

УДК 551.8:551.793.9/.794 (1–751.1) (470.22)

## ДИНАМИКА СУХОДОЛЬНОЙ И ВОДНО-БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА «ТОЛВОЯРВИ» С АЛЛЕРЕДА ДО СОВРЕМЕННОСТИ

Л. В. Филимонова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Получены новые палеогеографические данные с аллереда (~11800 л. н.) до современности для ландшафтного заказника (ЛЗ) «Толвоярви», расположенного на юго-западе Карелии, близ границы с Финляндией. В результате исследования озерно-болотных отложений разреза Толвосуо стратиграфическим, радиоуглеродным и палеоботаническими методами дополнены и уточнены реконструкции динамики суходольной растительности, выполненные ранее при изучении разреза Скополиное. При этом привлечены данные по поверхностным спорово-пыльцевым спектрам (СПС) из различных растительных сообществ болот и лесов ЛЗ «Толвоярви» (их процентный состав приведен в статье), а также «поправочные коэффициенты» для пыльцы древесных растений, рассчитанные для поверхностных СПС болот из среднетаежной подзоны Карелии. Для более объективной реконструкции растительного покрова в позднеледниковье и начале голоцена использован метод «маркирующих» спор. В результате обобщения новых и ранее полученных палеогеографических материалов составлена климатохронологическая схема динамики суходольной растительности в позднеледниковье-голоцене. Проведенное сопоставление хроностратиграфии исследованных разрезов, данных по идентификации водорослей *Pediastrum*, пыльцы, спор и макроостатков водных и болотных растений позволило выявить особенности в развитии двух исследованных палеоводоемов и последующем формировании болот Скополиное и Толвосуо, а также выполнить реконструкции сукцессий водно-болотной растительности в местах отбора отложений. Установлено, что обмеление первого из них произошло ~10300 л. н., второго – 9300 л. н. В последнем, имеющем более глубокую котловину, отложение сапропеля, переходного и верхового торфа начиналось примерно на 1000 лет позже. Однако за меньшее время здесь сформировалась более мощная (на 55 см) торфяная залежь благодаря несколько большей (на 0,15 мм/год) скорости накопления торфов.

**Ключевые слова:** спорово-пыльцевой спектр; макроостатки растений; хроностратиграфия; динамика растительности; позднеледниковье; голоцен; Карелия.

### L. V. Filimonova. UPLAND AND WETLAND VEGETATION DYNAMICS IN THE TOLVOJARVI NATURE RESERVE SINCE THE ALLERØD

New palaeogeographic data for the period from the Allerød (~11800 yrs. B. P.) until present were obtained for the Tolvojarvi landscape reserve (LR), situated in the south-west of Karelia, at the border with Finland. Studies of the lacustrine-paludal deposits from Tolvosuo mire by the stratigraphic, radiocarbon, and palaeobotanical methods have helped to update and specify the reconstructions of upland vegetation dynamics produced previously based on a Skopolinoe mire core. The studies also employed data on surface spore-pollen spectra from various plant communities of Tolvojarvi LR mires

and forests (their percentage reported in the articles), as well as “correction factors” for woody pollen calculated for surface spore-pollen spectra from mires of Karelian middle taiga. The “marker spores” method was used to avoid bias in reconstructing the Lake Glacial and Early Holocene plant cover. Based on a synthesis of newly and previously obtained palaeogeographic data, the climate-chronological sequence of Late Glacial-Holocene upland vegetation was produced. A comparison of the chronostratigraphy of the studied sections and identification data on *Pediastrum* algae, pollen, spores, and macrofossils of aquatic and wetland plants revealed some specific features in the development history of the two palaeo-waterbodies and the subsequent formation of Skopolinoye and Tolvosuo mires, as well as enabled reconstructions of wetland vegetation successions at the sampling locations. According to the findings, the water level in the former dropped ~ 10300 yrs. B. P, and in the latter 9300 yrs. B. P. In Tolvosuo, which has a deeper basin, sapropel, mesotrophic and ombrotrophic peat deposition started some 1000 years later. Yet, it managed to form a thicker (55 cm more) peat deposit in less time owing to a somewhat higher (by 0.15 mm/yr.) deposition rate.

**Key words:** spore-pollen spectrum; plant macrofossils; chronostratigraphy; vegetation dynamics; Late Glacial; Holocene; Karelia.

## Введение

Палеогеографические исследования дают возможность проследить изменения природной среды в историческом прошлом. Получаемые реконструкции динамики растительности, являющейся чутким индикатором изменений климата и других природных условий в позднеледниковье и голоцене, а также антропогенных воздействий на биоту, позволяют выявить тренды ее развития и объяснить структуру растительного покрова современных ландшафтов. Для ЛЗ «Толвоярви», относящегося к Зеленому поясу Фенноскандии, они впервые были выполнены при изучении озерно-болотных отложений разреза Скополиное. Спорово-пыльцевая диаграмма (СПД) и довольно подробные описания изменений растительного покрова и природной среды с конца аллереда до настоящего времени опубликованы [Филимонова, 2014]. Новый исследованный разрез Толвосуо оказался более глубоким и включает, согласно данным, отложения с начала аллереда до современности, что позволило дополнить и уточнить ранее сделанные реконструкции динамики суходольной растительности. Особый интерес представляло проведение сопоставления всей имеющейся палеогеографической информации (хроностратиграфии разрезов, палинологических и макрофоссильных данных) с целью обобщения и выявления особенностей в образовании и развитии болот Толвосуо и Скополиное, а также получение реконструкций сукцессий водноболотной растительности. В представленной статье приведены также данные процентного состава поверхностных СПС из различных растительных сообществ болот и лесов ЛЗ «Толвоярви», которые ранее не публиковались.

На их примере показаны преимущества используемого нами метода расчета процентного состава палиноспектров озерно-болотных отложений при построении СПД.

## Район, объекты и методы исследований

ЛЗ «Толвоярви» (41 900 га) расположен в западной части среднетаежной подзоны Карелии, близ границы с Финляндией (рис. 1, А). Климат района – переходный от морского к континентальному. Средняя температура января –11 °С, июля – +16 °С, среднегодовое количество осадков 600–650 мм, ветра в основном юго-западного направления [Атлас..., 1989]. Территория находится в южной части Западно-Карельского геоморфологического района, в подрайоне р. Койтайоки [Лукашов, 2003]. Рельеф – холмистая моренная равнина и озовые гряды. Основные почвообразующие породы – моренные пески и супеси, а также торф в понижениях рельефа. Преобладают сосняки, встречаются также ельники, березняки, осинники и ольшаники. Леса в основном вторичные, в прошлом пройденные рубками, а в настоящее время восстанавливающиеся естественным путем. Коренные леса небольшими фрагментами сохранились только по побережью озер и рек. Агрорландшафт представлен огородами, а также небольшими по площади заброшенными, деградирующими угодьями.

На территории ЛЗ «Толвоярви» к настоящему времени с использованием стратиграфического, радиоуглеродного и палеоботанических методов исследованы озерно-болотные отложения разрезов Скополиное (62°17'10" с. ш. 31°30'45" в. д., 175 м н. у. м.) и Толвосуо (62°15'39" с. ш. 31°26'43" в. д., 185 м н. у. м.),

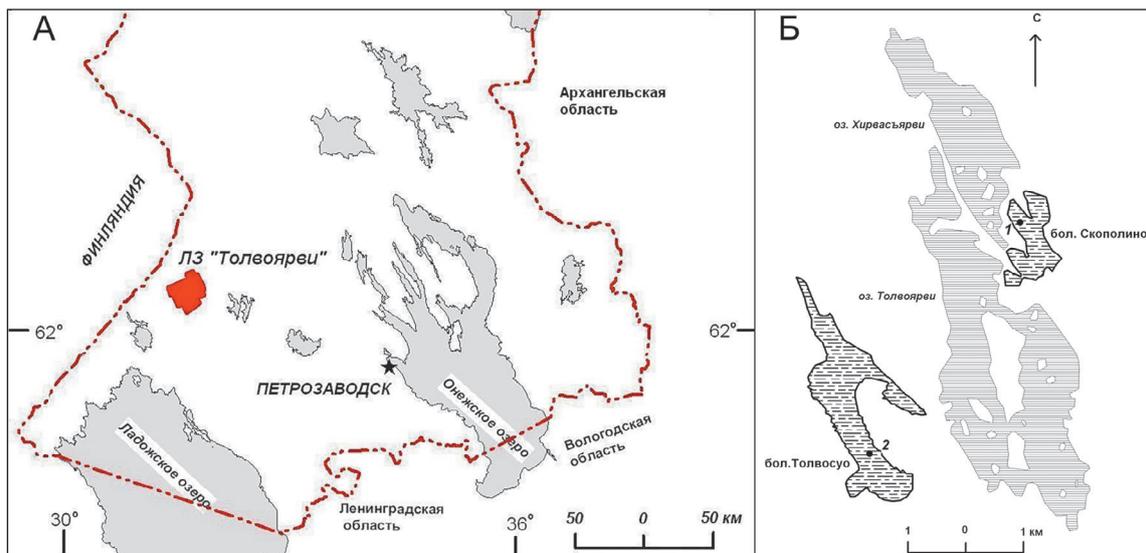


Рис. 1. Картограммы местоположения ЛЗ «Толвоярви» (А), болот Скополиное и Толвосуо (Б), а также отобранных на них разрезов (обозначены черной точкой и цифрой 1 и 2 соответственно), исследованных радиоуглеродным и палеоботаническими методами

Fig. 1. Maps of the location of the Tolvojarvi Landscape Reserve (A), the Skopolinoye and Tolvosuo mires (B), as well as the selected sections (indicated by black dots and numbers 1 and 2, respectively), studied by radiocarbon and paleobotanical methods

отбуренных на одноименных верховых грядово-мочажинных болотах. Первое из них, площадью 94 га, лежит между озерами Хирвасъярви и Тойвалампи в центральной части заказника; второе, площадью 260 га, расположено к западу от оз. Толвоярви (рис. 1, Б).

На палеоботанические анализы образцы отбирали послойно через 4–20 см ручным буром системы Инсторфа (диаметр челнока 5 см); 10-см слои слабо разложившегося торфа до глубины 50 см срезали ножницами. С их помощью были взяты поверхностные образцы мощностью 3 см на грядах (кочках) и в мочажинах близ мест бурения указанных болот, а также еще на трех болотных массивах, в сосняках и ельниках, окружающих их. На радиоуглеродное датирование, проведенное в лаборатории Геологического института РАН, в разрезе Скополиное отобрали три, Толвосуо – четыре образца органогенных отложений.

Определения макроостатков растений сделаны в минеральных и органогенных отложениях обоих разрезов. Анализы ботанического состава торфа и степени его разложения выполнены по общепринятым методикам [Короткина, 1939; Минкина, Варлыгин, 1939] с привлечением атласа [Кац и др., 1977] и коллекции растительных остатков. Диаграммы состава и соотношения (в %) макроостатков растений в исследованных отложениях, включающие некоторые расчетные показатели, нарисованы

с использованием программы «Korpi» [Кутенков, 2013].

При обработке проб для спорово-пыльцевого анализа применяли общепринятые методы: щелочной Поста, ацетолитный Эрлмана и сепарационный В. П. Гричука [Филимонова, 2015]. Для определения концентрации пыльцы в образцы добавляли «маркирующие» споры *Lycopodium* [по: Stockmarr, 1971]. При идентификации пыльцы и спор использовали справочники-определители [Куприянова, Алешина, 1972, 1978; Бобров и др., 1983; Moore et al., 1991 и др.], эталонную коллекцию микрофоссилий, собственную картотеку рисунков и описаний. СПД Скополиное [Филимонова, 2014] и Толвосуо построены с использованием компьютерных программ TILIA-2 и TILIA GRAPH [Grimm, 1992]. Сначала устанавливали процентное соотношение между четырьмя группами микрофоссилий: деревьев, кустарников и кустарничков, трав, споровых. Затем сумму пыльцы первых двух групп (пыльца древесных) принимали за 100 % и определяли вклад (в %) составляющих ее таксонов. Содержание (в %) идентифицированных таксонов пыльцы трав рассчитывали от суммы пыльцы древесных и трав, спор – от суммы пыльцы древесных и спор. Примененный метод расчета позволил избежать искажения СПД из-за высокого содержания в отдельных слоях микрофоссилий

Сурепасеае, Роасеае и некоторых споровых растений.

Параллельно с палинологическим исследованием в образцах проведено видовое определение водорослей *Pediastrum* [по: Komarek, Jankovska, 2001].

