

Оригинальная статья / Original paper

<https://doi.org/10.30758/0555-2648-2026-72-2-252-273>

УДК 581.331:581.48:581.55(470.111)



Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и комплексы макроостатков современной растительности Малоземельской тундры как основа для интерпретации фоссильного материала при проведении палеоэкологических исследований

Е.Г. Лаптева[✉], О.М. Корона

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

[✉]lapteva@ipae.uran.ru

ЕГЛ, 0000-0003-4009-4067; ОМК, 0000-0001-8878-3385

Аннотация. В современных палеоэкологических исследованиях субрецентные (близкие к современным) данные служат основой для построения калибровочных моделей, которые позволяют интерпретировать ископаемые материалы. Поэтому важно понимать, насколько точно они отражают состав и структуру современных растительных сообществ, особенно тех территорий, где распространение растительности сильно зависит от особенностей рельефа, локального микроклимата и региональных климатических параметров. В статье приведены результаты комплексного анализа состава 17 поверхностных проб, собранных в растительных сообществах Малоземельской тундры в пределах окрестностей оз. Голодная Губа, где преобладают типичные зональные кустарничково-кустарниковые моховые тундры и встречаются нетипичные для нее экстразональные лесные участки. Наши данные показывают, что субрецентные спорово-пыльцевые спектры и комплексы макроостатков растений, включающие остатки вегетативных частей растений, плоды и семена, в целом достоверно отражают состав растительных сообществ кустарниковых тундр, характеризуя зональную и локальную компоненты, но степень участия отдельных видов растений не всегда соответствует их роли в сообществах. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и комплексы макроостатков экстразональных лесных участков близки спектрам и комплексам лесотундры, отражая лесной тип растительности. Адекватность субрецентных спорово-пыльцевых спектров и комплексов макроостатков растительным сообществам подтверждается кластерным анализом, согласно которому наиболее статистически похожие спектры и комплексы формируются в фитоценозах со сходным флористическим составом. Выявленные закономерности и особенности отражения состава растительных сообществ в субрецентных спектрах и комплексах позволят проводить более обоснованные палеоэкологические реконструкции в пределах Малоземельской тундры на основе спорово-пыльцевого и палеокарпологического анализов.

Ключевые слова: субрецентные спорово-пыльцевые спектры, комплексы макроостатков растений, поверхностные пробы моховой подушки, современная растительность, Ненецкий автономный округ

Для цитирования: Лаптева Е.Г., Корона О.М. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и комплексы макроостатков современной растительности Малоземельской тундры как основа для интерпретации фоссильного материала при проведении палеоэкологических исследований. *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2026;72(2):252–273. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2026-72-2-252-273>

Поступила 20.04.2026

После переработки 26.05.2026

Принята 03.06.2026

© Авторы, 2026

© Authors, 2026

Subrecent pollen spectra and plant macro-remain complexes of the Malozemelskaya tundra vegetation as the basis for the interpretation of fossil data in paleo-ecological studies

Elena G. Lapteva✉, Olga M. Korona

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, Russia*

✉lapteva@ipae.uran.ru

ID EGL, 0000-0003-4009-4067; OMK, 0000-0001-8878-33857

Abstract. In modern paleoecological research, subrecent (modern or near-modern) data are the basis for constructing calibration models that allow us to interpret the fossil records. Therefore, it is important to understand how accurately subrecent data reflect the composition and structure of modern plant communities, especially in areas where vegetation distribution is highly dependent on topography, local microclimate, and regional climatic parameters. The article presents the results of a comprehensive study into the composition of 17 surface samples collected in plant communities of the Malozemelskaya tundra within the vicinity of Lake Golodnaya Guba. Surface samples were collected from both typical zonal shrub/dwarf-shrub moss tundra and extra-zonal spruce and birch forest areas that are atypical for tundra. The samples were studied using pollen and plant macrofossil analyses. Our data show that the subrecent pollen spectra and macro-remain complexes as a whole reliably reflect the composition of shrub tundra plant communities, characterizing the zonal and local components. However, the degree of participation of individual plant species does not always correspond to their role in communities. The subrecent pollen spectra and macro-remain complexes of the extrazonal forest stands are similar to those of the forest-tundra, reflecting the forest type of vegetation. Spruce and birch pollen does not show a significant deformation on zonal subrecent pollen spectra. Macrofossils of these tree species were found only sporadically outside extrazonal forest areas. The presence of pine pollen, as a long-distance component, does not have a significant effect on the subrecent spectra. Macro-remains of pine were not found in subrecent complexes. The adequacy of subrecent pollen spectra and macro-remain complexes to plant communities is confirmed by cluster analysis, according to which the most statistically similar spectra and complexes are formed in phytocenoses with similar floral composition. The revealed patterns and features of plant communities composition as reflected in subrecent spectra and complexes will enable more accurate paleo-ecological reconstructions within the Malozemelskaya tundra based on pollen and plant macrofossil analyses.

Keywords: subrecent pollen spectra, plant macro-remain complexes, moss surface samples, modern vegetation, Nenets Autonomous Okrug

For citation: Lapteva E.G., Korona O.M. Subrecent pollen spectra and plant macro-remain complexes of the Malozemelskaya tundra vegetation as the basis for the interpretation of fossil data in paleo-ecological studies. *Arctic and Antarctic Research*. 2026;72(2):252–273. (In Russ.). <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2026-72-2-252-273>

Received 20.04.2026

Revised 26.05.2026

Accepted 03.06.2026

Введение

Основными методами реконструкции растительности прошлых геологических эпох являются палинологический и палеокарпологический методы. Методические основы палинологического метода, касающиеся выявления соотношения состава растительности и состава продуцируемой ею пыльцы, довольно хорошо разработаны за почти вековую историю исследований. Во многих работах рассматриваются вопросы пыльцевой продуктивности отдельных видов растений, дальности рас-

пространения и сохранности пыльцевых зерен в зоне тундры, где высокая мозаичность растительного покрова и существенно влияние дальнего ветрового переноса пыльцы из-за открытости ландшафтов [1–3]. Разнообразные аспекты соответствия субрецентных спорово-пыльцевых спектров (СПС) современной тундровой растительности в разных арктических регионах рассматриваются в ряде публикаций [4–6], в которых в том числе представлен ретроспективный анализ исследований в данной области. Однако подобные работы для Малоземельской тундры как части Российской Арктики единичны [7, 8].

Несмотря на то, что палеокарпологический метод изучения макроостатков растений активно применяется для палеоэкологических реконструкций в Арктике [9–11], остаются практически не изученными вопросы соотношения современной растительности и комплексов макроостатков растений (КМ), которые кроме банка плодов и семян содержат вегетативные части из напочвенного покрова или поверхностных донных отложений водоемов.

Поскольку наша многолетняя практика палеоэкологических исследований в арктических регионах базируется на сопряженности данных палинологического и палеокарпологического методов [12–15], то необходимость методических работ по выявлению степени отражения современной тундровой растительности в субрецентных СПС и КМ сохраняется. Подобного рода исследования были проведены нами на Ямале [16], в результате установлено, что в субрецентных СПС и КМ встречаются как представители ведущих семейств, так и ценотически активная фракция таксонов современной растительности. Их различия зависят от обилия дальнезаносных, локальных и интразональных компонентов. Однако выявленные закономерности и особенности формирования субрецентных СПС и КМ в пределах ямальской тундры нельзя однозначно экстраполировать на другие регионы Арктики. В связи с этим актуально проведение подобных методических работ в Малоземельской тундре до начала масштабных исследований палеоархивов этого региона, чтобы повысить достоверность палеоэкологических реконструкций.

Таким образом, цель данной работы — получение качественной и количественной характеристики субрецентных спорово-пыльцевых спектров и комплексов макроостатков растений современной растительности Малоземельской тундры, в том числе выявление роли локальных и дальнезаносных компонентов при их формировании в разных фитоценозах.

Район, материал и методы исследования

Район исследования охватывает окрестности озера Голодная Губа (67° 51' 40" с. ш., 52° 40' 34" в. д.) в пределах ООПТ — природного заказника регионального значения «Нижнепечорский», расположенного в 26 км к северу от г. Нарьян-Мара в Заполярном районе Ненецкого автономного округа Архангельской области (рис. 1). Эта территория между дельтой р. Печоры и Ненецкой грядой относится к Малоземельской тундре и представляет собой всхолмленную равнину с многочисленными конечно-моренными сопками [17]. Субарктический климат района характеризуется низкой годовой температурой, которая колеблется в пределах –2,2–3,6 °С, продолжительной зимой и коротким нежарким летом [18]. Вблизи г. Нарьян-Мара проходят изотермы января –16 °С и июля 12 °С. Годовое количество осадков составляет около 600–800 мм.

