

УДК 581.552; 581.524.43

СОВРЕМЕННЫЙ ПЫЛЬЦЕВОЙ ДОЖДЬ ГОР БАЛЕ (ЭФИОПИЯ) В ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

© 2025 г. К. А. Савина*, Е. А. Кузьмичева*, @, Е. Э. Северова**, ***,
Б. Ф. Хасанов*, ****, В. В. Гирма*****, С. Немомисса*****,
О. А. Крылович*, А. Б. Савинецкий*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

**Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

***MSU-BIT University, Schenzhen, 518172 China

****Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»,
Покровский бул., 11, Москва, 109028, Россия

*****Addis Ababa University, P.O. Box Addis Ababa, 1176 Ethiopia

@E-mail: kuzmicheva.evgeniya@gmail.com

Поступила в редакцию: 11.09.2024 г.

После доработки 13.11.2024 г.

Принята к публикации 18.11.2024 г.

Представлены результаты изучения современного пыльцевого дождя вдоль высотного градиента (1580–4110 м н.у.м.) в национальном парке горы Бале (Эфиопия, Восточная Африка). Исследовано содержимое семи искусственных пылевых ловушек из семи растительных сообществ, соответствующих разным высотным поясам. Показано, что в большинстве случаев пылевые спектры отражают доминантные таксоны растительных сообществ. Однако из-за низкой пылевой продукции, ритмики цветения и локальных особенностей растительного покрова пыльца некоторых широко распространенных растений может быть плохо представлена в спектрах. Дальний занос пыльцы отмечен во всех растительных сообществах, однако наиболее он выражен в открытых сообществах.

Ключевые слова: Восточная Африка, тропические леса, искусственные пылевые ловушки, скорость аккумуляции пыльцы, афро-альпийская растительность, пылевая продукция

DOI: 10.31857/S1026347025050052

Палинологический анализ — широко распространенный метод палеоэкологии, который используется для реконструкции истории растительности и климата прошлого (Faegri, Iversen, 1975; Moore *et al.*, 1991). Пылевые данные для таких реконструкций могут быть получены из отложений различного генезиса, в которых сохраняется пыльца и споры (торфяные и озерные отложения, почвы, археологические памятники, отложения помета животных и т.д.). Чтобы получить более точные данные для интерпретации фоссильной (ископаемой) пыльцы, в качестве современных аналогов используются современные спектры пыльцевого дождя (Jantz *et al.*, 2013). Пылевой дождь — это совокупность пылевых зерен и спор, перемещающихся в воздушном пространстве и выпадающих на поверхность земли.

Палинологические исследования современного пыльцевого дождя имеют большое значение при

палеоэкологических исследованиях, проводимых в целях выявления взаимосвязи состава пыльцевого дождя, растительности и климатических параметров, механизмов осаждения и отложения пыльцы, пылевой продуктивности растительных сообществ и распространения пыльцы, что необходимо для лучшего понимания динамики палеоэкосистем, реконструируемых по пылевым данным (Moore *et al.*, 1991; Haselhorst *et al.*, 2020).

Для получения информации о составе современных пылевых спектров исследователи чаще всего используют уже имеющиеся в наличии (как побочный продукт других исследований) и/или легкодоступные образцы, сбор которых не занимает много времени и несет минимум трудозатрат. Как правило, это субрецентные пылевые спектры моховых подушек, поверхностных образцов почвы и озерных отложений (Lisitsyna *et al.*, 2012; Носова, 2020). Такой подход дает качественную

и количественную оценку состава современных палиноспектров, однако предполагает множество допущений в связи с неопределенностью времени их формирования и разной степенью сохранности пыльцы в разных типах образцов (Носова, 2020).

В настоящее время большой популярностью пользуется метод отбора проб современных процентных пыльцевых спектров — искусственные пыльцевые ловушки разных типов (Tauber, 1974; Behling *et al.*, 2001; Jantz *et al.*, 2013). Использование искусственных ловушек имеет ряд преимуществ. В первую очередь это известное время формирования спектра. Также неоспоримым преимуществом использования искусственных ловушек перед поверхностными образцами является возможность выражения пыльцевых данных в абсолютных величинах. Это позволяет оценить скорость аккумуляции пыльцы (pollen accumulation rate (PAR)). PAR является мерой скорости осаждения пыльцы на единицу площади в течение определенного периода времени (Hicks, Нувярinen, 1999). Такой подход дает возможность независимо оценить представленность каждого палинотипа в пыльцевом дожде по сравнению с процентными данными. В процентных данных вклад таксонов, являющихся важными для анализа, может быть незаметен из-за сильного преобладания одного или нескольких палинотипов. Значения PAR же характеризуют каждый палинотип индивидуально и независимо от прочих компонентов спектра, поэтому изучение PAR позволяет существенно дополнить и уточнить интерпретацию результатов пыльцевого анализа (Hicks *et al.*, 1996; Niemann *et al.*, 2010).

Изучение состава процентных пыльцевых спектров с помощью искусственных пыльцеуловителей активно ведется по всему миру, особенно в умеренных областях. Так, в Европе уже несколько десятилетий успешно функционирует Программа мониторинга пыльцы (Hicks *et al.*, 1996). Активно развивается эта область исследований и в тропических регионах, особенно выделяются Южная Америка (Jantz *et al.*, 2013; Bush *et al.*, 2021), Центральная и Западная Африка (Verlhac *et al.*, 2018; Julier *et al.*, 2019, 2021). Однако имеются регионы, где подобные исследования относительно редки. К таким регионам относится Восточная Африка — район, отличающийся разнообразием в экосистемном, ландшафтном и историческом планах. Здесь было выполнено значительное количество работ с использованием субрецентных пыльцевых проб, в основном поверхностных образцов почв (Hamilton, 1982; Julier *et al.*, 2021), но ловушки применялись единично. Самое репрезентативное для Восточной Африки исследование современного пыльцевого дождя было выполнено на основе 26 искусственных ловушек вдоль высотного градиента горы Килиманджаро (Schüler *et al.*, 2014). Сходное исследование было предпринято в Кении,

однако оно не увенчалось успехом, так как большая часть ловушек за год экспонирования была утеряна (Githumbi, 2017).

Объектом нашего исследования были выбраны горы Бале. Они обладают выраженной высотной поясностью и широким разнообразием местообитаний (Miehe, Miehe, 1994). Здесь встречаются различные афро-горные леса, вересковый и афро-альпийский пояса (Uhlig, Uhlig, 1991). Ранее в этом и близлежащих регионах были изучены субрецентные пыльцевые спектры (Bonnefille, 1983; Bonnefille *et al.*, 1993; Umer *et al.*, 2007). Кроме того, в горах Бале проводились палинологические палеоисследования (Umer *et al.*, 2007; Kuzmicheva *et al.*, 2017, 2018; Gil-Romera *et al.*, 2019). В данной работе представлены новые данные по составу современного пыльцевого дождя гор Бале (Эфиопия) за один календарный год, собранные с помощью искусственных пыльцевых ловушек, и приведены количественные данные пыльцевого дождя в семи разных типах растительности в высотном градиенте.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Горы Бале расположены в юго-восточной части Эфиопии в регионе Оромия, на Эфиопском (Абиссинском) нагорье (Miehe, Miehe, 1994). Это высокогорное вулканическое плато, которое образовалось в процессе формирования Восточно-Африканской рифтовой долины в олигоцене (Kidane *et al.*, 2012). Горный массив имеет три топографические зоны: северные склоны на высотах 2500–3800 м н.у.м., высокогорное плато Санетти, расположенное на высотах более 3800 м н.у.м. с вершиной Туллу Димту (4377 м н.у.м.), и южные склоны на высотах 1400–3800 м н.у.м. Каждая зона имеет характерный растительный покров, зависящий от типа почвы и климата (Hillman, 1988).

Горы Бале находятся на стыке двух климатических зон: влажной зоны восточно-африканских гор, расположенной к югу, и засушливой зоны Эфиопского нагорья, расположенной к северу от данного массива (Kidane *et al.*, 2012). Климат гор Бале — влажный субтропический (Woldu *et al.*, 1989). Среднегодовое количество осадков на южном склоне составляет 1000–1500 мм в год, на северном — 800–1000 мм в год (Kidane *et al.*, 2012). На плато Санетти на высоте 3950 м н.у.м. ежегодно выпадает около 1100 мм осадков (Bittner *et al.*, 2020). В целом южный склон более влажный из-за юго-восточных муссонов, чем более засушливый северный (из-за северо-восточных пассатов) (Hillman, 1988; Mohammed, Bonnefille, 1998). Среднегодовая температура северного склона составляет 8.6–13.4°C, южного — 9.7–15.2°C, а плато Санетти — 4.9°C (Bittner *et al.*, 2020). Заморозки обычно возможны на высоте более 4000 м н.у.м. (Messerli, Winiger, 1992).

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Растительность гор Бале описана во многих работах (Friis, 1986; Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Miehe, Miehe, 1994; Bussmann, 2006). В целом она схожа с растительностью других тропических гор Восточной Африки (Hedberg, 1955). Главным фактором, определяющим тип растительности и ее границы, является высота над уровнем моря и соответствующие высоте годовые и сезонные изменения температуры и количества осадков, суммарное испарение и кислотность почв (Woldu *et al.*, 1989; Messerli, Winiger, 1992; Schüller, Hemp, 2016). Также важную роль играет экспозиция склонов (Uhlig, 1988).