## Результаты и обсуждение

В статье с целью обобщения и сопоставления палеогеографических материалов, полученных для ЛЗ «Толвоярви», данные по разрезу Толвосуо и поверхностным палиноспектрам приводятся в полном объеме, по разрезу Скополиное – частично и в краткой форме, поскольку они ранее обсуждались [Филимонова, 2014, 2016, 2018].

### Стратиграфия разрезов

**Разрез Толвосуо** отобран на сфагновой мочажине (*Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum majus*, *S. papillosum*) до глубины 1000 см и включает органогенные (574 см) и минеральные (426 см) отложения:

- 0–50 см – торф сфагновый верховой (в.), степень разложения (R) = 5–20 %
- 50–100 см – шейхцериново-сфагновый в., R = 20–25 %
- 100–120 см – сфагново-шейхцериновый в., R = 25 %
- 120–135 см – шейхцериново-сфагновый в., R = 25 %
- 135–165 см – шейхцериновый в., R = 30 %
- 165–200 см – пушицево-сфагновый в., R = 30 %
- 200–230 см – магелланикум торф, R = 20 %
- 230–250 см – пушицево-сфагновый в., R = 25 %
- 250–300 см – пушицевый в., R = 35–40 %

- 300–325 см – сфагново-пушицевый в., R = 40 %
- 325–380 см – пушицевый в., R = 40–45 %
- 380–400 см – сфагново-пушицевый в., R = 35 %
- 400–450 см – осоково-сфагновый переходный (п.), R = 25–35 %
- 450–460 см – хвощово-осоковый п., R = 30 %
- 460–465 см – хвощовый п., R = 35 %
- 465–500 см – сапропелевидный торф
- 500–550 см – сапропель
- 550–574 см – сапропель с примесью песка
- 574–650 см – глина с прослойками песка (2–3 см)
- 650–750 см – суглинок с прослойками песка
- 750–830 см – глина с примесью песка
- 830–1000 см – песок с примесью глины.

**Разрез Скополиное** отобран на сфагновой гряде (*Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum fuscum*) до глубины 650 см и включает органогенные (550 см) и минеральные (100 см) отложения: торфа верховые (130 см – фускум-торфа, ниже, до 385 см – сфагновые, пушицево- и шейхцериново-сфагновые с прослойками пушицевого и шейхцеринового), осоково-шейхцериновый переходный (до 410 см) и сапропелевидный (до 450 см) торф, сапропель (до 550 см), а также 10 см глины с примесью сапропеля, 70 см глины с небольшим количеством песка, 13 см мелкого и 7 см крупного песка. Детальная стратиграфия разреза опубликована [Филимонова, 2014].

### Радиоуглеродное датирование

Для органогенных отложений разреза Скополиное получено три, Толвосуо – четыре радиоуглеродные датировки (табл. 1).

Таблица 1. Радиоуглеродный и калиброванный возраст органогенных отложений

Table 1. Radiocarbon and calibrated dating of organogenic sediments

Разрез Section	Глубина (см) Depth (cm)	Тип отложений Type of sediments	Возраст Age		Лабораторный № образца Lab. no. of samples
			радиоуглеродный (л. н.) radiocarbon (y. a.)	калиброванный (кал. л. н.) calibrated (calib. y. a.)	
Скополиное Skopolinoe	180–190	торф peat	1580 ± 110	1510 ± 120	ГИН-12146
	335–350	торф peat	5410 ± 90	6170 ± 110	ГИН-12145
	435–450	сапропелевидный торф saproeloid peat	8680 ± 100	9730 ± 150	ГИН-12144
Толвосуо Tolvosuo	230–250	торф peat	3870 ± 60	4290 ± 90	ГИН-12147
	310–325	торф peat	5000 ± 70	5760 ± 100	ГИН-12148
	450–465	торф peat	6890 ± 50	7730 ± 50	ГИН-12149
	550–570	сапропель saproel	9260 ± 170	10500 ± 210	ГИН-12150

Внутри разрезов они хорошо согласуются между собой, а также с определениями относительного возраста отложений на основе палинологического анализа. Здесь же в таблице указан калиброванный возраст датированных образцов, рассчитанный по программе CalPal ([www.calpal.de](http://www.calpal.de)).

### Палинологические данные

**Поверхностные спорово-пыльцевые спектры.** Для территории ЛЗ «Толвоярви» получено 14 поверхностных СПС из различных растительных сообществ болот и лесов (табл. 2). На пяти болотных массивах было отобрано 8 образцов (5 – на повышениях, 3 – в понижениях микрорельефа), в сосняках и ельниках – по 3 образца. Непосредственно в местах отбора образцов и в близрасположенных фитоценозах выполнены геоботанические описания растительности, которые позволили проследить степень проявления в СПС зональных, региональных, локальных и узколокальных их составляющих. Этому же способствовал выбранный групповой метод расчета состава СПС, при котором пыльцу и споры объединяют по растительным группам, определяют их процентное соотношение и долевого вклад таксонов внутри каждой из групп (табл. 2).

Согласно данным, в полученных СПС из лесных и болотных сообществ ЛЗ «Толвоярви» преобладает пыльца деревьев и кустарников, что соответствует зональным таежным условиям. Наибольшее содержание их пыльцы отмечено в СПС лесных сообществ (79–93%), особенно в ельниках (81–93%). Снижение его в образцах 9, 11 и 12 обусловлено попаданием в них спор сфагновых (*Sphagnum*) и зеленых (Bryales) мхов, произрастающих в местах отбора. В СПС болот эти значения варьировали в пределах 49–92%, причем самые низкие (49 и 56%) были обусловлены присутствием в образцах большого количества спор (46 и 40% соответственно), в основном обильно спороносящих сфагновых мхов. Необычно высокий для СПС болот процент пыльцы древесных (92%) на фоне незначительного вклада спор и пыльцы трав отмечен в образце 8, отобранном в специфических условиях «черной» деградирующей мочажины с *Неритисае*. По данным, полученным для болот Скополинное и Толвосуо, пыльцы древесных оказалось несколько меньше в СПС мочажин из-за большего содержания в них пыльцы *Супергасеае* и *Роасеае*, а также спор *Sphagnum* и *Equisetum* (табл. 2: обр. 2, 4).

В спектрах пыльцы деревьев и кустарников из всех изученных местообитаний преобла-

дает пыльца *Pinus sylvestris*, особенно в сосняках (70–85%). Ее содержание в СПС болот (51–76%) и еловых лесов (50–77%) примерно одинаковое. Это же характерно для пыльцы *Betula sect. Albae* (13–37 и 14–35% соответственно). Количество пыльцы *Picea* наибольшим было в СПС ельников (7–13%), наименьшим – в СПС сосняков (2–5%) и варьировало в СПС болот в пределах 3–12%. Пыльца *Alnus* присутствовала во всех образцах; доля ее (1–6%), как правило, была больше при произрастании ольхи серой или клейкой в месте отбора или в ближайшем окружении. Встречена также в незначительном количестве пыльца *Salix* и *Populus tremula*, единично – пыльца *Ulmus*, *Tilia*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* и *Juniperus communis* (табл. 2).

В результате сопоставления палинологических данных и геоботанических описаний растительности установлено, что спектры спор, пыльцы кустарничков и трав имеют локальный и узколокальный характер, а также в значительной степени соответствуют составу растительных сообществ. Основной вклад вносят растения доминирующие и производящие большое количество пыльцы и спор (*Супергасеае*, *Роасеае*, *Bryales*, *Sphagnum* и *Equisetum*). В спектре кустарничков и трав из большинства местообитаний суммарная доля пыльцы *Betula nana* и *Ericales* весьма существенна (до 75%), но в спектре общего состава на болотах она не превышает 6%, в лесных сообществах – 3%. Характерно, что на повышениях микрорельефа, то есть в местах произрастания кустарничков, значения ее больше, чем в мочажинах болот. Пыльца *Menyanthes trifoliata*, *Rubus chamaemorus*, *Scheuchzeria palustris*, *Drosera* присутствует единично или отсутствует в образцах даже при значительном участии производящих ее растений в болотных сообществах. В пробах из различных местообитаний встречена также пыльца *Artemisia* и *Chenopodiaceae* (в том числе *Chenopodium album* и *C. polyspermum*), а из группы *Varia* – пыльца *Apiaceae*, *Asteraceae* (в том числе *Aster type*), *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* (*Filipendula ulmaria*, *Geum*, *Potentilla* и др.), *Rumex*, *Saxifragaceae* и одно пыльцевое зерно *Ambrosia*. Идентифицированы споры плаунов *Diplazium complanatum* и *Lycopodium clavatum*, а из папоротников с сохранившимся периспорием – *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas* и *Gymnocarpium dryopteris*.

Обобщая результаты изучения поверхностных СПС из лесных и болотных сообществ ЛЗ «Толвоярви», можно утверждать, что они достаточно хорошо отражают зональные, ланд-

Таблица 2. Состав поверхностных СПС (%) из ландшафтного заказника «Толвоярви»

Table 2. Composition of surface spore-pollen spectra (%) from the Tolvojarvi Landscape Reserve

Таксоны Taxons	Места отбора и номера образцов* / Sampling sites and no. of samples*													
	Болота Mires								Сосняки Pine forests			Ельники Spruce forests		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<b>Общий состав / Total composition</b>														
Деревья и кустарники Trees and bushes	85	78	80	<b>69</b>	<b>49</b>	<b>71</b>	<b>56</b>	92	<b>81</b>	92	<b>79</b>	<b>81</b>	93	87
Кустарнички и травы Shrubs and herbs	10	11	11	<b>18</b>	5	<b>18</b>	4	5	3	6	2	6	5	5
Споровые растения Spore plants	5	11	9	<b>13</b>	<b>46</b>	<b>11</b>	<b>40</b>	3	<b>16</b>	2	<b>19</b>	<b>13</b>	2	8
<b>Деревья и кустарники / Trees and bushes</b>														
<i>Picea</i>	3	4	4	4,5	8	12	8	9	5	2	4	13	8	7
<i>Pinus</i>	66	69	68	53	73	73	76	51	70	83	85	50	73	77
<i>Betula</i> sect. <i>Albae</i>	28	21	22	36	17	13	15	37	21	14	10	35	17	14
<i>Alnus</i>	2	5	5	6	2	1,5	1	3	3	1	1	2	1	1
<i>Salix</i>	0,5	0,5	1	0,4	-	0,4	-	-	0,4	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2
<i>Populus tremula</i>	0,3	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	0,2	0,2
<i>Ulmus, Tilia</i>	-	-	-	0,2	-	-	-	0,2	-	-	-	-	0,2	0,2
<i>Frangula alnus</i>	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-
<i>Juniperus communis</i>	-	-	-	-	-	0,2	-	-	0,2	-	-	-	-	-
<b>Кустарнички и травы / Shrubs and herbs</b>														
<i>Betula nana</i>	23	7	14	5	46	-	26	18	11	5	-	13	17	3
Ericales	32	15	29	4	29	8	23	12	21	43	39	26	20	19
Суперациеae	18	43	46	<b>69</b>	10	<b>52</b>	10	28	11	19	31	20	13	16
Росаеae	20	27	5	8	8	<b>38</b>	10	21	17	22	-	13	34	22
<i>Artemisia</i>	1,5	1,5	-	1	-	-	5	-	11	3	-	-	-	3
Chenopodiaceae	1,5	1,5	-	3	4	-	5	3	6	5	15	15	3	12
Varia	4	5	6	9	2	2	21	18	22	3	15	13	13	25
Hydrophites	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Споровые растения / Spore plants</b>														
Bryales	-	-	-	-	-	-	1	-	<b>69</b>	7	<b>94</b>	1	17	8
<i>Sphagnum</i>	97	91	83	<b>38</b>	<b>97</b>	<b>96</b>	<b>97</b>	64	<b>29</b>	36	3	<b>98</b>	58	90
<i>Equisetum</i>	-	-	12	<b>60</b>	1	3	-	27	-	-	1	-	-	-
Polypodiaceae	3	6	2,5	1	1	1	2	4,5	1	57	2	1	17	2
Lycopodiaceae	-	3	2,5	1	1	-	-	4,5	1	-	-	-	8	-

Примечание. \*Места отбора поверхностных образцов: 1, 2 – болото Скополиное: 1 – гряда *Andromeda polifolia-Eriophorum vaginatum-Sphagnum fuscum*, 2 – мочажина *Scheuchzeria palustris-Sphagnum balticum*; 3, 4 – болото Толвосуо: 3 – гряда *Andromeda polifolia-Eriophorum vaginatum-Sphagnum fuscum*, 4 – мочажина *Scheuchzeria palustris-Carex (limosa, magellanicum)-Sphagnum balticum*; 5 – гряда в грядово-мочажинном кустарничково-сфагновом комплексе (*Betula nana, Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Chamaedaphne calyculata, Vaccinium uliginosum, Rubus chamaemorus, Sphagnum fuscum, S. angustifolium, S. magellanicum*) с *Pinus sylvestris* на болоте Виржасуо; 6 – кочка *Sphagnum papillosum* с *Andromeda polifolia* и *Carex lasiocarpa* в заболоченной заливной протоке на западном берегу оз. Юля-Толвоярви; 7, 8 – болото Сплавинное: 7 – кочка *Sphagnum papillosum* с *Andromeda polifolia* и *Trichophorum caespitosum*, 8 – мочажина «черная» (деградирующая) с Hepaticae; 9–11 – сосняки: 9 – чернично-брусничный лишайниково-зеленомошный, 10 – багульниково-сфагновый, 11 – кустарничково-зеленомошный; 12–14 – ельники: 12 – с сосной и березой чернично-сфагновый, 13 – с сосной кустарничково-моховой, 14 – с сосной хвощово-чернично-моршкрово-сфагновый.

