

УДК 581.526.33 (470.42)

## ОСОБЕННОСТИ ИНТЕРПРЕТАЦИИ СУБФОССИЛЬНЫХ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (В ЦЕЛЯХ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ)

Н.В. Благовещенская<sup>1</sup>

Изучены 197 поверхностных проб в шести регионах Приволжской возвышенности, проанализированы их субфоссильные спорово-пыльцевые спектры. Установлено, что они достаточно достоверно отражают состав всех лесных растительных сообществ, но степень участия пыльцы в спектрах некоторых древесных пород не всегда соответствует их роли в фитоценозах. Поэтому при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров необходимо учитывать полученные для каждой лесообразующей породы поправочные коэффициенты. Содержание пыльцы *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. на территории всей Приволжской возвышенности значительно завышено по сравнению с участием пород в лесах. Причем по мере увеличения открытости территории и ее остепенности поправочный коэффициент, как правило, возрастает. Напротив, содержание пыльцы широколиственных пород всегда занижено по сравнению с их ролью в фитоценозах. Высокие поправочные коэффициенты для *Acer* spp., *Ulmus* spp., *Fraxinus excelsior* связаны с невысокой продуктивностью, летучестью и плохой сохранностью пыльцы. Они примерно одинаковы на всей территории Приволжской возвышенности, как и для *Corylus avellana*, но содержание пыльцы в спектрах и породы в фитоценозах для них примерно одинаково. Для *Quercus robur* возрастание поправочного коэффициента зависит от увеличения континентальности климата с запада на восток, для *Tilia cordata* – от расширения облесенности территории. Содержание пыльцы в спектрах *Picea abies* значительно занижено по сравнению с ролью породы в сосновых и сосново-елово-широколиственных лесах в лесных регионах и существенно завышено в открытых лесостепных, что связано с условиями для разноса пыльцы. Пыльца и споры кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в спектрах адекватно отражают особенности различных растительных экосистем каждого региона Приволжской возвышенности. Полученные данные для всех лесных и лесостепных регионов изучаемой территории проанализированы и сопоставлены с исследованиями других авторов.

**Ключевые слова:** субфоссильные спорово-пыльцевые спектры, история растительности Приволжской возвышенности.

При изучении истории растительности любого физико-географического региона методом интерпретации спорово-пыльцевых спектров фоссильных отложений закономерно встает вопрос о соответствии их состава (качественного и количественного) структуре производящих фитоценозов. В связи с этим изучение закономерностей формирования субрецентных и субфоссильных спектров поверхностных проб почвы представляет чрезвычайно важную часть спорово-пыльцевого анализа для палеоботанических и палеоклиматологических реконструкций (Носова, 2015; Носова и др., 2015; Новенко, 2016; Seppä

и др., 2004). Известно, что спорово-пыльцевые спектры не являются полностью идентичными составу фитоценозов, которые их продуцируют, тем не менее, многими исследователями доказана положительная корреляция между ними. Особенно заслуживают внимания работы по изучению поверхностной пробы в переходной лесостепной зоне (Носова и др., 2014 б; Носова, 2015; Руденко и др., 2015; Тупицын и др., 2015; Tynsley et al., 1974), к которой относятся и большинство районов Приволжской возвышенности. Установлено, что основные факторы, влияющие на формирование субрецентных и субфоссильных спорово-

<sup>1</sup>Благовещенская Нина Васильевна – профессор кафедры общей и биологической химии экологического факультета Ульяновского государственного университета, докт. биол. наук (globularia@mail.ru).

пыльцевых спектров в фитоценозах (пыльцевая продуктивность, закономерности рассеивания пыльцы, степень сохранности в ископаемом состоянии), различны у каждого вида растений. Многочисленные исследования в этой области успешно, на наш взгляд, обобщены в работе Н.А. Рудая (2010).

Многие авторы, так же как и автор данной работы, делят компоненты спектров с учетом всех закономерностей формирования поверхностных (субрецентных и субфоссильных) спорово-пыльцевых спектров на узколокальные, локальные и региональные (Благовещенская, 2009; Новенко и др., 2011; Crabtree, 1968; Andersen, 1973; Birks, 1973; Dodson, 1977; Walker, 1982; Polevova et al., 2007). Такое разделение учитывает не только расстояние от источника пыления, но и специфику места пыления, т.е. особенности растительности, произрастающей в данной местности. Узколокальные компоненты спектров отражают растительность на уровне ассоциаций, групп ассоциаций, локальные – на уровне формаций, региональные – на уровне групп и классов формаций.

Для учета основных закономерностей формирования спорово-пыльцевых спектров при их интерпретации многие авторы применяют поправочные коэффициенты, которые позволяют перейти от процентного содержания компонентов спектра к процентному содержанию соответствующих растений в растительном покрове. Многие зарубежные авторы определяют поправочные коэффициенты как отношение процентного содержания пыльцы вида в спектре к проценту участия этого вида в составе фитоценоза (Curtis, 1959; Davis, 1963; Comanor, 1968; Andersen, 1970; Heide, 1982). Отечественные исследователи, напротив, поправочным коэффициентом считают отношение процентного участия вида в фитоценозе к проценту пыльцы этого вида в спектре (Заклинская, 1951; Ятайкин и др., 1964; Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Чигуряева, 1976; Благовещенская, 1995 и др.). Чтобы получить показатель истинного участия вида в фитоценозе, в первом случае необходимо разделить процентное содержание пыльцы на поправочный коэффициент, во втором – умножить. Однако мы согласны с мнением многих исследователей, что данные по сопоставлению поверхностных спорово-пыльцевых спектров с составом фитоценозов могут быть эффективно использованы лишь в

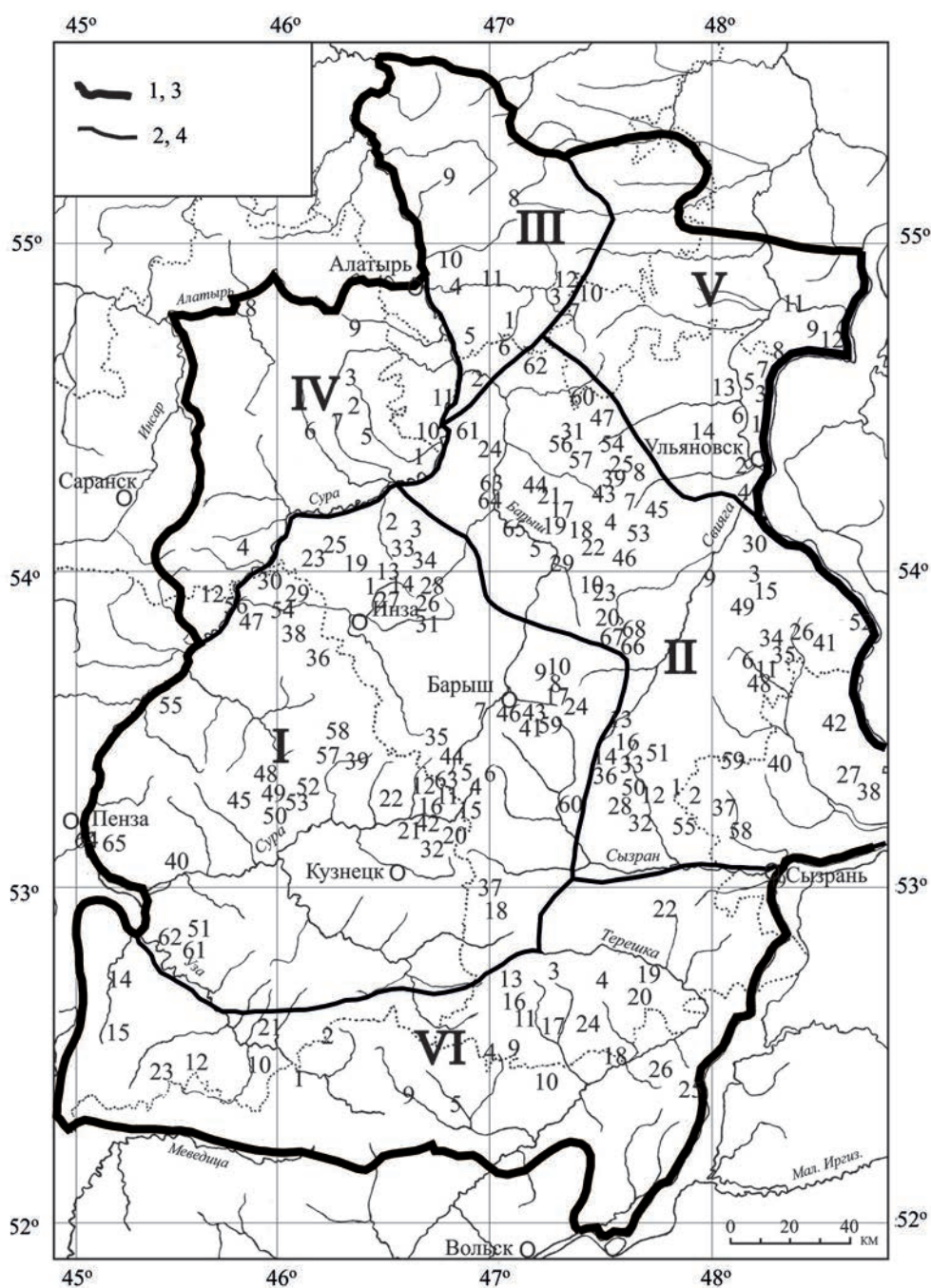
том случае, если они получены для каждого крупного физико-географического региона в результате изучения большого числа субфоссильных спектров поверхностных проб с дальнейшей математической обработкой для установления достоверности полученных данных (Дирксен, 2000; Жуйкова, 2002; Филимонова, 1999, 2005; Носова, 2008; Бляхарчук, 2010; Новенко и др., 2011; Фатьянова и др., 2012; Лаптева, 2013; Носова и др., 2014; Чепурная и др., 2015; Руденко и др., 2015; Hicks, 1977, 1994; Bennett et. al., 2005; Giesecke et al., 2010).

