

© Автор 2024 г. Открытый доступ.  
Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution  
License 4.0 International (CC BY 4.0)



© The Author 2024. Open access.  
Content is available under Creative Commons Attribution  
License 4.0 International (CC BY 4.0)

УДК 551.79+551.8+581.52

<https://doi.org/10.30730/gtrz.2024.8.2.127-141>  
<https://www.elibrary.ru/evlhaw>

## Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры горных территорий на примере полуострова Камчатка

*Е. О. Мухаметшина*

*E-mail: eomukhametshina@gmail.com*

*Институт географии РАН, Москва, Россия*

**Резюме.** В статье приведены результаты анализа состава 27 рецентных (поверхностных) спорово-пыльцевых проб, собранных в типичных растительных сообществах в северной части Центральной Камчатской депрессии и на обрамляющих ее склонах Срединного хребта и влк. Ключевская сопка. Наши данные показывают, что спорово-пыльцевые спектры в целом достоверно отражают состав лесных растительных сообществ, но степень участия пыльцы в спектрах некоторых древесных таксонов не всегда соответствует их роли в фитоценозах. Адекватность спектров растительным сообществам подтверждается кластерным анализом, согласно которому наиболее статистически похожие спорово-пыльцевые спектры формируются в схожих фитоценозах. На соотношение основных таксонов в спектрах всех фитоценозов, но особенно в верхних высотных поясах, значительное влияние оказывают региональные компоненты. Установлено, что участие пыльцы хвойных пород деревьев в спектрах занижено по сравнению с их реальным участием в растительных сообществах. Эти особенности необходимо учитывать при интерпретации ископаемых спорово-пыльцевых спектров. Наши материалы позволили выделить таксоны, пыльца которых часто встречается в спектрах субальпийского и альпийского высотных поясов: кустарниковая ольха, лилейные, гречишные, астровые, а также сосюра и крохоблекка. Наиболее сильное влияние локальной растительности прослеживается в спектрах болот и прибрежных фитоценозов. Для них типично присутствие пыльцы ольхи, ивы, тополя, а также розоцветных, осоковых, сабельника, восковника, вахты и спор полиподиевых папоротников и хвощей. Наши материалы позволяют проводить более обоснованные реконструкции растительности Камчатки на основе спорово-пыльцевого анализа при исследовании ископаемых пыльцевых спектров, а также могут быть использованы при интерпретации пыльцевых данных других горных территорий.

**Ключевые слова:** субфоссильные палиноспектры, спорово-пыльцевой анализ, Камчатка, Центральная Камчатская депрессия

## Subfossil spore-pollen spectra of mountainous areas: the case of the Kamchatka Peninsula

*Ekaterina O. Mukhametshina*

*E-mail: eomukhametshina@gmail.com*

*Institute of Geography RAS, Moscow, Russia*

**Abstract.** The article presents the results of the composition analysis of 27 recent (surface) pollen assemblages collected in typical plant communities in the northern part of the Central Kamchatka Depression and on the surrounding slopes of the Sredinny Range and Klyuchevskaya Sopka volcano. Our data show that spore-pollen spectra reliably represent the composition of forest plant communities. However, the proportions of pollen in the spectra of some arboreal taxa does not always correspond to their role in plant communities. The adequacy of the spectra for plant communities is confirmed by cluster analysis, according to which the most statistically similar spore-pollen spectra are formed in similar plant communities. Regional components of the spectra in surface samples distort the ratios of main taxa in plant communities, especially in the high altitudinal vegetation belt. The participation of coniferous tree pollen in the spectra is underestimated compared to their actual presence in plant communities. These features must be considered when interpreting fossil spore-pollen spectra. Our materials made it possible to identify taxa whose pollen is often found in the spectra of the subalpine and alpine zones: *Alnus alnobetula*, Liliaceae, Polygonaceae, Asteraceae, *Saussurea* and *Sanguisorba*. The strongest in-

fluence of local vegetation is observed in the spectra of swamps and coastal plant communities. The spectra of these communities usually contain pollen of *Alnus hirsuta*, *Salix*, and *Populus*, as well as Rosaceae, Cyperaceae, Comarum, *Myrica*, and *Menyanthes*, and spores of Polypodiaceae and *Equisetum*. Our materials will facilitate more reasonable reconstructions of Kamchatka vegetation based on the pollen analysis in the study of fossil pollen spectra of the Kamchatka Peninsula, as well as in the interpretation of pollen data from other mountainous regions.

**Keywords:** subfossil spore-pollen spectra, pollen analysis, Kamchatka, Central Kamchatka Depression

**Для цитирования:** Мухаметшина Е.О. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры горных территорий на примере полуострова Камчатка. *Геосистемы переходных зон*, 2024, т. 8, № 2, с.127–141. <https://doi.org/10.30730/gtrz.2024.8.2.127-141>; <https://www.elibrary.ru/evlhaw>

**For citation:** Mukhametshina E.O. Subfossil spore-pollen spectra of mountainous areas: the case of the Kamchatka Peninsula. *Geosistemy perehodnykh zon = Geosystems of Transition Zones*, 2024, vol. 8, no. 2, pp. 127–141. (In Russ., abstr. in Engl.). <https://doi.org/10.30730/gtrz.2024.8.2.127-141>; <https://www.elibrary.ru/evlhaw>

### Финансирование и благодарности

Полевые работы выполнены при поддержке мегагранта «Палеоэкологические реконструкции как ключ к пониманию прошлых, текущих и будущих изменений климата и окружающей среды в России» (соглашение № 075-15-2021-599 от 08.06.2021), а палинологические исследования – в рамках темы государственного задания Института географии РАН (FMWS-2024-0005).

Автор выражает искреннюю благодарность А.Л. Захарову и Д.Д. Воронцову за помощь при сборе полевых материалов, а также О.К. Борисовой за ценные замечания и помощь на всех этапах работы. Автор искренне признателен Елене Юрьевне Новенко за внимание к данной работе, ценные конструктивные замечания и рекомендации.

### Funding and Acknowledgements

Field work was carried out with the support of the Megagrant “Palaeoecological reconstructions as the key to understanding past, current, and future climate and environmental changes in Russia” (agreement no. 075-15-2021-599, August 6, 2021). Palynological studies were carried out within the framework of the state assignment to the Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences (FMWS-2024-0005).

The author expresses her sincere gratitude to A.L. Zakharov and D.D. Vorontsov for their assistance in collecting field data, as well as to O.K. Borisova for her valuable comments and guidance at all stages of work. The author is sincerely grateful to Elena Yu. Novenko for her attention to this paper, valuable constructive comments, and recommendations.

### Введение

Реконструкция растительности горных районов сопряжена с трудностями интерпретации палинологических данных, поскольку верхняя граница леса чутко реагирует на изменения климата, и это отражается на формировании пыльцевых спектров. Из-за особенностей аккумуляции осадков на склонах и в понижениях рельефа, реакции растительности на изменения климата, разнообразия ландшафтов на ограниченной территории и наличия высотной поясности формируются своеобразные спорово-пыльцевые комплексы, которые могут существенно различаться, несмотря на географическую близость. Поэтому важно рассмотреть соответствие современных спорово-пыльцевых спектров (далее – СПС) локальной и зональной растительности.

Как известно, помимо общих закономерностей, влияющих на формирование СПС, в каждом районе есть своя специфика накопле-

ния пыльцы и спор в осадках. Именно поэтому до сих пор практически любое палинологическое исследование в новом регионе начинается с изучения состава рецентных проб из разных растительных сообществ. Исследования такого рода, особенно на территориях с горным рельефом, к которым относится п-ов Камчатка, необходимы для корректной интерпретации ископаемых СПС.

В литературе представлен анализ современных СПС для ряда территорий Камчатки: для Центральной Камчатской депрессии (далее – ЦКД) [1], северной [2] и западной [3] Камчатки. Тем не менее, до сих пор изучение поверхностных СПС на Камчатке проходило только в рамках палеогеографических исследований, но специальной работы по рецентным пробам не проводилось. Задачей нашего исследования стало изучение состава спорово-пыльцевых спектров типичных растительных сообществ в днище ЦКД и основных высот-

ных поясов на прилегающих горных склонах для сравнения рецентных СПС с составом растительности в местах отбора. Это позволит оценить вклад локальных, региональных и экстразональных компонентов в формирование рецентных СПС.