Note. \*Sampling sites of surface samples: 1, 2 – Skopolinoe mire: 1 – ridge *Andromeda polifolia-Eriophorum vaginatum-Sphagnum fuscum*, 2 – hollow *Scheuchzeria palustris-Sphagnum balticum*; 3, 4 – Tolvosuo mire: 3 – ridge *Andromeda polifolia-Eriophorum vaginatum-Sphagnum fuscum*, 4 – hollow *Scheuchzeria palustris-Carex (limosa, magellanicum)-Sphagnum balticum*; 5 – ridge in a ridge-hollow shrub-sphagnum complex (*Betula nana, Andromeda polifolia, Empetrum nigrum, Chamaedaphne calyculata, Vaccinium uliginosum, Rubus chamaemorus, Sphagnum fuscum, S. angustifolium, S. magellanicum*) with *Pinus sylvestris* in the Virzhasuo mire; 6 – hummock *Sphagnum papillosum* with *Andromeda polifolia* and *Carex lasiocarpa* in a boggy inlet channel on the western shore of Lake Yulya-Tolvojarvi; 7, 8 – Splavinnoe mire: 7 – hummock *Sphagnum papillosum* with *Andromeda polifolia* and *Trichophorum caespitosum*, 8 – degrading hollow ('black') with Hepaticae; 9–11 – pine forests: 9 – bilberry-lingonberry lichenous-green moss, 10 – ledum-sphagnum, 11 – shrub-green moss; 12–14 – spruce forests: 12 – bilberry-sphagnum with pine and birch, 13 – shrub-moss with pine, 14 – horsetail-bilberry-cloudberry-sphagnum with pine.

шафтно-региональные, локальные и узлокальные особенности состава растительного покрова. В них преобладает пыльца древесных растений. Соотношение ее в СПС лесов в значительной степени определяется структурой их древостоя, в СПС болот – составом окружающих лесов, особенно примыкающих к ним. Характерны преобладание пыльцы сосны, существенный вклад пыльцы березы и низкий – ели, что достоверно отображает преобладание сосновых лесов в регионе исследований, особенно на территориях, рельеф которых представлен холмистой моренной равниной и озовыми грядами. Спектры спор и пыльцы трав несут информацию не только о болотном сообществе, в котором отобран образец, но и об окружающих фитоценозах, особенно преобладающих. Она может быть использована совместно с данными по макрофоссильным остаткам в торфяных отложениях при реконструкции сукцессий палеорастительности болот.

Согласно представленным и ранее полученным данным [Филимонова, 2005, 2007 и др.], локальные изменения в СПС болот вызывает значительное участие березы и ольхи в их облесении, а также в составе примыкающих к ним лесных сообществ. В основном локальное и узлокальное значение имеют пыльца кустарников, кустарничков и трав, а также споры. Снижение локального проявления первых двух групп в СПС достигается при расчете доли их пыльцы внутри группы древесных растений (табл. 3, А). Особенно важно включение в нее *Betula nana* и *Ericales*, пыльцы которых поступает довольно много из кустарничково-моховых болотных сообществ.

Содержание (в %) пыльцы указанных в табл. 3 таксонов из группы трав рассчитано от суммы пыльцы древесных и трав, спор – от суммы пыльцы древесных и спор. Примененный метод расчета позволяет избежать искажения спектров пыльцы древесных растений из-за высокого содержания в некоторых образцах микрофоссилий *Syringaceae*, *Roaceae* и некоторых споровых растений. Он успешно используется нами при расчете палиноспектров и построении СПД озерно-болотных отложений, накопившихся в позднеледниковье-голоцене. Для сравнения в таблице приведены данные, полученные с использованием другого часто применяемого метода, когда процентное содержание микрофоссилий всех указанных таксонов рассчитывают от их общего суммарного количества (табл. 3, Б). Они свидетельствуют о том, что попадание большого количества пыльцы и спор болотных растений вызывает значительные изменения в составе

СПС (обр. 4–7), что затруднит интерпретацию данных и проведение реконструкций динамики региональной и зональной растительности при исследовании торфяных отложений.

Полученные данные по поверхностным СПС из ЛЗ «Толвоярви» наряду с «поправочными коэффициентами» для пыльцы древесных растений, рассчитанными для СПС болот из среднетаежной подзоны Карелии [Филимонова, 2005, 2007], учтены при реконструкции состава лесов и болотной растительности на территории исследования в голоцене.

### **Спорово-пыльцевая диаграмма и описание палинозон**

В разрезе Толвосуо палинологически исследованы озерные (песок, глины – 26, сапропель – 6 образцов) и болотные (32 образца) отложения. По результатам спорово-пыльцевого анализа построена СПД Толвосуо (рис. 2). В нее включены хорошо представленные и наиболее важные для реконструкций растительности и палеогеографической обстановки таксоны. Отсутствует пыльца, встреченная единично (*Carpinus betulus*, *Fagus*), а также спорадически, в незначительном количестве (*Frangula alnus*, *Viburnum opulus*). Значения (в %) пыльцы трав неопределенной и таксонов *Boraginaceae*, *Chamaenerion angustifolium*, *Fabaceae*, *Geranium*, *Helianthemum nummularium*, *Humulus lupulus*, *Liliaceae*, *Plantago*, *Plumbaginaceae*, *Rubus chamaemorus*, *Urtica*, *Valerianaceae* суммированы и составляют кривую *Varia* в СПД (рис. 2). При необходимости указанные таксоны упоминаются в тексте. Периодизацию СПД Толвосуо проводили на основе сопряженного анализа палинологических и радиоуглеродных данных, при этом придерживались схемы хронологического разделения позднеледниковья и голоцена Северной Евразии Н. А. Хотинского [1977, 1987]. В соответствии с ней две нижние палинозоны (ПЗ), как и в СПД Скополиное [Филимонова, 2014], были отнесены к позднеледниковью. Согласно данным, ПЗ-1, сформировавшаяся в аллереде (AL), в разрезе Скополиное представлена 7-см слоем крупного песка, Толвосуо – толщиной глины и песка мощностью 150 см. В позднем дриасе ( $DR_3$ : 11000–10300 л. н.), которому соответствует ПЗ-2, отмечено накопление глин с примесью песка, причем в первом из них – 83 см, во втором – 213 см со скоростью 1,2 и 3,0 мм/год соответственно. В целом в разрезе Скополиное позднеледниковые отложения составили 90 см, Толвосуо – 363 см, причем базальные слои в последнем сформировались, вероятно,



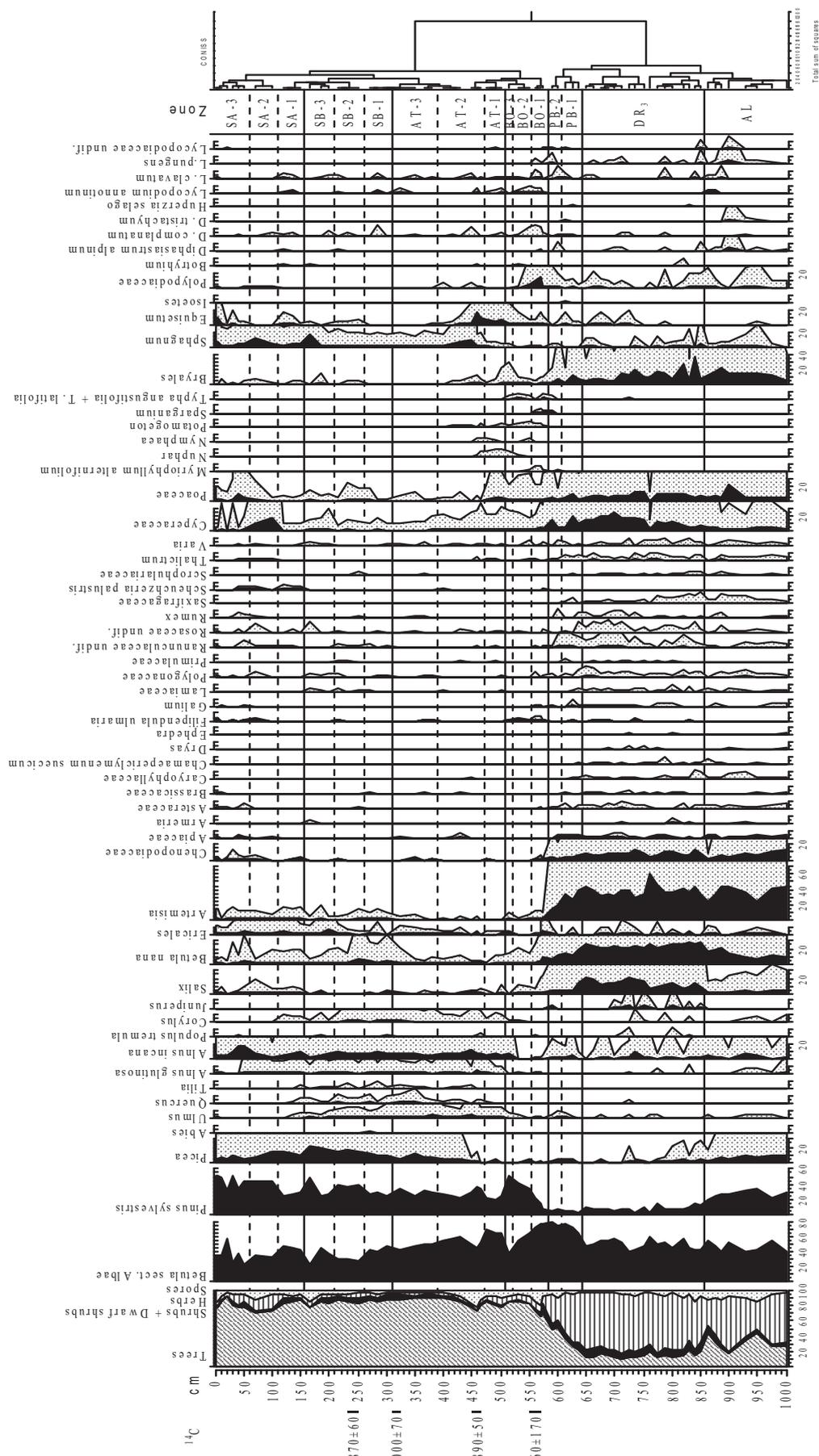


Рис. 2. Спорно-пыльцевая диаграмма озерно-болотных отложений разреза Толвосуо  
 Fig. 2. Spore-pollen diagram of lake-mire sediments of the Tolvosuo section

в начале аллереда (~11800 л. н.). Столь мощные древние озерные отложения, залегающие под болотами, отбурены и изучены в Карелии впервые. Поскольку разрез является уникальным и эталонным, далее приводится довольно подробное описание палинозон.

В разрезе Толвосуо, согласно палинологическим данным, **ПЗ-1** (850–1000 см, песок и глина) сформировалась на протяжении аллереда (AL: 11800–11000 л. н.). Суммарное содержание пыльцы деревьев колеблется от 16 до 45 %, причем два отмеченных максимума (43 и 45 %) соответствуют снижению доли пыльцы трав, главным образом *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, с 48–73 до 39 и 34 % соответственно (рис. 2). В спектре древесных доминирует пыльца *Betula sect. Albae* (40–55 %), существенную роль играет пыльца *Pinus sylvestris* (19–34 %), в меньшей степени – *Picea* (2–10 %). Вклад пыльцы *Alnus* и *Salix* изменяется незначительно (2–7 и 2–4 % соответственно), а *Betula nana* – больше (6–21 %).