В афро-горном лесу южного склона гор Бале до 1650 м н.у.м. доминирует *Afrocarpus falcatus* (Podocarpaceae) в ассоциации с *Warburgia ugandensis* (Canellaceae), *Celtis africana* (Cannabaceae), *Celtis gomphophylla* и *Olea capensis* (Oleaceae) (Friis, 1986; Uhlig, Uhlig, 1991; Bussmann, 1997, 2006). В подлеске на этой высоте преобладают густые заросли дикого кофе *Coffea arabica* (Rubiaceae). Леса на высотах 1600–1900 м н.у.м. состоит из *Syzygium guineense* (Myrtaceae) в ассоциации с *Afrocarpus falcatus* и *Pouteria adolfi-friederici* (Sapotaceae). С 1900 м н.у.м. до 2300 м н.у.м. самыми распространенными деревьями являются *Ocotea kenyanensis* (Lauraceae), *Pouteria adolfi-friederici*, *Syzygium guineense* и *Olea capensis* (Uhlig, Uhlig, 1991; Bussmann, 2006). Выше 2300 м н.у.м. *Cassipourea malosana* (Rhizophoraceae), *Astropanax* (*Schefflera*) *abyssinicum* (Araliaceae) и *Croton macrostachyus* (Euphorbiaceae) формируют афро-горный лес южного склона, где с 2400 м н.у.м. и выше *Hagenia abyssinica* (Rosaceae) и *Hypericum revolutum* (Hypericaceae) начинают постепенно преобладать совместно с *Astropanax volkensii* и *Myrsine melanophloeos* (Primulaceae). В интервале 2390–3100 м н.у.м. *Oldeania alpina* (Poaceae), африканский бамбук, занимает большие территории и образует выраженный бамбуковый пояс (Hedberg, 1955).

На формирование растительности северного склона оказывает сильное влияние сельскохозяйственная деятельность, из-за которой сохранились только небольшие фрагменты естественной растительности. До 2800 м н.у.м. афро-горный лес замещен вторичными лугами вследствие активного возделывания земель и выпаса скота. На высоте 2800–3300 м н.у.м. сформированы леса из *Juniperus procera* (Cupressaceae) и *Afrocarpus falcatus* в ассоциации с *Olea europaea* и *Olea capensis* (Uhlig, 1988; Mohammed, Bonnefille, 1998). Выше 3000 м н.у.м. *Hagenia abyssinica* и *Hypericum revolutum* становятся более распространенными, чем *Afrocarpus falcatus* (Uhlig, 1988; Miehe, Miehe, 1994). Бамбуковый пояс и *Juniperus procera* отсутствуют на северном склоне (Bussmann, 2006).

На обоих склонах гор Бале между 3300 и 4000 м н.у.м. располагается вересковый пояс

с доминированием *Erica trimera* и *Erica arborea* (Ericaceae). По мере увеличения высоты над уровнем моря, жизненная форма *Erica* видоизменяется от древесных форм 10–15 м к кустарникам 1–3 м и ниже (Miehe, Miehe, 1994).

Выше 4000 м н.у.м. простирается афро-альпийский пояс. Здесь доминирующими видами растительного покрова являются кустарнички рода *Helichrysum* (Asteraceae) (*H. splendidum*, *H. citrispinum*, *H. gofense*) в ассоциации с *Alchemilla haumannii* (Rosaceae) и *Lobelia rhynchopetalum* (Campanulaceae). Травянистый покров афро-альпийского пояса состоит из плотнодерновинных злаков: *Festuca richardii*, *Pentaschistis pictigluma* и *Agrostis quinqueseta* (Miehe, Miehe, 1994). Названия растений даны в соответствии с системой APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для изучения современных пыльцевых спектров гор Бале были использованы модифицированные ловушки Бехлинга (Behling *et al.*, 2001; Jantz *et al.*, 2013). Ловушка представляет собой 50-миллилитровую пластиковую пробирку с внутренним диаметром 2.8 см, содержащую 10 мл глицерина и небольшой комок стерильной хлопковой ваты и покрытую пластиковой москитной сеткой (рис. 1). Высота

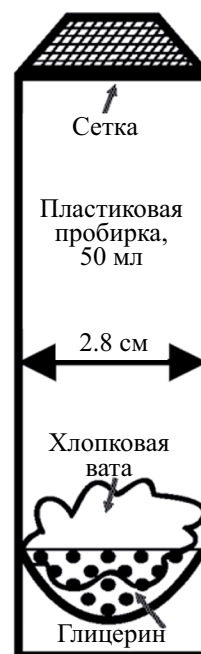


Рис. 1. Схематическое изображение модифицированной пылевой ловушки Бехлинга, экспонировавшейся в горах Бале (Эфиопия) в течение 1 года (переработано из Jantz *et al.*, 2013).

установки ловушек над поверхностью земли варьировала от 10 см до 30 см.

Пыльцевые ловушки были установлены на один календарный год в октябре-ноябре 2015 года и были собраны в ноябре 2016 года. Для каждого пояса растительности были выбраны места для установки ловушек, отвечающие следующим требованиям: однородность растительности, вдали от границ растительных сообществ, антропогенно нарушенных мест, дорог, троп и участков аazonальной растительности вдоль ручьев, рек, скальных выходов и т.д. В каждом выбранном месте устанавливали по 3 ловушки на расстоянии около 30–50 м друг от друга. За год многие ловушки были утрачены и/или повреждены животными, человеком или пожарами. После сбора ловушек для данного исследования были использованы образцы из наиболее сохранных семи ловушек, экспонировавшихся в семи растительных поясах (табл. 1, рис. 2). Ловушки из каркасово-афрокарпового с *Coffea arabica* (CAS), среднегорного леса с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria* (PSS) и бамбукового пояса

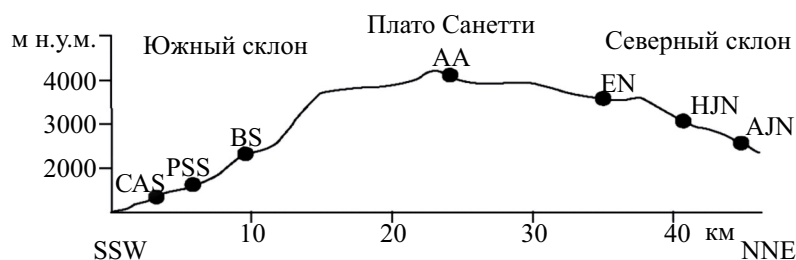
с преобладанием *Oldeania alpina* (BS) экспонировались на южном склоне, ловушки из верескового пояса (EN), хагениево-можжевельного леса (HJN) и афрокарпово-можжевельного леса с *Hagenia abyssinica* (AJN) – на северном склоне, а ловушка из афро-альпийского высокогорного пояса (AA) – на высокогорном плато Санетти (рис. 2).

Перед химической обработкой комки хлопковой ваты из каждого образца измельчали для наилучшего взаимодействия с химическими реактивами. Химическая подготовка включала в себя последовательную обработку содержимого ловушек 10% HCl и 40% HF и центрифугирование с последующим ацетализмом (Faegri, Iversen, 1975). После этого проводили обработку 10% KOH для прекращения действия ацетализмной смеси и достижения нейтрального уровня pH (Magri, Di Rita, 2015). В конце обработки к полученному осадку добавляли глицерин. Перед химической обработкой в каждый образец были добавлены таблетки со спорами *Lycopodium clavatum* (партия № 1031) для определения скорости аккумуляции пыльцы (пыльцевых

Таблица 1 Расположение и краткая характеристика мест установки пыльцевых ловушек в горах Бале (Эфиопия) (Friis, 1986; Uhlig, 1988; Uhlig, Uhlig, 1991; Miehe, Miehe, 1994; Bussmann, 1997, 2006; наши данные)

Расположение (топографическая зона)	Краткое название растительного сообщества	Растительное сообщество	Высота (м н.у.м.)	Координаты (°N/°E)	Доминанты в растительности
Южный склон	CAS	Каркасово-афрокарповый лес с <i>Coffea arabica</i>	1580	06°30'19.4" 39°44'46.4"	<i>Afrocarpus falcatus</i> , <i>Celtis africana</i> , <i>Celtis gomphophylla</i> , <i>Warburgia</i> <i>ugandensis</i> , <i>Olea capensis</i> , <i>Filicium</i> <i>decipiens</i> , <i>Coffea arabica</i>
	PSS	Среднегорный лес с преобладанием <i>Syzygium</i> и <i>Pouteria</i>	1790	06°35'24.0" 39°43'29.5"	<i>Afrocarpus falcatus</i> , <i>Pouteria adolfi-</i> <i>friederici</i> , <i>Syzygium guineense</i>
	BS	Бамбуковый пояс с преобладанием <i>Oldeania alpina</i>	2570	06°43'18.1" 39°44'12.3"	<i>Oldeania alpina</i> , <i>Hagenia abyssinica</i> , <i>Hypericum revolutum</i> , <i>Schefflera</i> <i>abyssinica</i> , <i>Cassipourea malosana</i> , <i>Croton macrostachyus</i>
Плато Санетти	AA	Афро-альпийский высокогорный пояс	4140	06°51'21.6" 39°52'52.8"	<i>Helichrysum splendidum</i> , <i>Helichrysum citrispinum</i> , <i>Helichrysum</i> <i>gofense</i> , <i>Alchemilla haumannii</i> , <i>Lobelia rhynchopetalum</i> , <i>Festuca</i> <i>richardii</i> , <i>Pentaschistis pictigluma</i> , <i>Agrostis quinqueseta</i>
Северный склон	EN	Вересковый пояс	3460	07°05'41.3" 39°44'32.8"	<i>Erica trimera</i> , <i>Erica arborea</i>
	HJN	Хагениево-можжевельный лес	3160	07°06'01.7" 39°45'23.9"	<i>Juniperus procera</i> , <i>Hagenia</i> <i>abyssinica</i> , <i>Hypericum revolutum</i>
	AJN	Афрокарпово-можжевело- вый лес с <i>Hagenia abyssinica</i>	2760	07°53'38.7" 39°11'33.9"	<i>Afrocarpus falcatus</i> , <i>Juniperus</i> <i>procera</i> , <i>Olea europaea</i> , <i>Olea capensis</i>

