

Реконструкция истории термокарстового озера в среднем голоцене на основе анализа субфоссильных *Cladocera* (Сибирь, Центральная Якутия)

Л. А. ФРОЛОВА¹, А. Г. ИБРАГИМОВА¹, М. УЛЬРИХ², С. ВЕТТЕРИХ³

¹ Казанский (Приволжский) федеральный университет,
Институт геологии и нефтегазовых технологий
420008, Казань, ул. Кремлевская, 18
E-mail: Larissa.frolova@kpfu.ru, AGIbragimova@kpfu.ru

² Университет Лейпцига, Институт географии
04103, Лейпциг, ул. Йоханнисалли, 19а
E-mail: Mathias.Ulrich@uni-leipzig.de

³ Институт им. Альфреда Вегенера, Гельмгольц центр полярных и морских исследований
14473, Потсдам, Телеграфенберг, А43
E-mail: sebastian.wetterich@awi.de

Статья поступила 26.10.2016

Принята к печати 27.01.2017

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты кладоцерного анализа колонки донных отложений длиной 382 см, отобранной из пинго, расположенного на аласе Хара Булгуннях в Центральной Якутии. По данным кладоцерного анализа формирование водоема началось в период климатического оптимума голоцена ~6600 кал. л. н. Анализ изменений в составе кладоцерного сообществ позволил на основе кластерного анализа выделить четыре статистически значимые экологические зоны. Период оптимальных условий существования для сообщества ветвистоусых ракообразных определяется сложной выровненной структурой сообщества и многочисленными остатками *Cladocera* в донных отложениях в период 6500–6000 кал. л. н. История развития и существования термокарстового водоема, реконструированная на основе анализа субфоссильных кладоцер, оказалась стремительной и короткой.

Ключевые слова: голоцен, субфоссильные *Cladocera*, термокарстовое озеро, Лено-Алданское междуречье, Центральная Якутия.

Территория Центральной Якутии, охватывающая обширные пространства среднего течения р. Лена, средних и нижних течений рек Алдан, Вилюй, Лено-Вилюйское и Лено-

Амгинское междуречье, целиком находится в зоне распространения криолитозоны. На ней широко развито явление термокарста – трансформации земной поверхности, образующее-

еся при протаивании льдистых мерзлых пород и вытаяивании подземного льда, сопровождающееся появлением просадочных форм рельефа или микрорельефа с образованием затем термокарстовых озер [Качурин, 1961; Бысыгина, 2009; Босиков и др., 2012].

В результате деградации термокарстовых озер формируются уникальные природные ландшафты Центральной Якутии, так называемые “аласы” – котловины, образовавшиеся при вытаяивании пород “ледового комплекса” с сингенетическими повторно-жильными льдами [Ершов, 2002]. При дальнейшем развитии, проходя ряд стадий, они превращаются в сухие или с остаточным озерком котловины, с характерным только для них комплексом таких фаций, как булгунняхы (пинго, бугры пучения), разнотравно-злаковые луга на болотных почвах и т. д. [Строев..., 1979; Иванов, 1984; Босиков, 1991].

Развитие термокарста во многом зависит от климата или связанных с ним факторов, таких как температура воздуха, количество атмосферных осадков, величина испарения, степень увлажненности территории [Кирпотин и др., 2008; Родионова, 2013], но многие процессы, лежащие в основе влияния климатических изменений на многолетние мерзлотные породы, в настоящее время недостаточно изучены [Конищев, 2009].

Современные исследования динамики термокарстовых озер и аласных экосистем значительно дополняются данными палеоэкологических исследований отложений голоцена и позднего плейстоцена, позволяющими реконструировать историю возникновения и существования подобных озер в прошлом, и тем самым понять закономерности происходящих в них процессов в настоящем и прогнозировать их развитие в будущем, а также оценить экологическое состояние региона исследования [Советский Союз..., 1967].

В качестве биологических палеоиндикаторов в исследованиях водоемов Сибири используются диатомовые водоросли [Палагушкина и др., 2012], пыльца [Rudaya et al., 2012], остатки хирономид [Nazarova et al., 2015], ракушковые раки [Kienast et al., 2011], кремниевые и хитиновые структуры которых, как правило, хорошо сохраняются в донных отложениях. Наиболее “молодой” вид палеобио-

логического анализа – клadoцерный, основывающийся на идентификации хитиновых структур экзоскелета *Cladocera* (головные щиты, карапаксы, постабдомены, постабдоменальные коготки) [Frolova et al., 2014; Frolova, 2016; Frolova et al., 2016].

Цель работы – палеоэкологическая реконструкция истории возникновения и развития термокарстового озера, существовавшего в среднем голоцене на территории аласа Хара Булгуннях, расположенного недалеко от населенного пункта Хоробут (Мегино-Кангаласский улус, Центральная Якутия), на основе применения клadoцерного анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центральная Якутия целиком находится в зоне многолетнемерзлых пород, мощность которых достигает наибольших значений на возвышенных пространствах в северных районах (480–500 м) [Соловьев, 1959].

Ее климат резко континентальный с максимальными для северного полушария годовыми колебаниями температуры при сравнительно малом количестве выпадающих осадков. Минимальные температуры воздуха отмечаются в регионе в январе и достигают $-63\text{ }^{\circ}\text{C}$, максимальные – характерны для июля ($+38\text{ }^{\circ}\text{C}$), средняя годовая температура составляет $-9,8 \pm 1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Гаврилова, 1998]. Среднеголетние суммы осадков – 250–300 мм, из них 75–80 % приходится на теплый период [Гаврилова, 1998; Кириллов и др., 2015].