Для **ПЗ-2** (637–850 см, глина с прослойками песка), отнесенной по палинологическим данным к DR<sub>3</sub> (11000–10300 л. н.), характерно наименьшее для разреза содержание пыльцы деревьев (10–21 %) и максимальное – пыльцы трав (62–80 %), кустарников и кустарничков (6–14 %). В спектре древесных доля пыльцы *Pinus sylvestris* (3–14 %) и *Picea* (0–3 %) сократилась, а пыльцы *Betula sect. Albae* (39–60 %), *B. nana* (21–29 %) и *Salix* (7–21 %) увеличилась; спорадически отмечена пыльца *Populus tremula*, *Juniperus* и *Ericales*.

В спектр пыльцы трав обеих палинозон позднеледниковых отложений наибольший вклад внесли *Artemisia*, несколько меньший – *Chenopodiaceae*, *Poaceae* и *Cyperaceae*. Согласно данным, участие пыльцы осок в формировании ПЗ-1 незначительное, а на протяжении ПЗ-2 оно существенно увеличивается. Из разнотравья встречена пыльца *Apiaceae*, *Armeria*, *Asteraceae* (в том числе *Aster*, *Tanacetum* и *Serratula* type), *Brassicaceae* (*Draba* и др.), *Caryophyllaceae*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Ephedra*, *Fabaceae*, *Galium*, *Helianthemum nummularium*, *Lamiaceae* (*Thymus* и др.), *Liliaceae*, *Plantago*, *Polygonaceae* (*Bistorta officinalis*, *B. viviparum*), *Primulaceae*, *Ranunculaceae* (*Thalictrum alpinum* и др.), *Rosaceae* (*Dryas*, *Filipendula ulmaria*, *Potentilla*, *Rubus chamaemorus* и др.), *Rumex/Oxyria*, *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae*, *Valerianaceae*. Спор немного (1–14 %), в основном *Bryales*; в незначительном количестве присутствуют также споры *Equisetum*, *Botrychium boreale*, *Sphagnum*, *Polypodiaceae* (в том числе *Cystopteris fragilis*,

*C. montana*, *Dryopteris carthusiana*, *Polypodium vulgare*). Из *Lycopodiaceae* идентифицированы *Diphasiastrum alpinum*, *D. complanatum*, *Huperzia selago*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *L. pungens*.

Остальные выделенные палинозоны и субпалинозоны отнесены к голоцену; они описаны кратко: указаны только основные их особенности, время формирования и датировки, подтверждающие это.

Для **ПЗ-3** (574–637 см, глина с прослойками песка), соответствующей пребореалу (PB: 10300–9300 л. н.), характерно увеличение доли пыльцы деревьев с 22 до 51 %, максимальное содержание пыльцы *Betula sect. Albae* (64–79 %) и постепенное или резкое уменьшение вклада *B. nana*, *Salix*, *Artemisia* и *Chenopodiaceae*. В соответствии с изменениями состава СПС и их кластеризации с использованием программы CONISS (рис. 2) выделены две субпалинозоны: ПЗ-3а (600–637 см) и ПЗ-3б (574–600 см), которые отнесены к PB-1 (10300–10000 л. н.) и PB-2 (10000–9300 л. н.).

**ПЗ-4** (500–574 см, сапропель, нижние его слои – с примесью песка), сформировавшаяся в бореале (BO: 9300–8000 л. н.), очень четко выделяется в СПД (рис. 2) направленным подъемом кривых пыльцы *Pinus sylvestris* (с 7 до 52 %) и в целом пыльцы деревьев (с 67 до 85 %), а также постепенным снижением доли пыльцы *Betula sect. Albae* и резким – пыльцы трав (*Artemisia*, *Chenopodiaceae* и *Cyperaceae*). В субпалинозоне ПЗ-4а (550–574 см) отмечено значительное увеличение количества спор *Polypodiaceae* (в том числе *Athyrium filix-femina*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris carthusiana*, *D. thelypteris*, *Polypodium vulgare*, *Pteridium aquilinum*). Для нее получена радиоуглеродная датировка 9260 ± 170 л. н. (табл. 1), что подтверждает ее формирование в BO-1 (9300–8900 л. н.). В ПЗ-4б (515–550 см), отнесенной к BO-2 (8900–8300 л. н.), вклад указанных споровых растений и *Lycopodiaceae* уменьшился, а пыльцы *Pinus sylvestris* возрос с 33 до 41 % и достиг максимума (52 %) в ПЗ-4в (500–515 см, BO-3: 8300–8000 л. н.). Для всей палинозоны характерна постоянная встречаемость пыльцы гидрофитов (в том числе *Myriophyllum alterniflorum*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Potamogeton*, *Sparganium*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia*), *Cyperaceae*, *Poaceae*, спор *Equisetum*, что было обусловлено начавшимся зарастанием водоема и подтверждается находками макроостатков большинства указанных растений.

**ПЗ-5** (465–500 см, сапропелевидный торф) отличается резким сокращением доли пыльцы

*Pinus sylvestris* (20–24 %) на фоне высокого содержания пыльцы *Betula* sect. *Albae* (65–69 %). С ее нижней границы отмечен подъем или начало кривых пыльцы *Ulmus*, *Alnus glutinosa* и *Corylus* в СПД (рис. 2). Полученные данные позволяют предположить, что ПЗ-5 сформировалась в начале атлантического периода (АТ-1: 8000–7000 л. н.). Увеличение в ней количества пыльцы *Superaceae*, *Roaceae*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Potamogeton*, спор *Equisetum* и макроостатков указанных растений свидетельствует о происходившем зарастании водоема в месте бурения.

Начало ПЗ-6 (300–465 см, торф) датировано возрастом  $6890 \pm 50$  л. н., слой с глубины 310–325 см –  $5000 \pm 70$  л. н., что подтверждает ее формирование в АТ-2,3. В субпалинозоне ПЗ-6а (380–465 см, АТ-2: 7000–6000 л. н.) на фоне доминирования пыльцы *Betula* sect. *Albae* (45–58 %) и существенного вклада *Pinus sylvestris* (21–36 %) начинается подъем кривой пыльцы *Picea* до 11 % в середине ПЗ-6б (АТ-3: 6000–4700 л. н.) и последующее ее снижение до 5 % к верхней границе палинозоны (рис. 2). В целом для ПЗ-6 характерно дальнейшее увеличение доли пыльцы *Alnus glutinosa*, *Corylus* и широколиственных пород (*Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*) до максимальных значений первой из них в АТ-2 (4 %), остальных – в АТ-3 (3 и 4 % соответственно). В начале ПЗ-6а отмечено существенное локальное увеличение количества спор *Equisetum*, а затем *Sphagnum*, что связано с произрастанием хвощей и распространением сфагновых мхов, макроостатки которых присутствуют в исследованных торфяных отложениях. Пыльца гидрофитов в первой субпалинозоне еще встречается, во второй – нет.

ПЗ-7 (150–300 см, торф) характеризует суббореальное время (SB: 4700–2500 л. н.), о чем свидетельствует несколько меньшее содержание пыльцы широколиственных пород и направленный подъем кривой пыльцы *Picea* с 8 до 22 % в СПД. В соответствии с указанными изменениями и другими особенностями СПС выделены три субпалинозоны, соответствующие фазам суббореала. В ПЗ-7а (250–300 см, SB-1: 4700–4200 л. н.) пока еще преобладает пыльца *Betula* sect. *Albae* (40–46 %). С нижней границы этой субпалинозоны вверх по разрезу отмечено некоторое увеличение количества пыльцы *Betula nana* (3–6 %), что обусловлено, по-видимому, распространением березы карликовой на положительных формах микрорельефа болота Толвосуо. В ПЗ-7б (200–250 см), формирование которой в SB-2 (4200–3200 л. н.) подтверждает датировка  $3870 \pm 60$  л. н. (табл. 1), доминирует пыльца

*Pinus sylvestris*. (37–39 %), а также несколько возросла встречаемость пыльцы широколиственных пород и *Corylus*. В ПЗ-7в (150–200 см), соответствующей суббореальному максимуму ели (SB-3: 3200–2500 л. н.), она резко сократилась (рис. 2). С этой субпалинозоны в СПД наблюдается увеличение доли пыльцы *Ericales* и спор *Sphagnum*, а в середине ее отмечены пик пыльцы *Betula* sect. *Albae*, снижение вклада *Pinus sylvestris*, 3 пыльцевых зерна *Chamaenerion angustifolium* и угольные частички.

ПЗ-8 (100–150 см, торф), сформировавшаяся в начале субатлантического периода (SA-1: 2500–1800 л. н.), отличается резким уменьшением содержания пыльцы *Pinus sylvestris* (до 25 %) и *Picea* (до 9 %). К верхней ее границе доля последней несколько увеличилась на фоне продолжающегося доминирования пыльцы *Betula* sect. *Albae* (43–46 %). Незначительное количество пыльцы широколиственных пород и *Corylus* отмечено только в начале палинозоны; выше по разрезу она отсутствовала (рис. 2). Начиная с нижней границы ПЗ-8 спорадически в небольшом количестве встречалась пыльца *Scheuchzeria palustris*.

ПЗ-9 (0–100 см, торф) характеризует время с начала SA-2 (1800 л. н.) до современности. На ее протяжении отмечено дальнейшее снижение вклада в СПС пыльцы *Picea* (с 14 до 4 %). При этом в субпалинозоне ПЗ-9а (50–100 см, SA-2: 1800–800 л. н.) преобладает пыльца *Pinus sylvestris* (44–45 %), зафиксировано локальное увеличение количества пыльцы *Superaceae* и спор *Sphagnum*. В ПЗ-9б (верхние 50 см, SA-3) отмечены значительные колебания соотношения пыльцы *Betula* sect. *Albae* (22–57 %) и *Pinus sylvestris* (32–51 %), спорадическая встречаемость пыльцы *Chamaenerion angustifolium* и угольных частичек, в начале субпалинозоны – увеличение доли пыльцы *Alnus incana* (до 18 %) и *Roaceae*.

Палинологические данные легли в основу реконструкции динамики растительности с начала аллерада до современности, а также использованы для определения относительного возраста отложений разреза Толвосуо.

### Данные идентификации водорослей *Pediastrum*

В позднеледниковых минеральных отложениях разрезов Толвосуо и Скополинное идентифицированы водоросли, типичные для холодных, глубоководных водоемов (*Pediastrum integrum* var. *integrum*, *P. kawraiskyi*, *P. privum*), а также встречающиеся как в позднеледниковье, так и в голоцене (*P. boryanum* var. *borya-*

*num*, *P. boryanum* var. *longicorne*, *P. duplex* var. *rugulosum*). В пребореале улучшение прогрева воды даже в еще достаточно глубоководном палеоводоеме Толвосуо, где продолжалось накопление глин, вызвало снижение количества первых и увеличение встречаемости водорослей второй группы. В сапропеле, который отложился в это время в уже отделившемся от праозера Толвоярви, обмелевшем и зарастающем палеоводоеме Скополиное, отмечены только таксоны последней группы. Они же встречены в вышележащих слоях сапропеля с растительными остатками и сапропелевидном торфе, имеющих бореальный возраст. В разрезе Толвосуо в слое сапропеля с небольшой примесью песка, датированном ВО-1 (9260 ± 170 л. н.), идентифицированы все указанные водоросли второй группы, в нижнем образце – также две колонии *P. integrum* var. *integrum*; в сапропеле (ВО-2,3) и сапропелевидном торфе (АТ-1) встречены *P. boryanum* var. *boryanum* и *P. boryanum* var. *longicorne*. В торфяных отложениях обоих разрезов водоросли *Pediastrum* отсутствовали.

#### **Результаты определения макроостатков растений. Сукцессии водно-болотной растительности**

Макрофоссильные остатки растений изучены как в органогенных (сапропель, торф), так и в минеральных отложениях; в первых определены их процентное соотношение и степень разложения торфа.

В минеральных отложениях позднеледникового возраста (637–1000 см) разреза Толвосуо в незначительном количестве встречены макроостатки *Betula*, *Salix*, *Ericales*, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Typha*, *Calla palustris*, *Carex rostrata*, *Eriophorum*, *Phragmites australis*, *Scheuchzeria palustris*, *Trichophorum*, *Equisetum*, *Sphagnum balticum*, *S. compactum*, *S. magellanicum*, *S. majus*, *S. papillosum*, *S. sect. Acutifolia*, *Aulacomnium*, *Bryum*, *Calliergon*, *Meesia*, *Polytrichum*, *Scorpidium scorpioides*, *Tomentypnum nitens*, *Warnstorfia fluitans*. В слое глины, накопившейся в пребореале (574–637 см), были идентифицированы также *Glyceria*, *Sphagnum angustifolium*, *Abietinella abietina*, *Aulacomnium palustre*, *Distichium inclinatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia nutans* var. *schimperii*, *Sanionia uncinata*, *Scorpidium revolvens*, *Syntrichia ruralis*. Возможно, какая-то часть растительных остатков была прихвачена из более верхних слоев разреза при бурении, часть попала *in situ*, но большая – принесена вместе с минеральными частицами водой или ветром

из растительных сообществ прибрежной акватории водоема и с окружающей его территории. В разрезе Скополиное в песке и глине, отложившихся в AL и DR<sub>3</sub>, наряду с некоторыми из указанных таксонов идентифицированы также макроостатки *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum angustifolium* и *Dicranum*. Полученные данные свидетельствуют о произрастании в позднеледниковье и раннем голоцене берез, ив и верескоцветных, а также большом разнообразии водных и болотных растений, в том числе сфагновых и зеленых мхов.