### Объекты и методы

Полученные ранее данные по основным закономерностям формирования растительного покрова и палеогеографии данной территории в голоцене (Благовещенская, 2009) позволили выделить шесть крупных палинологических и, соответственно, природных территорий. Исследования спорово-пыльцевых спектров поверхностных слоев почвы проводились нами во всех ландшафтных регионах Приволжской возвышенности (рисунок, табл. 1)<sup>2</sup>.

Для выявления закономерностей формирования субфоссильных спектров были заложены 197 пробных площадок (каждая размером 1000 квадратных метров) по методике К.В. Прохоровой (1965). На каждой проводили подсчет деревьев и кустарников, высчитывали их процентное содержание, определяли участие каждого вида травяно-мохового яруса. В разных местах на каждой из пробных площадей брали по 2 образца поверхностного слоя грунта (или поверхности куртины мха) до глубины 1 см. Затем их смешивали и брали для анализа общую навеску. После соответствующей обработки методом Эрдтмана или щелочным методом во всех полученных образцах подсчитывали до 500 пыльцевых зерен деревьев, высчитывали их процентное содержание, отдельно отмечали пыльцу трав, споры и их встречаемость. Полученные данные усреднены как для каждого региона, так и для всей территории Приволжской возвышенности. Затем в результате определения отношения процентного участия вида в фитоценозе к проценту пыльцы этого вида в спектре были получены поправочные коэффициенты для всех лесообразующих пород. В целях установления достоверности полученных данных были вычислены общепринятым методом (Грищенко,

<sup>2</sup> За основу приняты схемы физико-географического районирования И.В. Благовещенского (2006) и палинологического районирования Н.В. Благовещенской (2009).



Картограмма изученных субфоссильных спорово-пыльцевых спектров Приволжской возвышенности: 1 – границы изучаемой территории Приволжской возвышенности; 2 – границы ландшафтных регионов (палинологических районов); 3 – регионы: I – Западный, II – Восточный, III – Северный, IV – Северо-Западный, V – Северо-Восточный, VI – Южный; 4 – местоположение опорных площадок

1973) коэффициенты корреляции между участием древесных пород в фитоценозе и содержанием их пыльцы в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах. Для кустарников, кустарничков, трав и мхов определены соотношения встречаемости растений в фитоценозах и их пыльцы в спектрах.

#### Результаты и обсуждение

Одной из преобладающих пород лесов изучаемой территории является сосна (*Pinus sylvestris*

L.). Процентное содержание пыльцы сосны вдвое превышает ее участие в фитоценозах (табл. 2), что объясняется большой продуктивностью и летучестью пыльцы. Дальний разнос, свойственный пыльце этой породы, виден и из сравнения показателей встречаемости (58 и 100% для деревьев и пыльцы соответственно). Тем не менее увеличение участия сосны в фитоценозах ведет к закономерному росту содержания ее пыльцы в спектрах: коэффициент корреляции между

Т а б л и ц а 1

Характеристика ландшафтных регионов Приволжской возвышенности

Регионы	Местоположение	Рельеф	Геология	Почвы	Климат	Растительность
Западный	Ульяновско-Саратовский прогиб	высокое плато с абсолютными высотами (280–340 м над ур. моря)	пески, песчаники, опоки, диатомиты камышинской свиты палеоцена	серые и светло-серые лесные оподзоленные	прохладный и влажный; средняя температура января –13°, июля +19,4°; осадки 450–650 мм и более в год	лесная: сосновые и сосново-широколиственные леса, реже широколиственные леса из дуба и липы с большим участием мелколиственных пород
Восточный	бассейны рек Свияги, Усы, средних течений рек Барыш и Сыран, на востоке – р. Волга	низкое плато (180–240 м над ур. моря) с останцами высокого плато	пески, песчаники, опоки палеогена	серые лесные оподзоленные, реже черноземы	теплый с умеренным увлажнением; средняя температура января –13,5°, июля +19,5°; осадки 410–450 мм в год	лесостепная: на низком плато луговые степи и агроценозы; на останцах верхнего сосново-широколиственных леса
Северный	центральная часть и западный склон Сурко-Цивильско-Свияжского водораздела	холмистая равнина с эоловыми донами (140–190 м над ур. моря)	нижнемеловые глинистые, перекрытые песками	дерново-подзолистые	умеренно-континентальный; средняя температура января –12,5°, июля +19,6°; осадки 470–500 мм в год	лесная: сосновые, сосново-широколиственные и сосново-елово-широколиственные, в поймах широколиственные
Северо-Западный	левобережная часть бассейна р. Сура и правобережные бассейны рек Алатырь и Инсар	возвышенная равнина (200–240 м над ур. моря)	верхнемеловые известняки, мертели и нижнемеловые глины	серые лесные	относительно прохладный и влажный; средняя температура января –12,9°, июля +18,9°; осадки 528 мм в год	лесостепная: преимущественно агроценозы с небольшими участками широколиственных и мелколиственных лесов (~15%)
Южный	на юге Приволжской возвышенности	Верхнее плато (250–330 м над ур. моря) на востоке, ниже плато (200–250 м над ур. моря) на западе	отложения палеогена: пески, песчаники	черноземы	сухой и жаркий; средняя температура января –11°, июля +21°, осадки от 372 мм на востоке до 550 мм в год на западе.	лесостепная с преобладанием степных сообществ: луговые степи и островные участки остепненных широколиственных и сосновых лесов
Северо-Восточный	бассейн среднего течения р. Свияга	возвышенная равнина (180–220 м над ур. моря)	глины юры и нижнего мела	черноземы	засушливый; средняя температура января –13,5°, июля +19,6°; осадки 390 мм в год	лесостепная: преимущественно агроценозы, широколиственные леса (7–8%) – «нагорные дубравы»

Т а б л и ц а 2

## Сопоставление состава современной растительности с субфоссильными пыльцевыми спектрами

Породы	Участие породы в фитоценозе, %	Участие пыльцы в спектре, %	Поправочный коэффициент	Встречаемость пород, %	Встречаемость пыльцы, %
<i>Pinus sylvestris</i>	25,4	48,6	0,5	58	100
<i>Betula pendula</i>	16,5	24,9	0,7	79	95
<i>Quercus robur</i>	22,6	10,6	2,1	77	75
<i>Tilia cordata</i>	13,6	8,0	1,7	56	62
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	2,2	0,7	3,0	21	23
<i>Corylus avellana</i>	3,0	3,2	0,9	46	58
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	6,2	0,9	6,7	55	46
<i>Alnus glutinosa</i> <i>A. incana</i>	0,6	0,9	0,7	15	30
<i>Picea abies</i>	0,8	0,6	1,4	15	35
<i>Populus tremula</i>	8,6	0,01	–	56	0,5
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,3	0,13	10,0	19	13
<i>Salix</i> spp.	0,3	1,4	0,2	6	26

этими показателями достаточно высок для всех регионов (табл. 3). На превышение содержания пыльцы сосны в спектрах поверхностных проб по сравнению с участием породы в составе лесов указывали и многие другие авторы (Заклинская, 1951; Николаева-Прохорова, 1973; Ятайкин и др., 1975; Жуйкова, 2002; Филимонова, 2005; Лаптева, 2007, 2013; Носова, 2008; Новенко и др., 2011; Руденко и др., 2015; Тупицын, 2015; Тупицын и др., 2015; Davis, 1963; Andersen, 1970; Nicholas, 1970; Heide, 1982).

