

УДК 582.26:581.5

НАХОДКИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В СОДЕРЖИМОМ ХОБОТА И РОТОВОЙ ПОЛОСТИ МАМОНТА ИЗ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ЯКУТИИ

© 2020 г. С. И. Генкал^а, *, В. А. Габьшев^б, **, А. В. Протопопов^с, ***

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл., Россия

^бИнститут биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

^сОтдел изучения мамонтовой фауны АН Республики Саха (Якутия), Якутск, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: v.a.gabyshev@yandex.ru

***e-mail: a.protopopov@mail.ru

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.

После доработки 28.02.2020 г.

Принята к публикации 18.04.2020 г.

При изучении содержимого хобота и ротовой полости останков детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) из Якутии с помощью сканирующей электронной микроскопии обнаружено 14 видов и разновидностей Bacillariophyta и три формы определены только до рода. Полученные данные о видовом составе диатомей расширяют представления о плейстоценовой флоре Bacillariophyta региона. Экологические характеристики обнаруженных видов водорослей свидетельствуют о том, что место находки мамонта представляло собой стоячий или проточный олиготрофный пресный водоем с нейтральной или слабощелочной реакцией среды.

Ключевые слова: Bacillariophyta, поздний плейстоцен, альгофлора, останки мамонта, Якутия

DOI: 10.31857/S0031031X20050050

ВВЕДЕНИЕ

Исследования останков плейстоценовой фауны млекопитающих, сохранившихся в толще вечномерзлых грунтов, привлекают все более широкий круг специалистов-палеоэкологов и помогают собирать данные об окружающей среде, в которой жили эти животные (Ukrainitseva, 1994). Для изучения водных тафоценозов предпринят анализ образцов из скопления шерсти мамонта (Kirillova et al., 2016), а также из вмещающих осадков, найденных в области черепа мамонтенка Юка (Neretina et al., 2020). Результаты этих работ приводят исследователей к выводу, что изучаемые осадки не современны останкам животного и не могут быть в полной мере использованы для палеорекострукции. Более ценными, в отличие от вмещающих отложений, могут являться осадки, отобранные из полости тела животного, поскольку они представляют собой “отпечаток” более узкого временного интервала, а не сумму отложений, интегрирующих широкий промежуток времени. В настоящем исследовании был предпринят анализ образцов, полученных из содержимого ротовой полости и дыхательного канала хобота мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumen-

bach) из Якутии. По данным радиоуглеродного анализа кожного покрова, был определен возраст останков животного – 41300 ± 900 л. (Машенко и др., 2013). Гибель животного произошла мгновенно в результате черепно-мозговой травмы в конце лета (июль–август), на что указывают результаты анализа его морфологии, а также данные спорово-пыльцевого анализа вмещавших труп отложений (Машенко и др., 2013). Спорово-пыльцевой спектр указывает на то, что первичное захоронение трупа мамонта происходило в водно-болотной среде (Боескоров и др., 2010). Полное выпадение шерстяного покрова и некоторые другие признаки указывают на то, что после гибели тело животного долгое время находилось в воде (Боескоров и др., 2010). Впоследствии труп был заморожен, а сохранению его в замерзшем состоянии способствовало то, что вскоре он был засыпан оползнем. Таким образом, исследованное нами содержимое останков несет информацию о диатомовой флоре, относящейся к позднеплейстоценовым водоемам надпойменной террасы. Конвенциональным подходом в изучении ископаемой диатомовой флоры является диатомовый анализ древних озерных отложений. Однако в осадках старше 40000 л. н. створки диатомей за-

частью не сохраняются из-за изменений химического состава воды (Diekmann et al., 2016), поэтому флора диатомей плейстоцена остается слабо изученной в регионе.

Цель настоящей работы: получить краткую экологическую характеристику древнего водоема — места гибели мамонта, а также пополнить сведения о плейстоценовой флоре диатомей региона.

