		7960	7590 – 8285
ИЭМЭЖ-1426	26–29	7815±185	8440	8240 – 8620
	29–32		8610	8415 – 8825
ИЭМЭЖ-1425	32–35	7620±150	9055	8735 – 9485
ИЭМЭЖ-1424	35–38	8170±270	11120	9720 – 12525
ИЭМЭЖ-1423	38–41	10980±235	13370	12830 – 13915
ИЭМЭЖ-1422	41–45	12195±245	14170	13830 – 14525
	45–48		14580	14220 – 14955
ИЭМЭЖ-1421	48–51	12110±320	15070	14600 – 15985

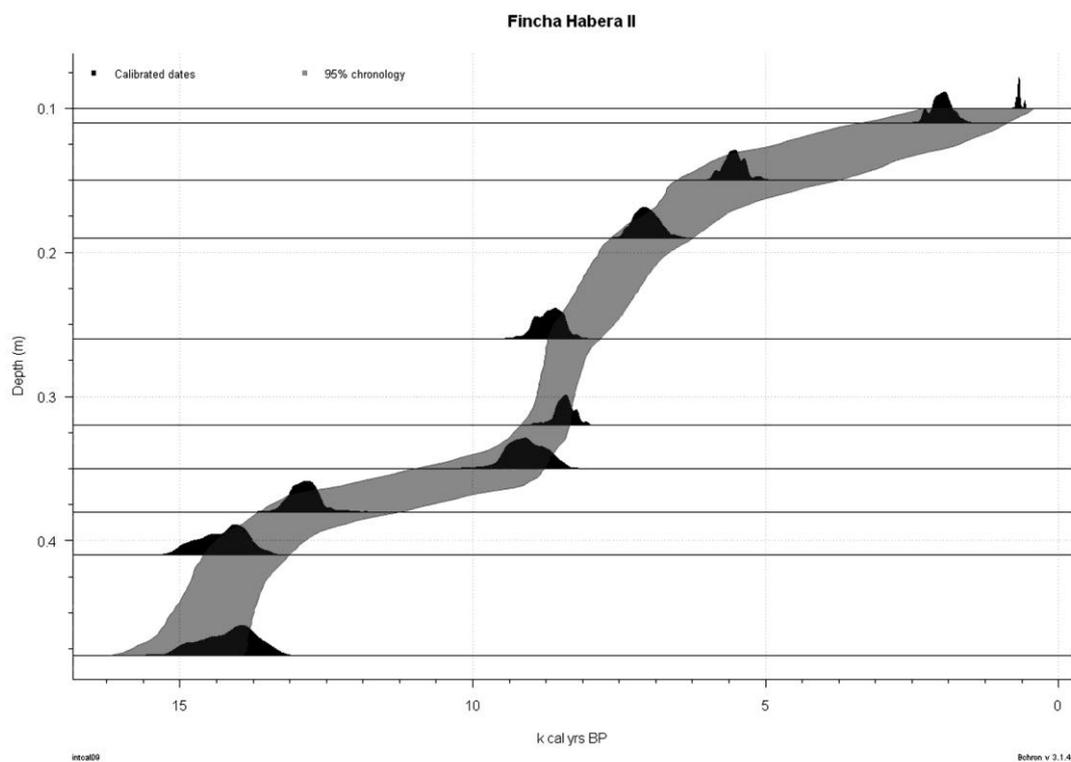


Рисунок 11. Модель скорости роста зоогенного отложения Финча Хабера-2.

Построенная на основании полученных датировок модель скорости роста (рисунок 11) показывает, что отложение Финча Хабера-2 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 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 закончилось около 1500 л.н. (таблица 3, рисунок 11).

Как уже было сказано выше, зоогенное отложение Финча Хабера-2 имеет сложную стратиграфию (см. главу 4). Спорово-пыльцевой спектр нижней толщи отложения очень беден и представлен всего тремя определенными палинотипами (*Asteroidae*, *Poaceae*, *Artemisia*). Их процентное содержание в спектре составляет 25–36%, 35–65% и 0,7% соответственно. Концентрации пыльцы в этой толще невелики (относительно верхней толщи), суммарная концентрация составляет 250340–319700 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрации *Asteroidae*, *Poaceae*, *Artemisia* составляют, соответственно, 89930–128500 зерен/см<sup>3</sup>, 132460–336380 зерен/см<sup>3</sup> и 3780 зерен/см<sup>3</sup>.

В спорово-пыльцевых спектрах верхней толщи зоогенного отложения Финча Хабера-2 всего было идентифицировано 22 таксона, из них семь – древесные и кустарниковые растения, 14 – травянистые растения, а также один – папоротники (*Polypodiaceae s.l.*). Один морфологически хорошо отличимый пыльцевой тип не был идентифицирован. Спорово-пыльцевые спектры образцов из зоогенного отложения Финча Хабера-2 характеризуются абсолютным процентным преобладанием пыльцы травянистых растений — на их долю приходится от 88 до 99% от суммы всей определенной пыльцы (рисунок 12).

Содержание пыльцы древесных растений и кустарников в среднем не превышает нескольких процентов, и колеблется от 1 до 11%. Споры папоротников (*Polypodiaceae s.l.*) также зарегистрированы в спектрах зоогенного отложения Финча Хабера-2, однако их процентное содержание крайне мало – от 0,2 до 2,5%. Процентное содержание всей неопределенной пыльцы и спор колеблется от 6 до 14% (рисунок 12).

Среди пыльцы древесных растений и кустарников наиболее обильно представлен палинотип ногоплодника (*Podocarpus*). На его долю приходится от 17 до 91% от суммы всех древесных палинотипов. На протяжении всего профиля отложения в спектрах встречается пыльца вересковых (*Ericaceae*) (9–43%). Пыльцевые зерна остальных древесных палинотипов – *Juniperus*, *Hagenia abyssinica*, *Olea*, *Myrica*, *Moraceae* –

встречаются единично, причем *Moraceae* и *Olea* – только в поверхностном образце (рисунок 12).

Спорово-пыльцевые спектры образцов из отложения Финча Хабера-2 монодоминантные. Абсолютным доминантом в составе спорово-пыльцевых спектров является пыльца злаков (*Poaceae*), на долю которой приходится от 50% до 92% от суммы всей определенной пыльцы и спор (рисунок 12). Остальные палинотипы играют незначительную роль в формировании спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Финча Хабера-2. Среди других травянистых палинотипов наиболее заметным является присутствие пыльцы подсемейства астровых (*Asteroideae*) – ее процентное содержание колеблется от 1,7 до 14,3%. Важной особенностью спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Финча Хабера-2 является появление пыльцы крапивных в двух верхних слоях отложения. На глубине 11–15 см процентное содержание пыльцы *Urticaceae* составляет 2%, а в поверхностном образце (10-11 см) увеличивается до 3,5% (рисунок 12).

Спорово-пыльцевой спектр поверхностного образца зоогенного отложения Финча Хабера-2 значительно отличается от нижележащих образцов. Он характеризуется наибольшим таксономическим разнообразием (в нем представлено 18 из 22 идентифицированных таксонов), самым низким процентным содержанием пыльцы злаков (50%), и, следовательно, высоким процентным содержанием пыльцы других таксонов: *Asteroideae* – 13%, *Lactucoideae* – 6%, *Fabaceae* и *Apiaceae* – 5%, *Urticaceae* – 3%, *Podocarpus* – 4% от суммы всей определенной пыльцы и спор. В целом же состав спорово-пыльцевых спектров по профилю отложения меняется крайне слабо. Заметно постепенное увеличение процентного содержания пыльцы подсемейства лактуковых (*Lactucoideae*) по мере роста отложения (от 0,2 до 6%). Такая же тенденция наблюдается и для палинотипа ногоплодника, его процентное содержание постепенно возрастает с 0,2 до 4%. Интересна также динамика пыльцы астровых (*Asteroideae*): в нижнем слое ее процентное содержание является наибольшим (14,3%), и по мере роста отложения оно падает и достигает минимума на глубине 26–29 см (8400 л.н.), после чего начинает постепенно расти и в поверхностном слое достигает 13%.

В образцах из отложения Финча Хабера-2 так же, как и в отложении Конте-3, отсутствуют некоторые палинотипы важных представителей растительного покрова этих высот (*Hypericum revolutum* и др.). Причина этого отсутствия, вероятно, такая же, как и в отложении Конте-3 — особенности опыления этих видов и плохая сохранность пыльцы.

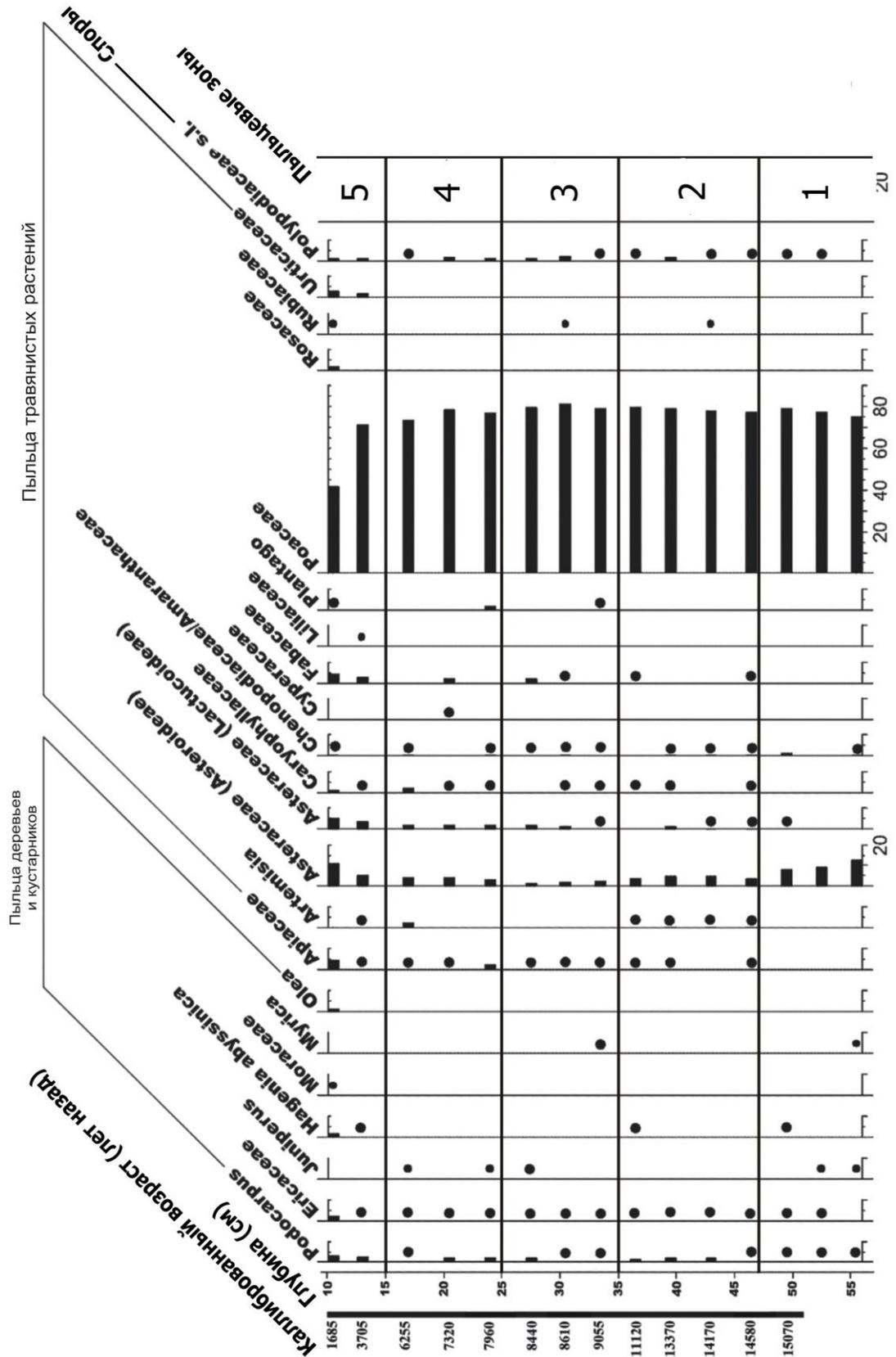


Рисунок 12. Процентная спорово-пыльцевая диаграмма зоогенного отложения Финча Хабера-2 (точками указано процентное содержание таксонов  $<1\%$ ).

Суммарная концентрация определенной пыльцы и спор в образцах из отложения Финча Хабера-2 варьирует от 1413000 до 3791000 зерен/см<sup>3</sup>. Наиболее богат пылью поверхностный слой отложения. В целом динамика изменения суммарной концентрации по профилю отложения нелинейна — она имеет несколько хорошо выраженных пиков и периодов уменьшения концентрации (рисунок 13). Суммарная концентрация древесных и кустарниковых палинотипов варьирует от 22500 до 111500 зерен/см<sup>3</sup>, концентрация спор папоротников — от 4500 до 72500 зерен/см<sup>3</sup>. Суммарная концентрация пыльцы травянистых растений наиболее велика и изменяется в пределах от 1353000 до 3336000 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрация неопределенной пыльцы и спор колеблется от 120000 до 753000 зерен/см<sup>3</sup>.

Анализ спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Финча Хабера-2 также включал в себя стратиграфически ограниченный кластерный анализ (CONISS) как процентных данных, так и данных по концентрациям отдельных палинотипов. Границы зон, выделенных при помощи кластерного анализа, не совпадали друг с другом, поэтому выделение пыльцевых зон было проведено методом экспертной оценки с применением данных, полученных в результате кластерного анализа. Стратиграфически ограниченный кластерный анализ CONISS является формальным математическим методом, поэтому при проведении анализа использующая его компьютерная программа придает всем анализируемым таксонам одинаковый вес, что в нашем случае не совсем верно. В монодоминантных спектрах таксоны, важные для анализа и отражающие высотную поясность или являющиеся антропогенными индикаторами (например, древесные палинотипы, *Urticaceae* и *Plantago*), практически не заметны в диаграммах из-за абсолютного преобладания одного пыльцевого типа. В отличие от формальных методов, применяющих математический аппарат, метод экспертной оценки позволяет обращать внимание на такие таксоны и выделять пыльцевые зоны в соответствии с их динамикой. Применение метода экспертной оценки совместно с данными, полученными по результатам кластерного анализа, позволило нам выделить 5 пыльцевых зон в верхней толще отложения Финча Хабера-2 (ПЗ) (рисунок 13).

Пыльцевая зона 1 (ПЗ-1) зоогенного отложения Финча Хабера-2 включает три нижних слоя, сформировавшихся в период до 15000 л.н. (глубина 48–57 см). Время начала формирования отложения определить не удалось. Время формирования ПЗ-1 приходится на период позднего плейстоцена. Концентрация пыльцы злаков колеблется в этой зоне в пределах от 1766300 до 1962400 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрация пыльцевых зерен *Asteroidae* в

нижнем слое составляет 300300 зерен/см<sup>3</sup>, а затем постепенно снижается до 18500 зерен/см<sup>3</sup> в верхнем слое этой зоны. Пыльцевые зерна можжевельника встречаются в двух нижних слоях отложения в концентрации 17700–18800 зерен/см<sup>3</sup>, а затем исчезают. Концентрация пыльцы *Podocarpus* относительно низка (4420–23500 зерен/см<sup>3</sup>). Здесь в относительно высоких концентрациях присутствует пыльца маревых/амарантовых (8800–27000 зерен/см<sup>3</sup>). В этой зоне наиболее низки концентрации спор папоротников (4500–9400 зерен/см<sup>3</sup>), при этом в самом нижнем слое отложения они отсутствуют. Общее таксономическое разнообразие зоны невелико, в ней отмечено всего 9 из 22 идентифицированных таксонов.

Пыльцевая зона 2 (ПЗ-2) сформировалась в период 15000–10000 л.н. (глубина 35–48 см) и включает в себя четыре слоя. В ПЗ-2 увеличивается общее таксономическое разнообразие, появляются пыльцевые зерна *Artemisia*, *Ariaceae*, *Lactucoideae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Rubiaceae*. Концентрация пыльцы злаков в этой зоне имеет нелинейную динамику, в нижнем слое (45–48 см, 14600 л.н.) она увеличивается до 2111000 зерен/см<sup>3</sup>, затем резко падает до 1328000 зерен/см<sup>3</sup> в слое 41–45 см (14200 л.н.), после чего снова вырастает до 2083000 зерен/см<sup>3</sup> (слой 38–41 см, 13400 л.н.). Поскольку палинотип *Roaseae* является ярко выраженным доминантом спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Финча Хабера-2, динамика изменений суммарной концентрации пыльцы в точности повторяет тренд изменения концентрации пыльцы злаков (рисунок 10). В ПЗ-2 в целом увеличивается концентрация пыльцы *Podocarpus* (от 15560 до 48950 зерен/см<sup>3</sup>), и лишь в верхнем слое ПЗ-2 (11100 л.н.) отмечено ее снижение до 24330 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрация пыльцы подсемейства астровых продолжает постепенно снижаться (до 81100 зерен/см<sup>3</sup>). Растет концентрация пыльцы вересковых (до 16220 зерен/см<sup>3</sup>). В ПЗ-2 отмечается резкое снижение концентрации пыльцы маревых/амарантовых до 3430–5440 зерен/см<sup>3</sup> и полное ее исчезновение в верхнем слое (35–38 см, 11100 л.н.). Отличительной особенностью ПЗ-2 является появление пыльцы полыни, концентрация которой в верхнем слое (35–38 см, 11100 л.н.) достигает 16220 зерен/см<sup>3</sup>. В ПЗ-2 заметно увеличивается концентрация спор папоротников по сравнению с ПЗ-1 (15600–38100 зерен/см<sup>3</sup>). Модель скорости роста отложения (рисунок 8) показывает, что верхняя часть ПЗ-2 характеризуется достаточно низкой скоростью осадконакопления.