Для Западного лесного региона Приволжской возвышенности *Pinus sylvestris* является преобладающей породой в фитоценозах пробных площадей (29,6%), среднее содержание пыльцы этих растений в спектрах также наиболее высокое (54%), поправочный коэффициент меньше единицы (табл. 3). Для лесостепного Восточного региона наибольшее содержание пыльцы сосны в спектрах сохраняется (56,6%), по участию в древостоях она также занимает первое место (35,8%). Поправочный коэффициент сопоставим с Западным регионом. Для Северного региона (самой облесенной части Приволжской возвышенности) характерно наибольшее участие данной породы в фитоценозах (более 40%), а содержание пыльцы примерно такое же, как и в других регионах. В

связи с этим поправочный коэффициент несколько меньше (0,7%). Эти данные сопоставимы с поправочными коэффициентами для сосны в условиях таежных лесов (табл. 4). В Северо-Западном (лесостепном) районе возвышенности участие сосны в фитоценозах намного меньше, чем в трех других и составляет около 6%, занимая лишь седьмое место. Участие пыльцы в спектрах также намного меньше (27,5%), но по этому показателю сосна занимает здесь второе место. Поправочный коэффициент свидетельствует о большой доле в пыльцевых спектрах заносной пыльцы сосны из соседних северных и западных лесных районов. В Северо-Восточном и Южном (остепненных) регионах, по мере расширения открытости территории, разница между вышеуказанными показателями еще более возрастает. Соответственно увеличивается и поправочный коэффициент. Доля заносной пыльцы здесь самая большая. Об этом свидетельствуют и коэффициенты корреляции, не позволяющие установить четкие закономерности между участием породы в сложении фитоценозов и участием ее пыльцы в сложении пыльцевых спектров (табл. 3).

Участие **березы** (*Betula pendula* Roth) в составе современных лесов довольно значительно (табл. 2), причем в Западном (22,5%), Северо-За-

Т а б л и ц а 3

Поправочные коэффициенты (в числителе) и коэффициенты корреляции (в знаменателе) для основных древесных пород

Породы	Район							Вся территория
	Западный	Восточный	Северный	Северо-Западный	Южный	Северо-Восточный		
<i>Pinus sylvestris</i>	0,55 +0,81±0,07	0,6 +0,83±0,07	0,7 +0,55±0,26	0,2 +0,67±0,27	0,1 +0,50±0,17	0,03 -0,47±0,24	0,5 +0,81±0,04	
<i>Betula pendula</i>	0,8 +0,93±0,04	0,7 +0,86±0,06	0,6 +0,89±0,14	0,6 +0,90±0,14	0,5 +0,91±0,08	0,2 +0,76±0,17	0,7 +0,89±0,03	
<i>Quercus robur</i>	1,8 +0,91±0,05	2,5 +0,91±0,05	2,6 +0,99±0,04	1,3 +0,98±0,06	1,9 +0,79±0,1	2,4 +0,47±0,24	2,1 +0,86±0,03	
<i>Tilia cordata</i>	5,2 +0,61±0,09	1,3 +0,98±0,02	6,9 +0,63±0,24	1,6 +0,69±0,22	1,0 +0,65±0,14	1,0 +0,26±0,28	1,7 +0,68±0,05	
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	3,0 +0,95±0,03	2,1 +0,82±0,07	2,8 +0,83±0,17	2,6 +1,0±0,00	4,8 +1,0±0,00	2,4 +0,97±0,07	3,0 +0,93±0,02	
<i>Corylus avellana</i>	0,8 +0,87±0,06	1,2 +0,85±0,06	1,8 +0,98±0,06	0,7 +0,95±0,10	1,0 +0,85±0,1	0,9 +0,94±0,09	0,9 +0,84±0,03	
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	7,0 +0,93±0,04	6,2 +0,94±0,04	3,6 +0,90±0,14	7,9 +0,96±0,09	6,9 +0,98±0,03	5,4 +0,87±0,14	6,7 +0,94±0,02	
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	0,9 +0,88±0,06	0,3 +0,36±0,11	-	0,5	1,0 +0,64±0,14	0,7 +0,98±0,07	0,7 +0,63±0,05	
<i>Picea abies</i>	1,4 +0,35±0,1	1,0 +0,53±0,1	3,0 +0,76±0,2	0,2 -0,3±0,3	-	-	1,4 +0,70±0,04	
<i>Fraxinus excelsior</i>	10,1 +0,86±0,06	12,0 +0,94±0,04	-	10,0 +0,98±0,06	9,5 +1,0±0,00	10,9 +1,0±0,00	10,0 +0,95±0,02	
<i>Salix spp.</i>	0,5 +0,47±0,01	0,2	-	-	0,2 +0,89±0,09	-	0,2 +0,45±0,06	

Т а б л и ц а 4

## Сравнение поправочных коэффициентов

Порода	Широколиственные леса северо-востока Среднего Поволжья (Шаландина, 1993)	Хвойные леса Татarii (Николаева-Прохорова и др., 1973)	Сосновые леса южной тайги (Ятайкин и др., 1975)	Широколиственные леса Среднерусской возвышенности (Заклинская, 1951)	Темнохвойные леса северной тайги (Прохорова, 1965)	Сосновые и сосново-широколиственные леса Приволжской возвышенности
<i>Pinus sylvestris</i>	0,9	0,9	0,4	0,5	0,9	0,5
<i>Betula pendula</i>	0,4	0,2	0,3	–	0,8	0,7
<i>Quercus robur</i>	3,0	0,4	2,6	0,8	–	2,1
<i>Tilia cordata</i>	0,5	0,9	0,5	1,0	–	1,7
<i>Ulmus laevis</i> , <i>U. glabra</i>	3,1	–	1,3	3,0	–	3,0
<i>Corylus avellana</i>	4,3	0,3	3,7	–	–	0,9
<i>Acer platanoides</i> <i>A. tataricum</i>	–	–	–	9,0	–	6,7
<i>Alnus glutinosa</i> , <i>A. incana</i>	–	–	–	3,3	–	0,7
<i>Picea abies</i>	2,3	2,3	1,6	2,5	1,4	1,4
<i>Fraxinus excelsior</i>	–	–	–	10,0	–	10,0
<i>Salix spp.</i>	–	–	–	–	–	0,2

падном (25,1%) и Северном (20,2%) регионах оно намного больше, чем в Восточном (около 13%), Северо-Восточном (4,5%) и Южном (11,4%) регионах. Соотношение участия березы в фитоценозах и ее пыльцы в спектрах для всей территории подтверждает мнение многих авторов о том, что в поверхностных пробах содержание пыльцы березы превышает фактическое распространение ее в лесах (Гричук и др., 1948; Никифорова, 1978; Федорова и др., 1980; Филимонова, 2005; Носова, 2008; Бляхарчук, 2010; Лаптева, 2007, 2013; Новенко и др., 2011; Руденко и др., 2015; Andersen, 1970; Heide, 1982; Bennet, 2005). Причем по мере увеличения открытости территории и ее большей остепенности поправочный коэффициент меняется от 0,79 в Западном районе до 0,5 и даже 0,2 в Южном и Северо-Восточном (табл. 3), что объясняется большей пылевой продуктивностью в лесостепи и степи (порода светолюбивая, предпочитает более богатые почвы) и заносом пыльцы.

Коэффициент корреляции для березы очень высок во всех регионах (табл. 3), что свидетельствует о высокой положительной взаимосвязи между изменениями содержания пыльцы в субфосильных спектрах и участием *Betula pendula* в фитоценозах. Сходные данные приводят и другие авторы (табл. 4).

**Дуб (*Quercus robur* L.)** в составе древостоев занимает второе место (22,6%), но по содержанию его пыльцы в спектрах повсеместно стоит на третьем-четвертом месте. Поправочный коэффициент для всей территории равен 2,1. Встречаемость дуба в составе фитоценозов или чуть больше, или приблизительно равна встречаемости его пыльцы в спектрах (табл. 2). Известно, что пыльца дуба имеет среднюю продуктивность, к тому же она не обладает большой летучестью (Федорова, 1950), что свидетельствует о ее местном происхождении. Кроме того, одним из факторов значительного положительного поправочного коэффициента является нестойкость пыльцы к

разрушающим факторам, особенно в минерализованных осадках.

