УДК 551.89 (571.56) : 561+569.735

А. А. Коробков, В. Р. Филин

АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ ИЗ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА БИЗОНА, НАЙДЕННОГО В ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ р. КРЕСТОВКИ (БАССЕЙН КОЛЫМЫ)

A. A. KOROBKOV, V. R. FILIN. AN ANALYSIS OP THE PLANT REMAINS FROM THE DIGESTIVE TRACT OF THE BISON THAT WAS FOUND IN THE DEPOSITS OF THE LATE PLEISTOCENE OF THE KRESTOVKA RIVER (KOLYMA BASIN)

Из многолетнемерзлых супесей была извлечена часть пищеварительного тракта жвачного животного, содержащая растительные остатки. Мы считаем, что эта часть принадлежала короткорогому бизону, череп которого найден рядом в обнажении. Спорово-пыльцевые спектры образцов породы, вмещающей остатки бизона, и из полости его черепа, видимо, свидетельствуют о широком распространении во время жизни бизона в районе его гибели — в полосе тундр — тундростепных, лугостепных и степных сообществ и открытых растительных группировок с господством маревых, крестоцветных и сложноцветных (к югу располагалась лиственничная лесотундра). Данные ботанического анализа растительных остатков из пищеварительного тракта свидетельствуют о том, что пищу бизона в момент, предшествовавший его гибели, составляли злаки; это, однако, не исключает возможности того, что бизон в иное время мог питаться и веточными кормами (Филина, Филин, 1980а, б).

В 1966 г. при обследовании обнажения на р. Крестовке — правом притоке Колымы (рис. 1) — были найдены многочисленные костные остатки млекопитающих, в том числе и бизона. При извлечении из многолетнемерзлого грунта с глубины 24—25 м черепа старой особи бизона, сближаемого А. В. Шером (1971) с типом Bison praeoccidentalis с Аляски, была также извлечена часть пищеварительного тракта, в полости которого сохранились зеленоватые остатки растительной массы, покрытые тонким слоем вмещающей породы — иловатой супеси. Согласно заключению Т. Б. Саблиной, в предъявленном на гистологический анализ куске сохранился только мускульный слой и отсутствует наиболее важный для анализа слизистый слой, поэтому установить, какому отделу пищеварительного тракта принадлежит кусок ткани, не представляется возможным.

Обнажение находится на правом берегу р. Крестовки, в 2 км от ее устья. В этом месте река подмывает высокую (40—50 м над урезом воды) озерно-аллювиальную равнину, образуя довольно крутой обрыв. Подробное описание обнажения, проведенное по серии расчисток, дано в работе Шера (1971). Верхнюю часть илистой толщи мощностью 25 м Шер на основании находок остатков млекопитающих — представителей верхнепалеолитического комплекса (мелкая лошадь, короткорогий бизон, мамонт позднего типа) — относит к верхнему плейстоцену (едомной свите). Он считает, что за время формирования отложений верхней пачки, илистой 33-метровой толщи, растительность менялась в пределах от тундры (тундростепи) до лесотундры и северной березово-лиственничной тайги (Шер, 1971:87).

Извлеченная из мерзлоты иловатых супесей часть пищеварительного тракта с остатками содержимого была завернута в кальку и плотную бумагу и в таком виде сохранялась до начала лабораторных исследований. Для макроанализа кусочек содержимого пищеварительного тракта размачивали в смеси этанола,, глицерина и воды (1:1:1). Разделенные с помощью почвенных сит фракции макроостатков просматривали под микроскопом МБС-1, а определение выделенных объектов вели под микроскопом МБИ-1, используя «Атлас раститель-

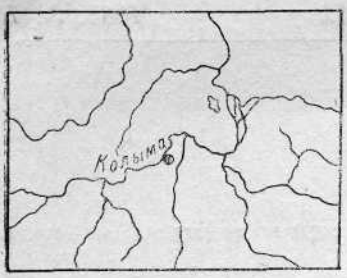

Рис. 1. Местонахождение обнажения на р. Крестовке.

ных остатков. . .» (Домбровская и др., 1959), а также сравнивая ископаемые остатки с эталонными препаратами разных органов современных растений. Для спорово-пыльцевого анализа были взяты небольшая часть растительной массы из самой середины всего найденного куска и образцы породы из полости черепа бизона, рядом с которым обнаружены остатки пищеварительного тракта. Этот материал обрабатывали обычным способом (последовательно щелочью, тяжелой жидкостью, ацетолизной смесью), после чего из осадка приготовляли временные препараты в глицерине. Результаты анализа приведены в таблице. С целью более полной реконструкции среды обитания бизона в таблицу включены также результаты спорово-пыльцевого анализа супесей, расположенных над черепом и под ним; эти анализы выполнены Р. Е. Гитерман и результаты их любезно предоставлены нам Шером.

Макроостатки. Злаки составляют болыпую часть содержимого пищеварительного тракта. Они представлены кусочками стеблей с обрывками листьев и отдельными фрагментами листьев. Наиболее крупные части достигают 1.5 см в длину, но таких кусочков сравнительно немного, большая часть растительной массы состоит из кусочков размером 1—2 мм. Исходя из формы и размера клеток эпидермы злаков можно выделить три типа остатков (рис. *2,1—3*), которые мы не определили до вида или рода. Часть макроостатков (рис. 2, *4, 5)* определить до семейства не удалось. Возможно, что остатки эпидермы, которые изображены на рис. 2, *5,* также принадлежат злакам (колосковым чешуям?).