Пыльцевая зона 3 (ПЗ-3) сформировалась в период 10000–8200 л.н. (глубина 26–35 см). Модель скорости роста отложения показывает, что в период формирования ПЗ-3 осадконакопление шло очень активно и отложение росло с высокой скоростью (рисунок 8). Здесь растет концентрация пыльцы *Podocarpus*, и в верхнем слое ПЗ-3

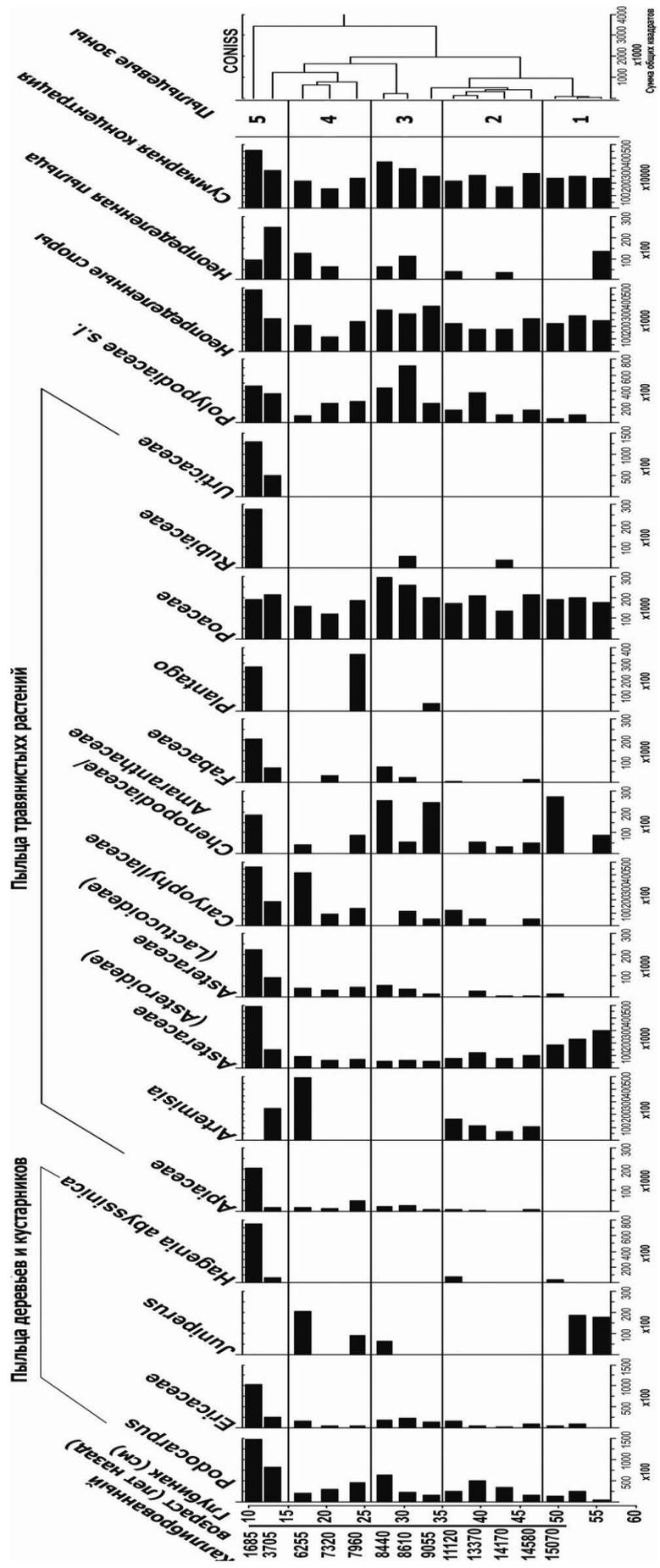


Рисунок 13. Диаграмма концентрации зоогенного отложения Финча Хабера-2.

(26-29 см, 8450 л.н.) она достигает 62800 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрация пыльцы вересковых достигает 22300 зерен/см<sup>3</sup> в середине зоны, а затем снижается до 18850 зерен/см<sup>3</sup>. Для спорово-пыльцевых спектров ПЗ-3 характерно увеличение концентрации пыльцы злаков (1992400–2914650 зерен/см<sup>3</sup>), лактуковых (14550–56550 зерен/см<sup>3</sup>), бобовых (22300–75400 зерен/см<sup>3</sup>), что находит свое отражение в увеличении суммарной концентрации пыльцы с 2525700 зерен/см<sup>3</sup> до 3662200 зерен/см<sup>3</sup>. В высоких концентрациях присутствует пыльца полыни. Концентрация пыльцевых зерен подсемейства астровых достигает своего минимума и составляет 56540 зерен/см<sup>3</sup> в верхнем слое ПЗ-3 (26–29 см, 8450 л.н.). Интересна динамика концентраций пыльцы маревых/амарантовых. Первые имеют высокую концентрацию в верхнем (26–29 см, 8450 л.н.) и нижнем (32–35 см, 9050 л.н.) слоях ПЗ-3 (25130 и 24240 зерен/см<sup>3</sup>, соответственно), а в среднем (29–32 см, 8600 л.н.) слое – в 5 раз более низкую (5580 зерен/см<sup>3</sup>).

Пыльцевая зона 4 (ПЗ-4) сформировалась в период 8200 – около 5000 л.н. (глубина 15-26 см). Скорость осадконакопления в этот период времени несколько снизилась, однако все еще была довольно высока (рисунок 8). Зона включает в себя три слоя. На протяжении этой зоны наблюдается постепенное уменьшение концентрации пыльцы *Podocarpus* (от 44600 до 20650 зерен/см<sup>3</sup>). Также уменьшается концентрация пыльцы *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* (от 8920 до 4130 зерен/см<sup>3</sup>). В нижнем слое этой зоны (22–26 см, 7960 л.н.) концентрация пыльцы *Ariaceae* достигает своего максимального значения и затем начинает постепенно падать (от 49060 до 20650 зерен/см<sup>3</sup>). Начавшееся в ПЗ-3 падение концентрации спор папоротников продолжается в ПЗ-4 – в верхнем слое этой зоны (15–19 см, 6250 л.н.) она уменьшается до 8260 зерен/см<sup>3</sup>. В нижнем слое (22–26 см, 7960 л.н.) ПЗ-4 появляется пыльца подорожника (*Plantago*) в концентрации 35680 зерен/см<sup>3</sup>, однако сразу же исчезает. Упавшая в начале ПЗ-4 концентрация пыльцы вересковых (до 4500 зерен/см<sup>3</sup>) постепенно увеличивается до 16520 зерен/см<sup>3</sup>. Концентрация пыльцы гвоздичных резко увеличивается в верхнем слое ПЗ-4 (15–19 см, 41300 зерен/см<sup>3</sup>). Концентрация появившейся в верхнем образце ПЗ-3 пыльцы можжевельника на протяжении ПЗ-4 увеличивается до 20650 зерен/см<sup>3</sup>. В верхнем слое ПЗ-4 (15–19 см) в спектре вновь появляется пыльца полыни, ее концентрация достигает максимума (49560 зерен/см<sup>3</sup>). Происходит снижение концентрации доминанта спектра отложения – пыльцы злаков – до 1200300 зерен/см<sup>3</sup> в среднем слое (19–22 см, 7320 л.н.) ПЗ-4. Также падает и суммарная концентрация пыльцы, достигая минимального значения (1413000 зерен/см<sup>3</sup>).

Пыльцевая зона 5 (ПЗ-5) состоит из двух верхних слоев отложения (10–11 и 11–

15 см), время формирования которых – 5000–1500 л.н. Модель скорости роста отложения показывает, что скорость осадконакопления была очень низкой на протяжении всего периода (рисунок 8). В этой зоне, особенно в поверхностном образце, отмечено наибольшее таксономическое разнообразие спорово-пыльцевых спектров. Концентрация пыльцы большинства таксонов растет и достигает максимума в верхнем слое. Как следствие, достигает максимума и суммарная концентрация пыльцы (3791000 зерен/см<sup>3</sup>). В больших концентрациях появляется пыльца *Hagenia abyssinica* (в поверхностном слое – 74330 зерен/см<sup>3</sup>). Концентрация пыльцы полыни уменьшается до 24780 зерен/см<sup>3</sup> в слое 11–15 см, а в поверхностном слое она вовсе исчезает. Наиболее заметное событие в спорово-пыльцевых спектрах ПЗ-5 – появление пыльцы крапивных. Она появляется в нижнем слое ПЗ-5 (11–15 см) в концентрации 49600 зерен/см<sup>3</sup>, а в поверхностном образце достигает 130100 зерен/см<sup>3</sup>. В поверхностном слое вновь появляется пыльца подорожника в концентрации 28000 зерен/см<sup>3</sup>.

#### 4.3. Зоогенное отложение Кача

Для зоогенного отложения Кача было выполнено четыре радиоуглеродные датировки (таблица 4). Построенная на основании полученных датировок модель скорости роста отложения показала, что зоогенное отложение Кача имеет возраст около 6500 лет (рисунок 14). Скорость осадконакопления в скальной нише Кача была относительно высока в период 6500-4600 л.н., а затем снизилась и в период 4600 л.н. – современность была относительно более низкой.

Спорово-пыльцевые спектры зоогенного отложения Кача наиболее разнообразны в таксономическом плане среди всех изученных отложений – всего нами было идентифицировано 32 палинотипа разных рангов. Среди определенных палинотипов 10 принадлежат деревьям и кустарникам, 19 – травянистым растениям и три представлены спорами папоротников и мхов (рисунок 15). Так же как и во всех остальных изученных зоогенных отложениях, спорово-пыльцевые спектры отложения Кача характеризуются процентным преобладанием травянистых растений. На их долю приходится от 44 до 80% от суммы всей определенной пыльцы и спор. Процентное содержание пыльцы древесных и кустарниковых палинотипов колеблется от 1 до 16%. В спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Кача зарегистрировано наибольшее процентное содержание спор папоротников среди всех изученных зоогенных отложений – на их долю приходится

от 11,5 до 37% от суммы всей определенной пыли и спор. Также в спектрах зоогенного отложения Кача зарегистрированы споры мхов, их процентное содержание – от 3,5 до 13,5%. Процентное содержание неопределенной пыли варьирует от 11 до 24% (рисунок 15).

Таблица 4. Радиоуглеродные датировки зоогенного отложения Кача и калиброванный возраст слоев, рассчитанный с помощью программы Bchron 3.1.

Лабораторный №	Глубина (см)	Радиоуглеродный возраст (лет назад)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана)	Калиброванный возраст (лет назад) (медиана±2σ)
ИЭМЭЖ-1842	28–31	Современный	565	145 - 2530
ИЭМЭЖ-1832	65–68	4020±60	4530	4290 - 4760
ИЭМЭЖ-1833	80–82	4330±65	5000	4865 - 5450
ИЭМЭЖ-1834	130–132	5630±65	6500	6210 – 7230

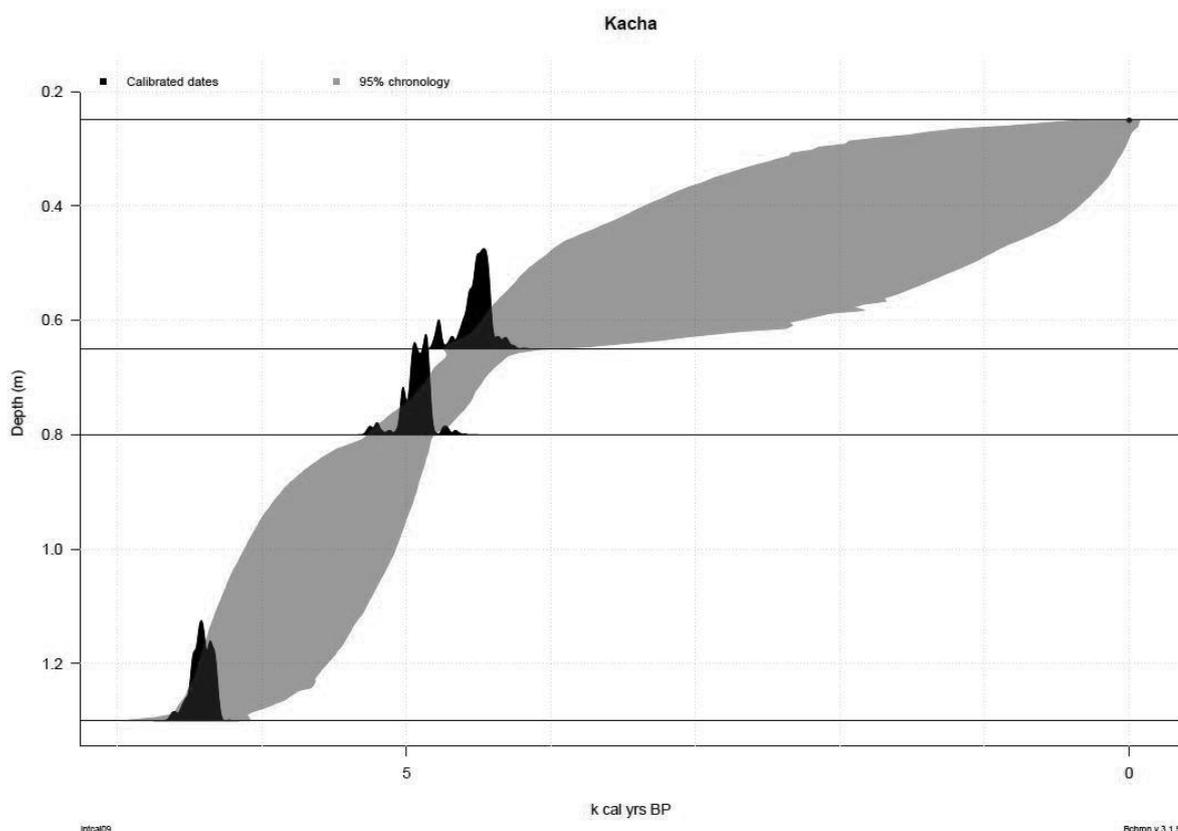


Рисунок 14. Модель скорости роста зоогенного отложения Кача.

Среди древесных и кустарниковых палинотипов в спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Кача наиболее обильно представлен палинотип ногоплодника (*Podocarpus*) – на его долю приходится от 6 до 73% от суммы всей древесной и кустарниковой пыльцы. Другой хорошо представленный в спектрах отложения Кача древесный палинотип – *Olea*, на его долю приходится 17–80% от суммы всей древесной пыльцы. Практически во всех слоях отложения Кача встречается пыльца *Ericaceae* и *Hagenia abyssinica*, однако их участие в составе спорово-пыльцевых спектров невелико – 2–33% и 3–17% соответственно. Пыльцевые зерна *Dodonaea*, *Ilex*, *Myrsine* и *Proteaceae* встречаются единично, причем *Dodonaea* и *Ilex* – только в поверхностном слое отложения. Палинотип *Celtis* в основном отмечен в средней части отложения, его процентное содержание колеблется от 6 до 44% от всей древесной пыльцы. Пыльцевые зерна *Syzygium* встречаются спорадически по всему профилю отложения, *Schefflera* – преимущественно в верхней части отложения (рисунок 15).

Пыльца травянистых растений представлена 19 палинотипами. Как и в случае с зоогенным отложением Финча Хабера-2, спорово-пыльцевые спектры зоогенного отложения Кача можно охарактеризовать как монодоминантные – на долю преобладающего палинотипа *Roaceae* приходится от 11 до 67% от суммы всей определенной пыльцы, что составляет от 21 до 87% от суммы всех травянистых палинотипов. Эта особенность наиболее ярко выражена в нижней части профиля отложения (рисунок 15). Помимо злаков в формировании спектров также играет роль пыльца астровых (*Asteroideae*) (0,8–16% от суммы всех травянистых палинотипов) и крапивных (4–42%). Также заметно участие пыльцы осоковых (*Cyperaceae*) – на ее долю приходится 0,2–16% (рисунок 15).

Споры папоротников в спектрах зоогенного отложения Кача представлены двумя группами: группой монолетних спор (*Polypodiaceae* s.l.) и группой трилетних спор. Их суммарное процентное содержание составляет от 12 до 37% от суммы всей определенной пыльцы и спор. Наиболее массово представлен палинотип *Polypodiaceae* – на его долю приходится от 7 до 28% от суммы всей определенной пыльцы и спор. Процентное содержание трилетних спор колеблется от 1 до 18% (рисунок 15).

Спорово-пыльцевые спектры зоогенного отложения Кача по профилю претерпевают некоторые изменения. Так, процентное содержание пыльцы травянистых растений при движении вверх по профилю в целом падает: если в нижней части оно достигает 80%, то в верхней части его среднее значение – около 50% (рисунок 15). Соответственно, растет процентное содержание пыльцы древесных и кустарниковых растений (в среднем с 1–2%

до 10–15%) и спор папоротников (с 15 до 30%). В шести верхних образцах отложения Кача особенно заметно увеличивается содержание пыльцы *Olea* (с 1% до 2–4% от суммы всей определенной пыльцы) и *Podocarpus* (с 1% до 10% от суммы всей определенной пыльцы). Эти изменения в процентном соотношении функциональных групп во многом обусловлены падением процентного содержания пыльцы доминанта спорово-пыльцевых спектров – *Roaseae* – ее доля уменьшается, в среднем, с 60% до 25%. Также по профилю отложения падает процентное содержание пыльцы *Syringaceae*, а вот содержание пыльцы *Asteroideae* и *Urticaceae*, наоборот, увеличивается (рисунок 15).

В большинстве образцов из зоогенного отложения Кача, как и в других изученных отложениях, были отмечены «комки» пыльцы, а также целые фрагменты пыльников с недоразвитой пыльцой. В основном они относились к палинотипу *Roaseae*, однако также был отмечен палинотип *Urticaceae* и пыльцевые комки неопределенной таксономической принадлежности.

В образцах, отобранных из зоогенного отложения Кача, суммарная концентрация определенной пыльцы и спор варьирует от 92200 до 497000 зерен/грамм. Наиболее бедны пыльцой образцы из средней части отложения – здесь суммарная концентрация пыльцы не превышает 178000 зерен/грамм (в среднем – 137000 зерен/грамм). Суммарная концентрация древесной и кустарниковой пыльцы в образцах из отложения Кача варьирует от 1100 до 41000 зерен/грамм, при этом она постепенно растет вверх по профилю. Концентрация пыльцы травянистых растений колеблется от 63000 до 277000 зерен/грамм, концентрация спор папоротников – от 13800 до 185500 зерен/грамм. Концентрация неопределенной пыльцы варьирует от 20000 до 92800 зерен/грамм.

С помощью стратиграфически ограниченного кластерного анализа (CONISS) на диаграммах зоогенного отложения Кача были выделены две пыльцевые зоны (ПЗ). В пределах пыльцевой зоны 1 было выделено две подзоны (рисунок 16).

Пыльцевая зона 1 (ПЗ-1) включает слои, сформировавшиеся в период от 6500 до 2500 л.н. (глубина 48–132 см). В этой зоне наиболее заметна монодоминантность пыльцевых спектров этого зоогенного отложения. Здесь на долю пыльцы злаков приходится от 41 до 67% от суммы всей определенной пыльцы. В ПЗ-1 в целом процентное содержание пыльцы травянистых растений намного выше, чем древесной пыльцы (63–80% и 1–6%, соответственно). Суммарная концентрация пыльцы в этой зоне изменяется в довольно широких границах (92200–271000 зерен/грамм). Так же, как и в случае с процентным содержанием, концентрации древесных палинотипов в этой зоне относительно низки: суммарная концентрация пыльцы древесных и кустарниковых



растений здесь не превышает 9600 зерен/грамм (в среднем 5100 зерен/грамм). В границах ПЗ-1 выделяются две ярко выраженные подзоны.

Подзона 1a (ПЗ-1a) включает в себя семь нижних образцов. Время ее формирования – 6500–5000 л.н. (глубина 132–85 см). В этой подзоне наиболее высока концентрация пыльцы злаков (51600–211300 зерен/грамм). Также здесь наиболее высока концентрация пыльцы осоковых (2000–36100 зерен/грамм) и розоцветных (400–1900 зерен/грамм).

Подзона 1b (ПЗ-1b) сформировалась в период 5000–2500 л.н. (глубина 78–48 см). В этой подзоне значительно снижается концентрация многих травянистых палинотипов. Особенно заметно падение концентрации Rosaceae (59200–117600 зерен/грамм), осоковых (180–7400 зерен/грамм), полыни (270–710 зерен/грамм). Пыльцевые зерна Rosaceae встречаются только в самом нижнем слое ПЗ-1b (77–78 см) в концентрации 550 зерен/грамм, а затем исчезают. Заметно снижается концентрация спор папоротников, в особенности Polypodiaceae s.l. (11300–25800 зерен/грамм). Соответствующим образом ведет себя и суммарная концентрация пыльцы – она также снижается (95000–177700 зерен/грамм). Примечательно появление в этой подзоне палинотипа *Celtis* в больших концентрациях. На протяжении ПЗ-1b она постепенно увеличивается и достигает 2700 зерен/грамм в слое 52–53 см (3150 л.н.). За исключением *Celtis*, содержание других древесных палинотипов по-прежнему остается на низком уровне.

Примечательно, что граница ПЗ-1 и ПЗ-2 совпадает с границей слоев отложения, выделенных и описанных при зачистке профиля отложения перед отбором образцов при полевых работах (см. главу материалы и методы).

