

УДК 561:551.793(477.75)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И СРЕДА ОБИТАНИЯ РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА В РАЙОНЕ ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КРЫМ) ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОФИТОФОССИЛИЙ

© 2024 г. Д. А. Лопатина^{1,*}, О. Г. Занина², академик РАН А. В. Лопатин³

Поступило 25.06.2024 г.

После доработки 02.07.2024 г.

Принято к публикации 03.07.2024 г.

В результате изучения микрофитофоссилий из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида в центральном Крыму реконструировано существование растительности открытых обстановок с преобладанием злаково-разнотравных луговых группировок и участием сосново-дубовых лесов. Эти выводы согласуются с данными по составу наземных позвоночных из местонахождения Таврида. Изученный спектр демонстрирует сходство со спорово-пыльцевым комплексом безрезанского горизонта Украины (максимальный возраст около 1.8 млн лет). На основании массового присутствия в копролитах трихом и растительных волокон, сходных с таковыми *Ficus carica* Linnaeus, 1753, предполагается, что вымершие гиены *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) в соответствующие сезоны поедали плоды инжира.

Ключевые слова: микрофитофоссилии, палиноморфы, фитоциты, трихомы, палеообстановки, ранний плейстоцен, пещера Таврида, Крым

DOI: 10.31857/S2686739724110145

Местонахождение Таврида в центральном Крыму (Белогорский район, пос. Зуя) получило известность благодаря многочисленным находкам разнообразных позвоночных раннего плейстоцена [1, 2]. Это древнейшее пещерное местонахождение в России, по фаунистическим данным оно датируется поздним виллафранком (около 1.8–1.5 млн л.н.) и сопоставляется с ранним бихарием (MQ1) [1, 2]. В настоящее время в пещере Таврида найдены десятки тысяч остатков более 100 видов наземных позвоночных. При этом из-за условий формирования отложений в глубине пещеры палеоботанические данные очень скудны и ограничены материалами из копролитов ископаемой гигантской короткомордой гиены *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) — активного крупного хищника, устраивавшего в пещере свои логова [3].

В данной статье приводятся результаты изучения микрофитофоссилий из аналогичных материалов, собранных в пещере Таврида в 2020 г. сотрудниками Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (Екатеринбург) под руководством Д. О. Гимранова. Многочисленные копролиты *Pachycrocuta brevirostris* были найдены в основном костеносном слое, в большом скоплении (мощностью 10–20 см на площади около 5 м²) в южном коридоре, вблизи техногенного входа и примерно в 40 м от предполагаемого древнего естественного входа в пещеру (см. [3]: рис. 2).

При обработке образцов использовался сепарационный метод В. П. Гричука [4]. Подсчет палиноморф проводился до 200 зерен, одновременно фиксировалось количественное содержание остатков водорослей, грибов, цианобионтов, спикул губок. Отдельно оценивалось содержание фитоцитов (исходя из расчетной суммы, равной 100). Названия форм фитоцитов по [5]. Снимки пыльцы и фитоцитов выполнены на световом микроскопе Axiostar Plus, оснащенный камерой Canon G10, и сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Vega 3 LSU в Центре коллективного пользования Института физико-химических

¹Геологический институт Российской академии наук, Москва, Россия

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Пушкино, Московская область, Россия

³Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

*E-mail: dalopat@mail.ru

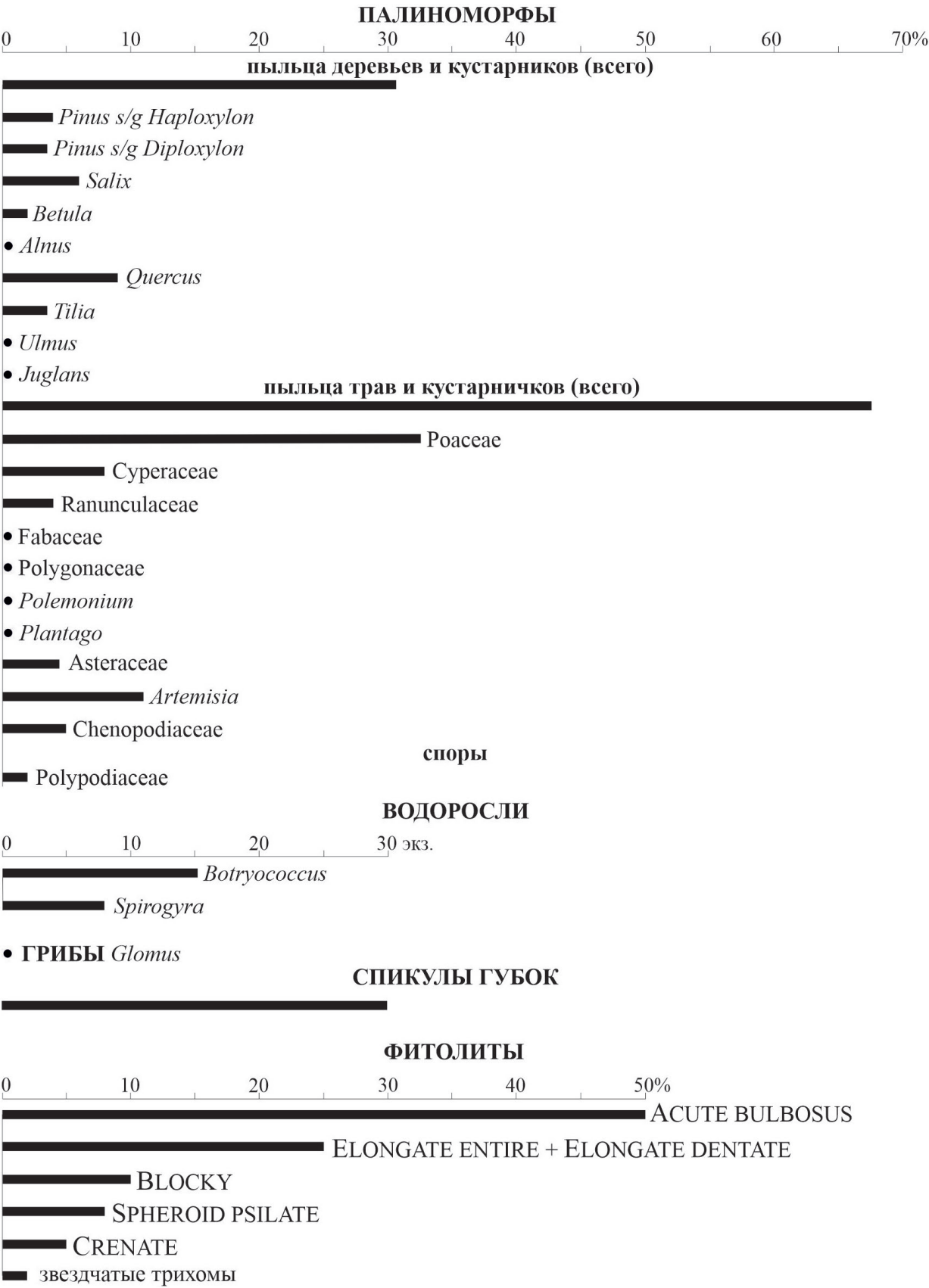


Рис. 1. Содержание микрофоссилий в нижнеплейстоценовых отложениях пещеры Таврида в центральном Крыму.

и биологических проблем почвоведения РАН (Пушино). Размеры на иллюстрациях приведены в микрометрах (мкм).

