

УДК 551.794: 551.583.7
doi: 10.17223/19988591/45/9

Т.А. Бляхарчук, И.В. Курьина, **Н.Н. Пологова**

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Россия*

Позднеголоценовая динамика растительного покрова и увлажнения климата юго-восточного сектора Западно-Сибирской равнины по данным палинологического и ризоподного исследований торфяных отложений

Исследование выполнено в рамках госбюджетной темы
№ ААААА-А16-116041356666-6 и при поддержке гранта РФФИ № 17-55-52020 / MNT_a.

На восточной окраине Большого Васюганского болота, на террасе р. Бакчар комплексом палеоэкологических методов (спорово-пыльцевым, ризоподным, ботаническим анализом торфа, микроугольковым) изучен изолированный торфяной массив болото Круглое. Две радиоуглеродные даты показали, что седиментация подстилающих минеральных отложений, а затем торфа на данном массиве началась около 5320 календарных лет назад и продолжалась до современности. По данным спорово-пыльцевого анализа за это время растительный покров района исследования сменился от степных разнотравно-полынных сообществ к берёзовой лесостепи с участками богато-разнотравных лугов, а затем к сомкнутым южно-таёжным кедрово-берёзовым и берёзово-кедровым лесам. Болото в своём эндогенном развитии прошло эвтрофную, мезотрофную и олиготрофную стадии. Переход от эвтрофной стадии в мезотрофную произошёл около 3130 календарных лет назад. Одновременно, вероятно вследствие общего повышения увлажнения климата, на месте существовавшей здесь берёзовой лесостепи распространяются сомкнутые южно-таёжные леса. В период максимального распространения кедровых лесов на исследуемой территории (около 1340–880 календарных лет назад) болото перешло в верховую стадию развития. Исследование комплексов раковинных амёб из этого же разреза показало, что их обилие и видовой состав в значительной степени определяются эндогенной стадией развития болота. Но в течение олиготрофной стадии развития болота комплексы раковинных амёб более чувствительны к вековым и десятилетним колебаниям увлажнения климата, чем локальная болотная и региональная суходольная растительность. В целом выявленная по биологическим индикаторам (пыльцевым комплексам, комплексам раковинных амёб, ботаническому составу торфа, видовому разнообразию палиноморф и микроуголькам) динамика увлажнения климата хорошо совпадает с данными по более южным лесостепным районам и с историческими свидетельствами климатических изменений, происходивших на юге Западной Сибири. Биологические индикаторы из болота Круглое подтвердили также гипотезу об асинхронности увлажнения степной и лесной зон.

Ключевые слова: *Западная Сибирь; спорово-пыльцевой анализ; раковинные амебы; климатические изменения; Большое Васюганское болото; история растительности.*

Введение

На юге Западно-Сибирской равнины расположены основные сельскохозяйственные территории производящего хозяйства. Урожайность в этом регионе сильно зависит от погодных условий вегетационного сезона, так как эта территория целиком расположена в «зоне рискованного земледелия». Такая агроклиматическая ситуация в настоящее время и так было в прошлом. Поэтому изучение динамики климата южных территорий Западно-Сибирской равнины имеет большое практическое значение для предвидения экстремальных погодных явлений, приносящих существенный экономический ущерб. Новейшими исследованиями установлено, что частота экстремальных погодных явлений возрастает вследствие наблюдаемого в последние годы глобального потепления климата [1]. Для предсказания возможных неблагоприятных для сельского хозяйства региона климатических изменений необходимо выявить движущие факторы и закономерности, лежащие в их основе. С этой целью проводится мониторинг современных параметров климата. Однако имеющиеся ряды инструментальных метеонаблюдений пока очень коротки и не позволяют определить долговременную цикличность изменения климата. Между тем уже более полувека для реконструкции прошлых изменений ландшафтов и климата используются палеопалинологические исследования ретроспективных серий образцов из осадочных отложений различного генезиса. Перспективными для этой цели являются торфяные и озёрные отложения. При этом наиболее информативными среди них являются разрезы отложений, расположенные в экотональных районах на границах широтных и высотных зон, например, на южной [2], северной [3] или высотной [4] границах лесной зоны. В целом мы принимаем определения понятий «экотон» и «экотональная экосистема» в трактовке В.В. Соловьёвой [5]. Южная часть Томской области частично захватывает южный экотон лесной зоны Западной Сибири.

О длительной и сложной истории формирования ландшафтов изучаемой территории свидетельствует комплексный характер растительного [6] и почвенного покровов [7, 8]. Палеопалинологические исследования, проводившиеся на этой территории, также выявили сложный характер изменения растительного покрова в голоцене [6, 9], наложивший отпечаток на облик пыльцевых диаграмм, делая их порой трудно сопоставимыми друг с другом [10]. Однако палинологический, как и любой другой метод, используемый в изучении долговременных изменений климата, имеет свои особенности, которые необходимо понимать и учитывать. Это позволяет преодолевать многие трудности при использовании палинологических данных для реконструкции палеоклимата и растительности.

Особенностью палеопалинологической информации является отражение в ней разномасштабной организации биоценозов. Поэтому необходимо по-разному интерпретировать локальные, сублокальные, субрегиональные и региональные компоненты пыльцевых спектров [11]. Однако для этого нужно хорошо знать местную флору и особенности организации растительного покрова. Решение проблемы иногда возникающей несхожести разновозрастных пыльцевых разрезов возможно также при увеличении числа хорошо датированных пыльцевых диаграмм для исследуемой территории и последующей их кластеризации согласно почвенно-растительной комплексности.

Понять разномасштабность палеоэкологической информации, заключенной в спорово-пыльцевых диаграммах, позволяют и данные других методов, полученные по тому же разрезу, но отражающие изменение исключительно локальных экологических условий. Для торфяных отложений дополнительным традиционным методом исследования является ботанический анализ торфа [12] и разрабатываемый в последние годы инновационный метод анализа комплексов раковинных амёб, именуемый также ризоподным анализом [13]. Вторая проблема, возникающая при палеоэкологических и палеопалинологических реконструкциях, связана с выявлением движущих факторов изменения растительного покрова и климата в регионе. Её решение также возможно лишь при четком разграничении локальных и региональных факторов, влиявших на биоценозы. Такой подход, в конечном итоге, позволяет более достоверно выявить региональные и глобальные механизмы, контролировавшие динамику климата на юге Западно-Сибирской равнины в позднем голоцене. Палеопалинологические исследования, сопровождаемые дополнительными палеоэкологическими методами исследования, дают ценнейшую информацию о динамике биогеоценотической оболочки Земли на разных уровнях её организации, позволяя увязывать в логическую картину геоморфологию, почвы, растительный покров, воздушные потоки, климат, а также биоценозы на разных уровнях их организации (от микромира до географической зональности). Однако переход от локального уровня к региональному требует накопления палеоэкологических данных для адекватного отражения географической неоднородности поверхности Земли, без учета которой любые реконструкции глобальных изменений климата будут несостоятельны. В этом плане обширная территории Сибири остаётся одним из наименее изученных в палеогеографическом отношении регионов. До недавнего времени для южно-таёжной зоны центрального сектора Западной Сибири имелось всего несколько недостаточно хорошо датированных спорово-пыльцевых диаграмм [9]. В последние годы опубликовано еще несколько новых пыльцевых диаграмм для более восточных [10–14] и южных лесостепных районов [15–17]. Предлагаемая работа имеет целью реконструировать долговременные изменения климата и растительности на юге центральной части Западно-Сибирской равнины на основе новых комплексных палинологических и ризоподных исследований торфяных отложений болота

Круглое южно-таёжной зоны для выявления природно-климатической обстановки, на фоне которой происходило развитие древних археологических культур Сибири.

Материалы и методики исследования

На восточной окраине Большого Васюганского болота у пос. Полынянка Томской области изучен спорово-пыльцевым и ризоподным методами изолированный болотный массив болота Круглое ($56^{\circ}53'01,63''$ с.ш., $82^{\circ}34'40,63''$ в.д.), расположенное на правобережной террасе р. Бакчар (рис. 1). Современный растительный покров болота представлен сосново-кустарничково-сфагновой фацией олиготрофного болота (рослым рямом). Для палеопалинологических исследований из наиболее глубокой части болотного массива отобран керн торфяных отложений мощностью 140 см.

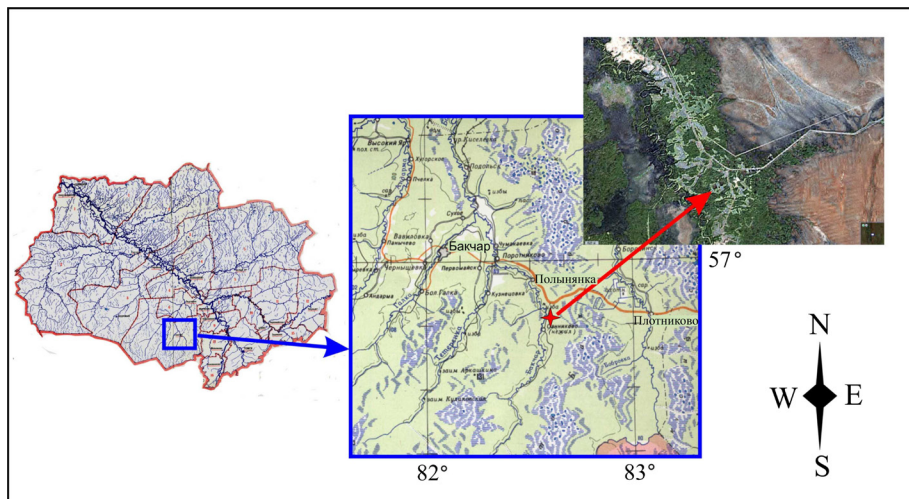


Рис. 1. Карта района исследования в Томской области и расположение болота Круглое
[Fig. 1. Map of Tomsk oblast with the area of investigation and location of Krugloe Mire]

Из полученного торфяного керна для спорово-пыльцевого анализа образцы отбирались через каждые 5 см объемом 1 см^3 . Всего отобрано 32 образца.