Отбор колонки донных отложений проводили на территории аласа Хара Булгуннях, являющегося частью большой аласной системы, расположенной на расстоянии около 50 км юго-восточнее г. Якутск. Исследованный алас около 1,5 км в диаметре, глубина котловины аласа составляет 10–12 м. Колонку отложений КВ7 отбирали на небольшом булгунняхе (бугор пучения пинго) в юго-западной части аласа ($61^{\circ}49'58,1''$ с. ш. $130^{\circ}38'34,3''$ в. д.) (рис. 1). Высота булгунняхы составляет 2 м, диаметр – ~30 м, высота над ур. м. – 128 м.

Колонка донных отложений КВ7 общей длиной 382 см, использованная для клadoцерного анализа, отобрана в августе 2013 г. на вершине булгунняхы в рамках российско-гер-

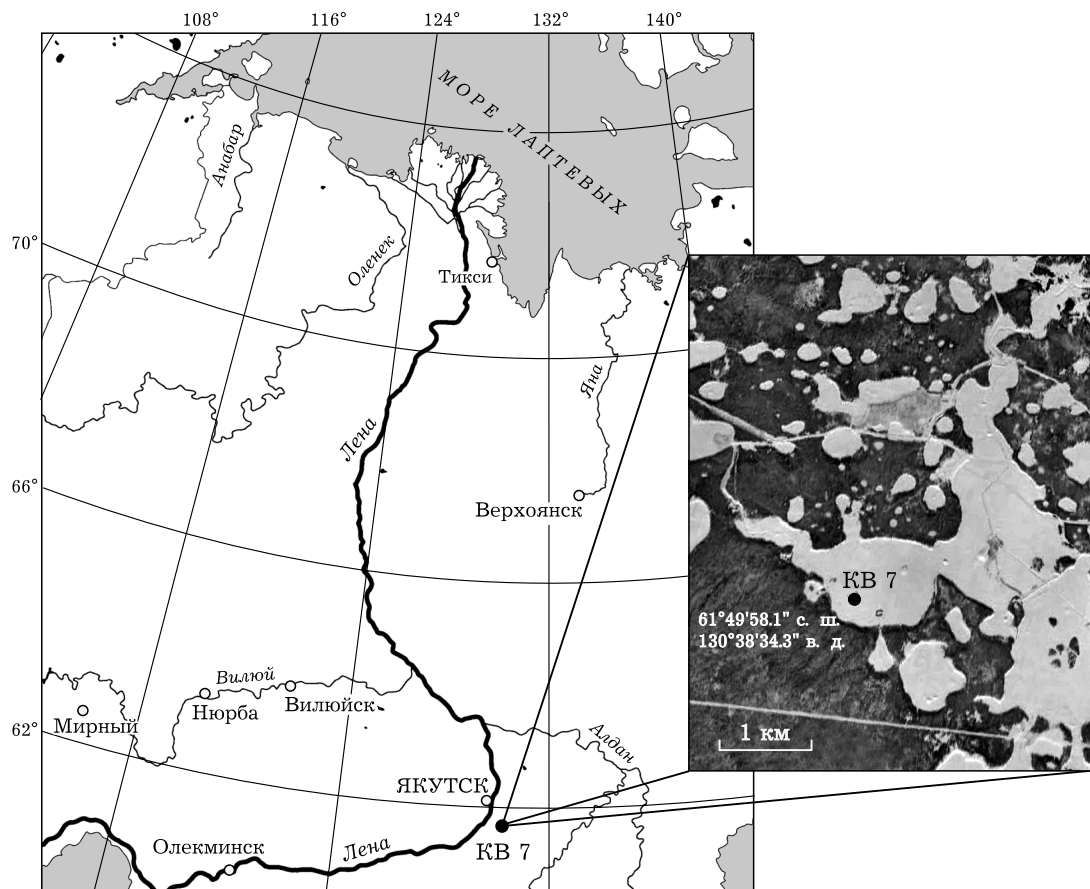


Рис. 1. Географическое расположение района и объекта исследования: алас Хара Булгуннях с гидролакколитом КВ7 (спутниковый снимок Pleiades close up, сентябрь 2012)

манской экспедиции. Из нее взяты 19 образцов грунта с интервалом в 10–20 см, с учетом литостратиграфических изменений в отдельных горизонтах.

Содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) и общего азота ($N_{\text{общ}}$) определяли в образцах с применением элементного анализатора Vario EL cube в лаборатории Института полярных и морских исследований, г. Потсдам, Германия. Общее содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) рассчитывали путем вычитания из $C_{\text{общ}}$ неорганического углерода, содержание которого установлено на кальциметре Eijkelkamp в соответствии с методом Шейблера [ÖNORM L 1084, 1999; Tatzber et al., 2007]. Возраст колонки определен с применением ^{14}C радиоуглеродного датирования [Ulrich et al., 2017], методом ускорительной масс-спектрометрии (AMS) в центре археометрии Курта Энгельхорн г. Мангейм, Германия. Калибровку радиоуглеродных дат проводили с ис-

пользованием калибровочных баз данных INTCAL13 [Reimer et al., 2013] и SwissCal 1.0 (Л. Вакер, ЕТХ, Цюрих).

