ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЗАПОВЕДНИКЕ «КОСТОМУКШСКИЙ» (РОССИЯ) И В ОКРУЖАЮЩЕМ РЕГИОНЕ НА ФОНЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ В ГОЛОЦЕНЕ

Л. В. Филимонова

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Россия e-mail: filimonovaluda@mail.ru

Поступила: 17.08.2020. Исправлена: 05.02.2021. Принята к опубликованию: 25.01.2021.

В связи с современной климатической нестабильностью изучение естественных трендов развития растительности на фоне глобальных изменений климата актуально, особенно на территориях, которые были перекрыты последним Валдайским ледником, а также в дальнейшем не подверглись значительной антропогенной трансформации. Заповедник «Костомукшский», входящий в состав российско-финляндского заповедника «Дружба» и Зеленого пояса Фенноскандии, представляет собой эталон хорошо сохранившихся коренных северотаежных сосновых лесов. С целью получения реконструкции истории их становления в последениковое время выполнены стратиграфические, радиоуглеродные и палеоботанические (определение пыльцы, спор, макроостатков растений, водорослей *Pediastrum*) исследования озерно-болотных отложений двух разрезов болота Межсельговое. Для выявления общих тенденций и локальных особенностей развития суходольной растительности, а также заболачивания района исследований проведено сопоставление новых и ранее полученных автором статьи данных по разрезам болот Härkösuo и Isosuo из финской части заповедника «Дружба» и литературных палеогеографических материалов с близрасположенных территорий. Реконструкции динамики растительности выполнены со времени дегляциации района исследований в пребореале до настоящего времени на фоне изменения природной среды (в том числе палеоклиматических показателей), а также с учетом геоморфологии территории и антропогенного воздействия. Они опираются на 25 радиоуглеродных датировок. Установлено, что дегляциация территории российско-финляндского заповедника «Дружба» началась примерно 9700 лет назад по ¹⁴С (л.н.) / 11 160 календарных лет назад (кал.л.н.) и закончилась не позднее 9500 ± 70 л.н. (10.830 ± 160 кал.л.н.). По мере отступания ледника здесь распространились перигляциально-степные полынно-марево-разнотравные, тундровые (ерниково- и кустарничково-зеленомошные, ивовые и осоково-злаковые), а также лесотундровые березовые сообщества. Доля первых близ мест исследований была невысокой. К концу бореала уменьшились и площади, занимаемые тундровой растительностью. Наибольшее распространение в это время имели березовые редколесья. Они сменились березовыми и сосново-березовыми редкостойными лесами, которые были еще широко представлены на протяжении большей части бореала близ болот Межсельговое, Härkösuo $(9110 \pm 80$ л.н. $/10~300 \pm 100$ кал.л.н.) и Isosuo $(8370 \pm 60$ л.н. $/9370 \pm 80$ кал.л.н.). Значительное увеличение участия Pimus в составе лесов отмечено с 8750 ± 50 л.н. $(9750 \pm 120$ кал.л.н.) до максимума в конце бореала, что подтверждено датировками 8240 ± 60 л.н. $(9220 \pm 100 \text{ кал.л.н.})$ и 8090 ± 200 л.н. $(9000 \pm 260 \text{ кал.л.н.})$. Сосновые и березово-сосновые леса преобладали на протяжении всего атлантического периода. Потепление и увеличение влажности климата в это время способствовало тому, что леса приобрели среднетаежный облик, создало условия для расселения Alnus, возможно, Ulmus. Picea начала распространяться на территории исследований не позднее 5700 л.н. (6500 кал.л.н.) и со времени 5440 ± 40 л.н. $(6240 \pm 50 \text{ кал.л.н.})$ играла существенную роль в растительном покрове. Наибольшего распространения еловые леса достигли в суббореале, особенно после 3290 ± 70 л.н. (3520 ± 80 кал.л.н.), когда они согосподствовали с сосновыми лесами. Глобальное похолодание в начале субатлантического периода вызвало выпадение из растительного покрова района исследований и южнее расположенных территорий неморальных видов, изреживание сосновых и еловых лесов, в результате чего они приобрели северотаежный облик. Участие Рісеа в составе лесов снизилось, особенно в последние 800 (700) лет. В настоящее время здесь господствуют сосновые леса. Наряду с доминирующей растительностью, начиная с бореала, встречались березовые и ольхово-березовые постпирогенные сообщества, с атлантического времени – ольховники. К настоящему времени лесные массивы, пострадавшие от природных пожаров (молний), практически восстановились. Леса в основном девственные, поскольку не испытали существенного антропогенного воздействия. Согласно данным, заболачивание некоторых обводненных депрессий началось в пребореале $(9500 \pm 70 \text{ л.н.} / 10 830 \pm 160 \text{ кал.л.н.})$. В бореальное и атлантическое время улучшение прогрева обмелевших палеоводоемов способствовало сапропелеобразованию, зарастанию их водно-болотной растительностью и переходу на тельматический путь развития. Представленная в статье детальная реконструкция истории становления современных северотаежных сосновых лесов на фоне изменения палеоклиматических показателей в голоцене содержит информацию о вероятностных их изменениях в будущем при различных климатических сценариях. Особый интерес представляют сведения о времени миграции *Picea* на территорию российско-финляндского заповедника «Дружба», которые дополняют и уточняют имеющиеся картографические модели ее распространения на северо-западе России и на востоке Балтийского щита. Полученный комплекс палинологических и радиоуглеродных (20 датировок) данных может быть использован в дальнейшем для корреляции с палеогеографическими материалами из других регионов с целью реконструкции пространственно-временной динамики растительности.