(a)



(б)

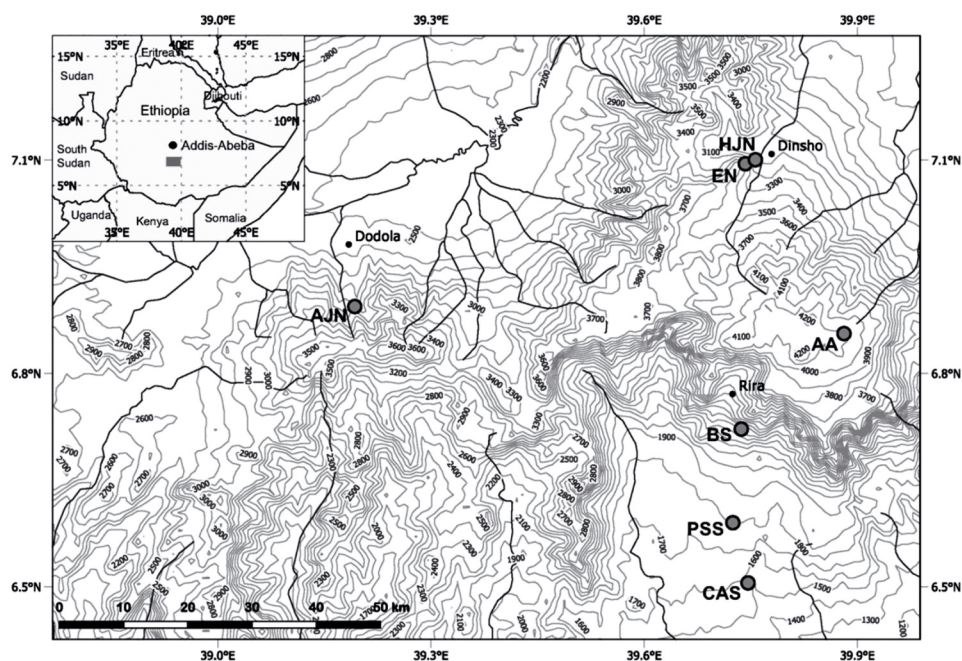


Рис. 2. а) Схематический профиль гор Бале, ориентированный в направлении юго-запад — северо-восток, с указанием расположения пыльцевых ловушек (переработано из Miehe, Miehe, 1994); б) Карта района исследований и расположения пыльцевых ловушек. CAS — каркасово-афрокарповый лес с *Coffea arabica*; PSS — среднегорный лес с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria*; BS — бамбуковый пояс с преобладанием *Oldeania alpina*; AA — афро-альпийский высокогорный пояс; EN — вересковый пояс; HJN — хагениево-можжевеловый лес; AJN — афрокарпово-можжевеловый лес с *Hagenia abyssinica*.

зерен и спор (п.з.) $\text{см}^{-2} \text{год}^{-1}$) (Stockmarr, 1973). Подсчет пыльцы и спор проводили как минимум до 300 пыльцевых зерен и спор (Jantz *et al.*, 2013; Schüler *et al.*, 2014). Для определения пыльцевых зерен и спор были использованы атласы пыльцы (Reille, 1998; Gosling *et al.*, 2013; Schüler, Hemp, 2016), палинологические базы данных в сети Интернет (PalDat — a palynological database, 2000; African Pollen Database, 2005; Severova *et al.*, 2016; Martin, Harvey, 2017), а также собственная эталонная коллекция пыльцы, хранящаяся в Лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Для палинотипов, которые мы не смогли определить,

были использованы условные обозначения с кодом РТ#. Процентные соотношения пыльцы и спор рассчитаны от суммы всех пыльцевых зерен и спор, зарегистрированных в образце. Для расчета содержания древесных и недревесных палинотипов из суммы исключили все неопределенные палинотипы. Полученные данные были проанализированы и визуализированы с использованием программного обеспечения TILIA и TGView 2.1.1. (Grimm, 2004). Наиболее часто встречающиеся палинотипы, а также неопределенные палинотипы представлены на рис. 3. Фотографии этих палинотипов получены с помощью Zeiss AxioCam при увеличении от $\times 400$ до $\times 1000$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При пыльцевом анализе содержимого семи ловушек было обнаружено 47 пыльцевых типов, включая споры. Из них 24 палинотипа относятся к древесным (arboreal pollen (AP)), 17 – к недревесным (non-arboreal pollen (NAP)), один представлен спорами, еще пять не были идентифицированы. Процентное содержание древесной пыльцы во всех изученных образцах варьирует от 33% до 96%, недревесной – от 3% до 66%. Споры присутствуют в пяти из семи образцах, и их содержание невелико (0,3-2,5%). Во всех спектрах отмечено значительное количество неопределенной пыльцы (деформированные, сплюснутые, порванные пыльцевые зерна). Ее процентное содержание колеблется от 5 до 20%, наибольшее значение отмечено в афро-альпийском спектре высокогорного плато Санетти (AA).

Среди древесных палинотипов преобладают в основном те, которые доминируют в растительности

(*Afrocarpus*, *Syzygium*, Ericaceae, Oleaceae, *Hagenia* и Cupressaceae) (рис. 4, 5). Пыльца *Afrocarpus* присутствует во всех изученных спектрах. Среди недревесных палинотипов преобладают Urticaceae, Asteraceae (Asteroideae) и Poaceae. Пыльца Asteraceae (Asteroideae) и Poaceae отмечена во всех изученных спектрах. Спектр плато (AA) характеризуется наибольшим количеством палинотипов (25), а спектр хагениево-можжевельного леса с северного склона (HJN) – наименьшим (13).

В целом доминирующие палинотипы в изученных пыльцевых спектрах совпадают с таксонами, преобладающими в растительности на уровне поясов, описанных в литературе (Hedberg, 1955; Friis, 1986; Miede, Miede, 1994; Bussmann, 2006). *Afrocarpus* преобладает в CAS (34% и 8770 п.з. см⁻² год⁻¹), *Syzygium* – в PSS (81% и 120960 п.з. см⁻² год⁻¹), Asteraceae (Asteroideae) – в AA (33% и 790 п.з. см⁻² год⁻¹), Ericaceae – в EN (62% и 3790 п.з. см⁻² год⁻¹),