### Характеристика района исследования

Изолированность от материковой части Евразии и гористый рельеф являются определяющими ландшафтообразующими характеристиками Камчатского п-ова. Активная тектоника и вулканизм способствовали формированию Срединного и Восточно-Камчатского хребтов, между которыми простирается ЦКД. Полуостров омывается холодными водами Охотского моря с запада и Тихого океана с востока. В результате на нем сформировался океанический избыточно-влажный климат с прохладным влажным летом и холодной снежной зимой. Осадки в ЦКД, обильные в течение всего года, преобладают над испарением (коэффициент увлажнения 1.0–1.3)\*. ЦКД характеризуется более континентальным климатом по сравнению с остальной частью полуострова: зимой здесь наблюдаются самые низкие температуры, а лето теплее, чем на побережье\*, что создает более благоприятные условия для развития лесной растительности. Рельеф северной части ЦКД осложняется вулканическими постройками Ключевской группы вулканов и влк. Шивелуч. Активность этих систем оказывает разностороннее влияние на растительность прилегающих территорий, как ингибируя развитие некоторых растений, так и способствуя росту других [4].

Центральная Камчатская депрессия относится к Тихоокеанской лугово-лесной ботанико-географической провинции [5]. Распределение лесных формаций определяется как широтной зональностью, так и высотной поясностью. В днище северной части ЦКД нижний пояс растительности образован лиственничными и березово-лиственничными

лесами из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.) [6]. Менее распространена ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière), которая формирует самостоятельные хвойные и березово-хвойные леса в центральной части ЦКД и на склонах вулканов Шивелуч (рис. 1b) и Харчинский. На горных склонах, обрамляющих ЦКД, до высоты 600–800 м преобладают каменноберезняки (*Betula ermanii* Cham.) (рис. 1d). Выше лесной пояс растительности сменяется субальпийским. В нем представлены фитоценозы с доминированием кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на склонах Срединного хребта и кустарниковой ольхи (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus, далее упоминается как *Alnus alnobetula*) на склонах влк. Ключевская сопка (рис. 1a) и Восточно-Камчатского хребта. В альпийском поясе преобладают тундровые фитоценозы, включая луговинные тундры (рис. 1 c, f), лишайниковые и моховые сообщества, кустарничковые и каменистые тундры [6]. Высокие горные вершины лишены растительности, а прибрежные области рек и озер часто покрыты пойменными лесами из тополя душистого (*Populus suaveolens* Fisch.), чозении толокнянколистной (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K.Skvortsov) и ольхи волосистой (*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr., далее – ольха) [6].

### Материалы и методы

Сопоставление СПС с локальной и региональной растительностью выполнено на основе анализа 27 проб (рис. 1) современных почв и русловых наилок из различных растительных сообществ (табл. 1). Для этого пробы отбирали из разных типичных лесных сообществ в долинах и предгорьях, а также из субальпийского и альпийского поясов и выше границы распространения растительности. Отбор образцов для пыльцевого анализа проводился в ходе полевого сезона 2021 г. с 21 июля по 8 августа. Вблизи водных объектов отбирался прирусловой наилок, а в других местах – верхний 1 см почвы с учетом разнообразия фито-

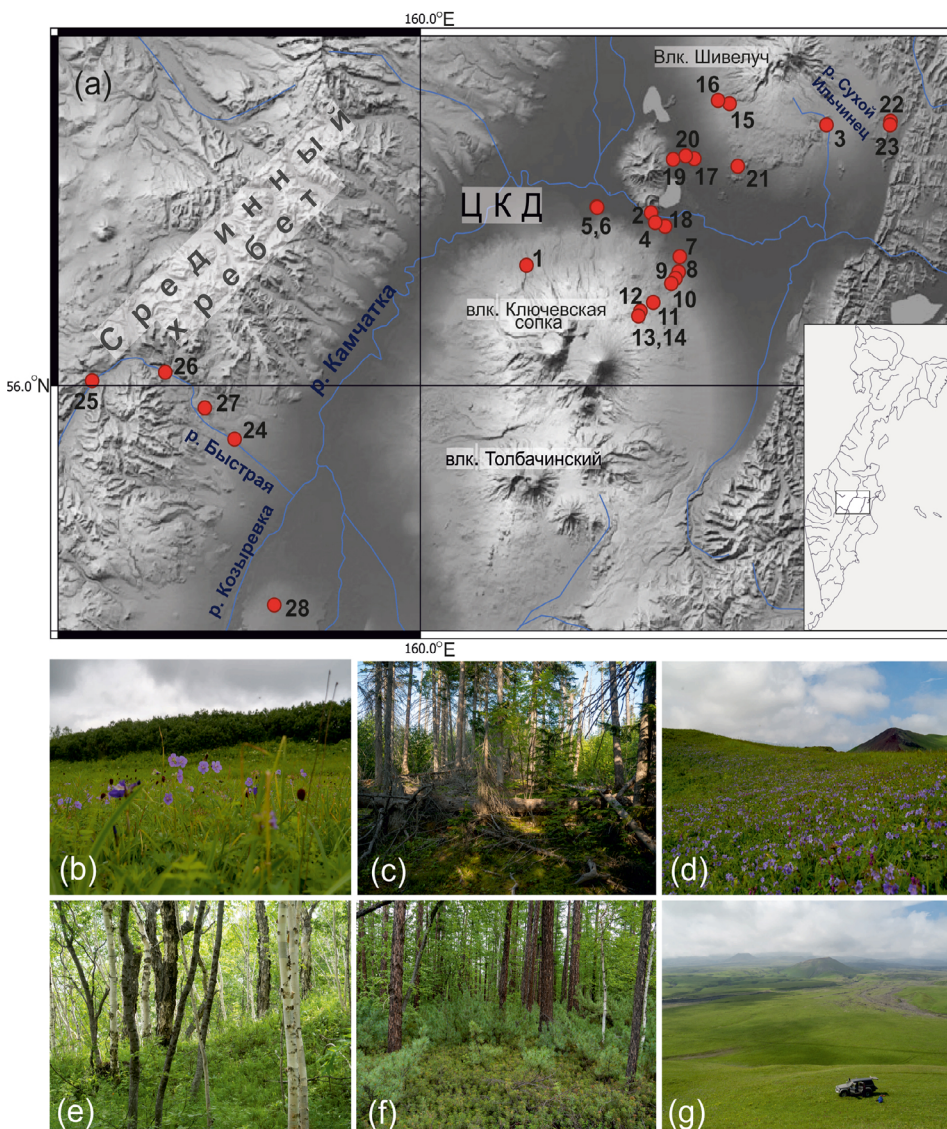
\* Атлас СССР. 1983. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР.  
Atlas USSR. 1983. Moscow: Glavnoe upravlenie Geodezii i Kartografii pri Sovete Ministrov SSSR. (In Russ.)

ценозов, чтобы охватить наиболее типичные растительные сообщества. В точках отбора описывался флористический состав каждого яруса растительности с указанием обилия основных таксонов, высоты и диаметра стволов деревьев, сомкнутости крон, площади проективного покрытия травянистых растений [6]. Краткое описание формаций приведено по [6] (табл. 1).

Поверхностные пробы обрабатывались на базе лаборатории палеоархивов природной среды Института географии РАН. Для экстракции пыльцы и спор применялась модифицированная методика В.П. Гричука [7]. Модификация методики заключается в замене в качестве тяжелой жидкости раствора калия-кадмия йодистого на ГПС-В, разводимую до той же плотности (2.25 г/см<sup>3</sup>). Ацетализ был прове-

ден с использованием пропионового ангидрида [8]. Анализ проводился на световом микроскопе Motic BA-310 с увеличением в 400 раз. Для каждого образца подсчитывалось 300–500 зерен пыльцы и спор.