Ключевые слова: Карелия, макроостатки растений, радиоуглеродное датирование, реконструкции палеорастительности, спорово-пыльцевой анализ, торфонакопление

Введение

Изучение истории растительности в послеледниковый период необходимо для выяснения естественных трендов ее развития и объяснения возможных изменений растительного покрова современных ландшафтов в будущем при различных климатических сценариях. Особое внимание в рамках данной проблематики уделяют территориям, которые подверглись непосредственному воздействию последнего Валдайского ледника, в том числе Карелии (Елина, 1981; Elina & Filimonova, 1996; Елина и др., 2000; Wohlfarth et al., 2002, 2004; Vasari et al., 2007; Elina et al., 2010). Здесь все ландшафтные изменения, вызванные глобальным потеплением климата, происходили динамично и нашли свое отражение в «летописи» отложений. Из них наиболее перспективны для палеогеографических исследований озерно-болотные отложения, поскольку они содержат информацию о природно-климатических изменениях регионального и глобального характера (Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005; Kuosmanen et al., 2016a,b), физико-географических условиях, существовавших на окружающей территории, в озере и болоте, а также сукцессиях суходольной и водно-болотной растительности (Елина и др., 2000; Elina et al., 2010; Филимонова, 2020), динамике уровенного режима палеоводоемов, их зарастания и заторфовывания (Елина и др., 1984; Филимонова, 2010; Филимонова, Лаврова, 2017). Со всех этих позиций проведенные палеогеографические исследования озерно-болотных отложений, отобранных на болоте Межсельговое из заповедника «Костомукшский», расположенного на северо-западе Карелии, представляют значительный интерес. Этот регион дольше других был покрыт ледником. Он находится к западу от краевых ледниковых образований сальпаусселькя II (Niemelä et al., 1993), сформировавшихся во время позднедриасового похолодания. Возраст их примерно 11 800-11 600 календарных лет назад (кал.л.н.) (Saarnisto & Saarinen, 2001; Lunkka et al., 2004) или 10 200–10 000 лет назад по ¹⁴С (л.н.). Окончательная дегляциация территории Карелии началась в голоцене, во время так называемого половецкого потепления и происходила в интервале 10 000–9500 л.н. (Лукашов, Экман, 1980; Елина и др., 2000; Elina et al., 2010).

В настоящее время территория заповедника «Костомукшский» представляет собой типичный природный комплекс северной тайги, почти не трансформированный человеческой деятельностью. Имея приграничное расположение он входит в состав российско-финляндского заповедника

«Дружба» и вместе с другими охраняемыми природными территориями в Зеленый пояс Фенноскандии, протянувшийся вдоль российско-норвежской и российско-финской границ от Баренцева до Балтийского моря. Последний включает тундру, лесотундру и таежные леса. Он используется нами в качестве полигона для проведения сравнительных палеогеографических исследований (Елина и др., 2000; Elina et al., 2010; Kuznetsov et al., 2012; Филимонова, 2020). Заповедник «Дружба» является эталоном хорошо сохранившихся коренных северотаежных сосновых лесов. В финской его части информация по динамике растительности с пребореала до современности была получена автором статьи ранее при изучении отложений разрезов болот Isosuo и Härkösuo и в кратком виде опубликована вместе с другими материалами их комплексного исследования в рамках российскофинляндского проекта (Kuznetsov et al., 2012.). Для заповедника «Костомукшский» данные по истории растительности получены впервые.