Для выделения спор и пыльцы использовалась щелочная методика Поста и сепарационная методика Гричука [18]. Щелочной методикой обрабатывались торфяные образцы без минеральной примеси. Согласно этой методике образцы помещались в 10% щелочь и нагревались до кипения. Щелочная суспензия каждого образца пропускалась через сито $0,3 \text{ мм}$ в литровый стакан, и осадок на сите промывался большим количеством дистиллированной воды до заполнения литрового стакана. Затем стаканы с просеянной суспен-

зией и растворёнными в воде гуминовыми веществами отстаивались в течение суток для осаждения пыли. На следующий день вода сливалась с помощью сифона без взмучивания осадка и добавлялась новая порция воды до заполнения стакана. Процедура повторялась несколько раз до полного удаления гуминовых веществ и обесцвечивания раствора. Нижние образцы исследуемого торфяного керна, загрязнённые минеральными частицами, обрабатывались и щелочной, и сепарационной методиками. Для разделения органики и минеральной части использовалась тяжелая жидкость из смеси равных весовых частей йодистого калия (KI) и йодистого кадмия (CdI_2) с добавлением дистиллированной воды до удельного веса 2,3. Очищенный от гумуса, торфяных и минеральных загрязнений осадок собирался с помощью центрифугирования в центрифужные пробирки, освобождался от воды и помещался в глицерин. Для спорово-пыльцевого анализа образец тщательно перемешивался с глицерином. Капля глицериновой суспензии наносилась на предметное стекло, окрашивалась фуксином и накрывалась покровным стеклом. Просмотр и определение пыли проводились на световом микроскопе при 400-кратном увеличении. Для определения палиноморф использовались отечественные и зарубежные определители. Из отечественных работ для определения спор папоротникообразных и пылицы однодольных растений использовалась монография А.Е. Боброва с соавт. [19], для определения пылицы ряда семейств двудольных растений использовалась монография Л.А. Куприяновой и Л.А. Алёшиной [20]. Определитель пылицы и спор Муура с соавт. [21], построенный не на таксономическом принципе, а на морфологической классификации пыльцевых и споровых зёрен, использовался для определения родовых таксонов в семействах *Apiaceae*, *Asteraceae* и ряда морфологических типов пылицы. В данной работе мы придерживались номенклатуры конвенции EPD (European Pollen Database, Arles, France). Кроме того, для родовых и видовых определений мы использовали собственную обширную коллекцию препаратов пылицы и спор местной флоры и фотоопределитель, сделанный нами по этой коллекции.

В результате спорово-пыльцевого анализа образцов исследуемого торфяного керна получена палинологическая характеристика последних 5320 календарных лет, которая отражает динамику растительного покрова и климата позднего голоцена южно-таёжной зоны восточно-центрального сектора Западно-Сибирской равнины (рис. 3).

Пробы для ризоподного анализа готовили при помощи модифицированной стандартной методики [13]. Образцы сырого торфа объемом 2–3 см³ взбалтывали с небольшим количеством воды в пластиковой бутылке в течение 2 мин, чтобы извлечь раковинки амёб из растительных остатков. Затем промывали через сито (размер ячейки 0,355 мм), чтобы отделить крупные волокна торфа. Полученную водную суспензию отстаивали в течение суток, аккуратно сливали избыток воды и доводили объем пробы до 10 мл. Каплю полученной водной суспензии, смешанную с каплей глицерина, анализируют

вали под световым микроскопом при 200–400-кратном увеличении, идентифицировали обнаруженные раковинки амёб и определяли относительное обилие видов. Плотность населения раковинных амёб вычислена в расчете на 1 г воздушно-сухого вещества (в.с.в.) торфа. Для расчетов использованы коэффициенты потери влаги для каждого исследованного слоя торфа, полученные путем взвешивания дополнительных проб торфа в сыром виде и после полного высыхания до воздушно-сухого состояния в комнатных условиях. Реконструкция уровня болотных вод (рис. 4) проведена по данным ризоподного анализа при помощи переходной функции взвешенного осреднения (Weighted Averaging). Использовано две модели трансферной функции: 1) одна модель для слоев верхового торфа (Weighted Averaging (classical); RMSEP = 8,4) и 2) другая модель – для переходного и низинного торфа (Weighted Averaging (classical); RMSEP = 7,1) [11].

Использование разных моделей обусловлено тем, что в болотных местообитаниях с разной трофностью видовой состав комплексов раковинных амёб разный. А те эврибионтные виды раковинных амёб, которые могут населять болотные биотопы с разной трофностью, имеют разные оптимумы по УБВ (уровню болотных вод) на верховых и на переходных и низинных болотах.

При спорово-пыльцевом анализе одновременно с определением и подсчетом палиноморф по тем же образцам подсчитывались микроугльки размером 5–100 микрон [22] для оценки распространённости пожаров и определялось число таксонов пыльцы в группе трав [23] для оценки соотношения лесных и безлесных территорий в окрестностях болота. Н.А. Черновой проведен детальный ботанический анализ торфа по общепринятой методике [24] с использованием атласов растительных остатков и определителей [12, 25–27]. Для этого образцы торфа объемом около 2 см³ промывались текучей струей воды на сите с размером ячеек 0,3 мм до полного вымывания гуминовых веществ. Промытые таким образом растительные макрофоссилии, оставшиеся на сите, использовались для изготовления препарата для просмотра под световым микроскопом при увеличении в 100 и 200 раз. Открытый препарат площадью около 36 см² изготовлялся путём разбавления макрофоссильных остатков водой и окрашивания их метиленовой синью. Просматривалась вся площадь препарата и давалась визуальная оценка в процентах содержанию отдельных макрофоссилий.

Методом жидкостной сцинтилляции для разреза получены 2 радиоуглеродные даты в радиоуглеродной лаборатории ИМКЭС СО РАН (табл. 1). С помощью программы Bacon [28–29], использующей статистику Бэйсона для реконструкции истории аккумуляции осадка, соединяющей радиоуглеродные даты с другой имеющейся для разреза информацией, построена глубинно-возрастная модель калиброванного возраста и вычислен календарный возраст каждого образца в разрезе (рис. 2). В программе использована калибровочная кривая IntCal13 [30]. Все дальнейшие палеорекострукции

для этого разреза сделаны на основе калиброванного (календарного) возраста.

Таблица 1 [Table 1]

Радиоуглеродные даты торфяного разреза болота Круглое
[Radiocarbon dates of the peat section of Krugloe Mire]

Глубина от поверхности, см [Depth from the surface, cm]	Лабораторный номер [Laboratory number]	14C датировка (лет назад) [14C dating (years ago)]
48–50	ИМКЭС-14C174	1510±22
138–140	ИМКЭС-14C175	4640±35

По процентным цифровым данным спорово-пыльцевого анализа, с помощью формулы Букреевой, основанной на многомерном статистическом анализе большого количества современных пыльцевых спектров территории Западной Сибири и соответствующих климатических параметров [31–32], мы рассчитали интегральный показатель годового количества осадков (в мм/год):

$$\begin{aligned} \text{Годовое количество осадков} = & 453 + 0,79*(Pinus\ sibirica) + \\ & + 0,62*(Betula\ pendula + B.\ pubescens) - 3,23*(Betula\ nana) + \\ & + 3,6*(Alnus\ fruticosa) + 1,7*(Picea) + 2,65*(Abies) - 1,75*(Salix). \end{aligned}$$

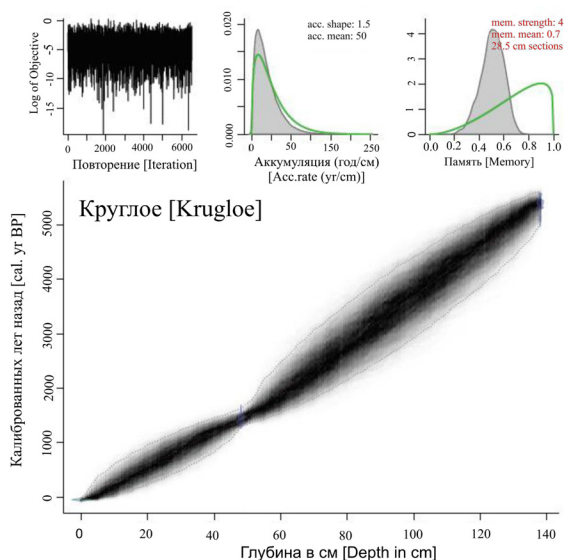


Рис. 2. Глубинно-возрастная модель торфяного разреза болота Круглое, построенная по двум радиоуглеродным датам с помощью модели Bacon
[Fig. 2. Depth-age model of Krugloe Mire peat section constructed by two radiocarbon dates using the Bacon model]

Данные спорово-пыльцевого анализа, ботанического анализа торфа, микроугольковые данные, индекс биоразнообразия и результаты реконструкции количества осадков заносились в программу Tilia [33], с помощью которой построены спорово-пыльцевая диаграмма со всей сопутствующей информацией (см. рис. 3) и диаграмма распределения видов раковинных амёб (см. рис. 4). Проценты в спорово-пыльцевой диаграмме рассчитывались от суммы пыльцы и спор за вычетом пыльцы и спор водно-болотных растений.