Авторы выражают глубокую признательность Е.В. Лихошвай за предоставленную возможность работы на оборудовании ЦКП “Электронная микроскопия” Лимнологического ин-та СО РАН; В.И. Егорову (ОП ЦКП “Ультрамикроанализ” Лимнологического ин-та СО РАН) и В.Б. Тимофееву (СВФУ) за помощь в работе на СЭМ. Работа выполнена в рамках государственных заданий по следующим темам: “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (№ АААА-А17-117020110056-0) и “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4), а также в рамках гранта РФФИ 18-45-140007 р_а “Трансформация растительного покрова и распад мамонтового фаунистического комплекса в Якутии на рубеже плейстоцена и голоцена”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Фрагмент трупа животного (его передняя часть) был найден в 2004 г. на территории прииска Ольчан (Оймяконский улус, Якутия), который расположен в 80 км северо-западнее пос. Усть-Нера, на Яно-Оймяконском плоскогорье, на высоте 600 м н. у. м. между хребтами Сияпским и Уольчанским; географические координаты находки — 64.8° с.ш., 142.4° в.д. Местонахождение останков располагалось на глубине 2.5–3.0 м в рыхлых отложениях позднего плейстоцена надпойменной террасы правого берега р. Уольчан. Материал из ротовой полости мамонта представлял собой твердый осадок в виде песчано-глинистой смеси, который замачивали в течение суток, добавляя дистиллированной воды. Затем суспендировали, и с аликвотой суспензии проводили пробоподготовку по освобождению створок диатомей от органики. Содержимое хобота представляло водную суспензию, образовавшуюся из растаявшего льда, находившегося внутри дыхательных каналов животного. Пробоподготовку из этой водной суспензии проводили без предварительных манипуляций. Освобождение панциря диатомей от органического вещества выполняли методом сжигания 30%-ным пергидролем с 6-ти часовой термической обработкой в термостате при 85°C (Диатомовые ..., 1974). Приготовленные препараты исследовали в растворе электронном

микроскопе FEI Company Quanta 200 и сканирующем электронном микроскопе JEOL 7800 F.

При определении водорослей использовали современные определители и систематические сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Krammer, 1997a, b, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Lange-Bertalot et al., 2011, 2017; Levkov et al., 2013, 2016; Генкал и др., 2015; Куликовский и др., 2016; Генкал, Ярушина, 2018).

Коллекция препаратов СЭМ по диатомовым водорослям из содержимого ротовой полости (16366_MO, 16377_MO, MO, MO_glass, MOCu) и дыхательного канала хобота (16367_MB, 16378_MB) останков мамонта из Ольчана (Якутия) хранится в ботаническом гербарии SASY ИБПК СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении содержимого хобота и ротовой полости останков детеныша мамонта *Mammuthus primigenius* обнаружено 14 видов и разновидностей *Bacillariophyta*, и три формы определены только до рода. Ниже приведено их краткое описание. Материал получен из местонахождения Ольчан (Оймяконский улус, Якутия).

ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA

КЛАСС COSCINODISCACEAE

ПОРЯДОК THALASSIOSIRALES

СЕМЕЙСТВО STEPHANODISCACEAE GLEZER ET MAKAROVA, 1986

Род *Cyclotella* (Kützing) Brébisson, 1838

Cyclotella minuta (Skvortzow) Antipova, 1956

Табл. XIII, фиг. 1 (см. вклейку)

Описание. Створки овальные, с внутренней поверхности утолщенные альвеолярные перегородки расположены нерегулярно. Створки диаметром 18–26 мкм, штрихов 12–13 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *Cyclotella baicalensis* Skvortzow (Popovskaya et al., 2016), но отличается от последнего меньшими диаметром створки и числом центральных и краевых выростов.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

Род *Pantocsekiella* K.T. Kiss et Ács, 2016

Pantocsekiella ocellata (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács, 2016

Табл. XIII, фиг. 2

Описание. Створка с наружной поверхности плоская, круглая, периферическая зона шириной 1/2 радиуса створки, штрихи прямые. Цен-

тральная часть створки с наружной поверхности неровно ограниченная, плоская, с тремя крупными и тремя меньшими лакунами. Створка диаметром 6.5 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *P. tripartita* (Håkansson) K. T. Kiss et Ács (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего рельефом створки.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

К Л А С С FRAGILARIOPHYCEAE

П О Р Я Д О К FRAGILARIALES

СЕМЕЙСТВО FRAGILARIACEAE GREVILLE, 1833

Род *Fragilaria* Lyngbye, 1819

Fragilaria rumpens (Kützing) Carlson, 1913

Табл. XIII, фиг. 6

О п и с а н и е. Створки с наружной поверхности линейно-ланцетные. Створки длиной 24.6–25.7 мкм, шириной 2.2–2.4 мкм, штрихов 20–24 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *F. sarcinica* Desmazieres (Krammer, Lange-Bertalot, 1991a), но отличается от последнего бóльшим числом штрихов в 10 мкм.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Род *Hannaea* Patrick, 1966