Споры и пыльца могли попасть в копролиты при заносе ветром и самими хищниками, а также из выпитой ими воды и съеденной добычи (см. [6, 7]). Кроме того, палиноморфы могли попасть в пещерные отложения с водными потоками, а также в результате инфильтрации. Данные изучения следов жизнедеятельности современных и ископаемых гиен свидетельствуют, что палинологические остатки из их копролитов вполне достоверно отражают региональный пылевой дождь [6–9]. Фитолиты попадали в пищеварительный тракт гиен при поедании добычи и, таким образом, они характеризуют растительность в районе пещеры. Самые многочисленные из этих микрофитофоссилий, видимо, являются остатками растений, съеденных гиенами.

Содержание спор и пыльцы в изученном мацерате низкое, таксономическое разнообразие небольшое (рис. 1). Практически все экземпляры плохой сохранности, с истонченной экзиной (рис. 2 а–з). В спектре преобладает пыльца трав и кустарничков, среди которой доминируют Роасеае, в меньшем количестве представлены Суреаеае, Chenopodiaceae, Asteraceae, *Artemisia*, Ranunculaceae, единичны находки пыльцы Fabaceae, Polygonaceae, *Polemonium*, *Plantago*. Пыльца деревьев и кустарников (*Pinus*, *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Juglans*) занимает в спектре подчиненное положение; при этом относительно заметным содержанием характеризуются *Pinus* и *Quercus*. Споры Polypodiaceae немногочисленны.

По преобладанию пыльцы травянистых растений, наличию в их составе ксерофилов, относительно низкому таксономическому разнообразию пыльцы лиственных пород деревьев и разнотравья данный спектр обнаруживает сходство со спорово-пылевым комплексом березанского горизонта, выделенным Е. А. Сиренко [10] для платформенной части Украины и отнесенным ею к раннему эоплейстоцену (максимальный возраст около 1.8 млн лет).

В комплексе фитолитов (рис. 2 и–р) широко представлены удлиненные формы двух типов – ELONGATE ENTIRE и ELONGATE DENTATE, характерные для двудольных трав. В значительно меньшем количестве установлены характерные для злаков формы – CRENATE и SPHEROID PSILATE, а также форма BLOCKY, свойственная хвойным.

В мацерате в массовом количестве присутствуют трихомы – ACUTE VULBOSUS. Эти

микрофитофоссилии представляют собой окрепшие волосковые клетки от слабо изогнутой до крючкообразной формы, истончающиеся на конце, с пустой внутренней полостью (рис. 3 а–е). На СЭМ на некоторых экземплярах различима струйчатая структура поверхности. По своему строению данные формы обнаруживают сходство с трихомами (см. рис. 3 ж–к), формирующимися на поверхности современных плодов, стеблей и листьев инжира *Ficus carica* Linnaeus, 1753 (Moraceae) [11, 12]. В мацерате также массово присутствуют растительные волокна (рис. 3 л–н), сходные с волокнами современного инжира (рис. 3 о, п). Единично отмечены цистолиты (рис. 2 с) – минеральные образования кистеобразной формы, образующиеся в клетках листьев представителей некоторых семейств, в том числе Moraceae – в частности, рода *Ficus*.

Определено незначительное количество трихом звездчатой формы (рис. 3 р–у), характерных для листьев и стручков современных представителей трибы Alyseae семейства Brassicaceae [13, 14], в том числе рода *Alyssum* [15, 16].

В мацерате также отмечено массовое содержание клеток цианобионтов *Microcystis* и *Anabaena*. Определены цисты харовых водорослей *Spirogyra*, обрывки колоний зеленых водорослей *Botryococcus*, единичные экземпляры спор микоризного гриба *Glomus* и яйцо гельминта *Toxocara*. Высокое содержание клеток цианобионтов наряду с присутствием остатков водорослей свидетельствует о сильно переувлажненных, возможно обводненных, условиях на данном участке пещеры, существовании луж с цветущей водой.

На основании комплексного анализа микрофитофоссилий из нижнеплейстоценовых отложений местонахождения Таврида можно сделать вывод, что во время формирования данного тафоценоза в окрестностях пещеры преобладали травянистые ценозы, эдификаторами которых выступали злаковые и представители разнотравья (осоковые, лютиковые, бобовые, сложноцветные). Существовали участки, занятые ксерофильной растительностью – маревыми и полынью.