Пыльцевая зона 2 (ПЗ-2) охватывает верхнюю часть отложения Кача и включает шесть верхних слоев. Время ее формирования – 2500 л.н. – современность (глубина 0–45 см). В этой зоне происходят наиболее заметные изменения спорово-пыльцевых спектров. В ПЗ-2 процентное содержание травянистых растений значительно падает (44–56%), а древесных и кустарниковых, наоборот, растет (8–16%). Среди травянистых наиболее заметно снижается процентное содержание злаков (11–32%), среди древесных палинотипов наиболее заметно растет процентное содержание ногоплодника (1,2–10% от суммы всей определенной пыльцы). Также в ПЗ-2 увеличивается процентное содержание спор папоротников (26–37%) и крапивных (2–21%) (рисунок 15). В ПЗ-2 постепенно растет суммарная концентрация пыльцы, достигающая максимума в поверхностном слое (163300–497000 зерен/грамм). Ярко выраженные изменения происходят в древесной части спектра. В ПЗ-2 увеличиваются концентрации всех



древесных палинотипов, за исключением *Celtis*, который в ПЗ-2 полностью исчезает. Концентрация пыльцы ногоплодника постепенно растет до слоя 29–30 см (560 л.н.), где достигает 25700 зерен/грамм. В поверхностном слое она падает до 6000 зерен/грамм. Концентрация пыльцы *Olea* также растет на протяжении всей ПЗ-2, однако, в отличие от ногоплодника, она достигает максимума в поверхностном образце (18700 зерен/грамм). Здесь заметно увеличиваются концентрации пыльцы *Ericaceae* (850–1950 зерен/грамм) и *Hagenia abyssinica* (540–6800 зерен/грамм). При этом концентрация пыльцы вересковых так же, как и ногоплодника, достигает своего максимума в слое 29–30 см (560 л.н.) и затем резко снижается, а концентрация пыльцы хагении, наоборот, достигает максимума в поверхностном образце. Резко возрастает концентрация пыльцы *Schefflera* (400–2600 зерен/грамм). Концентрация пыльцы *Syzygium* достигает максимального значения в слое 33–34 см (1000 л.н.) (3000 зерен/грамм).

На протяжении ПЗ-2 постепенно растет концентрация спор папоротников. Особенно это заметно в случае с палинотипом *Polypodiaceae* – его концентрация растет от 37750 до 95300 зерен/грамм. Концентрация пыльцы трилетных спор резко увеличивается в поверхностном образце (с 4400 до 90200 зерен/грамм). В ПЗ-2 резко увеличиваются концентрации многих травянистых палинотипов. Так, концентрация пыльцы *Ariaceae* достигает максимального значения в середине ПЗ-2 (слой 37–38 см, 1450 л.н., 7900 зерен/грамм), а затем постепенно падает. Такую же динамику имеет концентрация пыльцы бобовых, максимальное ее значение приходится на слой 33–34 см (1000 л.н., 6000 зерен/грамм). Концентрация пыльцы лилейных резко возрастает в нижнем слое ПЗ-2 (44–45 см, 2250 л.н., 28340 зерен/грамм), однако тут же резко падает. В поверхностном слое зоогенного отложения Кача заметно резкое увеличение концентрации пыльцы крапивных и подорожника (104700 и 13600 зерен/грамм, соответственно). Также в ПЗ-2 резко увеличивается концентрация пыльцы полыни (600–3800 зерен/грамм).

## 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

Спорово-пыльцевые спектры изученных зоогенных отложений характеризуются выраженным преобладанием одного палинотипа в каждом отложении. В случае отложений Финча Хабера-2 и Кача доминирующим палинотипом является пыльца злаков (Poaceae) (рисунки 12 и 15). В пыльцевых спектрах отложения Конте-3 преобладает пыльца подсемейства астровых (Asteroideae) семейства сложноцветных (Asteraceae) (рисунок 9). Монодоминантный характер пыльцевых спектров объясняется пометным происхождением отложений. Во всех изученных нами отложениях основной составляющей является помет травоядных животных. В отложениях Финча Хабера-2 и Конте-3 это в основном помет капского дамана, обитающего в подобных скальных нишах. Отложение Кача, предположительно, сформировано пометом диких копытных и других животных, посещавших данную скальную нишу.

Вероятно, такие пыльцевые спектры изученных зоогенных отложений объясняются доступностью для травоядных животных того или иного типа растительности в непосредственной близости от скальных ниш. В этом случае преобладание пыльцы сложноцветных в пыльцевых спектрах отложения Конте-3 объясняется структурой растительности плато Санетти, на котором расположена скальная ниша Конте. Наиболее заметными представителями афро-альпийских растительных сообществ плато Санетти являются подушковидные кустарники видов рода *Helichrysum* (Asteraceae). Возможно, именно они представляют собой основную часть пищевого рациона даманов в окрестностях ниши Конте, особенно в сухой сезон. На это указывают и изменения в составе спорово-пыльцевых спектров этого отложения на границе пыльцевых зон (рисунок 9). В нижней зоне процентное содержание злаков выше, чем астровых. Возможно, злаки составляли бóльшую долю в составе растительности плато Санетти и/или их вегетационный период был длиннее. Из-за этого доступность злаков в качестве кормового объекта для травоядных даманов была несколько выше, чем в настоящее время.

С окончанием Африканского влажного периода (см. ниже) представленность злаков в растительном покрове плато Санетти уменьшилась и даманы перешли на питание более доступными астровыми.

Для отложений Финча Хабера-2 и Кача характерно преобладание в пыльцевых спектрах 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 Роасеае в качестве пищевого объекта для травоядных животных всегда была высока, вне зависимости от климатических изменений, поэтому им не приходилось искать какие-либо другие корма. Следовательно, анализируя пыльцевые спектры 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 подобного генезиса следует учитывать и другие особенности формирования пыльцевых спектров этих отложений. Пыльцевой спектр зоогенного отложения формируется не только за счет пыльцы, поступающей в отложение, как показано выше, вместе с пометом травоядных, но и путем оседания пыльцы из атмосферы. 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 часто абсолютного 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. Так, в исследовании спорово-пыльцевых спектров отложения из пещеры Азых (юго-восточные предгорья Карабахского хребта, Кавказ) было показано, что информативными с точки зрения палеоклиматических реконструкций являются не только те растения, пыльца которых доминирует в спектрах, но и таксоны, пыльца которых отмечена в виде единичных зерен (Зеликсон, Губонина, 1985). Этим обусловлена необходимость применения метода подсчета концентрации пыльцы (см. главу 4). В нашем случае для реконструкции динамики растительности и климата мы использовали в большей степени как раз диаграммы концентрации пыльцы, но процентные диаграммы также были полезны для уточнения данных.

## 5.2. Динамика растительности северного макросклона гор Бале и плато Санетти

Пыльцевой спектр нижней толщи отложения Финча Хабера-2 беден пыльцевыми типами, здесь зарегистрирована только пыльца злаков, астровых и полыни. Наиболее представлена здесь пыльца злаков. Ввиду отсутствия радиоуглеродной датировки этих слоев определить их возраст не представляется возможным, однако, учитывая датировки вышележащей толщи, можно говорить о том, что эти слои были сформированы в позднем плейстоцене. Учитывая состав пыльцевого спектра нижней толщи, можно предположить, что эти слои были сформированы 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. Концентрации представленных пыльцевых типов относительно малы, поэтому можно говорить о достаточно разреженном растительном покрове. Такой тип растительности можно рассматривать как «пионерный» в условиях перигляциальных процессов, происходивших на этих высотах в течение последнего ледникового максимума. Стоит отметить, что такие спектры не имеют аналогов в современной растительности изучаемой территории.

Верхняя толща зоогенного отложения Финча Хабера-2 богаче пыльцой и другими органическими остатками, поэтому лучше продатирована. Слои, залегающие на глубине 48-57 см и относящиеся к ПЗ-1, сформировались в период до 15000 л.н. (таблица 3, рисунок 13), однако время начала их формирования неизвестно, так как слои с глубины 51-57 см из-за недостатка органического материала продатировать также не удалось. В целом, пыльцевые спектры этой пыльцевой зоны соответствуют неблагоприятным условиям позднеледникового — здесь высоки концентрации пыльцы астровых, маревых/амарантовых, злаков, общее таксономическое разнообразие спектров мало (отмечено всего девять из 22 идентифицированных таксонов). Такие же пыльцевые спектры в этот период времени зарегистрированы и в других отложениях изучаемого региона. Высокое процентное содержание пыльцы злаков, маревых/амарантовых и астровых было обнаружено в нижних слоях отложения торфяника Бадда (Hamilton, 1982) и озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007). Подобные спорово-пыльцевые спектры говорят 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. Также на засушливые условия в этот период указывает высокая концентрация пыльцы можжевельника и относительно низкая концентрация пыльцы ногоплодника. Такие спектры соответствуют распространению сухих горных хвойных лесов в нижележащих горных поясах. Сухие хвойные леса из ногоплодника и можжевельника распространены в горных районах Восточной Африки, в том числе и в горах Бале. 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). Преобладание пыльцы можжевельника свидетельствует о наибольшем распространении лесов этого типа в горах Бале в период до 15000 л.н., а отсутствие или низкие концентрации других древесных пыльцевых типов 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. состав спорово-пыльцевых спектров отложения Финча Хабера-2 начал меняться. На границе ПЗ-1 и ПЗ-2 исчезает пыльца можжевельника, предпочитающего засушливые местообитания. В этот момент можжевельник выпадает из состава древесной растительности, уступая место ногоплоднику, концентрация которого постепенно возрастает на протяжении ПЗ-2 отложения Финча Хабера-2. Одновременно с этим в спектрах отложения уменьшается концентрация пыльцы маревых/амарантовых, а также появляется несколько новых палинотипов: *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae* и происходит рост концентрации спор папоротников (*Polypodiaceae s.l.*). Такие изменения свидетельствуют о смене состава растительного покрова высокогорья. Непосредственно в высокогорье Бале состав растительности обогатился новыми таксонами, а растительный покров стал более сомкнутым.

На границе пыльцевых зон 2 и 3 зоогенного отложения Финча Хабера-2 (около 12500 л.н.) происходит увеличение концентрации пыльцы полыни, падение концентрации спор папоротников и пыльцы ногоплодника. Можно предположить, что в этот период на высотах 3000-3500 м н.у.м. горы Бале были покрыты растительностью саванного типа с преобладанием злаковников, полукустарников полыни и подушковидных форм астровых. Падение концентрации пыльцы ногоплодника говорит о том, что в этот момент верхняя граница леса опустилась ниже по склонам. Увеличение содержания пыльцы полыни наблюдается в этот период времени в спектрах озерного отложения Гарба

Гурача (Umer *et al.*, 2007).

Заметные изменения в составе растительного покрова гор Бале на высотах около 3500 м н.у.м. зарегистрированы около 10000 л.н. В спорово-пыльцевых спектрах ПЗ-3 отложения Финча Хабера-2 они маркируются исчезновением пыльцы полыни и увеличением концентрации пыльцы Роасеае, Ариасеае и Егисеае. Также в этой зоне наблюдается постепенный рост концентрации пыльцы ногоплодника. Горные лесные пояса растительности в этот момент времени поднялись вверх по склонам, эрикоидные растительные сообщества распространились до наибольших высот (около 4000 м н.у.м.), а состав травянистой растительности приобрел более мезофитный облик. Такая же тенденция наблюдается в пыльцевых спектрах озерного отложения Гарба Гурача. В спектрах этих донных осадков в это время (около 10000 л.н.) увеличивается доля древесной пыльцы, что также свидетельствует о более широком распространении лесных сообществ (Umer *et al.*, 2007).

Граница пыльцевых зон 3 и 4 отложения Финча Хабера-2 приходится на время около 8200 л.н. В нижней части ПЗ-3 в спектрах этого отложения 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. Однако эти изменения носили, вероятно, непродолжительный характер, о чем свидетельствует исчезновение пыльцевых зерен можжевельника из спектров отложения в средней части ПЗ-4.

Эта пыльцевая зона (ПЗ-4) сформировалась в период 8200-5000 л.н. В это время происходило постепенное снижение концентрации пыльцы *Podocarpus*, Ариасеае и спор папоротников. В верхней части ПЗ-4 (около 6200 л.н.) регистрируется резкое увеличение концентрации пыльцы *Juniperus*, а также появление пыльцы *Artemisia*. В составе растительного покрова в это время, вероятно, происходили изменения, указывающие на приобретение растительностью более ксероморфного облика. Падающая общая концентрация пыльцы может говорить о более разреженном, чем существовавшем ранее, растительном покрове на этих территориях.

Верхняя часть ПЗ-4 отложения Финча Хабера-2 имеет примерно такой же возраст, как и нижняя пыльцевая зона (ПЗ-1) отложения Конте-3, расположенного непосредственно на плато Санетти (4100 м н.у.м.). Время формирования ПЗ-1 отложения Конте-3 — 7300-4600 л.н. В этой зоне процентное содержание злаков выше (30–50%), чем астровых (20-40%) (рисунок 9). Также соотносятся и их концентрации (рисунок 10). Возможно, в

этот период времени злаки составляли бóльшую 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.

Значительные изменения в составе спорово-пыльцевых спектров зоогенного отложения Конте-3 наблюдаются на границе ПЗ-1 и ПЗ-2. Здесь происходит смена доминанта пыльцевых спектров — процентное содержание злаков падает (4-26%), а им на смену приходят представители подсемейства астровых (Asteroideae) семейства сложноцветных (33-70%) (рисунок 9). Также здесь появляется пыльца маревых/амарантовых. Такие пыльцевые спектры свидетельствуют об изменении растительности плато Санетти в сторону более засухоустойчивых сообществ с преобладанием подушковидных форм кустарничков семейства астровых. Здесь также наблюдается тенденция постепенного увеличения концентрации пыльцы можжевельника, что указывает на начало активного распространения сухих горных можжевельниковых лесов на северном макросклоне гор Бале. Такая же тенденция увеличения процентного содержания пыльцы можжевельника наблюдается и в пыльцевых спектрах озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007).

В пыльцевых спектрах средней части ПЗ-2 отложения Конте-3 (около 3000-2500 л.н.) наблюдается увеличение концентрации астровых, лилейных, зонтичных и некоторых других палинотипов. Суммарная концентрация пыльцы в целом демонстрирует наиболее высокие значения. Подобные изменения могут говорить в пользу увеличения разнообразия растительного покрова плато Санетти и его бóльшей сомкнутости в этот период времени, в связи с чем доступность различных пищевых объектов для травоядных животных стала значительно выше, чем раньше. Также здесь зарегистрирован рост концентрации пыльцы ногоплодника и вересковых. Доля участия ногоплодника в нижерасположенных лесных сообществах увеличилась, а эрикоидный пояс растительности поднялся несколько выше по склонам. Это предположение подтверждают данные спорово-пыльцевых спектров озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007), а также торфяников Оргоба-4 и Тамса (Mohammed, Bonnefille, 1998, 2002), расположенных на территории гор Бале. В течение периода 3000(2500)-1500 л.н. в спектре озерного отложения происходило резкое уменьшение процентного содержания пыльцы *Juniperus* и незначительное увеличение содержания пыльцы *Ericaceae*, что свидетельствует об отступлении сухих можжевельниковых лесов и небольшом повышении верхней границы эрикоидного пояса. Сходные изменения описаны и при спорово-пыльцевом анализе торфяных отложений (Mohammed,

Bonnefille, 1998, 2002). В пыльцевых спектрах отложения Конте-3 нами отмечено, что в течение около 1000-1500 лет (3000(2500)-1500 л.н.) содержание указанных выше палинотипов держится на высоком уровне, а затем резко падает. Падение концентрации этих палинотипов может свидетельствовать о смещении древесной растительности вниз по склонам и широком распространении афро-альпийских сообществ на плато Санетти.

Стоит отметить, что осадконакопление в скальной нише Финча Хабера прекратилось около 1500 л.н., о чем свидетельствует полученная датировка верхнего слоя отложения (таблица 3). С этого времени дневная поверхность отложения Финча Хабера-2, вероятно, не была погребена под новыми слоями и оставалась открытой все последние 1500 лет. Таким образом, пыльцевой спектр поверхностного слоя этого отложения не может быть интерпретирован количественно, так как он мог накапливаться за счет пыльцы, поступавшей из воздуха и принесенной животными, в течение 1500 лет. Однако, вероятнее всего, в скальной нише Финча Хабера имела место эрозия верхней части этого отложения, из-за чего верхние слои могли полностью исчезнуть.

### 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. Поэтому ее спорово-пыльцевые спектры заслуживают отдельного рассмотрения. Южный макросклон, а в особенности его лесистая часть — Харенна, отличается ярко выраженной высотной поясностью лесных сообществ. Смена типа леса при движении вверх по склону происходит достаточно быстро — примерно каждые 300-400 м набора высоты. Скальная ниша Кача расположена в бамбуковом поясе растительности на высоте 2700 м н.у.м. Бамбуковые заросли в горах Бале распространены на высотах 2700-3100 м н.у.м. в наиболее увлажненных местообитаниях и представлены только одним видом бамбука - *Arundinaria alpina*.

Преобладание пыльцы злаков в спорово-пыльцевых спектрах 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 отличить ее в спорово-пыльцевых спектрах нельзя, в связи с чем определить, был ли представлен бамбук на этих высотах в течение всего периода формирования отложения, не представляется возможным. Достаточно низкое разрешение изученных слоев зоогенного отложения Кача не позволяет пронаблюдать динамику цветения бамбука и, следовательно, определить, существовало ли бамбуковое растительное сообщество в течение всего времени формирования отложения.

Отличительной особенностью лесных сообществ южных склонов является то, что, поскольку они более влажные в климатическом отношении, чем северные, здесь представлены леса без можжевельника, что нашло свое отражение в спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Кача. Можжевельник не встречается ни в спектрах верхних слоев отложения, что отражает его отсутствие в составе растительных сообществ в настоящее время, ни в спектрах 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. Пыльцевые спектры нижней толщи этого отложения, относящейся к ПЗ-1, свидетельствуют о достаточно сильных изменениях растительности данной территории в течение времени формирования этой пыльцевой зоны. Спектры нижней подзоны ПЗ-1а, время формирования которой 6500-5000 л.н., характеризуются высокими значениями суммарной концентрации пыльцы, наибольшей концентрацией пыльцы доминанта спектров — *Rosaceae*, а также высокими концентрациями *Rosaceae* и *Syringaceae*. Концентрации травянистых палинотипов значительно превышают концентрации древесных (в среднем 190000 и 4500 зерен/грамм соответственно) (рисунок 16). Можно предположить, что такие спектры свидетельствуют об абсолютном доминировании бамбуковых зарослей на данных высотах в этот период времени, в связи с чем древесная пыльца практически не представлена в спектрах отложения Кача. Однако отсутствие различий между пыльцой бамбука и других злаков, а также невозможность проследить динамику цветения бамбука в пыльцевых спектрах отложения не дают абсолютной уверенности в таком предположении.

Около 5000 л.н. (граница подзон а и б ПЗ-1) происходит резкое падение концентрации пыльцы *Rosaceae*, *Syringaceae* и *Polypodiaceae*. Древесная часть спектра также

претерпевает некоторые изменения – здесь в значительных концентрациях появляется палинотип *Celtis*. Он наиболее представлен в спектрах ПЗ-1b. В ПЗ-1a он отмечается единично в одном слое, а в верхней пыльцевой зоне (ПЗ-2) не встречается. 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) (Gunton *et al.*, 2010), захватил все пригодные для него местообитания на данных высотах (около 2700 м н.у.м.).