Наибольшее участие дуба в фитоценозах и его пыльцы в спектрах отмечается в Южном, Северо-Восточном, Восточном и немного меньше в Северо-Западном палинологических регионах – местах наибольшего распространения широколиственных лесов. В регионах с большим распространением хвойных лесов (Северном и Западном) участие *Quercus robur* заметно ниже. Схожие данные приведены и для широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала (Лаптева, 2013) и лесостепи Среднерусской возвышенности (Руденко и др., 2015). Поправочные коэффициенты для дуба различаются для разных районов Приволжской возвышенности. Данное обстоятельство можно объяснить следующими причинами: во-первых, уменьшением пыльцевой продуктивности с запада на восток в связи с возрастанием континентальности климата, что подтверждают и другие авторы (табл. 4), во-вторых, снижением жизнестойкости дуба за счет массового поражения деревьев вредителями и грибковыми заболеваниями на территории Среднего Поволжья (Чураков и др., 1992).

Коэффициент корреляции для дуба очень высок во всех регионах (табл. 3). Исключение составляет лишь Северо-Восточный район. Вероятно, содержание пыльцы дуба в пыльцевых спектрах и комплексах зависит не от его участия в фитоценозах, а от других причин, в частности от того, что в этом районе самое большое участие у заносной пыльцы сосны. Возможны и другие, случайные или неучтенные причины.

**Липа** (*Tilia cordata* Mill.) по участию в фитоценозах занимает общее четвертое место, также как и по содержанию пыльцы в спектрах (табл. 2). Поправочный коэффициент резко различается для разных регионов. Так, в лесных (Западном и Северном) регионах он самый значительный, но по мере уменьшения облесенности территорий уменьшается (табл. 3). Данный факт можно объяснить тем, что в лесных регионах липа встречается, как правило, в подлеске хвойно-широколиственных лесов и цветет слабо. В лесостепных и остепненных регионах она хорошо развита в древостоях, часто образуя (особенно в Южном и Северо-Восточном регионах) чистые липняки. Встречаемость породы практически везде немного меньше, чем содержание ее пыльцы в спектрах (кроме Западного региона, где эти показатели равны), т.е. имеет место фактор небольшого заноса с других территорий. Липа, также как и дуб, относятся к растениям со сред-

ней степенью летучести пыльцы. Схожие данные приводят и другие исследователи для широколиственных и смешанных лесов (табл. 4).

Коэффициенты корреляции повсеместно достаточно высоки, чтобы уверенно говорить о существующей положительной взаимосвязи между участием породы в фитоценозе и содержанием ее пыльцы в спектре (табл. 3). Исключение составляет лишь Северо-Восточный регион. Вероятно, причины те же, что и для *Quercus robur*.

**Вязы** (*Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds.) имеют небольшое распространение в лесах Приволжской возвышенности, занимая лишь восьмое место (табл. 2). В остепненных регионах северо-востока и юга встречаются чаще (4,6 и 4,8%), чем в лесных (1,8 и 4,0%) и лесостепных (0,9 и 1,3%). Поправочный коэффициент довольно высок (табл. 3), что объясняется его относительно небольшой пыльцевой продуктивностью и малым разносом тяжелой пыльцы. Кроме того, существует мнение, что пыльца вяза не стойка к разрушающим факторам (Hall, 1981). Однако очень высокий коэффициент корреляции дает основание утверждать, что изменение участия пыльцы вяза в спектрах верно отражает изменение его присутствия в фитоценозах во всех регионах (табл. 3). Полученные данные сопоставимы с данными для лесов Среднерусской возвышенности (табл. 4).

**Орешник** (*Corylus avellana* L.) встречается, как правило, в качестве подлеска в лесах изучаемой территории и имеет небольшое распространение. Участие его пыльцы в спектрах также невелико (табл. 2). Встречаемость самой породы на пробных площадях всегда больше встречаемости его пыльцы в спектрах, что свидетельствует о хорошей летучести пыльцы и имеющемся факте заноса с соседних территорий (табл. 2). Наибольшее участие орешника отмечается в регионах распространения широколиственных лесов – Северо-Западном (7%) и Северо-Восточном (5%). Поправочный коэффициент повсеместно несколько меньше единицы (табл. 3). Исключение составляет Северный район. Вероятно, в условиях густых темнохвойных сосново-елово-широколиственных лесов его пыльцевая продуктивность снижается. Коэффициент корреляции для орешника повсеместно очень высок (табл. 3).

**Клены** (*Acer platanoides* L., *A. tataricum* L.) имеют большее участие в фитоценозах пробных площадей, нежели орешник и вяз, и выступают часто не только в подлеске, но и как лесообразующие породы первого и второго ярусов. Хотя участие в фитоценозах разных районов различно (до 5,3% в Северном, Восточном и Западном ре-



гионах и до 14% в Южном, Северо-Западном и Северо-Восточном регионах), содержание пыльцы клена в спектрах всех районов в 6–7 раз ниже (табл. 3). Схожие данные приведены и для южно-таежных еловых лесов (Новенко и др., 2011). Высокий поправочный коэффициент объясняется тем, что пыльца клена не стойка к разрушающим факторам (Pohl., 1937), что подтверждается и превышением встречаемости породы над встречаемостью пыльцы в спектрах (табл. 2) как для всей территории, так и отдельных ее районов. Схожие данные приводят и другие авторы (Заклинская, 1951; Nicholas, 1970). Коэффициент корреляции для клена повсеместно очень высокий (табл. 3).

Участие **ольхи** (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench.) в фитоценозах заметно лишь в Западном (0,8%) и Южном (1,7%) регионах, где она встречается в основном по поймам больших и малых рек. Поправочный коэффициент меньше или равен 1,0 (табл. 3). Существует мнение, что ольха продуцирует большое количество пыльцы, но она не обладает большой летучестью, и основная ее масса оседает в непосредственной близости от растения (Заклинская, 1951). С другой стороны, многие исследователи отмечают значительное участие (до 30%) пыльцы ольхи в спектрах фитоценозов, где она не встречается и поэтому может рассматриваться как региональный индикатор, отражающий характер растительности на достаточно большой окружающей территории (Новенко и др., 2011; Polevova et al., 2007). Полученные нами данные также подтверждают мнение о хорошем разносе пыльцы ольхи. Во всех регионах Приволжской возвышенности встречаемость пыльцы выше встречаемости породы в фитоценозах. Причем ее пыльца отмечена даже на пробных площадках Северного района, где данная порода отсутствует. Поправочные коэффициенты, полученные для ольхи, на наш взгляд, могут быть достоверно использованы только применительно к каждому ландшафтному региону. Поскольку в Западном, Южном и Северо-Восточном регионах коэффициенты корреляции высокие, здесь можно с уверенностью использовать поправочные коэффициенты. Напротив, в Восточном районе и Северо-Западном регионах достоверность вызывает большие сомнения (табл. 3).

**Ель** (*Picea abies* L.) имеет небольшое распространение на Приволжской возвышенности и встречается, как правило, отдельными деревьями в составе сосновых и сосново-широколиственных лесов. Во всех регионах ее участие в составе лесных фитоценозов не превышает 0,5%

(табл. 2). Исключение составляет лишь Северный район, где ель образует южно-таежные сосново-еловые и сосново-елово-широколиственные леса (8,5%). Содержание пыльцы в спектрах также не превышает 1%, за исключением Северного региона (2,8%). Самый значительный поправочный коэффициент (причем отрицательный) в Северо-Западном районе. По мере увеличения лесистости он приближается к единице в Восточном районе и становится больше в Западном и Северном (табл. 3). Подобное соотношение приводится для других территорий, в том числе расположенных на границе леса и степи (Носова, 2008; Новенко, 2011; Руденко и др., 2015; Nosova et al., 2015). При этом встречаемость пыльцы на пробных площадях гораздо выше встречаемости самих деревьев, и тем больше, чем более благоприятны условия для ее разноса (более открытые пространства лесостепни и степи). Таким образом, можно с уверенностью говорить о заносном происхождении пыльцы ели в Южном, Северо-Восточном, и Северо-Западном регионах. Об этом свидетельствует и отсутствие здесь корреляции между содержанием пыльцы в спектрах и процентном участии породы в фитоценозах. Однако изменение участия ели в ценозах лесных регионов закономерно ведет к изменению содержания ее пыльцы в спектрах (табл. 3). Сходные данные приводятся и для других территорий (Филимонова, 2005; Бляхарчук, 2010; Новенко и др., 2011; Лаптева, 2007, 2013).