Имеющиеся исторические сведения о динамике увлажнённости пояса Великой степи и движении древних народов на территории Сибири за летописный период, суммированные в работе Л.Н. Гумилёва [34], мы наложили на хронологию и палеоэкологические события болота Круглое. Это позволило сопоставить наблюдаемые изменения в растительности и в комплексах раковинных амёб (индикаторов изменения локальных условий увлажнённости болота) с вековой цикличностью изменения увлажнённости в южно-таёжной, лесостепной и степной зонах Западной Сибири, отмечаемой по археологическим и летописным данным, использовавшимся Л.Н. Гумилёвым.

Результаты исследования и обсуждение

Для реконструкции сложной картины развития болотного массива и окружающей растительности под действием долговременных эндогенных (саморазвитие болотного массива) и экзогенных (глобальных климатических) факторов результаты спорово-пыльцевого анализа, ботанического анализа торфа, микроуголькового анализа, показатель изменения видового состава трав, реконструированное по пыльцевым данным годовое количество осадков, данные анализа комплексов раковинных амёб и реконструированный по ним уровень болотных вод мы представили в виде диаграмм и графиков на равномерной глубинно-возрастной шкале (рис. 3–5).

Сопоставление палинологических, микроугольковых и макрофоссильных данных (см. рис. 3) позволило выявить основные этапы в развитии регионального растительного покрова (по палинологическим данным), локальной болотной растительности (по данным ботанического анализа торфа и локальным компонентам пыльцевого спектра). Изменения локальных условий обитания на уровне микрорельефа индцированы по комплексам раковинных амёб (см. рис. 4).

В целом выявлена ведущая роль эндогенного фактора в развитии изолированного болотного массива, наложившего отпечаток как на локальные спорово-пыльцевые спектры, так и на плотность сообществ и видовое богатство комплексов раковинных амёб. За время торфонакопления, продолжавшееся около 5150 лет, болото в своём развитии прошло 3 стадии эндогенного развития: эвтрофную, мезотрофную и олиготрофную. Эвтрофное осоково-хвощёвое (торфяная залежь на глубине 135–90 см), а затем осоковое болото с берёзовым древостоем (глубина торфяного слоя 90–75 см)

существовало примерно с 5150 до 2600 л.н. Мезотрофная, пушицево-сфагновая фация существовала на болоте примерно от 2600 по 1340 л.н. (см. рис. 3). После 1340 л.н. болото перешло в олиготрофную (верховую) стадию развития с доминированием сосново-кустарничково-сфагновой растительности фации рослого яра.

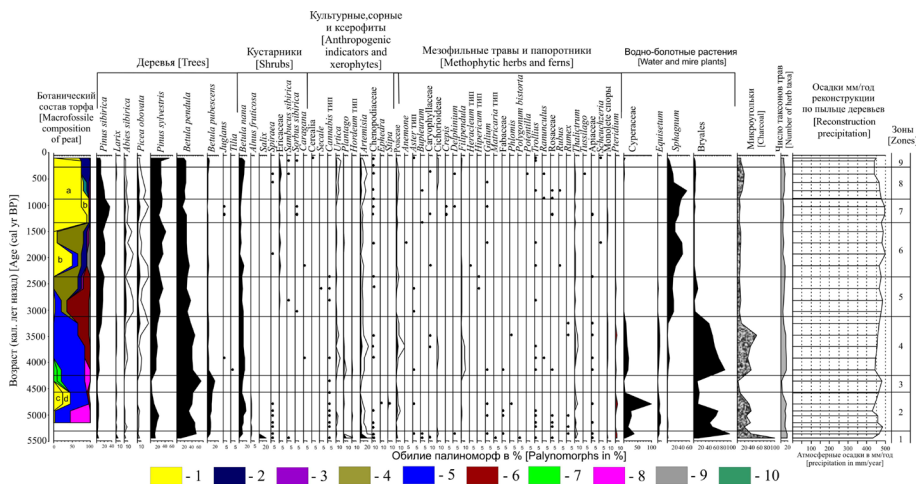


Рис. 3. Процентная спорно-пыльцевая диаграмма торфяного разреза болота Круглое. Symbols: 1 – сфагновые мхи (a – *Sphagnum fuscum*; b – *Sph. magellanicum*; c – *Sph. warnstorffii*; d – *Sph. centrale*); 2 – болотные кустарнички; 3 – остатки сосны; 4 – пушица; 5 – осоки; 6 – остатки древесины берёзы; 7 – гипновые мхи; 8 – хвощ; 9 – неопределённые остатки трав; 10 – *Polytrichum*. Диаграмма построена на равномерной временной шкале с помощью программ Vascon и Tilia. По оси x – процент обилия таксонов пыльцы и спор. По оси y возраст в календарных годах считая от 1950 г. Микроугольки даны в процентах от суммы пыльцы и спор без водно-болотных таксонов

[Fig. 3. Percent spore-pollen diagram of the peat section of the Krugloe Mire. Symbols: 1 - *Sphagnum* (a - *Sphagnum fuscum*; b - *Sph. magellanicum*; c - *Sph. warnstorffii*; d - *Sph. centrale*); 2 - dwarf shrubs; 3 - pine remnants; 4 - cotton grass; 5 - sedges; 6 - birch remnants; 7 - *Hippocrepis*; 8 - horsetail; 9 - undetermined herb remnants; 10 - *Polytrichum*. On the X-axis - Percentage of palynomorphs; on the Y-axis - Age in cal. yrs BP starting from 1950. Charcoal is in % from the pollen sum without water and mire plants]

На спорно-пыльцевой диаграмме по доминирующим пыльцевым комплексам и характерным пыльцевым типам, включающим как региональные, так и локальные компоненты пыльцевого спектра, мы выделили 9 спорно-пыльцевых зон (см. рис. 3). Каждая спорно-пыльцевая зона отражает соответствующую фазу в развитии локальной и региональной растительности (табл. 2).

В 22 образцах торфа из колонки болота Круглое обнаружено 30 видов и внутривидовых таксонов раковинных амеб (см. рис. 4). Среди них наибольшего относительного обилия достигали два вида: *Schoenbornia humicola* и *Trinema lineare*. Первый из этих видов предпочитает условия средней обвод-

ненности на болотах, а второй вид встречается очень часто в широком спектре болотных местообитаний. Плотность населения раковинных амёб значительно варьировала по глубине торфяных отложений ($1\,775 \pm 2\,228$ тыс. экз./г в с.в., среднее арифметическое и стандартное отклонение). В образцах торфа на глубинах 93–100, 108–140 см раковинки амёб отсутствовали.

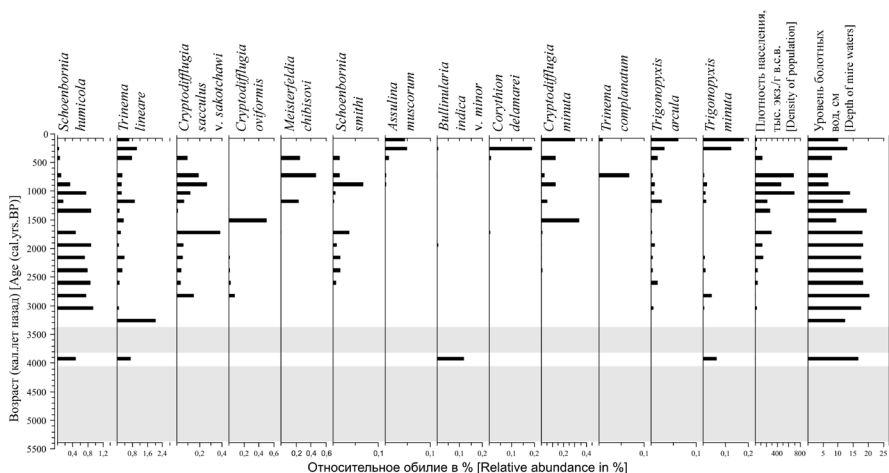


Рис. 4. Распределение видов раковинных амёб по глубине торфяных отложений болота Круглое и результаты реконструкции уровня болотных вод.

Представлены виды с относительным обилием не менее 5%. Серым цветом обозначены слои торфа, в которых раковинки амёб не обнаружены [Fig. 4. Distribution of testate amoebae species in the peat deposits of Krugloe mire and the results of reconstructed water-table depth values. Only species with relative abundance more than 5% are shown. Peat layers without remains of testate amoebae are marked in grey]

Представленная ниже реконструкция динамики растительности и климата основана на совместном анализе палинологических, макрофоссильных (ботанического состава торфа), ризоподных (комплексов раковинных амёб) и микроугольковых данных, а также рассчитанных по ним интегральных показателей годового количества осадков и уровня стояния болотных вод (см. рис. 3–5; табл. 2).

До начала заболачивания, т.е. с 5320 до 5240 л.н. (пыльцевая зона 1), когда накапливался минеральный осадок, подстилающий самый нижний торф, климат был засушливым, и в растительном покрове района исследования могла существовать разнотравно-полынная степь, судя по обилию пыльцы полыни.

С конца шестого тысячелетия назад, в пятом и почти до конца четвёртого тысячелетия назад (пыльцевые зоны 2, 3, и большая часть зоны 4, 5240–3130 л.н.)

во всех спорово-пыльцевых спектрах изучаемого разреза доминирующим компонентом являлась пыльца берёзы как древовидных видов (*Betula pendula*, *B. pubescens*), так и кустарничковая (*B. nana*). Очень малое обилие пыльцы сосны и кедра, характерное для этого периода, указывает на её дальнезаносное происхождение и отсутствие этих древесных видов в окружающих лесах. Кроме того, для этого периода отмечено повышенное видовое разнообразие пыльцы трав, в составе которых относительно много пыльцы василистника (*Thalictrum*), встречено 2 пыльцевых зерна ковыля (*Stipa* sp.) и 1 пыльцевое зерно эфедры (*Ephedra distachia*). Всё это свидетельствует о сдвиге зоны берёзовой лесостепи к северу вследствие, вероятно, более аридного климата, существовавшего с начала торфонакопления до 3130 л.н. Климат в это время был теплее и суше современного, хотя реконструкции количества осадков показывают весьма неустойчивое увлажнение региона. Неустойчивое увлажнение в целом характерно для лесостепной зоны. На болоте были распространены хвощево-осоковые сообщества с куртинами зелёных мхов и эвтрофных видов сфагнома. Хотя первые комплексы раковинных амёб были выявлены уже в эвтрофных торфах на глубине 100–110 см, однако в конце эвтрофной стадии – начале мезотрофной стадии раковинные амёбы исчезают. Возможно, что обилие микроугольков на этой глубине (93 см, 3390 л.н.) свидетельствует о пожарах на болоте, которые могли повлиять на сохранность раковин.