Сапропель (500–574 см), сформировавшийся в бореале, и сапропелевидный торф (465–500 см, АТ-1) содержали уже значительное количество неразложившихся остатков водных и болотных растений, по которым идентифицированы еще *Scirpus*, *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *Sphagnum fallax* и *S. teres*, из зеленых мхов – *Calliergon* и *Warnstorfia*, включающие виды, типичные для зарастающих водоемов. Найдены также корешки *Ericales*, кусочки коры *Pinus sylvestris* и *Betula*. В верхнем 30-сантиметровом слое сапропеля содержание макроостатков растений было настолько велико, что позволило рассчитать их процентное соотношение. Эти, а также данные по торфам и глине, накопившейся в пребореале, приведены на рис. 3. В полученной диаграмме таксоны растений расположены по мере появления и увеличения процентного содержания их макроостатков. Здесь же приведены данные по степени разложения торфа, скорости накопления отложений, индексам влажности реконструированных водно-болотных палеосообществ [рассчитаны по методике: Елина, Юрковская, 1992] и времени их сукцессионных смен. Указаны также радиоуглеродные датировки и границы фаз голоцена, установленные в результате периодизации СПД (см. рис. 2).

Результаты макрофоссильного анализа (рис. 3), периодизация СПД (рис. 2) и радиоуглеродная датировка 6890 ± 50 л. н. базального 15-см слоя торфа (табл. 1) свидетельствуют о том, что заторфовывание водоема Толвосуо в месте бурения началось в АТ-2 (~6900 л. н.) и сразу же с отложения хвощового переходного торфа (5 см). Маломощность слоя, смена его осоково-сфагновым переходным (60 см), а во второй половине АТ-2 (~6400 л. н.) – сфагново-пушицевым и затем пушицевым верховым торфом свидетельствуют о достаточно быстром обмелении. Согласно расчетам, индекс влажности реконструированных болотных палеосообществ снизился с 8,3 до 4–4,2. Увели-

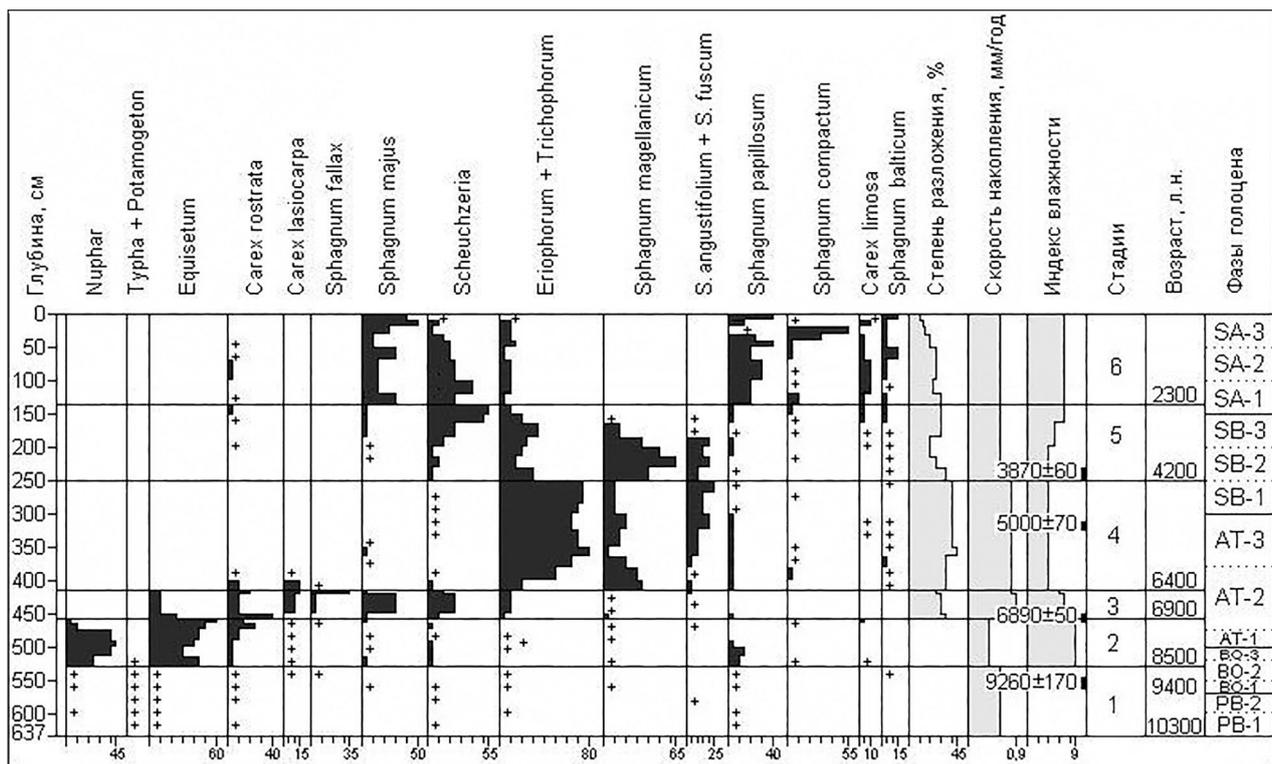


Рис. 3. Диаграмма состава макроостатков растений в отложениях разреза Толвосуо

Fig. 3. Diagram of plant macrofossil composition in the sediments of the Tolvosuo section

чение его отмечено в конце суббореала (SB-3) и особенно в SA-периоде, когда в месте бурения распространились *Scheuchzeria palustris* и сфагновые мхи (*Sphagnum majus*, *S. papillosum*, *S. compactum* и *S. balticum*).

Реконструкции сукцессий водно-болотной растительности выполнены с пребореала. Установлено, что в исследованной части котловины болота Толвосуо смены палеосообществ были такие: **Hydrophites** (*Nuphar*, *Typha*, *Potamogeton*, *Glyceria*) – *Phragmites australis* + *Carex rostrata* + *Equisetum* [10300–8500 л. н.] → **Nuphar** – *Carex rostrata* + *Scheuchzeria palustris* + **Equisetum** [8500–6900 л. н.] → **Scheuchzeria palustris** + **Carex** (*rostrata*, *lasiocarpa*) + *Eriophorum vaginatum* + *Equisetum* – **Sphagnum** (*majus*, *fallax*) [6900–6400 л. н.] → **Eriophorum vaginatum** – **Sphagnum** (*magellanicum*, *angustifolium*, *fuscum*) [6400–4200 л. н.] → **Eriophorum vaginatum** + **Scheuchzeria palustris** – **Sphagnum** (*magellanicum*, *angustifolium*, *fuscum*) [4200–2300 л. н.] → **Scheuchzeria palustris** + *Eriophorum vaginatum* – **Sphagnum** (*majus*, *papillosum*, *compactum*, *balticum*) [2300 л. н. – настоящее время].

На болоте Скополиное в месте бурения они были следующие (рис. 4): **Hydrophites** (*Nuphar*, *Typha*, *Potamogeton*) – *Menyanthes trifolia-*

*ta* – **Warnstorfia** [10300–9300 л. н.] → **Nuphar** + *Typha* – *Menyanthes trifoliata* + *Carex* (*magellanica*, *rostrata*) – **Warnstorfia** [9300–8000 л. н.] → **Scheuchzeria palustris** + *Carex* (*rostrata*, *limosa*) – **Sphagnum magellanicum** + **Warnstorfia** [8000–7000 л. н.] → **Eriophorum vaginatum** + *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum* (*magellanicum*, *fuscum*) [7000–5300 л. н.] → **Scheuchzeria palustris** + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum* (*magellanicum*, *papillosum*, *balticum*) [5300–3700 л. н.] → **Eriophorum vaginatum** + **Scheuchzeria palustris** – **Sphagnum magellanicum** [3700–1800 л. н.] → *Scheuchzeria palustris* – **Sphagnum** (*magellanicum*, *balticum*, *majus*) [1800–1300 л. н.] → *Eriophorum vaginatum* – **Sphagnum** (*fuscum*, *angustifolium*) [1300 л. н. – настоящее время].

Установлено, что здесь в AT, SB и SA-1 скорость накопления переходного, а затем верхового торфа была довольно низкой (0,3–0,4 мм/год) из-за высокой степени их разложения (в основном 35 %). Примерно со времени 1800 л. н. она резко увеличилась (1,0–1,2 мм/год), особенно после распространения дренированных грядовых сообществ со *Sphagnum fuscum* (ИВ = 3), формирующих рыхлый, слаборазложившийся торф (R = 5–20 %).

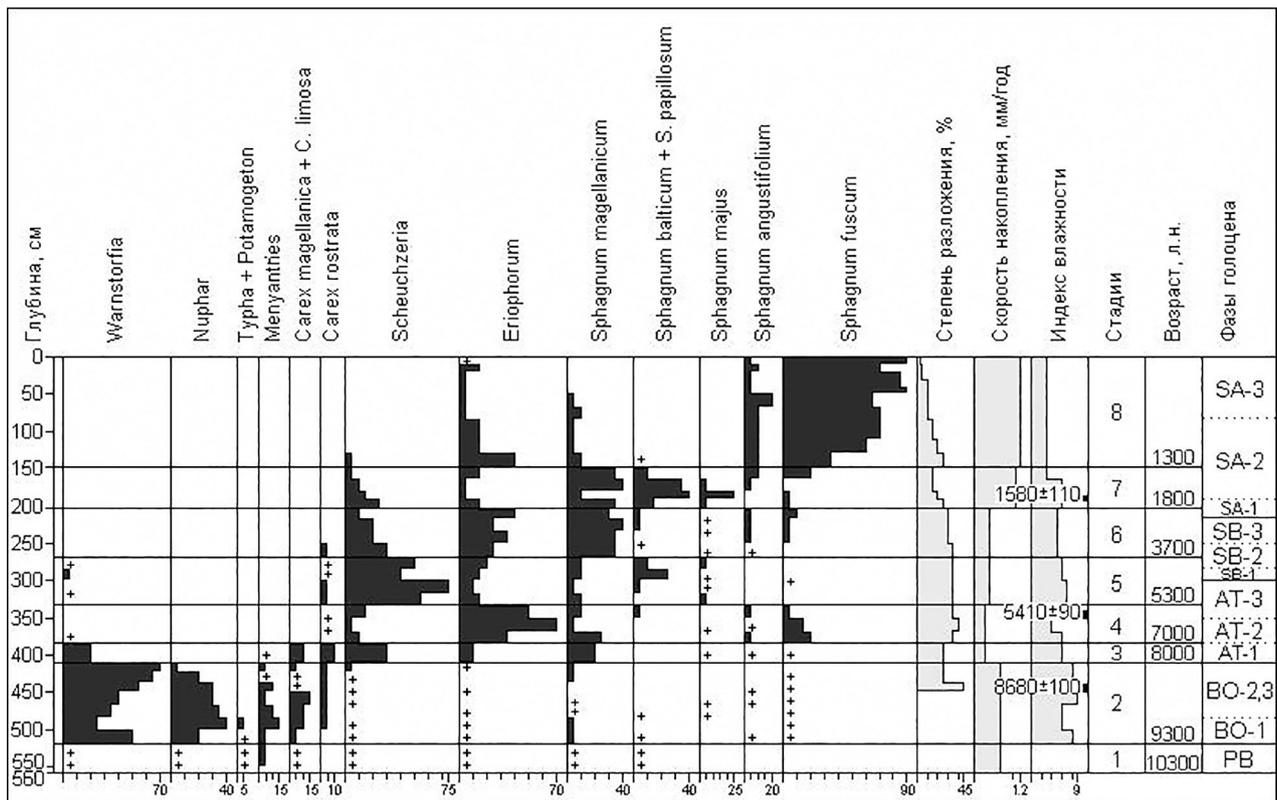


Рис. 4. Диаграмма состава макроостатков растений в отложениях разреза Скополиное  
 Fig. 4. Diagram of plant macrofossil composition in the sediments of the Skopolinoe section

**Хроностратиграфия и корреляция разрезов. Особенности развития болот Толвосуо и Скополиное**

Хроностратиграфия разреза Толвосуо опирается на четыре, Скополиное – на три радиоуглеродные датировки (табл. 1), а также определения относительного возраста отложений в результате периодизации соответствующих СПД, первая из которых представлена на рис. 2, а вторая – опубликована [Филимонова, 2014]. Для выявления общих тенденций и специфических особенностей в динамике накопления озерных, а затем болотных отложений проведено сопоставление полученных стратиграфических колонок на шкале времени (рис. 5, А) и шкале глубин (рис. 5, Б).