Начало ПЗ-2 отложения Кача (2500 л.н.) маркируется резким увеличением концентрации пыльцы оливы, хагении и ногоплодника, а также полным исчезновением палинотипа *Celtis* из пыльцевых спектров. Такие изменения свидетельствуют об обширном развитии на данных высотах лесов сухого типа и выпадении из состава растительности этих высот влаголюбивых древесных представителей (например, *Celtis*). В то же время на ПЗ-2 наблюдается резкое увеличение концентрации пыльцы вересковых, что говорит о развитии эрикоидной растительности поблизости от скальной ниши Кача, т.к. представители семейства Ericaceae являются энтомофилами и их пыльца не способна разлетаться на большие расстояния, особенно в лесных сообществах. В нижней части ПЗ-2 наблюдается увеличение концентрации пыльцы зонтичных, бобовых, а также наибольшие концентрации пыльцы *Syzygium*, указывающие на то, что около 2500-1000 л.н. растительность разнообразилась некоторыми влаголюбивыми представителями отмеченных семейств и родов.

## 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, в конце последней ледниковой эпохи были покрыты ледниковыми шапками (Messerli *et al.*, 1977; Messerli, Winiger, 1992; Umer *et al.*, 2004; Osmaston *et al.*, 2005). Считается, что в течение последнего ледникового максимума предполагаемый объем оледенения гор Бале составлял не менее 600 км<sup>2</sup> (Messerli *et al.*, 1977; Messerli, Winiger, 1992). Высокогорное плато Санетти было полностью покрыто льдом, являясь зоной формирования долинных ледников до 12 км в длину и более 200 м толщиной (Messerli *et al.*, 1977). Граница вечных снегов проходила на высоте около 3700 м н.у.м. (Messerli *et al.*, 1977; Mische, Mische, 1994; Osmaston *et al.*, 2005). Нижний предел солифлюкции находился на высоте около 3000–3300 м н.у.м. Отдельные значительной толщины ледники опускались на северных склонах достаточно низко: окончания морен этих ледников были отмечены на высотах 3100–3200 м н.у.м. в долине Тогона, однако они подверглись сильной эрозии и обнаружить их достаточно сложно (Messerli *et al.*, 1977). Оледенение в горах Бале было наиболее обширным и активным из всех горных систем Эфиопии. Вероятно, это связано с тем, что горы Бале имели и имеют относительно более влажный климат, чем, например, Сименские горы, расположенные на севере страны (Osmaston, Harrison, 2005). Ранее же считалось, что наиболее обширным оледенением в южной части Эфиопии была ледниковая шапка на горе Бадда, где концевые морены были найдены на высоте 3650–3800 м н.у.м., граница вечных снегов находилась на высоте 4000 м н.у.м., а площадь ледника оценивалась в 140 км<sup>2</sup> (Hastenrath, 1977).

Время отступления ледников в горах Бале датируется возрастом около 14000 л.н. (Mohammed, Bonnefille, 1998; Osmaston, Harrison, 2005). Однако исследование радиоуглеродным методом отложения из ледникового озера Гарба Гурача, расположенного

на высоте 3950 м н.у.м. на плато Санетти, показало, что нижние слои этого отложения имеют возраст – 16700 лет, что не вписывается в вышеприведенные представления о времени отступления ледников в горах Бале (Umer *et al.*, 2007). Авторы высказывают предположение, что эта датировка, а также состав спорово-пыльцевого спектра этих слоев свидетельствует о более раннем освобождении озерной котловины от ледника (Umer *et al.*, 2007; Tiercelin *et al.*, 2008). Эта датировка предполагаемого отступления ледников является древнейшей по сравнению с другими данными по дегляциации в Восточной Африке: гора Элгон (Уганда) (11000 л.н. (Hamilton, Perrott, 1978; Hamilton, 1982)), массив Абердар (Кения) (12200 л.н. (Perrott, 1982)), долина Данка в горах Бале (7500 л.н. (Hamilton, 1982)). Согласно еще одной интерпретации, ледник оставался в озерной котловине до начала голоцена, а отложение было сформировано стекающими в котловину с вершин горного цирка талыми водами (Umer *et al.*, 2007; Tiercelin *et al.*, 2008).

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. Однако, единственным изученным зоогенным отложением, имеющим столь древние слои, является отложение Финча Хабера-2, расположенное на северном макросклоне гор Бале на высоте 3450 м н.у.м. К тому же, из-за недостатка органического материала, данные слои продатированы не были, поэтому более точно определить время их формирования не представляется возможным. С уверенностью можно говорить лишь о том, что они сформированы в период до 15000 л.н. Практически полное отсутствие палеоданных такого возраста из других изученных отложений не дает возможности обсуждать размеры и степень оледенения всего массива гор Бале в этот период. Можно отметить, что на высотах около 3000-3500 м н.у.м. в этот период времени был представлен сильно разреженный растительный покров, состоявший полностью из трав и/или полукустарничков, соответствовавший неблагоприятным условиям последней ледниковой эпохи. Похожие результаты показало исследование донных отложений озера Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007). Спорово-пыльцевой спектр из самых нижних слоев этого отложения, имеющих возраст 16700–13400 л.н., характеризуется относительно высоким содержанием пыльцы Poaceae и Amaranthaceae/Chenopodiaceae, а также *Artemisia*. Высокое содержание маревых/амарантовых и полыни, а также очень низкое содержание древесной пыльцы в этих слоях свидетельствует об аридных условиях климата конца плейстоцена (Umer *et al.*, 2007).

Результаты аэрофотосъемок и других полевых исследований (Umer *et al.*, 2004;

Osmaston *et al.*, 2005) свидетельствуют о том, что площадь оледенения гор Бале была менее обширна, чем предполагалось ранее (в общей сложности около 180–190 км<sup>2</sup>). Некоторые особенности плато, такие как вулканические неки, не свидетельствуют в пользу обширного оледенения. На плато расположены морены самого разного характера и встречаются они в разных частях плато; вполне вероятно, что они отражают ледяной покров различных типов и, возможно, разных временных интервалов (Osmaston, Harrison, 2005; Mitchell *et al.*, 2006).

Смена климатической обстановки в горах Бале, по нашим данным, произошла около 15000 л.н. с началом Африканского влажного периода. Здесь отмечается заметное увлажнение и потепление климата, что выразилось как в изменении растительного покрова, зарегистрированном в пыльцевых спектрах зоогенного отложения Финча Хабера-2, так и резком увеличении скорости роста этого отложения около 15000 л.н. (рисунки 11 и 13). Многочисленные исследования, проведенные на территории Северной и Восточной Африки, также показали (deMenocal *et al.*, 2000; Umer *et al.*, 2007; Foerster *et al.*, 2012), что период значительного увлажнения и потепления начался около 15000 л.н.

Изменения, аналогичные происходящим в спорово-пыльцевых спектрах отложения Финча Хабера-2 (уменьшение содержания пыльцы маревых/амарантовых, увеличение содержания пыльцы вересковых и осоковых), наблюдаются также в спектрах озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007). Однако полученные в этой работе данные показали, что более влажные условия наступили в горах Бале только в районе 13400 л.н. По мнению авторов данной работы, причина этого заключается во все еще низких температурах в период с 15000 до 13400 л.н. Время предполагаемого повышения влажности в районе оз. Гарба Гурача около 13400 л.н. совпадает с увеличением водосброса рек Нигер и Конго (Pastouret *et al.*, 1978; Marret *et al.*, 2001). Другие исследования, проведенные в разных частях Африканского континента, указывают на начало Африканского влажного периода около 12000 л.н. (Kuper, Kröpelin, 2006; deMenocal, Tierney, 2012; Costa *et al.*, 2014).

Однако большинство палеоклиматических исследований свидетельствуют о том, что изменение климатических условий на более влажные на Африканском континенте произошло около 15000 л.н. (deMenocal *et al.*, 2000; Junginger, 2011; Foerster *et al.*, 2012; Ivory *et al.*, 2012; Otto-Bliesner *et al.*, 2014). Эти изменения условий среды связывают с усилением западноафриканского и летнего индийского муссонов и смещением Внутритропической зоны конвергенции в северном направлении. Данное усиление

является прямым ответом климатической системы Земли на периодические орбитальные изменения, которые повторяются примерно каждые 20000 лет (deMenocal *et al.*, 2000; Barker *et al.*, 2004; deMenocal, Tierney, 2012). Это привело к значительному поднятию уровня многих африканских озер (Gasse, 2000; Prentice *et al.*, 2000; Barker *et al.*, 2004; Foerster *et al.*, 2012; Gebru *et al.*, 2013; Junginger *et al.*, 2014) и «озеленению» Сахары и Сахеля (Kuper, Kröpelin, 2006; Kröpelin *et al.*, 2008; deMenocal, Tierney, 2012). Данные по эоловым донным морским осадкам, полученные у побережья Западной Африки недалеко от мыса Кап-Блан (Мавритания), также свидетельствуют о достаточно резком начале Африканского влажного периода около 15000 л.н. в ответ на увеличение инсоляции (deMenocal *et al.*, 2000). Наши данные по зоогенному отложению Финча Хабера-2 подтверждают датировку наступления Африканского влажного периода около 15000 л.н.

Исследование радиоуглеродным методом керна из торфяника Тамса (Tamsaa), расположенного на высоте 3000 м н.у.м. в северной части гор Бале, показало, что это отложение начало формироваться около 13000-14000 л.н. (Mohammed, Bonnefille, 1998). В спорово-пыльцевых спектрах этого отложения 13000-10000 л.н. преобладает пыльца зонтичных (Ariaceae), а процентное содержание древесной пыльцы очень мало. По мнению авторов, в течение 13000-10000 л.н. на высотах около 3000 м н.у.м. доминировала растительность, практически целиком состоявшая из представителей семейства зонтичных, которые были пионерными видами, занявшими послеледниковые ландшафты гор Бале. Незначительное содержание пыльцы древесных таксонов связывается авторами с низким расположением границы леса и в целом с послеледниковой климатической обстановкой в регионе. Однако следует отметить, что авторами рассматривалась только процентная спорово-пыльцевая диаграмма, что могло привести к неправильной трактовке полученных данных. Как уже было сказано выше, при построении диаграмм процентного содержания пыльцы динамика представленных в ней таксонов может быть незаметна из-за сильного преобладания одного типа пыльцы (см. главу 4). В данном случае таким типом является пыльца зонтичных. По нашему мнению, такие спорово-пыльцевые спектры торфяника могут объясняться локальным преобладанием представителей семейства зонтичных в растительном покрове: абсолютное доминирование их пыльцы сделало незаметным долю участия древесных таксонов в спектре.

Африканский влажный период был прерван засушливым и холодным событием, на что указывает заметное снижение скорости роста отложения Финча Хабера-2 около 13000-12500 л.н. (рисунок 11). Произошедшее в этот момент ухудшение климатических условий носило достаточно резкий характер, и было отмечено на всей территории Африки

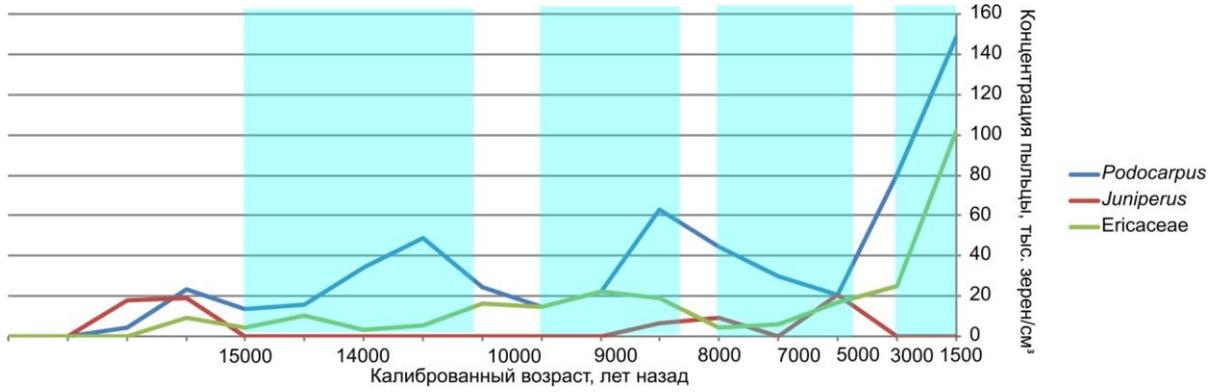
к северу от 8-9° ю.ш. (deMenocal *et al.*, 2000; Tierney *et al.*, 2011; Foerster *et al.*, 2012; Ivory *et al.*, 2012). Прервавший Африканский влажный период засушливый и холодный период по времени совпадает с завершающим этапом последнего оледенения умеренных широт Северного полушария, носящим название поздний дриас (Vegetation history, 1988). В пыльцевых спектрах зоогенного отложения Финча Хабера-2 эта резкая смена климатических обстановок нашла свое отражение в увеличении концентрации пыльцы полыни и падении концентрации пыльцы ногоплодника, свидетельствующих о снижении верхней границы леса и распространении растительных сообществ ксероморфного типа в высокогорье (рисунки 17 и 18). Результаты спорово-пыльцевого анализа донных осадков из оз. Гарба Гурача, сформировавшихся в период с 12550 по 11200 л.н., также демонстрируют изменения в пыльцевых спектрах, характерные для неблагоприятных условий позднего дриаса. Здесь регистрируется снижение содержания пыльцы *Syringaceae*, увеличение содержания пыльцы *Artemisia* и доминирование пыльцы злаков (60%) (Umer *et al.*, 2007). Этот период относительного похолодания и увеличения аридности климата также отмечается и в исследовании пыльцевой колонки из торфяного отложения с горы Бада, расположенной в горном массиве Арси недалеко от Бале. Колонка отобрана из торфяника, расположенного на верхнем пределе современного распространения древесной (эрикоидной) растительности – около 4000 м н.у.м. Нижняя часть отложения датирована возрастом 11500±200 л.н. Пыльцевые спектры нижней части этого отложения, характеризующиеся высоким процентным содержанием пыльцы маревых/амарантовых и полыни, свидетельствуют о засушливом периоде, что соотносится с другими данными об аридности климата Восточной Африки вплоть до 10000 л.н. (Hamilton, 1982). Однако наступление позднего дриаса в исследованных высокогорных отложениях заметно не так ярко, как в отложениях из других местонахождений, расположенных на меньших высотах, на территории как Восточной Африки, так и всего Африканского континента. Для бассейнов озер Рифтовой долины 12500-10000 л.н. отмечены значительные регрессии уровня воды, например, бассейна озер Звай-Шала (Эфиопия) (Gillespie *et al.*, 1983), оз. Танганьика (Центральная Африка) (Gasse *et al.*, 1989), оз. Виктория (Восточная Африка) (Stager, Johnson, 2000). В этот период времени произошло резкое падение скорости роста торфяника на горе Сатима (горный массив Абербар, Кения) (Street-Perrott, Perrott, 1990). Пыльцевые спектры из донных осадков оз. Малави (Восточная Африка) свидетельствуют о смене растительности с лесных формаций тропического типа на засухоустойчивые саванноподобные открытые растительные сообщества (Ivory *et al.*, 2012). Повышение содержания калия в донных осадках озер бассейна Чоу-Бахр (южная Эфиопия) в этот период времени также свидетельствует в пользу наступления более аридных условий

позднего дриаса (Foerster *et al.*, 2012).

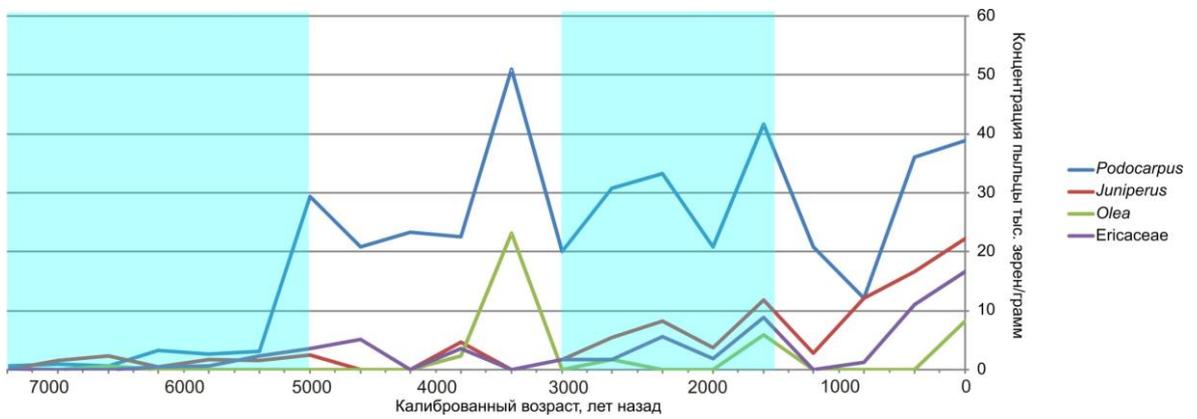
Период позднего дриаса продолжался, по разным данным, в течение 1000-1500 лет (Carlson, 2013). Во многих исследованиях, посвященных истории климата Африканского континента, точные датировки окончания позднего дриаса и продолжения Африканского влажного периода несколько разнятся. Палеоклиматические данные из озерного бассейна Чоу-Бахр (Эфиопия) указывают на возвращение влажных условий около 11800-11600 л.н. (Foerster *et al.*, 2012). Исследование ледяных кернов на горе Килиманджаро показало, что поздний дриас закончился 11700–11600 л.н., что нашло свое отражение в активизации накопления льда (Thompson *et al.*, 2002). В озерном отложении Гарба Гурача признаки окончания засушливых событий позднего дриаса зарегистрированы 11200 л.н. (Umer *et al.*, 2007). Как и в изученном нами отложении Финча Хабера-2 (рисунок 17), в пыльцевых спектрах озерного отложения Гарба Гурача в ответ на увеличение влажности повышается содержание пыльцевых зерен Ericaceae. После начала голоцена (11200 л.н.) верхняя высотная граница эрикоидного пояса поднялась выше и кустарниковая пустошь из древовидной эрики (*Erica trimera*) раскинулась по всему плато Санетти в ответ на увеличение влажности и среднегодовых температур (Umer *et al.*, 2007). Но, как отмечают авторы данного исследования, экологическая пластичность *Erica trimera*, доминирующей в эрикоидном поясе растительности гор Бале, препятствует однозначным климатическим интерпретациям увеличения содержания пыльцы эрики в пыльцевых спектрах данных территорий (Umer *et al.*, 2007). Тем не менее, множество работ свидетельствует о том, что в полной мере Африканский влажный период проявился около 10000 л.н., что отразилось в сильном увеличении влажности (Nicholson, Flohn, 1980; Mische, Mische, 1994; Junginger, 2011; Cremaschi *et al.*, 2014). Конец позднего дриаса и переход от плейстоцена к голоцену по данным из зоогенного отложения Финча Хабера-2 также регистрируется около 10000 л.н. Однако низкое разрешение зоогенного отложения Финча Хабера-2 не позволяет более точно определить время этого события.