Микроостатки. Основная масса пыльцевых зерен, выделенных из содержимого пищеварительного тракта (см. таблицу, обр. № 1), принадлежит злакам, второе место по числу пыльцевых зерен занимает полынь; пыльцевых зерен других растений очень мало. Большинство растений определены по пыльцевым зернам до семейства и меньшая часть — до рода, что мы сочли достаточным для решения поставленных задач.

Семейство *Betulaceae,* род *Betula* L. (рис. 3, *1).* Пыльцевое зерно в полярной проекции треугольно-округлое с экваториальным диаметром 24 мкм и с заметно выступающими порами. Камеры пор широкие, ромбические, с утол-

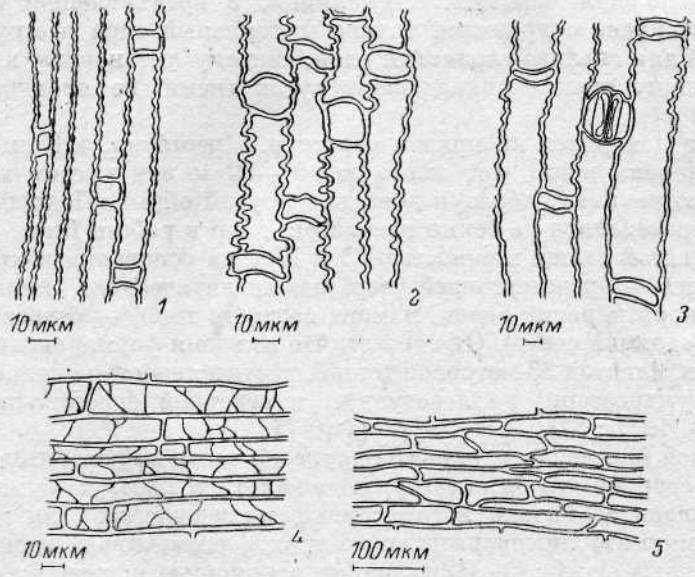

Рис. 2. Макроостатки из пищеварительного тракта бизона.
1—3 — эпидерма злаков; *4, 5* — эпидерма не определенных растений.

Результаты спорово-пыльцевого анализа содержимого пищеварительного тракта бизона (обр. № 1) и породы, вмещающей остатки бизона (обр. №№ 2—4)

Состав спектра	№ образца							
	1		2		3		4	
	содержание							
	пыльцы спор	%	пыльцы спор	%	пыльцы спор	%	пыльцы спор	%
Общий состав								
Пыльца деревьев и кустарников	5	(0.3)	36	(12)	12	(0.8)	46	14.0
Пыльца трав и кустарничков	1702	(99.5)	227	(77.0)	1688	(98.8)	231	70.0
Споры	3	(0.2)	33	(11.0)	6	(0.4).	51	16.0
Пыльца деревьев и кустарников								
Picea	1		—		2		—	
Larix	—		2		—		1	
Pinus pumila	—		4		—		—	
Pinus	—		2		—		7	
Salix	3		2		8		2	
Betula	1		3		—		1	
Betula sect. *Nanae*	—		13		—		19	
Alnus	—		—		2		1	
Alnaster	—		10		—		15	
Пыльца трав и кустарничков								
Gramineae	1329	77.7	77	34.0	1430	84.0	25	11.0
Cyperaceae	—		10	4.3	—		1	
Polygonaceae	—		2				1	
Chenopodiaceae	2		2		15	0.9	166	72.0
Caryophyllaceae	6		6	3.0	17	1.0	5	2.0
Ranunculaceae	—		—		4		—	
Cruciferae	12	0.9	2		10	0.6	12	5.0
Saxifraga (cf. *Saxifraga hieracifolia)*	1		—		—		—	
Sanguisorba	1		—		—		—	
Rosaceae	3		—		3		—	
Umbelliferae	—		1		1		1	
Ericaceae	1		1		—		3	
Valerianaceae	—		—		2		—	
Artemisia	313	18.3	111	49.0	184	10.9	7	3.0
Compositae	8		2		6		5	2.0
Определить не удалось	26	2	9	4.0	15	0.9	3	
Споры								
Sphagnum,	—		3		—		2	
Bryidae	3		22		4		42	
Filicales	—		3		—		3	
Lycopodium annotinum	—		1		—		—	
Lycopodium sp.	—		1		1		—	
Selaginella sanguinolenta	—		—		—		1	
S. sibirica	—		3		1		3	
Всего пыльцевых зерен и спор	1710		296		1706		328	

Примечание. Цифры в скобках — процент пыльцевых зерен и спор от общей суммы пыльцевых зерен и спор, принятой за 100%; цифры без скобок — процент пыльцевых зерен, вычисленный от суммы пыльцевых зерен трав и кустарничков.