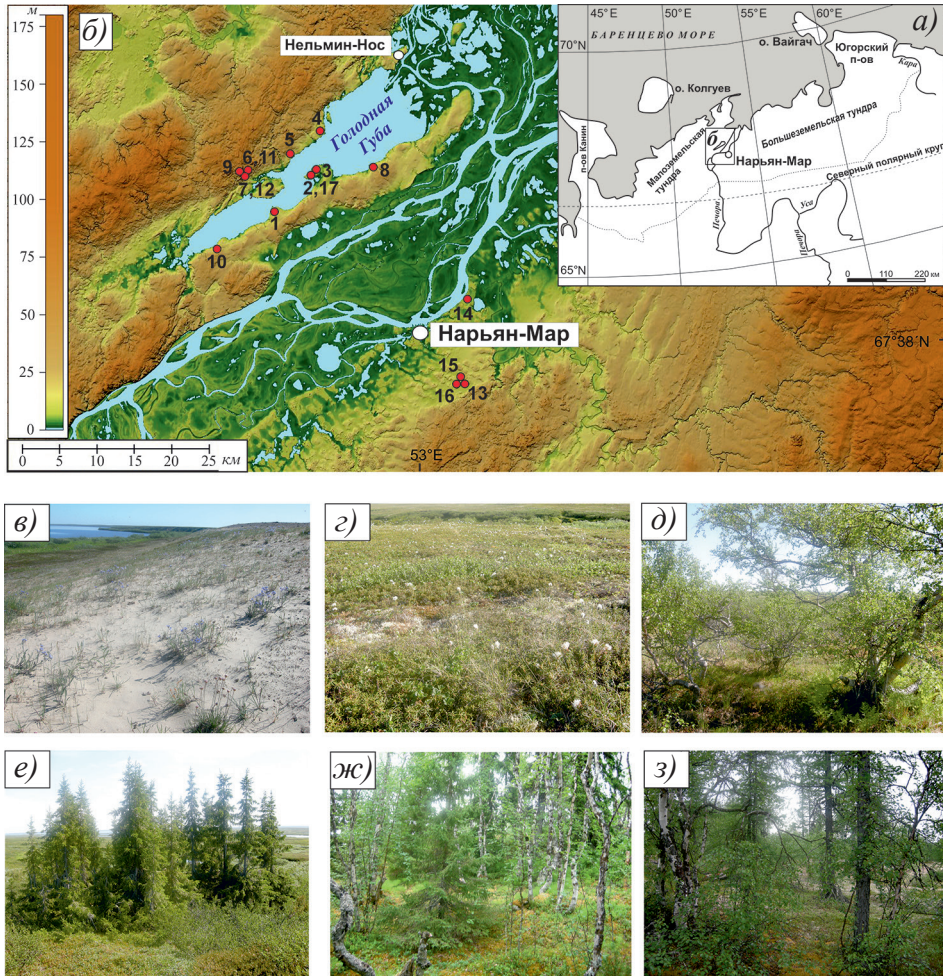


Рис. 1. Местоположение района исследования (а) и точек отбора поверхностных проб (б). Номера проб и растительные сообщества приведены в таблице. В качестве подложки использована цифровая модель местности FABDEM V1-2¹. Характерные ландшафты в точках отбора проб: в — растительность незадернованных субстратов; г — кустарничково-кустарниковая тундра; д — экстразональный березняк-черничник; е — экстразональный ельник; ж — березово-еловая лесотундра; з — березово-лиственничная лесотундра. Фото Е.Г. Лаптевой

Fig. 1. Location of study area (a) and sampling plots (b). The numbers of samples and plant communities are given as in the Table. The FABDEM V1-2 model was used as the background. Characteristic landscapes at sampling points: в — vegetation of open substrates; г — shrub and dwarf-shrub tundra; д — extrazonal birch stands; е — extrazonal spruce stands; ж — birch-spruce forest-tundra; з — birch-larch forest-tundra. Photo by E.G. Lapteva

¹ Neal J. (Creator), Hawker L. (Creator), Uhe P. (Contributor), Paulo L. (Contributor), Sosa J. (Contributor), Savage J. (Contributor), Sampson C. (Contributor) (17 Jan 2023). FABDEM V1-2. University of Bristol. Available at: <https://doi.org/10.5523/bris.s5hqmjcdj8yo2ibzi9b4ew3sn> (access date: 07.03.2026).

Зональным типом растительности окрестностей оз. Голодная Губа являются южные субарктические тундры [17–19]. В составе растительности доминируют гипоарктические (*Betula nana* L., *Salix phylicifolia* L., *S. lapponum* L., *S. glauca* L., *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher, *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Eriophorum vaginatum* L., *Rubus chamaemorus* L. и др.) и бореальные (*Carex globularis* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L. и др.) виды, различные сочетания которых формируют ерниковые и ивняковые тундры. В то же время на вершинах и сопках имеются песчаные и щебнистые выдувы с редкими куртинами *Arctous alpine* (L.) Spreng., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*, *Salix herbacea* L. и лишайниками. Помимо зональных фитоценозов встречаются нехарактерные для тундр группировки (экстразональные растительные сообщества): еловые островки из ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), березняки из березы извилистой (*Betula pubescens* var. *pumila* (Zanoni ex Murray) Govaerts) с черничным (*Vaccinium myrtillus*) или морошковым (*Rubus chamaemorus*) травяным покровом, заросли из можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) с седмичником европейским (*Lysimachia europaea* L.) и грушанкой малой (*Pyrola minor* L.).

Сопоставление субрецентных СПС и КМ с локальной и региональной растительностью выполнено на основе анализа 16 поверхностных проб разнообразных растительных сообществ (табл., см. рис. 1). Отбор образцов проводился в ходе полевого сезона в июне–июле 2013 г. Поверхностные пробы отбирали методом конверта (усредненная проба из четырех краевых и одной срединной точек) с глубины не более 3 см на пробных площадях размером 100 м². В точках отбора описывался флористический состав с указанием обилия основных таксонов, ярусов растительности, формулы древостоя (в лесных сообществах) и др. Дополнительно на пляже озера была отобрана проба растительной трухи аллохтонного происхождения (образец № 17; 67,83285° с. ш., 52,67831° в. д.), содержащая, вероятно, как плоды и семена современных растений, так и фоссильные остатки из торфяных толщ в берегах озера, которые размываются в результате абразионных процессов.

Поверхностные пробы обрабатывались на базе лаборатории палеоэкологии Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург). Для экстракции пыльцы и спор применялся щелочной метод Л. фон Поста [20] без проведения ацетализа. Определение пыльцы и спор проводили с помощью светового микроскопа Olympus BX51 с увеличением в 400 раз. Для каждого образца подсчитывалось 300–500 зерен пыльцы с параллельной регистрацией спор. Для изучения макроостатков пробы объемом 100 мл просеивали на колонке сит по методике В.П. Никитина [21]. С использованием стереомикроскопа Carl Zeiss “Stemi” 2000 определяли макроостатки растений, включая плоды, семена и другие определяемые части (хвоинки, укороченные побеги, чешуи шишек и целые шишки хвойных растений, побеги листостебельных мхов, мелкие листочки верескоцветных кустарничков, берез и других мелколистных растений [21]). При определении использовались атласы-определители пыльцы и спор, вегетативных частей растений, плодов и семян [22, 23], а также эталонная коллекция палино- и макроостатков Музея ИЭРиЖ УрО РАН.

Латинские названия таксонов растений, пыльца и макроостатки которых определены, приведены в соответствии с Международным указателем научных названий растений (International Plant Names Index²). Построение диаграмм проводили

² International Plant Names Index. Available at: <https://www.ipni.org/> (accessed: 07.08.2026).