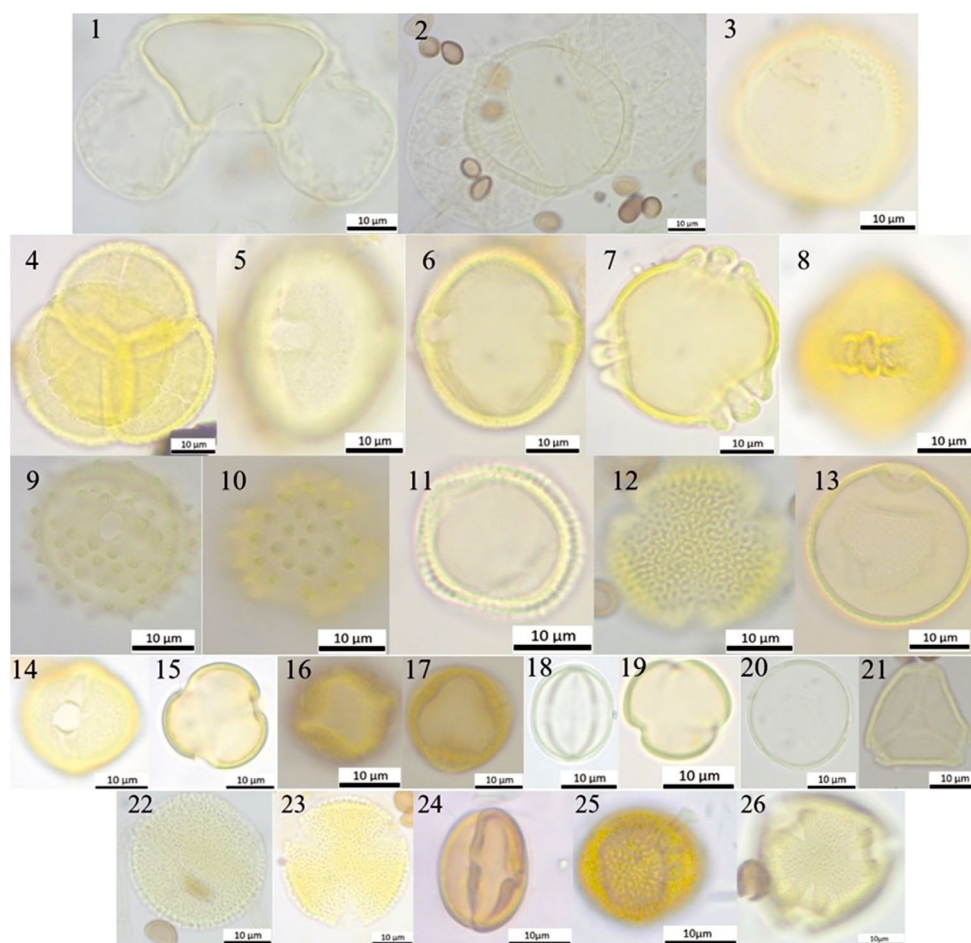


Рис. 3. Наиболее часто встречающиеся и неопределенные палинотипы, обнаруженные в модифицированных пыльцевых ловушках Бехлинга, экспонировавшихся в горах Бале (Эфиопия) в течение года. 1–2 – *Afrocarpus*, 3 – Cupressaceae, 4 – Ericaceae, 5–6 – Sapindaceae, 7–8 – *Hagenia*, 9–10 – Asteraceae (Asteroideae), 11–12 – Oleaceae, 13 – Poaceae, 14–15 – *Hypericum*, 16–17 – *Macaranga*, 18–19 – *Nuxia*, 20 – Urticaceae, 21 – *Syzygium*, 22–23 – PT 17161, 24 – PT191611, 25 – PT191616, 26 – PT211621.

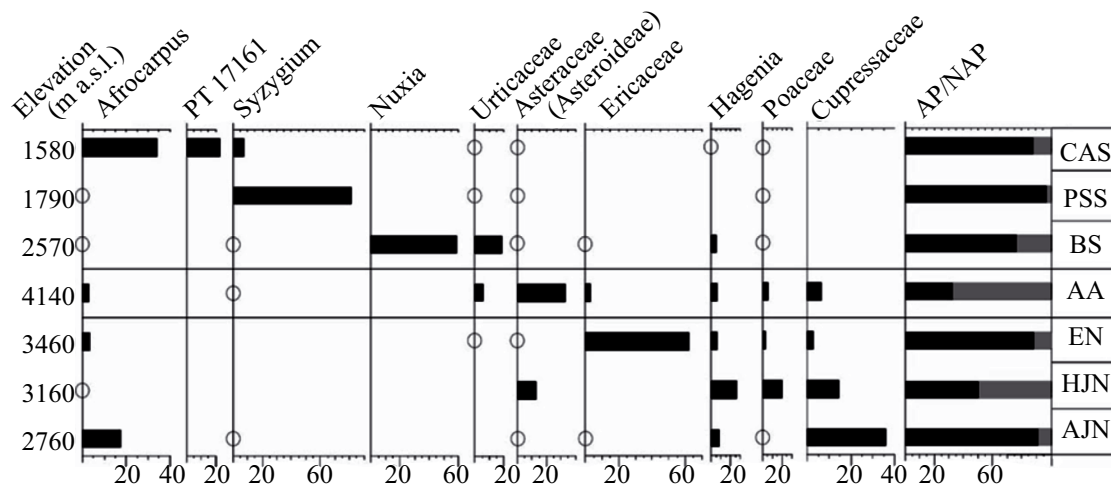


Рис. 4. Процентная диаграмма доминирующих палинотипов в спектрах современного пыльцевого дождя в разных растительных сообществах гор Бале. Кругом отмечены палинотипы, содержание которых меньше или равно 2%. AP/NAP – соотношение содержания пыльцы древесных (AP) и недревесных (NAP) палинотипов. CAS – каркасово-афрокарповый лес с *Coffea arabica*; PSS – среднегорный лес с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria*; BS – бамбуковый пояс с преобладанием *Oldeania alpina*; AA – афро-альпийский высокогорный пояс; EN – вересковый пояс; HJN – хагениево-можжевеловый лес; AJN – афрокарпово-можжевеловый лес с *Hagenia abyssinica*.

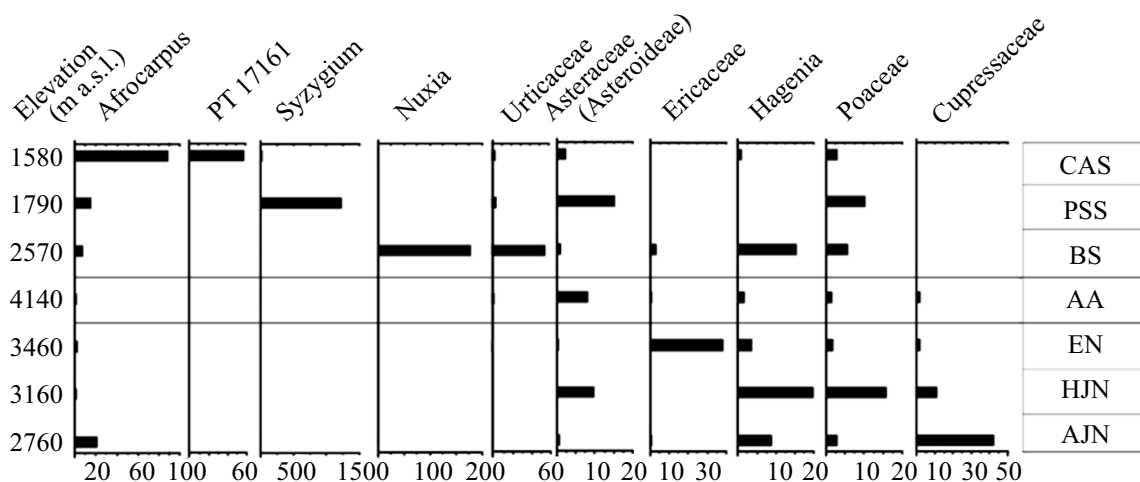


Рис. 5. Диаграмма скоростей аккумуляции пыльцы доминирующих палинотипов в спектрах современного пыльцевого дождя в разных растительных сообществах гор Бале (п.з. см⁻² год⁻¹) (значения уменьшены в 100 раз). CAS – каркасово-афрокарповый лес с *Coffea arabica*; PSS – среднегорный лес с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria*; BS – бамбуковый пояс с преобладанием *Oldeania alpina*; AA – афро-альпийский высокогорный пояс; EN – вересковый пояс; HJN – хагениево-можжевеловый лес; AJN – афрокарпово-можжевеловый лес с *Hagenia abyssinica*.

Hagenia и Cupressaceae (*Juniperus*) – в HJN (26% (1950 п.з. см⁻² год⁻¹) и 14% (1090 п.з. см⁻² год⁻¹)) соответственно), Cupressaceae и *Afrocarpus* – в AJN (36% (4200 п.з. см⁻² год⁻¹) и 17% (2010 п.з. см⁻² год⁻¹)) соответственно) (рис. 4, 5). Выделяется из этого ряда только спектр BS. Пыльцевые зерна злаков, которые могут быть отнесены к преобладающему здесь в растительности бамбуку *Oldeania alpina* (Poaceae), встречаются в спектре редко (2% и 540 п.з. см⁻² год⁻¹). Доминирующие палинотипы

спектра BS – *Nuxia* (58% и 17510 п.з. см⁻² год⁻¹) и Urticaceae (18% и 5510 п.з. см⁻² год⁻¹). Спектр плато Санетти (AA) – единственный из изученных, в котором преобладает недревесная пыльца (66%) (рис. 4).

Суммарная скорость аккумуляции пыльцы (PAR) значительно варьирует в разных сообществах (2400–149380 (медиана – 11620) п.з. см⁻² год⁻¹) (рис. 6). Минимальное значение отмечено в спектре плато Санетти (AA),

максимальное — в спектре леса с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria* (PSS). На южном склоне значения PAR выше (медиана — 29960), чем на северном (медиана — 6860). В пыльцевом спектре CAS суммарная PAR составляет 25830 п.з. см⁻² год⁻¹, а в спектре BS — 29960 п.з. см⁻² год⁻¹. Суммарная PAR спектра EN составляет 6080 п.з. см⁻² год⁻¹, спектра HJN — 7530 п.з. см⁻² год⁻¹, а спектра AJN — 11620 п.з. см⁻² год⁻¹.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Взаимосвязь между пыльцевым дождем и продуцирующей его растительностью не является однозначной, поскольку различия в синдроме опыления, фенологии растений, влиянии климатических, орографических и множества других факторов могут привести как к чрезмерной представленности пыльцы одних растений, так и к недостаточной представленности других. Ранее было показано, что годовые пыльцевые спектры ловушек Бехлинга адекватно отражают окружающую растительность в тропиках с приемлемым уровнем достоверности (Jantz *et al.*, 2013). Полученные нами результаты по составу пыльцевого дождя в целом подтверждают этот вывод. Однако были выявлены также и некоторые разногласия между составом спектров и доминирующими таксонами растений, что может быть вызвано целым рядом причин, которые мы обсудим ниже.