Увеличение количества осадков в первой половине голоцена отразилось и на резком увеличении скорости роста зоогенного отложения Финча Хабера-2 (рисунок 11). Это явление могло быть вызвано увеличением числа животных, посещающих 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. Исследование береговых линий оз. Туркана (Кения) показало затяжной период высокого стояния воды 11500-8500 л.н. (Garcin *et al.*, 2012). В данном исследовании

### Зоогенное отложение Финча Хабера-2 (северный макросклон гор Бале)



### Зоогенное отложение Конте-3 (плато Санетти)

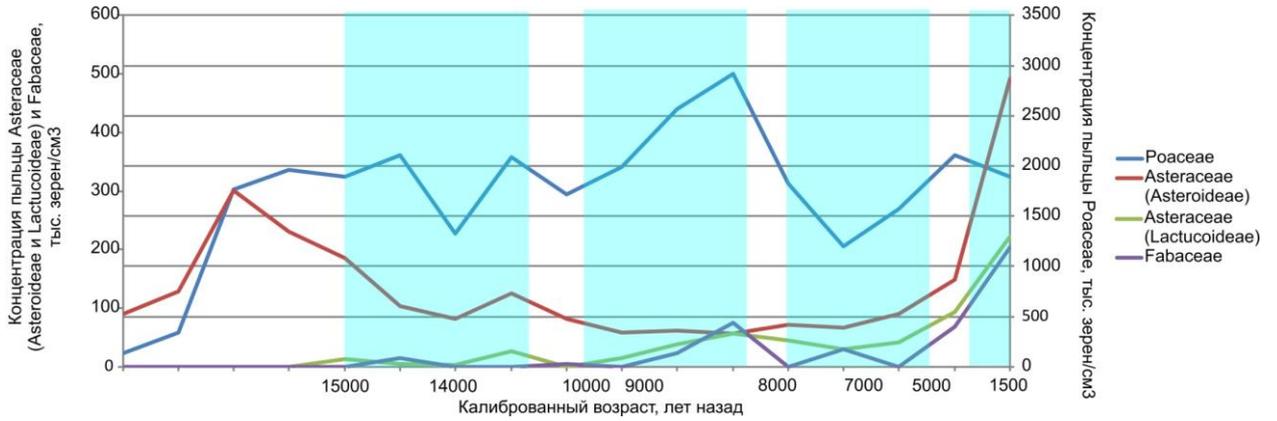


### Зоогенное отложение Кача (южный макросклон гор Бале)

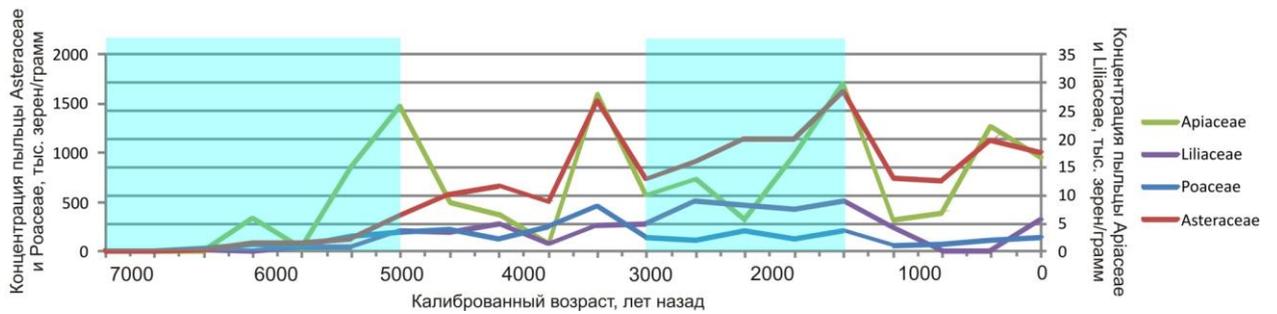


Рисунок 17. Диаграммы изменения концентрации пыльцы наиболее значимых древесных таксонов. Голубым цветом обозначены периоды увлажнения климата.

## Зоогенное отложение Финча Хабера-2 (северный макросклон гор Бале)



## Зоогенное отложение Конте-3 (плато Санетти)



## Зоогенное отложение Кача (южный макросклон гор Бале)

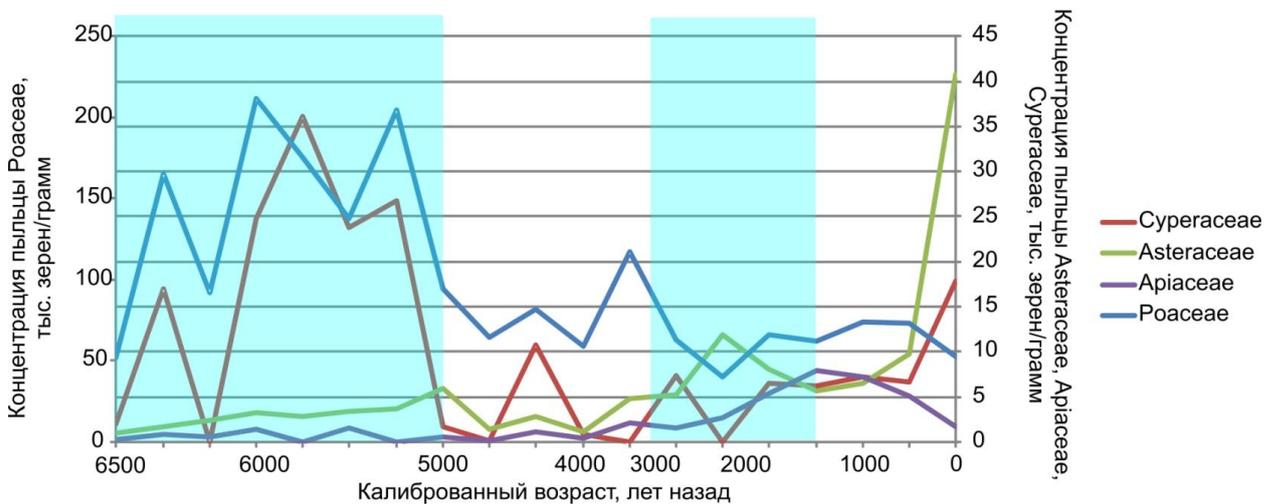


Рисунок 18. Диаграммы изменения концентрации пыльцы наиболее значимых травянистых таксонов. Голубым цветом обозначены периоды увлажнения климата.

выдвинуто предположение, что в период раннего голоцена между оз. Туркана и бассейном Нила существовало водное, предположительно речное, сообщение. Также о влажных условиях начала голоцена говорят исследования истории пустыни Сахара. Пыльцевые данные свидетельствуют о том, что территории, в настоящее время занимаемые пустыней Сахарой, в этот период времени превратились в открытые травянистые саванны с разбросанными группами деревьев и кустарников, подобные тем, которые в настоящее время существуют в местностях, расположенных в нескольких сотнях километров к югу от Сахары (Nicholson, Flohn, 1980; Jolly *et al.*, 1998; Kuper, Kröpelin, 2006; Kröpelin *et al.*, 2008; deMenocal, Tierney, 2012). Именно в период раннего и среднего голоцена в горах Восточной Африки, в том числе и в Бале, были наиболее широко распространены лесные сообщества (Hamilton, 1982; Umer *et al.*, 2007).

В торфяном отложении Тамса, расположенном на северном макросклоне гор Бале, период раннего и среднего голоцена, по всей видимости, не нашел отражения. Полученные авторами радиоуглеродные датировки свидетельствуют о том, что в данном отложении не отражен временной период в 7000-8000 лет — с 10000 до 2500 л.н. (Mohammed, Bonnefille, 1998). Такой перерыв в осадконакоплении, по мнению авторов, мог быть связан с аридными условиями климата на данной территории в этот период времени. Однако большинство палеоэкологических данных говорят о наиболее влажных условиях раннего и среднего голоцена. Вероятно, такой перерыв в осадконакоплении отложения Тамса связан с локальными условиями среды, не способствовавшими торфообразованию. Вообще, плохая сохранность торфяных отложений ранне- и среднеголоценового возраста характерна для высокогорных территорий Восточной Африки. Так, пыльца из слоев, датируемых ранним и средним голоценом, из торфяника Бадда, расположенного в горах Арси, также характеризуется плохой сохранностью. Пыльцевые спектры этих слоев разнообразны, содержат большое количество корродированной пыльцы, их состав изменяется довольно сильно и количественно, и качественно (Hamilton, 1982). Такие изменения в пыльцевых спектрах наводят на мысль о том, что осадконакопление в этот период времени шло очень неравномерно, что привело к перерывам в отложении материала и, как следствие, — к эрозии отложения. Такие особенности осадконакопления говорят о частых значительных изменениях условий окружающей среды, а состав пыльцевых спектров и их динамика может свидетельствовать о влажных климатических условиях в этот период времени (Hamilton, 1982; Mische, Mische, 1994).

Данные по зоогенному отложению Финча Хабера-2 свидетельствуют о наибольшей

увлажненности региона именно в период раннего и среднего голоцена. На это указывают признаки наибольшего распространения горных лесных сообществ в пыльцевых спектрах, а также высокие концентрации влаголюбивых палинотипов (злаки, зонтичные и др.) (рисунки 17 и 18). В свете высказанных предположений о динамике климата и растительности интересной представляется динамика концентрации пыльцы *Chenopodiaceae/Amaranthaceae* в этот период времени в отложении Финча Хабера-2. Пыльца этих таксонов часто является индикатором засушливых условий (Umer *et al.*, 2007). В отложении Финча Хабера-2 пыльца маревых и амарантовых достигает очень высоких значений 10000-8500 л.н., что не соответствует высказанному предположению об увеличении влажности климата в начале голоцена. Однако следует иметь в виду, что растительность таких высокогорных территорий (3500 м н.у.м.) обладает своими специфическими особенностями и может несколько иначе реагировать на изменения климатических обстановок. Можно предположить, что в условиях высокогорья (на высотах более 3000 м н.у.м.) представители семейств маревых и амарантовых первыми реагировали на увеличение влажности, их представленность в растительном покрове увеличивалась, когда более требовательные к доступности влаги растения еще не успевали добраться до этих высот и плотно закрепиться в составе растительного покрова. Затем маревые/амарантовые были вытеснены из состава растительности, о чем свидетельствует падение концентрации их пыльцы около 8700 л.н. (рисунок 13) Но с наступлением засушливого периода (около 8200 л.н.) их представленность в растительном покрове снова увеличилась.

Африканский влажный период (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). Пыльцевые данные, полученные из отложения в скальной нише Такаркори (центральная Сахара, Ливия), указывают на уменьшение доступности водных ресурсов в это время (Cremaschi *et al.*, 2014). Скорость осадконакопления отложения Финча Хабера-2 с возраста 8200 л.н. несколько снизилась (рисунок 11), однако все еще была довольно высока. Большинство данных литературы свидетельствуют в пользу достаточно влажного климата на территории Африки в этот период времени. Например, площадь пустыни Сахара сократилась до незначительной по сравнению с современным состоянием, а на освободившихся территориях преобладали степные сообщества (Nicholson, Flohn, 1980). Для центральных районов Сахары также показано, что условия среды были достаточно влажными в этот период времени: скорость роста отложения в скальной нише Такаркори

(Ливия) между 8180 и 5610 л.н. увеличилась в ответ на учащение посещения пещеры выпасаемым скотом в связи с доступностью водных ресурсов около скальной ниши и, как следствие, развитием растительных сообществ, пригодных к активному выпасу (степного и/или саванного типа) (Cremaschi *et al.*, 2014). В ряде работ отмечено, что на период с 8000 до 5000 л.н. приходился климатический оптимум с кратковременным относительно сухим периодом 6000-6700 л.н. (Messerli, Winiger, 1992; Mische, Mische, 1994). В работе по оз. Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007) показано, что климат также был достаточно влажным 8200-5000 л.н. Об этом свидетельствует обширное развитие лесов, регистрируемое по увеличению процентного содержания пыльцы древесных таксонов в спектре озерного отложения. На достаточно влажные климатические условия указывают и данные, полученные нами при изучении зоогенного отложения Конте-3. Преобладание злаков в растительном покрове плато Санетти, на котором расположена скальная ниша Конте, и как, следствие, в пыльцевых спектрах этого отложения в период среднего голоцена, свидетельствует в пользу более влажных и теплых условий, характерных для Африканского влажного периода. Однако низкие концентрации пыльцы и спор в этой части отложения Конте-3 (7300-4600 л.н.), а также процентное преобладание неопределенной пыльцы не позволяют нам проводить полноценные палеоэкологические реконструкции по пыльцевым спектрам этого отложения. Возможно, повышенная влажность в течение Африканского влажного периода не позволяла пыльце и спорам в отложении, расположенном непосредственно на плато Санетти, сохраняться должным образом, что привело к разрушению большинства пыльцевых зерен и спор и, как следствие, «смазыванию» картины состава спорово-пыльцевых спектров.

Данные пыльцевого анализа нижних слоев торфяного отложения Данка, расположенного в горах Бале (северный макросклон) на высоте 3830 м н.у.м. в эрикоидном поясе растительности, также указывают на достаточно влажные условия в период 8000-5000 л.н. И хотя для этого отложения выполнена только одна радиоуглеродная датировка (нижние слои датируются возрастом  $7920 \pm 80$  л.н.), пыльцевые спектры нижних слоев демонстрируют явную картину влажных климатических условий. В этих слоях регистрируется относительно высокое процентное содержание пыльцы зонтичных, злаков и лилейных, а также более высокие значения содержания пыльцы *Macaranga* и пыльцевого типа *Rapanea*, что может свидетельствовать в пользу относительно более влажного климата в этот период времени. Граница нижней и средней толщи отложения Данка маркируется увеличением процентного содержания пыльцы ногоплодника, падением содержания зонтичных и вересковых. Это изменение в составе спорово-пыльцевых спектров наблюдается во многих отложениях Восточной Африки и, скорее

всего, обусловлено аридизацией климата в регионе (Hamilton, 1982).

Состав растительности, регистрируемый нами в этот период времени на южном макросклоне гор Бале на высоте 2700 м н.у.м., где расположена скальная ниша Кача, также указывает на существование влажных климатических условий. Абсолютное преобладание пыльцы злаков, которое может свидетельствовать об активном распространении бамбуковых зарослей на этих высотах, говорит в пользу сильного увлажнения южных склонов гор Бале в период среднего голоцена. Высокая концентрация пыльцы *Syringaceae* также свидетельствует о высокой доступности влаги в этот период времени (рисунок 18). Все это указывает на представленность гумидных условий Африканского влажного периода в это время также и на территории массива Харенна, расположенного на южном макросклоне гор Бале.

По литературным данным известно, что Африканский влажный период закончился около 5000 л.н. (Adkins *et al.*, 2006; Berke *et al.*, 2012; Foerster *et al.*, 2012; Gebru *et al.*, 2013). Однако данные многих исследований указывают на то, что окончание Африканского влажного периода было растянуто во времени и/или в разных регионах Африканского континента произошло не одновременно. Так, пыльцевые данные изменения растительного покрова в восточной Сахаре, полученные из осадочных кернов озера Йоа (Чад), свидетельствуют о постепенном уменьшении влажности климата между 5000 и 3000 л.н. (Kröpelin *et al.*, 2008). Изменения в пыльцевых спектрах отложения Такаркори (центральная Сахара, Ливия) и постепенное уменьшение скорости роста этого отложения между 5700 и 4650 л.н. также указывает на постепенную аридизацию климата на континенте (Cremaschi *et al.*, 2014). Юнгингер (Junginger, 2011) предполагает, что аридизация климата началась около 6800 л.н., на что указывает динамика береговых линий долины озера Сугута (Кения). По данным из озерного отложения Гарба Гурача (Umer *et al.*, 2007) первые признаки аридизации климата регистрируются в горах Бале около 6000 л.н. В пыльцевых спектрах этого отложения в это время увеличилось процентное содержание пыльцы сухолюбивых древесных таксонов – *Podocarpus* и, главным образом, *Juniperus* - в ответ на уменьшение количества осадков (Umer *et al.*, 2007). В торфяном отложении Бадда также наблюдается постепенное падение содержания влаголюбивых палинотипов с одновременным увеличением доли пыльцы лесов сухого типа (*Podocarpus*, *Juniperus* и *Olea*) (Hamilton, 1982). Такие изменения в пыльцевых спектрах свидетельствуют о постепенной аридизации климата и обширном распространении сухих можжевельново-подокарповых лесов с участием оливы в горах Бале в этот период времени (Hamilton, 1982, Umer *et al.*, 2007). Низкое разрешение изученного нами зоогенного

отложения Финча Хабера-2 не позволяет более точно определить время окончания Африканского влажного периода и наступления фазы аридизации, однако первые признаки смены растительности в сторону более ксероморфной отмечаются в этом отложении около 6200 л.н., что может свидетельствовать о начальных этапах аридизации на территории гор Бале в это время.

Следует отметить, что точная датировка окончания Африканского влажного периода до сих пор остается предметом спора исследователей. Проводимые исследования, даже в одном и том же регионе, часто дают противоречивые результаты. Причины этого во многом до сих пор не определены. Главным предположением остается то, что окончание этого плювиального периода и начало фазы активной аридизации климата было сильно растянуто во времени. Поэтому, в силу особенностей орографии местности, специфики седиментации изучаемых отложений и т.п., смена климатических обстановок могла по-разному и с разной скоростью влиять на конкретные объекты, в настоящее время используемые для реконструкции динамики климата и растительности прошлого.

Изменения в растительном покрове на границе пыльцевых зон изученного нами зоогенного отложения Конте-3 (см. главу 5, рисунки 17 и 18) уточняют время окончания Африканского влажного периода - по нашим данным, завершение этой гумидной фазы и начало интенсивной аридизации климата в изучаемом нами регионе приходится на возраст около 4600 л.н. В пыльцевых спектрах донных осадков оз. Гарба Гурача, расположенного поблизости от скальной ниши Конте, яркие признаки аридизации климата зарегистрированы около 4500 л.н. (Umer *et al.*, 2007). Пыльцевые спектры слоев из этого отложения, время формирования которых 4500–1300 л.н., характеризуются снижением содержания пыльцы вересковых и злаков, а также увеличением процентного содержания пыльцы таких древесных пород как *Podocarpus*, *Juniperus*, *Olea* и *Hagenia abyssinica*. Такие изменения в спорово-пыльцевых спектрах свидетельствуют о том, что в этот промежуток времени на северных склонах активно развивались горные леса сухого типа, а верхняя граница эрикоидного пояса отступила в ответ на уменьшение количества осадков и сокращение влажного сезона (Umer *et al.*, 2007).

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 (см. главу 5). В ответ на начало аридизации климата из состава растительного покрова и, как следствие, из спорово-пыльцевых спектров отложения Кача выпадает пыльца осоковых, резко падает концентрация пыльцы злаков (рисунок 18). В целом такие изменения могут свидетельствовать о смене климатической

обстановки на более засушливую.

Примечательна динамика пыльцевого типа *Celtis* в спектрах зоогенного отложения Кача (рисунок 17). В настоящее время представители рода *Celtis* обитают в лесных сообществах Харенна на значительно более низких высотах — 1600-1900 м н.у.м., где формируют густые вечнозеленые леса с *Podocarpus*, а на высотах 2700-3000 м н.у.м. не встречаются. В пыльцевых спектрах из донных осадков озера Макома (Уганда), расположенного на высоте 2960 м н.у.м., пик содержания пыльцевого типа *Celtis* также 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 процентного содержания пыльцы *Celtis* в отложении говорит о развитии влажных горных лесов в непосредственной близости 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 Африканского влажного периода. Подобная последовательность событий зарегистрирована в некоторых других регионах Африканского континента. Так, например, в исследовании осадочных кернов оз. Йоа (Чад) был продемонстрирован постепенный тренд аридизации условий в период 5000–3000 л.н. (Kröpelin *et al.*, 2008). Южные склоны гор Бале расположены с наветренной стороны на пути крупных потоков воздушных масс, характеризуются восходящими потоками воздуха и поэтому получают обильное количество осадков, так как высокогорное плато Санетти задерживает продвижение влажных воздушных масс на север (Liljequist, 1986). Вероятно, благодаря своему расположению и более постоянному характеру выпадения осадков (на южных склонах сезонность выпадения осадков выражена несколько в меньшей степени, чем на северных), переход от гумидных условий Африканского влажного периода к заметной аридизации климата был на южных склонах более плавным и растительные сообщества Харенна отзывались на них также постепенно.