Первая половина третьего тысячелетия назад (пыльцевая зона 5, 3130–2380 л.н.) ознаменовалась распространением в окружающих ландшафтах кедра, пихты, сосны и снижением роли берёзы. Сосна, вероятнее всего, стала распространяться на соседних отрогах Большого Васюганского Болота, достигших олиготрофной стадии развития. На болоте Круглое в это время (в период с 3040 по 2820 л.н.) произошли кардинальные изменения растительного покрова, в результате которых оно заросло берёзовым древостоем. Эти изменения были связаны с постепенным переходом болотного массива к мезотрофной стадии развития вследствие заполнения торфом всего понижения в рельефе. В водном питании болота значительно меньшую роль стали играть поверхностно-сточные воды, что вызвало частичное обсыхание эвтрофных топяных сообществ и зарастание его берёзовым древостоем с формированием пограничного горизонта осоково-пушицево-древесного торфа, сформировавшегося на границе четвёртого и третьего тысячелетий назад. Исторические свидетельства [34] указывают на увлажнение Великой степи, имевшее место в X в. до н. э. (граница четвёртого и третьего тысячелетий назад). В этот период, по данным Л.Н. Гумилёва, влагоносные циклоны сместились на юг, а в таёжной зоне количество выпадающих осадков уменьшилось. Таким образом, резкая смена открытого осокового болота на облесенное на рубеже четвёртого и третьего тысячелетий обусловлена как эндогенным саморазвитием болотного массива, приведшим к переходу в мезотрофную стадию развития, так и уменьшением обилия осадков к северу от степной зоны. Интересно, что

индикаторы локальных условий (ботанический состав торфа и уровень болотных вод, рассчитанный по комплексам раковинных амёб) указывают на более сухие условия на болоте (см. рис. 3–4), а пыльцевые данные и рассчитанное по ним годовое количество осадков отражают увеличение годового обилия осадков (см. рис. 3). Это кажущееся противоречие вполне объяснимо, если учесть роль локальных и региональных компонентов в общей картине рассматриваемых индикаторов. Годовое количество осадков рассчитано на основе пыльцы деревьев, которая может попадать на болото с довольно обширной территории, включая более южную лесостепь, где имело место увлажнение климата и расширение лесных участков. Ботанический же состав торфа и комплексы раковинных амёб отразили исключительно локальные условия болотного массива южно-таёжной зоны, которые стали суше.

Таблица 2 [Table 2]

Пыльцевые зоны, их глубина, возраст и доминантные типы пыльцы среди региональных и локальных компонентов пыльцевого спектра
[Pollen zones, their depth, age and dominant taxa among regional and local components of spore-pollen spectra]

№ пыльцевой зоны (снизу вверх) [Pollen zone (bottom upwards)]	Глубина в разрезе, см [Depth, cm]	Пыльцевая зона [Pollen zone]	Доминанты среди локальных компонентов с.п.с. ¹ [Dominant local components]	Возраст (кал. лет назад) ² [Age cal. yr.BP]	Округлённый возраст (кал. лет назад) [Rounded age]
1	140–135	Зона полыни, ивы и сосны [Zone of <i>Artemisia</i> , <i>Salix</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Plantago</i> , <i>Thalictrum</i>	5317,8–5234,2	5320–5240
2	135–120	Зона берёзы и сосны [Zone of <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Carex</i> , Bryales	5234,2–4577	5240–4580
3	120–112	Зона берёзы [Zone of <i>Betula pendula</i>]	<i>Betula nana</i>	4577–4224,8	4580–4230
4	112–87	Зона берёзы и сосны [Zone of <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sylvestris</i>]	Bryales	4224,8–3122,9	4230–3130
5	87–70	Зона берёзы, сосны и кедра [Zone of <i>Betula pendula</i> , <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Sphagnum</i> , Ericaceae	3122,9–2372,9	3130–2380
6	70–45	Зона сосны, берёзы и кедра [Zone of <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pendula</i> and <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Sphagnum</i> , Ericaceae	2372,9–1332,4	2380–1340
7	45–30	Зона кедра, сосны и берёзы [Zone of <i>Pinus sibirica</i> , <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Betula pendula</i>]	<i>Sphagnum</i>	1332,4–872,5	1340–880

Окончание табл. 2 [Table 2 (end)]

№ пыльцевой зоны (снизу вверх) [Pollen zone (bottom upwards)]	Глубина в разрезе, см [Depth, cm]	Пыльцевая зона [Pollen zone]	Доминанты среди локальных компонентов с.п.с. ¹ [Dominant local components]	Возраст (кал. лет назад) ² [Age cal. yr.BP]	Округлённый возраст (кал. лет назад) [Rounded age]
8	30–10	Зона сосны и берёзы с резким спадом обилия пыльцы кедра [Zone of <i>Pinus sylvestris</i> and <i>Betula pendula</i> with decrease of <i>Pinus sibirica</i>]	<i>Artemisia</i> , <i>Ericaceae</i> , резкое сокращение обилия <i>Sphagnum</i> [a sharp decline in the abundance of <i>Sphagnum</i>]	872,1–252,1	880–260
9	10–5	Зона сосны. [Zone of <i>Pinus sylvestris</i>]	<i>Betula nana</i>	252,1–н/в	260–н/в

Примечание. 1 – спорово-пыльцевые спектры; 2 – календарных лет назад, оригинальные расчеты по Бэкон.

[Note. 1 - Spore-pollen spectra; 2 - Calibrated years before present according to Bacon].

С середины третьего тысячелетия назад (пыльцевая зона 6, 2380–1340 л.н.) климат стал еще влажнее. Об этом свидетельствует увеличение роли темнохвойных пород (кедра и пихты) в лесных сообществах, что подтверждается палинологическими данными болота Круглое (см. рис. 3). Вероятно, вследствие некоторого увлажнения климата в таёжной зоне на исследуемом болоте распространилась пушицевая топь (2640–2380 л.н.), что привело к гибели болотного берёзового древостоя, существовавшего ранее. Летописные свидетельства [34] говорят о засухе в Великой степи в V в. до н. э., так как в это время циклоны сместились к северу. Вероятно, этот влажный климатический этап стимулировал развитие на болоте пушицевых топяных сообществ, а территория этого региона покрылась сомкнутыми южно-таёжными лесами, в которых доминировали берёзово-кедровые древостои с участием пихты и ели. Сосна распространилась на болоте. Однако начавшееся увлажнение климата еще не было стабильным. Об этом свидетельствует реконструкция по комплексам раковинных амёб (см. рис. 4, 5), отражающая низкое стояние уровня болотных вод.

Период с конца третьего тысячелетия назад до начала второго тысячелетия известен в палеогеографии как период «Римского потепления климата». На нашей пыльцевой диаграмме в это время отмечается некоторое увеличение видового разнообразия пыльцы трав, что, вероятно, отражает благоприятные условия для развития луговых степей. На фоне повышенного обилия пыльцы берёзы возрастает обилие пыльцы темнохвойных пород ели, пихты, кедра. Данная структура пыльцевых спектров отражает распространение южно-таёжных сосново-кедрово-берёзовых лесов с лес-

ными лугами, участками луговых степей и «ленточными» темнохвойными лесами в поймах рек.

С IV по I в. н. э. исторические свидетельства говорят об оптимальном увлажнении Великой степи [34]. В этот период атлантические циклоны максимально продвигались на восток и юго-восток. Лесная же зона вновь стала испытывать недостаточное увлажнение. На болоте Круглое пушицевые топи сменились на мезотрофно-олиготрофные кустарничково-сфагновые сообщества с доминированием *Sphagnum magellanicum*. Для этого времени оба интегральных показателя – и реконструированное годовое количество осадков, и уровень болотных вод – свидетельствуют о более сухих условиях (см. рис. 3–5).

Во II–III вв. н. э. сильнейшая засуха поразила Великую степь [34] из-за того, что атлантические циклоны сместились к северу в таёжную зону. В результате этого уровень Каспийского моря повысился (так как оно питается реками, текущими с севера из таёжной зоны), Аральское озеро обмелело настолько, что превратилось в Оксийское болото, а Балхаш высох полностью. На это перераспределение влаги из степей в таёжную зону болото Круглое отреагировало новым распространением пушицевых топей (1940–1510 л.н.), а в таёжных лесах вновь усилилась роль пихты. Вероятно, увлажнение локальных условий на болоте благоприятствовало вспышкам плотности сообществ раковинных амёб, среди которых доминировали виды рода *Cryptodiffugia* (см. рис. 4). Таким образом, полученные нами комплексные палеоэкологические данные торфяного разреза с болота Круглое (палинологические, ризоподные, данные ботанического состава торфа) убедительно свидетельствуют о гетерохронности и даже противофазности периодов увлажнения и аридизации степной и лесной зон, подтверждая гипотезу, выдвинутую российскими исследователями в середине прошлого столетия [35–36] и находящую все больше доказательств в новейших палеогеографических исследованиях на территории Евразии [37].