щенным к краю норового отверстия покровом. По строению пор пыльцевое зерно можно отнести к подтипу *Costata* (Куприянова, 1965), к которому принадлежат не только виды секции *Costatae* (например, *B. costata* Trautv.), но и некоторые виды секции *Albae* (в том числе и распространенная ныне в бассейне Колымы *B. platyphylla* Sukacz.). По величине экваториального диаметра изучаемое пыль-

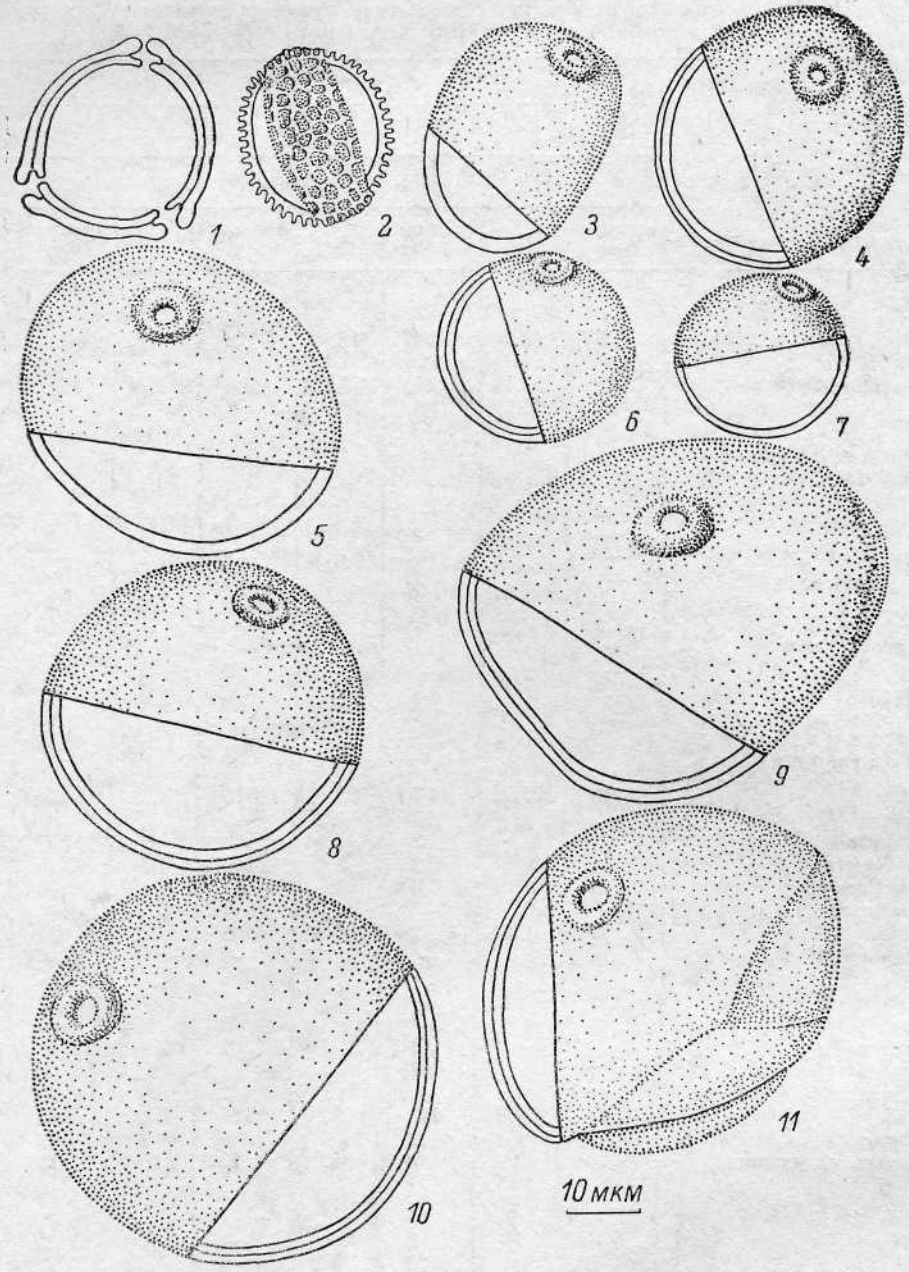

Рис. 3. Пыльцевые зерна растений из пищеварительного тракта бизона.

1 — Betula; 2 — Salix; 3—11 — Gramineae; 12 — Chenopodiaceae; 13—16 — Caryophyllaceae; 17 — Cruciferae; 18 — Saxifraga (Saxifraga hieracifolia); 19, 20 — Sanguisorba (S. officinalis); 21—27 — Artemisia; 28 — Asteroideae; 29, 30 — Cichorioideae.

цевое зерно попадает в среднюю группу размеров, где находится и *Betula platyphylla* Sukacz. (Куприянова, 1965).

Семейство *Salicaceae,* род *Salix* L. (рис. 3, *2).* Обнаружены 3 пыльцевых зерна одного типа: почти продолговатые (средняя длина полярной оси 26 и средняя величина экваториального диаметра 20 мкм), глубокотрехлопастные в полярной проекции. Борозды глубокие, узкие, доходят почти до полюса. Экзина сетчатая, равноячеистая, с угловатыми более или менее одинаковыми ячейками до 2 мкм в поперечнике. Более точное определение пыльцевых зерен было невозможным.