Лабораторный анализ образцов на кладоцеры выполнялся в Лаборатории палеоклиматологии, палеоэкологии и палеомагнетизма Казанского (Приволжского) федерального университета. Для анализа субфоссильных хитиновых структур Cladocera из колонки донных отложений КВ7 использовали методику, описанную А. Корхола и М. Раутио [Korhola, Rautio, 2001]. При подсчете остатков карапаксов за один экземпляр ветвистых принимались две обнаруженные в грунте створки раковины. Из каждой пробы идентифицированы остатки 40–157 экземпляров Cladocera. Видовое богатство сообщества оценивалось по числу обнаруженных в горизонте таксонов ветвистых ракообразных. Для анализа структуры субфоссильного кладоцерного сообщества использовали индекс видо-

вого разнообразия Шеннона – Уивера [Shannon, Weaver, 1963] и индекс выравненности экологических групп Пиелу [Pielou, 1966]. Из стратиграфической диаграммы исключены редкие таксоны, составляющие менее двух процентов от относительной численности в горизонте. Статистически значимые стратиграфические зоны выделены с помощью кластерного анализа CONISS программы Tilia/TiliaGraph software [Grimm, 2004].

Для идентификации остатков использовали специализированные определители как субфоссильных [Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007; Фролова, 2013], так и современных Cladocera [Смирнов, 1971; Flössner, 2000; Котов и др., 2010].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В общей сложности в колонке донных отложений KB7 обнаружены остатки 1293 экз. Cladocera. Среднее количество экземпляров рачков на образец составило 76 ± 14 , с минимальным количеством 40 экз. и максимумом 157 экз. Концентрация остатков субфоссильных кладоцер в горизонтах, где они присутствовали, варьировала от 4 до 338 экз./г, в среднем составив 87 ± 22 экз./г. В трех нижних исследованных слоях на глубине 340–382 см и в верхнем слое 30 см остатки Cladocera не найдены. Минимальные концентрации остатков ветвистоусых ракообразных отмечены в нижних слоях керна, наибольшая плотность остатков характерна для его средней части керна (рис. 2). В общей сложности в образцах обнаружено 19 таксонов группы Cladocera. Наиболее многочисленным среди субфоссильных остатков кладоцер оказались представители таксонов *Chydorus* cf. *sphaericus* (631 экз., что составило 48,8 % от суммарного количества обнаруженных остатков), *Alona rectangula/guttata* (254 экз., 19,6 %), *Bosmina longispina* group (90 экз., 7,0 %). Количество таксонов в образце варьировало от 1 до 11, в среднем составив 7. В целом минимальное видовое разнообразие отмечено в нижних слоях, возрастая в средней части колонки и слегка снижаясь вновь в верхних слоях грунта. Вычисленный индекс Шеннона – Уивера, служащий показателем видового разнообразия и, косвенно, показателем

качества воды и трофического статуса водоема варьировал в пределах от 0,55 до 1,79 и достигал максимальных значений в средней части керна. Среднее значение индекса составило $1,26 \pm 0,10$, что характерно для β -мезотрофных условий в экосистеме водоема [Sládeček, 1973]. Индекс выравненности Пиелу, показывающий относительное распределение особей среди видов в колонке, колебался в пределах 0,23–0,67. В среднем он составил $0,49 \pm 0,03$ и снижался при абсолютном доминировании одного или двух таксонов. В верхней части колонки значения индекса Пиелу снизились, отражая сукцессию кладоцерного сообщества в результате изменений условий окружающей среды [Смирнов, 1993].

Отметим, что кроме остатков кладоцер при микроскопировании в образцах отмечены остатки других водных беспозвоночных, а именно статобласты мшанки *Plumatella repens* (Linnaeus, 1758), мандибулы личинки *Chaoborus flavicans* (Meigen, 1818), спикулы пресноводных губок.

В исследованных образцах грунта первые находки субфоссильных кладоцер отмечались на глубине 320 см (~6640 кал. л. н.) и далее остатки непрерывно обнаруживались во всех слоях до слоя 60 см (~5880 кал. л. н.). Относительная численность основных таксонов представлена в стратиграфической диаграмме (см. рис. 2). Представители таксонов *Simocephalus* sp., *Pleuroxus* sp., *Eurycercus* sp. встречались в колонке спорадически, в малых количествах (менее 2 % от общей численности остатков в горизонте), и исключались из стратиграфической диаграммы.

Отмеченные изменения в составе субфоссильных кладоцерных сообществ в колонке грунта позволили на основе кластерного анализа CONISS выделить четыре статистически значимых стратиграфических зоны (см. рис. 2).

Горизонт, соответствующий возрасту 6640–6480 кал. л. н. (320–224 см), выделен в зону I. В общей сложности в зоне представлены 14 таксонов группы Cladocera, принадлежащие к трем семействам (Chydoridae, Bosminiidae, Daphniidae). В отдельных образцах горизонта количество видов варьировало от одного до 10, причем нижние слои отлича-