Hannaea arcus (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov, 2008

Табл. XIII, фиг. 7

О п и с а н и е. Створки с наружной поверхности дугообразные, дорсальная сторона равномерно выпуклая, вентральная вогнутая, имеет небольшое утолщение. Концы суженные, головчатые. Створки длиной 94.7–105.0 мкм, шириной 4.0–4.6 мкм, штрихов 18–19 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *H. inaequendentalis* (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Hannaea inaequendentalis (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov, 2008

Табл. XIII, фиг. 8

О п и с а н и е. Створки с наружной поверхности линейные, в средней части немного вздутые, концы оттянутые, головчатые. Створки длиной 49.0–59.3 мкм, шириной 5.2–5.4 мкм, штрихов 15–18 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *H. arcus* (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

Род *Tabularia* (Kützing) D. M. Williams et Round, 1986

Tabularia fasciculata (C. Agardh) D. M. Williams et Round, 1986

Табл. XIII, фиг. 9

О п и с а н и е. Фрагмент створки линейно-ланцетной формы с внутренней поверхности. Осевое поле широкое, штрихи короткие. Створка шириной 4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *Stenophora pulchella* (Ralfs ex Kützing) D. M. Williams et Round (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего формой створки и ее осевого и центрального поля.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

К Л А С С BACILLARIOPHYCEAE

ПОДКЛАСС EUNOTIOPHYCIDAE

П О Р Я Д О К EUNOTIALES

СЕМЕЙСТВО EUNOTIACEAE KÜTZING, 1844

Род *Eunotia* Ehrenberg, 1837

Eunotia scandiorussica Kylikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkowski, 2010

Табл. XIII, фиг. 10

О п и с а н и е. Створка с внутренней поверхности дорсивентральная, концы широко закругленные. Терминальные узелки шва хорошо заметные, расположены на полюсах створки. Створка длиной 21.0 мкм, шириной 5.9 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

С р а в н е н и е. Вид имеет сходство с *E. bilinaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt (Lange-Bertalot et al., 2011), но отличается от последнего меньшей длиной створки, бóльшей ее шириной и меньшим числом ареол в штрихах.

М а т е р и а л. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К CYMBELLALES

СЕМЕЙСТВО CYMBELLACEAE GREVILLE, 1833

Род *Encyonema* Kützing, 1833

Encyonema silesiacum (Bleisch) D. G. Mann, 1990

Табл. XIII, фиг. 11

О п и с а н и е. Створки с внутренней поверхности сильно дорсивентральные, полуланцетные, дорсальная сторона сильновыпуклая, вен-

тральная прямая, слабовыпуклая в центральной части. Концы узкозакругленные, не отклонены на вентральную сторону. Осевое поле узкое, находится ближе к вентральной стороне. Створки длиной 20.4–29.6 мкм, шириной 6.3–7.7 мкм, штрихов 11–14 в 10 мкм, ареол 20–25 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *E. perelginense* Grammer (Grammer, 1997a), но отличается от последнего меньшей длиной и шириной створки, бóльшим числом штрихов в 10 мкм и ареол в штрихах.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из хобота.

Eucyonema ventricosum (Agardh) Grunow, 1875

Табл. XIII, фиг. 12

Описание. Створки с внутренней поверхности дорсивентральные, полуланцетные, дорсальная сторона сильновыпуклая, вентральная прямая, слабовыпуклая в средней части. Концы остро закругленные, оттянутые, отклонены на вентральную сторону. Осевое поле узкое, линейное, сильно смещено к вентральной стороне. Створки длиной 13.8–15.8 мкм, шириной 4.6–4.8 мкм, штрихов 16–17 в 10 мкм, ареол в ряду 35–40 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *E. latecapitatum* Grammer (Grammer, 1997a), но отличается от последнего бóльшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости и хобота.