Таблица

Характеристика мест отбора поверхностных образцов в окрестностях оз. Голодная Губа

Table

Тип растительности	Номер пробы	Description of surface sampling plots in the vicinity of Lake Golodnaya Guba		Тип пробы	Растительные ассоциации в месте отбора поверхностной пробы
		Шир. (с.ш.)	Долг. (в.д.)		
Субарктическая тундра	1	67,79988°	52,54901°	Песок с кусочками дерновины	Кустарничковые и злаково-разнотравные группировки на песчаных и песчано-щебнистых выдувах. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Arctous alpine</i> , <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Polemonium acutiflorum</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Rumex graminifolius</i> , <i>Lappacetum binnatum</i> , <i>Coelertia Pohlleana</i> . В распадках в пределах 100 м кустарничковые заросли из <i>Salix</i> sp. и <i>Betula pana</i> с <i>Carex</i> sp., <i>Mentanthes trifoliata</i> и <i>Sphagnum</i> sp.
		67,83285°	52,67831°		
Кустарниковая и устаричково-моховая тундра	3	67,84516°	52,67041°	Моховая полушка с мертвой подстилкой	Кустарничковый ярус: <i>Salix</i> sp. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Rubus arcticus</i> , <i>Allium schoenoprasum</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>Persicaria vivipara</i> , <i>Achillea millefolium</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Achnatherum calamagrostis</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> Можжевельные заросли с седмичником европейским в распадках.
		67,88832°	52,70884°		
Моховая полушка	4	67,88832°	52,70884°	Моховая полушка	Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae, <i>Sphagnum</i> sp. Багульниково-ерниково-шишково-мохово-лишайниковые тундры на водоразделах.
		67,86064°	52,90229°		
Моховая полушка	6	67,8439°	52,48097°	Моховая полушка	Мохово-лишайниковый ярус: <i>Rubricichum jensei</i> , <i>Sphagnum</i> sp., <i>Cladonia rangiferina</i> и <i>C. arbuscula</i> Ерник шикшево-моршкovo-мохово-лишайниковый на водоразделах.
		67,84305°	52,48021°		
Моховая полушка	7	67,84305°	52,48021°	Моховая полушка	Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae, <i>Sphagnum</i> sp., Lichenes

Окончание таблицы
End of the table

Тип растительности	Номер пробы	Шир. (с.ш.) Долг. (в.д.)	Тип пробы	Растительные ассоциации в месте отбора поверхностной пробы
Экстремальные лесные островки	8	67,84806° 52,85492°	Моховая полушка с мертвой подстилкой	Березняк -черничник. Древесный ярус: <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Сомкнутость крон 80 %. Кустарниковый ярус: <i>Betula nana</i> L. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Carex aquatilis</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> . Мохово-лишайниковый ярус: <i>Sphagnum</i> sp.
	9	67,84389° 52,47432°	Моховая полушка	Березняк с ерником в подлеске. Древесный ярус: <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Сомкнутость крон менее 5 %. Кустарниковый ярус: <i>Betula nana</i> , <i>Rhododendron tomentosum</i> , <i>Salix</i> sp. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Luzimachia europaea</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Poa</i> sp., <i>Equisetum arvense</i> . Мохово-лишайниковый ярус: <i>Bryidae</i> , <i>Sphagnum</i> sp.
	10	67,75369° 52,35919°	Моховая полушка с мертвой подстилкой	Ельник с ерником в подлеске. Древесный ярус: <i>Picea obovata</i> . Сомкнутость крон 100 %. Кустарниковый ярус: <i>Salix</i> sp., <i>Betula nana</i> , <i>Rhododendron tomentosum</i> . Травяно-кустарничковый ярус: <i>Rubus arcticus</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Luzimachia europaea</i> , <i>Cornus suecica</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Lycorodium</i> sp. Мохово-лишайниковый ярус: <i>Sphagnum</i> sp., <i>Bryidae</i>
	11	67,8439° 52,48097°	Моховая полушка с мертвой подстилкой	Ельник с можжевельником в подлеске. Древесный ярус: <i>Picea obovata</i> . Сомкнутость крон менее 5 %. Кустарниковый ярус: <i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Salix</i> sp. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>R. arcticus</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Arctous alpina</i> , <i>Luzimachia europaea</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Cornus suecica</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Calamagrostis</i> sp., <i>Poa</i> sp., <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Equisetum arvense</i> . Мохово-лишайниковый ярус: <i>Bryidae</i> , <i>Sphagnum</i> sp.
	12	67,84305° 52,48021°	Моховая полушка с мертвой подстилкой	

Лесотундра	13	67,5731° 53,16641°	Моховая	Ельник разнотравный с березой извилистой и можжевельником в подлеске. Древесный ярус: <i>Picea obovata</i> , <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Сомкнутость крон 90 %. Кустарниковый ярус: <i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Lonicera pallasi</i> Ledeb. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Germium pretense</i> , <i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Eriophorum angustifolium</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Rubus arcticus</i> , <i>Persicaria vivipara</i> , <i>Thalictrum minus</i> , <i>Aconitum serpentinale</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i>	
			с мертвой		Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae, <i>Sphagnum</i> sp.
			подстилкой		Лиственничник с березой извилистой и можжевельником в подлеске. Древесный ярус: <i>Larix sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Сомкнутость крон 60 %. Кустарниковый ярус: <i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> , <i>Salix</i> sp.
	14	67,69637° 53,16391°	Моховая	Ельник разнотравный с березой извилистой и можжевельником в подлеске. Древесный ярус: <i>Larix sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Сомкнутость крон 60 %. Кустарниковый ярус: <i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> , <i>Salix</i> sp. Травяно-кустарничковый ярус: <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Arctostaphylos alpina</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Tanacetum bipinnatum</i> . Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae	
			с мертвой		Лиственничник с березой извилистой и ерником в подлеске. Древесный ярус: <i>Larix sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Кустарниковый ярус: <i>Betula nana</i> .
			подстилкой		Травяно-кустарничковый ярус: <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Arctostaphylos alpina</i> , <i>Poa</i> sp.
	15	67,57545° 53,15633°	Моховая	Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae	
			с мертвой		Лиственничник с березой извилистой и ерником в подлеске. Древесный ярус: <i>Larix sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> var. <i>rumila</i> . Кустарниковый ярус: <i>Betula nana</i> .
			подстилкой		Травяно-кустарничковый ярус: <i>Empetrum nigrum</i> subsp. <i>hermaphroditum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Arctostaphylos alpina</i> , <i>Poa</i> sp.
	16	67,57545° 53,15633°	Моховая	Мохово-лишайниковый ярус: Bryidae, Lichenes	
			с мертвой		
			подстилкой		

в программе Tilia³. На спорово-пыльцевой диаграмме доля пыльцы таксонов деревьев и кустарников, кустарничков и трав, а также спор высших споровых растений была рассчитана от общей суммы пыльцы древесных и травянистых растений, принятой за 100 %. На диаграмме макроостатков растений показано количество вегетативных частей, плодов и семян того или иного таксона в каждом изученном образце объемом 100 мл.

Для классификации и выявления статистически сходных субрецентных СПС и КМ независимо от их места отбора выполнялся кластерный анализ CONISS в программе Tilia методом суммы квадратов. Перед проведением кластерного анализа пыльцевые данные были нормализованы в процессе масштабирования посредством вычисления корня квадратного из процентного содержания каждого таксона. Это было необходимо, чтобы минимизировать вклад пыльцы с высоким обилием и потерю значимости зерен с низким обилием. Первичная таблица количественных данных макроостатков растений была преобразована в матрицу присутствия/отсутствия таксонов. В проведении кластеризации как пыльцевых данных, так и макроостатков растений учитывались таксоны, которые были встречены в половине и более изученных проб.

Результаты

Изученные поверхностные пробы разделены на 5 групп, согласно растительным сообществам в точках отбора проб (см. табл.): зональные тундры и группировки незадернованного субстрата, лиственничники, ельники, березняки. **Группа зональных кустарниковых и кустарничково-моховых тундр** (образцы № 1–5) окрестностей оз. Голодная Губа характеризуется сходными по составу и содержанию субрецентными СПС (рис. 2). Их основу составляют пыльцевые зерна березы карликовой (20–25 %) и верескоцветных кустарничков (Ericales — 30–35 %). Исключением является образец № 1, в спектре которого наряду с высоким содержанием пыльцы березы карликовой наблюдается повышенное содержание ивы (*Salix* sp. — 15 %) и единичное присутствие можжевельника (*Juniperus* sp.) и Ericales. Доля пыльцы мятликовых (Poaceae) и осоковых (Cyperaceae) составляет по 5–10 %, разнотравье представлено единичными зернами.