На рубеже второго и первого тысячелетий назад наступил новый период в развитии ландшафта на юге Западной Сибири (пыльцевая зона 7, 1340–880 л.н.), основной чертой которого было максимальное, за весь изученный период, распространение кедровых лесов. Это прослеживается по пыльцевым данным нескольких изученных этим методом отложений [10]. Оно сопровождалось также большим распространением ели и сокращением пихты. Одновременно, около 1340 л.н., болото Круглое перешло в олиготрофную стадию развития, и в его растительном покрове стала доминировать сосново-кустарничково-сфагновая болотная фация рьяма. Это просматривается как по ботаническому составу торфа, так и по составу локальных компонентов спорово-пыльцевых спектров, в которых отмечено повышенное содержание пыльцы эрикоидных кустарничков и спор сфагнума (см. рис. 3). В составе древесного пыльцевого спектра стала доминировать пыльца сосны лесной. Надо отметить, что распространению сфагновых мхов предшествовало уве-

личение роли кедра в окружающих лесах, что указывает на увлажнение климата. Вероятно, усиление роли темнохвойных пород в лесах происходило за счет увеличения влажности климата во время «средневекового потепления климата». Но если это было потепление в Европе, то в Западной Сибири оно проявилось не как потепление, а как в основном увлажнение климата. На это указывает реконструированное годовое количество осадков (см. рис. 3, 5). Однако повышение уровня болотных вод произошло примерно на 350 лет позднее (см. рис. 5). Такое запаздывание реакции комплексов раковинных амёб может быть объяснено тем, что эти индикаторы отразили исключительно локальные условия болотного массива, расположенного в южно-таёжной зоне, а спорово-пыльцевые спектры в силу большей региональности этого индикатора зафиксировали более раннее начало влажного интервала в южнее расположенной лесостепной зоне.

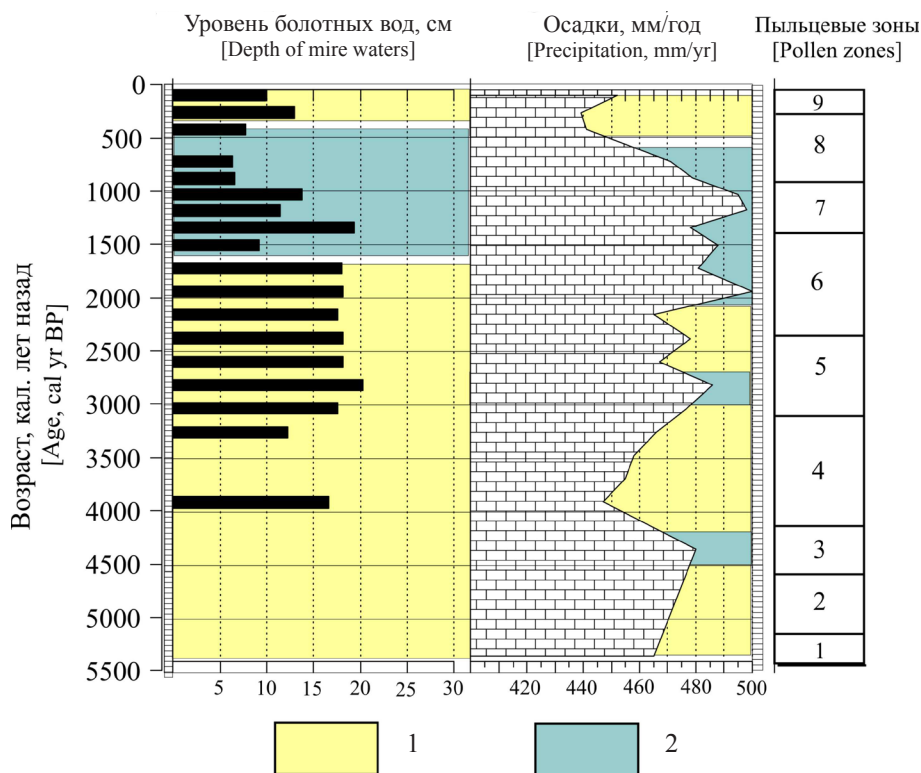


Рис. 5. Сопоставление реконструкций уровня болотных вод, рассчитанного по комплексам раковинных амёб, и годового количества осадков, рассчитанного по составу древесной пыльцы из болота Круглое

Условные обозначения: 1 – более сухой климат; 2 – более влажный климат

[Fig. 5. Comparison of water-table depth reconstructions based on testate amoebae with reconstructed annual precipitation based on pollen data from Krugloe mire.]

Symbols: 1 - More arid climate; 2 - More humid climate]

Хотя переход из мезотрофной стадии в олиготрофную является естественным явлением в эндогенном развитии болотного массива, в случае болота Круглое смена пушицевых топей сфагновым рямом произошла очень быстро, почти катастрофически. Возможно, с резкой сменой доминантов в растительном покрове болота связана и смена доминанта в комплексах раковинных амёб с вида *Schoenbornia humicola* на вид *Trinema lineare*. Реконструкция годового количества осадков на основе данных пыльцевого анализа показывает высокую влажность климата в этот период. Исторические свидетельства [34] говорят о том, что с VI по XII в. н. э. Великая степная зона Евразии была достаточно увлажнена, за исключением предшествующего сухого эпизода в 491 г. (V в. н. э.) и в X–XI вв. н. э. Эти краткие, хотя, возможно, и резкие, вековые эпизоды аридизации климата не отразились ни на южно-таёжной растительности, ни на локальной болотной растительности болота Круглое. Вероятно, они полностью компенсировались сформировавшейся буферной системой олиготрофного болота и таёжной растительности. Сообщества раковинных амёб, отличающиеся высокой чувствительностью к любым, даже кратковременным изменениям условий водного режима, отреагировали на эпизод увлажнения климата средневековья резким увеличением плотности сообществ (см. рис. 4). Реконструкция уровня болотных вод для этого периода указывает на высокое, хотя и неустойчивое их стояние (см. рис. 5).

В так называемый малый ледниковый период (600–180 л.н.), приходящийся на пыльцевую зону 8 (880–260 л.н.) и частично на пыльцевую зону 9 (260 л.н. – современность) на диаграмме болота Круглое, отмечено увеличение обилия пыльцы полыней. Пыльца полыни является индикатором континентальных степей. Её обилие особенно высоко в спорово-пыльцевых спектрах степных районов Казахстана, Тувы и Монголии. Поскольку пыльца полыни может переноситься на очень дальние расстояния, возможно, максимумы пыльцы полыни в нашей пыльцевой диаграмме отражают глобальное увеличение роли степной растительности в регионе вследствие увеличения континентальности климата в центральных районах Евразии. Альтернативная гипотеза может указывать на начавшееся антропогенное влияние на растительный покров, в результате которого на изучаемой территории стали сокращаться площади кедровых лесов и распространились сорные виды полыней и крапива. Более аридные условия во вторую половину малого ледникового периода отмечены как по пыльце, так и по комплексам раковинных амёб (см. рис. 5). Существенное снижение роли кедра, пихты и ели на исследуемой территории произошло около 800 л. н. С этого времени и по настоящее время в спорово-пыльцевых спектрах болота Круглое стала доминировать пыльца сосны лесной. Возможными причинами резкого увеличения роли сосны в ландшафте может быть как антропогенное влияние, так и расширение заболоченных территорий, покрытых олиготрофными болотами.

Интерпретация микроугольковых данных. Содержание микроугольков в торфе максимально в нижних слоях торфа, синхронных пыльцевым зонам

2 и 4. Вероятно, обилие микроугольков в значительной степени обусловлено влиянием пожаров на молодой болотный массив с мощностью торфа менее 45 см. На сильное влияние локальных пожаров в этот период указывает совпадение обилия микроугольков с максимумами обилия спор гипновых мхов. Возможно, что вспышки спороношения гипновых мхов как-то стимулировались низовыми пожарами. Однако данное предположение требует специальных экологических исследований. О влиянии послепожарных растительных сообществ на пыльцевые спектры может свидетельствовать и синхронное микроуголькам увеличение обилия пыльцы полыни (*Artemisia*), злаков (Poaceae), крапивы (*Urtica*), лабазника (*Filipendula*) и василистника (*Thalictrum*). Однако мы имеем основание для предположения о том, что на увеличение частоты пожаров в этот начальный период развития болота влиял и более аридный климат. Так, реконструкция годового количества осадков на основе соотношения пыльцы деревьев указывает на то, что осадков выпадало почти на 50 мм/год меньше, чем в последующий влажный период (см. рис. 3, 5). Кроме того, в краткий влажный период 4300–4400 л.н., синхронный пыльцевой зоне 3, микроугольки практически отсутствовали в торфе, хотя в спектре абсолютно доминировала пыльца берёзы. Фактически ход кривой обилия микроугольков зеркально отражает реконструированное годовое количество осадков, хотя это два не зависимых друг от друга индикатора.