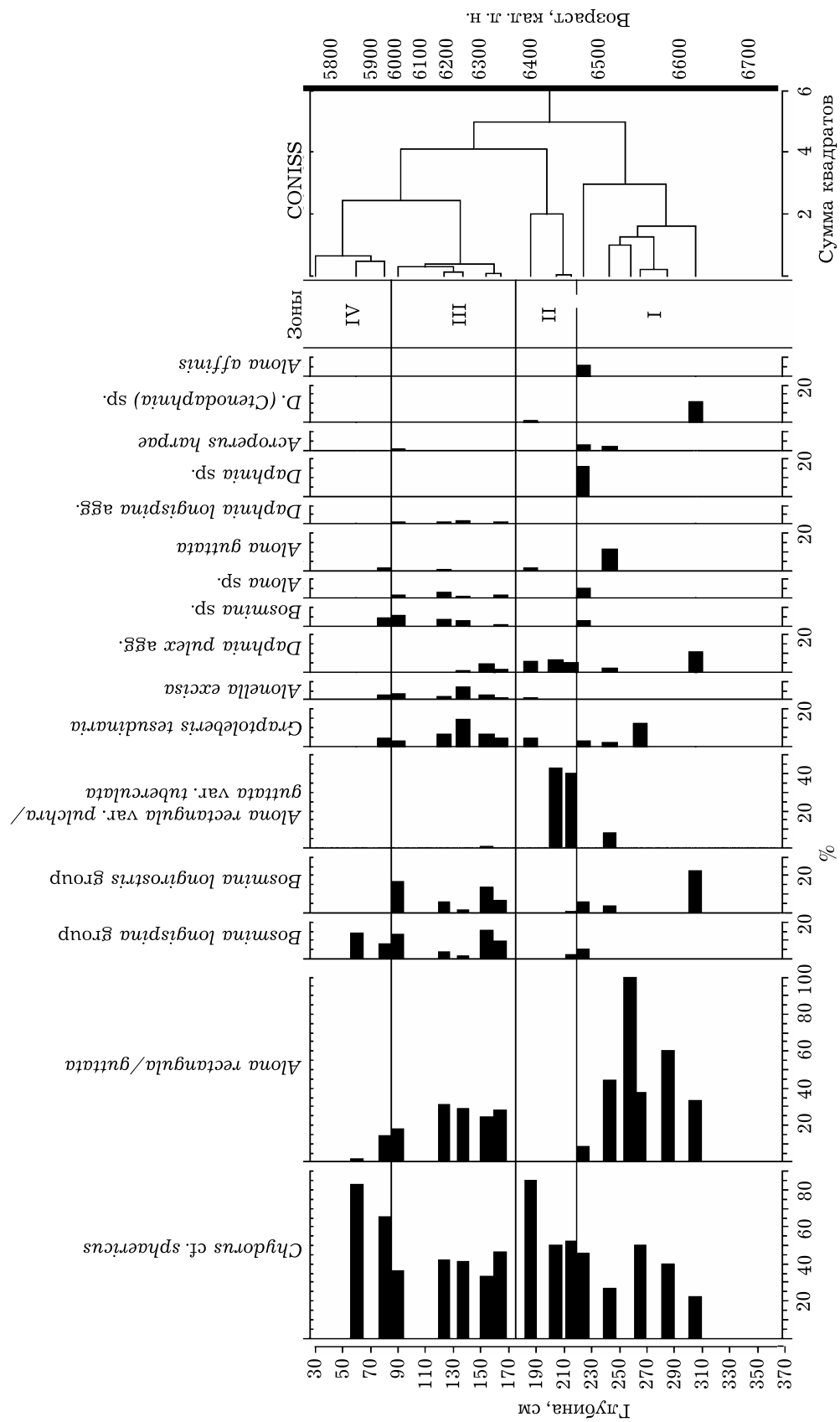


Рис. 2. Стратиграфическое распространение основных таксонов Сладосега в колонке донных отложений КВ7

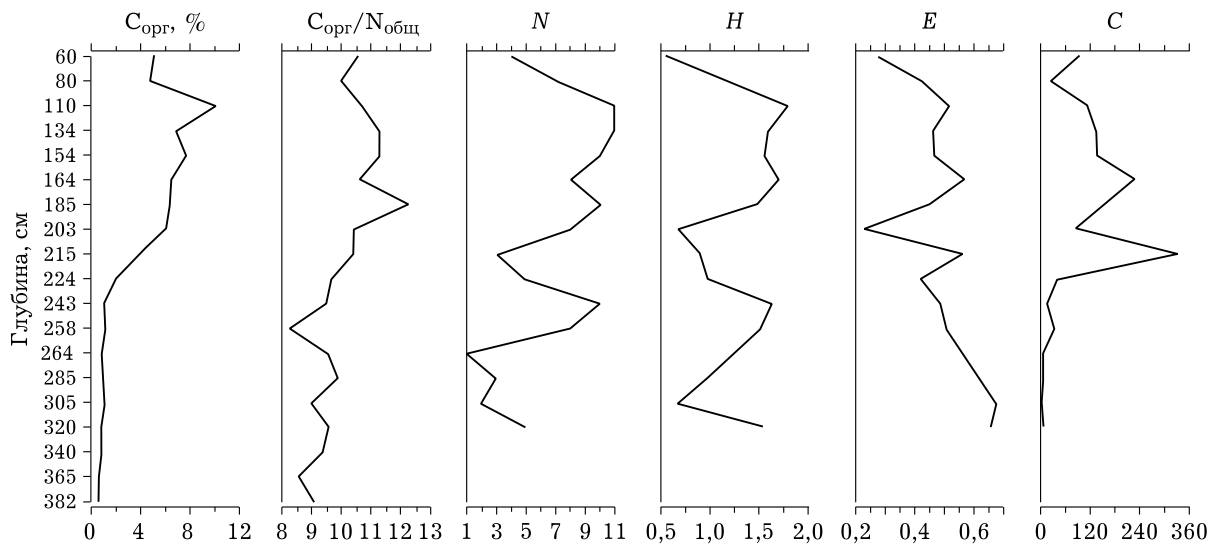


Рис. 3. Результаты геохимического анализа колонки донных отложений KB7 ($C_{\text{орг}}$, % – общий органический углерод, %; $C_{\text{орг}}/N_{\text{общ}}$ – соотношение процентного содержания органического углерода и азота в донных отложениях) и индексы видового разнообразия субфоссильного кладоцерного сообщества колонки донных отложений KB7 (N – видовое богатство, H – значение индекса Шеннона – Уивера, бит/экз., E – значения индекса Пиелу, C – концентрация субфоссильных остатков *Cladocera*, экз./г)

лись бедностью таксономического разнообразия, возрастающего к верхней части зоны. Зона характеризуется доминированием двух таксонов – литорального *Alona rectangular/guttata* (47,2 %) и эврибионтного, преимущественно литорального *Chydorus cf. sphaericus* (30,8 %). Наряду с эврибионтными видами отмечено присутствие стенобионтных в отношении биотопических предпочтений или температурного фактора таксонов, например, тесно ассоциированного с растительностью *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848) и термофильного таксона *Daphnia (Ctenodaphnia)* sp.