Также следует обратить внимание на модели скорости роста изученных отложений (рисунки 9, 11 и 14). На модели скорости роста отложения Конте-3 изменений скорости накопления не регистрируется (рисунок 9). Возможно, отсутствие динамики

осадконакопления в данном отложении связано с тем, что оно имеет очень маленькую мощность (20 см), а время его накопления – более 7000 лет. В связи с этим, из-за малого разрешения полученных радиоуглеродных датировок, проследить динамику осадконакопления отложения Конте-3 не представляется возможным. На модели скорости роста отложения Финча Хабера-2 прослеживается падение скорости осадконакопления около 5000 л.н. (рисунок 11) Модель скорости роста отложения Кача демонстрирует достаточно резкое падение скорости роста отложения 4600 л.н. (рисунок 14), что указывает на произошедшие в условиях среды изменения. Как и в случае с отложением Финча Хабера-2, замедление скорости роста отложения свидетельствует об аридизационном климатическом тренде. Изменения скорости осадконакопления изученных отложений совместно с данными спорово-пыльцевого анализа позволяют более точно определить время завершения Африканского влажного периода и начала аридизации климата на территории гор Бале.

Усиливающаяся аридизация климата в течение последних 4600 лет была прервана небольшим относительно влажным периодом 3000(2500)-1000 л.н., о чем свидетельствуют происходившие в растительном покрове изменения, зарегистрированные в пыльцевых спектрах зоогенных отложений Конте-3 и Кача (рисунки 17 и 18). Увеличение доли влаголюбивых растений в составе растительного покрова плато Санетти, регистрируемое по изменениям в пыльцевых спектрах отложения Конте-3 может свидетельствовать о более влажных климатических условиях в этот период времени. Период заметного увлажнения климата в регионе, прервавшего основной тренд аридизации, также зарегистрирован в палеоэкологических записях из озерных отложений Рифтовой долины. Так, для озерного бассейна Звай-Шала (Эфиопия) период высокого стояния воды датируется возрастом  $2510 \pm 100$  л.н. (Gillepsie *et al.*, 1983). Пыльцевые данные из донных осадков оз. Абията из того же озерного бассейна, а также пыльцевые и изотопные данные из оз. Туркана (Кения) указывают на наличие в палеоэкологической летописи увлажненного периода 1700-1600 л.н. (Bonnefille *et al.*, 1986; Mohammed *et al.*, 1996). Относительно влажный период около 3000-1500 л.н. был также отмечен в озерном бассейне Чоу-Бахр (Эфиопия) (Foerster *et al.*, 2012). В спектрах зоогенного отложения Финча Хабера-2 нами отмечено исчезновение палинотипа *Juniperus* в двух верхних слоях отложения (рисунки 12 и 13). Подобные изменения могут свидетельствовать о выпадении можжевельника из состава растительности в ответ на увлажнение климата в этот период времени.

Данные по древним береговым линиям оз. Босумтви в Западной Африке (Гана)

свидетельствуют о влажном периоде  $2200 \pm 100$  —  $1700 \pm 200$  л.н. (Shanahan *et al.*, 2006). Авторы указывают, что уровень береговой линии хоть и говорит об относительном увлажнении климатических условий в этот период времени, однако он находится значительно ниже, чем уровни ранне- и среднеголоценового возраста.

В пыльцевых спектрах зоогенного отложения Кача 2500 л.н. зарегистрированы значительные изменения в составе окружающей скальную нишу растительности. Из состава растительности этих высот около 2500 л.н. полностью выпадают представители рода *Celtis*, одновременно с чем происходит активное развитие лесов сухого типа из ногоплодника, оливы и хагении (рисунки 16 и 17). Такие же изменения происходят и в верхних слоях отложения торфяника Тамса (Mohammed, Bonnefille, 1998). Эти слои датируются возрастом  $2420 \pm 170$  л.н., в них зарегистрирован постепенный рост количества пыльцы древесных растений — *Podocarpus*, *Juniperus* и *Hagenia abyssinica*, что свидетельствует о развитии лесов современного типа на северных склонах гор Бале. Авторы приходят к выводу, что рост содержания пыльцы древесных таксонов говорит о развитии лесных сообществ поблизости от изученного отложения и, следовательно, об изменении климатических условий в сторону большей влажности. Однако это предположение противоречит общей тенденции изменений климатических условий, основанной на изучении других отложений этого региона, свидетельствующей об увеличении аридности климата в регионе в последние 4600 лет (Mohammed *et al.*, 1995; Legesse *et al.*, 2002; Foerster *et al.*, 2012 и др). Напротив, развитие лесов сухого типа из *Podocarpus* и *Hagenia abyssinica* в целом говорит о возросших темпах аридизации климата. Это отразилось не только на диаграмме концентрации пыльцы отложения Кача, но и на процентной диаграмме (рисунки 15 и 16), что не всегда отмечается для зоогенных отложений, так как пути поступления пыльцы в отложения такого типа довольно специфичны и изменения в составе растительности могут быть незаметны в процентной диаграмме. Увеличение концентрации пыльцы вересковых в это время также может свидетельствовать о продолжающейся аридизации климата. В ответ на изменение климатической обстановки границы лесных горных поясов сильно сместились вниз по склонам, а освободившиеся территории были заняты эрикоидной растительностью. Доминант вересковых сообществ — *Erica trimera* — обладает достаточно высокой экологической толерантностью и не так резко реагирует на ухудшение климатических условий, в отличие от требовательных к условиям среды (температуре, увлажненности) представителей лесных сообществ, характерных для южного макросклона гор Бале. Также о сильной аридизации говорит максимальная концентрация пыльцы маревых/амарантовых в средней части этой пыльцевой зоны и увеличение концентрации пыльцы полыни

(рисунки 16 и 17).

Такие же изменения в составе спорово-пыльцевых спектров наблюдаются в донных осадках двух озер, расположенных на горе Кения на высоте 3140 м н.у.м. В верхних частях этих отложений, датированных примерно 3000–2000 л.н., так же, как и в отложении Кача, происходит рост процентного содержания пыльцы ногоплодника и одновременное уменьшение содержания пыльцы злаков (Coetzee, 1967; Hamilton, 1982). В этот же период времени в спектрах болотных и озерных отложений, найденных на горе Элгон (Кения) процентное содержание пыльцы ногоплодника также увеличивается, а содержание влаголюбивых представителей древесной флоры (*Rapanea*, *Macaranga*) начинает падать (Hamilton, 1982). Все эти изменения свидетельствуют об усилении тренда аридизации климата в течение последних 2500 лет.

Около 2000-1500 л.н. в отложении Кача зарегистрирован рост содержания пыльцы влаголюбивых видов, что свидетельствует о некотором увлажнении климата. Вероятно, в ответ на дополнительное увлажнение южных склонов в этот период времени поблизости от скальной ниши Кача развилась растительность, богатая влаголюбивыми видами (*Ariaceae*, *Fabaceae*) (рисунок 18). Также около 1500–1000 л.н. отмечается увеличение концентрации пыльцы *Syzygium* (рисунок 17), в настоящее время обитающего на склонах массива Харенна значительно ниже, на высотах 1700-2200 м н.у.м. В период увлажнения климата он мог подняться выше по склонам и закрепиться в локально более благообеспеченных местообитаниях. Этот период, по литературным данным и результатам, полученным нами из отложений с северных склонов гор Бале, продолжался около 1000-1500 лет и закончился около 1300-1000 л.н. (Messerli, Winiger, 1992; Mohammed, Bonnefille, 1998; Foerster *et al.*, 2012), на что также указывает снижение концентраций влаголюбивых таксонов в спектрах зоогенного отложения Кача.

## **6.2. Влияние человека на растительность гор Бале и палинотипы-индикаторы антропогенного воздействия**

Влияние человека на растительность гор Бале заслуживает отдельного рассмотрения. 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 спектрах зоогенного отложения Кача в поверхностном образце регистрируется резкое снижение концентрации пыльцы ногоплодника и вересковых с одновременным резким увеличением концентрации пыльцы хагении (рисунки 16 и 17). Вырубки в вечнозеленых горных лесах вызывают широкомасштабное замещение сведенных пород деревьев, характерных для данного лесного пояса, пионерными видами, обладающими быстрым ростом и чаще всего являющимися анемофилами (Bonnetille *et al.*, 1993). Верхние слои отложения Тамса (1300 л.н. – современность), расположенного на северном макросклоне гор Бале, также характеризуются уменьшением доли пыльцы *Podocarpus*, в то время как содержание пыльцы *Juniperus*, *Hagenia abyssinica* и *Dodonaea viscosa* достигает своего максимума (Mohammed, Bonnetille, 1998). Авторы высказывают предположение, что уменьшение процентного содержания пыльцы *Podocarpus* отражает снижение доли его участия в растительном покрове в результате избирательной вырубки человеком. Такое предположение подтверждается тем, что эти таксоны, чье процентное содержание увеличивается, рассматриваются многими авторами как пионерные виды, и увеличение доли их участия в спектре вместе с уменьшением количества пыльцы ногоплодника свидетельствует о развитии вторичных лесов на вырубках (Miehe, Miehe, 1994). Избирательная вырубка ногоплодника сопровождается уменьшением представленности его пыльцы в спектрах отложений и синхронным замещением его такими видами как *Hagenia abyssinica*, *Myrica* и *Dodonaea*, которые характеризуются как представители вторичных лесов. Верхняя часть торфяных отложений Данка и Бадда также характеризуется высоким процентным содержанием пыльцы *Dodonaea*, *Hagenia* и относительно низким содержанием пыльцы *Macaranga* и *Podocarpus*, что рассматривается как признак антропогенного воздействия (Hamilton, 1982). Также антропогенным влиянием на растительность высокогорий, как считает Гамильтон (1982), обусловлено заметное снижение процентного содержания пыльцы вересковых около 2000 л.н. В спектрах изученного нами отложения Конте-3 около 1500 л.н. отмечается достаточно сильное падение концентрации пыльцы вересковых, однако около 600 л.н. ее содержание снова увеличивается (рисунки 10 и 17). Причины такой динамики палинотипа Ericaceae до конца не понятны, и, возможно, они связаны как с влиянием климатического и антропогенного факторов, так и с особенностями формирования данного зоогенного отложения.

Пыльца подорожника, появившаяся в отложении Тамса около 2000 л.н. (Mohammed, Bonnetille, 1998), также свидетельствует в пользу ярко выраженной антропогенной нагрузки на растительность на высотах 3000-3500 м н.у.м., так как пыльца

подорожника является одним из основных индикаторов человеческой деятельности (Behre, 1981; Miehe, Miehe, 1994). Об этом же свидетельствует появление пыльцы *Urticaceae* в двух верхних слоях зоогенного отложения Финча Хабера-2 (рисунок 13).

Антропогенная нагрузка непосредственно на растительность высокогорий (на высотах около 4000 м н.у.м. (плато Санетти)) возросла около 600 л.н., о чем свидетельствуют изменения в спектрах зоогенного отложения Конте-3. Здесь увеличивается концентрация и процентное содержание пыльцы крапивы, а также появляется пыльца подорожника (рисунок 10). Пыльцевые зерна крапивы встречаются на протяжении всего профиля отложения. Крапива является ярко выраженным нитрофилом, поэтому ее постоянное присутствие в спектрах отложения неудивительно. Растения вида *Urtica simensis* наблюдались нами у входа в почти каждую пещеру и скальную нишу, встреченную в горах Бале. Однако резкое увеличение содержания пыльцы крапивы в спектрах верхних слоев отложения Конте-3 (рисунок 10) свидетельствует об активном развитии скотоводства в этот период.

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. Таким образом, сельскохозяйственная деятельность, в особенности активный выпас и использование афро-альпийской растительности в качестве пастбищ непосредственно на плато Санетти начались около 600 л.н.

Время появления высоких концентраций палинотипов-индикаторов активного выпаса скота совпадает с немногочисленными историческими сведениями об этих территориях. Именно в XIV-XVI вв., после завоевания провинции Бале императорскими войсками Эфиопии и падения мусульманских султанатов, ранее имевших влияние на этой территории, горный массив Бале оказался в самом центре путей расселения восточно-африканских племен Оромо, являвшихся скотоводами (Бартницкий, Мантель-Нечко, 1976).

Такая же тенденция наблюдается и в спорово-пыльцевых спектрах зоогенного отложения Кача (рисунок 16). Пыльцевые зерна крапивы отмечаются по всему профилю отложения, а заметное увеличение концентрации приходится на время около 1000 л.н. В течение 1000 лет концентрация крапивы одинаково высока, а в поверхностном слое, имеющем современный возраст, она увеличивается в несколько раз, что свидетельствует о наиболее активном использовании территорий гор Бале, в том числе 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 (рисунок 16). Можно сказать, что на южных склонах, обладающих более благоприятными условиями среды, признаки активной сельскохозяйственной деятельности появляются чуть раньше, чем на северных склонах — около 1000 л.н., но наиболее активно сельскохозяйственная деятельность развилась в последнее время. Однако для более точного определения начала активного использования этих территорий в качестве сельхозугодий разрешения наших отложений не достаточно.

Следует отметить, что в пыльцевых спектрах озерных и торфяных отложений, исследованных в горах Бале и других массивах Восточной Африки, пыльцевые зерна крапивных не отмечены (Bonnetille, Mohammed, 1994; Mohammed, Bonnetille, 1998; Umer *et al.*, 2007). В нескольких отложениях торфяного происхождения, однако, они изредка встречаются (Hamilton, 1982), но только в нижних слоях и затем исчезают из спектров этих отложений. 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*, *Poaceae*, 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 возрастала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова, Т.А., Березина, Н.А. К вопросу о сохранности пыльцы и спор в различных условиях фоссилизации // Методические аспекты палинологии. X Всероссийская палинологическая конференция: материалы (Москва; 14–18 октября 2002 г.).– М.: ИГиРГИ, 2002.– С. 3-4.
- Алешинская, А.С., Кочанова, М.Д., Спиридонова, Е.А. Применение палинологического анализа при археологических исследованиях // Археология и естественные науки Татарстана.– Казань: Алма-Лит, 2007.– Кн. 3: Проблемы изучения первобытности и голоцена в Волго-Камье.– С. 210-226.
- Арсланов, Х.А. Радиоуглерод: геохимия и геохронология.– Л.: Изд-во ЛГУ, 1987.– 300 с.
- Бабенко, А.Н. Динамика растительности пустыни Негев (Израиль) в голоцене: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16.– М., 2007.– 116 с.
- Бабенко, А.Н. Влияние выпаса скота на динамику растительности пустыни Негев (Израиль) в голоцене по палинологическим и археологическим данным // Российская археология.- 2012.- №3.- С. 137-142.
- Бабенко, А.Н., Киселева, Н.К., Плахт И., Розен С., Савинецкий А.Б., Хасанов Б.Ф. Реконструкция растительного покрова центральной части пустыни Негев (Израиль) в голоцене по данным пыльцевого анализа зоогенного отложения Ацмаут // Экология.- 2007.- №6.- С. 417-426.
- Бартницкий, А., Мантель-Нечко, И. История Эфиопии.– М.: Прогресс, 1976.– 585 с.
- Березина, Н.А. Некоторые факторы, определяющие формирование спорово-пыльцевого спектра и использование спорово-пыльцевого анализа при геоботанических исследованиях: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05.– М., 1969.– 216 с.
- Березина, Н.А., Тюремнов, С.Н. О сохранности пыльцы в отложениях голоцена // Вестник Московского университета.- Серия биол., почв.– 1967.– №4.– С. 74-86.
- Борисова, О.К. Интерпретация палинологических данных с учетом концентрации и скорости аккумуляции пыльцы и спор // Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции с международным участием (Сыктывкар; 5-8 сентября 2011 г.).- Т. 2.- Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011.- С. 85-89.

- Вальтер, Г., Алехин, В.В. Основы ботанической географии.– М., Л.: Биомедгиз, 1936.– 716 с.
- Гитерман, Р.Е. Метод спорово-пыльцевого анализа // Частные методы изучения истории современных экосистем.– М.: Наука, 1979.– С. 7-24.
- Гричук, В.П., Заклинская, Е.Д. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии.– М.: Географгиз, 1948.– 224 с.
- Гуман, М.А. Антропогенные изменения растительности юга Псковской области в голоцене (по палинологическим данным) // Ботанический журнал.– 1978.– Т. 63, №10.– С. 1415-1430.
- Динесман, Л.Г. Палеонтологические методы изучения истории современных биогеоценозов // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов.– М.: ИЭМЭЖ, 1984.– С. 4-13.
- Динесман, Л.Г., Болд, Г. История выпаса скота и развития пастбищной дигрессии в степях Монголии // Историческая экология диких и домашних копытных.– М.: Наука, 1992.– С. 172-216.
- Динесман, Л.Г., Киселева, Н.К., Князев, А.В. История степных экосистем Монгольской Народной Республики // Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики.– Т. 32.– М.: Наука, 1989.– 215 с.
- Доктуровский, В.С. Метод анализа пыльцы в торфе // Известия научно-экспериментального торфяного ин-та.– 1923.– № 5.
- Заклинская, Е.Д. Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений // Труды Ин-та геологических наук. Серия геол.– 1951.– Вып. 127, №48.– С. 48-98.
- Зеликсон, Э.М., Губонина, З.П. Смещение высотной поясности как основа реконструкции климатических изменений в горных странах // Методы реконструкции палеоклиматов.– М.: Наука, 1985.– С. 29-38.
- Кабайлене, М.В. Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности.– Вильнюс: Минтис, 1969.– 148 с.
- Каревская, И.А. Формирование и специфика спорово-пыльцевых спектров в отложениях разного генезиса // Палинологическая школа-конференция с международным участием «Методы палеоэкологических исследований» (Москва, 16-19 апреля 2014 г.): тезисы докладов.– М.: КМК, 2014.– С. 32.

- Киселева, Н.К. Изучение фитоцитов в почвах для выяснения истории растительности степей Восточной Монголии // Известия Академии Наук СССР. Серия географ.- 1982.- №2.- С. 95-106.
- Киселева, Н.К. Ботанический и фитоцитный анализ голоценовых отложений помета млекопитающих в Северной Осетии // Историческая экология диких и домашних копытных.- М.: Наука, 1992.- С. 24-83.
- Князев, А.В. Исследование зоогенных отложений пещер для выяснения истории биогеоценозов // Общие методы изучения истории современных экосистем.- М.: Наука, 1979.- С. 129-141.
- Князев, А.В. О вековых изменениях численности мелких растительноядных млекопитающих степей Джунгарии (Монголия) // Зоологический журнал.- 1982.- Т. 61, вып. 12.- С. 1846-1855.
- Князев, А.В., Савинецкий, А.Б. Изучение отложений ископаемого помета копытных в Северной Осетии // Историческая экология диких и домашних копытных.- М.: Наука, 1992.- С. 147-164.
- Макарова, И.Р. От реконструкции палеоэкосистем по палинологическим данным к мониторингу окружающей среды // Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции: I Международный Семинар: материалы (Санкт-Петербург; 22-26 марта 2001 г.).- СПб.: ВНИГРИ, 2001.- С. 114-116.
- Монгайт, А.Л. Археология Западной Европы: в 2 т.- М.: Наука.- Т. 1: Каменный век.- 1973.- 368 с.
- Нейштадт, М.И. Изучение истории лесов и климата путем анализа пыльцы в торфе // Краеведение.- 1928.- Т. 5, вып. 6.
- Новенко, Е.Ю., Зюганова, И.С., Ольчев, А.В. Применение метода палеоаналогов для прогноза динамики растительности при изменениях климата // Доклады Академии наук.- 2014.- Т. 457, №1.- С. 117-121.
- Носова, М.Б. История лесной растительности центрально-лесного государственного заповедника в голоцене (по данным спорово-пыльцевого анализа): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05.- М., 2008.- 156 с.
- Пыльцевой анализ / И.М. Покровская.- М.: Госгеолитиздат, 1950.- 553 с.
- Рябогина, Н.Е. Очаги культивирования злаков в древности на территории Западной

Сибири по палеоботаническим данным // Вестник ВОГиС.– 2006.– Т. 10, №3.– С. 572-579.