При определении использовались атласы-определители пыльцы и спор [9–13], а также коллекция пыльцевых образцов Института географии РАН. Пыльца рода *Betula* была разделена на три основных морфологических типа, которые на основании вышеупомянутых материалов соотнесены с одним из трех источников: *Betula ermanii* Cham., *B. verrucosa* Ehrh. (*B. sect. Albae*) и *B. exilis* Sukaczev (*B. sect. Nanae*). Так же происходило разделение *Alnus hirsuta* и *Alnus alnobetula*. Построение спорово-пыльцевой диаграммы проводили в программе Tilia GRAPH [14]. Содержание пыль-



**Рис. 1.** (а) Район исследования (север Центральной Камчатской депрессии) и точки отбора проб для изучения субфоссильных спорово-пыльцевых спектров. В качестве подложки использована модель SRTM. На нижней панели фото характерных ландшафтов в точках отбора проб: (б) луговая растительность и заросли ольховника на границе альпийского и субальпийского поясов (11); (с) еловый лес (16); (д) луговая растительность альпийского пояса (12); (е) каменисто-березняк (8); (ф) лиственничный лес с зарослями кедрового стланика в подлеске (24); (г) тундровая растительность альпийского пояса (13).

Фото Д.Д. Воронцова.

**Fig. 1.** (a) Study area (north of the Central Kamchatka Depression) and sampling plots for subfossil pollen assemblages. The SRTM model was used as background. On the lower panel are photos of characteristic landscapes at sampling points: (b) meadow vegetation and alder thickets at the border of alpine and subalpine zones (11); (c) spruce forest (16); (d) meadow vegetation of the alpine zone (12); (e) Erman's birch forest (8); (f) larch forest with dwarf Siberian pine thickets in the undergrowth (24); (g) tundra vegetation of the alpine zone (13). Photo by D.D. Vorontsov.

цы и спор различных таксонов для групп AP (Arboreal pollen – пыльца деревьев и кустарников) и NAP (Non-arboreal pollen – пыльца трав и кустарничков) рассчитывалось в процентах от суммарного количества пыльцевых зерен наземных растений (AP + NAP = 100 %), а для спор подсчет содержаний проводился от общей суммы (суммарное количество всей пыльцы и спор в образце). Кластерный анализ CONISS выполнялся в программе Tilia GRAPH [14] методом суммы квадратов.

### Результаты исследования

Все пробы были разделены на 8 групп, которые соответствуют растительным сообществам в точках отбора (рис. 2): хвойные леса (лиственничники и ельники), каменноберезняки, пойменные тополевики, ольшаники и ивняки, а также образцы, принадлежащие высокогорным формациям (субальпийскому, альпийскому и гольцовому поясу растительности) и болотам и сырým лугам.

Первые 3 выделенные группы спектров, соответствующие *лиственничникам, ельникам и каменноберезнякам*, характеризуются сходным составом СПС. В образцах этих групп резко преобладает пыльца деревьев и кустарников, доля которой составляет от 70 до 97 %. Преобладающим древесным таксоном в СПС этих проб является каменная береза (рис. 2). Доля ее пыльцы наибольшая в каменноберезняках (в среднем 40–82 %), а наименьшая в ельниках (19–52 %). В лиственничниках на долю пыльцы *Larix* приходится 1–5 %. В еловых лесах доля пыльцы *Picea* заметно больше, чем в СПС других образцов лесного пояса, – 4–28 %. В точках, где хвойные породы играют заметную, но не главную роль в составе древостоя, их доля также повышена и достигает 3–4 % для ели (пробы 28, 4) и 2–5 % для лиственницы (пробы 16, 4).

Практически во всех пробах первых трех групп присутствует в небольших количествах пыльца ольхи волосистой и кустарниковой – в среднем 9 и 4 % соответственно. В обр. 3, отобранном в лиственничном лесу с примесью ивы (*Salix*) и ольхи, на долю последней приходится 27 % (рис. 2). Пыльца кедрового стланика

присутствует во всех пробах в небольшом количестве, но в обр. 24 и 26 (из мест, где он формирует подлесок) его доля достигает 10–12 %.

Среди пыльцы трав в пробах из хвойных лесов преобладает пыльца злаков (Poaceae), на долю которых приходится 0.3–2 %. Обращает на себя внимание несоответствие значительной роли линеи северной (*Linnaea borealis* L.) в травянистом ярусе еловых лесов при полном отсутствии ее пыльцы в СПС. На пыльцу вересковых (Ericaceae) приходится до 4–6 % в пробах 24 и 28, где довольно обилён багульник (*Ledum palustre* L.), однако в образцах 26, 15, также отобранных на участках, где в наземном покрове росли брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голубика (*V. uliginosum* L.), багульник и др., пыльцы Ericaceae было заметно меньше. В СПС ельников относительно много пыльцы астровых (Asteraceae), а в лиственничниках – лютиковых (Ranunculaceae), отражающих луговое разнотравье (табл. 1).

В каменноберезняках несколько выше доля как злаков (до 8 %), так и осоковых (Cyperaceae) – до 6 %. Палинофлора группы трав и кустарничков каменноберезняков отличается более высоким таксономическим разнообразием и большей представленностью разнообразных луговых таксонов: лютиковые, астровые, зонтичные (Apiaceae), яснотковые (Lamiaceae), колокольчик (*Campanula*), крапива (*Urtica*) и другие. В лиственничниках и каменноберезняках единично встречаются зерна пыльцы клематиса (*Clematis*), который широко распространен на Камчатке. Доля спор также относительно более высокая в каменноберезняках по сравнению с хвойными лесами. Наиболее многочисленны плауны (*Lycopodium*) и полиподиевые папоротники (Polypodiaceae).

Следующую крупную группу составили спектры проб из прибрежных и пойменных (рис. 2) местообитаний: тополевиков, ольшаников, ивняков. Причем в точках 18 и 2, в отличие от всех других, был отобран прирусловой наилок. В пойменных лесах преобладает AP (63–96 %), на NAP приходится до 25 %, а на споры – до 17 %. Во всех образцах группы относительно ниже, но тем не менее значительно содержание пыльцы