Начиная с горизонта, соответствующего ~6520 кал. л. н. (243 см), видовое богатство сообщества и концентрация найденных остатков *Cladocera* резко увеличились. В целом их концентрации на данном этапе существования озера оказались очень низкими, варьировали от 4 до 32 экз./г (рис. 3). Значения индекса Шеннона в зоне колебались от 0,67 до 1,62 (в среднем $1,26 \pm 0,18$), индекс выравнимости Пиелу составил в среднем $0,59 \pm 0,04$ (см. рис. 3).

В образцах донных отложений, соответствующих периоду 6480–6400 кал. л. н. (224–186 см) и выделенных в стратиграфическую зону II, отмечено значительное увеличение содержания органического углерода. В зоне

обнаружено 11 таксонов ветвистоусых ракообразных, для отдельных горизонтов видовое богатство изменялось от 3 до 8. *Chydorus cf. sphaericus* по-прежнему доминировал (50,0–84,8 %, в среднем 62,2 %), значение его возросло в верхней трети анализируемого периода, достигая пика в 84,4 % (см. рис. 2). *Alona rectangular/guttata* замещалась близкородственным таксоном *Alona rectangular var. pulchra/guttata var. tuberculata*, исчезнув из состава таксотанатоценоза в верхней части выделенного периода. Возросло значение планктонного таксона *Daphnia pulex* agg., стабильно присутствовавшего во всех слоях зоны и составлявшего от 4,9 до 6,8 %. Концентрация остатков *Cladocera* в донных отложениях продолжала расти, достигая максимальных значений в 339 экз./г на глубине 215 см (~6460 кал. л. н.), хотя видовое богатство и показатели его индексов снизились по сравнению с верхней частью предыдущей зоны. Значения индекса Шеннона – Уивера составили в среднем $0,85 \pm 0,24$ бит/экз., индекса выравнимости Пиелу $0,40 \pm 0,09$ (см. рис. 3).

Горизонт, датированный возрастом 6400–6020 кал. л. н. (186–90 см), выделен в зону III. В зоне отмечалось наличие абсолютного большинства обнаруженных в колонке так-

сонов: присутствовало 16 таксонов из 19. Доминант остался прежним, но снизилась количественная представленность остатков *Chydorus cf. sphaericus* (33,1–46,5 %), составив в среднем 39,9 %, при увеличении значения *Alona rectangula/guttata* (26,1 %) и стабильных значений второстепенных по численности таксонов: *Bosmina (Eubosmina) longispina* group – 8,8 %, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1776) – 8,8 %, *Graptoleberis testudinaria* – 6,8 %. Представлены как планктонные, так и литоральные таксоны. Концентрации субфоссильных остатков Cladocera в зоне стабильно высокие, от 114 до 228 экз./г. Индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера не испытывал значительных колебаний, составив 1,48–1,79. Средние значения индекса Пиелу для выделенной зоны составили $0,49 \pm 0,02$.

В горизонте, соответствующем возрасту 6020–5870 кал. л. н. (90–60 см) и выделенном в зону IV, отмечено резкое снижение количественных показателей остатков Cladocera, таксономического разнообразия, индексов видового разнообразия. Количество встреченных в зоне таксонов составило 7–4, при значительном доминировании эвритопного и экологически пластичного *Chydorus cf. sphaericus* (65,2–83 %). Значения индекса видового разнообразия Шеннона – Уивера снизились до 0,55–1,18, индекса Пиелу – до 0,28–0,42. В данной зоне наряду с остатками кладоцер в массе встречались статобласты мшанки *Plumatella repens* и спикулы пресноводных губок. В зоне выше 60 см остатков Cladocera не найдено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование охватывает период среднего голоцена, данные об экологических и климатических условиях в котором отличаются крайней вариабельностью для различных территорий. Многочисленные палинологические исследования подтверждают, что климат в середине голоцена в арктических и бореальных широтах северного полушария оказывался теплее современного и на месте сегодняшней границы леса существовали леса [Tarasov et al., 1998, Müller et al., 2009]. Количественные климатические реконструкции, выполненные для Централь-

ной Якутии с применением палеоиндикаторов донных отложений озер, позволяют утверждать, что в середине голоцена среднеиюльские температуры воздуха в регионе минимум на 1,5 °С превышали современные [Andreev, Tarasov, 2007; Nazarova et al., 2013]. Потепление климата началось в период после 7000 кал. л. н., когда в растительном покрове Центральной Якутии происходили существенные изменения: лесотундра и березовое редколесье отступали на север, все большее распространение получали сосновые леса с преобладанием *Pinus sylvestris*. Палинологические данные свидетельствуют о наступлении в середине голоцена теплового оптимума с более высокими летними и зимними температурами и бóльшим ежегодным количеством осадков [Müller et al., 2009]. Уточненные реконструкции последних лет на основе хирономидного [Nazarova et al., 2013] и палинологического [Павлова и др., 2017] анализов показали, что отмеченная смена растительных сообществ, инициированная климатическими изменениями в Центральной Якутии, происходит после 6700 кал. л. н.

К этому периоду относятся первые свидетельства возникновения водного объекта на месте исследуемого булгуньяха. В исследованных образцах грунта первые находки субфоссильных кладоцер отмечаются на глубине 320 см (~6640 кал. л. н.), причем наряду с ними в этом слое обнаружены эфиппии ветвистоусых рачков и раковины Ostracoda [Ulrich et al., 2017].