Савинецкий, А.Б. История пастбищных экосистем центральной части Северного Кавказа за последние тысячелетия: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16.- М., 1990.- 18 с.

Савинецкий, А.Б., Князев, А.В., Квавадзе, Э.В. Интерпретация спорово-пыльцевых спектров экскрементов животных // Историческая экология диких и домашних копытных. История пастбищных экосистем.– М.: Наука, 1992.– С. 4-24.

Савинецкий, А.Б., Соколовская, В.Т. Формирование пыльцевых спектров экскрементов пищух // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов.– М.: ИЭМЭЖ, 1984.– С. 4-13.

Сладков, А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ.– М.: Наука, 1967.– 270 с.

Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР / А.Е. Бобров, Л.А. Куприянова, М.В. Литвинцева, В.Ф. Тарасевич.– Л.: Наука, 1983.– 208 с.

Сукачев, В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР.– М., Л.: Изд-во АН СССР, 1938.– Т. 1.– С. 183-234.

Сулержицкий, Л.Д. Радиоуглеродный метод при датировании древних экосистем и их компонентов // Общие методы изучения истории современных экосистем.– М.: Наука, 1979.– С. 215-236.

Украинцева, В.В. Метод реконструкции климатов прошлого и прогнозирования климата в будущем на основании данных спорово-пыльцевого анализа // Общество. Среда. Развитие.– 2008.- Вып. 3, №8.– С. 142-154.

Фегри, К., ван дер Пэйл, Л. Основы экологии опыления.– М.: Мир, 1982.– 381 с.

Хасанов, Б.Ф. Синхронизация событий в истории экосистем на основе радиоуглеродного датирования отложений различного генезиса // Динамика экосистем в голоцене. Материалы Второй Российской научной конференции (Екатеринбург; 12-14 октября 2010 г.).– Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010.– С. 215-221.

Хотинский, Н.А. Голоцен Северной Евразии.– М.: Наука, 1977.– 198 с.

Adkins, J., deMenocal, P., Eshel, G. The «African humid period» and the record of marine

upwelling from excess <sup>230</sup>Th in Ocean Drilling Program Hole 658C // *Paleoceanography*.– 2006.– Vol. 21.– PA4203.

African pollen database [Electronic resource] / Medias-France.– 2005.– URL: <http://apd.sedoo.fr/accueil.htm>.

Agterberg, F.P. Automated stratigraphic correlation. *Developments in palaeontology and stratigraphy*.– Amsterdam, New York, Oxford, Tokyo: Elsevier, 1990.– Vol. 13.– P. 1-424.

Baker, B.H., Wohlenberg, J. Structure and evolution of the Kenya Rift valley // *Nature*.– 1971.– Vol. 229.– P. 538-542.

Bale Mountains National Park, Ethiopia [Electronic resource] / WordPress.– 2015.– URL: <http://balemountains.org/>

Barker, P.A., Talbot, M.R., Street-Perrott, F.A., Marret, F., Scourse, J., Odada, E.O. Late Quaternary climatic variability in intertropical Africa // In: R.W. Battarbee, F. Gasse, C.E. Stickley (Eds.). *Past Climate Variability through Europe and Africa*.– Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004.– P. 117-138.

Behre, K.-E. The interpretation of antropogenic indicators in pollen diagrams // *Pollen et Spores*.– 1981.– Vol. 23.– P. 225-245.

Behre, K.-E. The role of man in European vegetation history // In: B. Huntley, T. Webb III (Eds.). *Vegetation history.- Handbook of vegetation studies.- Vol. 7.- Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988.– P. 633-672.*

Berglund, B.E., Ralska-Jasiewiczowa, M. Pollen analysis and pollen diagrams // In: B.E. Berglund (Ed.). *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*.– Chichester: John Wiley & Sons, 1986.– P. 455-484.

Berke, M.A., Johnson, T.C., Werne, J.P., Schouten, S., Sinninghe Damsté, J.S. A mid-Holocene thermal maximum at the end of the African Humid Period // *Earth and Planetary Science Letters*.– 2012.– Vol. 351.– P. 95–104.

Betancourt, J.L., Rylander, K.A., Penalba, C., McVickar, J.L. Late Quaternary vegetation history of Rough Canyon, south-central New Mexico, USA // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.– 2001.– Vol. 165.– P. 71-95.

Bonnefille, R. Atlas des pollens d'Éthiopie. Principales espèces des forêts de montagne // *Pollen et Spores*.– 1971.– Vol. 13, No 1.– P. 15-72.

Bonnefille, R., Buchet, G., Friis, I., Kelbessa, E., Mohammed, M.U. Modern pollen rain on an

- altitudinal range of forests and woodlands in South-West Ethiopia // *Opera Botanica*.– 1993.– No 121.– P. 71-84.
- Bonnefille, R., Hamilton, A.C. Quaternary and late Tertiary history of Ethiopian vegetation // *Acta Universitatis Upsaliensis Symbolae Botanicae Upsalienses*.– 1986.– Vol. 26, No 2.– P. 48-63.
- Bonnefille R., Mohammed U. Pollen-inferred climatic fluctuations in Ethiopia during the last 3000 years // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.– 1994.– Vol. 109.– P. 331–343.
- Bronk Ramsey, C. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: The OxCal Program // *Radiocarbon*.– 1995.– Vol. 37.– P. 425-430.
- Brooks, J., Shaw, G. Sporopollenin: A review of its chemistry, palaeochemistry and geochemistry // *Grana*.– 1978.– Vol. 17, No 2.– P. 91-97.
- Brun, C. Anthropogenic indicators in pollen diagrams in eastern France: a critical review // *Vegetation History and Archaeobotany*.– 2011.– Vol. 20, No 2.– P. 135-142.
- Bussmann, R.W. Vegetation zonation and nomenclature of African mountains - an overview [Electronic resource] // *Lyonia*.– 2006.– Vol. 11, No 1.– P. 41-66. URL: <http://www.lyonia.org/downloadPDF.php?pdfID=2.476.1>
- Carlson, A.E. The Younger Dryas Climate Event // In: S.A. Elias (Ed.). *The Encyclopedia of Quaternary Science*.– Amsterdam: Elsevier, 2013.– Vol. 3.– P. 126-134.
- Carrion, J.S., Munuera, M., Navarro, C., Burjachs, F., Dupre, M., Walker, M.J. The palaeoecological potential of pollen records in caves: the case of Mediterranean Spain // *Quaternary Science Reviews*.– 1999.– Vol. 18.– P. 1061-1073.
- Carrion, J.S., Riquelme, J.A., Navarro, C., Munuera, M. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.– 2001.– Vol. 176, No 1-4.– P. 193-205.
- Carrion, J.S., Scott, L., Huffman, T., Dreyer, C. Pollen analysis of Iron Age cow dung in southern Africa // *Vegetation History and Archaeobotany*.– 2000.– Vol. 9.– P. 239-249.
- Chalié, F., Gasse, F. Late Glacial–Holocene diatom record of water chemistry and lake level change from the tropical East African Rift Lake Abiyata (Ethiopia) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.– 2002.– Vol. 187.– P. 259-283.
- Chase, B.M., Meadows, M.E., Scott, L., Thomas, D.S.G., Marais, E., Sealy, J., Reimer, P.J. A

- record of rapid Holocene climate change preserved in hyrax middens from southwestern Africa // *Geology*.- 2009.- Vol. 37.- P. 703-706.
- Chase, B.M., Scott, L., Meadows, M.E., Gil-Romera, G., Boom, A., Carr, A.S., Reimer, P.J., Truc, L., Valsecchi, V., Quick, L.J. Rock hyrax middens: A palaeoenvironmental archive for southern African drylands // *Quaternary Science Reviews*.- 2012.- Vol. 56.- P. 107-125.
- Clark, J.D., Williams, M.A.J. Recent archaeological research in southeastern Ethiopia (1974-1975): some preliminary results // *Annales d'Ethiopie*.- 1978.- Vol. 11.- P. 19—44.
- Coetzee, J.A. Pollen analytical studies in East and Southern Africa // *Palaeoecology of Africa*.- 1967.- Vol. 3.- P. 1-146.
- Costa, K., Russell, J., Konecky, B., Lamb, H. Isotopic reconstruction of the African Humid Period and Congo Air Boundary migration at Lake Tana, Ethiopia // *Quaternary Science Reviews*.- 2014.- Vol. 83.- P. 58-67.
- Cremschi, M., Zerboni, A., Mercuri, A.M., Olmi, L., Biagetti, S., di Lernia, S. Takarkori rock shelter (SW Libya): an archive of Holocene climate and environmental changes in the central Sahara // *Quaternary Science Reviews*.- 2014.- Vol. 101.- P. 36-60.
- De Raeve, B., Gelorini, V., Verschuren, D. Fossil pollen grains of cultivated grasses (Cerealia) as tracers for the timing and distribution of prehistoric agriculture in East Africa // *BELQUA 2013. Annual Scientific Workshop Abstracts (March 6, 2013)*.- Brussel: The Royal Academy of Belgium for Science and Arts, 2013.- P. 7.
- deMenocal, P.B., Tierney, J.E. Green Sahara: African Humid Period spaced by Earth's orbital changes // *Nature Education Knowledge*.- 2012.- Vol. 3, No 10.- 12 pp.
- deMenocal, P.B., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L., Yarusinski, M. Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate responses to gradual insolation forcing // *Quaternary Science Reviews*.- 2000.- Vol. 19.- P. 347-361.
- Dortch, J. Late Quaternary vegetation change and the extinction of Black flanked Rock-wallaby (*Petrogale lateralis*) at Tunnel Cave, southwestern Australia // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 2004.- Vol. 211, No 3-4.- P. 185-204.
- Faegri, K., Iversen, J. *Textbook of pollen analysis*.- 3<sup>d</sup> ed.- New York: Hafner Press, 1975.- 295 p.
- Fall, P.L. Deforestation in Southern Jordan: Evidence from fossil Hyrax middens // *Man's Role in the Shaping of the Eastern Mediterranean Landscape: proceedings of the INQUA/BAI*

- Symposium on the Impact of Ancient Man on the Landscape of the Eastern Mediterranean Region and the Near East (Groningen, Netherlands; 6–9 March, 1989).– Rotterdam: Balkema, 1990.- P. 271-281.
- Flora of Ethiopia and Eritrea / I. Hedberg, I. Friis, E. Pearson (Eds.).- Vol. 1: [Lycopodiaceae to Pinaceae. Appendix – additions and amendments to Vols. 2-7].- Addis Ababa; Uppsala: EMPDA, 2000.- 305 p.
- Flora of Ethiopia and Eritrea / I. Hedberg, S. Edwards, S. Nemomissa (Eds.).- Vol. 4, p. 1: [Apiaceae to Dipsacaceae].- Addis Ababa; Uppsala: EMPDA, 2003.- 352 p.
- Flora of Ethiopia and Eritrea / I. Hedberg, I. Friis, S. Edwards (Eds.).- Vol. 4, p. 2: [Asteraceae (Compositae)].- Addis Ababa; Uppsala: EMPDA, 2004.- 408 p.
- Flora of Ethiopia and Eritrea / I. Hedberg, S. Edwards (Eds.).- Vol. 7: [Poaceae (Gramineae)].- Addis Ababa; Uppsala: EMPDA, 1995.- 420 p.
- Flora of Ethiopia / I. Hedberg, S. Edwards (Eds.).- Vol. 3: [Pittosporaceae to Araliaceae].- Addis Ababa; Uppsala: EMPDA, 1989.– 660 p.
- Foerster, V., Junginger, A., Langkamp, O., Gebru, T., Asrat, A., Umer, M., Lamb, H.F., Wennrich, V., Rethemeyer, J., Nowaczyk, N., Trauth, M.H., Schaebitz, F. Climatic change recorded in the sediments of the Chew Bahir basin, southern Ethiopia, during the last 45000 years // *Quaternary International*.- 2012.- Vol. 274.- P. 25-37.
- Friis, I. Forests and forest trees of Northeast tropical Africa. Their natural habitats and distribution patterns in Ethiopia, Djibouti and Somalia // *Kew Bulletin*.- 1992.- Additional Series, No 15.- P. i-iv & 1-396.
- Garcin, Y., Melnick, D., Strecker, M.R., Olago, D., Tiercelin, J.-J. East African mid-Holocene wet–dry transition recorded in palaeo-shorelines of Lake Turkana, northern Kenya Rift // *Earth and Planetary Science Letters*.- 2012.- Vol. 331–332.- P. 322–334.
- Gasse, F. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum // *Quaternary Science Reviews*.- 2000.- Vol. 19.- P. 189–211.
- Gasse, F., Ledee, V., Massault, M., Fontes, J.C. Water-level fluctuations of lake Tanganyika in phase with oceanic changes during the last glaciation and deglaciation // *Nature*.- 1989.- Vol. 342.- P. 57–59.
- Gasse, F., Street, F.A. Late Quaternary lake-level fluctuations and environments of the Northern Rift Valley and Afar Region (Ethiopia and Djibouti) // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 1978.- Vol. 24.- P. 279–325.

- Gautier, A. New observations on the later Tertiary and early Quaternary in the Western Rift: the stratigraphy and palaeontological evidence // In: W.W. Bishop, J.D. Clark (Eds.). *Background to Evolution in Africa*.- Chicago, London: University of Chicago Press, 1967.- P. 73-87.
- Gebru, T., Viehberg, F.A., Frank, U., Asrat, A., Weber, M.E., Foerster, V., Wennrich, V., Rethemeyer, J., Brown, M.C., Lamb, H.F., Schäbitz, F. A multi-proxy record of Holocene environmental change from Lake Chamo, southern Ethiopia // *Geophysical Research Abstracts*.- 2013.- Vol. 15.- EGU2013-11692.
- Gelorini, V., Verschuren, D. Historical climate-human-ecosystem interaction in East Africa: a review // *African Journal of Ecology*.- 2013.- Vol. 51.- P. 409–421.
- Gill, R.L.O. African swells, magmatism and plate tectonics // *Nature*.- 1974.- Vol. 247, Is. 5435.- P. 25-26.
- Gillespie, R., Street-Perrott, F.A., Switsur, R. Post-glacial arid episodes in Ethiopia have implications for climate prediction // *Nature*.- 1983.- Vol. 306.- P. 680-683.
- Gil-Romera, G., Scott, L., Marais, E., Brook, G.A. Middle- to late-Holocene moisture changes in the desert of northwest Namibia derived from fossil hyrax dung pollen // *The Holocene*.- 2006.- Vol. 16, No 8.- P. 1073-1084.
- Gil-Romera, G., Scott, L., Marais, E., Brook, G.A. Late Holocene environmental change in the northwestern Namib Desert margin: new fossil pollen evidence from hyrax middens // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 2007.- Vol. 249, No 1-2.- P. 1-17.
- Grab, S. Glacial and periglacial phenomena in Ethiopia: a review // *Permafrost and Periglacial Processes*.- 2002.- Vol. 13, No 1.- P. 71-76.
- Grimm, E.C. CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the methods of incremental sum of squares // *Computers and Geosciences*.- 1987.- Vol. 13, No 1.- P. 13-35.
- Gunton, R.M., Boyes, L.J., Griffiths, M.E., Lawes, M.J. Regeneration niches and functional traits of three common species in subtropical dune forest // *Forest Ecology and Management*.- 2010.- Vol. 260, Is. 9.- P. 1490-1497.
- Gustafsson, J. Habitat and plant selection of livestock in a fire-managed Afro-alpine heathland in Ethiopia: M. Sc. Thesis.- Uppsala, 2009.- 28 p.
- Hamilton, A.C. *Environmental history of East Africa. A study of the Quaternary*.- London: Academic Press, 1982.- 328 p.

- Hamilton, A.C., Perrott, R.A. Date of deglaciation of Mount Elgon // *Nature*.- 1978.- Vol. 273.- P. 49.
- Hastenrath, S. Pleistocene mountain glaciation in Ethiopia // *Journal of Glaciology*.- 1977.- Vol. 18, No 79.- 309-313.
- Hedberg, O. Altitudinal zonation of the vegetation on the East African Mountains // *Journal of the proceedings of the Linnean Society. Botany*.- Vol. 165.- P. 134-136.
- Hély, C., Braconnot, P., Watrin, J., Zheng, W. Climate and vegetation: simulating the African humid period // *Comptes Rendus Geoscience*.- 2009.- Vol. 341.- P. 671-688.
- Hillman, J.C. The Bale Mountains National Park area, Southeast Ethiopia, and its management // *Mountain Research and Development*.- 1988.- Vol. 8, No 2-3.- P. 253-258.
- Hoffert, M. I., Covey, C. Deriving Global Sensitivity from Palaeoclimate Reconstructions // *Nature*.- 1992.- Vol. 360.- 573-576.
- Hunt, C.O., Rushworth, G., Gilbertson, D.D., Mattingly, D.J. Romano-Libyan dryland animal husbandry and landscape: pollen and palynofacies analyses of coprolites from a farm in the Wadi el-Amud, Tripolitania // *Journal of Archaeological Science*.- 2001.- Vol. 28, Is. 4.- P. 351-363.
- Iversen, J. The influence of prehistoric man on vegetation // *Danmarks Geologiske Undersøgelse, series IV*.- 1949.- Vol. 3, No 6.- P. 1-25.
- Ivory, S.J., Lézine, A.-M., Vincens, A., Cohen, A.S. Effect of aridity and rainfall seasonality on vegetation in the southern tropics of East Africa during the Pleistocene/Holocene transition // *Quaternary Research*.- 2012.- Vol. 77.- P. 77-86.
- Johansson, M.U. Fire and grazing in subalpine heathlands and forests of Bale Mountains, Ethiopia. Fire ecology and traditional use of fire: PhD Thesis // *Acta Universitatis agriculturae Sueciae (1652-6880)*.- Umeå, 2013.- Vol. 14.- 73 p.
- Johnson, T.C., Brown, E.T., McManus, J., Barry, S., Barker, P., Gasse, F. High-resolution palaeoclimate record spanning the past 25,000 years in southern East Africa // *Science*.- 2002.- Vol. 296.- P. 113-132.
- Jolly, D., Harrison, S.P., Damnati, B., Bonnefille, R. Simulated climate and biomes of Africa during the late quaternary: comparison with pollen and lake status data // *Quaternary Science Reviews*.- 1998.- Vol. 17.- P. 629-657.
- Joly, C., Barillé, L., Barreau, M., Mancheron, A., Visset, L. Grain and annulus diameter as

- criteria for distinguishing pollen grains of cereals from wild grasses // Review of Palaeobotany and Palynology.- 2007.- Vol. 146.- P. 221–233.
- Junginger, A. East African Climate Variability on Different Time Scales: The Suguta Valley in the African-Asian Monsoon Domain: PhD Thesis.- Potsdam, 2011.- 152 p.
- Junginger, A., Roller, S., Olaka, L.A., Trauth M.H. The effects of solar irradiation changes on the migration of the Congo Air Boundary and water levels of paleo-Lake Suguta, Northern Kenya Rift, during the African Humid Period (15–5 ka BP) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.- 2014.- Vol. 396.- P. 1-16.
- Kidane, Y., Stahlmann, R., Beierkuhnlein, C. Vegetation dynamics, and land use and land cover change in the Bale Mountains, Ethiopia // Environmental Monitoring and Assessment.- 2012.- Vol. 184, Is. 12.- P. 7473-7489.
- Kröpelin, S., Verschuren, D., Lézine, A.-M., Eggermont, H., Cocquyt, C., Francus, P., Cazet, J.-P., Fagot, M., Rumes, B., Russell, J.M., Darius, F., Conley, D.J., Schuster, M., von Suchodoletz, H., Engstrom, D.R. Climate-driven ecosystem succession in the Sahara: The past 6,000 years // Science.- 2008.- Vol. 320.- P. 765-768.
- Kropf, M., Mead, J.I., Anderson, R.S. Dung, diet, and the paleoenvironment of the extinct shrubbox (*Eucatherium collinum*) on the Colorado Plateau, USA // Quaternary Research.- 2007.- Vol. 67, No 1.- P. 143-151.
- Kuper, R., Kröpelin, S. Climate-controlled Holocene occupation in the Sahara: motor of Africa's evolution // Science.- 2006.- Vol. 313.- P. 803-807.
- Lamb, A.L., Leng, M.J., Mohammed, M.U., Lamb, H.F. Holocene climate and vegetation change in the Main Ethiopian Rift Valley, inferred from the composition (C/N &  $\delta^{13}\text{C}$ ) of lacustrine organic matter // Quaternary Science Reviews.- 2004.- Vol. 23, No 7.- P. 881-888.
- Legesse, D., Gasse, F., Radakovitch, O., Vallet-Coulomb, C., Bonnefille, R., Verschuren, D., Gibert, E., Barker, P. Environmental changes in a tropical lake (Lake Abiyata, Ethiopia) during recent centuries // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.- 2002.- Vol. 187.- P. 233-258.
- Leroi-Gourhan, A. Pollen grains of Gramineae and Cerealia from Shanidar and Zawi Chemi / In: P.J. Ucko, G.W. Dimbleby (Eds.). The domestication and exploitation of plants and animals.- London: Duckworth, 1969.- P. 143–148.
- Liljequist, G.H. Some aspects of the climate of Ethiopia // Acta Universitatis Upsaliensis

Symbolae Botanicae Upsalienses.- 1986.- Vol. XXVI, No 2.- P. 19-30.