Цель представленной работы – реконструкция динамики растительности в заповеднике «Костомукшский» и в окружающем регионе со времени его дегляциации до современности. Для ее достижения проведены исследования озерно-болотных отложений, отобранных на болоте Межсельговое. Выполнено сопоставление и обобщение новых и ранее полученных автором палеогеографических данных, а также сведений, имеющихся в литературе, с целью выявления общих тенденций и особенностей развития суходольной растительности и заболачивания района исследований.

Материал и методы

Территория исследования

Заповедник «Костомукшский» (492.76 км²) расположен на северо-западе Карелии близ границы с Финляндией (рис. 1) в пределах Балтийского кристаллического щита на восточном склоне Западно-Карельской возвышенности в подзоне северной тайги. Климат умеренно континентальный: зима – долгая, мягкая и с частыми оттепелями, лето короткое, прохладное и дождливое, довольно холодная весна и теплая осень – продолжительные. Из-за недостатка тепла и низкой испаряемости увлажнение избыточное. Преобладающие ветры летом и весной - северо-восточные. Рельеф преимущественно холмисто-грядовый денудационнотектонического происхождения. Коренные породы частично перекрываются тонким слоем моренных отложений, а местами выходят на поверхность, образуя скальные комплексы. В понижениях между

холмами и грядами располагаются озера, реки и болота. Основные типы почв в заповеднике «Костомукшский» – подзолистые, болотно-подзолистые и болотные. Они характеризуются повышенной кислотностью и низким содержанием минеральных веществ. Леса занимают более 60% его территории, воды – около 23%, болота – 12%, остальные категории земель (редины, гари, сенокосы и др.) – менее 5%. В лесном покрове доминируют сосновые леса (почти 85%), менее представлены ельники (около 16%) и мелколиственные (березняки, осинники, ивняки) леса (0.5%). Более 70% составляют древостои в возрасте 80–160 лет, почти 7% – лесные сообщества старше 200 лет (Громцев, 2009).

Материалы и методы исследования

С целью получения данных по динамике суходольной и водно-болотной растительности выполнены палеоботанические и радиоуглеродные исследования двух разрезов озерно-болотных отложений, отбуренных на верховом кустарничково-пушицево-сфагновом болоте Межсельговое (1000 м²), расположенном на территории заповедника «Костомукшский» (рис. 1: 1,2), близ его восточной границы (64.578611° N, 30.369444° E), у подножия высокой сельги. Разрез Межсельговое-1 (0–731 см) отобран в центральной части болота, в 15 м от зарастающей ламбы, разрез Межсельговое-2 (700–830 см) – на ее берегу.

На палеоботанические анализы болотные и озерные отложения взяты послойно сверху вниз ручным буром системы Инсторфа (диаметр челнока 5 см): торфа — через 10—15 см, сапропель и глины — через 5—10 см. Поверхностные 5-см образцы из близрасположенных болотных и окружающих лесных сообществ, а также 10-см слои слабо разложившегося торфа до глубины 50 см были срезаны ножницами. В местах отбора сделаны геоботанические описания растительности. На радиоуглеродное датирование в разрезе Межсельговое-1 взяли два образца торфа (287—300 см и 487—500 см) и один образец заиленного сапропеля (700—712 см), лежащего на слое глины с песком и камешками.

При обработке проб для палинологического анализа применяли стандартные методы (щелочной Поста, ацетолизный Эрдтмана и сепарационный В.П. Гричука) в модификации Филимоновой (2015). При идентификации пыльцы и спор использовали справочники-определители (Мооге et al., 1991), эталонную коллекцию микрофоссилий, собственную картотеку рисунков и описаний.

В каждом образце определяли не менее 500 пыльцевых зерен древесных растений. Спорово-пыльцевые диаграммы (СПД) построены с использованием компьютерных программ TILIA, TILIA GRAPH и TGView (Grimm, 1990, 2004). Сначала устанавливали процентное соотношение между четырьмя группами микрофоссилий: деревьев, кустарников и кустарничков, трав, споровых. Затем сумму пыльцы первых двух групп (пыльца древесных) принимали за 100% и определяли вклад (в %) составляющих ее таксонов. Содержание (в %) идентифицированных таксонов пыльцы трав рассчитывали от суммы пыльцы древесных и трав, спор – от суммы пыльцы древесных и спор. Примененный метод расчета позволяет избежать искажения СПД при высоком содержании в отдельных слоях микрофоссилий Сурегасеае, Роасеае и некоторых споровых растений. Параллельно с палинологическим исследованием в образцах проведено видовое определение водорослей *Pediastrum* (по: Komárek & Jankovská, 2001). Макроостатки растений изучены как в органогенных, так и в минеральных отложениях. Определения ботанического состава торфа выполнены по общепринятым методикам (Короткина, 1939).