Преобладающие палинотипы изученных пыльцевых спектров в целом соответствуют доминирующим таксонам растительных сообществ, в которых экспонировались ловушки (табл., рис. 4). *Afrocarpus* преобладает в CAS, так же как и в субрецентных образцах из тех же мест (Umer *et al.*, 2007). *Syzygium*

преобладает в PSS, однако нигде в литературе не зарегистрировано такого высокого содержания его пыльцы в субрецентных спектрах (рис. 4, 5). Так, у Боннефилля с соавт. (Bonnefille *et al.*, 1993) наиболее сходные растительные сообщества с аналогичных высот представлены лесами, в которых преобладает исключительно *Pouteria*, а *Syzygium*, хоть и отмечается в описании растительности, но только как сопутствующий вид среди множества других древесных пород.

Согласно Умеру с соавт. (Umer *et al.*, 2007) и нашим данным, высокое содержание пыльцы *Hagenia* и Cupressaceae отмечено в афро-горном лесу северного склона (HJN), что совпадает с составом доминант растительного пояса. Такая же закономерность отмечена и для эрикоидного пояса как в нашем спектре EN, так и по литературным данным (Bonnefille, 1983; Umer *et al.*, 2007). Также с литературными данными полностью согласуется и состав доминантов спектра AJN — здесь *Afrocarpus* и Cupressaceae преобладают и в современном пыльцевом дожде, и в субрецентных спектрах почвы (Bonnefille, 1983). По нашим данным, спектр пыльцевого дождя афро-альпийского пояса (AA) характеризуется преобладанием пыльцы Asteraceae, что также согласуется с составом растительности (табл., рис. 4, 5). Однако в работе Умера с соавт. (Umer *et al.*, 2007) в почвенных спектрах афро-альпийского пояса соотношение Asteraceae и Poaceae варьирует примерно одинаково (10–27% и 11–22% соответственно), тогда как в нашем исследовании доминирует пыльца Asteraceae (Asteroideae) (41%), а содержание пыльцы Poaceae достигает только 7% (рис. 4). Такое несоответствие результатов нашего и предыдущих исследований может быть связано как с локальными особенностями мест сбора образцов (высокая мозаичность афро-альпийской

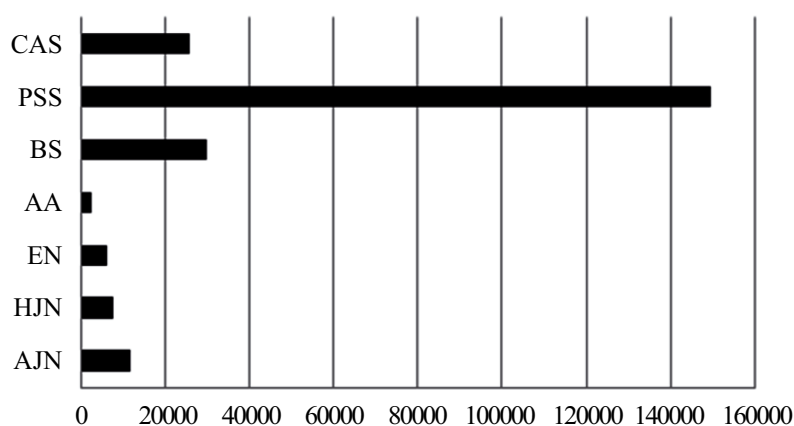


Рис. 6. Суммарная скорость аккумуляции пыльцы (п.з. см⁻² год⁻¹). CAS — каркасово-афрокарповый лес с *Coffea arabica*; PSS — среднегорный лес с преобладанием *Syzygium* и *Pouteria*; BS — бамбуковый пояс с преобладанием *Oldeania alpina*; AA — афро-альпийский высокогорный пояс; EN — вересковый пояс; HJN — хагениево-можжевельный лес; AJN — афрокарпово-можжевельный лес с *Hagenia abyssinica*.

растительности), так и разным временем формирования спектров.

В то же время изучение спектров показало, что широко распространенный таксон в растительности не всегда хорошо представлен в пыльцевых спектрах. Так, например, *Coffea* и *Warburgia* отсутствуют в образце CAS, а *Celtis* недопредставлен; *Pouteria* и *Ocotea* отсутствуют в PSS; *Schefflera* (*Astropanax*) отсутствует, а *Roaceae* недопредставлен в BS; и *Alchemilla* отсутствует в AA. Мы предполагаем, что одной из причин отсутствия или низкого содержания пыльцы в образцах может быть разная пыльцевая продукция видов. Считается, что абиотическое опыление (ветром, водой) коррелирует с высокой продукцией пыльцы, в то время как биотическое (насекомыми, птицами, летучими мышами) — с низкой (Pattimore, 2017). Например, высокое содержание *Hagenia*, *Afrocarpus*, *Cupressaceae* в исследованных нами пыльцевых спектрах, вероятно, связано с анемофилией (Tomlinson *et al.*, 1991; Feyissa *et al.*, 2007) и, следовательно, с большим количеством производимой пыльцы. Другим примером корреляции между способом опыления и пыльцевой продукцией является отсутствие или низкое содержание пыльцы *Ocotea*, *Sapindaceae*, *Hypericum* и *Warburgia*, широко распространенных в растительности. Для этих таксонов характерно биотическое опыление (Schüler, Hemp, 2016; Montagna *et al.*, 2018; Pereira Nunes, Vallejo-Marín, 2022) и, вероятно, низкая пыльцевая продукция. Прямые подсчеты пыльцевой продукции трудоемки и редки, а для растений Восточной Африки крайне малочисленны.

Однако обилие того или иного палинотипа не всегда объясняется только синдромом опыления. Так, пыльца насекомоопыляемой *Schefflera* (*Astropanax*) в нашем исследовании малочисленна в спектрах, а в изученных ранее — наоборот (Umer *et al.*, 2007; Schüler *et al.*, 2014). *Pouteria adolfi-friederici* отсутствует в пыльцевом спектре PSS, что мы связываем с энтомофилией этого вида (Schüler, Hemp, 2016). Однако же в работе по субрецентным спектрам юго-западной Эфиопии *Pouteria* доминирует в спектре афро-горного леса (Bonnefille *et al.*, 1993). Эти противоречивые результаты могут быть связаны с широким распространением *Schefflera* (*Astropanax*) и *Pouteria* в местах исследований, проведенных ранее (Bonnefille *et al.*, 1993; Umer *et al.*, 2007; Schüler *et al.*, 2014). Так, для соответствующего спектра из юго-западной Эфиопии авторами указывается, что *Pouteria* является абсолютным доминантом древесного яруса, в то время как остальные древесные виды представлены значительным числом таксонов, в силу чего каждый из них немногочислен в конкретном местообитании (Bonnefille *et al.*, 1993).

Пыльца *Celtis* встречается в спектре каркасово-афрокарпового леса южного склона (CAS)

редко (2%), несмотря на то что в окружающей ловушку растительности *Celtis* был широко представлен, а виды этого рода опыляются как ветром, так и насекомыми (амбофилия) (Sattarian, 2006) и, вероятно, должны давать огромное количество пыльцевых зерен. Интересно, что во влажных полупустынных лесах Ганы, где представители рода *Celtis* являются доминирующим элементом растительности, этот палинотип постоянно перепредставлен в спектрах (Julier *et al.*, 2019). Кроме того, пыльца *Cannabaceae* (*Celtis* и *Trema*) была в изобилии отмечена в образцах из лесов юго-западной Эфиопии (Bonnefille *et al.*, 1993).

Такая же ситуация наблюдается и с отсутствием пыльцы *Coffea arabica* в спектре каркасово-афрокарпового леса (CAS), где кофе образует густой подлесок. Вероятно, это также связано с особенностями репродуктивной биологии этого вида. *Coffea arabica* — самосовместим (Geeraert *et al.*, 2019), но время от времени посещается насекомыми, например, *Apis mellifera monticola*, *Xylocopa* sp. и другими видами пчел, а также мухами (*Eristalodes* sp., *Sarcophaga* sp.) (Geeraert *et al.*, 2019). Мы считаем, что пыльцевая продукция кофе может быть низкой, а рассеивание пыльцы незначительно, поэтому пыльца не попадает в пыльцевые ловушки.

Интерпретируя спектры современного пыльцевого дождя, важно учитывать не только способ опыления, но и встречаемость растений вокруг ловушек. Пыльца *Asteraceae* (*Asteroideae*) преобладает в спектре AA (41%) несмотря на то, что эти растения опыляются насекомыми. Такая же закономерность отмечена для *Nuxia* в спектре BS (58%) и *Syzygium* (81%) в спектре PSS. Известно, что *Syzygium guineense* опыляется медоносными пчелами (Wubie *et al.*, 2014), что часто соответствует низкой пыльцевой продукции. Тем не менее исследования последних лет показывают, что некоторые виды рода *Syzygium* также могут быть ветроопыляемыми или обладать амбофилией (Bajpai *et al.*, 2012; Raju *et al.*, 2014). Проблема чрезмерной представленности пыльцы конкретных таксонов уже встречалась в современных исследованиях пыльцевого дождя. Так, Ньюманн с соавт. (Niemann *et al.*, 2010) сталкивались с проблемой перепредставленности *Suraceae* (65%) и *Lycopodium cernuum* (75%) в спектрах из Эквадорских Анд. Вероятно, это может быть связано с обилием конкретных видов на локальном участке исследования очень близко к месту расположения ловушки (Schüler *et al.*, 2014), что приводит к избыточному содержанию пыльцы в спектре.