Корреляция палеоэкологических данных болота Круглое с соседними районами. Сопоставление полученных палеоэкологических данных с палинологическими данными соседних районов показало довольно хорошее совпадение выявленных нами рубежей изменения увлажнения климата с более южными лесостепными и даже степными районами Западной Сибири. Так, например, распространение сосны и кедра по данным пыльцевой диаграммы болота Круглое началось около 3300 л.н., а по данным пыльцевой диаграммы Каякское Займище (54° 57' с.ш., 81° 01' в.д.) в Барабинской лесостепи [15] – после 3500 л.н. В то же время сосна с переменным успехом произрастала в течение последних 6000 лет на песчаных отложениях борových террас р. Оби, что можно видеть по пыльцевой диаграмме болота Ново-Успенка в левобережной пойме р. Оби [10]. Однако в ботаническом составе торфа этой диаграммы зафиксированы периоды увлажнения, синхронные периодам «Римского потепления» и «Средневекового потепления». Такая картина скорее отражает увлажнение более южных регионов Сибири, чем непосредственно лесной зоны. Это не удивительно, поскольку пойменные болота р. Оби увлажняются в большей мере паводковыми водами, приносимыми с гор Южной Сибири. Реконструкции изменений уровня вод и увлажнённости климата по пыльцевым данным озера Большое Яровое (52° 56' с.ш., 78° 35' в.д.), находящегося еще южнее в Кулундинской степи [16], выявило продолжительный сухой период, длившийся с 3700 л.н. до 1920 л.н. Синхронно с этим, реконструкции годового количества осадков по

пыльцевым данным болота Круглое указывают на более сухие климатические условия, имевшие место с 5300 по 2000 л.н., прерываемые более влажными, но краткими эпизодами 4300 и 2800 л.н. Подъем уровня вод в озере Большое Яровое, отмеченный авторами 1920–150 л.н., сопоставим с влажным периодом, зафиксированным пыльцевыми и ризоподными комплексами на болоте Круглое с 1940 по 400 л.н. Сухой и более холодный период реконструирован 2800–1700 л.н. по озёрным отложениям озера Белое (55° 39' с.ш., 82° 70' в.д.), которое находится у южной границы лесной зоны между Новосибирской и Томской областями [17]. Наиболее влажный период по данным этих авторов имел место 1300–200 л.н., что также не противоречит влажному периоду (1940–400 л.н.), выявленному по данным болота Круглое.

Таким образом, полученные нами палеоэкологические свидетельства (пыльцевые и ризоподные) изменения увлажнения климата и локальных болотных условий хорошо совпадают с данными других авторов для территории юга Западной Сибири, но показывают более детальную картину реакции локальных и региональных элементов биогеоценозов на эти изменения. В некоторых случаях эти реакции не совпадают. Это наблюдается при гетерохронном увлажнении лесной и степной зон. Несовпадение имеет место чаще при менее длительных климатических колебаниях. Более же длительные по времени климатические изменения фиксируются на изучаемой территории синхронно как региональными, так и локальными биоиндикаторами.

Выводы

Таким образом, комплексные палеоэкологические исследования изолированного болотного массива Круглое в южно-таёжной зоне Западной Сибири позволили сделать следующие выводы:

1. В атлантическом периоде голоцена, до начала заболачивания, на восточной окраине Большого Васюганского болота были распространены открытые ландшафты с разнотравно-полынными растительными ассоциациями.

2. Заболачивание и эвтрофное торфонакопление на исследуемой территории началось, вероятно, с похолоданием и увлажнением климата после 5150 л.н., с этого времени и до 3130 л.н. на этой территории доминировала берёзовая лесостепь и эвтрофные хвощево-осоковые болота.

3. После 3130 кал. л.н., вероятно, вследствие дальнейшего увлажнения климата, берёзовая лесостепь сменилась сомкнутыми южно-таёжными лесами.

4. Около 1340 л.н. в условиях наиболее влажного климата средневековья на исследуемой территории максимально распространились кедровые леса, и болото Круглое перешло в олиготрофную стадию развития с сосново-кустарничково-сфагновым растительным покровом. Комплексы раковинных амёб отреагировали на это резким увеличением плотности сообществ.

5. Во время малого ледникового периода на исследуемой территории резко сократилась роль кедровых лесов, распространилась берёза, и увеличилось присутствие полыни, что может быть следствием как более сухого климата, так и антропогенного влияния на ландшафт.

6. В южно-таёжной зоне Западной Сибири вековая динамика увлажнённости климата была зафиксирована в растительном покрове болота более ярко в период прохождения им эвтрофной и мезотрофной стадий развития, в то время как в олиготрофную стадию болотная растительность не реагировала на неё. Напротив, комплексы раковинных амёб оказались более чувствительными индикаторами вековой динамики увлажнённости именно в олиготрофную стадию развития болота.

7. В целом на общую динамику локальной растительности и комплексов раковинных амёб, обитавших на болоте, определяющее влияние оказывало эндогенное развитие болотного массива.

8. Использование двух независимых биоиндикаторов (спорово-пыльцевых и ризоподных комплексов) позволило более достоверно реконструировать вековую динамику увлажнённости климата, несмотря на ограничивающее влияние стадий эндогенного развития болота как на спорово-пыльцевые комплексы (в олиготрофной стадии), так и на комплексы раковинных амёб (в эвтрофной стадии).

9. Данные комплексных палеоэкологических исследований изолированного болотного массива в южно-таёжной зоне Западной Сибири подтверждают гипотезу гетерохронности вековой цикличности увлажнённости в лесной и степной зонах Западной Сибири.

Литература

1. IPCC, 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis // Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, P.M. Midgley (Eds.). Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2014. 27 p. URL: <http://www.climatechange2013.org> (accessed: 21.05.2018).
2. Кац Н.Я., Кац С.В. О позднечетвертичной истории ландшафтов южной части Западной Сибири // Почвоведение. 1949. № 8. С. 441–456.
3. MacDonald G.M., Velichko A.A., Kremenetski C.V., Borisova O.K., Gol'eva A.A., Andreev A.A., Gwynar L.C., Riding R.T., Forman S.L., Edwards T.W.D., Araven R., Hammalund D., Szeicz J.M., Gattaulin V. Holocene Treeline History and Climate Change Across Northern Eurasia // Quaternary Research. 2000. № 53. PP. 302–311.
4. Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю. Структура и формирование деревьев в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта // Экология. 2009. № 3. С. 189–194.
5. Соловьёва В.В. Что такое «экотон» // Самарский научный вестник. 2014. № 2 (7). С. 116–119.
6. Пьявченко Н.И. О возрасте торфяников и сменах растительности на юге Западной Сибири в голоцене // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1983. № 52. С. 164–170.

7. Dyukarev A.G., Pologova N.N. Soil-geographical zoning of the Tomsk Oblast // *Eurasian Soil Science*. 2002. № 35 (3). PP. 248–257.
8. Kulizhsky S.P., Loiko S.V., Konstantinov A.O., Kritskov I.V., Istigechev G.L., Lim AG., Kuzmina D.M. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast // *International Journal of Environmental studies*. 2015. Vol. 72, № 6. PP. 1037–1046. doi: [10.1080/00207233.2015.1039346](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1039346)
9. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М. : Наука, 1977. 199 с.
10. Blyakharchuk T.A. Four new pollen sections tracing the Holocene vegetational development of the southern part of the West Siberian Lowland // *The Holocene*. 2003. № 13 (5). PP. 715–731.
11. Бляхарчук Т.А. Новые палеопалинологические данные о динамике растительного покрова Западной Сибири и прилегающих территорий в голоцене. Новосибирск : ГЕО, 2012. 139 с.
12. Кац Н.Я., Кац С.В., Скобеева Е.И. Атлас растительных остатков в торфах. М. : Недра, 1977. 370 с.
13. Kurina I.V., Li H. Why do testate amoeba optima related to water table depth vary? // *Microbial Ecology*, 2018. URL: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00248-018-1202-4> (accessed: 20.05.2018). doi: [10.1007/s00248-018-1202-4](https://doi.org/10.1007/s00248-018-1202-4)
14. Борисова О.К., Зеликсон Э.М., Кременецкий К.В., Новенко Е.Ю. Ландшафтно-климатические изменения в Западной Сибири в позднеледниковье и голоцене в свете новых палинологических данных // *Известия РАН. Серия географическая*. 2005. № 6. С. 38–49.
15. Левина Т.П., Орлова Л.А., Панычев В.А., Пономарёва Е.А. Радиохронология и пыльцевая стратиграфия голоценового торфяника Каякское Займище (Барабинская лесостепь) // *Региональная геохронология Сибири и Дальнего Востока*. Новосибирск : Наука, 1987. С. 136–143.
16. Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Papin D., Frolova L. Mid-Holocene environmental history of Kulunda, southern West-Siberia vegetation, climate and humans // *Quaternary Science Reviews*. 2012. № 48. PP. 32–42. doi: [10.1016/j.quascirev.2012.06.002](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002)
17. Krivonogov S.K., Takahara H., Yamamuro M., Preis Y.I., Khazina I.V., Khazin L.B., Kuzmin Y.V., Safonova I.Y., Ignatova N.V. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: Evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012. № 331–332. PP. 177–193. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.09.013](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013)
18. Гричук В.П., Заклинская Е.Д. Анализ ископаемой пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М. : Географиздат, 1948. 223 с.
19. Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева И.Д., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1983. 208 с.
20. Куприянова Л.А., Алёшина Л.А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л. : Наука, 1978. 184 с.
21. Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. *Pollen Analysis*, second ed. Oxford : Blackwell Scientific, 1991. 216 p.
22. Patterson W.A., Edwards L.J., Maguire D.J. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire // *Quaternary Science Reviews*. 1987. № 6. PP. 3–23.
23. Бляхарчук Т.А. Отражение ботанического биоразнообразия в поверхностных спорово-пыльцевых спектрах гор Южной Сибири // *Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона : материалы 10-й Международной научно-практической конференции 26–29 сентября 2007 г. Кызыл : Изд-во Тувинского государственного университета, 2007. С. 30–32.*
24. Куликова Г.Г. Краткое пособие к ботаническому анализу торфа. М. : Недра, 1974. 94 с.

25. Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречающихся в торфе. М. ; Л. : Госэнергоиздат, 1959. 137 с.
26. Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л. : Наука, 1968. 112 с.
27. Мульдьяров Е.Я. Определитель листостебельных мхов Томской области : учеб. пособие. Томск: Изд-во Томского университета, 1990. 208 с.
28. Christen J.A., Perez E.S. A new robust statistical model for radiocarbon data // Radiocarbon. 2010. № 51. PP. 1047–1059.
29. Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process // Bayesian Analysis. 2011. № 6. PP. 457–474. doi: [10.1214/11-BA618](https://doi.org/10.1214/11-BA618)
30. Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haffidason H., Hajdas I., Hatte C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., van der Plicht J. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 yr cal BP // Radiocarbon. 2013. № 55(4). PP. 1869–1887. doi: [10.2458/azu_js_rc.55.16947](https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947)
31. Букреева Г.Ф., Архипов С.А., Волкова В.С., Орлова Л.А. Климат Западной Сибири в прошлом и в будущем // Геология и геофизика. 1995. № 36 (11). С. 3–22.
32. Bukreeva G.F. Pattern recognition many-dimensional analysis for palaeogeographic reconstruction of Holocene // Acta Palaeobotanica. 1991. № 31. PP. 289–294.
33. Grimm E.C. TGView Version 2.0.2. Springfield : Illinois State Museum research and Collections Center, 2004.
34. Гумилёв Л.Н. Тысячелетие вокруг Каспия. М. : Мишель и К°, 1993. 336 с.
35. Гумилёв Л.Н. Гетерохронность увлажнения Евразии в древности (ландшафт и этнос: IV) // Вестник ЛГУ. 1966. № 6. С. 64–71.
36. Абросов В.Н. Гетерохронность периодов повышенного увлажнения гумидной и аридной зон // Известия ВГО. 1962. № 4. URL: <http://www.gumilevica.kulichki.net/matter/Article25.htm> (дата обращения: 29.05.2018).
37. Chen J.H., Chen F.H., Feng S., Huang W., Liu J.B., Zhou A.F. Hydroclimatic change in China and surroundings during the medieval climate anomaly and Little ice age: spatial pattern and possible mechanisms // Quaternary Science Reviews. 2015. № 107. PP. 98–111. doi: [10.1016/j.quascirev.2014.10.012](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.012)

*Поступила в редакцию 31.05.2018 г.; повторно 06.12.2018 г.;
принята 25.12.2018 г.; опубликована 21.03.2019 г.*

Авторский коллектив:

Бляхарчук Татьяна Артемьевна – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический, 10/3).

E-mail: blyakharchuk@mail.ru

Курьина Ирина Владимировна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический, 10/3).

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Пологова Нина Николаевна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории мониторинга лесных экосистем, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (634055, г. Томск, Россия, пр. Академический 10/3).

For citation: Blyakharchuk TA, Kurina IV, Pologova NN. Late-Holocene dynamics of vegetation cover and humidity of climate in the southeastern sector of the West Siberian Plain according to the data of palynological and rhizopod research of peat deposits. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:164–189. doi: [10.17223/19988591/44/9](https://doi.org/10.17223/19988591/44/9) In Russian, English Summary

Tatiana A. Blyakharchuk, Irina V. Kurina, Nina N. Pologova

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation

**Late-Holocene dynamics of vegetation cover and humidity
of climate in the southeastern sector of the West Siberian Plain according
to the data of palynological and rhizopod research of peat deposits**

The study of climatic dynamics that affects the territories with the main concentration of agricultural production in Siberia is complicated by the lack of sufficiently long-term instrumental observations of changes in climatic parameters. Investigations of such natural archives as lake and peat sediments, which are widespread in Western Siberia help to solve this problem. Paleopalynological studies, accompanied by the results of additional paleoecological research methods, namely multi proxy paleoecological studies, provide valuable information on the dynamics of the biogeocoenotic cover of the Earth at various levels of its organization, allowing to link geomorphology, soils, vegetation, air currents, climate, as well as biocenoses at different levels of their organization from the microscopic world to geographic zoning. One of the least paleogeographically studied regions is the vast territory of Siberia.

We performed a multi-proxy paleoecological investigation of isolated peat massif Krugloe mire (56°53'01.44"N, 84°34'43.08"E) located in the eastern outskirts of the Great Vasyugan mire on the terrace of the Bakhchar river (*See Fig. 1*) by methods of spore-pollen, testate amoebae (rhizopod), macrofossil peat analyses and microcharcoal analysis to study past environmental and climatic changes. Using the results of performed spore-pollen analysis of the peat section, a spore-pollen diagram was constructed (*See Fig. 3*). Two radiocarbon dates were obtained for study section (*See Table 1*).

In this research we revealed that sedimentation (first, mineral and, then, peat deposition) on the peat massif began 5320 cal. yrs ago and had continued to the present day. We visually distinguished nine local pollen zones in the spore-pollen diagram reflecting nine stages in the development of regional vegetation (*See Table 2*). Based on available radiocarbon dates using the Bacon program (*See Fig. 2*), we calculated the age of pollen zones, and that of the corresponding changes in regional and local vegetation. Also based on pollen data using Bukreeva's formula (1991), calculated by multivariate statistical analysis of a large number of modern pollen spectra and corresponding climatic parameters, we reconstructed the dynamics of the annual amount of precipitation (*See Fig. 5*). Due to the performed research, we found out that during the existence of the mire, the vegetation cover of the study area changed from steppe mixed-wormwood communities to birch forest-steppe with areas of rich-herb meadows and then to thick southern taiga with cedar-birch and birch-cedar forests. We discovered that a significant decline in the role of cedar, fir and spruce in the study area started about 800 years ago. During the Little Ice Age (LIA) on the pollen diagram of Krugloe mire, an increase in the abundance of wormwood (*Artemisia*) pollen was noted. It is possible that it reflects the global increase in the role of steppe vegetation in the region due to the forming of a more continental climate in the central regions of Eurasia. An alternative hypothesis supposes that an increase in *Artemisia* pollen may indicate the beginning of anthropogenic impact on the vegetation cover in the study area intensified during the LIA. At the same time, we found out that more arid conditions in the second half of the LIA were noted both in pollen and in testate amoebae complexes (*See Fig. 4*), which supports the climatic hypothesis. We show that the mire in its endogenous development passed through eutrophic, mesotrophic and oligotrophic stages. The mire development

is reflected in macrofossil composition of peat and in pollen of local mire plants. We found out that these stages in the development of the mire coincide with specific changes in regional vegetation surrounding the mire. For example, transition from the eutrophic stage to the mesotrophic one took place 3130 cal. yrs ago, simultaneously with the spread of thick southern taiga forests on the area of the former birch forest-steppe. In the period of the maximum distribution of Siberian cedar (*Pinus sibirica*) forests in the investigated territory 1300 calendar years ago, the mire passed to the oligotrophic stage of development. We hypothesize that the revealed change in local and regional vegetation was caused by a general increase in the climate humidity in the late Holocene. Our investigation of testate amoebae complexes from the same section showed that their abundance and species composition are largely determined by the endogenous stage of the mire development. But during the oligotrophic stage of the mire development, the complexes of testate amoebae were more sensitive to the centennial and decadal fluctuations in the moisture content of the climate than the local mire vegetation and regional terrestrial vegetation. We established that the content of micro charcoal in peat is maximal in the lower layers of peat. Probably, the abundance of micro charcoal increased largely due to the influence of fires on the mire with peat thickness less than 45 cm. We discovered that the effect of post-fire plant communities on pollen spectra is indicated by the increase in the abundance of *Artemisia*, *Poaceae*, *Urtica*, *Filipendula* and *Thalictrum* pollen synchronous to microcharcoal maxima. We assume that an increase in the frequency of fires during initial period of the mire development was also stimulated by a more arid climate at the beginning of the mire development, since the course of the curve of the abundance of micro charcoals mirrors the reconstructed annual precipitation. Paleoeological evidence from Krugloe mire (pollen and testate amoebae) agree in general with the data of other authors for the territory of southern Western Siberia, but show a more detailed picture of the reaction of local and regional elements of biogeocenoses to climatic changes. In some cases, these reactions do not coincide with the data of other researchers. This is observed when we compare our Krugloe mire paleoreconstructions with more distant points of research, located in the steppe zone of West Siberia. We hypothesize that such cases reflect heterochronic moistening of the forest and steppe zones of Siberia. A mismatch occurs more often with less prolonged climatic variations. When more prolonged climatic changes are recorded, both regional and local bioindicators react synchronously in the study area. In general, the dynamics of climate humidity revealed by biological indicators (pollen complexes, testate amoebae complexes, botanical composition of peat, pollen types diversity, microcharcoal), coincides well with the historical evidence given in the work of LG Gumilev (1993), and confirms the hypothesis of heterochronic moistening of the steppe and forest zones.

The paper contains 5 Figures, 2 Tables and 37 References.

Key words: West Siberia; pollen analysis; testate amoebae; climatic changes; Great Vasyugan Mire; history of vegetation.

Funding: The research was carried out in the framework of the State Budget theme (No AAAAA-A16-116041356666-6) and with the support of the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 17-55-52020 / MNT_a).

Acknowledgments: The authors are grateful to Anatoly Grigor'evich Dyukarev, Dr. Sci. (Geogr.) for providing peat samples and radiocarbon dates of Krugloe mire section and to Natalia Aleksandrovna Chernova, Cand. Sci. (Biol.) for performing the botanical analysis of peat. We are also very thankful to anonymous Reviewers for their attentive writing of the text and efforts to improve the manuscript by remarks and advice.