При обсуждении палинологических данных и проведении реконструкций динамики растительности в регионе исследований использованы также палеогеографические материалы, полученные автором статьи ранее при изучении отложений болот Isosuo (64.566667° N, 29.85° E, 250 м н.у.м.) и Härkösuo (64.2° N, 30.433333° E, 235 м н.у.м.), расположенных на территории Финляндии, в пределах российско-финляндского заповедника «Дружба» (рис. 1: 3,4). Обе опубликованные СПД пребореального возраста, имеют в сумме 17 радиоуглеродных датировок (Kuznetsov et al., 2012). Кроме того привлечены литературные данные по близлежащим к заповеднику «Костомукшский» территориям: СПД Заячье (64.634722° N, 30.6675° E) – бореального, СПД Последнее (64.605833° N, 30.563056° E) и Носуо с одной датировкой по ¹⁴С (64.579167° N, 30.829444° E) - пребореального возраста (Елина, 1981; рис. 1: 5-7), а также СПД двух озер (64.543611° N, 30.736389° Е и 64.343056° N, 31.454444° E), имеющие по две радиоуглеродные датировки (Шелехова, Лаврова, 2020; рис. 1: 8,9). Приведены также данные палеоклиматических показателей ($t_{\rm cp}^{\ \circ}$ июля, $t_{\rm cp}^{\ \circ}$ января, $t_{\rm cp}^{\ \circ}$ года, среднегодовое количество осадков) на протяжении голоцена для территории Карелии (Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005).

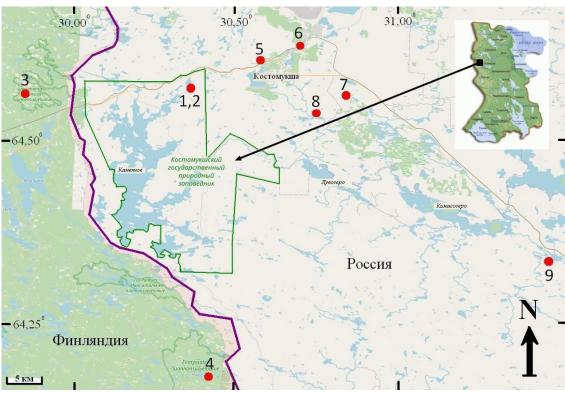


Рис. 1. Картосхема района исследований. Кружками и цифрами обозначены разрезы, для которых имеются спорово-пыльцевые диаграммы. Обозначения: 1 – Межсельговое-1, 2 – Межсельговое-2, 3 – Isosuo, 4 – Härkösuo, 5 – Последнее, 6 – Заячье, 7 – Hocyo, 8 – Озеро II, 9 – Озеро I.

Fig. 1. Map of the study area. Dots and numbers indicate sections for which spore-pollen diagrams are available. Designations: 1 – Mezhselgovoe-1, 2 – Mezhselgovoe-2, 3 – Isosuo, 4 – Härkösuo, 5 – Posledneye, 6 – Zayachye, 7 – Nosuo, 8 – Lake II, 9 – Lake I.

Результаты и обсуждение Стратиграфия разрезов

Разрез Межсельговое-1 отбурен на кустарничково-сфагновой гряде до глубины 731 см и представлен органогенными (712 см) и минеральными (19 см) отложениями: фускум торф (0–70 см), сфагново-пушицевый и пушицево-сфагновый верховой (70–90 см), пушицево- и шейхцериевосфагновый, шейхцериевый, осоково- и сфагновошейхцериевый переходный (до 537 см), осоково- и травяно-сфагновый (до 600 см) и сфагновый низинный (до 622 см) торф, сапропелевидный торф (до 638 см), сапропель (до 700 см), заиленный сапропель (до 712 см), глина с песком и камешками (до 731 см). Разрез Межсельговое-2, отобранный с глубины 700-830 см, включает отложения озерного происхождения: 110 см сапропеля и 20 см глины с примесью сапропеля.

Радиоуглеродное датирование

Для органогенных отложений разреза Межсельговое-1 получены 3 радиоуглеродные датировки (табл.) в лаборатории Санкт-Петербургского государственного университета. Они хорошо согласуются между собой и с определениями относительного возраста отложений

на основе палинологического анализа. Калиброванный возраст датированных образцов (табл.) рассчитан с использованием программы OxCal (https://c14.arch.ox.ac.uk/oxcal.html) на основе калибровочной кривой IntCal20 (Reimer et al., 2020).