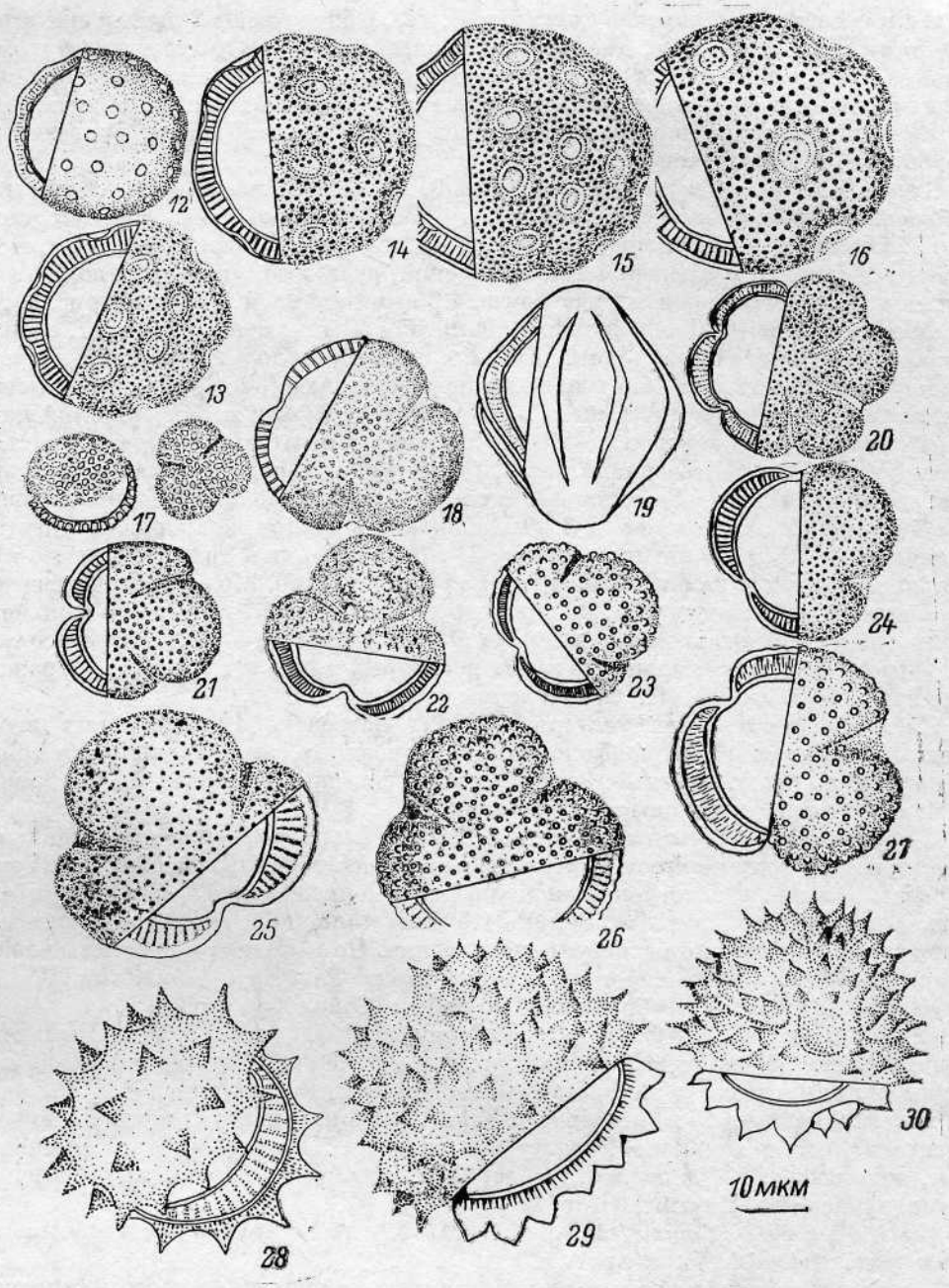

Рис. 3 *(продолжение)*.

Семейство *Gramineae* (рис. 3, 5—*11)*. В образце отмечены в небольшом числе недоразвитые пыльцевые зерна и даже нераспавшиеся тетрады, состоящие из пыльцевых зерен с деформированной и более светлой оболочкой. Обнаруженные пыльцевые зерна, возможно, принадлежат разным родам и видам, по форме варьируют от шаровидных до яйцевидных или эллипсоидальных, наибольший диаметр от 21 до 55 мкм. Поры округлые или овальные, с отверстием от 2 до 6 мкм в диаметре и обычно с ясно выраженным ободком. Экзина обычно ясно двуслойная, мелкозернистая, 2—3 мкм толщиной. Как показывают наблюдения пыльцевых зерен злаков в электронном микроскопе, поверхность экзины мелкошиповатая, но эти шипики видны в световой микроскоп как точки (Rowley, 1960).

Семейство *Chenopodiaceae* (рис. 3, *12)*. Обнаружены 2 пыльцевых зерна одного типа, шаровидные, диаметром 24 мкм, со слабоволнистым контуром и довольно многочисленными порами (до 45) диаметром в 2 мкм. Экзина около 3 мкм толщиной мелкоточечная. Имеющихся в нашем описании данных недостаточно для определения пыльцевых зерен до вида по таблицам, приведенным в работе М. Х. Моносзон (1973).