Суммарное содержание пыльцы деревьев достигает 25–35 %, среди которой преобладает береза древовидная (*Betula* sect. *Betula* — 15–20 %) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L. — 10–15 %). Доля пыльцевых зерен ели (*Picea* sp.) — менее 5 %; в образцах № 1 и 4 обнаружены устьица этой хвойной породы. Обилие спор сфагновых мхов (*Sphagnum* sp.) не превышает 10 %.

Субрецентные КМ характеризуются преобладанием вегетативных частей и семян кустарников (*Betula nana*, *Rhododendron tomentosum*) и кустарничков (*Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Arctous alpine*) (рис. 3). В образце № 1 обильны хвоинки можжевельника сибирского и вегетативные части *Salix* sp., а в образцах № 4 и 5 многочисленны семена *Linnaea borealis* L. и присутствуют единичные хвоинки ели сибирской. Разнообразие макроостатков травянистых растений небольшое, встречены единичные семена мятликовых (*Poa* sp., *Fetuca* sp., *Hierochloe odorata* (L.) Beauv. и др.). Многочисленны веточки зеленых мхов.

³ Tilia-manual. Available at: <https://tilia-manual.readthedocs.io/en/latest/tools.html> (accessed: 07.08.2026).

Группа сообществ незадернованных субстратов, которые довольно широко распространены среди зональных тундр окрестностей озера, включает две поверхностные пробы, состав и содержание пыльцы в спектрах которых существенно различаются (см. рис. 2). В СПС образца № 6, который был отобран среди группировок растительности на песчаных выдувах, доминирует пыльца верескоцветных кустарничков (55 %) при единичном содержании разнотравья, мятликовых и осоковых. Содержание пыльцевых зерен карликовой березки — около 10 %. Суммарная доля пыльцы деревьев наименьшая среди всех изученных поверхностных проб и составляет 15 % преимущественно за счет обилия сосны (*Pinus sylvestris*).

Комплекс макроостатков содержит лишь единичные вегетативные части и семена кустарников, кустарничков и трав (см. рис. 3). Обнаружены единичные крылатки березы древовидной (*Betula sect. Betula*). СПС образца № 7 характеризуется высоким содержанием пыльцы кустарников за счет ивы (*Salix* sp. — около 35 %) и карликовой березки (20 %), а пыльцевые зерна кустарничков единичные. В небольшом количестве присутствует пыльца разнотравья, но отмечается наибольшее среди всех изученных проб содержание пыльцы сем. Розоцветных (Rosaceae — 5 %). Встречаются споры мхов. В комплексе присутствуют листья ивы, обильны зерновки мятликовых (*Festuca* sp., *Achnatherum calamagrostis* (L.) Beauv.), семена и вегетативные части видов разнотравья (*Persicaria vivipara* (L.) Ronse Decr., *Allium schoenoprasum* L., *Achillea millefolium* L., *Rubus arcticus* L., *Galium boreale* L.).

В целом состав субрецентных СПС и КМ кустарничково-кустарниковых тундр, в том числе формирующихся на незадернованных субстратах, сходен с составом зональной субарктической тундровой растительности Малоземельской тундры по доминированию пыльцы и макроостатков кустарников (ивы и карликовой березы) и верескоцветных кустарничков. Локальная флора пробных площадей наиболее полно и адекватно отражена в субрецентных КМ, в то время как в СПС присутствует пыльца растений, которые не произрастали в месте отбора поверхностных проб.

Следующие три группы объединяют субрецентные СПС и КМ, соответствующие **березнякам, ельникам и лиственничникам**. Образцы № 8–12 отобраны в экстразональных лесных островках в окрестностях оз. Голодная Губа, а образцы № 13–16 — в лесотундровых лесных формациях вблизи г. Нарьян-Мара (см. рис. 2 и 3). В СПС этих образцов резко преобладает пыльца деревьев и кустарников, суммарная доля которой составляет 55–95 %. Макроостатки древесных пород тоже обильны. В двух СПС экстразональных березняков (образцы № 8 и 9) доминирует пыльца берез (*Betula nana* — 40 % и *Betula sect. Betula* — 20 %) при небольшом содержании сосны (*Pinus sylvestris* — 10–15 %) и единичной ели (*Picea* sp.). Суммарная доля пыльцы кустарничков и травянистых растений составляет около 15 %. В образце № 8 отмечено наибольшее среди всех изученных проб содержание пыльцы ольхи кустарниковой (*Alnus alnobetula ssp. fruticosa* (Rupr.) Raus — 7 %) и спор папоротников (Dryopteridaceae — 25 % от общего количества пыльцы и спор). В КМ крылатки *Betula sect. Betula* и *B. nana* преобладают. А в образце № 8 обильны плоды, семена и вегетативные части черники и морошки, присутствуют фрагменты вай папоротников.

В субрецентных СПС ельников доля пыльцы ели значительно выше (*Picea* sp. — 15–30 %), нежели в спектрах из других растительных сообществ. При этом в ряде образцов отмечены устьица *Picea*-типе. В образцах № 10–12 экстразональных еловых островков содержание пыльцы *Betula sect. Betula* не превышает 20 %,

а в образце № 13, отобранном в еловом лесу лесотундры, доля березы древовидной превышает содержание хвойных пород, достигая 40 %. Для спектров этой группы характерны высокая доля пыльцевых зерен карликовой березы (*B. nana* — 20–35 %) и единичная представленность кустарничков и травянистых растений. Исключением является СПС образца № 10, в котором содержание *Ericales* составляет 20 % и фиксируется наибольшая доля спор плаунов (*Lycopodium clavatum*-type — 10 %). Среднее содержание спор сфагновых мхов не превышает 5 % во всех спектрах группы.

В КМ наблюдается абсолютное преобладание хвоинок ели при небольшом содержании остатков кустарничков и кустарничков. При этом в образце № 13 доминантом являются крылатки березы извилистой. Разнообразие и содержание макроостатков кустарничков и трав незначительное, за исключением образца № 10, в котором обильны зерновки *Festuca* sp.

В лиственничных лесах на долю пыльцы *Larix* sp. приходится менее 2 %, а фон субрецентных СПС формирует пыльца березы древовидной (*Betula* sect. *Betula* — 30–45 %) и верескоцветных кустарничков (*Ericales* — 25–40 %). Содержание пыльцы сосны не превышает 10 %. Пыльцевые зерна ели и трав единичные. Доля спор сфагновых мхов составляет 5–10 %. В КМ в большом количестве обнаружены хвоинки и семена лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) и крылатки березы древовидной. Плоды, семена и вегетативные части кустарничков *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctostaphylos uva-ursi* обильны.

В целом состав полученных субрецентных СПС и КМ экстрараональных и лесотундровых сообществ отражает лесной тип растительности с доминированием пыльцы и макроостатков преобладающей лесной породы, за исключением лиственницы. Визуально по составу СПС или КМ отличить экстрараональные лесные сообщества от лесотундры не представляется возможным.

В аллохтонном КМ образца № 17 (см. рис. 3), который отобран возле уреза воды озера, преобладают плоды и семена осоковых (*Carex* sect. *Acuta*, *C. rotundata* Wahl., *C. vesicaria* L., *Eriophorum medium* Anderss.), лапчатки (*Potentilla* sp.) и вегетативные части *Salix* sp. Обнаружены крылатки березы древовидной. Только в данном комплексе присутствует единичные семена и плоды водных растений *Ceratophyllum demersum* L., *Hippuris vulgaris* L., *Potamogeton perfoliatus* L.

Кластерный анализ позволил выделить группы статистически похожих субрецентных палиноспектров и комплексов макроостатков независимо от их приуроченности к фитоценозам (рис. 4).

На дендрограммах сходства можно выделить по 5 кластеров, которые объединяют от 2 до 6 образцов. На дендрограмме сходства субрецентных СПС граница первого уровня разделяет образцы на две группы по обилию пыльцы верескоцветных кустарничков (см. рис. 4а). В первую группу включены образцы с высоким содержанием пыльцы *Ericales* (20–58 %, медиана 29 %). Внутри этой группы вместе объединяются большинство спектров зональных кустарничковых и кустарничково-моховых тундр (образцы № 2–5) и лиственничников (образцы № 14–16). Во второй группе среднее содержание пыльцы *Ericales* менее 8 %. Внутри нее вместе группируются спектры экстрараональных березняков (образцы № 8 и 9) и ельников (образцы № 11–13), за исключением образца № 10, в спектре которого отмечается высокое содержание пыльцы верескоцветных кустарничков (20 %). Отдельный кластер внутри второй группы образуют принадлежащие разным типам растительных сообществ образцы № 1 и 7, в палиноспектрах которых отмечено наибольшее содержание пыльцы ивы — 15 и 35 %.