Участие **ясеня** (*Fraxinus excelsior* L.) в составе фитоценозов пробных площадей заметно лишь в Северо-Западном (4,0%) и Северо-Восточном (2,3%) регионах, в остальных не превышает 2%. Встречаемость его пыльцы во всех регионах в 10,0–12,0 раз меньше. Подобные данные приводит и Е.Д. Заклинская (1951). Столь высокий поправочный коэффициент объясняется тем, что эта порода находится на восточной границе ареала, она крайне капризная, цветет и плодоносит не каждый год, часто вымерзает, после чего деревья часто вообще перестают цвести. Кроме того, пыльцевая продуктивность ясеня невелика, о чем свидетельствует и превышение встречаемости деревьев над встречаемостью его пыльцы в спектрах (табл. 2). Полученные коэффициенты корреляции повсеместно имеют очень высокие положительные значения (табл. 3).

**Осина** (*Populus tremula* L.) имеет достаточно широкое распространение в древостоях Приволжской возвышенности (8,6%), являясь своеобразным лесным сорняком. Особенно много ее в фитоценозах Северо-Восточного

(17,8%) и Северо-Западного (11%) регионов, что неудивительно, если учесть высокую хозяйственную освоенность и, соответственно, вторичный характер лесной растительности этих территорий. Встречаемость породы в фитоценозах всех районов очень высокая – от 50 до 71%. Но несмотря на это, ее пыльца в спектрах пробных площадей практически отсутствует. Основная причина – чрезвычайно низкая стойкость к разрушающим факторам (нами встречены лишь единичные полуразрушенные зерна пыльцы на некоторых площадях, заложенных во время цветения осины).

Участие **ивы (*Salix spp.*)** в сложении лесных фитоценозов ничтожно (табл. 2), хотя пыльцы в спектрах повсеместно значительно больше (от 0,2 до 3,4%). Намного больше встречаемость ее пыльцы на пробных площадях, нежели встречаемость самих деревьев и кустарников. Все это свидетельствует о хорошей летучести и высокой продуктивности пыльцы этих деревьев. Поскольку ива имеет ничтожно малое распространение в лесах, коэффициент корреляции был рассчитан только для Западного и Южного регионов, а также для всей территории Приволжской возвышенности (в остальных регионах он будет иметь слишком большую допустимую ошибку, чтобы говорить о какой-либо закономерности).

Основные закономерности соотношения встречаемости **кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов** в фитоценозах и их пыльцы и спор в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах в разных регионах Приволжской возвышенности практически одинаковы. Различаются лишь количественные показатели. Так, например, зеленые и сфагновые мхи, *Lycopodium*, *Ericaceae* более распространены в сосновых и сосново-широколиственных лесах зеленомошниках и долгомошниках Северного и Западного районов. Напротив, в остепненных районах (Южном и Северо-Восточном) их крайне мало. Кустарники *Viburnum opulus*, *Rhamnus cathartica*, *Euonymus verrucosa* более распространены в Восточном и особенно Северо-Восточном регионах, где преобладают широколиственные леса на богатых почвах.

Превышение встречаемости пыльцы по сравнению с встречаемостью самих продуцирующих ее растений характерно для представителей определенных семейств и родов (*Amaranthaceae* Juss. *Artemisia*, *Asteraceae*, *Atriplex*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Plantaginaceae*, *Ranunculaceae*, *Urticaceae*) (табл. 5), что связано, по мнению некоторых исследователей, с высокой пыльцевой продуктивностью и (или) летуче-

стью их пыльцы (Моносзон, 1959; Федорова и др., 1980 и др.). Следует отметить, что в группе *Poaceae* процент культурных злаков (*Cerealialia*) очень мал, несмотря на высокую хозяйственную освоенность территории. На подобное явление указывали некоторые исследователи (Носова и др., 2014; Crabtree, 1968; Pears, 1977), объясняя это тем, что хлебные злаки – самоопыляющиеся растения и их пыльца почти не попадает в воздух.

Близки соотношения встречаемости растений в фитоценозах и их пыльцы в спектрах у следующих семейств и родов: *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Crassulaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Euonymus*, *Grossulariaceae*, *Iridaceae*, *Primulaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Sorbus*, *Viburnum*.

Многие растения представлены в спектрах намного слабее, чем в фитоценозах: *Lonicera xylostium*, *Boraginaceae*, *Campanulaceae*, *Crassulaceae*, *Fabaceae*, *Gentianaceae*, *Geraniaceae*, *Hypericaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, *Pyrolaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Violaceae*. Некоторые растения (*Euphorbiaceae*, *Orchidaceae*) не нашли отражения в субфоссильных спектрах, что свидетельствует об относительно небольшой продуктивности пыльцы представителей этих семейств или их плохой сохранности.

Встречаемость споровых растений в фитоценозах и в спектрах примерно одинакова, за исключением *Polypodiopsida*, чьи споры в спектрах представлены реже.

Полученные данные по травянистым растениям и мхам в общих чертах хорошо согласуются с результатами исследований других авторов (Заклинская, 1951; Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Вошилко и др., 1982; Филимонова 2005; Новенко и др., 2011; Фатьянова и др., 2012; Лаптева, 2013; Носова и др., 2014 а, б; Руденко и др., 2015; Тупицын, 2015; Тупицын и др., 2015; Faegri, 1966; Rayner, 1976; Hicks et al., 1996).

### Выводы

Результаты проведенных исследований позволили сделать выводы, которые необходимо учитывать при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров в целях реконструкции палеорастительности каждого физико-географического региона Приволжской возвышенности.

1. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры достаточно достоверно отражают состав всех лесных растительных сообществ Приволжской возвышенности, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции для всех основных древесных пород и значительное число представ-

Т а б л и ц а 5

**Встречаемость кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в фитоценозах пробных площадей и их пыльцы и спор в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах Приволжской возвышенности**

Наименование групп растений	Встречаемость растений, %	
	в фитоценозах	в спектрах
<i>Amaranthaceae</i> Juss.	2,2	16,5
<i>Apiaceae</i> Lindbl.	71,0	69,3
<i>Artemisia</i> L.	15,8	99,0
<i>Asteraceae</i> Dumort.	61,8	89,5
<i>Boraginaceae</i> Juss.	43,6	5,5
<i>Brassicaceae</i> Burnett.	3,5	36,7
<i>Bryales</i>	11,7	11,7
<i>Campanulaceae</i> Juss.	37,1	2,5
<i>Caryophyllaceae</i> Juss.	52,5	45,2
<i>Chenopodiaceae</i> Vent.	17,7	82,6
<i>Crassulaceae</i> DC	3,2	1,8
<i>Cyperaceae</i> Juss.	81,9	83,7
<i>Equisetaceae</i> Rich. ex DC	11,1	10,0
<i>Ericaceae</i> Juss.	6,5	9,4
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	68,2	67,5
<i>Euphorbiaceae</i> Juss.	24,8	0
<i>Fabaceae</i> Lindbl.	78,5	55,8
<i>Gentianaceae</i> Juss.	10,6	3,5
<i>Geraniaceae</i> Juss.	43,9	1,0
<i>Grossulariaceae</i> DC	11,0	12,8
<i>Hypericaceae</i> Juss.	23,8	17,9
<i>Iridaceae</i> Juss.	8,8	8,9
<i>Lamiaceae</i> Lindbl.	46,6	38,0
<i>Liliaceae</i> Juss.	69,4	30,8
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	37,7	27,9
<i>Lycopodium</i> L.	2,2	2,0
<i>Orchidaceae</i> Juss.	31,1	0
<i>Plantaginaceae</i> Juss.	14,8	40,1
<i>Poaceae</i> Bernhart.	79,9	83,6
<i>Polygonaceae</i> Juss.	10,2	15,8
<i>Polypodiopsida</i>	30,3	22,6
<i>Primulaceae</i> Vent	18,8	13,3
<i>Pyrolaceae</i> Dumort.	24,6	14,4
<i>Ranunculaceae</i> Juss.	27,6	51,5
<i>Rhamnaceae</i> Juss.	24,1	20,5
<i>Rosaceae</i> Juss.	83,8	84,0
<i>Rubiaceae</i> Juss.	62,8	45,0
<i>Scrophulariaceae</i> Juss.	43,9	38,0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	53,8	51,5
<i>Sphagnum</i>	3,4	4,0
<i>Urticaceae</i> Juss.	31,7	56,3
<i>Viburnum opulus</i> L.	17,6	13,0
<i>Violaceae</i> Batsch.	55,6	10,0

ленных таксонов в спектрах. Так, из 110 семейств, представляющих флору Приволжской возвышенности, в спектрах встречены пыльца и споры 51 семейства травянистых и мохообразных. Нашли свое отражение и основные 13 семейств, на долю которых приходится около 70% состава всей флоры данной территории (Благовещенский и др., 1984).