Семейство *Caryophyllaceae* (рис. 3, *13—17)*. Отмечено 6 многопоровых пыльцевых зерен, различающихся между собой по размерам, форме и числу пор: 1) сплюснуто-шаровидное, с бóльшим диаметром 24 мкм; поры в числе 21, с узким ободком и мелкозернистой мембраной, овальные, диаметром до 3.6 мкм; экзина в центре межпоровых участков до 4.5 мкм толщиной, точечная (рис. 3, *13);* 2) сплюснуто-шаровидное, с бóльшим диаметром 30 мкм; поры в числе 17, с узким ободком и зернистой мембраной, овальные, диаметром до 5 мкм; экзина в центре межпоровых участков до 4.5 мкм толщиной, точечная (рис. 3, *14);* 3) шаровидное, диаметр 33 мкм; поры в числе 30, с узким ободком и мелкозернистой мембраной, овальные, диаметром до 3.6 мкм; экзина в центре межпоровых участков толщиной до 3.3 мкм, точечная (рис. 3,*15);* 4) два пыльцевых зерна шаровидные, со средним диаметром 33 мкм; поры в числе 11, с узким ободком и зернистой мембраной, овальные, диаметром до 3.6 мкм; экзина в центре межпоровых участков толщиной до 3.8 мкм, пятнистая (рис. 3, *16)*. Определить принадлежность этих пыльцевых зерен к какому-либо роду или виду трудно. Можно лишь отметить, что по числу и диаметру пор, по толщине экзины и размерам второе пыльцевое зерно напоминает пыльцевые зерна рода *Minuartia,* третье —рода *Silene,* а четвертое — рода *Stellaria;* пыльцевые зерна некоторых видов этих родов изображены и описаны в работе А. П. Соколовской (1958).

Семейство *Cruciferae* (рис. 3, *17)*. Встречено 12 пыльцевых зерен, сходных между собой по морфологии: трехбороздные, сфероидальные, в полярной проекции трехлопастные; борозды узкие, длинные, с зернистой мембраной; экзина сетчатая, с крупными стерженьками.

Семейство *Saxifragaceae* (рис. 3, *18)*. Пыльцевое зерно сфероидальное, в полярной проекции округло-трехлопастное, экваториальный диаметр 24 мкм. Борозды мелкие, с заостренными концами и мелкозернистой мембраной; апокольпиум довольно крупный. Экзина 1.5 мкм толщиной, текстура пятнистая, стерженьки равномерно расположенные, узкие. По размерам и строению экзины пыльцевое зерно напоминает пыльцевое зерно *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit., описанное и изображенное в работе Соколовской (1958).

Семейство *Rosaceae,* род *Sanguisorba* L. (рис. 3, *20)*. Пыльцевое зерно шестибороздно-шестипоровое, эллипсоидальное, в экваториальной проекции эллиптическое, в полярной — шестилопастное, полярная ось 36, экваториальный диаметр 27 мкм. Борозды узкие, глубокие, доходят почти до полюса. Экзина тонкостерженьковая, текстура пятнистая. Пыльцевое зерно принадлежит, вероятно, *S. officinalis* L., которая и в настоящее время встречается на лугах в бассейне Колымы (Караваев, 1958).

Семейство *Compositae* (рис. 3, *21—30)* представлено пыльцевыми зернами рода *Artemisia* L. и других.

Проблема идентификации пыльцы полыни с помощью светового микроскопа имеет давнюю историю (библиографию см.: Königsson, 1971), и наряду с исследователями, считающими возможным определять некоторые виды *Artemisia* по пыльце, есть много других авторов, отрицающих такую возможность. J. Praglowski (1971), изучавший пыльцевые зерна 20 видов полыни с помощью светового и электронного трансмиссионного микроскопов, пришел к выводу о том, что палинологическая однотипность рода «делает определение *Artemisia* до видового уровня не особенно многообещающим, по крайней мере с помощью светового микроскопа» (Praglowski, 1971 : 400). Обнаруженные пыльцевые зерна *Artemisia* по форме варьируют от сплюснуто-сфероидальных до почти эллипсоидальных. Экваториальный диаметр — от 20 до 27 мкм. Диаметр апокольпиума варьирует от 5 до 12, толщина экзины — от 2.7 до 6 мкм, скульптура поверхности — от мелкошиповатой до бородавчатой, борозды узкие или широкие, глубокие или мелкие. Стерженьки внутреннего слоя экзины толстые или тонкие, густо или редко расположенные.

Другие 8 пыльцевых зерен *Compositae* можно предварительно отнести к *Asteroideae* и *Cichorioideae.* К представителям *Asteroideae* мы относим два пыльцевых зерна, изображенных на рис. 3, *28.* Эти пыльцевые зерна сплюснуто-сфероидальные, в полярной проекции трехлопастные, средний экваториальный диаметр вместе с шипами 34 мкм; экзина толщиной до 8 мкм, крупношиповатая, с мелкоточечной текстурой; на мезокольпиуме по экватору расположено 4 остроконечных шипа высотой до 3.5 мкм. Сходного типа зерна имеются у *Nardosmia* Gass. (см. Соколовская, 1958). К представителям *Cichorioideae* мы относим 6 пыльцевых зерен с шиповато-гребенчатой экзиной. Из них одно пыльцевое зерно (рис. 3, *29)* в полярной проекции округло-шестилопастное, экваториальный диаметр вместе с шипами до 46 мкм, 5 других в полярной проекции округлые, экваториальный диаметр вместе с шипами до 35 мкм и с невыраженной структурой экзины (рис. 3, *30).*