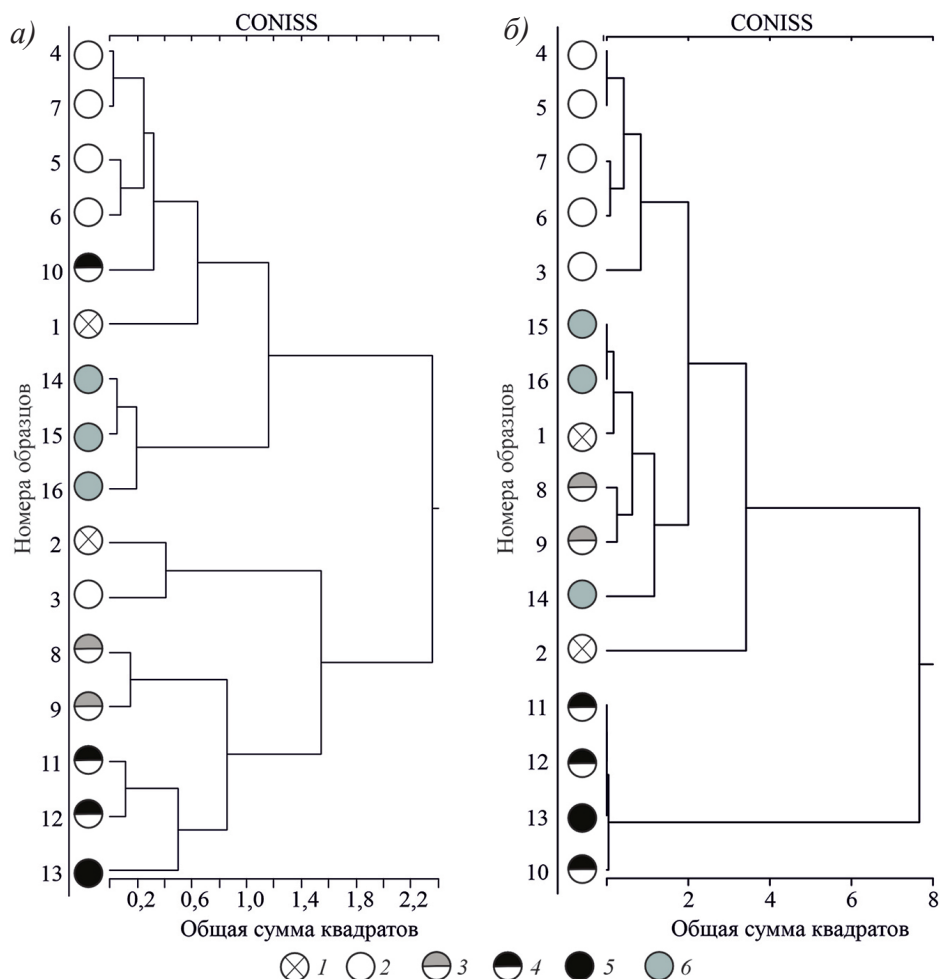


Рис. 4. Дендрограммы сходства субрецентных спорово-пыльцевых спектров (а) и комплексов макроостатков растений (б) Малоземельской тундры.

Тип растительности: 1 — сообщества незадернованных субстратов; 2 — кустарничковая и кустарничковая тундра; 3 — экстразональные березняки; 4 — экстразональные ельники; 5 — березово-еловая лесотундра; 6 — лесотундровые лиственничники с березой извилистой. Номера образцов указаны в соответствии с рис. 1–3 и таблицей

Fig. 4. Dendrograms of similarity between subrecent pollen spectra (a) and plant macro-remain complexes (б) of Malozemelskaya tundra vegetation.

Symbols of vegetation type: 1 — vegetation of open substrates; 2 — shrub and dwarf-shrub tundra; 3 — extrazonal birch stands; 4 — extrazonal spruce stands; 5 — birch-spruce forest-tundra; 6 — birch-larch forest-tundra. The numbers of the samples are given according to Figures 1–3 and the Table

На дендрограмме сходства КМ можно выделить 2 группы, которые объединяют 4 кластера (см. рис. 4б). Граница первого порядка отделяет КМ ельников (образцы № 10–13) от всех остальных типов, которые образуют единую группу по высокому суммарному содержанию макроостатков верескоцветных кустарничков.

Внутри этой группы в отдельный кластер объединяются все комплексы зональных кустарниковых и кустарничково-моховых тундр (образцы № 1–5). Вместе группируются КМ экстразональных березняков и лиственничников (образцы № 8, 9, 14–16), в которых наблюдается обилие крылаток березы древовидной. Образец № 7, отобранный в группировках незадернованного субстрата, не группируется с другими комплексами, так как таксономический состав макроостатков в нем существенно отличается от других комплексов.

Дендрограммы сходства субрецентных СПС показывает их соответствие основным растительным сообществам на уровне 75 %, в то время как сходство КМ с растительностью точек отбора образцов составляет 94 %. При этом 12 образцов имеют постоянство принадлежности к одному кластеру по типу растительности вне зависимости от метода исследования. Таким образом, результаты кластеризации подтверждают, что субрецентные СПС и КМ отражают характер растительных сообществ, в которых они формировались, несмотря на влияние локальных и региональных условий.

Обсуждение

Принадлежность полученных субрецентных СПС и КМ зональной тундровой растительности окрестностей оз. Голодная Губа обеспечивается обилием пыльцы и макроостатков кустарников, прежде всего березы карликовой, верескоцветных кустарничков (Ericaceae) и присутствием в небольшом количестве тундрового разнотравья. Свой вклад в формирование субрецентных спектров и комплексов тундровой растительности вносят споры и вегетативные части сфагновых мхов, которые являются доминантами мохово-лишайникового яруса. Эти таксоны / группы таксонов составляют локальную компоненту СПС и КМ растительности Малоземельской тундры.

Карликовая береза (*Betula nana*) — доминант тундровых сообществ, вид с широкой экологической амплитудой, часто образующий сплошные заросли (ерники) [24]. В Малоземельской тундре и окрестностях оз. Голодная Губа ерник образует высоко- или низкорослые кустарниковые заросли, встречается и на заболоченных местах, и на сухих песчаных террасах, формируя кустарничково-лишайниковые ерниковые тундры [17, 19]. В сообществах лесотундры вблизи г. Нарьян-Мара карликовая береза образует подлесок лиственничников и ельников. На 11 из 16 изученных нами пробных площадях *Betula nana* формировала кустарниковый ярус либо произрастала вблизи места апробирования, как, например, рядом с местом отбора образца № 6. Пыльцевые зерна карликовой березы присутствуют в каждом поверхностном образце и, преимущественно доминируя (20–45 %), создают зональный фон субрецентных СПС. Ее макроостатки обнаружены в 12 из 17 поверхностных образцов, их обилие колеблется от единичных до нескольких сотен и тысяч экземпляров. Пыльца и макроостатки карликовой березы часто обнаруживаются в палеоархивах различных регионов Арктики [10–13, 15], в том числе в низовье р. Печоры [9, 14, 25]. Их обилие достоверно указывает на существование и широкое распространение ерников в период накопления отложений палеархивов.

Кроме ерников, в окрестностях оз. Голодная Губа широко распространены высоко- и среднерослые ивняки, которые образованы несколькими видами ивы [24]. В спектрах обилие пыльцы *Salix* sp. не превышает 1–2 %, за исключением образцов № 1 и 7, где ее содержание достигает 15 и 35 % соответственно, что отражает доминирование ивы в кустарниковом ярусе этих пробных площадок. В КМ находки

преимущественно вегетативных частей *Salix* многочисленны в тех образцах, в месте отбора которых она играет существенную роль в кустарниковом ярусе. Следует отметить, что в окрестностях оз. Голодная Губа недалеко от места отбора образца № 8 в экстразональных березняках встречается ольха кустарниковая (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa*). В субрецентных СПС доля ее пыльцы не превышает 1–2 %, за исключением образцов № 8 и 3, где ее содержание составляет 5–7 %. Макроостатки ольхи кустарниковой не обнаружены. В палеоархивах низовья р. Печоры, Ямала, Полярного Урала и Восточной Сибири пыльцевые зерна и макроостатки ивы и ольхи кустарниковой иногда обнаруживаются в небольшом количестве, указывая на их произрастание [10–13, 15].