Заметное содержание фитолитов, характерных для двудольных трав, подтверждает широкое участие в составе растительности разнотравья, пыльца представителей которого в изученном спектре не отличается разнообразием и обнаружена в небольшом количестве. Злаковые производят большое количество пыльцы, переносимой ветром на значительные расстояния, поэтому находки их фитолитов являются

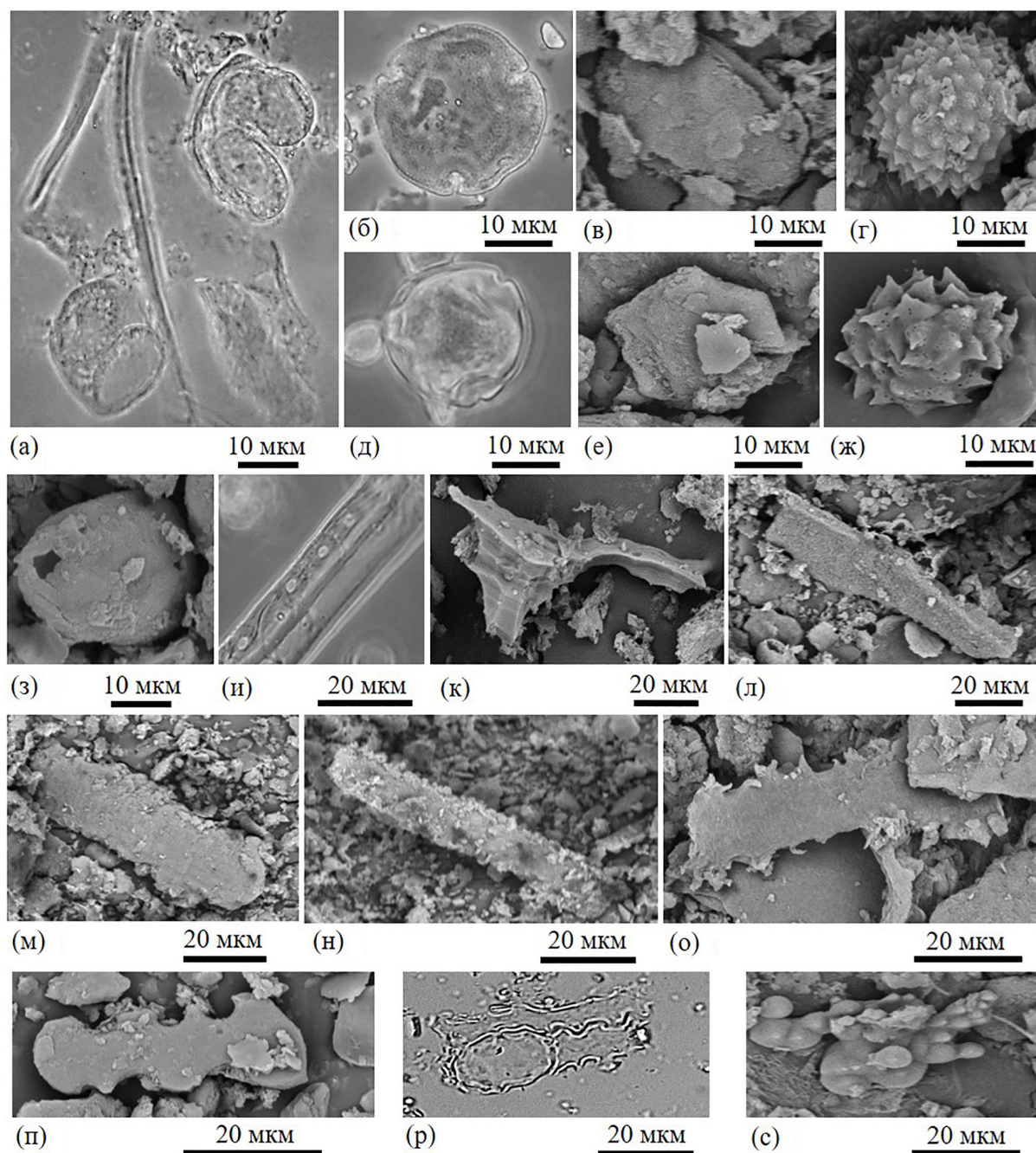


Рис. 2. Микрофитофоссилии из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида в центральном Крыму: а–з – пыльца: а – *Pinus s/g Haploxylon*; б – *Tilia*; в – *Quercus*; г, ж – *Asteraceae*; д – *Betula*; е – *Alnus*; з – *Roaceae*; и–р – фито-литы: и–л – форма BLOCKY; м, н – форма ELONGATE ENTIRE; о – форма ELONGATE DENTATE; п – форма CRENATE; р – формы SPHEROID PSILATE (слева) и CRENATE (справа); с – цистолит; а, б, д, и, р – световой микроскоп; в, г, е–з, к–п, с – СЭМ.

дополнительным доказательством произрастания этих растений в непосредственной близости от пещеры. Отсутствие в комплексе фитоцитов форм, характерных для степной растительности, свидетельствует о преимущественном развитии лугов. Обращают на себя

внимание находки, хоть и немногочисленные, трихом, сходных с трихомами современных представителей трибы *Alysseae*, которые предпочитают сухие прогреваемые известняковые склоны. Скорее всего, эти растения произрастали непосредственно на скалах в окрестностях