Известно, что климатические изменения, повышения среднегодовых температур, сопровождавшиеся увеличением увлажненности в период климатического оптимума, привели в это время к увеличению глубины сезонного протаивания [Галанин и др., 2015]. В свою очередь, оттаивание высокольдистых плейстоценовых синкриогенных отложений и массивов подземных льдов в эпикриогенных толщах способствовало активному развитию озерного термокарста [Качурин, 1961; Романовский, 1993]. Период 6480–6400 кал. л. н. (320–224 см, зона I) – это первый период существования водоема по данным кладоцерного анализа, и он предположительно соответствует начальной стадии формирования термокарстового озера. Таксономическое раз-

нообразии и количественная представленность остатков хитиновых структур *Cladocera* минимальны в нижней части зоны по сравнению с другими зонами, кладоцерное сообщество находилось в стадии становления. Количество органического углерода в донных отложениях также оказалось минимальным. Слабая представленность пелагических таксонов семейства Chydoridae при доминировании таксонов литоральных (*Alona rectangularis/guttata*) или преимущественно литоральных (*Chydorus cf. sphaericus*), обитающих среди погруженной растительности или в илистых грунтах заросшего побережья (*Alona rectangularis/guttata*, *Graptoleberis testudinaria*) [Смирнов, 1971; Flössner, 2000], позволяет говорить о наличии мелководного, сильно заросшего водоема, возможно небольшого озера в понижениях термокарстового рельефа. Хотя представители семейства Daphniidae в большинстве – обитатели открытой пелагиали, виды подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*), отмеченные в зоне I, также являются показателями мелководных условий небольших, часто временных водоемов [Kotov, Taylor, 2011]. Наряду с видами эвритермными, присутствие таксонов термофильных (*D. (Ctenodaphnia) sp.*) позволяет реконструировать теплые условия окружающей среды [Benzie, 2005].

Начиная с горизонта 243 см (6520 кал. л. н.), происходит резкое увеличение видового богатства сообщества и количества найденных остатков *Cladocera*. В данном горизонте отмечено значительное увеличение найденных эфиппиев всех систематических групп рода *Daphnia* и возрастание количества раковин Ostracoda [Ulrich et al., 2017].

Многочисленные находки кладоцер, эфиппиев дафний и остракод в зоне II (224–186 см, 6480–6400 кал. л. н.) свидетельствуют о формировании благоприятных условий для сообществ гидробионтов, что мы связываем с дальнейшим развитием термокарстовых процессов, углублением озерной проточной котловины при протаивании льда и формированием более глубокого водоема. Увеличение его биопродуктивности в этот период подтверждается возросшими значениями $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{орг}}/N_{\text{общ}}$ (это говорит не о возросшей биопродуктивности, а о смене

источника поступления органического вещества).

Увеличение доли *Chydorus cf. sphaericus*, наблюдавшееся в сообществе, некоторые авторы считают свидетельством процесса эвтрофикации и, возможно, перехода сообщества на более высокий трофический статус [Flössner, 2000; Frolova, 2014].

Сформированное сообщество со сложной таксономической структурой, максимальными индексами видового разнообразия и высокими количественными показателями, соответствуют зоне III (186–90 см, 6400–6020 кал. л. н.). Наличие в донных отложениях многочисленных остатков как планктонных, так и литоральных таксонов, позволяет говорить о существовании довольно полноводного озера с хорошо развитыми литоральными участками.

Высокие значения индексов видового разнообразия и выравненности отмечаются в средней части колонки грунта и указывают на сложность структуры субфоссильного кладоцерного сообщества.

На четвертой стадии существования водоема (90–60 см, 6020–5870 кал. л. н.) отмечено снижение количества таксонов и индексов видового разнообразия, резкое снижение концентраций остатков *Cladocera* в отложениях. Исчезают из состава сообщества планктонные виды рода *Daphnia*, свидетельствующие ранее о наличии открытых глубоководных участков. Вновь произошло увеличение доли *Chydorus cf. sphaericus*, наблюдаемое при увеличении трофности водоема [Flössner, 2000; Frolova, 2014]. Низкие значения $C_{\text{орг}}/N_{\text{общ}}$, вместе с высокими значениями $C_{\text{орг}}$ отражают высокую биопродуктивность тепловодного водоема. По данным M. Ulrich et al. [Ulrich et al., 2017] предположительно в этой зоне произошло ухудшение кислородного режима, вплоть до бескислородных условий, из-за переизбытка органики, которая не разлагалась полностью. Видимо, происходило обмеление, а затем заболачивание или высыхание термокарстового озера. Выше 60 см (5870 кал. л. н.) остатков водных организмов в донных отложениях КВ7 не обнаружено. Исчезновение термокарстового озера по данным кладоцерного анализа произошло после 5870 кал. л. н.

На месте остаточной термокарстовой котловины сформировался алас Хара Булгуннях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования строения колонки донных отложений KB7 в Центральной Якутии позволили реконструировать временной интервал существования термокарстового водоема на территории современного аласа Хара Булгуннях, установить основные этапы становления, развития и стагнации водоема.

Результаты кладоцерного анализа свидетельствуют о возникновении водоема в период климатического оптимума голоцена ~6600 кал. л. н. и подтверждаются данными палинологического анализа. Наиболее благоприятные условия существования ветвистых ракообразных складывались в период 6480–6020 кал. л. н., когда кладоцерное сообщество отличалось сложной выровненной структурой и высокой количественной представленностью. На заключительной стадии существования водоема ~6020–5870 кал. л. н. отмечалось снижение количества таксонов и индексов видовой разнообразия, исчезновение из состава сообщества ряда планктонных видов, увеличение доли таксонов, свидетельствующих об эвтрофировании водоема. Вероятно, в этот период происходило его обмеление и высыхание или заболачивание.