Результаты анализа макро- и микроостатков показали, что бóльшую их часть составляют злаки, и это, по-видимому, свидетельствует о том, что злаки были основной пищей бизона в момент, предшествовавший его гибели. Наличие пыльцевых зерен рода *Artemisia* мы объясняем в основном загрязнением содержимого пищеварительного тракта окружающей породой, в которой пыльцевые зерна этих растений присутствуют иногда даже в большем количестве, чем в содержимом пищеварительного тракта (см. таблицу). В меньшей степени мы склонны связывать нахождение пыльцевых зерен полыни в содержимом пищеварительного тракта с тем, что бизон питался этим растением, так как при изучении питания современных зубров (экология которых, по нашему мнению, близка к экологии ископаемого бизона) выяснено, что полынь для зубров является кормом случайным (Крайнева, 1951). Наличие в содержимом пищеварительного тракта большого количества вполне развитой пыльцы злаков наряду со значительным количеством пыльцы полыни может свидетельствовать о том, что животное погибло в конце первой половины лета, когда наблюдалось массовое цветение злаков и только начинали цвести полыни. Встреченные недоразвитые пыльцевые зерна злаков не могут служить бесспорным доказательством более ранней фазы развития злаков, поскольку в зрелых, по-видимому, клейстогамных цветках некоторых злаков содержание недоразвитой пыльцы иногда весьма значительно (Куприянова, 1948).

Для спорово-пыльцевых спектров породы, заполнявшей череп бизона (см. таблицу, обр. № 3), и супесей, расположенных над черепом (обр. № 2) и под ним (обр. №4), характерно преобладание пыльцевых зерен трав и кустарничков; необходимо отметить, что в спектре обр. № 3 очень мало пыльцевых зерен деревьев и кустарников и спор.

Переходим к анализу групп, составляющих спектры образцов №№ 2—4. В группе «пыльца деревьев и кустарников» очень мало зерен *Pinus pumila* (Pall.) Regel (зерна, определенные Гитерман как *Pinus* sp., возможно, также относятся к *P. pumila),* который как и все представители рода *Pinus,* продуцирует много пыльцы, способной разноситься ветром на значительные расстояния. Учитывая, что в современных поверхностных почвенных пробах из района, близкого к Крестовскому обнажению (Шер, 1971), пыльцевые зерна кедрового стланика содержатся в значительных количествах, следует признать, что северная граница ареала кедрового стланика во время формирования изучаемых образцов лежала дальше к югу (конечно, при условии такого же ветрового режима во время «цветения» кедрового стланика, что и сейчас). Два пыльцевых зерна *Picea* A. Dietr., отмеченные в обр. № 3, скорее всего переотложены из более древних отложений, так как они очень сильно разрушены. И, наоборот, единичные пыльцевые зерна *Larix* Mill., встреченные в обр. № 2 и 4, вряд ли занесены издалека или переотложены; они скорее всего свидетельствуют о произрастании лиственницы в изучаемом нами районе или близ него. В спектрах обр. №№ 2 и 4 очень мало пыльцы *Betula* L. и *Alnus* Gaertn., а поскольку эти породы продуцируют, как правило, много пыльцы и обычно перепредставлены в рецентных спектрах поверхностных почвенных проб (см., например, Andersen, 1970), они, вероятно, не играли существенной роли в растительном покрове в момент формирования толщи, включающей остатки бизона. Так как пыльцевые зерна *Salix* L. откладываются, как правило, недалеко от места произрастания расте-

ния„ то даже небольшое число зерен ивы, обнаруженное в спектрах всех трех образцов, свидетельствует о том, что ивы росли в данном районе и играли в некоторых ассоциациях важную роль.

В группе «пыльца трав и кустарничков» обращает на себя внимание очень большое содержание в спектрах некоторых образцов пыльцы злаков, маревых и полыни. Большое количество пыльцы злаков (от 11 до 84%) в спектрах само по себе не говорит еще ничего ни о засушливом, ни о влажном климате и может лишь свидетельствовать о широком распространении травяных сообществ с господством или значительным участием злаков, как ксерофильных, так и мезо- и гигрофильных. Так как при анализе обр. № 3 нами встречены (но, естественно, не учтены при подсчете) части пыльников злаков со зрелыми зернами,, то попадание пыльников в обр. № 3, по-видимому, и является причиной столь большого содержания пыльцы злаков в этом образце и его обособленного положения среди остальных образцов.

Содержание пыльцы маревых в спектрах обр. №№ 2—4 очень сильно колеблется — от 0.9 до 72%. Так, пыльца маревых встречена в значительных количествах и в некоторых вышележащих по разрезу образцах; можно допустить,; что в определенные моменты плейстоцена были широко распространены участки свежеаллювиальных и делювиальных отложений (приречные пески, галечники,; осыпи и т. п.), занятые, как и в современную эпоху, открытыми растительными сообществами с господством одно- и двулетних растений из семейства маревых, а также крестоцветных (в спектре обр. № 4 содержится 5% пыльцы *Cruciferae)* и сложноцветных; не исключено также, что какое-то распространение в этот период имели и галофитные сообщества из маревых. Содержание пыльцы полыни в образцах (от 3 до 49%) отражает, видимо, наличие не только открытых сообществ на свежеаллювиальных наносах в долинах рек, но также и ксерофитных группировок на сухих склонах.

Незначительное содержание в спектрах пыльцы осоковых не может быть истолковано однозначно и в отрыве от других данных как указание на отсутствие заболоченных участков, поскольку среди осоковых есть и ксерофиты; по-видимому, осоковых в растительном покрове было вообще мало. Заслуживают внимания небольшое количество или отсутствие в спектрах пыльцы верескоцветных, многие из которых в настоящее время входят в состав олиготрофных кустарничково-моховых болотных комплексов или произрастают на бедных выщелоченных, большей частью сухих почвах.