References

1. IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. In: *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, editors. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press; 2014. 27 p. Available at: <http://www.climatechange2013.org> (accessed 21.05.2018).
2. Kats NY, Kats SV. O pozdnechetvertichnoy istorii landshaftov yuzhnoy chasti Zapadnoy Sibiri [On the late Quaternary history of the landscapes of the southern part of Western Siberia]. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*. 1949;8:441-456. In Russian
3. MacDonald GM, Velichko AA, Kremenetski CV, Borisova OK, Gol'eva AA, Andreev AA, Gwynar LC, Riding RT, Forman SL, Edwards TWD, Araven R, Hammalund D, Szeicz J.M, Gattaulin V. Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research*. 2000;53:302-311.
4. Timoshok EE, Filimonova EO, Propastilova OY. Structure and formation of conifer stands in the upper timberline ecotone on the North Chuya Ridge, Central Altai. *Russian Journal of Ecology*. 2009;3:189-194. doi: [10.1134/S1067413609030059](https://doi.org/10.1134/S1067413609030059)
5. Solov'eva VV. Chto takoe "ekoton"? [What means "ecotone"?]. *Samarskiy nauchnyy vestnik = Samara Journal of Science*. 2014;2(7):116-119. In Russian
6. P'yavchenko NI. O vozraste torfyanikov i smenakh rastitel'nosti na yuge Zapadnoy Sibiri v golotsene [On the age of peatlands and change in vegetation in the south of Western Siberia in the Holocene]. *Byulleten' komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda*. 1983;52:164-170. In Russian
7. Dyukarev AG, Pologova NN. Soil-geographical zoning of the Tomsk Oblast. *Eurasian Soil Science*. 2002;35(3):248-257.
8. Kulizhsky SP, Loiko SV, Konstantinov AO, Kritskov IV, Istigechev GL, Lim AG, Kuzmina DM. Lithological sequence of soil formation on the low terraces of the Ob and the Tom rivers in the south of Tomsk Oblast. *International Journal of Environmental Studies*. 2015;6:1037-1046. doi: [10.1080/00207233.2015.1039346](https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1039346)
9. Khotinskiy NA. Golotsen Severnoy Evrazii [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ.; 1977. 199 p. In Russian
10. Blyakharchuk TA. Four new pollen sections tracing the Holocene vegetational development of the southern part of the West Siberian Lowland. *The Holocene*. 2003;13(5):715-731. doi: [10.1191/0959683603hl658rp](https://doi.org/10.1191/0959683603hl658rp)
11. Blyakharchuk TA. Novye paleopalinologicheskie dannye o dinamike rastitel'nogo pokrova Zapadnoy Sibiri i prilgayushchikh territoriy v golotsene [New paleopalinological data on the dynamics of vegetation cover in Western Siberia and adjacent territories in the Holocene]. Novosibirsk: Akademicheskoe izdatel'stvo «GEO» Publ.; 2012. 139 p. In Russian
12. Kats NY, Kats SV, Skobeeva EI. Atlas rastitel'nykh ostatkov v torfakh [Atlas of plant remnants in peat]. Moscow: Nedra Publ.; 1977. 370 p. In Russian
13. Kurina IV, Li H. Why do testate amoeba optima related to water table depth vary? *Microbial Ecology*. 2019;77(1):37-55. doi: [10.1007/s00248-018-1202-4](https://doi.org/10.1007/s00248-018-1202-4)
14. Borisova OK, Zelikson EM, Kremenetsky KV, Novenko EY. Landscape and climate changes in West Siberia during the Lateglacial and Holocene: New palynological Data. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2005;6:38-49. In Russian
15. Levina TP, Orlova LA, Panychev VA, Ponomareva EA. Radiokhronologiya i pyl'tsevaya stratigrafiya golotsenovogo torfyanika Kayakskoe Zaymishche (Barabinskaya lesostep') [Radiochronology and pollen stratigraphy of the Holocene peatland Kayak Zaymische (Barabinsk forest-steppe)]. In: *Regional'naya geokhronologiya Sibiri i Dal'nego Vostoka*

- [Regional geochronology of Siberia and the Far East]. Nikolaeva IV, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1987. pp. 136-143. In Russian
16. Rudaya N, Nazarova L, Nourgaliev D, Papin D, Frolova L. Mid-Holocene environmental history of Kulunda, southern West-Siberia vegetation, climate and humans. *Quaternary Science Reviews*. 2012;48:32-42. doi: [10.1016/j.quascirev.2012.06.002](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002)
 17. Krivonogov SK, Takahara H., Yamamuro M, Preis YI, Khazina IV, Khazin LB, Kuzmin YV, Safonova IY, Ignatova NV. Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: Evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012;331-332:177-193. doi: [10.1016/j.palaeo.2011.09.013](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013)
 18. Grichuk VP, Zaklinskaya ED. Analiz iskopaemoy pyl'tsy i spor i ego primeneniye v paleogeografii [Analysis of fossil pollen and spores and its application in paleogeography]. Moscow: Geografizdat Publ.; 1948. 223 p. In Russian
 19. Bobrov AE, Kupriyanova LA, Litvintseva ID, Tarasevich VF. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR [Spores of fern-like and monocotyledonous flora of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1983. 208 p. In Russian
 20. Kupriyanova LA, Aleshina LA. Pyl'tsa dvudol'nykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR [Pollen of dicot plants of the flora of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978. 184 p. In Russian
 21. Moore PD, Web JA, Collinson ME. Pollen Analysis. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ.; 1991. 216 p.
 22. Patterson WA, Edwards LJ, Maguire DJ. Microscopic charcoal as a fossil indicator of fire. *Quaternary Science Reviews*. 1987;6:3-23.
 23. Blyakharchuk TA. Otrazhenie botanicheskogo bioraznoobraziya v poverkhnostnykh sporovo-pyl'tsevykh spektrakh gor Yuzhnoy Sibiri [Reflection of botanical biodiversity in the surface spore-pollen spectra of the mountains of Southern Siberia]. In: *Bioraznoobrazie i sokhraneniye genofonda flory, fauny i narodonaseleniya Tsentral'no-Aziatskogo regiona*. Materialy nauch. konf. [Biodiversity and preservation of the flora, fauna and human population of the Central Asian region. Proc. of the Sci. Conf. (Kyzyl, Russia, 26-29 September, 2007)]. Kyzyl: Tuvin State Univ. Publ.; 2007. pp. 30-32. In Russian
 24. Kulikova GG. Kratkoe posobie k botanicheskomu analizu torfa [A short guide to botanical analysis of peat]. Moscow: Nedra Publ.; 1974. 94 p. In Russian
 25. Dombrovskaya AV, Koreneva MM, Tyuremnov SN. Atlas rastitel'nykh ostatkov, vstrechayushchikhsya v torfe [Atlas of plant macrofossils found in peat]. Moscow-Leningrad: Gosenergoizdat Publ.; 1959. 137 p. In Russian
 26. Savich-Lyubitskaya LI, Smirnova ZN. Opredelitel' sfagnovykh mkhov SSSR [Reference book of sphagnum mosses of the USSR]. Leningrad: Nauka, Publ.; 1968. 112 p. In Russian
 27. Mul'diyarov EYa. Opredelitel' listostebel'nykh mkhov Tomskoy oblasti. Uchebnoe posobie [Reference book of frondiferous mosses of Tomsk oblast. Tutorial]. Tomsk: Tomsk University Press; 1990. 208 p. In Russian
 28. Christen JA, Perez ES. A new robust statistical model for radiocarbon data. *Radiocarbon*. 2010;51:1047-1059.
 29. Blaauw M, Christen JA. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*. 2011;6:457-474. doi: [10.1214/11-BA618](https://doi.org/10.1214/11-BA618)
 30. Reimer PJ, Bard E, Bayliss A, Beck JW, Blackwell PG, Bronk Ramsey C, Buck CE, Edwards RL, Friedrich M, Grootes PM, Guilderson TP, Hafflidason H, Hajdas I, Hatte C, Heaton TJ, Hoffmann DL, Hogg AG, Hughen KA, Kaiser KF, Kromer B, Manning SW, Niu M, Reimer RW, Richards DA, Scott EM, Southon JR, Turney CSM, van der Plicht J. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 yr cal BP. *Radiocarbon*. 2013;55(4):1869-1887. doi: [10.2458/azu_js_rc.55.16947](https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947)

31. Bukreeva GF, Arkhipov SA, Volkova VS, Orlova LA. Klimat Zapadnoy Sibiri v proshlom i v budushchem [The climate of Western Siberia in the past and in the future]. *Geologiya i geofizika = Russian Geology and Geophysics*. 1995;36(11):3-22. In Russian
32. Bukreeva GF. Pattern recognition many-dimensional analysis for palaeogeographic reconstruction of Holocene. *Acta Palaeobotanica*. 1991;31:289-294.
33. Grimm EC. TGView Version 2.0.2 (Software). Springfield: Illinois State Museum research and Collections Center; 2004.
34. Gumilev LN. Tysyacheletie vokrug Kaspiya [Millennium around the Caspian Sea]. Moscow: Mishel' & K° Publ.; 1993. 336 p. In Russian
35. Gumilev LN. Geterokhronnost' uvlazhneniya Evrazii v drevnosti (landshaft i etnos: IV) [Heterochronality of humidification of Eurasia in Antiquity (Landscape and Ethnos: IV)]. *Vestnik Leningradskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 1966;6:64-71. In Russian
36. Abrosov VN. Geterokhronnost' periodov povyshennogo uvlazhneniya gumidnoy i aridnoy zon [Heterochrony of increased humidification periods of humid and arid zones]. *Izvestiya Vserossiskogo Geograficheskogo Obshestva*. 1962;4. Available at: <http://www.gumilevica.kulichki.net/matter/Article25.htm> (accessed 29.08.2018). In Russian
37. Chen JH, Chen FH, Feng S, Huang W, Liu JB, Zhou AF. Hydroclimatic change in China and surroundings during the medieval climate anomaly and Little ice age: spatial pattern and possible mechanisms. *Quaternary Science Reviews*. 2015;107:98-111. doi: [10.1016/j.quascirev.2014.10.012](https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.012)

*Received 31 May 2018; Revised 06 December 2018;
Accepted 25 December 2018; Published 21 March 2019*

Author info:

Blyakharchuk Tatiana A, Dr. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: blyakharchuk@mail.ru

Kurina Irina V, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: irina.kuryina@yandex.ru

Pologova Nina N, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Laboratory of Monitoring of Forest Ecosystems, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.