Спорово-пыльцевые диаграммы и описание палинозон

В разрезе Межсельговое-1 палинологически исследованы озерные и болотные отложения (11 и 49 образцов соответственно), в разрезе Межсельговое-2 – только озерные осадки (24 пробы). По результатам спорово-пыльцевого анализа построены СПД Межсельговое-1 (рис. 2) и Межсельговое-2 (рис. 3). В первой из них значения (в %) пыльцы трав, встреченной в незначительном количестве и неопределенной суммированы и составляют кривую Varia (рис. 2). Периодизация СПД Межсельговое-1 и Межсельговое-2 проведена на основе сопряженного анализа палинологических и радиоуглеродных данных, а также сопоставления с СПД Isosuo и Härkösuo, для которых получено 17 датировок по 14 С (Kuznetsov et al., 2012). При этом мы придерживались схем хронологического разделения позднеледниковья и голоцена Северной Евразии (Хотинский, 1977, 1987) и Карелии (Елина, 1981).

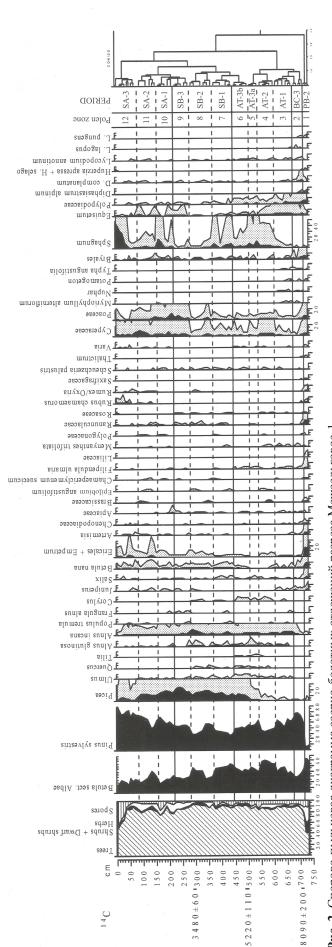


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма озерно-болотных отложений разреза Межсельговое-1. **Fig. 2.** Spore-pollen diagram of lacustrine-paludal sediments in Mezhselgovoe-1 section.

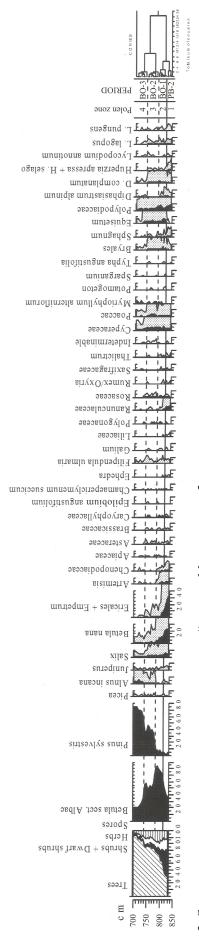


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма озерных отложений разреза Межсельговое-2. **Fig. 3.** Spore-pollen diagram of lacustrine sediments in Mezhselgovoe-2 section.

Таблица. Радиоуглеродный и калиброванный возраст органогенных отложений разреза Межсельговое-1					
Table. Radiocarbon and calibrated ages of organogenic sediments in Mezhselgovoe-1 section					

Глубина		Возраст			Лабораторный
Глубина (см)	Тип отложений	радиоуглеродный	калиброванный	календарный	№ образца
		(л.н.)	(кал.л.н.)	(кал.л.н.)	
287–300	торф	3480 ± 60	3750 ± 80	3840-3640	ЛУ-6499
				(68.3%)	
487–500	торф	5220 ± 110	6000 ± 140	6190-5890	ЛУ-6500
				(68.3%)	
700–712	сапропель заиленный	8090 ± 200	9000 ± 260	9280-8650	ЛУ-6501
				(68.3%)	

Палинозона ПЗ-1 в обеих диаграммах отнесена ко второй половине пребореала (РВ-2, рис. 2, рис. 3). В разрезе Межсельговое-1 отложения этого времени представлены слоем глины мощностью 19 см, в Межсельговое-2 – глиной с примесью сапропеля (20 см). Характерно максимальное для разрезов содержание пыльцы кустарников и кустарничков (19–22% и 28–40%), трав (27–28% и 15–19%) и наименьшее – пыльцы деревьев (42-43% и 29-43% соответственно). Большую часть в спектре древесных растений составляет пыльца Betula sect. Albae (Betula pubescens Ehrh. и В. czerepanovii N.I.Orlova). Пыльцы Pinus sylvestris L. немного (6-8% и 2-5%), *Picea* – менее 1%, встречается спорадически. Вклад пыльцы Betula nana L. (8–10% и 19–23%), *Salix* (3–5% и 4–7%) и Ericales (15-20% и 15-34% соответственно) больше в нижней части ПЗ-1 и снижается к ее верхней границе. В спектре пыльцы трав представлены различные таксоны, в том числе Artemisia и Chenopodiaceae, в споровом - больше всего Polypodiaceae и Lycopodiaceae (рис. 2, рис. 3).