Переходя к анализу «споровой» части спектров, отметим, что малое количество спор сфагновых мхов (если не учитывать другие факты) не отрицает возможности сильной заболоченности территории, так как в Арктике сфагновые мхи спороносят редко и, наоборот, значительное количество спор бриевых мхов также не отрицает наличия засушливых местообитаний, поскольку среди них есть не только гигрофиты и мезофиты, но и ксерофиты. Споры плаунка кровавопятнистого, отмеченные в спектре обр. № 4, видимо, занесены издалека; в настоящее время этот вид отмечен в долине р. Алдан и в Яно-Индигирском р-не (Караваев, 1958; «Определитель высших растений Якутии», 1974) (в Гербарии Московского государственного университета есть образец с верховьев р. Индигирки) на скалах и щебнистых склонах. Споры плаунка сибирского, отмеченные в спектрах всех трех образцов вмещающей породы, по-видимому, относятся к экземплярам, произраставшим в щебнистых тундрах ближайших плоскогорий и хребтов.

Теперь обратимся к реконструкции растительного покрова, отраженного в спектрах обр. №№ 2—4 (в спектре обр. № 3, по-видимому, дезэкватно). Мы считаем, что эти спектры относятся к спектрам степного типа (Гричук, Заклинская, 1948). Когда подобные (по общему составу) спектры выделяются при анализе плейстоценовых отложений в зоне климатического влияния ледников, то их нередко рассматривают как доказательства существования особого, перигляциального типа растительного покрова, известного под названием «тундро-степи», «холодной степи» и т. п. Не вдаваясь в обсуждение вопроса о перигляциальной растительности, отметим лишь, что мы согласны с Б. А. Юрцевым (1968), что такие спектры не обязательно подтверждают наличие (во время формирования отложений, из которых взяты эти образцы) особой зоны тунд-

ростепей (как показано на картах в сводке Гитерман и др. 1968). Спектры, подобные спектрам обр. №№ 2—4, свидетельствуют лишь о широком распространении тундростепных, лугостепных или степных группировок и открытых растительных сообществ с господством маревых, крестоцветных и сложноцветных в подзоне типичной или, что менее вероятно, арктической тундры. Более широкое, чем в настоящее время, распространение таких группировок является,) видимо, следствием нарушения сходных с современными тундровых комплексов растительности, которые, согласно Б. А. Тихомирову (1962), уже сформировались в предыдущие эпохи. Гипоарктические ландшафты современного типа (от редкостойных лесов до южных тундр) также сложились уже к началу ледниковой эпохи на территории северной окраины первичной таежной зоны (Юрцев, 1966). В ландшафте изучаемой нами территории во время формирования отложений, включающих остатки бизона, имелись, вероятно, не только ксерофитные, но и мезо- и гигрофитные тундровые сообщества, которые занимали дно долин и северные склоны увалов. Кустарниковых зарослей было очень мало. К югу от изучаемой территории лежала полоса лесотундры с лиственницей. Климат, видимо, был континентальный, с малоснежной холодной зимой и с теплым, солнечным, довольно сухим летом; при таких условиях болота и кочкарные тундры не имели широкого распространения и были приурочены к пониженным участкам рельефа, а грунт на склонах и вершинах увалов был плотным и ровным.

За последние годы появилось много работ (см. обзор Украинцевой, 1979), в которых излагаются результаты изучения растительных остатков из пищеварительного тракта травоядных животных плейстоцена. Анализ этих работ, показывает, что авторы нередко по-разному подходят к оценке этих данных полагая, например, что они позволяют судить «о составе флоры и характере растительности» периода жизни и гибели животного (Украинцева и др., 1978 : 1001). Разный подход к интерпретации полученных данных приводит иногда к разным палеогеографическим построениям: ср., например, оценку климата каргинского межледниковья, приведенную в опубликованных в одном сборнике статьях Украинцевой (1977) и Лазарева (1977). Поэтому мы считаем целесообразным отметить принципы,, из которых следует исходить при интерпретации результатов ботанического анализа остатков из пищеварительного тракта ископаемых животных.

Результаты ботанического анализа растительных макро- и микроостатков из пищеварительного тракта не во всех случаях позволяют нам с уверенностью судить о господствующем в ландшафте типе растительного покрова и прежде всего потому, что растительные остатки в пищеварительном тракте не представляют собой среднюю выборку растений из растительного покрова; животное ест в каждый данный момент те растения, которые ему необходимы, и лишь случайно может захватывать другие растения. В пищу могут попадать и целые пыльники, а компоненты «пыльцевого дождя» могут оседать по-разному (например, на листьях кустарников и деревьев больше оседают региональные компоненты «дождя», а на травах, растущих среди кустарников, — скорее локальные компоненты). И, наконец, не следует забывать о различной устойчивости пыльцевых зерен и спор разных растений к деструктивным агентам пищеварительного тракта. Мы считаем, что для восстановления ландафтов прошлого данных ботанического анализа остатков из пищеварительного тракта и ротовой полости недостаточно, для этого необходимо в первую очередь использовать данные спорово-пыльцевого анализа вмещающей породы, данные литологических, геоморфологических и других исследований. Что касается флоры, то ботанический анализ растительных остатков из пищеварительного тракта позволяет нам оценить ее состав также лишь с определенной степенью точности, при этом не следует забывать о возможности попадания в пищеварительный тракт пыльцевых зерен, занесенных из отдаленных районов.