Еще одним широко распространенным в защищенных местах по распадкам или берегам малых озерных котловин в экстразональных еловых островках в окрестностях оз. Голодная Губа кустарником является можжевельник (*Juniperus sibirica*). Единичные пыльцевые зерна можжевельника обнаружены в образце № 1, который был отобран непосредственно в можжевельниковых зарослях (см. табл.). Пыльца *Juniperus* также присутствует в субрецентных СПС Северного Тимана [8]. В образце № 1 обильны макроостатки можжевельника. В небольшом количестве хвоинки, плоды и семена *Juniperus sibirica* обнаружены в поверхностных пробах ельников (образцы № 10–13), где он встречается в кустарниковом ярусе. Пыльца и макроостатки можжевельника присутствуют в отложениях голоценового возраста низовья р. Печоры и Северного Тимана [8, 9, 14, 25].

Ericaceae — сем. Вересковых в Арктике представлено широко, и часто его виды являются доминантами тундровой растительности. На пробных площадях окрестностей оз. Голодная Губа и г. Нарьян-Мара выявлено 8 видов этого порядка, среди которых кустарник — багульник (*Rhododendron tomentosum*) и кустарнички — шикша (*Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и голубика (*V. uliginosum*) доминируют в растительных сообществах. Как показали результаты кластерного анализа (см. рис. 4), группировка образцов по присутствию/обилию пыльцы и макроостатков вересковых отражает роль этих видов в растительности и зональном характере спектров и комплексов. В СПС часто указывается суммарное содержание Ericaceae в связи с монотипностью морфологических признаков пыльцевых зерен, что позволяет оценить лишь общее участие вересковых в сообществах. Видовой уровень идентификации макроостатков дает возможность определить роль видов верескоцветных в тех или иных растительных сообществах. Так, доминирование макроостатков черники (*Vaccinium myrtillus*) в поверхностной пробе № 8 отражает ее обилие только в травяно-кустарничковом ярусе экстразональных березняков, в то время как обилие макроостатков багульника, шикши, брусники и голубики характеризует их ведущую роль в большинстве зональных сообществ окрестностей озера. Важно отметить, что пыльца Ericales и макроостатки доминантных таксонов (*Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*) обильны не только в субрецентных комплексах, но хорошо сохраняются и представлены в достаточном количестве в палеоархивах Арктики [5, 8–15, 25], тем самым позволяя реконструировать роль верескоцветных в палеосообществах.

Участие травянистых растений в составе растительности не всегда адекватно отражено в субрецентных СПС и КМ. В таксономической структуре флоры оз. Голодная Губа ведущее положение занимают сем. Осоковых (Cyperaceae) и Мятликовых (Poaceae), содержание пыльцы которых составляет от 1 до 10 %. В некоторых

комплексах макроостатков обнаружены единичные семена нескольких видов осок (*Carex sect. Acutae*, *C. vesicaria*, *C. aquatilis* Wahlenb., *C. canencens* L., *C. globularis* L.) и пушицы (*Eriophorum medium*). Мятликовые представлены остатками *Achnatherum calamagrostis*, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Festuca* sp., *Poa* sp. и др.

В субрецентных СПС и КМ содержание пыльцы, семян и вегетативных частей представителей разнотравья сильно варьирует и зависит от обилия таксонов на пробных площадях, от способов опыления и разной пыльцевой продуктивности растений. К сожалению, пыльца разных видов одного семейства имеет сходные морфологические признаки, что затрудняет ее определение до ранга рода или вида. Однако присутствие и/или доминирование макроостатков отдельных видов отражает особенности растительного сообщества. Например, высокое содержание семян и вегетативных частей растений *Allium schoenoprasum*, *Galium boreale*, *Rubus arcticus* и *Bistorta vivipara* в образце № 7 адекватно отражает обилие данных таксонов в растительности пробной площадки. Обилие макроостатков *Rubus chamaemorus* в образцах № 3 и 8 характеризует доминирование морошки в растительных сообществах.

Важным компонентом тундровой растительности являются высшие споровые растения. В поверхностной пробе экстразонального березняка-черничника (образец № 8) многочисленны споры и фрагменты вай папоротников (*Dryopteridaceae* — 25 %), при этом в травяно-кустарничковом ярусе этого растительного сообщества с высоким обилием произрастает *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р.Fuchs. Обилие спор папоротников и фрагментов вай были обнаружены при изучении отложений торфяника в береговом обнажении оз. Голодная Губа [14]. В субрецентных СПС споры сфагновых мхов (*Sphagnum* sp.) обнаружены во всех поверхностных пробах, но обилие их не превышает 10 %. В КМ сфагновые мхи обильны.

Региональный и дальнезаносный компоненты субрецентных СПС и КМ составляют пыльца и макроостатки древесных пород. Суммарная доля пыльцы деревьев в спектрах составляет 16–68 % (среднее — 38 %), а наименьшее ее содержание 16–31 % характерно для поверхностных проб, отобранных в зональных кустарничковых и кустарничково-моховых тундрах и на незадернованных субстратах (образцы № 1–7). В СПС экстразональных лесных участков (образцы № 8–12) доля пыльцевых зерен древесных пород достигает 31–57 % (среднее — 45 %), что немного ниже их содержания в СПС лесотундры (образцы № 13–16) — 45–68 % (среднее — 54 %). Макроостатки деревьев встречены в большом количестве в поверхностных образцах экстразональных лесных участков и лесотундры (образцы № 8–16). Поскольку среди зональной тундровой растительности оз. Голодная Губа были обнаружены островки древесной растительности из березы извилистой и ели сибирской, то важно оценить вклад пыльцы и макроостатков этих древесных пород при формировании субрецентных палиноспектров и комплексов.

Береза извилистая (*Betula pubescens* var. *pumila*) формирует северную границу леса европейской части Российской Арктики [24]. В Малоземельской тундре в окрестностях оз. Голодная Губа образует чистые березовые островки по долинам рек, в защищенных местах по распадкам или берегам малых озерных котловин [19]. Ввиду сильной гибридной дивергенции древесных берез и монотипности морфологических признаков пыльцы и крылаток березы, они определены только до секции *Betula* sect. *Betula*. Содержание пыльцы березы древесной колеблется в пределах 5–15 % в поверхностных пробах зональных тундр (образцы № 1–7), а в поверхностных пробах экстразональных березовых островков (образцы № 8 и 9) достигает 25 %.

В экстразональных ельниках (образцы № 10–12), в древостое которых береза извилистая не встречается, обилие пыльцы *Betula sect. Betula* не превышает 20 %. В поверхностных образцах лесотундры (образцы № 13–16) обилие пыльцевых зерен *Betula sect. Betula* достигает 30–45 %, причем береза извилистая является участником древостоя ельников и лиственничников. Конечно, нельзя исключать дальний занос пыльцы березы древовидной с северной границы леса, но ее обилие не существенно искажает зональный тундровый характер субрецентных СПС.

Макроостатки *Betula sect. Betula* обильны только в поверхностных пробах экстразональных березовых островков (образцы № 8 и 9) и лесотундры (образцы № 13–16), за исключением образцов № 2 и 6, в которых обнаружены единичные крылатки. Основная масса семян березы рассеивается в пределах 200 м от источника, и лишь единичные семена могут разноситься ветром до 1 км [26]. Следовательно, единичные крылатки *Betula sect. Betula*, обнаруженные в поверхностных пробах вне мест произрастания деревьев, имеют местное происхождение, а не являются результатом дальнего переноса с северной границы леса.

Ель сибирская (*Picea obovata*) тоже формирует северную границу леса европейской части Российской Арктики [24], при этом в Малоземельской тундре по правобережью р. Печоры достигает 68° с. ш. На южном и на северном берегу оз. Голодная Губа вплоть до отрогов Ненецкой гряды встречаются островные ельники, и содержание пыльцы *Picea* sp. в их поверхностных пробах (образцы № 10–12) составляет 15–30 %. В субрецентных СПС зональных тундр или пробных площадей, где ель не произрастает (образцы № 1–9 и 14–16), доля пыльцевых зерен единичная и не превышает 5 %. Макроостатки *Picea obovata* доминируют только в поверхностных пробах экстразональных и лесотундровых ельников (образцы № 10–13), за исключением образцов № 1, 4 и 5, отобранных вне мест произрастания ели. Семена ели преимущественно рассеиваются ветром в пределах 60–80 м от стены леса [27], и место отбора указанных выше образцов укладывается в радиус распространения семян. Следует отметить, что на дендрограммах сходства как по присутствию макроостатков, так и по обилию пыльцы ели субрецентные СПС и КМ ельников группируются в отдельные кластеры (см. рис. 4).