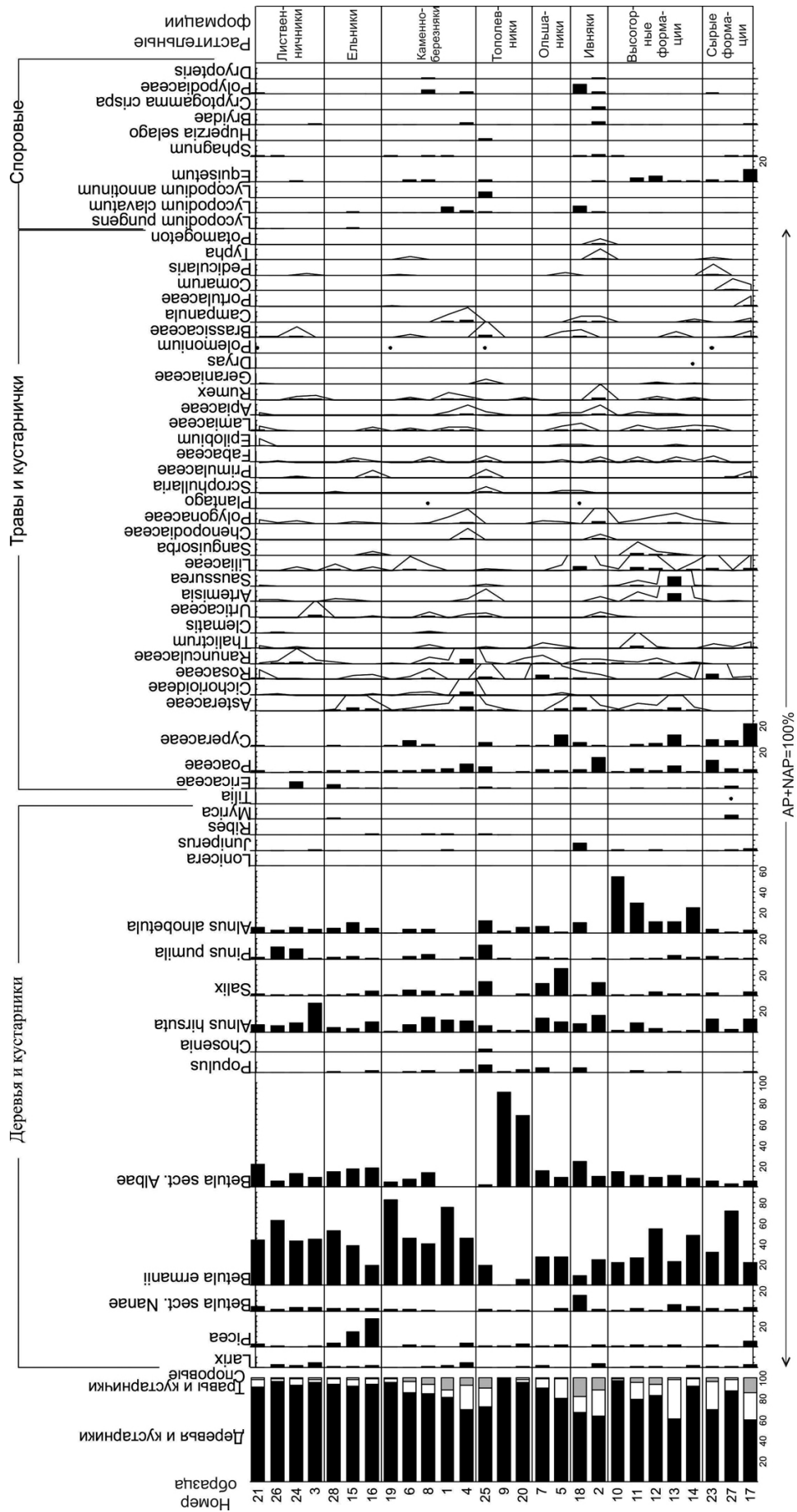


Рис. 2. Диаграмма спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб в Центральной Камчатской депрессии и ее горном обрамлении. Преувеличивающие кривые проведены с увеличением в 10 раз. Растительные сообщества в точках отбора поверхностных проб приведены в табл.1. Проба № 22 не изучалась.

Fig. 2. Diagram of subfossil pollen assemblages in the Central Kamchatka Depression and its mountainous frame. In grey and white are the groups obtained with statistical proximity analysis of pollen assemblages. Plant communities at surface sampling points are given in Table 1. Sample No. 22 was not studied.

Таблица 1. Характеристика мест отбора поверхностных образцов на спорово-пыльцевой анализ

**Table 1.** Characteristics of the plant assemblages at the sampling points

Растительные формации	№ точки отбора	Абс. высота точки отбора, м	Растительные формации в месте отбора пробы	Сомкнутость крон (СК); площадь проективного покрытия ТКЯ (S <sub>пп</sub> )	Высотный пояс
Лиственничники	21	78	Лиственничник кустарниково-разнотравный с елью аянской и березами каменной и плосколистной, с подлеском из кедрового стланика, рябины, шиповника, жимолости. Травянисто-кустарничковый ярус (ТКЯ) представлен злаками, луговым разнотравьем и таежным низкотравьем	СК: 0.5; S <sub>пп</sub> : 60	Лесной
	26	304	Лиственничник кустарниково-разнотравный с березой белой, ольхой, осиной и ивой с подлеском из кедрового стланика, рябины, жимолости; с влаголюбивыми видами (багульников, водяникой), брусничкой и таежным низкотравьем в ТКЯ	СК: 0.7; S <sub>пп</sub> : 60	Лесной
	24	161	Лиственничник багульниково-кедровостланиковый с каменной березой, ольхой, можжевельником; в ТКЯ таежное низкотравье и луговое разнотравье	СК: 0.4; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	3	258	Лиственничник зеленомошный с ольхой и ивой в подлеске; ТКЯ представлен таежным низкотравьем	СК: 0.7; S <sub>пп</sub> : 40	Лесной
Ельники	28	137	Ельник хвощовый сырой с березами каменной и белой, лиственницей, с подлеском из можжевельника, шиповника, кедрового стланика; в ТКЯ хвощи, таежное низкотравье и влаголюбивые виды (багульник, голубика)	СК: 0.5; S <sub>пп</sub> : 50	Лесной
	15	331	Ельник низкотравный с березой и лиственницей и с подлеском из кедрового стланика, смородины; в ТКЯ таежное низкотравье и луговое разнотравье с водяникой и брусничкой	СК: 0.5; S <sub>пп</sub> : 60	Лесной
	16	228	Ельник зеленомошный с лиственницей и березой, с рябиной ивой в подлеске; в ТКЯ таежное низкотравье	СК: 0.6; S <sub>пп</sub> : 60	Лесной
Каменноберезняки	19	24	Каменноберезняк кустарниково-разнотравный с лиственницей, с рябиной, шиповником, жимолостью, ивой и ольхой в подлеске; с высокотравьем, луговым разнотравьем и таежным низкотравьем в ТКЯ	СК: 0.4; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	6	27	Каменноберезняк высокотравный с рябиной, боярышником, шиповником и жимолостью в подлеске; с крупнотравьем, высокотравьем, злаками и луговым разнотравьем в ТКЯ	СК: 0.6; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	8	139	Каменноберезняк разнотравный с ольхой, рябиной, жимолостью и смородиной в подлеске. ТКЯ представлен видами лугового и мезофильного разнотравья и таежным низкотравьем	СК: 0.6; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	1	500	Каменноберезняк разнотравный с подлеском из рябины, шиповника; с луговым и мезофильным разнотравьем и злаками в ТКЯ	СК: 0.7; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	4	44	Каменноберезняк разнотравный с елью и лиственницей, с подлеском из рябины, шиповника; с луговым и мезофильным разнотравьем, крапивой, хвощом, злаками в ТКЯ	СК: 0.7; S <sub>пп</sub> : 90	Лесной
Топольники	25	399	Топольник вейниковый с чозенией, ивами, каменной березой, в подлеске шиповник. В ТКЯ хвощи, мезофильное разнотравье	СК: 0.3; S <sub>пп</sub> : 80	Лесной
	9	191	Редкостойный топольник лишайниковый с березой белой, с рябиной и кедровым стлаником в подлеске; ТКЯ разреженный с луговыми видами, злаками. Плотный лишайниковый покров	СК: 0.1; S <sub>пп</sub> : 5	Лесной
	20	25	Осинник разнотравный с белой березой, ивой и ольхой, с подлеском из рябины, шиповника, смородины и жимолости; в ТКЯ луговое и мезофильное разнотравье, злаки, василистник	СК: 0.6; S <sub>пп</sub> : 60	Лесной

Растительные формации	№ точки отбора	Абс. высота точки отбора, м	Растительные формации в месте отбора пробы	Сомкнутость крон (СК); площадь проективного покрытия ТКЯ (Спп)	Высотный пояс
Ольшаники	7	71	Ольшаник редкотравный с тополем; с рябиной, черемухой, малиной, шиповником и смородиной в подлеске; с разреженным ТКЯ из злаков, хвощей, полыни	СК: 0.7; Спп: 20	Лесной
	5	22	Ольшаник разнотравный с березами каменной и плосколистной, ивой, с рябиной, смородиной, черемухой в подлеске; в ТКЯ крупнотравье, мезофильное разнотравье, злаки, осоки, с хвощами и зелеными мхами	СК: 0.4; Спп: 100	Лесной
Ивняки	18	16	Пойменный ивняк хвощово-зеленомошный с ольхой, березой; с полынью, злаками, клевером в ТКЯ	СК: 0.7; Спп: 10	Лесной
	2	12	Пойменный ивняк с подлеском из рябины, шиповника; в ТКЯ мезофильное разнотравье, хвощи	СК: 0.6; Спп: 80	Лесной
Высокогорные формации	10	247	Густой ольховник редкотравный с березой, тополем; в ТКЯ Иван-чай, анафалис жемчужный, кошачья лапка двудомная	СК: 0.8; Спп: 20	Субальпийский
	11	653	Разнотравно-гераниево-сосюреево-кровохлебковый мезофитный луг, окруженный густым ольховником редкотравным, со злаками в ТКЯ	СК ольховника: 0.9; Спп. луга: 100	Альпийский
	12	900	Разнотравно-гераниевый мезофитный луг. На микроповышениях голубично-шикшевые горно-тундровые ассоциации с рододендромом и ивой арктической	Спп: 100	Альпийский
	13	1010	Сосюреево-голубично-шикшево-рододендровая ассоциация, выше по склону переходящая в лишайниково-дриадово-ивковую	Спп: 90	Гольцовый
	14	1066	Без растительного покрова		Лесной
Сырые и болотные формации	23	84	Сырой разнотравно-осоковый луг с сабельником, ирисом, хвощами, отдельно стоящими деревьями ольхи, ивы, березы, окруженный лиственничником кустарниково-разнотравным с кедровым стлаником и багульником	Спп: 100	Лесной
	27	299	Торфяное осоково-сфагновое болото с березкой, сабельником, багульником, ерником, голубикой, восковником, окруженное лиственничником с березой и ольхой	Спп: 100	Лесной
	17	27	Осоково-болотнотравяное болото с куртинами спиреи, сабельником, окруженное ольшаником разнотравным с ивой, березой	Спп: 100	Лесной

*Примечание.* Нумерация точек дана в соответствии с порядком на диаграмме (рис. 2). Пробы 2 и 18 отобраны из прирусловых наилок, остальные – из почв. ТКЯ – травянисто-кустарничковый ярус.