ПЗ-2 (712–670 см, сапропель) в разрезе Межсельговое-1 по своему составу резко отличается от ПЗ-1. Согласно датировке 8090 ± 200 л.н. $(9000 \pm 260 \text{ кал.л.н.})$ слоя заиленного сапропеля с глубины 700-712 см (табл., рис. 2) она сформировалась в самом конце бореала (ВО-3), то есть отложения большей части этого периода отсутствуют. Установлено, что ПЗ-2 соответствует верхняя палинозона (737–700 см) в СПД Межсельговое-2 (рис. 3). Обе они характеризуются значительным увеличением количества пыльцы деревьев (74–90% и 84–93%), особенно Pinus sylvestris (49-67% и 61-75%) и, как следствие, снижением доли пыльцы Betula sect. Albae сначала до 46% и 35%, а на протяжении палинозоны – до 29% и 20% соответственно, а также незначительным вкладом пыльцы Betula nana, Salix и Ericales (рис. 2, рис. 3). К верхней границе суммарное содержание пыльцы трав уменьшилось в обоих разрезах до 2%. Наибольшее разнообразие пыльцы гидрофитов отмечено в сапропеле из разреза Межсельговое-1 (рис. 2). Формирование палиноспектров в конце бореала подтверждают аналогичные палинологические данные, полученные для разрезов Isosuo и Härkösuo, в последнем из которых бореальный максимум пыльцы сосны зафиксирован со времени 8240 ± 60 л.н. $/ 9220 \pm 100$ кал.л.н. (Kuznetsov et al., 2012).

В разрезе Межсельговое-2 между выше описанными палинозонами имеются еще две, которые по соотношению составляющих их компонентов соответствуют палинозонам, сформировавшимся в разрезах Isosuo и Härkösuo на протяжении большей части бореала (в ВО-1 и ВО-2). Для нижней из них (810-780 см, ВО-1) характерен максимум пыльцы Betula sect. Albae (72–84%), небольшой вклад пыльцы Pinus sylvestris (4-9%), уменьшение доли пыльцы трав и особенно кустарничков (рис. 3). В соответствующей палинозоне из СПД Härkösuo получена датировка 9110 ± 80 л.н. / 10300 ± 100 кал.л.н. (Kuznetsov et al., 2012). Палиноспектры слоя сапропеля с глубины 780-737 см, накопившегося в ВО-2, очень четко выделяются в СПД Межсельговое-2 (рис. 3) начавшимся подъемом кривой пыльцы *Pinus* sylvestris (максимально до 46%) и снижением количества пыльцы Betula sect. Albae до 48%. В двух верхних пробах (750-737 см) доля последней несколько увеличилась (55–57%), а пыльцы Pinus sylvestris уменьшилась (38-40%), встречена пыльца Epilobium angustifolium L. и угольные частицы. Аналогичные изменения СПС отмечены в отложениях, сформировавшихся в разрезах Härkösuo и Isosuo, в интервале, нижняя граница которого датирована возрастом 8750 ± 50 л.н. / 9750 ± 120 кал.л.н., верхняя -8370 ± 60 л.н. / 9370 ± 80 кал.л.н. (Kuznetsov et al., 2012). Таким образом, палинологические данные разреза Межсельговое-2, удачно дополнили материалы,

полученные при изучении отложений разреза Межсельговое-1. Далее продолжено описание палинозон СПД Межсельговое-1.

ПЗ-3 (670-600 см, сапропель, сапропелевидный торф, торф), соответствующая началу атлантического периода (АТ-1), расположена над бореальным максимумом пыльцы *Pinus* sylvestris, доля которой в спектре древесных растений начинает снижаться, а пыльцы Betula sect. Albae и Alnus incana (L.) Moench возрастать (рис. 2). Пыльца Picea, Ulmus, Betula nana, Juniperus, Salix и Ericales встречается спорадически, причем единично или в незначительном количестве. Появление пыльцы Menyanthes trifoliata L., увеличение количества спор Equise*tum*, а в нижней половине ПЗ-3 встречаемости пыльцы гидрофитов свидетельствует о происходившем зарастании водоема. Началу торфонакопления в месте отбора образцов соответствует подъем кривой спор Sphagnum в верхней части ПЗ-3 (рис. 2).