Лиственница сибирская (*Larix sibirica*) на севере европейской части России наряду с елью сибирской и березой извилистой формирует северную границу леса [28]. По левобережью р. Печоры лиственница достигает 67,26° с. ш. В окрестностях оз. Голодная Губа она не произрастает, ее пыльца и макроостатки в субрецентных СПС и КМ тундры не обнаружены. В поверхностных пробах лиственничников лесотундры в окрестностях г. Нарьян-Мара на правобережье р. Печоры (образцы № 14–16) доля пыльцы *Larix* sp. составляет лишь 1–2 %, что согласуется с представленностью пыльцевых зерен лиственницы по данным других авторов [29, 30]. Несмотря на низкое содержание пыльцы лиственницы, на дендрограмме сходства субрецентные СПС лиственничников группируются в единый кластер (см. рис. 4). Наши данные подтверждают, что даже если доля пыльцы лиственницы в спектрах незначительная, можно говорить о ее заметном участии в составе древостоев. Семена и вегетативные части лиственницы обильны в поверхностных пробах лиственничников, однако на дендрограмме сходства их комплексы макроостатков не группируются в отдельный кластер (см. рис. 4). Образцы лиственничников образуют единый кластер с экстразональными березняками, так как в субрецентных комплексах обоих типов лесной растительности доминирующее положение занимают макроостатки березы древовидной.

Пыльца и макроостатки древовидной березы, ели и лиственницы часто встречаются в палеоархивах различных регионов Арктики, причем наибольшее их обилие характерно для фоссильных спектров и комплексов макроостатков раннего и среднего голоцена [8–13, 15, 25]. Для территории Малоземельской тундры при изучении палеоархива в береговом обнажении оз. Голодна Губа было выявлено высокое содержание пыльцы и макроостатков *Betula sect. Betula* и *Picea* в торфяных отложениях, возраст которых соответствует интервалу 11,2–3,5 тыс. кал. л. н. [14]. Обилие пыльцевых зерен и макроостатков совпадает с возрастом субфоссильной древесины этих пород [31].

В составе полученных субрецентных СПС присутствует пыльца сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* — 10–20 %). Выявленное небольшое обилие пыльцевых зерен сосны в палиноспектрах сходно с ее содержанием в субрецентных спектрах тундр Северного Тимана, в которых ее доля также не превышает 20 % [8]. По р. Печоре сосна встречается примерно в 15–20 км южнее оз. Голодная Губа, достигая 67,5° с. ш. [17]. Неоднократно в исследованиях подчеркивалось, что сосна обладает высокой пыльцевой продуктивностью и ее пыльцевые зерна за счет воздушных мешков имеют хорошую летучесть, что способствует их распространению на дальние расстояния за пределы ареала [3]. Поэтому в субрецентных СПС тундр пыльцевые зерна *Pinus sylvestris* являются дальнезаноносным компонентом. И хотя пыльца сосны присутствует во всех поверхностных пробах, влияния на группировку спектров на дендрограмме сходства она не оказывает. Макроостатки сосны обыкновенной во всех поверхностных пробах отсутствуют.

Следует отметить, что в спектрах торфяных отложений голоценового возраста в низовье р. Печоры обилие пыльцы *Pinus sylvestris* не превышает 20 % [14, 25], что сопоставимо с ее содержанием в поверхностных пробах. Макроостатки сосны в этих же торфяных отложениях не обнаружены. Это свидетельствует о том, что сосна, вероятно, не достигала столь северных широт даже в наиболее благоприятные периоды для произрастания древесной растительности в раннем и среднем голоцене. Небольшое содержание пыльцы *Pinus* и отсутствие ее макроостатков в отложениях раннего и среднего голоцена характерны для ряда других районов Арктики [10–13, 15].

Таким образом, сопоставление субрецентных СПС и КМ с продуцирующей их растительностью показало, что характер открытых ландшафтов зональных тундр отражается адекватно, несмотря на присутствие экстразональных лесных участков. Субрецентные спектры и комплексы островной лесной растительности близки лесотундровым и характеризуются повышенным содержанием пыльцы и макроостатков древесных пород. Наличие пыльцы сосны как дальнезаноносного компонента не оказывает существенного влияния на характер субрецентных СПС.

Заключение

Проведенный сравнительный анализ позволяет заключить, что субрецентные СПС и КМ поверхностных проб Малоземельской тундры с разной степенью адекватности отражают зональный и локальный характер продуцирующей их растительности. Зональный тундровый тип растительности адекватно отражен в субрецентных СПС кустарниковых и кустарничково-моховых тундр за счет обилия пыльцы и макроостатков кустарников и верескоцветных кустарничков, несмотря на присутствие пыльцы сосны как дальнезаноносного компонента. При этом искажающее влияние пыльцы и макроостатков березы древовидной и ели с экстразо-

нальных лесных участков в результате беспрепятственного воздушного переноса на открытых тундровых ландшафтах незначительное, хотя непосредственно их СПС и КМ близки лесотундровым спектрам и комплексам, отражающим лесной тип растительности. Выявленное нами низкое содержание пыльцы лиственницы в субрецентных СПС лиственничников лесотундры европейской части Арктики соответствует ранее установленным другими авторами закономерностям. Сходство субрецентных СПС и КМ и продуцирующей их растительности Малоземельской тундры подтверждается результатами кластеризации. Выявленные закономерности и особенности формирования субрецентных СПС и КМ могут быть использованы для интерпретации палеоэкологических данных и реконструкции изменений растительности в голоцене.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 25-24-00244.

Вклад авторов. ЕГЛ — концепция и методология исследования, проведение полевых работ, отбор образцов, выполнение спорово-пыльцевого анализа, написание и редактирование статьи. ОМК — определение макроостатков растений, написание и редактирование статьи.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Н.М. Николаевой, заведующей отделом природы Ненецкого краеведческого музея (ГБУК «Музейное объединение НАО», г. Нарьян-Мар), и А.С. Николаеву за помощь в проведении экспедиционных работ на оз. Голодная Губа в 2013 г., и Д.В. Баранову (Институт географии РАН, г. Москва) за помощь в оформлении рис. 1. Авторы признательны рецензентам за ценные рекомендации, которые значительно улучшили качество данной работы.

Competing interests. The authors declare no competing interests.

Funding. This study was supported by Russian Science Foundation grant No. 25-24-00244.

Authors' contribution. EGL: the conception and methodology of the study, field work, sampling, pollen analysis, writing and editing of the article. OMK: identification of plant macro-remains, writing and editing of the article.

Acknowledgments. The authors would like to thank N.M. Nikolaeva, Head of the Nature Department of the Nenets Local History Museum (GBUK 'Museum Association of the NAO', Naryan-Mar), and A.S. Nikolaev for their help in carrying out expedition work on Lake Golodnaya Guba in 2013, and D.V. Baranov (Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Moscow) for assistance in the design of Fig. 1. The authors are grateful to the reviewers for their valuable recommendations, which significantly improved the clarity and quality of this manuscript.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Куприянова Л.А. Исследования пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. *Ботанический журнал*. 1951;36(3):258–269.
Kupriyanova L.A. Studies of pollen and spores from the soil surface in the high-latitude regions of the Arctic. *Botanical Journal*. 1951;36(3):258–269. (In Russ.).
2. Тихменев Е.А. Опыление и самоопылительный потенциал энтомофильных растений арктической и горной тундр Северо-Востока СССР. *Экология*. 1984;4:8–15.
Tikhmenev E.A. Pollination and self-pollination potential of entomophilous plants in the Arctic and mountain tundra of the North-East of the USSR. *Ecologiya*. 1984;4:8–15. (In Russ.).
3. Васильчук А.К. Региональная и дальнезаносная пыльца в тундровых палиноспектрах. *Известия РАН. Сер. биологическая*. 2005;1:85–99.
Vasil'chuk A.C. Regional end extra-local pollen in tundra pollen samples. *Bulletin of the Russian Academy of Science. Biological Series*. 2005;1:85–99. (In Russ.).