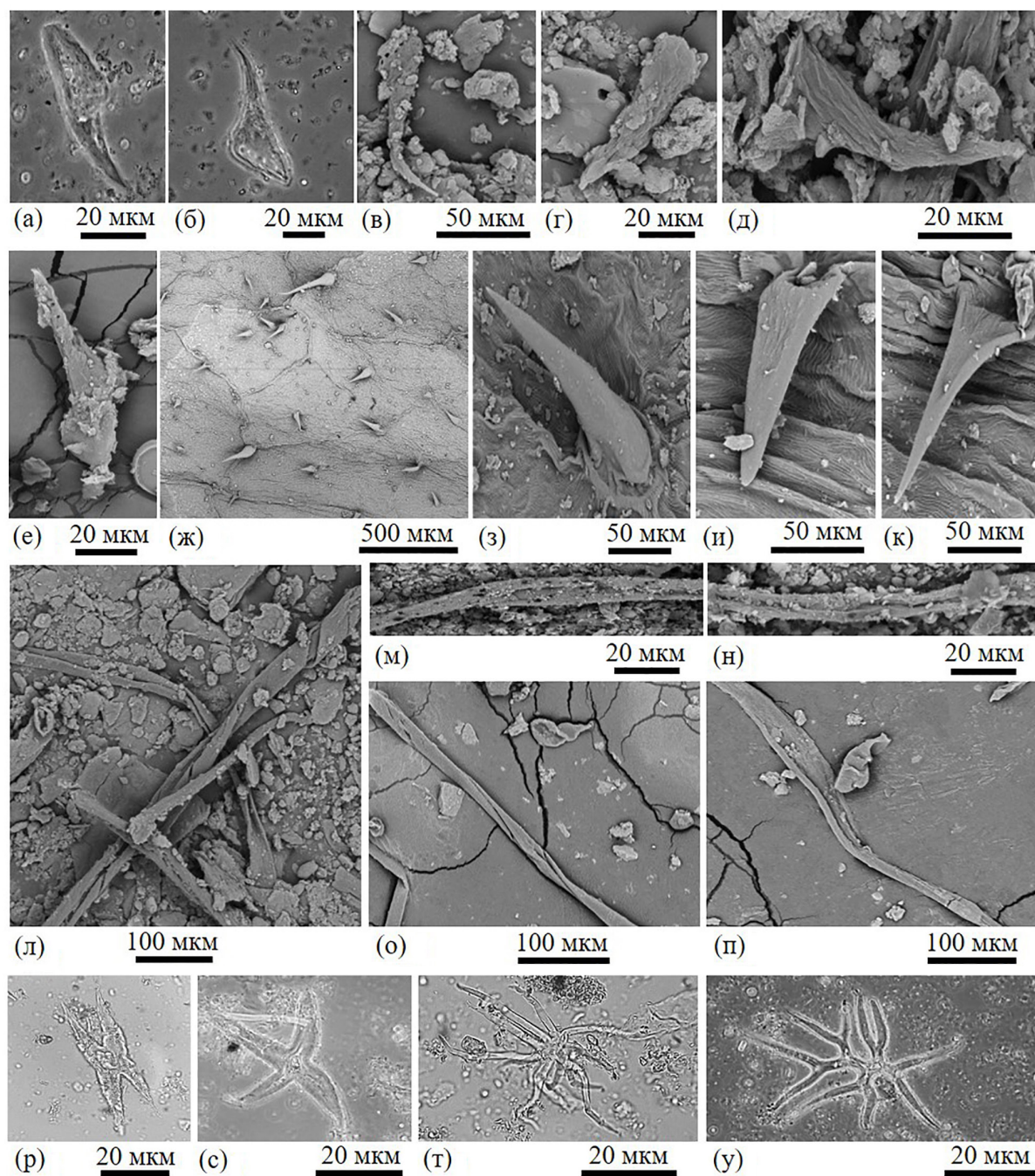


Рис. 3. Микрофитофоссилии из нижнеплейстоценовых отложений пещеры Таврида в центральном Крыму (а–е, л–н, р–у) и современный *Ficus carica* Linnaeus, 1753 из Крыма (ж–к, о, п): а–е – ископаемые трихомы (ACUTE VULBOSUS); ж – фрагмент оболочки плода *F. carica*; з–к – трихомы *F. carica*; л–н – ископаемые растительные волокна; о, п – растительные волокна *F. carica*; р–у – ископаемые звездчатые трихомы; а, б, р–у – световой микроскоп; в–п – СЭМ.

пещеры. Находки спор гриба рода *Glomus* являются показателем развития эрозии почв в условиях открытых ландшафтов.

Судя по составу спорово-пыльцевого спектра, на горных склонах, по поймам рек, оврагам

и балкам были распространены редкостойные лесные ассоциации с участием папоротников Polypodiaceae в травяно-кустарничковом покрове. Принимая во внимание высокую продуктивность и миграционную способность сосны, обычно трудно оценить ее роль в составе

местной растительности. Однако находки фитолитов хвойных свидетельствуют об участии сосны в древостое. Суммарное содержание пыльцы широколиственных пород относительно невелико (14%). По сравнению со злаковыми и сосновыми эти породы продуцируют меньшее количество пыльцы, которая обладает худшей сохранностью и транспортабельностью, соответственно даже ее незначительное количество в спектрах указывает на безусловное участие этих деревьев в составе растительности. Заметную роль в древостое, скорее всего, играл дуб; это совпадает с данными о произрастании сосново-дубовых лесов на юге Украины в изучаемый интервал времени [10]. С учетом энтомофилии липы, даже на основании невысокого содержания пыльцы в спектре можно реконструировать ее участие в составе лесов. Энтомофильным растением является и ива, кроме того, этот кустарник является двудомным, когда в точке наблюдения преобладают либо только мужские (тычиночные), либо только женские (пестичные) растения, что, также как и в случае с липой, дает заниженное содержание пыльцы данного растения в спектре. Присутствие пыльцы ивы в количестве 6% позволяет предположить ее произрастание возле пещеры, вероятно, по берегам водоема. Мелколиственные породы (ольха и береза) не имели широкого распространения, не исключено, что их пыльца является занесенной.