ПЗ-4 (600–537 см, торф, АТ-2) характеризуется дальнейшим уменьшением содержания пыльцы *Pinus sylvestris* на фоне увеличения количества пыльцы *Betula* sect. *Albae* (рис. 2). Нижней границе ПЗ-4 соответствует эмпирическая граница пыльцы *Picea* (0.5–1.0%), присутствующей выше по разрезу постоянно. Пыльца *Ulmus* (0.3–0.5%) образует в СПД непрерывную кривую, а пыльца *Quercus* и *Tilia* встречается спорадически. Отмечено локальное увеличение количества пыльцы Cyperaceae и спор *Sphagnum*. В большинстве образцов присутствовали пыльца *Epilobium angustifolium*, *Calluna vulgaris* (L.) Hull и угольные частицы, что свидетельствует о пожарах в это время.

В ПЗ-5 (537–500 см, торф, АТ-3а) содержание пыльцы *Pinus sylvestris* несколько больше, чем пыльцы *Betula* sect. *Albae*, отмечен максимум пыльцы *Alnus glutinosa* (L.) **Gaertn**. С нижней границы этой палинозоны наблюдается подъем кривой пыльцы *Picea* (2–3%) в СПД. Вклад пыльцы Сурегасеае снижается, а спор *Sphagnum* – возрастает. То, что нижние слои переходного осоковосфагнового торфа, в которых сформировалась эта палинозона, накопились в первой половине АТ-3, свидетельствует радиоуглеродная датировка вышележащего слоя торфа.

Начало ПЗ-6 (500–440 см, торф, АТ-3b) датировано возрастом 5220 ± 110 л.н. (6000 \pm 140 кал.л.н.). Характерно существенное увеличение доли пыльцы Picea (6–13%) на фоне примерно одинакового содержания пыль-

цы *Pinus sylvestris* и *Betula* sect. *Albae*. Вклад пыльцы *Ulmus, Quercus* и *Tilia* по отдельности не превышает 0.3–0.8%, суммарный – наибольший для разреза (1.0–1.6%). С ПЗ-6 вверх по разрезу пыльца *Betula nana* и Ericales присутствует постоянно, образуя в СПД непрерывные кривые. О локальном происхождении пыльцы свидетельствуют находки макроостатков этих растений в торфе (в сумме до 15%).

В ПЗ-7 (440–362 см, торф), соответствующей началу суббореального периода (SB-1), количество пыльцы *Pinus sylvestris* уменьшается, а *Betula* sect. *Albae* и *Picea* (9–14%) возрастает. Пыльца *Tilia*, начиная с ПЗ-7, отсутствует, *Ulmus* и *Quercus* – встречается в меньшем количестве, спорадически. Во всех пяти исследованных слоях отложений присутствовали угольные частички, в трех из них – пыльца *Epilobium angustifolium*, что является подтверждением частых пожаров.

В ПЗ-8 (362–275 см, торф, SB-2) вклад пыльцы Picea и Pinus sylvestris сначала довольно высокий (15-20% и 47-48%), а к верхней границе снижается (до 12% и 29% соответственно). При этом содержание пыльцы Betula sect. Albae возрастает с 27% до 47%, Alnus incana – с 2% до 10%. В верхней части ПЗ-8 встречена пыльца *Epilobium angustifolium*, Calluna vulgaris И угольные частички. Датировка 3480 ± 60 л.н. $(3750 \pm 80 \text{ кал.л.н.})$ слоя торфа с глубины 287–300 см подтверждает формирование ПЗ-8 в SB-2.

Для ПЗ-9 (275–212 см, торф, SВ-3) характерно максимальное для разреза содержание пыльцы *Picea* (17–25%) на фоне увеличения вклада пыльцы *Pinus sylvestris* и снижения доли пыльцы *Betula* sect. *Albae* и *Alnus incana*. Пыльца *Quercus*, начиная с ПЗ-9, отсутствует, а *Ulmus* – продолжает встречаться спорадически. С нижней границы ПЗ-9 вверх по разрезу отмечено локальное увеличение количества пыльцы Сурегасеае и Poaceae.

В ПЗ-10 (212–150 см, торф), соответствующей началу субатлантического периода (SA-1), продолжилось увеличение доли пыльцы *Pinus* (до 61%). При этом содержание пыльцы *Picea* и *Betula* sect. *Albae* снизилось к верхней границе до 16% и 18% соответственно. Два пика спор *Sphagnum* в СПД (рис. 2) связаны с активным спороношением распространившегося в месте бурения *S. papillosum* Lindb.