4. Дирксен В.Г. Исследование субрецентных спорово-пыльцевых спектров для безлесных территорий для палеогеографических реконструкций. *Палеонтологический журнал*. 2000;2:102–107.
Dirksen V.G. Issledovanie subretsentykh sporovo-pyl'tsevykh spektrov bezlesnykh territorii dlya paleogeografi cheskikh rekonstruktsii. *Paleontological journal*. 2000;2:102–107. (In Russ.).
5. Елина Г.А., Филимонова Л.В., Лаврова Н.Б. Палинологические исследования тундровой зоны Кольского полуострова: новые методические подходы. *Ботанический журнал*. 2002; 87(1):3–27.
Elina G.A., Filimonova L.V., Lavrova N.B. Palynological investigations of the tundra zone of the Kola Peninsula: new methodical approaches. *Botanical journal*. 2002; 87(1):3–27. (In Russ.).
6. Рашке Е.А., Савельева Л.А. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и современная растительность дельты реки Лена, Российская Арктика. *Сибирский экологический журнал*. 2017;4:456–472. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170407>
Raschke E.A., Savelieva L.A. Subrecent spore–pollen spectra and modern vegetation from the Lena River Delta, Russian Arctic. *Contemporary Problems of Ecology*. 2017;10(4):395–410. <https://doi.org/10.1134/S1995425517040084>
7. Гричук В.П. Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон Европейской части СССР. *Проблемы физической географии*. 1941;11:101–129.
Grichuk V.P. Experience in characterizing the composition of pollen in modern deposits of various vegetation zones in the European part of the USSR. *Problems of Physical Geography*. 1941;11:101–129. (In Russ.).
8. Paus A. Interpretative problems and sources of error related to pollen-analytical studies of the Holocene on the Timan ridge, western Pechora Basin, northern Russia. *AmS-Skrifter*. 2000;16:1–15.
9. Väiliranta M., Kaakinen A., Kuhry P. Holocene climate and landscape evolution east of the Pechora Delta. East-European Russian Arctic. *Quaternary Research*. 2003;59:335–344. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(03\)00041-3](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(03)00041-3)
10. Kienast F., Siegert C., Dereviagin A., Mai D.H. Climatic implications of Late Quaternary plant macrofossil assemblages from the Taymyr Peninsula, Siberia. *Global and Planetary Change*. 2001;31:265–281. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(01\)00124-2](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(01)00124-2)
11. Панова Н.К., Трофимова С.С., Антипина Т.Г., Зиновьев Е.В., Гилев А.В., Ерохин Н.Г. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа отложений реликтового торфяника). *Экология*. 2010;1:22–30.
Panova N.K., Trofimova S.S., Antipina T.G., Zinoviev E.V., Gilev A.V., Erokhin N.G. Holocene dynamics of vegetation and ecological conditions in the southern Yamal Peninsula according to the results of comprehensive analysis of a relict peat bog deposit. *Russian Journal of Ecology*. 2010;41(1):20–27. <https://doi.org/10.1134/S1067413610010042>
12. Панова Н.К., Янковская В., Корона О.М., Зиновьев Е.В. Динамика растительности и экологических условий на Полярном Урале в голоцене. *Экология*. 2003;4:248–260.
Panova N.K., Jankovska V., Korona O.M. Zinoviev E.V. The Holocene dynamics of vegetation and ecological conditions in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2003;34(4):219–230. <https://doi.org/10.1023/A:1024585429369>
13. Корона О.М., Трофимова С.С., Лаптева Е.Г. Первые реконструкции позднеледниковых растительных сообществ полуострова Ямал на основе растительных макроостатков. *Доклады Академии наук*. 2014;455(1):110–113. <https://doi.org/10.7868/S0869565214070275>

- Korona O.M., Trofimova S.S., Lapteva E.G. The first reconstruction of the Late Glacial plant communities on the Yamal Peninsula based on plant macrofossils. *Doklady Biological Sciences*. 2014;455:83–86. <https://doi.org/10.1134/S0012496614020021>
14. Лаптева Е.Г., Корона О.М. Новые данные о динамике растительности Малоземельской тундры в голоцене на основе комплексного палеоботанического изучения озерно-болотных отложений в районе озера Голодная Губа. *Экология*. 2022;2:120–128. <https://doi.org/10.31857/S0367059722020056>
- Lapteva E.G., Korona O.M. New data on the dynamics of vegetation of the Malozemelskaya tundra in the Holocene on the basis of a comprehensive paleobotanic study of lake and bog deposits in the Lake Golodnaya Guba area. *Russian Journal of Ecology*. 2022;53(2):91–99. <https://doi.org/10.1134/S1067413622020059>
15. Лаптева Е.Г., Корона О.М., Косинцев П.А. Динамика растительности Центрального Ямала в голоцене. *Экология*. 2024;1:3–13. <https://doi.org/10.31857/S0367059724010012>
- Lapteva E.G., Korona O.M., Kosintsev P.A. Dynamics of the vegetation of Central Yamal in the Holocene. *Russian Journal of Ecology*. 2024;55:1–11. <https://doi.org/10.1134/S1067413624010053>
16. Эктова С.Н., Лаптева Е.Г., Трофимова С.С. Отражение флористического состава тундровой растительности долины р. Юрибей (Средний Ямал) в рецентных комплексах растительных остатков. *Проблемы региональной экологии*. 2013;4:39–44.
- Ektova S.N., Lapteva L.G., Trofimova S.S. Reflection of taxonomic diversity of tundra vegetation in Yuribey river valley (Middle Yamal) into recent complexes of plant macrofossils. *Regional environmental issues*. 2013;4:39–44. (In Russ.).
17. Дедов А.А. *Растительность Малоземельской и Тиманской тундр*. Сыктывкар: Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН; 2006. 160 с.
18. *Атлас Арктики*. М.: Главное управление геодезии и картографирования; 1985. 204 с.
19. Николаева Н.М. Растительность и флора сосудистых растений окрестностей озера Голодная Губа. В: *Озеро Голодная Губа. Заказник «Нижнепечорский»*. Нарьян-Мар: ГБУК «Ненецкий краеведческий музей»; 2013:15–21.
20. *Пыльцевой анализ*. М.: 1-я тип. Госгеолиздата; 1950. 572 с.
21. Никитин В.П. *Палеокарпологический метод*. Томск: Изд-во Томского ун-та; 1969. 89 с.
22. Beug H.-J. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa and angrenzende Gebiete*. München: Verlag Friedrich Pfeil; 2004. 542 s.
23. Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. *Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе*. М.: Государственное энергетическое издательство; 1959. 228 с.
24. Соколов С.Я. *Деревья и кустарники СССР*. М.: Издательство АН СССР; 1951. 308 с.
25. Kaakinen A., Eronen M. Holocene pollen stratigraphy indicating climatic and tree-line changes derived from a peat section at Ortino, in the Pechora lowland, northern Russia. *The Holocene*. 2000;10(4):611–620. <https://doi.org/10.1191/095968300677433659>
26. Денисов А.К., Денисов С.А., Кудрявцев Е.К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой. *Известия Высших учебных заведений. Лесной журнал*. 1973;3:6–9.
27. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов. *Лесоведение*. 2017;1:45–52.
- Evstigneev O.I., Murashev I.A., Korotkov V.N. Wind dispersal and range spread of tree seeds in East-European forests. *Forest Science*. 2017;1:45–52. (In Russ.).

28. Кашин В.И., Козобродов А.С. *Лиственничные леса Европейского севера России*. Архангельск: Изд-во АФРГО РАН; 1994. 215 с.
29. Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2011;166(3–4):311–324. <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2011.06.004>
30. Новенко Е.Ю., Мазей Н.Г., Куприянов Д.А., Филимонова Л.В., Лаврова Н.Б. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры лиственничных лесов центральной Эвенкии: особенности интерпретации для целей палеоэкологических исследований. *Экология*. 2021;52(6):403–411. <http://doi.org/10.31857/S0367059721060093>
Novenko E.Y., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Filimonova L.V., Lavrova N.B. Subfossil spore-pollen spectra from larch forests of central Evenkia: special aspects of interpretation for paleoecological research purposes. *Russian Journal of Ecology*. 2021;52(6):429–437. <http://doi.org/10.31857/S0367059721060093>
31. Binney H.A., Willis K.J., Edwards M.E., Bhagwat S.A., Anderson P.M., Andreev A.A., Blaauw M., Damblon F., Haesaerts P., Kienast F., Kremenetski K.V., Krivonogov S.K., Lozhkin A.V., MacDonald G.M., Novenko E.Y., Oksanen P., Sapelko T.V., Väliranta M., Vazhenina L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Reviews*. 2009;28:2445–2464. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016>