*Notes.* The points are numbered according to the order in the diagram (Fig. 2). River silts were taken at points 2 and 18 for pollen analysis, soils at the other points. Herb and shrub layer.

*Betula ermanii* (0.3–27 %), отражающее, по всей видимости, региональное распространение каменной березы. Заметное присутствие пыльцы *Larix* и *Picea* также, вероятно, демонстрирует региональный компонент. Еще одним важным отличием можно считать повышение доли пыльцы пойменных деревьев: тополя, чозении, ольхи, ивы. Причем на тополь в тополеводниках приходится до 8 %, в то время как в других формациях его доля не

превышает 5 %. В ольшаниках доля ольхи доходит до 13 %, а ивы в ивняках – до 12 %.

Среди трав и кустарничков преобладают злаки и осоковые, но злаков относительно больше в тополеводниках и ивняках, а осоковых – в ольшаниках. Высокая доля пыльцы растений этих семейств закономерно отражает их заметную роль в травянисто-кустарничковом ярусе фитоценозов точек отбора. Также относительно много пыльцы розоцветных



(Rosaceae) в тополевах и ольшаниках, где в подлеске обильно шиповник (*Rosa*).

Образцы, отобранные в ивняках из прируслового наилка (18, 2), отличаются более разнообразной палинофлорой, включающей пыльцу таксонов, произрастающих в верхних высотных поясах (например, *Betula sect. Nanae*), и прибрежно-водных растений (*Potamogeton*, *Typha*, *Nuphar*, *Menyanthes*). Среди трав немного повышена доля астровых, лилейных (Liliaceae) и гречишных (Polygonaceae). Споры также наиболее многочисленны именно в СПС ивняков, главным образом *Lycopodium*, *Bryidae* и *Polypodiaceae*. По всей видимости, в аллювиальных отложениях содержится пыльца, перенесенная не только воздушным, но и водным путем с вышележащих частей водосбора рек.

На фоне остальных образцов заметно выделяются пробы 9 и 20, где на *Betula sect. Albae* приходится аномально высокий процент (68–92 %). По всей видимости, помимо того что оба эти образца отобраны в местах произрастания березы плосколистной (*Betula verrucosa* var. *platyphylla* (Sukaczew)), в пробе 9 закономерные соотношения СПС нарушены из-за возможного попадания березового пыльцевого мешка в образец. В результате количество пыльцы *Betula sect. Albae* в спектре более чем в 10 раз превосходит количество пыльцы и спор остальных растений. Эти два образца можно считать исключением.

Следующая группа объединяет спектры проб из альпийского, субальпийского и гольцового высотных поясов. На деревья и кустарники по-прежнему приходится основная часть СПС (60–97 %). NAR составляют от 2 до 39 %, споры – 0.6–6 %. В группе AP можно встретить пыльцу всех ветроопыляемых древесных пород этого региона в заметном количестве. Преобладающим таксоном остается *B. ertmanii*. Доля ее пыльцы минимальна в субальпийском ольховнике (22 %) и постепенно растет вверх по склону Ключевского вулкана до 48–55 %. СПС этой группы выделяются среди других групп повышенным содержанием (11–54 %) пыльцы кустарниковой ольхи (рис. 2), причем в зарослях *Alnus alnobetula* в субальпийском

поясе (пробы 10 и 11) ее содержание закономерно самое высокое.

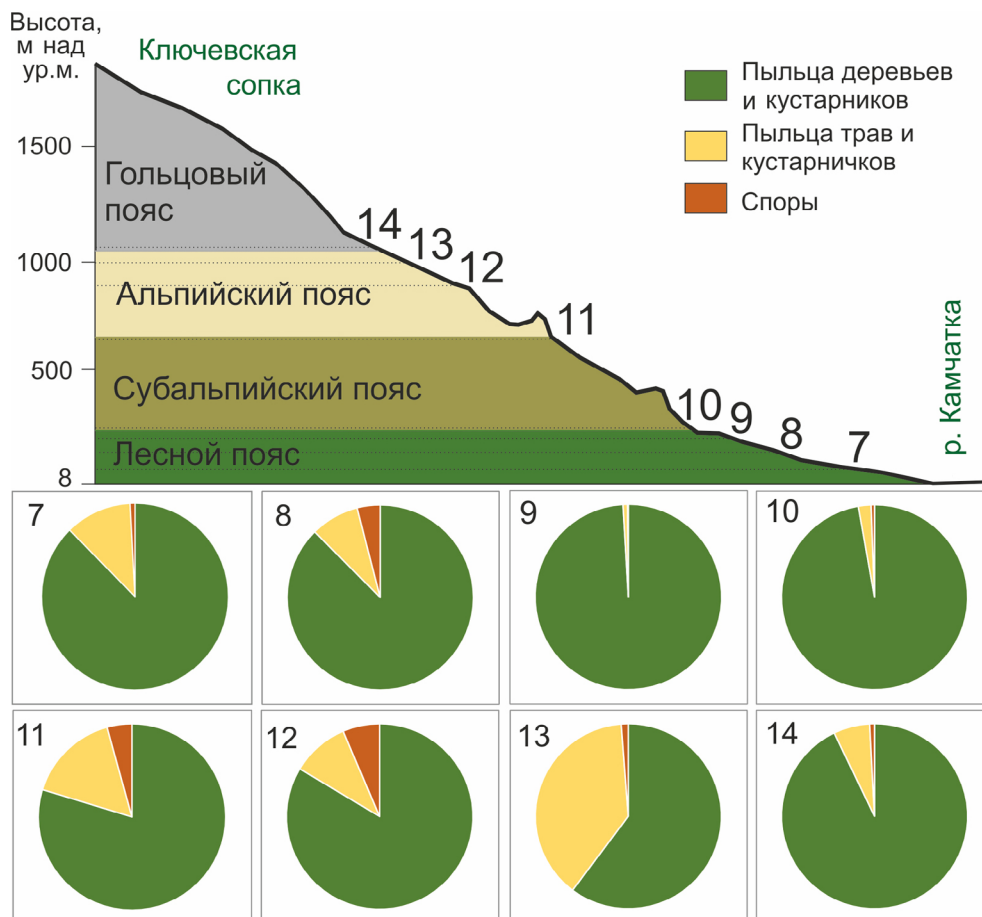
NAR в данной группе отличается повышенным таксономическим разнообразием. Среди трав и кустарничков преобладает пыльца злаков и осок, но она содержится в меньшем количестве, чем в других группах (0.4–11 %). Среди постоянно присутствующих таксонов можно перечислить Liliaceae, Polygonaceae, Asteraceae, *Saussurea* (соссюрея), *Sanguisorba* (кровохлебка). Пыльца соссюреи является своеобразным индикатором принадлежности к данной группе, поскольку практически не встречается (обнаружено 1 п.з.) в пробах из лесного пояса. Наибольшее содержание пыльцы соссюреи наблюдается в обр. 13, отобранном в пределах растительной ассоциации, где соссюрея является одним из доминантов. Для этого образца характерно самое высокое содержание пыльцы трав и кустарничков по сравнению со всеми другими образцами (рис. 3), не в последнюю очередь за счет высокой доли пыльцы соссюреи. При этом СПС обр. 14 из места отбора, расположенного в 100 м от места обр. 13, но на склоне шлакового конуса выше границы растительности, имеет «лесной» облик. В нем преобладает пыльца деревьев и кустарников, главным образом каменной березы, содержится пыльца лиственницы и ели. Но вместе с тем высокое содержание пыльцы кустарниковой ольхи и присутствие пыльцы растений, характерных для альпийских лугов (*Dryas*, *Saussurea*), выдает происхождение спектра из альпийского пояса.