СЕМЕЙСТВО GOMPHONEMATACEAE KÜTZING, 1844

Род *Gomphonema* Ehrenberg, 1832

Gomphonema productum (Grunow) Lange-Bertalot et Reichardt, 1991

Табл. XIII, фиг. 13

Описание. Створка с внутренней поверхности гетерополярная, эллиптически-ланцетная, головной и базальный концы клювовидные. Створка длиной 32.0 мкм, шириной 7.5 мкм, штрихов 108 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *G. micropus* Kützing (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего меньшей длиной и шириной створки.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К ACHNANTHALES

СЕМЕЙСТВО ACHNANTHIDIACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Achnanthidium* Kützing, 1844

Achnanthidium cf. *helveticum* (Hustedt) Monnuer, Lange-Bertalot et Ector, 2007

Табл. XIII, фиг. 3

Описание. Фрагмент створки с наружной поверхности, створка эллиптическая с широко закругленными концами, длиной 15.5 мкм, шириной 5.7 мкм, штрихов 25 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *Psammothidium daonense* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

П О Р Я Д О К NAVICULALES

СЕМЕЙСТВО CAVINULACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Cavinula* D. G. Mann et Stickle, 1990

Cavinula cocconeiformis (Gregory ex Greville) D. G. Mann et Stickle, 1990

Табл. XIII, фиг. 4

Описание. Створка с наружной поверхности ланцетная с широкозакругленными концами. Осевое поле узкое, линейное, центральное поле овальное. Штрихи радиальные, в центральной части створки имеется несколько укороченных штрихов. Створка длиной 17.3 мкм, шириной 11.8 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *C. lapidosa* (Krasske) Lange-Bertalot (Lange-Bertalot et al., 2017), но отличается от последнего бóльшей шириной створки и формой центрального поля.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

СЕМЕЙСТВО NEIDIACEAE MERESCHKOWSKY, 1903

Род *Neidium* Pfitzer, 1871

Neidium bisulcatum (Lagerstedt) Cleve, 1894

Табл. XIII, фиг. 14

Описание. Створка с наружной поверхности линейная, концы широкозакругленные. Центральное поле круглое, штрихи нежные, пунктирные. Створка длиной 36.7 мкм, шириной 6.8 мкм, штрихов 38 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *N. alpinum* Hustedt (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего бóльшей длиной и шириной створки, меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

СЕМЕЙСТВО DIPLONEIDACEAE D. G. MANN, 1990

Род *Diploneis* (Ehrenberg) P. T. Cleve, 1894

Diploneis elliptica (Kützing) P. T. Cleve, 1894

Табл. XIII, фиг. 5

Описание. Створка с внутренней поверхности эллиптическая, концы широко закругленные. Осевое поле узколанцетное, немного расширяющееся к центру, штрихи однорядные. Створка длиной 25.7 мкм, шириной 14.3 мкм, штрихов 11 в 10 мкм.

Сравнение. Вид имеет сходство с *D. subovalis* P.T. Cleve (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Материал. Фрагмент трупа животного (его передняя часть), материал из ротовой полости.

* * *

Следующие таксоны (материал из ротовой полости мамонтенка) не определены до вида:

Naviculadicta sp. 1 (семейство Naviculaceae Kützing, 1844) (табл. XIII, фиг. 15). Створка с внутренней поверхности узкоэллиптическая, концы тупо закругленные. Осевое поле узкое, центральное поле небольшое, штрихи радиальные. Створка длиной 11.5 мкм, шириной 3.4 мкм, штрихов 28 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *Cymbellafalsa diluviana* (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin (Куликовский и др., 2016), но отличается от последнего большим числом штрихов в 10 мкм.

Nitzschia sp. 1 (порядок Bacillariales, семейство Bacillariaceae Ehrenberg, 1831) (табл. XIII, фиг. 16). Створка с наружной поверхности линейная, концы слабо оттянутые, остро закругленные, штрихи нежные, однорядные. Створка длиной 36.2 мкм, шириной 6.2 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *N. alpina* Hustedt (Krammer, Lange-Bertalot, 1988), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

Nitzschia sp. 2 (табл. XIII, фиг. 17). Створка с наружной поверхности линейно-ланцетная, концы клиновидные, шов сильно смещен к загибу створки, штрихи однорядные. Створка длиной 17.3 мкм, шириной 3.8 мкм, штрихов 26 в 10 мкм.