История развития термокарстового водоема, включающая в себя стадии формирования, развития, деградации и прекращения его существования, реконструированная на основе кладоцерного анализа, составила в общей сложности ~800 лет.

Реконструкция условий голоценового оптимума с использованием Cladocera в качестве биоиндикаторов выполнена в рамках грантов РФФИ 16-17-10118. Лабораторные исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (проект 15-05-04442), Arctic Ecological Network (Arc-Eco-Net, ВМВФ 01DJ14003), а также за счет программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета. Мы благодарны всем немецким и российским коллегам за помощь в организации и проведении полевых и лабораторных работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Босиков Н. П. Эволюция аласов Центральной Якутии / отв. ред. М. С. Иванов. Якутск: ИМЗ СО РАН, 1991. 127 с.
- Босиков Н. П., Исаев Ар. П., Иванова Е. И., Захарова В. И., Сивцева Л. В., Иванова А. П., Семенов С. Г., Аммосова В. Н., Порядина Л. Н., Исакова В. Г. Ритмы развития аласных экосистем в Центральной Якутии // Наука и образование. 2012. № 2. С. 2–57.
- Бысына М. Ф. Эколого-ценотические элементы флоры аласных котловин Центральной Якутии // Растительный мир Азиатской России. 2009. Т. 3, № 1. С. 68–72.
- Гаврилова М. К. Климаты холодных регионов Земли. Якутск: ИМЗ СО РАН, 1998. 206 с.
- Галанин А. А., Павлова М. Р., Дьячковский А. П., Павлов Б. А. Феномен тукуланов Центральной Якутии: плейстоценовая криопустыня // Наука и техника в Якутии. 2015. Т. 29, № 2. С. 23–31.
- Ершов Е. Д. Общая геокриология: учебник. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2002. С. 398–402.
- Иванов М. С. Криогенное строение четвертичных отложений Лено-Алданской впадины. Новосибирск: Наука, 1984. 125 с.
- Качурин С. П. Термокарст на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 289 с.
- Кириллов А. Ф., Пшенникова Е. В., Салова Т. А. Трансформация озер Лено-Амгинского междуречья Центральной Якутии и причины их деградации // Вестн. СВФУ. 2015. Т. 10, № 4. С. 5–14.
- Кирпотин С. Н., Полищук Ю. М., Брыксина Н. А. Динамика площадей термокарстовых озер в сплошной и прерывистой криолитозонах Западной Сибири в условиях глобального потепления // Вестн. Том. гос. ун-та. 2008. № 311.
- Конищев В. Н. Реакция вечной мерзлоты на потепление климата // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 2009. № 4. С. 10–20.
- Котов А. А., Синев А. Ю., Глаголев С. М., Смирнов Н. Н. Ветвистые ракообразные (Cladocera) // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолыхина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. Т. 1: Зоопланктон. С. 151–276.
- Павлова М. Р., Рудая Н. А., Галанин А. А., Шапошников Г. И. Строение и динамика развития дюнных массивов Вилюйского бассейна в позднечетвертичное время (на примере тукуланов Махатта и Кысыл-Сыр). // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 4. С. 487–497.
- Палагушкина О. В., Назарова Л. Б., Веттерих С., Ширрмайстер Л. Диатомовые водоросли современных донных отложений водоемов Сибирской Арктики // Сиб. экол. журн. 2012. № 4. С. 557–569 [Palagushkina O. V., Nazarova L. B., Wetterich S., Schirrmeister L. Diatoms of modern bottom sediments in Siberian Arctic // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 4. P. 413–422].
- Родионова Т. В. Исследования динамики термокарстовых озер в различных районах криолитозоны Рос-