- Lisitsyna, O.V., Hicks, S., Räsänen, S. How different sources of modern pollen data reflect actual vegetation: a comparison of pollen deposition in moss samples, pollen traps and modern lake sediments // Pollen Monitoring programme, 6<sup>th</sup> international meeting (Jurmala, Latvia; 3rd–9th July 2007): Volume of abstracts.- Riga: University of Latvia, 2007.- P. 50-53.
- Livingstone, D.A. Postglacial vegetation of the Ruwenzori Mountains in Equatorial Africa // Ecological Monographs.- 1967.- Vol. 37.- P. 25-52.
- Löffler, H. Limnological and paleolimnological data on the Bale Mountain lakes (Ethiopia) // Verhandlungen der Internationalen Verein für Limnologie.- 1978.- Vol. 20.- P. 1131-1138.
- Mark, B.G., Osmaston H.A. Quaternary glaciation in Africa: key chronologies and climatic implications // Journal of Quaternary Science.- 2008.- Vol. 23, No 6-7.- P. 589-608.
- Marret, F., Scourse, J., Versteegh, G., Jansen, J.H.F., Schneider, R. Integrated marine and terrestrial evidence for abrupt Congo River palaeodischarge fluctuations during the last deglaciation // Journal of Quaternary Science.- 2001.- Vol. 16.- P. 761-766.
- Messerli, B., Hurni, H., Kienholz, H., Winiger, M. Bale Mountains: Largest Pleistocene mountain glacier system of Ethiopia // X INQUA Congress Abstracts.- Birmingham, 1977.- 300 p.
- Messerli, B., Winiger, M. Climate, environmental change and resources of the African mountains from the Mediterranean to the Equator // Mountain Research and Development.– 1992.– Vol. 12, No 4.– P. 315-336.
- Miehe, S., Miehe, G. Ericaceous forests and heathlands in the Bale Mountains of South Ethiopia: ecology and man's impact.- Hamburg: T. Warnke, 1994.– 206 p.
- Mitchell, W.A., Osmaston, H.A., Osmaston, J.A.N. Quaternary glaciation of the Bale Mountains, Ethiopia // Geophysical Research Abstracts.- 2006.-Vol. 8.- P. 04767.
- Moe, D. Palynology of sheep's faeces: relationship between pollen content, diet and local pollen rain // Grana.– 1983.– Vol. 22.– P. 105-113.
- Mohammed, M.U., Bonnefille, R. A late Glacial/late Holocene pollen record from a highland peat at Tamsaa, Bale Mountains, south Ethiopia // Global and Planetary Change.- 1998.- Vol. 16-17.- P. 121-129.
- Mohammed, M.U., Bonnefille, R. Late Holocene climatic fluctuations and historical records of

- famine in Ethiopia / In: F.A. Hassan (Ed.). Droughts, food and culture ecological change and food security in Africa's later prehistory.- New York: Kluwer Academic, Plenum Publishers, 2002.- P. 83-94.
- Mohammed, M.U., Bonnefille, R., Johnson, T.C. Pollen and isotopic records in Late Holocene sediments from Lake Turkana, Kenya // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 1995.- Vol. 119.- P. 371-383.
- Mohr, P.A. The Geology of Ethiopia.- Addis Ababa: University Press, 1971.- 268 p.
- Moore, P.D., Webb, J.A., Collinson, M.E. Pollen Analysis.- 2<sup>nd</sup> ed.- Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991.- 216 p.
- Morgan, W.T.W. East Africa.- London: Longman, 1973.- 410 p.
- Munsell Soil Colour Charts.- Revised edition.- New Windsor, New York: Munsell Color, 2000.- 10 p.
- Navarro, C., Carrion, J.S., Navarro, J., Munuera, M., Prieto, A.R. An experimental approach to the palynology of cave deposits // *Journal of Quaternary Science*.- 2000.- Vol. 15, No 6.- P. 603-619.
- Nicholson, S.E., Flohn, H. African environmental and climatic changes and the general atmospheric circulation in Late Pleistocene and Holocene // *Climatic Change*.- 1980.- Vol. 2.- P. 313-348.
- Nicholson, S.E. A Review of climate dynamics and climate variability in eastern Africa / In: T.C. Johnson, E.O. Odada (Eds.). The limnology, climatology and palaeoclimatology of the East African Lakes.- Amsterdam: Gordon and Breach, 1996.- P. 25-56.
- Nyssen, J., Poesen, J., Moeyersons, J., Deckers, J., Haile, M., Lang, A. Human impact on the environment in the Ethiopian and Eritrean highlands – a state of the art // *Earth-Science Reviews*.- 2004.- Vol. 64.- P. 273-320.
- Osmaston, H.A., Harrison, S.P. The Late Quaternary glaciation of Africa: A regional synthesis // *Quaternary International*.- 2005.- Vol. 138-139.- P. 32-54.
- Osmaston, H.A., Mitchell, W.A., Osmaston, J.A.N. Quaternary glaciations of the Bale Mountains, Ethiopia // *Journal of Quaternary Science*.- 2005.- Vol. 20, No 6.- P. 593-606.
- Otto-Bliesner, B.L., Russell, J.M., Clark, P.U., Liu, Z., Overpeck, J.T., Konecky, B., deMenocal, P., Nicholson, S.E., He, F., Lu, Z. Coherent changes of southeastern equatorial and northern African rainfall during the last deglaciation // *Science*.- 2014.-

Vol. 346, No 6214.- P. 1223-1227.

- Packrat Middens: The last 40,000 years of biotic change / J.L. Betancourt, T.R. Van Devender, P.S. Martin.- Tucson: University of Arizona Press, 1990.- 470 p.
- Panno, S.V., Curry, B.B., Wang, H., Hackley, K.C., Liu, C.L., Lundstrom, L., Zhou, J. Climate change in southern Illinois, USA, based on the age and  $\delta^{13}\text{C}$  of organic matter in cave sediments // *Quaternary Research*.- 2004.- Vol. 61, No 3.- P. 301-313.
- Pardoe, H.S., Giesecke, T., van der Knaap, W.O., Svitavská-Svobodová, H., Kvavadze, E.V., Panajiotidis, S., Gerasimidis, A., Pidek, I.A., Zimny, M., Swieta-Musznicka, J., Latałowa, M., Noryskiewicz, A.M., Bozilova, E., Tonkov, S., Filipova-Marinova, M.V., van Leeuwen, J.F.N., Kalnina, L. Comparing pollen spectra from modified Tauber traps and moss samples: examples from a selection of woodlands across Europe // *Vegetation History and Archaeobotany*.- 2010.- Vol. 19.- P. 271-283.
- Parnell, A.C., Haslett, J., Allen, J.R.M., Buck, C.E., Huntley, B. A flexible approach to assessing synchronicity of past events using Bayesian reconstructions of sedimentation history // *Quaternary Science Reviews*.- 2008.- Vol. 27, No 19–20.- P. 1872–1885.
- Pastouret, L., Charnley, H., Delibrias, G., Duplessy, J.C., Thiede, J. Late Quaternary climatic changes in western tropical Africa deduced from deep-sea sedimentation off the Niger delta // *Oceanologica Acta*.- 1978.- Vol. 1.- P. 217-232.
- Perrott, R.A. A post-glacial pollen record from Mt. Satima, Aberdare Range, Kenya // 7th Biennial Conference American Quaternary Association (Seattle, June 1982): Program and abstracts.- 1982.- P. 153.
- Pons, A., Quézel, P. Premières remarques sur l'étude palynologique d'un guano fossile du Hoggar // *Comptes-Rendus Des Seances De L'Academie Des Sciences*.- 1958.- Vol. 246.- P. 2290-2292.
- Prentice, I.C., Jolly, D., BIOME-6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // *Journal of Biogeography*.- 2000.- Vol. 27, No 3.- P. 507-519.
- Reille, M. Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord.- Suppl. 2.- Marseille: Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, 1998.- 525 p.
- Rosen, S.A., Savinetsky, A.B., Plakht, Y., Kisseleva, N.K., Khassanov, B.F., Pereladov, A.M., Haiman, M. Dung in the desert: Preliminary results of the Negev Holocene Ecology Project // *Current Anthropology*.- 2005.- Vol. 46, No 2.- P. 317-327.

- Rucina, S.M., Muiruri, V.M., Kinyanjui, R.N., McGuinness, K., Marchant, R. Late Quaternary vegetation and fire dynamics on Mount Kenya // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 2009.- Vol. 283, No 1-2.- P. 1-14.
- 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) // In: C. Lefèvre (Ed.). *Proceedings of the General Session of the 11th International Council for Archaeozoology Conference (Paris, 23–28 August 2010): British Archaeological Reports International Series 2354*.- Oxford: Archaeopress, 2012.- P. 25-31.
- Scott, L. Hyrax (*Procaviidae*) and Dassie Rat (*Petromuridae*) middens in paleoenvironmental studies in Africa // In: J.L. Betancourt, T.R. Van Devender, P.S. Martin (Eds.). *Packrat Middens: the last 40,000 years of biotic change*.- Tucson: University of Arizona Press, 1990.- P. 398-407.
- Scott, L. Palynology of hyrax middens: 2000 years of palaeoenvironmental history in Namibia // *Quaternary international*.- 1996.- Vol. 33.- P. 73-79.
- Scott, L., Bousman, C.B. Palynological analysis of hyrax middens from Southern Africa // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.- 1990.- Vol. 76.- P. 367-379.
- Scott, L., Bousman, C.B., Nyakale, M. Holocene pollen from swamp, cave and hyrax deposits at Blydefontein (Kikvorsberge), Karoo, South Africa // *Quaternary international*.- 2005.- Vol. 129.- P. 49-59.
- Scott, L., Cooremans, B. Pollen in recent *Procavia* (hyrax), *Petromus* (dassie rat) and bird dung in South Africa // *Journal of Biogeography*.- 1992.- Vol. 19, No 2.- P. 205-215.
- Scott, L., Marais, E., Brook, G.A. Fossil hyrax dung and evidence of Late Pleistocene and Holocene vegetation types in the Namib Desert // *Journal of Quaternary Science*.- 2004.- Vol. 19, No 8.- P. 829-832.
- Scott, L., Vogel, J.C. Short-term changes of climate and vegetation revealed by pollen analysis of hyrax dung in South Africa // *Review of Palaeobotany and Palynology*.- 1992.- Vol. 74.- P. 283-291.
- Scott, L., Woodborne, S. Vegetation history inferred from pollen in Late Quaternary faecal deposits (hyraceum) in the Cape winter-rain region and its bearing on past climates in South Africa // *Quaternary Science Reviews*.- 2007.- Vol. 26.- P. 941-953.
- Senbeta, F., Denich, M. Effects of wild coffee management on species diversity in the

- Afromontane rainforests of Ethiopia // *Forest Ecology and Management*.- 2006.- Vol. 232, Is. 1-3.- P. 68-74.
- Shahack-Gross, R., Berna, F., Karkanas, P., Weiner, S. Bat guano and preservation of archaeological remains in cave sites // *Journal of Archaeological Science*.- 2004.- Vol. 31, No 9.- P. 1259-1272.
- Stager, J.C., Johnson, T.C. A 12,400  $^{14}\text{C}$  yr offshore diatom record from east central Lake Victoria, East Africa // *Journal of Paleolimnology*.- 2000.- Vol. 23.- P. 373-383.
- Stephens, P.A., d'Sa, C.A., Sillero-Zubiri, C., Leader-Williams, N. Impact of livestock and settlement on the large mammalian wildlife of Bale Mountains National Park, southern Ethiopia // *Biological Conservation*.- 2001.- Vol. 100.- P. 307-322.
- Stockmarr, J. Determination of spore concentration with an electronic particle counter // *Geological Survey of Denmark Yearbook*.- 1973.- Vol. 1972.- P. 87-89.
- Stockmarr, J. Tablets with spores used in absolute pollen analysis // *Pollen et Spores*.- 1971.- Vol. 13.- P. 615-621.
- Street-Perrott, F.A., Barker, P.A., Swain, D.L., Ficken, K.J., Wooller, M.J., Olago, D.O., Huang, Y. Late Quaternary changes in ecosystems and carbon cycling on Mt. Kenya, East Africa: a landscape-ecological perspective based on multi-proxy lake-sediment influxes // *Quaternary Science Reviews*.- 2007.- Vol. 26, No 13-14.- P. 1838-1860.
- Street-Perrott, F.A., Perrott R.A. Abrupt climate fluctuations in the tropics: The influence of Atlantic Ocean circulation // *Nature*.- 1990.- Vol. 343.- P. 607-612.
- Stuiver, M., Braziunas T. F. Modeling atmospheric  $^{14}\text{C}$  influences and  $^{14}\text{C}$  ages of marine samples to 10000 BC // *Radiocarbon*.- 1993.- Vol. 35, No 1.- P. 137-189.
- Stuiver M., Polach, H.A. Discussion: reporting of  $^{14}\text{C}$  data // *Radiocarbon*.- 1977.- Vol. 19, No 3.- P. 355-363.
- Teketay, D. Human impact on a natural montane forest in Southeastern Ethiopia // *Mountain Research and Development*.- 1992.- Vol. 12, No 4.- P. 393-400.
- Telford, R.J., Heegaard, E., Birks, H.J.B. All age-depth models are wrong: but how badly? // *Quaternary Science Reviews*.- 2004.- Vol. 23.- P. 1-5.
- Telford, R.J., Lamb, H.F. Groundwater-mediated response to Holocene climatic change recorded by the diatom stratigraphy of an Ethiopian crater lake // *Quaternary Research*.- 1999.- Vol. 52.- P. 63-75.

- Thompson, L.G., Mosley-Thompson, E., Davis, M.E., Henderson, K.A., Brecher, H.H., Zagorodnov, V.S., Mashiotta, T.A., Lin, P.-N., Mikhalenko, V.N., Hardy, D.R., Beer, J. Kilimanjaro ice core records: evidence of Holocene climate change in tropical Africa // *Science*.- 2002.- Vol. 298, No 5593.- P. 589-593.
- Tiercelin, J.-J., Gibert, E., Umer, M., Bonnefille, R., Disnar, J.-R., Lézine, A.-M., Hureau-Mazaudier, D., Travi, Y., Keravis, D., Lamb, H.F. High-resolution sedimentary record of the last deglaciation from a high-altitude lake in Ethiopia // *Quaternary Science Reviews*.- 2008.- Vol. 27.- P. 449-467.
- Tierney, J.E., Russell, J.M., Sinninghe Damsté, J.S., Huang, Y., Verschuren, D. Late Quaternary behaviour of the East African monsoon and the importance of the Congo Air Boundary // *Quaternary Science Reviews*.- 2011.- Vol. 30.- P. 798–807.
- Uhlig, S.K. Mountain forests and the upper tree limit on the Southeastern Plateau of Ethiopia // *Mountain Research and Development*.- 1988.- Vol. 8, No 2-3.- P. 227-234.
- Uhlig, S.K., Uhlig, K. Studies on the altitudinal zonation of forests and alpine plants in the central Bale Mountains, Ethiopia // *Mountain Research and Development*.- 1991.- Vol. 11, No 2.- P. 153-156.
- Umer, M., Kebede, S., Osmaston, H.A. Quaternary glacial activity on the Ethiopian Mountains / In: J. Ehlers, P.L. Gibbard (Eds.). *Quaternary Glaciations - extent and chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*.- Amsterdam: Elsevier, 2004.- P. 171-174.
- Umer, M., Lamb, H.F., Bonnefille, R., Lézine, A.M., Tiercelin, J.-J., Gibert, E., Cazet, J.P., Watrin, J. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of the Bale Mountains, Ethiopia // *Quaternary Science Reviews*.- 2007.- Vol. 26, No 17-18.- P. 2229-2246.
- Vegetation history / B. Huntley, T. Webb III (Eds.). *Handbook of vegetation studies*.- Vol. 7.- Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988.- 787 p.
- Vermoere, M., Vanhecke, L., Waelkens, M., Smets, E. A comparison between modern pollen spectra of moss cushions and Cuddill pollen traps: implications for the interpretation of fossil pollen data from Southern Turkey // *Grana*.- 2000.- Vol. 39.- P. 146-158.
- Webeck, K., Pearson, S. Stick-nest rat middens and a late-Holocene record of White Range, central Australia // *The Holocene*.- 2005.- Vol. 15, No 3.- P. 466-471.
- Weinert, E., Mazurek, A. Notes on vegetation and soil in Bale Province of Ethiopia // *Feddes Repertorium*.- 1984.- Vol. 95.- P. 373-380.

- Wesche, K., Mieke, G., Kaeppli, M. The significance of fire for afro-alpine ericaceous vegetation // Mountain Research and Development.- 2000.- Vol. 20, Is. 4.- P. 340-347.
- Yimer, F., Ledin, S., Abdelkadir, A. Soil property variations in relation to topographic aspect and vegetation community in the south-eastern highlands of Ethiopia // Forest Ecology and Management.- 2006.- Vol. 232.- P. 90-99.
- Woldu, Z., Enrico, F., Nigatu, L. Partitioning an elevation gradient of vegetation from Southeastern Ethiopia by probabilistic methods.- Vegetatio.- 1989.- Vol. 81, No 1/2.- P. 189-198.