Форма имеет сходство с *N. bacillum* Hustedt (Krammer, Lange-Bertalot, 1988), но отличается от последнего большей шириной створки и меньшим числом штрихов в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Песчано-глинистая смесь из ротовой полости является материалом донных отложений древнего водоема, т.е. депонентом створок диатомей за

период одного или, вероятнее всего, нескольких вегетационных сезонов. Содержимое хобота — это замерзшая вода водоема, попавшая в дыхательные пути животного при его гибели (Боесков и др., 2010; Машенко и др., 2013), и фактически является не сгущенной планктонной пробой. В этом причина того, что большая часть водорослей обнаружена в ротовой полости (17) и только шесть в содержимом хобота. Все 14 представителей *Bacillariophyta* встречаются в водоемах разного типа (ручьи, реки, озера, водохранилища, эстуарии и т.д. (Диатомовый..., 1950; Козыренко и др., 1992; Генкал, Трифонова, 2009; Харитонов, Генкал, 2012; Корнева, 2015; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018). Виды *Achnantheidium cf. helveticum*, *Cavinula cocconeiformis*, *Cyclotella minuta*, *Encyonema ventricosum*, *Eunotia scandiorussica*, *Hannaea arcus*, *H. inaequidentata*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata* относятся к пресноводным представителям, а *Diploneis elliptica*, *Encyonema silesiacum*, *Fragilaria rumpens* и *Gomphonema productum* — к пресноводно-солонатоводным (Определитель..., 1951; Харитонов, 2014; Корнева, 2015; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017). Лишь один вид, *Tabularia fasciculata*, считается солонатоводно-морским, однако, известны его многочисленные находки в пресных водоемах разного типа (Харитонов, 2014; Генкал, Ярушина, 2018). Большая часть обнаруженных водорослей (*Cavinula cocconeiformis*, *Cyclotella minuta*, *Eunotia scandiorussica*, *Hannaea arcus*, *H. inaequidentata*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata*) предпочитают олиготрофные воды, *Achnantheidium cf. helveticum*, *Diploneis elliptica*, *Fragilaria rumpens* и *Gomphonema productum* — олиготрофно-мезотрофные воды, *Encyonema silesiacum* и *Encyonema silesiacum* — мезотрофно-эвтрофные, а *Encyonema ventricosum* встречается в водоемах и водотоках разной трофности (Диатомовый..., 1950; Харитонов, Генкал, 2012; Харитонов, 2014; Куликовский и др., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018). Из 14 таксонов большая часть обнаруженных водорослей принадлежит к космополитам (12), *Encyonema ventricosum* (Agardh) Grunow — к широко распространенным (Определитель..., 1951; Козыренко и др., 1992; Генкал, Трифонова, 2009; Харитонов, 2014; Lange-Bertalot et al., 2017; Генкал, Ярушина, 2018), а *Cyclotella minuta* считается эндемиком Байкала (Козыренко и др., 1992).

Значительное число выявленных видов известно в ископаемом состоянии: *Cavinula cocconeiformis* из четвертичных отложений европейского севера России (Диатомовый..., 1950; Лосева и др., 2004); *Fragilaria rumpens*, *Gomphonema productum* и *Pantocsekiella ocellata* — из третичных и четвертичных отложений Дальнего Востока (Диатомовый..., 1950); *Cyclotella minuta* — из плиоце-

на (Прибайкалье), плиоцена—голоцена (Байкал), позднего плейстоцена (низовье р. Енисей) (Козыренко и др., 1992); *Gomphonema productum*, *Hannaea arcus*, *Neidium bisulcatum* и *Pantocsekiella ocellata* — из эоплейстоцена и неоплейстоцена севера европейской части России (Лосева и др., 2004).