2. Необходимо учитывать, что процентное содержание пыльцы в спектрах не всегда объективно отражает роль некоторых древесных пород в фитоценозе, поэтому при интерпретации фоссильных спорово-пыльцевых спектров необходимо учитывать полученные для каждой лесообразующей породы поправочные коэффициенты. Так, содержание пыльцы *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. на территории всей Приволжской возвышенности значительно завышено по сравнению с участием пород в лесах. Причем по мере увеличения открытости и остепненности территории поправочный коэффициент, как правило, возрастает, что свидетельствует о большой доле заносной пыльцы. Напротив, содержание пыльцы широколиственных пород всегда занижено по сравнению с их ролью в фитоценозах, но различно в разных регионах. Например, для *Quercus robur* характерно возрастание поправочного коэффициента с запада на восток (по мере увеличения континентальности климата) из-за снижения пыльцевой продуктивности. У *Tilia cordata* поправочный коэффициент растет с увеличением облесенности территории (что связано с утратой способности цветения в подлеске), а в самых остепненных районах (особенно в липовых лесах) приближается к единице. Самый значительный поправочный коэффициент независимо от региона произрастания отмечен у *Fraxinus excelsior*, что, несомненно, связано не только с малой пыльцевой продуктивностью, но и с угнетенностью породы на восточной границе своего ареала. Высокие коэффициенты ха-

рактерны также для *Acer* spp. и *Ulmus* spp., что связано с невысокой продуктивностью, летучестью и плохой сохранностью пыльцы. Они примерно одинаковы на всей территории Приволжской возвышенности как и для *Corylus avellana*, но содержание его пыльцы в спектрах и породы в фитоценозах примерно одинаково, за исключением густых темнохвойных сосново-елово-широколиственных лесов, где его пыльцевая продуктивность снижается, также как и участие заносной пыльцы. Содержание пыльцы в спектрах *Picea abies* существенно ниже, чем участие породы в сосновых и сосново-елово-широколиственных лесах в лесных регионах и значительно выше в открытых лесостепных регионах, что обусловлено благоприятными условиями для разноса пыльцы.

3. Поправочные коэффициенты для древесных пород, полученные в лесных регионах (сосновые, сосново-широколиственные леса) схожи с данными, полученными другими авторами для хвойных и хвойно-широколиственных лесов южной и северной тайги (Прохорова, 1965; Николаева-Прохорова и др., 1973; Ятайкин и др., 1975). Поправочные коэффициенты в лесостепных регионах (широколиственные, мелколиственные и смешанные леса) схожи с данными для широколиственных лесов Среднерусской возвышенности и северо-востока Среднего Поволжья (Заклинская, 1951; Шаландина, 1993).

4. Основные закономерности количественного содержания пыльцы и спор кустарников, кустарничков, травянистых растений и мхов в спорово-пыльцевых спектрах и их роли в фитоценозах на всей территории Приволжской возвышенности практически одинаковы. Однако каждому физико-географическому региону (палинологическому району) свойственны свои характерные узколокальные и локальные компоненты спорово-пыльцевых спектров, адекватно отражающие особенности различных растительных экосистем.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ [REFERENCES]

- Благовещенская Н.В. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры и их сопоставление с современной растительностью центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 66–73 [Blagoveshchenskaya N.V. Subretsentnye sporovo-pyl'tsevye spektry i ikh sopostavlenie s sovremennoi rastitel'nost'yu tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti // Botanicheskii zhurnal. 1995. T. 80. № 10. S. 66–73].
- Благовещенская Н.В. Динамика растительного покрова центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Ульяновск, 2009. 283 с. [Blagoveshchenskaya N.V. Dinamika rastitel'nogo pokrova tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti v golotsene. Ul'yanovsk, 2009. 283 s.].
- Благовещенский В.В., Пчелкин Ю.А. и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л., 1984. 391 с. [Blagoveshchenskii V.V., Pchelkin Yu.A. i dr. Opredelitel' rastenii Srednego Povolzh'ya. L., 1984. 391 s.].
- Благовещенский И.В. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных

- экосистем центральной части Приволжской возвышенности. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2006. 41 с. [*Blagoveshchenskii I.V. Struktura rastitel'nogo pokrova, sistemacheskii, geograficheskii i ekologo-biologicheskii analiz flory bolotnykh ekosistem tsentral'noi chasti Privolzhskoi vozvyshennosti: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ul'yanovsk, 2006. 41 s.*].
- Бляхарчук Т.А.* Последледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и алтае-саянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2010. 43 с. [*Blyakharchuk T.A. Poslelednikovaya dinamika rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoi ravniny i altae-sayanskoi gornoj oblasti (po dannym sporovo-pyl'tseвого analiza bolotnykh i ozernykh otlozhenii): Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Tomsk, 2010. 43 s.*].
- Воцилко М.Е., Кожевников Ю.П.* Отражение современной растительности поверхностными спорово-пыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки // *Бот. журн.* 1982. Т. 67. № 8. С. 1100–1111. [*Voshchilko M.E. Kozhevnikov Yu.P. Otrazhenie sovremennoi rastitel'nosti poverkhnostnyimi sporovopyl'tsevymi spektrami v srednem techenii r. Berезovki // Bot. Zhurn. 1982. T. 67. № 8. S. 1100–1111.*].
- Гричук В.П., Заклинская Е.Д.* Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., 1948. 223 с. [*Grichuk V.P. Zaklinskaya E.D. Analiz iskopaemykh pyl'tsy i spor i ego primeneniye v paleogeografii. M., 1948. 223 s.*].
- Грищенко М.Н., Холмовой Г.В.* К методике корреляционного анализа в палинологии (на примере неогена Окско-Донской низменности) // *Методические вопросы палинологии.* М., 1973. С. 47–51 [*Grishchenko M.N., Kholmovoi G.V. K metodike korrelyatsionnogo analiza v palinologii (na primere neogena Oksko-Donskoi nizmennosti) // Metodicheskie voprosy palinologii. M., 1973. S. 47–51.*].
- Дирксен В.Г.* Исследование субрецентных спорово-пыльцевых спектров безлесных территорий для палеогеографических реконструкций // *Палеонтологический журнал.* 2000. № 2. С. 102–107 [*Dirksen V.G. Issledovanie subretsennykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov bezlesnykh territorii dlya paleogeograficheskikh rekonstruktsii // Paleontolog. zhurn. 2000. № 2. S. 102–107.*].
- Жуйкова И.А.* Соответствие субрецентных поверхностных проб составу растительности Вятско-Камского региона // *Методические аспекты палинологии.* М., 2002. С. 82–84.
- Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissercat.com/content/rastitelnost-i-klimat-golotsena-mezhgornykh-kotlovin-tsentralnogo-altaya#ixzz4SFIBTxqQ>
- Жуйкова И.А.* Соответствие субрецентных поверхностных проб составу растительности Вятско-Камского региона // *Методические аспекты палинологии. Мат-лы X Всерос. палинол. конф.* М., 2002. С. 82–84 [*Zhuykova I.A. Sootvetstvie subretsennykh poverkhnostnykh prob sostavu rastitel'nosti Vyatsko-Kamского региона // Metodicheskie aspekty palinologii. Mat-ly X Vseros. palinol. konf. M., 2002. S. 82–84.*].
- Заклинская Е.Д.* Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений (широколиственный и смешанный лес). М., 1951. Вып. 127. 99 с. [*Zaklinskaya E.D. Materialy k izucheniyu sostava sovremennoi rastitel'nosti i ee sporovo-pyl'tsevyykh spektrov dlya tselei biostratigrafii chetvertichnykh otlozhenii (shirokolistvennyi i smeshannyi les). M., 1951. Vyp. 127. 99 s.*].
- Лантева Е.Г.* Развитие растительности и климата восточного склона Урала во второй половине позднего неоплейстоцена и в голоцене: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 2007. 24 с. [*Lapteva E.G. Razvitie rastitel'nosti i klimata vostochnogo sklona Urala vo vto-roj polovine pozdnego neopleistotsena i v golotsene: Avtoref. dis. ... kand. geogr. nauk. M., 2007. 24 s.*].
- Лантева Е.Г.* Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры современной растительности Южного Урала // *Вестн. Башкирского ун-та.* 2013. Т. 18. № 1. С. 77–81 [*Lapteva E.G. Subfossil'nye sporovopyl'tsevyye spektry sovremennoi rastitel'nosti Yuzhnoy Urala // Vestn. Bashkirskogo un-ta, 2013. T. 18. № 1. S. 77–81.*].
- Монозон М.Х.* Рассеивание воздушным путем пыльцы маревых // *Тр. Института географии АН СССР.* М., 1959. Т. 77. Вып. 21. С. 157–165 [*Monozon M.Kh. Rasseivaniye vozdushnym putem pyl'tsy marevykh // Tr. Instituta geografii AN SSSR. M., 1959. T. 77. Vyp. 21. S. 157–165.*].
- Никифорова Л.Д.* Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги Северо-Востока европейской части СССР // *Бот. журн.* 1978. Т. 63. № 6. С. 868–885 [*Nikiforova L.D. Subretsennyye sporovo-pyl'tsevyye spektry srednei taigi Severo-Vostoka evropeiskoi chasti SSSR // Bot. Zhurn. 1978. T. 63. № 6. S. 868–885.*].
- Николаева-Прохорова К.В., Шаландина В.Т.* Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами // *Бот. журн.* 1973. Т. 58. № 11. С. 1619–1627 [*Nikolaeva-Prokhorova K.V. Shalandina V.T. Opyt sopostavleniya sostava sovremennykh khvoynykh i shirokolistvennykh lesov Tatarskoi ASSR s subfossil'nymi sporovo-pyl'tsevymi spektrami // Bot. zhurn. 1973. T. 58. № 11. S. 1619–1627.*].
- Новенко Е.Ю.* Растительность и климат центральной и восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М., 2016. 50 с. [*Novenko E.Yu. Rastitel'nost' i klimat tsentral'noi i vostochnoi Evropy v pozdnem pleistotsene i golotsene: Avtoref. dis. ... dokt. geogr. nauk. M., 2016. 50 s.*].
- Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Красноуцкая К.В.* Особенности поверхностных спорово-пыльцевых спектров южной тайги восточно-европейской равнины // *Изв. Тульского государственного университета. Естественные науки.* 2011. Вып. 2. С. 345–354 [*Novenko E.Yu., Nosova M.B., Krasnorutskaya K.V. Osobennosti poverkhnostnykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov yuzhnoi taigi vostochno-evropeiskoi ravniny // Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennyye nauki. 2011. Vyp. 2. S. 345–354.*].