Мы полагаем, что пыльцу ряда таксонов в составе изученных спектров можно считать недопредставленной. Пыльца *Roaceae* немногочисленна в образце из пыльцевой ловушки бамбукового пояса (рис. 4, 5), несмотря на широкое распространение бамбука *Oldeania alpina* и характерную для него анемофилию. Одна из возможных

причин — эндогенная ритмика цветения бамбука. Существует предположение, что он цветет раз в 15–50 лет (Sertse *et al.*, 2011), однако для высокогорий Эфиопии жизненный цикл этого вида бамбука точно не известен. В нашем исследовании период наблюдений не совпал с периодом цветения бамбука. Сравнение наших результатов с другими работами показало, что в поверхностных образцах юго-западной части Эфиопии количество пыльцы Poaceae достигает 40% (Bonnefille *et al.*, 1993), на горе Элгон (Уганда) — 24% (Hamilton, 1982). Вероятно, поверхностные спектры отражают пыльцевой дождь более чем за один год. Кроме того, неодинаковое содержание пыльцы Poaceae для бамбуковой зоны по нашим и литературным данным может быть отражением разного состава травянистого покрова. В местах отбора проб в ранее проведенных работах (Hamilton, 1982; Bonnefille *et al.*, 1993) могло быть больше травянистых напочвенных злаков, которые привнесли значительное количество пыльцы Poaceae в изученные образцы. Отличить пыльцевые зерна *Oldeania alpina* от пыльцы других дикорастущих злаков не представляется возможным. Данные о размере его пыльцы противоречивы. Одни источники отмечают, что этот вид бамбука может производить крупную пыльцу (> 45 мкм) (Bonnefille *et al.*, 1993), в то время как другие относят ее к меньшему размерному классу (Hamilton, 1982). Несколько опубликованных фотографий пыльцевых зерен *Oldeania alpina* показывают, что она почти не отличается от пыльцы других диких злаков (Page, 1978).

Помимо продукции пыльцы, обилия растений в составе растительного сообщества и ритма цветения, на состав пыльцевых спектров влияет занос пыльцы — перемещение пыльцевых зерен и спор преимущественно ветром на дальние расстояния (Jantz *et al.*, 2013; Verlhac *et al.*, 2018). Кершоу и Стрикланд (Kershaw, Strickland, 1990) предположили, что пыльца в тропических лесах обычно оседает в пределах 10 м от источника пыления из-за высокой доли насекомопыляемых растений в растительности, слабых ветров между стволами и сильных дождей. Однако как в нашем исследовании, так и в литературе (Bonnefille, 1983; Bonnefille *et al.*, 1993; Umer *et al.*, 2007) это предположение не подтверждается. Так, *Hagenia abyssinica* имеет высотный диапазон распространения в пределах 2300–3200 м н.у.м. При этом ее пыльца отмечена как в пыльцевом спектре CAS (1580 м н.у.м.), так и в спектре AA (4140 м н.у.м.) (рис. 5). В обоих спектрах она является заносной. Полученные нами результаты, как и данные других авторов (Umer *et al.*, 2007), свидетельствуют о том, что пыльца хагении достаточно легко переносится как вверх, так и вниз по склонам вне зависимости от структуры растительных сообществ. Пыльца *Afrocarpus* отмечена во всех образцах пыльцевого дождя гор Бале.

Такие же результаты получены при изучении субрецентных спектров поверхностных образцов почв из афро-горных лесов юго-западной Эфиопии (Bonnefille *et al.*, 1993). Авторы рассматривают обнаружение пыльцы *Afrocarpus* как результат дальнего переноса, так как расстояние до ближайшего источника пыльцы в некоторых точках отбора образцов составляло 50–100 километров (Bonnefille *et al.*, 1993). Таким образом, перенос пыльцы может происходить из нижележащих растительных сообществ в вышележащие, как в Андах (Niemann *et al.*, 2010), и наоборот, как в Западной Африке (Verlhac *et al.*, 2018).

Кроме восходящего и нисходящего переноса вдоль одного склона перенос пыльцы может осуществляться между разными топографическими зонами (южный и северный склоны, плато). Наиболее ярко это выражено в пыльцевом спектре высокогорного плато Санетти (AA). Здесь только 18 из 25 палинотипов соответствуют местной растительности (Miehe, Miehe, 1994). Оставшиеся 7 пыльцевых типов — пыльца древесных растений, не встречающихся на плато Санетти, и занесенная с нижележащих склонов (рис. 4). В разные сезоны в горах Бале дуют сухие северо-восточные пассаты и влажные юго-западные муссоны (Uhlig, 1988), что приводит к дальнему заносу пыльцы на плато как с южного, так и с северного склона.

Предполагается, что чем более открыта структура растительного сообщества, тем выше доля дальнезаносной пыльцы (Matthias *et al.*, 2015). В нашем исследовании наибольшее число и доля заносных палинотипов отмечены для спектров EN и AA (четыре и семь палинотипов, 9% и 22% соответственно). Транспорт пыльцы в EN может быть связан с жизненной формой *Erica*. На высоте 3460 м н.у.м. это карликовый кустарник, который образует открытые и низкие верещатники. Наибольшая доля заносной пыльцы отмечена в спектре AA. Растительность афро-альпийского пояса мозаичная и низкорослая. В основном она образована плотнодерновинными злаками и карликовыми подушковидными представителями *Helichrysum* spp. высотой 30–50 см (Miehe, Miehe, 1994; Bussmann, 2006). Сходные данные получены на горе Килиманджаро, где в спектрах высокогорного леса с более открытой растительностью (по сравнению с нижележащими лесами) отмечено 11 заносных пыльцевых типов (Schüler *et al.*, 2014).

Помимо сравнения флористического состава растительности и состава палиноспектров помочь отличить заносную пыльцу может анализ значений скорости аккумуляции пыльцы. Например, скорость аккумуляции пыльцы *Hagenia*, перенесенной в спектры CAS и AA, намного ниже, чем в HJN, где это растение широко распространено (рис. 5). То же самое относится и к значениям PAR *Afrocarpus*, занесенным в спектры BS, AA,

EN и HJN, по сравнению с CAS, PSS и AJN, где он произрастает.

Значения суммарной PAR на южном склоне в целом выше, чем на северном (рис. 6). Южный склон, в силу климатической и топографической разницы, богаче и разнообразней в таксономическом плане (Miehe, Miehe, 1994). Вероятно, это и отразилось в более высоких показателях PAR. Отдельно стоит отметить значения PAR в спектре PSS. Суммарная PAR этого спектра в 5 раз превышает значения суммарной PAR для других точек южного склона (CAS и BS) (рис. 6). Основной вклад вносит пыльца *Syzygium*, преобладающая в данном спектре ($120960 \text{ п.з. см}^{-2} \text{ год}^{-1}$). Если не учитывать этот палинотип при подсчете, то значение суммарной PAR спектра PSS станет вполне сопоставимым ($28420 \text{ п.з. см}^{-2} \text{ год}^{-1}$) с другими показателями южного склона. Мы предполагаем, что причиной таких высоких значений может быть попадание пыльников *Syzygium* в ловушку. Другое возможное объяснение — двукратное цветение *Syzygium guineense* при двух сезонах дождей, что характерно для гор Бале (Miehe, Miehe, 1994): вид цветет во время короткого засушливого сезона и ближе к концу продолжительных дождей (Orwa *et al.*, 2009).

Ведение сельского хозяйства на северном склоне привело к сокращению лесных участков до небольших кластеров среди пастбищ и сельскохозяйственных полей и обеднению флористического состава леса (Uhlir, Uhlir, 1991). Относительно низкие значения PAR на северном склоне могут быть также связаны с таким активным антропогенным воздействием (рис. 5, 6). Для получения дров и угля (Hamilton, 1982) на северном склоне гор Бале вырубали деревья *Juniperus*, *Afrocarpus*, *Hagenia*, которые опыляются ветром (Tomlinson *et al.*, 1991; Negash, 2021) и, вероятно, производят пыльцу в большом количестве. Снижение в растительности доли растений с высокой продукцией пыльцы могло найти отражение в низких значениях PAR этого склона.

Ранее высказывалось предположение, что значения суммарной PAR ниже в открытых сообществах по сравнению с лесами с закрытым пологом (Niemann *et al.*, 2010). Полученные нами данные подтверждают эту гипотезу: значения суммарной PAR северного склона как минимум в 2 раза ниже южного. Наиболее ярко эта тенденция выражена в преимущественно открытых растительных сообществах — в вересковом и афро-альпийском поясах, где значения суммарной PAR составляют всего 6080 и $2400 \text{ п.з. см}^{-2} \text{ год}^{-1}$ соответственно. В этих растительных сообществах представлены только 1–2 яруса растительности в отличие от лесных сообществ, особенно южного склона, имеющих сложную многоярусную структуру и высокое таксономическое разнообразие. К тому же суровые климатические условия высокогорья (сильные

ветра, резкие перепады дневных и ночных температур) не способствуют высокой пыльцевой продуктивности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что спектры современного пыльцевого дождя гор Бале в целом хорошо отражают доминирующие таксоны растительности. В большинстве случаев преобладает пыльца анемофильных древесных видов, в то время как вклад пыльцы недревесных и энтомофильных видов невелик. Исключением из этого правила являются спектры экстремальных местообитаний высокогорья (выше 3500 м.у.м.) — верескового и афро-альпийского поясов растительности.