Сопряженный анализ всех данных показал, что в котловинах современных болот Толвосуо и Скополиное на протяжении аллерада (AL: 11800–11000 л. н.) и позднего дриаса (DR<sub>3</sub>: 11000–10300 л. н.) шло накопление песка и глины в среднем со скоростью 2,4 и 1,2 мм/год. В первой из них отложение глин продолжилось и в пребореале (PB: 10300–9300 л. н.), но с меньшей скоростью – 0,6 мм/год. В менее глубоком разрезе Скополиное в это время образовались два слоя:

глина с примесью сапропеля (10 см) и сапропель (30 см). В разрезе Толвосуо сапропелеобразование началось на рубеже PB и BO периодов, что подтверждается датировкой  $9260 \pm 170$  л. н. над 4-см слоем сапропеля с примесью песка. Базальный слой сапропелевидного торфа в исследованной части болота Скополиное датирован возрастом  $8680 \pm 100$  л. н., а лежащего на нем переходного торфа – началом атлантического периода (AT-1, ~8000 л. н.). В разрезе Толвосуо эти пласты относятся к AT-1 (8000–7000 л. н.) и AT-2 (7000–6000 л. н.) соответственно, что подтверждено палинологическими данными и датировкой  $6890 \pm 50$  л. н. Отложение верхового торфа в разрезе Скополиное отмечено с начала AT-2 (~7000 л. н.), Толвосуо – с AT-3 (~6000 л. н.). Средний вертикальный прирост торфов в них составил 0,51 и 0,66 мм/год (по калиброванному возрасту – 0,46 и 0,60 мм/год) соответственно.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что обмеление палеоводоёма Скополиное произошло ~ 10300 л. н., Толвосуо – 9300 л. н. Снижение уровня воды и потепление климата в голоцене вызвали интенсивное развитие в них планктона, бентоса и гидрофитов, что способствовало отложению сапропеля,

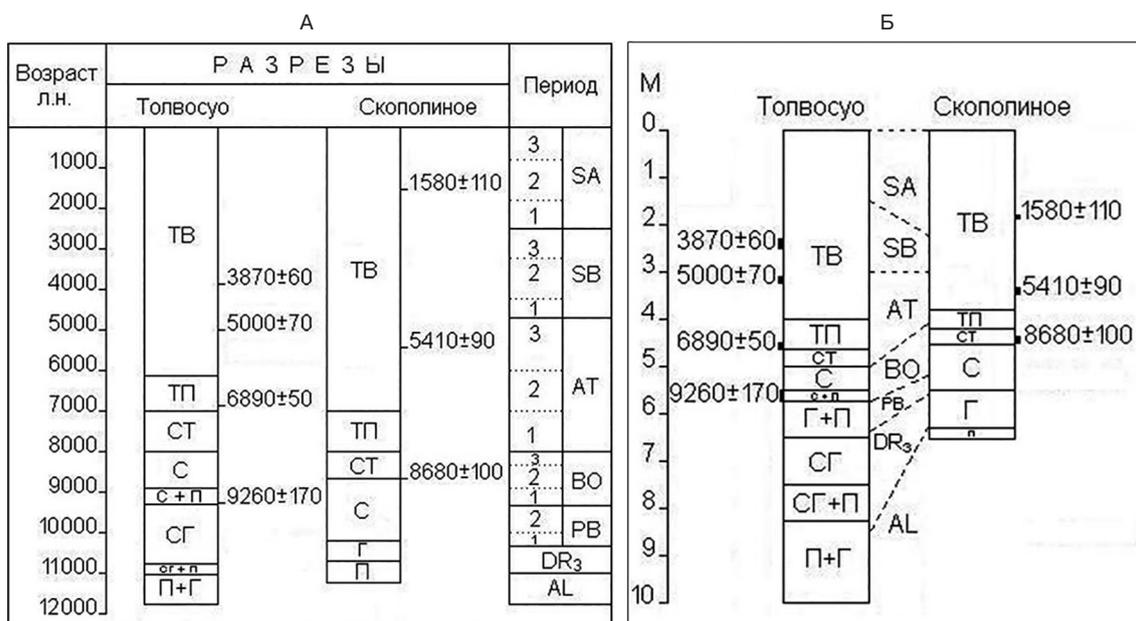


Рис. 5. Хроностратиграфия и корреляция разрезов Толвосуо и Скополиное на шкале времени (А) и шкале глубин (Б):

ТВ – торф верховой, ТП – торф переходный, СТ – сапропелевидный торф, С – сапропель, Г – глина, СГ – суглинок, П – песок. Здесь и на рис. 6.: AL – аллеред, DR<sub>3</sub> – поздний дриас, PB – пребореал, BO – бореал, AT – атлантический период, SB – суббореал, SA – субатлантический период

Fig. 5. Chronostratigraphy and correlation of the Tolvosuo and Skopolino sections on the time scale (A) and the depth scale (B):

TB – high-bog peat, TP – transitional peat, CT – sapropeloid peat, C – sapropel, G – clay, CG – loam, P – sand. Here and in Fig. 6: AL – Allerød, DR<sub>3</sub> – Late Dryas, PB – Preboreal, BO – Boreal, AT – Atlantic, SB – Subboreal, SA – Subatlantic

зарастанию и заторфовыванию. В Толвосуо, имеющем более глубокую котловину, все эти процессы, а также переход болота на олиготрофную стадию развития начинались примерно на 1000 лет позже. Однако за меньшее время здесь сформировалась более мощная (на 55 см) торфяная залежь благодаря несколько большей (на 0,15 мм/год) скорости накопления торфов. Для разрезов Скополиное и Толвосуо, отбуренных в центральной части одноименных болот, характерно отсутствие низинного торфа, небольшая мощность переходных (25 и 65 см) и значительная – верховых (385 и 400 см) торфов. Такое строение торфяных залежей, а также ранний переход болот в верховую стадию развития связаны с тем, что они расположены у подножия склонов озовых гряд, с которых на начальных стадиях своего развития получали вместе с грунтовыми водами довольно бедное минеральное питание. В результате здесь сразу распространились мезотрофные болотные палеосообщества, которые уже в AT-периоде сменились олиготрофными. По мере накопления торфа и формирования асимметричной поверхности болот поступление грунтовых вод в их центральную часть прекращается, и питание становится только атмо-

сферным. При этом на окрайках болот подток грунтовых вод продолжается, и здесь до настоящего времени идет накопление мезотрофных торфов. Так, согласно стратиграфии торфяной залежи болота Толвосуо [по: Кузнецов, 2014, рис. 5], в центральной части профиля верховые торфа начинаются на глубине 4 метров, на восточной окрайке их мощность 2–3 м, а западная окрайка находится на мезотрофной стадии, и там отлагаются переходные торфа.

### Интерпретация палинологических данных. Реконструкции динамики суходольной растительности

Новые палеогеографические данные, полученные при изучении разреза Толвосуо, подтвердили, дополнили и уточнили ранее сделанную реконструкцию динамики суходольной растительности на территории ЛЗ «Толвоярви» в позднеледниковье и голоцене [Филимонова, 2014]. С использованием «маркирующих» спор *Lycopodium* установлено, что исследованные позднеледниковые отложения, особенно на протяжении аллереда, имели низкую насыщенность пыльцевыми зёрнами. Это могло быть обусловлено высокой скоростью седи-

ментации, а также незначительным поступлением в отложения микрофоссилий из-за еще слабо развитого фрагментарного растительного покрова на территории исследования, недавно освободившейся от ледника. Возможно, повлияло и то, что в холодных климатических условиях меньше была пыльцевая и споровая продуктивность растений. В аллередовое потепление охлаждающее влияние здесь оказывали одна из лопастей ледника, край которой 11400 л. н. проходил примерно по границе России с Финляндией [Lundqvist, 1991], а также приледниковые озера Балтийское и Гимольское [Лукашов, Демидов, 2001], в которые поступали холодные талые воды.

Согласно данным, в позднеледниковых отложениях разрезов Толвосуо и Скополиное присутствуют пыльца и споры растений из близрасположенных палеосообществ, пыльца дальнезаносная (главным образом ветроопыляемых растений), а также переотложенная из более древних осадков при их размыве и эрозии, что подтверждается присутствием дочетвертичных спороморф. Большее процентное содержание в СПС аллереда пыльцы сосны и ели, по-видимому, связано с приближением границ их ареалов распространения и увеличением их пыльцевой продуктивности в условиях аллередового потепления. При похолодании и ксерофитизации климата в позднем дриасе доля их пыльцы в СПС резко снизилась, а местной пыльцы трав, березы карликовой и ив – возросла (рис. 2). В отложениях разреза Толвосуо встречена не отмеченная ранее [Филимонова, 2014] пыльца солнцезвезда (*Helianthemum nummularium*), который мог произрастать на карбонатных каменистых и щебнистых грунтах. Вместе с другими гелиофитами (*Ephedra*, *Eurotia ceratoides*) он свидетельствует о несомкнутости растительного покрова. Идентифицирована также пыльца армерии (*Armeria*), которая вместе с *Artemisia*, *Salicornia herbacea* и *Salsola kali*, по-видимому, встречалась на засоленных участках с многолетней мерзлотой, а также на песчаных, каменистых и щебнистых грунтах.

Установлено, что в пребореале возросло поступление в отложения пыльцы древесных берез (*Betula* sect. *Albae*). Значительное увеличение количества микро- и макрофоссилий отмечено с бореала (9260 ± 120 л. н.), когда на территории ЛЗ «Толвоярви» началось распространение сосновых лесов, а также зарастание обмелевшего палеоводоёма Толвосуо водно-болотной растительностью.

Поскольку довольно подробное описание динамики растительности на фоне изменения природной среды в позднеледниковье и голо-

цене опубликовано [Филимонова, 2014], а результаты палеоботанических исследований отложений аллереда и позднего дриаса в разрезах Толвосуо и Скополиное использованы также наряду с другими данными при географическом и эколого-ценотическом анализе ископаемой флоры с целью реконструкции растительности и палеоэкологических условий позднеледниковья Карелии [Лаврова, Филимонова, 2018], этот обширный материал в данной статье снова не рассматривается. Приведено только его обобщение, в том числе в виде наглядных схем. На рис. 6 представлена климато-хронологическая схема динамики растительности с аллереда до современности на территории исследования. В ней слева направо показаны: временная шкала, радиоуглеродные датировки, динамика климатических показателей и растительности. Далее указаны зональная принадлежность последней, возраст фаз и периодов позднеледниковья и голоцена. Используются обобщенные данные по динамике палеоклимата, полученные по восьми палинологически исследованным разрезам, отбуренным на пяти модельных территориях из среднетаежной подзоны Карелии. Палеоклиматические реконструкции опираются на 61 радиоуглеродную датировку. Динамика температур (июля, января и среднегодовая), а также среднегодовое количество осадков получены примерно с 11200 л. н. до настоящего времени и показаны относительно современных их значений [Филимонова, Климанов, 2005]. Растительность в климато-хронологической схеме указана преобладающая и характерная для выделенных временных интервалов.

Согласно полученным данным, в аллереде преимущественное распространение имели перигляциальные полынно-маревые и разнообразные тундровые ценозы, в позднем дриасе – различные тундры (ерниково- и кустарничково-зеленомошная, а также злаково-осоковая) в сочетании с перигляциально-степными палеосообществами. Леса отсутствовали, береза и ольха встречались единично и небольшими группами. Ивы, скорее всего, были представлены низкорослыми видами и вместе с березой карликовой и верескоцветными входили в состав кустарничково-зеленомошных тундровых сообществ; возможно, они также образовывали ивняки. Растительный покров в позднеледниковье был несомкнутый и чередовался с пятнами оголенных грунтов, имел мозаичную структуру, включал виды, разнообразные как по экологии, так и по географическому происхождению [подробнее см. Филимонова, 2014; Лаврова, Филимонова, 2018].