Таким образом, по доминирующим компонентам изученного спорово-пыльцевого спектра можно реконструировать существование в районе пещеры Таврида растительности открытых обстановок с преобладанием злаково-разнотравных луговых группировок и участием сосново-дубовых лесов. Такие палеообстановки соответствуют умеренному климату. Присутствие фитолитов, сходных с трихомами инжира, позволяет предполагать участие субтропических элементов.

Эти результаты согласуются с данными по составу наземных позвоночных из местонахождения Таврида, среди которых преобладают обитатели открытых обстановок [1]. В фаунистическом комплексе широко представлены млекопитающие и птицы, характерные для лесостепных (саванноподобных) ландшафтов, но присутствуют также лесные и околородные виды [1, 17]. Среди копытных преобладают смешанноядные формы, в пищевой рацион которых входили листья и побеги деревьев и кустарников, а также травы [1].

Массовое присутствие в мацерате трихом и растительных волокон, сходных с таковыми

Ficus carica, позволяет предположить, что пахикрукоты целенаправленно поедали сочные плоды инжира в определенные сезоны. Для пищевого рациона двух видов современных гиен — полосатой *Hyena hyaena* (Linnaeus, 1758) и бурой *Parahyaena brunnea* (Thunberg, 1820) — характерна значительная растительная компонента, включающая плоды и другие части растений; время от времени растительную пищу употребляет и пятнистая гиена *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) [18–20].

Экологическая и фитоценотическая несовместимость инжира с доминантами спорово-пыльцевого спектра может быть связана с неполнотой палинологического материала, а также с мозаичностью растительного покрова и особенностями произрастания инжира (в защищенных местобитаниях в условиях пересеченного рельефа горной местности).

В заключение следует отметить, что проведенный анализ микрофитофоссилий показал возможность исследования палиноморф и фитолитов из местонахождения Таврида (несмотря на ограниченное распространение подходящих отложений в пещере и низкую насыщенность материала), что важно для реконструкции растительности и ландшафтов раннего плейстоцена Крыма и изучения динамики природной среды региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Д. О. Гимранову (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург) за сбор материалов в пещере Таврида, Г. Н. Александровой (Геологический институт РАН, Москва) — за полезное обсуждение материалов, Г. В. Митенко (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино) — за техническую помощь при работе на СЭМ.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214, <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У авторов нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лопатин А. В., Вислобокова И. А., Лавров А. В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение ран-