На формирование спектров современного пыльцевого дождя влияют пыльцевая продукция видов и особенности опыления, локальное распределение источников пыления в местах установки ловушек, занос пыльцы из других растительных сообществ. Для лучшего понимания совместной работы этих факторов необходимы масштабные исследования репродуктивной биологии разных видов, проведение тщательных количественных геоботанических описаний в местах установки пыльцевых ловушек.

Показано, что открытая структура растительного сообщества способствует интенсивному заносу пыльцы. Значения суммарной скорости аккумуляции пыльцы в открытых сообществах ниже, чем в обладающих густым древесным пологом. Антропогенное воздействие, вероятно, также ведет к уменьшению PAR в спектрах нарушенных растительных сообществ.

Данное исследование — первый пробный шаг к изучению современных пыльцевых спектров гор Бале. Чтобы более полно понять процессы и факторы формирования современного пыльцевого дождя в тропических условиях, необходимы более длительные и многочисленные исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам Совместной Российско-Эфиопской биологической экспедиции (JERBE), в особенности Андрею Анатольевичу Даркову, Solomon Yirga и Habte Debella Jebessa. Авторы благодарят администрацию национального парка Горы Бале (Bale Mountains National Park), а также нашего гида Daniel Telay и водителя Владимира Белехова. Авторы благодарны сотрудникам Гербария МГУ имени М.В. Ломоносова (MW) и гербария Университета Аддис-Абебы (ETH) за предоставленный гербарный материал для создания эталонной пыльцевой коллекции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 1022033100172-2-1.6.19 *Биогеоценология и эволюция экосистем* (FFER-2024-0025)).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Отсутствует.

БИОЭТИКА

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Носова М.Б. Исследования современных пыльцевых спектров: инструменты, подходы, современные направления // Бот. жур. 2020. Т. 105. № 12. С. 1147–1168.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620120145>
- African Pollen Database* [Electronic resource]. 2005. URL: <http://apd.sedoo.fr/pollen/>
- Bajpai A., Singh A.K., Ravishankar H. Reproductive phenology, flower biology and pollination in jamun (*Syzygium cumini* L.) // Indian J. Hortic. 2012. V.69. №3. P. 416–419.
- Behling H., Cohen M.C.L., Lara R.J. Studies on Holocene mangrove ecosystem dynamics of the Bragança Peninsula in North-Eastern Pará, Brazil // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2001. V. 167. P. 225–242.
[https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00239-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00239-X)
- Bittner L., Bliedtner M., Grady D., Gil-Romera G., Martin-Jones C., Lemma B., Mekonnen B., Lamb H.F., Yang H., Glaser B., Szidat S., Salazar G., Rose N.L., Opgenoorth L., Miehe G., Zech W., Zech M. Revisiting afro-alpine Lake Garba Guracha in the Bale Mountains of Ethiopia: rationale, chronology, geochemistry, and paleoenvironmental implications // J. Paleolimnol. 2020. V. 64. P. 293–314.
<https://doi.org/10.1007/s10933-020-00138-w>
- Bonnefille R. Evidence for a cooler and drier climate in the Ethiopian uplands towards 2.5 Myr ago // Nature. 1983. V. 303. № 5917. P. 487–491.
<https://doi.org/10.1038/303487a0>
- Bonnefille R., Buchet G., Friis I., Kelbessa E., Mohammed M.U. Modern pollen rain on an altitudinal range of forests and woodlands in South West Ethiopia // Opera Botanica. 1993. V. 121. P. 71–84.
- Bush M.B., Correa-Metrio A., van Woesik R., Collins A., Hanselman J., Martinez P., McMichael C.N. Modern pollen assemblages of the Neotropics // J. Biogeogr. 2021. V. 48. № 1. P. 231–241.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13960>
- Bussmann R.W. The forest vegetation of Harenna escarpment (Bale Province, Ethiopia) – syntaxonomy and phytogeographical affinities // Phytocoenologia. 1997. V. 27. № 1. P. 1–23.
<https://doi.org/10.1127/phyto/27/1997/1>
- Bussmann R.W. Vegetation zonation and nomenclature of African mountains – an overview // Lyonia. 2006. V. 11. № 1. P. 41–66.
- Fægri K., Iversen J. Textbook of pollen analysis. 3d ed. New York: Hafner Press, 1975. 295 p.
- Feyissa T., Nybom H., Bartish I.V., Welander M. Analysis of genetic diversity in the endangered tropical tree species *Hagenia abyssinica* using ISSR markers // Genet. Resour. Crop Evol. 2007. V. 54. P. 947–958.
<https://doi.org/10.1007/s10722-006-9155-8>
- Friis I. Zonation of the forest vegetation on the south slopes of Bale Mountains, South Ethiopia // Sinet: Ethiopian Journal of Science. 1986. Suppl. 9. P. 29–44.
- Geeraert L., Aerts R., Jordaens K., Dox I., Wellens S., Couri M., Berecha G., Honnay O. Intensification of Ethiopian coffee agroforestry drives impoverishment of the Arabica coffee flower visiting bee and fly communities // Agrofor. Syst. 2019. V. 93. P. 1729–1739.
<https://doi.org/10.1007/s10457-018-0280-0>
- Gil-Romera G., Adolf C., Benito B.M., Bittner L., Johansson M.U., Grady D.A., Lamb H.F., Lemma B., Fekadu M., Glaser B., Mekonnen B., Sevilla-Callejo M., Zech M., Zech W., Miehe G. Long-term fire resilience of the Ericaceous Belt, Bale Mountains, Ethiopia // Biol Lett. 2019. V. 15. № 7. 20190357.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0357>
- Githumbi E.N. Holocene environmental and human interactions in East Africa: PhD Thesis. York: University of York, 2017. 213 p.
- Gosling W.D., Miller C.S., Livingstone D.A. Atlas of the tropical West African pollen flora // Rev. Palaeobot. Palynol. 2013. V. 199. P. 1–135.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.01.003>
- Grimm E.C. TGView [software]. Ver. 2.0.2. Illinois State Museum, Springfield, 2004.
- Hamilton A.C. Environmental history of East Africa. A Study of the Quaternary. London: Acad. Press, 1982. 328 p.
- Haselhorst D.S., Moreno J.E., Punyasena S.W. Assessing the influence of vegetation structure and phenological variability on pollen-vegetation relationships using a 15-year Neotropical pollen rain record // J Veg Sci. 2020. V. 31. P. 606–615.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12897>
- Hedberg O. Altitudinal zonation of the vegetation on the East African Mountains // Bot. J. Linn. Soc. Botany. 1955. V. 165. № 2. P. 134–136.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1955.tb00730.x>
- Hicks S., Ammann B., Latalowa M., Pardoe H.S., Tinsley H. European Pollen Monitoring Programme. Project