Сравнение СПС, полученных из разных высотных поясов растительности (рис. 3), показывает, что по соотношению пыльцы и спор растений разных жизненных форм наиболее заметно различаются спектры образцов, отобранных из альпийского пояса или на границе с ним. В таких пробах доля AP заметно ниже (60–83 %), чем в образцах из лесного и субальпийского поясов (85–97 %). Образец же 14, отобранный выше границы растительности, и по этому соотношению приближается к образцам из лесного пояса.

Последней группой стали СПС *болот и сырых лугов*. В них доля пыльцы деревьев и кустарников немного ниже, чем в других образцах (60–87 %), а доля пыльцы трав (до 27 %) и спор (до 14 %) выше. В АР преобладает пыльца *Betula ermanii*, но также относительно многочисленна пыльца *Alnus hirsuta*. Были обнаружены единичные зерна пыльцы липы (*Tilia*) в обр. 27.

В спектрах образцов этой группы присутствует пыльца растений, которые характерны для болотных местообитаний [6] и были отмечены в точках отбора проб: сабельника (*Comarum*), кровохлебки, восковника (*Myrica*) (рис. 2). Для этой группы характерна повышенная доля спор. Ярче других в этой группе выделяется хвощ (*Equisetum*), доля которого наивысшая именно в СПС болот и сырых лугов.

Кластерный анализ (рис. 4) позволил выделить группы статистически похожих СПС независимо от их приуроченности к фитоценозам. Дендрограмма демонстрирует соответствие спектров основным растительным сообществам. Граница первого уровня отделяет образцы 9 и 20 с аномальным содержанием пыльцы *B. sect. Albae*, которые мы при анализе исключили из рассмотрения. Вместе группируются образцы высокогорных местообитаний (обр. 10–14), болотных и пойменных формаций (23, 7, 5, 17, 25) и хвойных лесов (21, 28, 15, 24, 26, 3, 16). Таким образом, кластеризация подтверждает, что СПС отражают растительные сообщества, в которых они формировались, несмотря на локальные условия и влияние регионального компонента.



**Рис. 3.** Диаграммы распределения общего состава пыльцевых спектров по высотным поясам растительности на склонах влк. Ключевская сопка. Цифрами от 7 до 14 обозначены точки отбора поверхностных проб в соответствии с рис. 2 и табл. 1.

**Fig. 3.** Diagrams of distribution of the total pollen spectra composition by altitudinal zones of vegetation on the slopes of Klyuchevskaya Sopka volcano. Numbers from 7 to 14 indicate surface sampling points according to Figure 2.

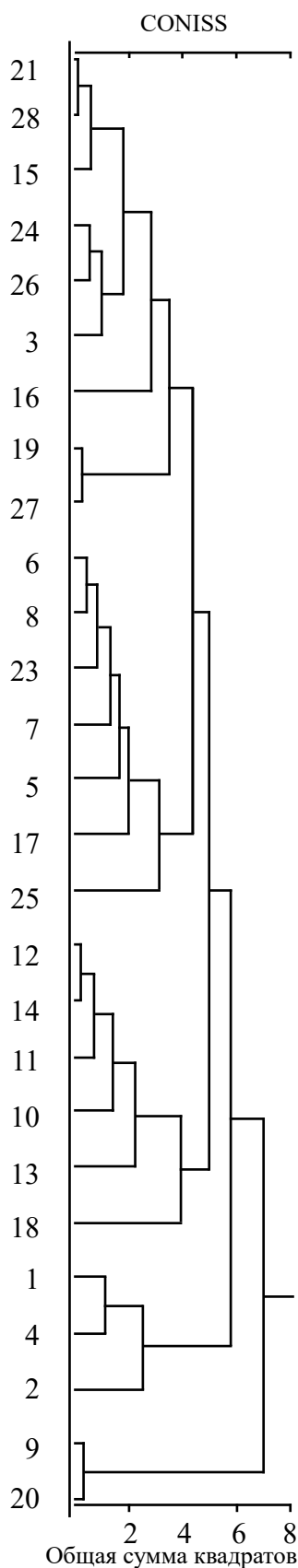


Рис. 4. Дендрограмма сходства субфоссильных спорово-пыльцевых спектров Центральной Камчатской депрессии.

Fig. 4. Dendrogram of similarity of subfossil pollen assemblages of Central Kamchatka depression.

## Обсуждение результатов

Наши данные подтверждают несоответствие содержания пыльцы некоторых деревьев и кустарников их реальной роли в фитоценозе. Так, благодаря высокой пыльцевой продуктивности и форме, способствующей воздушному переносу, пыльца берез доминирует во всех образцах, даже отобранных вне лесного пояса. В.П. Гричук и Е.Д. Заклинская [7] относили пыльцу березы к региональным компонентам спектра. Наибольшие содержания пыльцы *Betula ermanii* обнаружены именно в СПС проб из каменных березняков (рис. 2; табл. 1). Следовательно, этот факт можно использовать в качестве диагностического признака березовых лесов, но в сочетании с другими компонентами спектров.

Многokратно описанное занижение доли пыльцы лиственницы в осадках по сравнению с реальным участием этой породы в составе древостоев наблюдается и в наших пробах. Это явление связано с плохой сохранностью при фоссилизации пыльцевых зерен лиственницы. Например, О.А. Брайцева с соавторами [1], проводившие исследования в том же регионе, установили, что в еловых и лиственничных лесах доля пыльцы *Larix* не превышает 4–5 % от суммы пыльцы деревьев и кустарников, а иногда и вовсе отсутствует. С учетом того, что в указанной работе [1] процентная доля рассчитывалась относительно суммы пыльцы деревьев и кустарников (AP), а в нашей работе – относительно суммарного количества пыльцы наземных растений, включая также травы и кустарнички (AP+NAP), цифры в обеих работах соответствуют друг другу. З.Н. Петраш и соавторы [16], изучавшие поверхностные спектры хвойных лесов европейской части России, тоже отмечали, что на пыльцу лиственницы приходится только около 1.5 % от общей суммы пыльцы. В дельте р. Лена в СПС густых лиственничников доля *Larix* составляет 4–10 % [17] (от AP+NAP), на Северном Сахалине – в среднем 1.5 % [18] (от AP+NAP). На основании наших данных можно заключить, что даже если доля пыльцы лиственницы в СПС невелика, можно говорить о ее заметном участии в составе древостоев не только на локальном уровне, но и

на окружающей территории в целом, поскольку в некоторых пробах, собранных нами даже в березовых лесах, в пойменных ольшаниках и тополеводниках, доля пыльцы лиственницы была 1–4 % (рис. 2).

В СПС еловых лесов пыльца ели занимает вторую позицию, а преобладает во всех пробах пыльца каменной березы. В европейской части России на пыльцу ели в ельниках приходится от 5 [16] до 15–18 % [19] от суммы пыльцы деревьев и трав в образце. Отчасти такое занижение доли пыльцы ели в спектре по сравнению с реальным участием в древостое может быть связано с тем, что ель активно «пылит» только раз в 5–6 лет, а в другие годы ее пыльцевая продуктивность очень низкая [16].

Рассмотрим различия СПС лесного, субальпийского и альпийского поясов растительности. Е.М. Малаева [2], изучив образцы с северной Камчатки, отобранные в пределах лесного и субальпийского поясов, заключила, что в каждом поясе СПС содержат пыльцу соответствующих ему деревьев и кустарников. И.С. Евтеева, описывая СПС поверхностных проб Камчатки, взятых выше границы леса, пришла к выводу, что даже при наличии высотной поясности спектры отражают в общих чертах характер растительности гораздо более обширных территорий [1].

В СПС горных территорий в пробах, отобранных нами выше границы леса, доминирует пыльца деревьев и кустарников. Это отмечали исследователи и других горных территорий. Например, на Южном Сихотэ-Алине [20] и на Южном Урале [21] во всех пробах преобладает пыльца деревьев, независимо от высотной поясности. По нашим данным, в субальпийском поясе такое преобладание достигается за счет высокой доли пыльцы кустарниковой ольхи (рис. 2). В этом высотном поясе на северном макросклоне влк. Ключевская сопка, где *Alnus alnobetula* является доминантом верхнего яруса фитоценозов, на ее пыльцу приходится до 54 % от суммы пыльцы в образце. Это заметно отличает образцы из субальпийского пояса от других проб. В образцах, отобранных на склонах Срединного хребта (24, 25, 26), где в сообществах большую роль играет кедровый стланик, содержание пыльцы *Pinus pumila*

выше (10–13 %), чем в других пробах (рис. 2). Участие региональных компонентов спектров (пыльца ветроопыляемых деревьев, в первую очередь берез) в СПС альпийского и гольцового поясов (рис. 3) достигается за счет переноса пыльцы восходящими потоками воздуха в летнее время [20, 21].