- неплейстоценовых позвоночных в Крыму // ДАН. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
2. Лопатин А.В., Тесаков А.С. Раннеплейстоценовая белозубка *Crociodura kornfeldi* (Lipotryphla, Soricidae) из Крыма // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 501. № 1. С. 499–504.
 3. Хантемиров Д.Р., Гимранов Д.О., Лавров А.В. Результаты исследования копролитов гигантской короткомордой гиены *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) (пещера Таврида, Крым) // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Екатеринбург, 18–22 апреля 2022 г. Екатеринбург, 2022. С. 145–150.
 4. Пыльцевой анализ / Ред. А.Н. Криштофович. М.: Гостеоиздат, 1950.
 5. Neumann K., Strömberg C.A.E., Ball T., et al. International Code for Phytolith Nomenclature (ICPN) 2.0 // Annals of Botany. 2019. № 124. P. 189–199.
 6. Scott L., Fernández-Jalvo Y., Carrión J., Brink J. Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites: taphonomic observations from Spain and southern Africa // Palaeontologia Africana. 2003. V. 39. P. 83–91.
 7. Gatta M., Sinopoli G., Giardini M., et al. Pollen from Late Pleistocene hyena (*Crocota crocuta spelaea*) coprolites: an interdisciplinary approach from two Italian sites // Review of Palaeobotany and Palynology. 2016. V. 233. P. 56–66.
 8. Scott L. Pollen analysis of hyena coprolites and sediments from Equus Cave, Taung, Southern Kalahari (South Africa) // Quaternary Research. 1987. V. 28. P. 144–156.
 9. Carrion J.S., Riquelme J.A., Navarro C., Munuera M. Pollen in hyaena coprolites reflects late glacial landscape in southern Spain // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2001. V. 176. P. 193–205.
 10. Сиренко Е.А. Палинотратиграфия континентальных верхнеплиоценовых – нижнеплейстоценовых отложений южной части Восточно-Европейской платформы. Киев: Наукова думка, 2017.
 11. Pierantoni M., Tenne R., Rephael B., et al. Mineral deposits in *Ficus* leaves: morphologies and locations in relation to function // Plant Physiology. 2018. V. 176. № 2. P. 1751–1763.
 12. Giordano C., Maleci L., Agati G., Petrucci R. *Ficus carica* L. leaf anatomy: trichomes and solid inclusions // Annals of Applied Biology. 2020. V. 176. № 1. P. 47–54.
 13. Minčo A., Goranova V. Trichome morphology of eleven genera of the tribe Alyseae (Brassicaceae) occurring in Bulgaria // Willdenowia. 2006. V. 36. № 1. P. 193–204.
 14. Cecchi L. A reappraisal of *Phyllolepidium* (Brassicaceae), a neglected genus of the European flora, and its relationships in tribe Alyseae // Plant Biosystems. 2011. V. 145. № 4. P. 818–831.
 15. Bülbül A., Varlic K., Armağan M. Taxonomic implication of trichomes on silicules in *Alyssum* L. (Brassicaceae) species in Turkey // Fresenius Environmental Bulletin. 2018. V. 27. № 12B. P. 9581–9589.
 16. Ilyinska A., Ryff L., Yevseyenkov P., Svirin S. *Alyssum smyrnaeum* (Brassicaceae): new records for the Crimean flora // Phytologia Balcanica. 2021. V. 27. № 1. P. 59–69.
 17. Зеленков Н.В. Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) – древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтологический журнал. 2022. № 6. С. 92–104.
 18. Mills M.G.L., Mills M.E.J. The diet of the brown hyaena *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari // Koedoe. 1978. V. 21. P. 125–149.
 19. Holekamp K.E., Kolowski J.M. Family Hyaenidae (hyaenas) / In: Wilson D.E., Mittermeier R.A., eds. Handbook of the mammals of the World. V. 1. Carnivores. Barcelona: Lynx Edicions, 2009. P. 234–261.
 20. Alam M.S., Khan J.A. Food habits of striped hyena (*Hyaena hyaena*) in a semi-arid conservation area of India // Journal of Arid Land. 2015. V. 7. P. 860–866.

EARLY PLEISTOCENE VEGETATION AND ENVIRONMENTS NEAR TAURIDA CAVE (CENTRAL CRIMEA) ON THE BASIS OF MICROPHYTOFOSSIL DATA

D. A. Lopatina^{a, #}, O. G. Zanina^b, and Academician of the RAS A. V. Lopatin^c

^a*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

^b*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science,*

Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow Oblast, Russian Federation

^c*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[#]*E-mail: dalopat@mail.ru*

The existence of vegetation of open environments with a predominance of grass-forbs meadow associations and the participation of pine-oak forests was reconstructed on the basis of the study of microphytofossils from the Lower Pleistocene deposits of the Taurida cave in central Crimea. These results are consistent with data on the composition of land vertebrates from the Taurida locality. The studied spectrum demonstrates similarity with the spore-pollen assemblage of the Berezan horizon of Ukraine with a maximum age of about 1.8 Ma. Based on the abundance of trichomes and plant fibers similar to those of *Ficus carica* Linnaeus, 1753 in the coprolites, it is assumed that the extinct hyenas *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) ate fig fruits in certain seasons.

Keywords: microphytofossils, palynomorphs, phytoliths, trichomes, paleoenvironments, Early Pleistocene, Taurida cave, Crimea