- description and Guidelines. Oulu: Oulu University Press, 1996. 28 p.
- Hicks S., Hyvärinen H. Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeoecological implications // Grana. 1999. V.38. №4. P. 228–242.
<https://doi.org/10.1080/001731300750044618>
- Hillman J.C. The Bale Mountains National Park area, Southeast Ethiopia, and its management // Mt. Res. Dev. 1988. V. 8. № 2–3. P. 253–258.
<https://doi.org/10.2307/3673456>
- Jantz N., Homeier J., León-Yáñez S., Moscoso A., Behling H. Trapping pollen in the tropics – comparing modern pollen rain spectra of different pollen traps and surface samples across Andean vegetation zones // Rev. Palaeobot. Palynol. 2013. V. 193. P. 57–69.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.01.011>
- Julier A.C.M., Jardine P.E., Adu-Bredu S., Coe A.L., Fraser W.T., Lomax B.H., Malhi Y., Moore S., Gosling W.D. Variability in modern pollen rain from moist and wet tropical forest plots in Ghana, West Africa // Grana. 2019. V. 58. № 1. P. 45–62.
<https://doi.org/10.1080/00173134.2018.1510027>
- Julier A.C.M., Manzano S., Razanatoa E., Razafimanantsoa A.H.I. Modern pollen studies from tropical Africa and their use in palaeoecology // Quaternary vegetation dynamics – the African Pollen Database. Ed. Runge J. Leiden: CRC Press; 2021. P. 317–348.
<https://doi.org/10.1201/9781003162766-21>
- Kershaw A.P., Strickland K.M. A 10 year pollen trapping record from rainforest in northeastern Queensland, Australia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1990. V. 64. № 1–4. P. 281–288.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90143-7](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90143-7)
- Kidane Y., Stahlmann R., Beierkuhnlein C. Vegetation dynamics, and land use and land cover change in the Bale Mountains, Ethiopia // Environ. Monit. Assess. 2012. V. 184. P. 7473–7489.
<https://doi.org/10.1007/s10661-011-2514-8>
- Kuzmicheva E.A., Debella H.J., Khasanov B.F., Krylovich O.A., Girmay W., Vasyukov D.D., Yirga S., Savinetsky A.B. Ecosystems' history of the Bale Mountains // Ethiopian Journal of Biological Sciences. 2017. V. 16. P. 61–94.
- Kuzmicheva E.A., Khasanov B.F., Krylovich O.A., Debella H.J., Worku W.G., Yirga S., Savinetsky A.B. Vegetation and climate history of the Harennna Forest (Bale Mountains, Ethiopia) in the Holocene // Biol. Bull. 2018. V. 45. № 6. P. 537–548.
<https://doi.org/10.1134/S1062359018060067>
- Lisitsyna O.V., Hicks S., Huusko A. Do moss samples, pollen traps and modern lake sediments all collect pollen in the same way? A comparison from the forest limit area of northernmost Europe // Veg. Hist. Archaeobot. 2012. V. 21. P. 187–199.
<https://doi.org/10.1007/s00334-011-0335-x>
- Magri D., Di Rita F. Archaeopalynological preparation techniques // Plant microtechniques and protocols / Eds Yeung E.C.T., Stasolla C., Sumner M.J., Huang B.G. New York: Springer, 2015. P. 495–506.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-19944-3_27
- Martin A.C., Harvey W.J. The Global Pollen Project: a new tool for pollen identification and the dissemination of physical reference collections // Methods Ecol. Evol. 2017. V. 8. P. 892–897.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12752>
- Matthias I., Semmler M.S.S., Giesecke T. Pollen diversity captures landscape structure and diversity // J. Ecol. 2015. V. 103. P. 880–890.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12404>
- Messerli B., Winiger M. Climate, environmental change and resources of the African mountains from the Mediterranean to the Equator // Mt. Res. Dev. 1992. V. 12. № 4. P. 315–336.
<https://doi.org/10.2307/3673683>
- Miehe S., Miehe G. Ericaceous forests and heathlands in the Bale Mountains of South Ethiopia: ecology and man's impact. Hamburg: T. Warnke, 1994. 206 p.
- Mohammed M.U., Bonnefille R. A late Glacial/late Holocene pollen record from a highland peat at Tamsaa, Bale Mountains, south Ethiopia // Glob. Planet. Change. 1998. V. 16–17. P. 121–129.
[https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00025-3](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00025-3)
- Montagna T., Silva J.Z., Pikart T.G., Reis M.S. Reproductive ecology of *Ocotea catharinensis*, an endangered tree species // Plant Biol. 2018. V. 20. 5. P. 926–935.
<https://doi.org/10.1111/plb.12847>
- Moore P.D., Webb J.A., Collison M.E. Pollen analysis. 2nd Edition. Oxford: Blackwell, 1991. 216 p.
- Negash L. A selection of African native trees: biology, uses, propagation and restoration techniques. Addis Ababa, 2021. 621 p.
- Niemann H., Brunschön C., Behling H. Vegetation/modern pollen rain relationship along an altitudinal transect between 1920 and 3185 m a.s.l. in the Podocarpus National Park region, southeastern Ecuadorian Andes // Rev. Palaeobot. Palynol. 2010. V. 159. P. 69–80.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.11.001>
- Orwa C., Mutua A., Kindt R., Jamnadass R., Anthony S. *Syzygium guineense* (Willd.) DC. // Agroforestry Database: A Tree Reference and Selection Guide, Version 4.0. 2009. 5 p.
- PalDat – Palynological Database. 2000. URL: <https://www.palдат.org/>
- Page J.S. A scanning electron microscope survey of grass pollen // Kew Bull. 1978. V. 32. № 2. P. 313–319.
<https://doi.org/10.2307/4117102>
- Pattemore D.E. Pollination // Encyclopedia of applied plant sciences. 2nd ed. / Eds Thomas B., Murray B.G., Murphy D.J. Amsterdam: Elsevier, 2017. P. 309–320.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00044-7>
- Pereira Nunes C.E., Vallejo-Marín M. How much pollen do bee-like floral vibrations remove from different types

- of anthers? // *Int. J. Plant Sci.* 2022. V. 183. № 9. P. 768–776.
<https://doi.org/10.1086/722296>
- Raju A.J.S., Krishna J.R., Chandra P.H. Reproductive ecology of *Syzygium alternifolium* (Myrtaceae) an endemic and endangered tropical tree species in the southern Eastern Ghats of India // *Journal of Threatened Taxa*. 2014. V. 6. № 9. P. 6153–6171.
<https://doi.org/10.11609/JoTT.o3768.6153-71>
- Reille M. Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord. Suppl. 2. Marseille: Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, 1998. 525 p.
- Sattarian A. Contribution to the biosystematics of *Celtis* L. (Celtidaceae) with special emphasis on the African species. Ph.D. dissertation. Wageningen: Wageningen Universiteit, 2006. 142 P.
<https://doi.org/10.18174/121819>
- Schüler L., Hemp A., Behling H. Relationship between vegetation and modern pollen-rain along an elevational gradient on Kilimanjaro, Tanzania // *Holocene*. 2014. V. 24. № 6. P. 702–713.
<https://doi.org/10.1177/0959683614526939>
- Schüler L., Hemp A. Atlas of pollen and spores and their parent taxa of Mt Kilimanjaro and tropical East Africa // *Quat. Int.* 2016. V. 425. P. 301–386.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.07.038>
- Sertse D., Disasa T., Bekele K., Alebachew M., Kebede Y., Eshete N., Eshetu S. Mass flowering and death of bamboo: a potential threat to biodiversity and livelihoods in Ethiopia // *J. Bio. Env. Sci.* 2011. V. 1. № 5. P. 16–25.
- Severova E.E., Nilova M.V., Devyatov A.G., Volkova O.A., Mayorov S.R., Polevova S.V., Platonova A.G., Rudko A.I., Filin V.R., Firnin D.M. Botany-collection.bio.msu.ru: information system on plant morphology and anatomy // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2016. V. 71. P. 126–127.
<https://doi.org/10.3103/S0096392516030111>
- Stockmarr J. Determination of spore concentration with an electronic particle counter // *Geological Survey of Denmark Yearbook*. 1973. V. 1972. P. 87–89.
- Tauber H. A static non-overload pollen collector // *New-Phytol.* 1974. V. 73. № 2. P. 359–369.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1974.tb04770.x>
- The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. V. 181. № 1. P. 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Tomlinson P.B., Braggins J.E., Rattenbury J.A. Pollination drop in relation to cone morphology in Podocarpaceae: a novel reproductive mechanism // *Am. J. Bot.* 1991. V. 78. № 9. P. 1289–1303.
<https://doi.org/10.2307/2444932>
- Uhlig S.K. Mountain forests and the upper tree limit on the Southeastern Plateau of Ethiopia // *Mt. Res. Dev.* 1988. V. 8. № 2–3. P. 227–234.
<https://doi.org/10.2307/3673452>
- Uhlig S.K., Uhlig K. Studies on the altitudinal zonation of forests and alpine plants in the central Bale Mountains, Ethiopia // *Mt. Res. Dev.* 1991. V. 11. № 2. P. 153–156.
<https://doi.org/10.2307/3673574>
- Umer M., Lamb H.F., Bonnefille R., Lézine A.M., Tierce-lin J.J., Gibert E., Cazet J.P., Watrin J. Late Pleistocene and Holocene vegetation history of the Bale Mountains, Ethiopia // *Quat. Sci. Rev.* 2007. V. 26. № 17–18. P. 2229–2246.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.05.004>
- Verlhac L., Izumi K., Lézine A.M., Lemonnie, K., Buchet G., Achoundong G., Tchiengué B. Altitudinal distribution of pollen, plants and biomes in the Cameroon highlands // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2018. V. 259. P. 21–28.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.09.011>
- Woldu Z., Feoli E., Nigatu L. Partitioning an elevation gradient of vegetation from Southeastern Ethiopia by probabilistic methods // *Vegetatio*. 1989. V. 81. № 1–2. P. 189–198.
<https://doi.org/10.1007/BF00045524>
- Wubie A.J., Bezabeh A., Kebede K. Floral phenology and pollen potential of honey bee plants in North-East dry land areas of Amhara region, Ethiopia // *Journal of Agriculture and Veterinary Science*. 2014. V. 7. № 5. P. 36–49.
<https://doi.org/10.9790/2380-07513649>

Modern pollen rain in the Bale Mountains (Ethiopia) along an elevational gradient

K. A. Savina¹, E. A. Kuzmicheva^{1, #}, E. E. Severova^{2, 3}, B. F. Khasanov^{1, 4},
W. W. Girmay⁵, S. Nemomissa⁵, O. A. Krylovich¹, A. B. Savinetsky¹

¹*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 119071*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, 119991*

³*MSU-BIT University, Schenzhen, China, 518172*

⁴*National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russia, 109028*

⁵*Addis Ababa University, Addis Ababa, Ethiopia, P.O. Box 1176*

[#]*e-mail kuzmicheva.evgeniya@gmail.com*

A modern pollen rain study along an altitudinal gradient in the Bale Mountains National Park (Ethiopia, East Africa) was carried out from 1580 m a.s.l. to 4110 m a.s.l. The contents of seven artificial pollen traps from seven plant communities corresponding to different altitudinal belts were investigated. Pollen spectra reflect dominant taxa of plant communities in most cases. However, the pollen of some widespread plants was underrepresented in the spectra due to low pollen production, flowering rhythms, and local features of the vegetation cover. Long-distance pollen transport was noted in all plant communities, but it was most pronounced in open communities.

Keywords: East Africa, tropical forests, artificial pollen traps, pollen accumulation rate, afro-alpine vegetation, pollen production