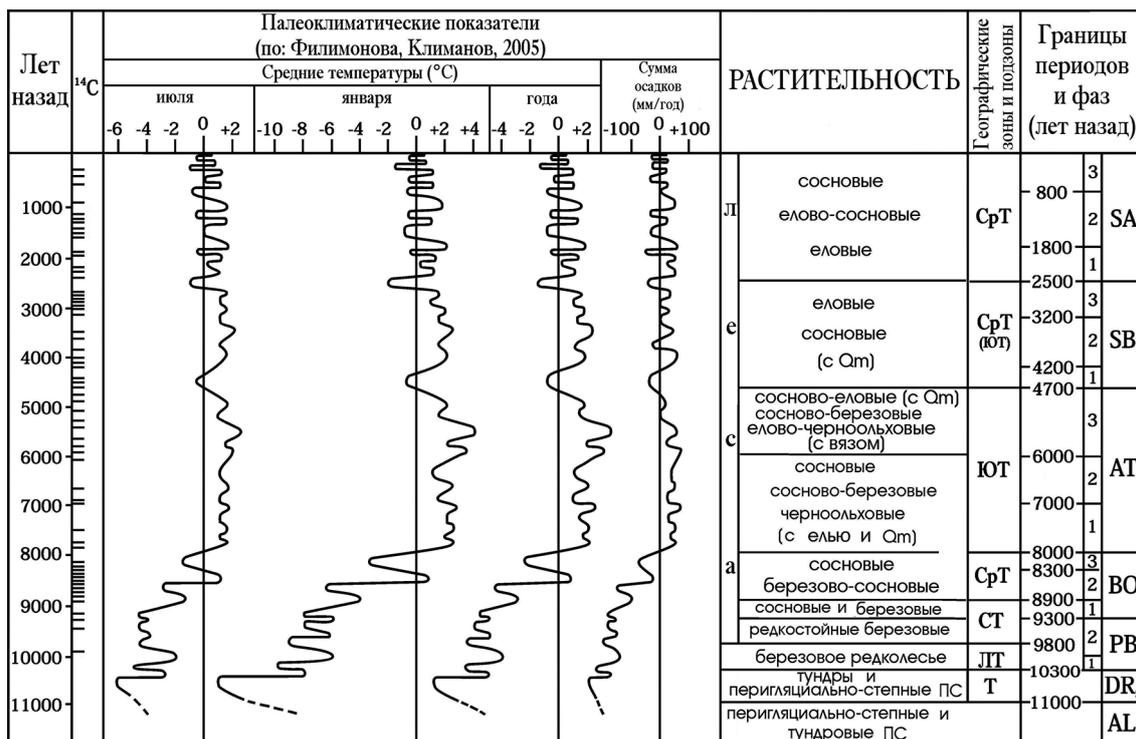


Рис. 6. Динамика растительности на территории ЛЗ «Толвоярви» на фоне изменения климата в позднеледниковье и голоцене:

ПС – палеосообщества, Т – тундра, ЛТ – лесотундра, СТ – северная тайга, СрТ – средняя тайга, ЮТ – южная тайга, Qm – широколиственные породы

Fig. 6. Dynamics of vegetation in the Tolvajarvi Landscape Reserve due to climate change in the Late Glacial and Holocene:

ПС – paleocommunities, Т – tundra, ЛТ – forest-tundra, СТ – northern taiga, СрТ – middle taiga, ЮТ – southern taiga, Qm – broad-leaved species

В голоцене, благодаря увеличению тепло- и влагообеспеченности, безлесные экосистемы позднеледниковья сменились в первой половине пребореала (10 300–9800 л. н.) березовым редколесьем, а затем таежными лесами. Во второй половине РВ преобладали редкостойные березовые леса, иногда с примесью сосны (например, у болота Скополиное). На протяжении пребореала происходит сокращение площадей, занятых перигляциальными полынно-марево-разнотравными палеосообществами, ерниками, ивняками и кустарничково-зеленомошными ценозами. Согласно данным, у болота Толвосуо их участие в растительном покрове на протяжении РВ было больше, чем близ болота Скополиное.

С бореала (9260 ± 120 л. н.) началась экспансия сосновых лесов на территории исследования. Для ВО-1 (9300–8900 л. н.) были характерны сосновые и сосново-березовые леса северотаежного облика. Об их редкостойности свидетельствует значительное участие плаунов и можжевельника в формировании СПС этого возраста. В ВО-2 северотаежные леса смени-

лись сосновыми (монодоминантными и с березой) среднетаежными лесами, достигшими максимального распространения в ВО-3 (8300–8000 л. н.). Начиная с бореала и до современности на горях произрастали постпирогенные березовые, а затем березово-сосновые разреженные леса с обедненным травяно-кустарничковым покровом.

Потепление и увеличение влажности в атлантическом периоде (8000–4700 л. н.) создали условия для расселения широколиственных пород (вяза, дуба, липы, клена), лещины и ольхи черной. Установлено, что примерно до середины АТ-периода на территории исследования преобладали сосновые и сосново-березовые леса южнотаежного облика. Ель в них присутствовала в виде примеси. Об этом свидетельствует датировка 6890 ± 50 л. н. палиноспектра, в котором доля ее пыльцы не превышает 1%. Во второй половине АТ участие ели, а также теплолюбивых древесных пород в составе лесов увеличилось. В АТ-3 (6000–4700 л. н.) широкое распространение имели елово-сосновые, сосново-еловые и сосново-березовые

леса с ольхой серой и теплолюбивыми древесными породами. На вершинах и склонах озовых гряд произрастали сосновые леса, во влажных местообитаниях, в том числе у болот, – черноольшаники с елью, вязом, лещиной и влаголюбивым разнотравьем. Встречаемость широколиственных пород и лещины в это время была наибольшей, что подтверждено датировками  $5410 \pm 90$  и  $5000 \pm 70$  л. н.

Суббореальный период (4700–2500 л. н.) начался с резкого похолодания и уменьшения влажности климата, что вызвало сокращение участия широколиственных пород в растительном покрове. SB – время максимального распространения на территории исследования еловых лесов, которые, согласно палинологическим и радиоуглеродным ( $3870 \pm 60$  л. н.) данным, в SB-2,3 (4200–2500 л. н.) содоминировали с сосновыми лесами. По окрайкам болот встречались ельники болотно-травяные, черноольшаники и ольхово-березовые сообщества, а по долинам рек и ручьев с хорошим увлажнением – ельники крупнотравные с черной ольхой и вязом.

Дальнейшее похолодание климата в субатлантическом периоде (2500 л. н. – настоящее время) вызвало выпадение теплолюбивых древесных пород из состава растительности. В первой его половине еловые и сосново-еловые леса с березой и ольхой, по-видимому, еще были довольно широко представлены на территории исследования, что подтверждено датировкой  $1580 \pm 110$  л. н. Во второй половине SA, особенно в последние 800 лет, их доля в растительном покрове уменьшилась, преобладающими опять стали сосновые леса (монодоминантные и с елью). Береза и ольха входили в состав хвойных и мелколиственных лесов, участвовали в облесении болот, зарастании вырубок и гарей. В результате активной хозяйственной деятельности человека коренные леса в основном были уничтожены. В настоящее время леса заказника вторичные. Сосняки занимают 77 % лесопокрытой площади, ельники – 18, березняки – 4,3, ольховники – 0,5, осинники – 0,2 %.

## Выводы

1. Полученные поверхностные спорово-пыльцевые спектры из лесных и болотных сообществ ЛЗ «Толвоярви» достаточно хорошо отражают зональные, ландшафтно-региональные, локальные и узколокальные особенности состава растительности.

2. Примененный метод расчета процентного состава палиноспектров при построении спорово-пыльцевых диаграмм озерно-болотных

отложений позволяет избежать их «искажения» из-за высокого содержания в некоторых образцах пыльцы осоковых и злаковых, а также спор хвощей и мхов.

3. Новая, полученная для ЛЗ «Толвоярви» СПД Толвосуо с четырьмя радиоуглеродными датировками отражает изменения растительности и палеогеографических условий с начала аллереда до современности. Все зоны в ней достаточно хорошо представлены, мощность детально изученных позднеледниковых отложений – 363 см, голоценовых – 637 см. Ее можно считать опорной для региона исследований и использовать в качестве эталона для корреляции с СПД других территорий при реконструкции пространственно-временной динамики растительности. Палеогеографическую информацию, содержащуюся в ней, дополняют данные СПД Скополиное с тремя датировками по  $^{14}\text{C}$  и результаты макрофоссильного анализа озерно-болотных отложений обоих разрезов.

4. В позднеледниковых минеральных отложениях разрезов Толвосуо и Скополиное идентифицированы водоросли *Pediastrum*, типичные для холодных глубоководных водоемов, а также встречающиеся как в позднеледниковье, так и в голоцене. В пребореале улучшение прогрева воды в еще достаточно глубоководном палеоводоеме Толвосуо, где продолжалось накопление глин, вызвало снижение количества первых и увеличение встречаемости водорослей второй группы. В сапропеле уже обмелевшего и зарастающего палеоводоема Скополиное отмечены таксоны только последней группы. В бореальных сапропелевидных отложениях обоих разрезов они еще присутствовали, а в торфах – нет.

5. Результаты макрофоссильного анализа подтверждают произрастание в позднеледниковье и раннем голоцене берез, ив и верескоцветных, а также свидетельствуют о большом разнообразии водных и болотных растений, в том числе сфагновых и зеленых мхов. На основе определений макроостатков растений получены детальная стратиграфия голоценовых органогенных отложений и диаграммы ботанического состава, включающие также хронологические и некоторые расчетные данные. Эти материалы позволили реконструировать сукцессии водно-болотной растительности в местах отбора разрезов, определить время существования палеосообществ, проследить изменения их индекса влажности, степени разложения и скорости накопления образовавшихся торфов.

6. Установлено, что обмеление палеоводоема Скополиное произошло ~ 10300 л. н., Тол-

восую – 9300 л. н. Снижение уровня воды и потепление климата в голоцене способствовали отложению сапропеля, их зарастанию и заторфовыванию. В Толвосую, имеющем более глубокую котловину, все эти процессы, а также переход болота на олиготрофную стадию развития начинались примерно на 1000 лет позже. Однако за меньшее время здесь сформировалась более мощная торфяная залежь благодаря несколько большей скорости накопления торфов. Отсутствие низинного торфа, небольшая мощность переходных и значительная верховых торфов свидетельствуют о низком уровне болотно-грунтовых вод, бедном минеральном питании и застойном водном режиме в исследованных центральных частях болот Толвосую и Скополиное.

7. Согласно выполненным реконструкциям с использованием новых палеогеографических данных, полученных при изучении разреза Толвосую, и ранее опубликованных по разрезу Скополиное [Филимонова, 2014] суходольную растительность на территории исследования с аллерада до современности представляли: **перигляциально-степные** и **тундровые палеосообщества** (ПС) с редкими деревьями и кустарниками [AL: 11 800–11 000 л. н.] → **тундры** (ерниково- и кустарничково-зеленомошная, злаково-осоковая) в сочетании с перигляциально-степными ПС и редкими деревьями и кустарниками [DR<sub>3</sub>: 11 000–10 300 л. н.] → **лесотундра**: березовое (с примесью сосны) редколесье в сочетании с тундровыми и перигляциально-степными ПС [PB-1,2: 10 300–9800 л. н.] → **северная тайга**: редкостойные березовые и сосново-березовые леса [PB-2: 9800–9300 л. н.] → редкостойные сосновые и сосново-березовые леса [BO-1: 9300–8900 л. н.] → **средняя тайга**: сосновые и березово-сосновые леса [BO-2,3: 8900–8000 л. н.] → **южная тайга**: сосновые, сосново-березовые и черноольховые леса с елью, широколиственными породами, лещиной и ольхой серой [AT-1,2: 8000–6000 л. н.] → елово-сосновые, сосново-еловые и сосново-березовые леса с широколиственными породами, лещиной и ольхой серой, елово-черноольховые (с вязом) леса [AT-3: 6000–4700 л. н.] → **средняя тайга (южный вариант)**: еловые и сосновые леса с березой, ольхой серой и примесью широколиственных пород, черной ольхи и лещины [SB: 4700–2500 л. н.] → **средняя тайга**: елово-сосновые и сосново-еловые леса с березой и ольхой серой [SA-1,2: 2500–1400 л. н.] → сосновые, елово-сосновые и еловые леса с березой и ольхой серой [SA-2,3: 1400 л. н. – настоящее время].

*Автор выражает глубокую признательность О. Л. Кузнецову и С. А. Кутенкову за помощь в проведении полевых исследований, Н. В. Стойкиной – за макрофоссильный анализ отложений, А. И. Максимову – за определение макроостатков зеленых мхов, а также сотрудникам Геологического института РАН, выполнившим радиоуглеродное датирование образцов.*

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (AAAA-A19-119062590056-0).*

## Литература

Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК при СМ СССР, 1989. 40 с.

Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР / Ред. Л. А. Куприянова. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77, № 7. С. 120–124.