Анализируя субфоссильные СПС из соседних регионов, в частности с Курильских островов [22], исследователи приходят к выводу, что на островах в пределах возвышенностей с лугово-разнотравной растительностью на долю пыльцы деревьев и кустарников приходится не более 18 %, при этом преобладает пыльца разнотравья (до 43 %) и споры (до 18 %). Пыльца деревьев главным образом заносная, т.е. принадлежит растениям, которые не встречаются на исследуемых островах [22]. Это важное наблюдение, которое показывает, что в условиях распространения лесной растительности в регионе пыльца основных древесных пород будет доминировать в СПС независимо от того, отобран ли образец в пределах лесного, субальпийского, альпийского или гольцового пояса. Пыльца трав и кустарников выходит на первый план только при отсутствии сомкнутых лесов в регионе.

СПС рецентных проб с пойменных и заболоченных участков выделяются в первую очередь за счет повышенного содержания пыльцы влаголюбивых растений – *Alnus hirsuta*, *Salix*, реже *Populus*, а также *Rosaceae*, *Cyperaceae* и реже – спор папоротников и хвощей (*Equisetum*). Это полностью соответствует составу локальной растительности, поскольку в пойменных лесах часто доминируют ольха и ива с боярышником, рябиной, черемухой и шиповником в подлеске. Травянистый ярус обычно представлен злаками, осоками и разнотравьем, но при этом доля пыльцы злаков в СПС оказывается заниженной по сравнению с их реальным участием в составе сообщества. Пробы из влажных местообитаний содержат в заметном количестве пыльцу растений из семейства лилейных. Для СПС болот характерно присутствие пыльцы сабельника (*Comarum*). Как и другие исследователи [23], мы можем заключить, что роль пыльцы этих растений сильно зависит от локальных условий, поэто-

му доля их пыльцы в СПС изменяется в широком диапазоне: на *Alnus hirsuta* приходится от 6 до 14 %, на *Salix* – от 2 до 25 %.

Состав СПС из поверхностных проб в значительной степени зависит от генезиса изучаемых отложений. Например, было установлено, что в аллювиальных русловых отложениях содержание пыльцы кустарниковой ольхи и кедрового стланика завышено по сравнению с их участием в растительности района [2]. Мы исследовали спектры из прирусловых наилок (обр. 18 и 2) и заключили, что они характеризуются наибольшим таксономическим разнообразием. Обр. 18 отобран из аллювия р. Сухая, которая дренирует северо-восточный склон влк. Ключевская сопка в его предгорной части. Помимо пыльцы ольхи и ивы (локальный компонент палинокомплекса) его СПС содержит пыльцу из всех высотных поясов, через которые протекает река: пыльцу хвойных пород и берез, кустарниковой ольхи, березки тощей и можжевельника. Таким образом, СПС аллювиальных отложений отражают состав растительности в бассейне реки в целом.

Важно упомянуть немногочисленные находки дальнезаносной пыльцы в рецентных пробах. В первую очередь ее присутствие заметно по пыльце липы, единичные зерна которой встретились в обр. 27. Поскольку липа не растет не только на Камчатском п-ове, но и на соседних территориях северной Евразии, можно уверенно говорить о дальнем переносе ее пыльцы. Способность пыльцы липы переноситься за сотни километров от ее ареала была описана в различных работах [7, 24, 25]. Несмотря на географическую изолированность ЦКД, наши данные свидетельствуют о том, что воздушный занос пыльцы с очень отдаленных территорий в ЦКД возможен.

## Заключение

Проанализировав полученные материалы, заключаем, что спорово-пыльцевые спектры почв и аллювиальных отложений в разной степени отражают состав локальной и региональной растительности, распространенной как в Центральной Камчатской депрессии, так и на окружающих ее горных склонах. Кластерный анализ показывает, что наиболее близкие

СПС формируются в схожих фитоценозах, что подтверждает адекватность СПС соответствующим растительным сообществам. При этом обилие пыльцы региональных компонентов спектров (ветроопыляемых древесных пород с высокой пыльцевой продуктивностью) искажает соотношения основных компонентов СПС по сравнению с составом локальной растительности, особенно в верхних высотных поясах.

В лесных СПС на фоне повсеместно высокой доли пыльцы берез выделяется повышенное содержание пыльцы лесообразующей породы: в ельниках на пыльцу *Picea* приходится 28 %, в лиственничниках на пыльцу *Larix* – 2–5 %. В каменных березняках доля пыльцы *Betula ermanii* в среднем 77 %, и эта доля выше, чем в среднем в современных пробах из других лесных сообществ. Во всех исследованных образцах, даже в пробах из альпийского и гольцового поясов, преобладает пыльца деревьев и кустарников, которая отражает региональный компонент. Полученные материалы могут быть использованы для реконструкции изменений растительности в голоцене.

Можно выделить индикаторы локальных условий, которые позволяют различить СПС, формировавшиеся в разных местообитаниях. Наиболее сильно локальный сигнал прослеживается в образцах, отобранных на заболоченных территориях, а также выше границы леса (разнообразие пыльцы луговых и тундровых растений). Кроме того, на формирование СПС существенно влияет генезис осадка. Наша работа совместно с данными других исследований позволит сделать реконструкции по палинологическим данным более обоснованными.

## Список литературы

1. Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупикина Е.Г. **1968**. *Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки*. М.: Наука, 245 с.
2. Боярская Т.Д., Малаева Е.М. **1967**. *Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде*. М.: Наука, 201 с.
3. Скиба Л.А. **1975**. *История развития растительности Камчатки в позднем кайнозое*. М.: Наука, 72 с.
4. Гришин С.Ю. **1996**. *Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов*. Владивосток: Дальнаука, 156 с.

5. Сырьевые ресурсы Камчатской области: Материалы выездной сессии Комис. по проблемам Севера в 1957 г. **1961**. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 184 с.
6. Нешатаева В.Ю. **2009**. *Растительность полуострова Камчатка*. М.: КМК, 537 с.
7. Гричук В.П., Заклинская Е.Д. **1948**. *Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии*. М.: ОГИЗ, Географгиз, 224 с.
8. Мазей Н.Г., Новенко Е.Ю. **2021**. Применение пропионового ангидрида при пробоподготовке проб для спорово-пыльцевого анализа. *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 6(3): 110–112. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.036>
9. Мячина А.И., Казачихина Л.Л., Мамонтова И.Б., Калинина В.С. **1971**. *Атлас спор и пыльцы некоторых современных растений Дальнего Востока*. Хабаровск: ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР, 86 с.
10. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. **1972**. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*. Т. 1. Л.: Наука, 184 с.
11. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. **1978**. *Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР. Lamiaceae-Zygophyllaceae*. Л.: Наука, 183 с.
12. Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. **1983**. *Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры Европейской части СССР*. Л.: Наука, 303 с.
13. Moore P.D., Webb J.A., Collison M.E. **1991**. *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell scientific publications, 216 p.
14. Grimm E.C. **1990**. TILIA and TILIA GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data. *INQUA, Working Group on Data-Handling Methods. Newsletter*, 4: 5–7.
15. Якубов В.В., Чернягина О.А. **2004**. *Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения)*. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 165 с.
16. Петраш З.Н., Леунова В.М., Зиновьева О.А. **2012**. Формирование поверхностных спорово-пыльцевых спектров в хвойных насаждениях *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 14 (1-6): 1512–1514. EDN: RBVQXB
17. Рашке Е., Савельева Л.А. **2017**. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и современная растительность дельты реки Лена, Российская Арктика. *Сибирский экологический журнал*, (4): 456–472. <http://dx.doi.org/10.15372/SEJ20170407>
18. Микишин Ю.А., Гвоздева И.Г. **2009**. *Субфоссильные спорово-пыльцевые комплексы Сахалина и прилегающих территорий*. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 160 с.
19. Новенко Е.Ю., Мазей Н.Г., Зерницкая В.П. **2017**. Рецентные спорово-пыльцевые спектры заповедных территорий Европейской части России как ключ к интерпретации результатов палеоэкологических исследований. *Nature Conservation Research. Заповедная наука*, 2(2): 55–65. <http://dx.doi.org/10.24189/ncr.2017.012>; EDN: VZQNVK
20. Мохова Л.М., Кудрявцева Е.П. **2022**. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры как отражение высотной поясности Южного Сихотэ-Алиня. *Геосистемы переходных зон*, 6(1): 43–53. <https://doi.org/10.30730/gtrz.2022.6.1.043-053>
21. Лаптева Е.Г. **2013**. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры современной растительности Южного Урала. *Вестник Башкирского ун-та*, 18(1): 77–81. EDN: PYVRPH
22. Мохова Л.М. **2021**. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры как отражение ландшафтного разнообразия островов Малой Курильской гряды. *Биота и среда природных территорий*, 1: 3–30. [http://doi.org/10.37102/2782-1978\\_2021\\_1\\_1](http://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_1_1); EDN: ННИКЕМ
23. Новенко Е.Ю., Мазей Н.Г., Куприянов Д.А., Филимонова Л.В., Лаврова Н.Б. **2021**. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры лиственничных лесов центральной Эвенкии: особенности интерпретации для целей палеоэкологических исследований. *Экология*, (6): 403–411. <http://doi.org/10.31857/S0367059721060093>
24. Мазей Н.Г., Кусильман М.В., Новенко Е.Ю. **2018**. Встречаемость пыльцы *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia* и *Quercus* в субрецентных спорово-пыльцевых спектрах Восточно-Европейской равнины: к вопросу о возможности дальнего заноса пыльцы. *Экология*, (6): 431–439. <http://doi.org/10.1134/S0367059718050074>
25. Мохова Л.М., Еременко Н.А. **2020**. Состав спорово-пыльцевого дождя на острове Кунашир (Курильские острова). *Биота и среда заповедных территорий*, 2: 3–37. <https://doi.org/10.25808/26186764.2020.15.81.001>; EDN: XLMZSH