В обобщающей работе для Якутии приводится 866 таксонов *Bacillariophyta* (Захарова и др., 2005), позднее этот список был расширен (Пестрякова, 2008; Potarova et al., 2014; Габышев, Габышева, 2018; Genkal, Gabyshev, 2018). Наше исследование выявило 14 таксонов диатомовых водорослей, в том числе три новых для флоры Якутии (*Cyclotella minuta*, *Eunotia scandiorussica*, *Tabularia fasciculata*). *Cyclotella minuta* для Якутии неизвестен (Захарова и др., 2005), однако, согласно нашим неопубликованным данным, в виде отдельных створок встречается в некоторых водоемах республики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологическая характеристика обнаруженных видов диатомей свидетельствует о том, что место находки мамонта представляло собой стоячий или проточный олиготрофный пресный водоем с нейтральной или слабощелочной реакцией среды. Наличие представителей как планктонной флоры, так и обрастаний, вероятно, указывает на то, что это был небольшой водоем, испытывающий влияние впадающих в него горных ручьев. Полученные данные о видовом составе диатомей расширяют данные о плейстоценовой флоре *Bacillariophyta* региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боевский Г.Г., Лазарев П.А., Тихонов А.Н. и др. Комплексные исследования детеныша мамонта из Оймяконского района Якутии // Матер. IV Междунар. мамонтовой конф., 2007. Якутск: Ин-т прикл. экол. Севера, 2010. С. 32–40.
- Диатомовый анализ. Кн. 3. Л.: Госгеолиздат, 1950. 398 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 1. Л.: Наука, 1974. 403 с.
- Габышев В.А., Габышева О.И. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск: Изд-во АНС СибАК, 2018. 416 с.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Изд-во ОАО Рыбинский Дом печати, 2009. 72 с.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Научн. мир, 2015. 202 с.
- Генкал С.И., Ярушина М.И. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М.: Научн. мир, 2018. 212 с.
- Захарова В.И., Кузнецова Л.В., Иванова Е.И. и др. Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 328 с.
- Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И. и др. *Cyclotella Kütz.* // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. СПб.: Наука, 1992. С. 24–47.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Куликовский М.С., Глушенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.
- Лосева Э.И., Стенина А.С., Марченко-Ваганова Т.И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Геопринт, 2004. 160 с.
- Мащенко Е.Н., Боевский Г.Г., Баранов В.А. Морфология детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius*) из Ольчана (Оймякон, Якутия) // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 74–88.
- Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М.: Сов. наука, 1951. 619 с.
- Пестрякова Л.А. Диатомовые комплексы озер Якутии. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2008. 197 с.
- Харитонов В.Г. Диатомовые водоросли Колымы. Магадан: Кордис, 2014. 496 с.
- Харитонов В.Г., Генкал С.И. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2012. 402 с.
- Diekmann B., Pestryakova L.A., Nazarova L.B. et al. Late Quaternary lake dynamics in the Verkhojansk mountains of Eastern Siberia: implications for climate and glaciation history // *Polarforschung*. 2016. V. 86. P. 97–110.
- Genkal S.I., Gabyshev V.A. New records of centric diatoms from Yakutia (Bolshoe Toko Lake): SEM morphology, ecology and distribution // *Новости сист. низш. раст.* 2018. Т. 52. Вып. 2. P. 245–252.
- Kirillova I.V., van der Plicht J., Gubin S.V. et al. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *Boreas*. 2016. V. 45. № 3. P. 1–15. <https://doi.org/10.1111/bor.12162>
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* part // *Bibl. Diatomologica*. 1997a. Bd 36. S. 1–382.
- Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis* // *Bibl. Diatomologica*. 1997b. Bd 37. S. 1–469.
- Krammer K. *Pinnularia* // *Diatoms of Europe*. 2000. V. 1. P. 1–703.
- Krammer K. *Cymbella* // *Diatoms of Europe*. 2002. V. 3. P. 1–584.
- Krammer K. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella* // *Diatoms of Europe*. 2003. V. 4. P. 1–530.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. Teil 1. *Naviculaceae* // *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa*. 1986. Bd 2/1. S. 1–876.

- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1988. Bd 2/2. S. 1–536.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991a. Bd 2/3. S. 1–576.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. Teil. 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991b. Bd 2/4. S. 1–437.
- Lange-Bertalot H.* Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato Frustulia // Diatoms of Europe. 2001. V. 2. P. 1–526.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A.* Eunotia and some related genera // Diatoms of Europe. 2011. V. 6. P. 1–747.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I.* Diatoms of Siberia. I. // Iconographia Diatomologica. 1999. V. 6. S. 7–272.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M. et al.* Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2017. 942 p.
- Lange-Bertalot H., Moser G.* Brachysira—Monographie der Gattung. Wichtige indicator-species für das gewässer-monitoring und Naviculadicta nov. gen. Ein Lösungsvorschlag zu dem problem Navicula sensu lato ohne Navicula sensu strict // Bibl. Diatomologica. 1994. Bd 29. P. 1–212.
- Levkov Z.* Amphora sensu lato // Diatoms of Europe. 2009. V. 5. P. 1–916.
- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E.* The diatom genus Gomphonema from the Republik of Macedonia // Diatoms of Europe. 2016. V. 8. P. 1–552.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A.* Luticola, Luticolopsis // Diatoms of Europe. 2013. V. 7. P. 1–697.
- Neretina A.N., Gololobova M.A., Neplyukhina A.A. et al.* Crustacean remains from the Yuka mammoth raise questions about non-analogue freshwater communities in the Beringian region during the Pleistocene // Sci. Reports. 2020. V. 10. № 859.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-57604-8>
- Popovskaya G.I., Genkal S.I., Likhoshway Ye.V.* Diatoms of the plankton of Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka, 2016. 180 p.
- Potapova M.G., Hamilton P.B., Kopyrina L.I., Sosina N.K.* New and rare diatom (Bacillariophyta) species from a mountain lake in Eastern Siberia // Phytotaxa. 2014. V. 156. № 3. P. 100–116.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.156.3.2>
- Reichardt E.* Zur revision der gattung Gomphonema // Iconographia Diatomologica. 1999. V. 8. S. 1–203.
- Ukrainseva V.V.* Vegetation cover and environment of the “mammoth epoch” in Siberia. Hot Springs, S.D.: Mammoth Site of Hot Springs, 1994. 309 p.

Объяснение к таблице XIII

- Фиг. 1. *Cyclotella minuta* (Kützing) Brébisson, 1838, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 2. *Pantocsekiella ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács, 2016, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО_glass, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 3. *Achnanthidium cf. helveticum* (Hustedt) Monnuer, Lange-Bertalot et Ector, 2007, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16377_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 4. *Savinula socconeiformis* (Gregory ex Greville) D.G. Mann et Stickle, 1990, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 5. *Diploneis elliptica* (Kützing) P.T. Cleve, 1894, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 6. *Fragilaria gumpens* (Kützing) Carlson, 1913, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 7. *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick emend. Genkal et Kharitonov, 2008, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16378_МВ, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 8. *Hannaea inaequidentata* (Lagerstedt) Genkal et Kharitonov, 2008, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 9. *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams et Round, 1986, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 10. *Eunotia scandiorussica* Kylikovskiy, Lange-Bertalot, Genkal et Witkowski, 2010, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МОСу, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 11. *Eucyonema silesiacum* (Bleisch) D.G. Mann, 1990, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16367_МВ, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 12. *Eucyonema ventricosum* (Agardh) Grunow, 1875, дыхательный канал хобота, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16367_МВ, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 13. *Gomphonema productum* (Grunow) Lange-Bertalot et Reichardt, 1991, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. 16366_МО, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 14. *Neidium bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve, 1894, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 15. *Naviculadicta* sp. 1, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО_glass, створка с внутренней поверхности.
- Фиг. 16. *Nitzschia* sp. 1, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Фиг. 17. *Nitzschia* sp. 2, ротовая полость мамонта, поздний плейстоцен, Якутия, обр. МО, створка с наружной поверхности.
- Длина масштабной линейки: фиг. 1, 7 – 10 мкм; фиг. 2, 3, 9, 10, 12, 17 – 2 мкм; фиг. 4–6, 8, 11, 13, 14, 16 – 5 мкм; фиг. 15 – 1 мкм.

Findings of Diatom Algae in the Trunk and Buccal Cavity Content of a Mammoth from Sediments of the Late Pleistocene of Yakutia

S. I. Genkal, V. A. Gabyshev, A. V. Protopopov

This electron microscopy study of the trunk and buccal cavity content of remains of a baby mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia has revealed 14 species and varieties of Bacillariophyta and 3 forms which have been identified only to the genus. Our data on the diatom species composition enhance scarce information on Pleistocene flora of Bacillariophyta in the region. Ecological characteristics of the detected diatom species indicate that the location where the mammoth was found represented a stagnant or flowing oligotrophic body of freshwater with neutral or slightly alkaline Ph.

Keywords: Bacillariophyta, electron microscopy, *Mammuthus primigenius*, Late Pleistocene, Yakutia