- сии по космическим снимкам: дис. ... канд. географ. наук. М., 2013. 196 с.
- Романовский Н. Н. Основы криогенеза литосферы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. 336 с.
- Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1, вып. 2. 531 с.
- Смирнов Н. П. Теоретические вопросы классификации озер. СПб.: Наука, 1993.
- Советский Союз: географическое описание: в 22 т. / под ред. С. В. Калесника и др. М.: Мысль, 1967. Т. 14: Узбекистан. С. 318.
- Соловьев П. А. Криолитозона северной части Лено-Амгинского междуречья. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 144 с.
- Строение и абсолютная геохронология аласных отложений Центральной Якутии / отв. ред. Е. М. Катаонов. Новосибирск: Наука, 1979. 94 с.
- Фролова Л. А. Cladocera Биологические индикаторы в палеобиологических исследованиях: атлас / науч. ред. Л. В. Назарова. Казань: Казан. ун-т, 2013. С. 64–87 с.
- Andreev A. A., Tarasov P. E. Pollen records, postglacial: Northern Asia // *Encyclopedia of Quaternary Science* / ed. S. A. Elias. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 2007. Vol. 4. P. 2721–2729.
- Benzie J. A. H. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 21. Leiden: Kenobi Productions, Ghent & Backhuys Publishers, 2005. 376 p.
- Flössner D. Die Haplozoa und Cladocera (ohne Bosminiidae) Mitteleuropas. Leiden: Backhuys Publishers, 2000. 428 p.
- Frolova L., Nazarova L., Pestryakova L., Herzsich U. Subfossil cladoceran remains from sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia. // *J. Paleolimnol.* 2014. Vol. 52, N 1. P. 107–119.
- Frolova L. Subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) in climatic and palaeoenvironmental investigations in Eastern Siberia (Russia) // *Proc. 16th Int. Multidisciplinary Sci. Geo Conf., SGEM 2016. Book 4: Energy and Clean Technologies.* 2016. Vol. 2. P. 601–607.
- Frolova L., Ibragimova A., Fedorova I. Stratigraphy of Cladocera in a core from a Yamal peninsula lake (Arctic Russia) // *Ibid.* P. 579–587.
- Grimm E. C. TGView 2.0.2 (Software). Springfield, Illinois: Illinois State Museum, 2004.
- Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V. Paleontological records prove boreal woodland under dry inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial // *Quaternary Sci. Rev.* 2011. Vol. 30, N 17/18. P. 2134–2159.
- Korhola A., Rautio M. Cladocera and other branchiopod crustaceans // *Tracking environmental change using lake sediments.* Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. Vol. 4: Zoological indicators. P. 125–165.
- Kotov A. A., Taylor D. J. Mesozoic fossils (>145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // *BMC Evolutionary Biol.* 2011. Vol. 11. P. 129.
- Müller S., Tarasov P. E., Andreev A. A., Diekmann B. Late Glacial to Holocene environments in the present-day coldest region of the Northern Hemisphere inferred from a pollen record of lake Billyakh, Verkhoyansk Mts, NE Siberia // *Climate of the Past.* 2009. Vol. 5. P. 73–84.
- Nazarova L., Lüpfert H., Subetto D., Pestryakova L., Diekmann B. Holocene climate conditions in Central Yakutia (North-Eastern Siberia) inferred from sediment composition and fossil chironomids of Lake Temje // *Quaternary Int.* 2013. Vol. 290–291. P. 264–274.
- Nazarova L., Self A. E., Brooks S. J., van Hardenbroek M., Herzsich U., Diekmann B. Northern Russian chironomid-based modern summer temperature data set and inference models // *Global and Planetary Change.* 2015. Vol. 134. P. 10–25.
- ÖNORM 1084 Chemical analyses of soils – determination of carbonate. Vienna, Austria: Austrian Standards Institute, 1999.
- Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // *Theoret. Biol.* 1966. N 13. P. 131–144.
- Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Bronk Ramsey C., Buck C. E., Cheng H., Edwards R. L., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Hafflidason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T. J., Hoffmann D. L., 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., Staff R. A., Turney C. S. M., van der Plicht J., Hogg A. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP // *Radiocarbon.* 2013. Vol. 55. P. 1869–1887.
- Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L. Middle-Late Holocene environmental history of Kulunda, southwestern Siberia: vegetation, climate and humans // *Quaternary Sci. Rev.* 2012. Vol. 48. P. 32–42.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. 117 p.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Ergebnisse der Limnol.* 1973. Bd. 7. P. 1–218.
- Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K. Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. Friends of the Lower Vistula Society, 2007. 84 p.
- Tarasov P. E., Webb III T., Andreev A. A., Afanas'eva N. B., Berezina N. A., Bezusko L. G., Blyakharchuk T. A., Bolikhovskaya N. S., Cheddadi R., Chernovskaya M. M., Chernova G. M., Dorofeyuk N. I., Dirksen V. G., Eliina G. A., Filimonova L. V., Glebov F. Z., Guiot J., Gunova V. S., Harrison S. P., Jolly D., Khomutova V. I., Kvavadze E. V., Osivopa I. M., Panova N. K., Prentice I. C., Saarse L., Sevastyanov D. V., Volkova V. S., Zernitskaya V. P. Present day and mid- Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the former Soviet Union and Mongolia // *J. Biogeography.* 1998. N 25. P. 1029–1054.

Tatzber M., Stemmer M., Spiegel H., Katzlberger C., Haberhauer G., Gerzabek M. An alternative method to measure carbonate in soils by FT-IR spectroscopy // Environ. Chem. Lett. 2007. Vol. 5. P. 9–12.

Ulrich M., Wetterich S., Rudaya N., Frolova L., Schmidt J., Siegert C., Fedorov A. N., Zielhofer C. Rapid thermokarst evolution during the Holocene climatic optimum in Central Yakutia, Russia // OnlineFerst. 2017. doi: 10.1177/0959683617708454.

Reconstruction of the History of the Thermokarst Lake During the Middle Holocene Based on the Analysis of Subfossil Cladocera (Siberia, Central Yakutia)

L. A. FROLOVA¹, A. G. IBRAGIMOVA¹, M. ULRICH², S. WETTERICH³

¹ *Kazan (Volga region) Federal University, Institute of Geology and Petroleum Technologies 420008, Kazan, Kremlevskaya str., 18
E-mail: Larissa.frolova@kpfu.ru, AGIbragimova@kpfu.ru*

² *Leipzig University, Institute for Geography 04103, Leipzig, Johannisallee, 19a
E-mail: Mathias.Ulrich@uni-leipzig.de*

³ *Alfred Wegener Institute Helmholtz Center for Polar and Marine Research 14473, Potsdam, Telegrafenberg, A43
E-mail: sebastian.wetterich@awi.de*

The paper presents results of the cladoceran analysis of a 382 cm long lake sediment core, collected from a pingo in the alas Khara Bulgunnyakh in Central Yakutia. According to the Cladocera analysis the formation of the lake coincided with the Holocene climatic optimum ~6600 cal. yrs BP. Using cluster analysis we identified four statistically significant ecological zones that are based on changes in species composition of the subfossil cladoceran communities. The period of optimal conditions for Cladoceran is characterized by complex community structures and numerous cladoceran remains in sediments, which accumulated between 6500 and 6000 cal. yrs BP. The development of the thermokarst water body was rapid and its existence was short, amounting at a total of ~800 years.

Key words: Holocene subfossil Cladocera, thermokarst lake, Lena-Aldan interfluvium, Central Yakutia.