## References

1. Braitseva O.A., Melekestsev I.V., Evteeva I.S., Lupikina E.G. **1968**. [*Stratigraphy of Quaternary deposits and glaciation of Kamchatka*]. Moscow: Nauka, 245 p. (In Russ.).
2. Boyarskaya T.D., Malaeva E.M. **1967**. [*Development of vegetation of Siberia and the Far East in the Quaternary*]. Moscow: Nauka, 201 p. (In Russ.).
3. Skiba L.A. **1975**. [*History of the development of vegetation of Kamchatka in the Late Cenozoic*]. Moscow: Nauka, 72 p. (In Russ.).
4. Grishin S.Yu. **1996**. *The vegetation of subalpine zone of Klyuchevskaya volcano group*. Vladivostok: Dalnauka, 156 p. (In Russ.).
5. [*Raw material resources of the Kamchatka region: Materials of the visiting session of the Commission*

- on the problems of the North in 1957]. 1961. Moscow: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 184 p. (In Russ.).
6. Neshataeva V.Yu. 2009. *Vegetation of the Kamchatka Peninsula*. Moscow: KMK, 537 p. (In Russ.).
  7. Grichuk V.P., Zaklinskaya E.D. 1948. [*Analysis of fossil pollen and spores and its application to paleogeography*]. Moscow: OGIz, Geografiz, 224 p. (In Russ.).
  8. Mazei N.G., Novenko E.Yu. 2021. The use of propionic anhydride in the sample preparation for pollen analysis. *Nature Conservation Research. Reserve science*, 6(3): 110–112. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.036>
  9. Myachina A.I., Kazachikhina L.L., Mamontova I.B., Kalinina V.S. 1971. [*Atlas of spores and pollen of some modern plants of the Far East*]. Khabarovsk, 86 p. (In Russ.).
  10. Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. *Pollen and spores of plants from the flora of the European part of the USSR*. Vol. 1. Leningrad: Nauka, 184 p. (In Russ.).
  11. Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. [*Pollen of dicotyledonous plants from the flora of the European part of the USSR. Lamiaceae-Zygophyllaceae*]. Leningrad: Nauka, 183 p. (In Russ.).
  12. Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. 1983. [*Spores of ferns and pollen of gymnospermous and monocotyledonous plants of the flora of the European part of the USSR*]. Leningrad: Nauka, 303 p. (In Russ.).
  13. Moore P.D., Webb J.A., Collison M.E. 1991. *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell scientific publications, 216 p.
  14. Grimm E.C. 1990. TILIA and TILIA GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data. *INQUA, Working Group on Data-Handling Methods. Newsletter*, 4: 5–7.
  15. Yakubov V.V., Chernyagina O.A. 2004. *Catalog of the flora of Kamchatka (vascular plants)*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 165 p. (In Russ.).
  16. Petrash Z.N., Leunova V.M., Zinovyeva O.A. 2012. The formation of surface pollen spectra in coniferous stands. *Izvestiya of the Samara Russian Academy of Sciences Scientific Center*, 14(1-6): 1512–1514. (In Russ.). EDN: RBVQXB
  17. Raschke E.A., Savelieva L.A. 2017. Subrecent spore-pollen spectra and modern vegetation from the Lena River Delta, Russian Arctic. *Contemporary Problems of Ecology*, 10: 395–410. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/s1995425517040084>
  18. Mikishin Yu.A., Gvozdeva I.G. 2009. *Subfossil spore-pollen complexes of Sakhalin Island and adjacent areas*. Vladivostok: Publ. of Far Eastern National University, 160 p. (In Russ.).
  19. Novenko E.Yu., Mazei N.G., Zernitskaya V.P. 2017. Recent pollen assemblages from protected areas of European Russia as a key to interpreting the results of paleoecological studies. *Nature Conservation Research. Reserve science*, 2(2): 55–65. (In Russ.). <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2017.012> ; EDN: VZQNVK
  20. Mokhova L.M., Kudryavtseva E.P. 2022. Subfossil pollen spectra as evidence of the altitudinal zonation of the Southern Sikhote-Alin. *Geosistemy peredodnykh zon = Geosystems of Transition Zones*, 6(1): 43–53. (In Russ.). <https://doi.org/10.30730/gtr.2022.6.1.043-053>
  21. Lapteva E.G. 2013. Subfossil pollen spectra of modern vegetation in Southern Urals. *Vestnik Bashkirskogo unta*, 18(1): 77–81. (In Russ.). EDN: PYVRPH
  22. Mokhova L.M. 2021. Subfossil spore-pollen spectra as a reflection of the landscape diversity of the Lesser Kuril Ridge. *Biodiversity and Environment of Natural Areas*, 1: 3–30. (In Russ.). [http://doi.org/10.37102/2782-1978\\_2021\\_1\\_1](http://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_1_1); EDN: HHIKEM
  23. Novenko E.Y., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Filimonova L.V., Lavrova N.B. 2021. Subfossil spore-pollen spectra from larch forests of central Evenkia: special aspects of interpretation for paleoecological research purposes. *Russian Journal of Ecology*, 52(6): 429–437. <http://doi.org/10.31857/S0367059721060093>
  24. Mazei N.G., Kusilman M.V., Novenko E.Y. 2018. The occurrence of *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia*, and *Quercus* pollen in subrecent spore-pollen spectra from the East European plain: on the possibility of long-distance pollen transfer. *Russian Journal of Ecology*, 49(6): 484–491. <https://doi.org/10.1134/s1067413618050077>
  25. Mokhova L.M., Eremenko N.A. 2020. Pollen rain composition on Kunashir Island (Kuril Islands). *Biodiversity and Environment of Protected Areas*, 2: 3–37 (In Russ.). DOI: 10.25808/26186764.2020.15.81.001; EDN: XLMZSH

## Об авторе

Мухаметшина Екатерина Олеговна (<https://orcid.org/0000-0002-7305-2632>), инженер-исследователь, отдел палеогеографии Четвертичного периода Института географии РАН, Москва, [comukhametshina@igras.ru](mailto:comukhametshina@igras.ru)

Поступила 13.03.2024

Принята к публикации 05.06.2024

## About the Author

Mukhametshina, Ekaterina O. (<https://orcid.org/0000-0002-7305-2632>), Research Engineer, Department of Quaternary Paleogeography, Institute of Geography RAS, Moscow, Russia, [comukhametshina@igras.ru](mailto:comukhametshina@igras.ru)

Received 13 March 2024

Accepted 5 June 2024