Кац Н. Я., Кац С. В., Скобеева Е. И. Атлас растительных остатков в торфах / Ред. В. Н. Сукачев. М.: Недра, 1977. 376 с.

Короткина М. Я. Ботанический анализ торфа // Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы / Ред. М. И. Нейштадт. Сер. Труды ЦТОС. Т. VI. М., 1939. С. 5–60.

Кузнецов О. Л. Болотные экосистемы карельской части Зеленого пояса Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 6. С. 77–88.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Ред. Л. А. Куприянова. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 171 с.

Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiales – Zygophyllaceae / Ред. Л. А. Куприянова. Л.: Наука, 1978. 184 с.

Кутенков С. А. Компьютерная программа для построения стратиграфических диаграмм состава торфа «Korpi» // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 6. С. 171–176.

Лаврова Н. Б., Филимонова Л. В. Использование анализа состава ископаемой флоры для реконструкции растительности и палеоэкологических условий позднеледниковья Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 10. С. 27–43. doi: 10.17076/eco882

Лукашов А. Д. Геоморфологические условия // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды / Ред. А. Н. Громцев и др. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 13–19.

Лукашов А. Д., Демидов И. Н. Условия формирования рельефа и четвертичных отложений Карелии в позднеледниковье и послеледниковье как основа становления современной природной среды // Труды КарНЦ РАН. 2001. Вып. 2. С. 3–11.

Минкина Ц. И., Варлыгин П. Д. Определение степени разложения торфа // Методы исследования торфяных болот. Ч. 1. Полевое исследование / Ред. М. И. Нейштадт. Сер. Труды ЦТОС. Т. V. М., 1939. С. 115–138.

Филимонова Л. В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 200 с.

Филимонова Л. В. Отражение состава современной растительности в палиноспектрах средней тайги Карелии // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: Материалы XI Перфильевских научных чтений, посвящая 125-летию со дня рождения И. А. Перфильева. Ч. 1. (23–25 мая 2007 г.). Архангельск, 2007. С. 278–282.

Филимонова Л. В. История растительности в позднеледниковье и голоцене на территории заказника «Толвоярви» (Карелия) // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 3–13.

Филимонова Л. В. Химико-технологическая обработка отложений // Николаевская Т. С., Филимонова Л. В., Елькина Н. А. Методы исследования пыльцы и спор. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 33–43.

Филимонова Л. В. Палеогеография позднеледниковья-голоцена ландшафтного заказника «Толвоярви» (Карелия) // Пути эволюционной географии: Материалы Всерос. науч. конф., посв. памяти профессора А. А. Величко (Москва, 23–25 ноября 2016 г.). М., 2016. С. 338–342.

Филимонова Л. В. Развитие болот в ландшафтном заказнике «Толвоярви» на фоне изменения палеогеографических условий в позднеледниковье и голоцене

// Материалы конф. «IX Галкинские чтения» (Санкт-Петербург, 5–7 февраля 2018 г.) / Ред. Т. К. Юрковская. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2018. С. 219–223.

Филимонова Л. В., Климанов В. А. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11 000 лет // Труды КарНЦ РАН. 2005. Вып. 8. С. 112–120.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии / Ред. М. И. Нейштадт. М.: Наука, 1977. 200 с.

Хотинский Н. А. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М.: Наука, 1987. С. 39–45.

Grimm E. S. TILIA and TILIA GRAPH: Pollen spreadsheet and graphics program // 8<sup>th</sup> Int. Palynological Congress. Program and Abstracts. Aix-en-Provence, France, 1992. 56 p.

Komarek J., Jankovska V. Review of the green algal genus *Pediastrum*: implication for pollenanalytical research // Bibliotheca phycologica. Bd. 108. Berlin; Stuttgart: Gramer, 2001. 127 p.

Lundqvist J. Kvartärtiden – jordarterna // Eds. M. Lindström, J. Lundqvist & T. H. Lundqvist. Sveriges geologi från urtid till nutid. Studentlitteratur, Lund, 1991. P. 232–254.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis // Second edition. Blackwell Science. London, Malden, Carlton, 1991. 216 p.

Stockmarr J. Tablets with spores used in absolute pollen analysis // Pollen et spores. 1971. Vol. 13. P. 614–621.

Поступила в редакцию 30.09.2019

## References

Atlas Karel'skoi ASSR [Atlas of the Karelian ASSR]. Moscow, 1989. 40 p.

Bobrov A. E., Kupriyanova L. A., Litvintseva M. V., Tarasevich V. F. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Spores of pteridophytes and pollen of gymnosperms and monocotyledonous plants of the flora in the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1983. 208 p.

Elina G. A., Yurkovskaya T. K. Metody opredeleniya paleogidrologicheskogo rezhima kak osnova ob'ektivizatsii prichin suksessii rastitel'nosti bolot [Methods for paleohydrological regime identification as the base of reasons objectification of mires vegetation succession]. Botan. zhurn. [Botan. J.]. 1992. Vol. 77, no. 7. P. 120–124.

Filimonova L. V. Dinamika rastitel'nosti srednetaezhnoi podzony Karelii v pozdnelednikov'e i golotsene (paleoekologicheskie aspekty) [Vegetation dynamics of the middle taiga sub-zone in Karelia in the Late Glacial period and the Holocene (paleoecological aspects)]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2005. 200 p.

Filimonova L. V. Otrazhenie sostava sovremennoi rastitel'nosti v palinospektrakh srednei taigi Karelii [Reflection of modern vegetation structure in palynospectra of the middle Karelian taiga]. Bioraznoobrazie, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie rastitel'nykh resursov Severa: Mat. XI Perfil'evskikh nauch. chtenii, posvyashch.

125-letiyu so dnya rozhdeniya I. A. Perfil'eva [Biodiversity, conservation, and efficient use of vegetation resources of the North: Proceed. XI Perfilev Readings dedicated to the 125<sup>th</sup> anniv. of I. A. Perfilev]. Pt. 1. (Arkhangelsk, May 23–25, 2007). Arkhangel'sk, 2007. P. 278–282.

Filimonova L. V. Istoriya rastitel'nosti v pozdnelednikov'e i golotsene na territorii zakaznika "Tolvoyarvi" (Kareliya) [Vegetation history in the Tolvojarvi Nature Reserve in the Late Glacial and Holocene]. Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 2. P. 3–13.

Filimonova L. V. Khimiko-tehnologicheskaya obrabotka otlozhenii [Chemical engineering treatment of sediments]. T. S. Nikolaevskaya, L. V. Filimonova, N. A. El'kina. Metody issled. pyl'tsy i spor [Methods for studying pollen and spores]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2015. P. 33–43.

Filimonova L. V. Paleogeografiya pozdnelednikov'ya – golotsena landshaftnogo zakaznika "Tolvoyarvi" (Kareliya) [Paleogeography of the Late Glacial – Holocene in the Tolvojarvi Nature Reserve (Karelia)]. Puti evolyutsionnoi geografii: Mat. Vseros. nauch. konf., posvyashch. pamyati prof. A. A. Velichko (Moskva, 23–25 noyabrya 2016 g.) [Ways of evolutionary geography: Proceed. All-Russ. sci. conf. dedicated to the memory of prof. A. A. Velichko (Moscow, Nov. 23–25, 2016)]. Moscow, 2016. P. 338–342.

Filimonova L. V. Razvitie bolot v landshaftnom zakaznike "Tolvoyarvi" na fone izmeneniya paleogeograficheskikh uslovii v pozdnelednikov'e i golotsene [The development of swamps in the Tolvajarvi Nature Reserve in the midst of changing paleogeographic conditions in the Late Glacial and Holocene]. *Mat. konf. "IX Galkinskii Chteniya" (Sankt-Peterburg, 5–7 fevralya 2018 g.)* [Proceed. conf. IX Galkin Readings (St. Petersburg, Feb. 5–7, 2018)]. St. Petersburg: SPbGJeTU "LeTI", 2018. P. 219–223.

Filimonova L. V., Klimanov V. A. Izmenenie kolichestvennykh pokazatelei paleoklimata v srednetaezhnoi podzone Karelii za poslednie 11 000 let [Changes of quantitative data of the paleoclimate in the middle taiga subzone of Karelia over the last 11000 years]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2005. Iss. 8. P. 112–120.

Kats N. Ya., Kats S. V., Skobeeva E. I. Atlas rastitel'nykh ostatkov v torfakh [Atlas of plant residues in peat]. Moscow: Nedra, 1977. 376 p.

Khotinskii N. A. Golotsen Severnoi Evrazii [The Holocene in Northern Eurasia]. Moscow: Nauka, 1977. 200 p.

Khotinskii N. A. Radiouglerodnaya khronologiya i korrelyatsiya prirodnykh i antropogennykh rubezhei golotsena [Radiocarbon chronology and correlation of natural and anthropogenic boundaries of the Holocene]. *Novye dannye po geokhronologii chetvertichnogo perioda* [New data on the Quaternary geochronology]. Moscow: Nauka, 1987. P. 39–45.

Korotkina M. Ya. Botanicheskii analiz torfa [Botanical analysis of peat]. *Metody issled. torfyanykh bolot. Ch. 2. Laboratornye i kameral'nye raboty*. Ser. Trudy CTOS. T. VI [Research methods of peat mires. Part 2. Laboratory and in-office studies. Trans. CPES. Vol. VI]. Ed. M. I. Neishtadt. Moscow, 1939. P. 5–60.

Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. Pyl'tsa i spory rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Plants pollen and spores of flora in the European part of the USSR]. Vol. 1. Leningrad: Nauka, 1972. 171 p.

Kupriyanova L. A., Aleshina L. A. Pyl'tsa dvudol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Pollen of dicotyledon plants of flora in the European part of the USSR]. Lamiaceae Zygodophyllaceae. Leningrad: Nauka, 1978. 184 p.

Kutenkov S. A. Komp'yuternaya programma dlya postroeniya stratigraficheskikh diagramm sostava torfa "Korpi" [Korpi software for plotting stratigraphic diagrams of peat composition]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2013. No. 6. P. 171–176.

Kuznetsov O. L. Bolotnye ekosistemy karel'skoi chasti Zelenogo poyasa Fennoskandii [Mire ecosystems

in the karelian part of the Green belt of Fennoscandia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2014. No. 6. P. 77–88.

Lavrova N. B., Filimonova L. V. Ispol'zovanie analiza sostava iskopaemoi flory dlya rekonstruktsii rastitel'nosti i paleoekologicheskikh uslovii pozdnelednikov'ya Karelii [Using the fossil flora composition analysis for the reconstruction of vegetation and palaeoecological conditions during Late Glacial time in Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 10. P. 27–43. doi: 10.17076/eco882

Lukashov A. D. Geomorfologicheskie usloviya [Geomorphological conditions]. *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy* [Diversity of biota in Karelia: Formation conditions, communities, forms]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. P. 13–19.

Lukashov A. D., Demidov I. N. Usloviya formirovaniya rel'efa i chetvertichnykh otlozhenii Karelii v pozdne- i poslelednikov'e kak osnova stanovleniya sovremennoi prirodnoi sredy [Conditions of landscape formation and the Quaternary deposits of Karelia in the Late Glacial and Post-Glacial period as the base of modern natural environment formation]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2001. Iss. 2. P. 30–47.

Minkina C. I., Varlygin P. D. Opredelenie stepeni razlozheniya torfa [Identification of peat decomposition degree]. *Metody issled. torfyanykh bolot. Ch. 1. Polevoe issled.* [Research methods of peat mires. Pt. 1. Field studies]. Ed. M. I. Neishtadt. Ser. Tr. TSTOS [Trans. CPES]. Vol. V. Moscow, 1939. P. 115–138.

Grimm E. S. TILIA and TILIA GRAPH: Pollen spreadsheet and graphics program. *8<sup>th</sup> Int. Palynological Congress*. Programm and Abstracts. Aix-en-Provence, France, 1992. 56 p.

Komarek J., Jankovska V. Review of the green algal genus Pediastrum: implication for pollenanalytical research. *Bibliotheca phycologica*. Bd. 108. Berlin, Stuttgart: Gramer, 2001. 127 p.

Lundqvist J. Kvartärtiden – jordarterna. Eds. M. Lindström, J. Lundqvist & T. H. Lundqvist. *Sveriges geologi från urtid till nutid*. Studentlitteratur, Lund, 1991. P. 232–254.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis. Second edition. Blackwell Science. London, Malden, Carlton, 1991. 216 p.

Stockmarr J. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores*. 1971. Vol. 13. P. 614–621.

Received September 30, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Филимонова Людмила Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии КарНЦ РАН,  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр РАН»  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: filimonovaluda@mail.ru

## CONTRIBUTOR:

### Filimonova, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: filimonovaluda@mail.ru