И, наконец, при выяснении вопроса, чем питалось животное, следует отдавать предпочтение результатам анализа макроостатков и лишь затем — результатам спорово-пыльцевого анализа, так как существует вероятность загрязнения пыльцой не только остатков пищи после гибели животного, но и самих растений перед тем, как они были съедены животным. Поэтому вывод Шера (ознакомившегося

с первичными результатами наших анализов) о том, что «основной пищей бизонов. . . были злаки и в меньшей степени полынь» (Шер, 1971 :137) мы оцениваем как неполный.

Мы считаем, что сказанное Н. И. Филиной и В. Р. Филиным (1980а, б) об экологии бизона, найденного близ г. Якутска, справедливо и по отношению к бизону р. Крестовки. По нашему мнению, бизон, живший в позднеплейстоценовое время на северо-востоке Якутии, был по своей экологии близок к американскому лесному бизону, обитателю полуоткрытых ландшафтов. В разное время года бизоны посещали различные биотопы и питались не только травянистыми растениями (злаками, осоковыми, бобовыми), но также и ветками деревьев и кустарников и лишайниками. Зимой бизоны, вероятно, предпочитали частично облесенные места, где в случае непогоды они могли укрыться от сильного ветра, а при значительном снегопаде питаться хотя бы одними ветвями и корой. Здесь бизоны и весной находили обильный корм в виде распускающихся почек и молодой листвы деревьев, кустарников и травы. Летом некоторые популяции бизонов могли откочевывать в тундру, где на степных, лугостепных и тундростепных участках произрастала масса ценных в питательном отношении злаков, осок и бобовых. Осенью, после промерзания почвы, животные могли питаться и по берегам водоемов и на травяных болотах. Этой эврибионтностью бизона объясняются, на наш взгляд, находки его костей совместно с остатками животных, характерных только или преимущественно для тундровой или лесной зон.

ЛИТЕРАТУРА

Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д., Коренева Е. В., О. В. Матвеева, Скиба Л. А. (1968). Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., Наука. — Гричук В. П., Заклинская Е. Д. (1948). Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М.. Географгиз. — Домбровская А. В., Коренева М. М., Тюремнов С. Н. (1959). Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. М., Госэнергоиздат. — Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. М.; Л., Наука. — Кац С. В., Кац Н. Я., Гитерман Р. Е., Шер А. В. (1970). О нижнеплейстоценовой флоре восточной части Приморской низменности. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Гидрометеоиздат. — Крайнова Л. В. (1951). Питание зубров Кавказского заповедника. Бюл. МОИП, отд. биол., 56, 6. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1 (Морфология и систематика высших растений). — Куприянова Л. А. (1957). Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта. (К вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта). В кн.: Сборник памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М., Изд. АН СССР. - Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных. М.; Л., Наука. — Лазарев П. А. (1977). Новая находка скелета шерстистого носорога в Якутии. В кн.: Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л., Наука. — Моносзон М. Х. (1973). Определитель пыльцы видов семейства маревых. М., Наука. — Определитель высших растений Якутии. (1974). Новосибирск, Наука. — Соколовская А. П. (1958). Пыльца растений Арктики. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1962). Основные этапы развития растительности севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека. Бюл. МОИП, отд. биол., 67, 1. — Украинцева В. В. (Культина) (1977). Реконструкция флоры и растительности времени жизни и гибели селериканской ископаемой лошади по палинологическим данным. В кн.: Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. Л., Наука. — Украинцева В. В. (1979). Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих. Бот. ж., 64, 3. — Украинцева В. В., Флеров К. К., Солоневич Н. Г. (1978). Анализ растительных остатков из желудочно-кишечного тракта мылахчинского бизона (Якутия). Бот. ж., 63, 7. — Филина Н. И., Филин В. Р. (1980а). Определение возраста костных остатков и реконструкция растительного покрова времени гибели бизона, найденного близ Якутска. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 1. — Филина Н. И., Филин В. Р. (1980б). Анализ растительных остатков из желудка бизона, найденного близ Якутска и некоторые соображения по экологии вида. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 2. — Шер А. В. (1970). Плейстоценовая фауна млекопитающих равнинных побережий Восточно-Сибирского моря и проблема Берингийской суши. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., Гидрометеоиздат. — Шер А. В. (1971). Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М., Наука. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.. Наука. — Юрцев Б. А. (1968). Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой «тундро-степи». В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. Хабаровск. — Andersen S. Th. (1970). The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Geol. Durv. Denmark, 2 Ser., 96. — Konigsson L.-K. (1971).

Palynology, biological variation, and pollenlanalysis. Grana, 11, 3. — Praglowski J. (1971). The pollen morphology of the Scandinavian species of *Artemisia* L. Pollen et spores, 13, 3. — Rowley T. R. (1960). The exine structure of «cereal» and «wild» type grass pollen. Grana Palynol., 2, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Московский государственный университет.

Получено 27 III 1981.

SUMMARY

A piece of the digestive tract with remains of plants was found together with the skull of the shorthorn bison. The spore-pollen analysis of the specimens from the layer with the bison's remains and from the cavity of the skull shows that the animal at the moment of its death was in the tundra zone, where tundra-steppe, meadow-steppe, and steppe associations and open plant communities with the *Chenopodiaceae, Cruciferae* and *Compositae* dominants were widely spread. The analysis of the remains of plants from the digestive tract showed that the animal before its death had eaten grasses, but in authors' opinion the bison might have eaten twigs of trees and shrubs as well.