- Носова М.Б.* История лесной растительности Центрально-Лесного государственного заповедника в голоцене: По данным спорово-пыльцевого анализа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 22 с. [*Nosova M.B.* Istoriya lesnoi rastitel'nosti Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika v golotsene: Po dannym sporovo-pyl'tseвого analiza: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2008. 22 s.]
- Носова М.Б.* Рецентные и субрецентные палиноспектры как инструмент для интерпретации фоссильных данных // Палеоботанический временник. Приложение к журналу «Lethaea Rossica». 2015. № 2. С. 270–271 [*Nosova M.B.* Retsentnye i subretsentnye palinospektry kak instrument dlya interpretatsii fossil'nykh dannykh // Paleobotanicheskii vremennik. Prilozhenie k zhurnalu «Lethaea Rossica». 2015. № 2. S. 270–271].
- Носова М.Б., Новенко Е.Ю., Зерницкая В.П., Дюжова К.В.* Палинологическая индикация антропогенных изменений растительности восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов в позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. географическая. 2014а. № 4. С. 72–84 [*Nosova M.B., Novenko E.Yu., Zernitskaya V.P., Dyuzhova K.V.* Palinologicheskaya in-dikatsiya antropogennykh izmenenii rastitel'nosti vostochno-evropeiskikh khvoino-shirokolistvennykh lesov v pozdnem golotsene // Izvestiya RAN. Ser. geograficheskaya. 2014a. № 4. S. 72–84].
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А., Косенко Я.В.* Палинологические исследования в государственном природном заповеднике Полистовский // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Мат-лы науч.-практ. конф. посвященной 20-летию Государственного природного заповедника Полистовский, 2014б. С. 125–131 [*Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A., Kosenko Ya.V.* Palinologicheskie issledovaniya v gosudarstvennom prirodnom zapovednike «Polistovskii» // Sovremennye tendentsii razvitiya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii. Mat-ly nauch.-prakt. konf. posvyashchenoi 20-letiyu Gosudarstvennogo prirodno go zapovednika Polistovskii. 2014b. S. 125–131].
- Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А.* Многолетние исследования современных палинологических спектров в средней полосе европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. № 6. С. 42–50. [*Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A.* Mnogoletnie issledovaniya sovremennykh palinologicheskikh spektrov v srednei polose evropeiskoi chasti Rossii // Byul. MOIP. Otd. biol. 2015. T. 120. № 6. S. 42–50].
- Прохорова К.В.* Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами (в условиях северной тайги) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 626–638 [*Prokhorova K.V.* Sravnenie sostava sovremennoi rastitel'nosti s subfossil'nyimi sporovo-pyl'tsevymi spektromi (v usloviyakh severnoi taigi) // Bot. zhurn. 1965. T. 50. № 5. S. 626–638].
- Рудая Н.А.* Палинологический анализ. Новосибирск, 2010. 48 с. [*Rudaya N.A.* Palinologicheskii analiz. Novosibirsk, 2010. 48 s.]
- Руденко О.В., Новенко Е.Ю.* Отражение состава современной растительности в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах экотона леса и степи Среднерусской возвышенности (на примере Орловской области) // Ученые записки Орловского государственного университета. 2015. Т. 67. № 4. С. 441–446 [*Rudenko O.V., Novenko E.Yu.* Otrazhenie sostava sovremennoi rastitel'nosti v subfossil'nykh sporovo-pyl'tsevyykh spektakh ekotona lesa i stepi Srednerusskoi vozvyshennosti (na primere Orlovskoi oblasti) // Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. T. 67. № 4. S. 441–446].
- Тулицын С.С.* Рецентные спорово-пыльцевые спектры в различных растительных сообществах на юге Тюменской области // Агроэкоинфо. 2015. № 5. С. 7. [*Tupitsyn S.S.* Retsentnye sporovo-pyl'tsevyye spektry v razlichnykh rastitel'nykh soobshchestvakh na yuge Tyumenskoi oblasti // Agroekoinfo. 2015. № 5. S. 7].
- Тулицын С.С., Рябогина Н.Е., Иванов С.Н.* Поверхностные спорово-пыльцевые спектры на границе леса и степи Западной Сибири // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 5; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21689> (дата обращения: 22.03.2016). [*Tupitsyn S.S., Ryabogina N.E., Ivanov S.N.* Poverkhnostnye sporovo-pyl'tsevyye spektry na granitse lesa i stepi Zapadnoi Sibiri // Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya. 2015. № 5; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=21689> (data obrashcheniya: 22.03.2016).]
- Фатьянова М.С., Вершинин К.Е.* Особенности состава современных спорово-пыльцевых спектров коренных сосняков разных природных зон // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1 (8). С. 2012–2014 [*Fat'yanova M.S., Vershinin K.E.* Osobennosti sostava sovremennykh sporovo-pyl'tsevyykh spektrov korennykh sosnyakov raznykh prirodnykh zon // Izv. Samarskogo NTs RAN. 2012. T. 14. № 1 (8). S. 2012–2014].
- Федорова Р.В., Вронский В.А.* О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе (для целей палеогеографических реконструкций) // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. М., 1980. № 50. С. 153–165 [*Fedorova R.V., Vronskii V.A.* O zakonomernostyakh rasseivaniya pyl'tsy i spor v vozdukh (dlya tselei paleogeograficheskikh rekonstruktsii) // Byulleten' komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda. M., 1980. № 50. S. 153–165].
- Федорова Р.В.* Распространение ветром пыльцы дуба // Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. М., 1950. С. 197–210 [*Fedorova R.V.* Rasprostranenie vetrom pyl'tsy duba // Tr. konf. po sporovo-pyl'tsevomu analizu 1948 g. M., 1950. S. 197–210].
- Филимонова Л.В.* Поверхностные и приповерхностные спорово-пыльцевые спектры из среднетаежной подзоны Карелии // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. Мат-лы IX Всерос. палинологич. конф. М., 1999. С. 311–312 [*Filimonova L.V.* Poverkhnostnye i pripoverkhnostnye sporovo-pyl'tsevyye spektry iz srednetaezhnoi podzony Karelii // Aktual'nye problemy palinologii na rubezhe tret'ego tysyacheletiya. Mat-ly IX Vseros. palinologich. konf. M., 1999. S. 311–312].
- Филимонова Л.В.* Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье

- и голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с. [Filimonova L.V. Dinamika rastitel'nosti srednetaezhnoi podzony Karelii v pozdnelednikov'e i golotsene: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2005. 24 s.]
- Чепурная А.А., Новенко Е.Ю. База данных спорово-пыльцевых спектров территории России и сопредельных стран как инструмент палеоэкологических исследований // Изв. РАН. Сер. Географическая. 2015. № 1. С. 119–128 [Чепурная А.А., Новенко Е.Ю. Baza dannykh sporovo-pyl'tsevykh spektrov territorii Rossii i sopredel'nykh stran kak instrument paleoekologicheskikh issledovaniy // Izv. RAN. Ser. Geograficheskaya. 2015. № 1. S. 119–128].
- Чигуряева А.А. Учебное пособие по палинологии. Ч. II. Саратов, 1976. 48 с. [Chiguryaeva A.A. Uchebnoe posobie po palinologii. Ch. II. Saratov, 1976. 48 s.]
- Чураков Б.П., Пятаев И.А., Воецкий А.Д. К проблеме отмирания дуба в Среднем Поволжье // Состояние растительных ресурсов Восточной Европы. Матлы Междунар. совещ. Ульяновск, 1992. С. 108–109 [Churakov B.P., Pyataev I.A., Voetskii A.D. K probleme otmiraniya duba v Srednem Povolzh'e // Sostoyanie rastitel'nykh resursov Vostochnoi Evropy: Matly Mezhdunar. soveshch. Ul'yanovsk, 1992. S. 108–109].
- Шаландина В.Т. История растительного покрова северо-востока Приволжской возвышенности в голоцене // Самарская Лука, 1993. № 4–93. С. 84–91 [Shalandina V.T. Istoriya rastitel'nogo pokrova severovostoka Privolzhskoi vozvyshennosti v golotsene // Samarskaya Luka, 1993. № 4–93. S. 84–91].
- Ятайкин Л.М. Переотложенная пыльца и применение корреляционного анализа в целях ее распознавания // Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М., 1964. С. 169–176 [Yataikin L.M. Pereotlozhennaya pyl'tsa i primeneniye korrelyatsionnogo analiza v tselyakh ee raspoznaniya // Sistematika i metody izucheniya iskoपाemykh pyl'tsy i spor. M., 1964. S. 169–176].
- Ятайкин Л.М., Шаландина В.Т. История растительного покрова в районе нижней Камы с третичного времени до современности. Казань, 1975. 199 с. [Yataikin L.M., Shalandina V.T. Istoriya rastitel'nogo pokrova v raione nizhnei Kamy s tretichnogo vremeni do sovremennosti. Kazan', 1975. 199 s.]
- Andersen S. Pollen dispersal in forests // Bull. Ecol. Res. Comm. 1973. N 18. P. 139–140.
- Andersen S. The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Determined by surface pollen analysis from forests // Dan. geol. 1970. N 2. P. 96–140.
- Bennett K.D., Hicks S. Numerical analysis of surface and fossil pollen spectra from northern Fennoscandia // J. of Biogeography. 2005. Vol. 32. P. 407–423.
- Birks H.J.B., West R.G. (Ed.) Modern pollen studies in some arctic and alpine environments // Quaternary Plant Ecology. Oxford, 1973. P. 143–168.
- Comanor Peter L. Forest vegetation and the pollen spectrum an examination of the usefulness of the R. valie // Bull. N.J. Acad. Sci. 1968. Vol. 13. N. 1. P. 7–19.
- Crabtree K. Polen analysis // Sci. progr. 1968. N 56. P. 83–101.
- Curtis J. The vegetation of Wisconsin. Univ. Wisc. Press. Madison Wisc. 1959. 657 p.
- Davis M. On the theory of pollen analysis // Am. J. Sci. 1963. N 261. P. 897–912.
- Dodson J. Modern pollen rain and recent vegetation history on Zord Now Island: evidence of human impact // Rev. of palaeobot. and palynol. 1982. Vol. 39. N 1–2. P. 1–21.
- Dodson J. Pollen deposition in a small closed drainage basin Lake // Rev. of palaeobot. and palynol. 1977. Vol. 24. N 4. P. 179–194.
- Faegri K., von der Pijl. The principles of pollination ecology. Pergamon, 1966. 248 p.
- Giesecke T., Fontana S.L., van der Knaap W.O., Pardoe H.S., Pidek I.A. From early pollen trapping experiments to the Pollen Monitoring Programme // Veg. Hist. Archaeobot. 2010. Vol. 19. P. 247–258.
- Hall S. Deteriorated pollen grains and the interpretation of quaternary pollen diagrams // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1981. 32. N. 2–3. P. 193–206.
- Heide K. The pollen-tree relationship within forests of Wisconsin and Upper Michigan, U.S.A // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. Vol. 36. N 1–2. P. 1–23.
- Hicks S. Modern pollen rain in Finnish Lapland investigated by analysis of surface moss samples // New Phytol. 1977. N 78. P. 715–734.
- Hicks S. Present and past pollen records of Lapland forest // Rev. of Palaeobot. and Palynol. 1994. 82. P. 17–35.
- Hicks S., Birks H.J.B. Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas // Veget. Hist. Archaeobot. Vol. 5. 1996. P. 257–272.
- Nicholas J. Pollen rain-present vegetation relations Starling Forest, New York // Bull. Torrey Bot. Club. 1970. Vol. 96. N 3. P. 361–369.
- Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A., Kosenko J.V. Representation of Picea pollen in modern and surface samples from Central European Russia // Veget. Hist. Archaeobot. 2015. Vol. 24. Iss. 2. P. 319–330.
- Pears N. Pollen analysis a review of some developments and interpretation problems // Scot. Geogr. Mag. 1977. N 93. P. 32–44.
- Pohl F. Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung // Isid. 1937. Abt. A. N 1–2. P. 112–172.
- Polevova S., Skjoth C., Severova E., Kosenko Y. Ragweed in aeropalynological spectrum of Moscow: long-distance transport or local flowering? // Proc. 6PMP Conference, 3–9 June 2007, Jurmala. Jurmala, 2007. P. 67–69.
- Rayner G., Ogden, C., Hayes V. Dispersion of fern spores into and Within a forest // Rhodora, 1976. Vol. 78. N 815. P. 473–487.
- Seppä H., Birks H.J.B., Odland A., Poska A., Veski S. A modern pollen-climate calibration set from Northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions // Journal of Biogeography. 2004. T. 31. № 2. C. 251–267.
- Tynsley H., Smith R. Surface pollen studies across a woodland/heath transition and their application to the interpretation of pollen diagrams // New Phytol. 1974. N 73. P. 547–565.
- Walker D. Vegetation's fourth dimension // New Phytol. 1982. Vol. 90. N 3. P. 419–429.

**FEATURES OF INTERPRETATION SUBFOSSIL SPORE-POLLEN  
SPECTRA VOLGA UPLAND (FOR PALAEOBOTANICAL  
RECONSTRUCTION)**

*N.V. Blagoveshchenskaya*

This paper analyzes of subfossil spore-pollen spectra of 197 surface samples in six regions of the Volga Uplands. It has been established that they are sufficiently reliably reflect the composition of the forest plant communities, but the degree of participation in the pollen spectra of some tree species are not always consistent with their role in plant communities. Therefore, the interpretation of fossil pollen-spore spectra obtained must be considered for each forest species correction factors. The content of pollen *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Alnus* spp., *Salix* spp. throughout the Volga Uplands significantly overstated in comparison with rocks in the woods. Moreover, with increasing opening area, the correction factor usually increases. On the contrary, the content of pollen broadleaf species, always underestimated compared to their role in plant communities. High correction factors for *Acer* spp., *Ulmus* spp., *Fraxinus excelsior* are associated with low productivity, volatility and poor preservation of pollen. They are about the same throughout the territory of the Volga Uplands, as well as for *Corylus avellana*, but the content of pollen in the spectra of rocks and plant communities in roughly equal. For *Quercus robur* increase correction factor depends on the increase in continental climate from west to east for *Tilia cordata* – from the expansion of forest land. The content of pollen in the spectra of *Picea abies* significantly underestimated in comparison with the role of breed in pine and pine-spruce-deciduous forests in the forest regions and significantly overstated in the open steppe, which is associated with the conditions for the separation of pollen. Pollen and spores of bushes, shrubs, herbaceous plants and mosses in the spectra adequately reflect the characteristics of different plant ecosystems of each region's Volga Upland. The data for all forest and forest-steppe regions of the study area were analyzed and compared with studies of other authors.

**Key words:** subfossil spore-pollen spectra, history of vegetations Volga Upland.

<sup>1</sup> Blagoveshchenskaya Nina Vasiljevna, Ulyanovsk State University, Faculty of Ecology, Department of General and Biological Chemistry (globularia@mail.ru).