В начале ПЗ-11 (150–70 см, торф, SA-2) содержание пыльцы *Pinus sylvestris* и *Picea*

уменьшается (до 39% и 11% соответственно), а *Betula* sect. *Albae* и Ericales – увеличивается (до 42% и 4%). То, что эти изменения были обусловлены пожаром, подтверждает присутствие в образцах пыльцы *Epilobium angustifolium* и угольных частичек. Во второй половине палинозоны доля пыльцы *Pinus sylvestris* резко возрастает и к верхней границе достигает 63%.

В ПЗ-12 (0–70 см, фускум-торф, SA-3) отмечено максимальное для разреза содержание пыльцы *Pinus sylvestris* (61–78%) и снижение доли пыльцы *Picea* до 3–7%. На протяжении большей части палинозоны доля пыльцы деревьев была высокой (85–90%). Однако в трех исследованных слоях фускум-торфа (0–25 см) она снизилась до 51–67%, что было обусловлено попаданием в них большого количества спор *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Н. Klinggr. (26–43%), растущего в месте отбора разреза Межсельговое-1, то есть проявлением узколокальной составляющей палиноспектров.

Данные идентификации водорослей Pediastrum

В озерных отложениях разрезов Межсельговое-1 и Межсельговое-2 в небольшом количестве встречены водоросли *Pediastrum*. Наиболее представлены и разнообразны они были во втором из них. Идентифицированы виды, встречающиеся как в позднеледниковье, так и в голоцене, – *P. boryanum* var. *boryanum* (Turp.) Menegh, *P. boryanum* var. *longicorne* Reinsch, *P. duplex* var. *rugulosum* Racib., а в пребореальных отложениях – также *P. integrum* var. *integrum* Naegeli и *P. kawraiskyi* Schmidle, типичные для холодных, глубоководных водоемов.

Обсуждение палеогеографических данных

Реконструкция динамики растительности на фоне изменения природной среды

В результате новых и ранее проведенных палеогеографических исследований установлено, что во второй половине пребореала территория российско-финляндского заповедника «Дружба» была уже свободна от ледника, и на ней шло формирование различных растительных сообществ. Это подтверждено палинологическими и макрофоссильными данными, определениями относительного возраста отложений при периодизации 4-х авторских СПД (рис. 2, рис. 3; Kuznetsov et al., 2012) и радиоуглеродной датировкой 9500 ± 70 л.н. (10 830 ± 160 кал.л.н.) базального слоя торфа с

примесью песка из разреза Isosuo. Полученные данные согласуются с другими палеогеографическими реконструкциями для региона исследований и уточняют их для заповедника «Костомукшский» и окружающей его территории. Согласно литературным источникам (Hyvärinen, 1973; Vasari et al., 1996; Елина и др., 2000; Saarnisto & Saarinen, 2001; Lunkka et al., 2004; Elina et al., 2010) северо-западная часть Карелии 10 000 л.н. (11 600 кал.л.н.) была еще покрыта ледником. Дегляциация ее проходила в интервале 10 000-9500 л.н. (Лукашов, Экман, 1980; Елина и др., 2000; Elina et al., 2010). По данным Шелеховой, Лавровой (2020) район двух исследованных ими озер (рис. 1: 8,9), находящийся в 33 км от краевых ледниковых образований стадии сальпаусселькя II, возраст которых оценивается в 10 200-10 000 л.н. (11 800-11 600 кал.л.н.), освободился ото льда примерно 9800–9600 л.н. (11 630–11 430 кал.л.н.). При расчетах учитывалась скорость отступания ледника 20 км/100 лет (Демидов, 2005). Если это значение использовать от датировки 9500 ± 70 л.н., полученной для разреза болота Isosuo, то находящаяся к востоку от него котловина современного болота Межсельговое (рис. 1: 1,2), была свободной ото льда уже 9625 л.н. или, согласно новой калибровочной кривой IntCal20 (Reimer et al., 2020), 10 980 кал.л.н., болота Hocyo (рис. 1: 7) – 9750 л.н. (11 200 кал.л.н.), Озера I (рис. 1: 9) – 9900 л.н. (11 280 кал.л.н.). Согласно расчетам, дегляциация территории заповедника «Костомукшский» началась после 9700 л.н. (11 160 кал.л.н.) и закончилась примерно 9550 л.н. (10 920 кал.л.н.).

Таяние и деградация ледникового покрова были обусловлены глобальным потеплением климата в начале пребореального периода с максимумом $\sim 10~000$ л.н. Во время последнего $t_{_{\text{CD}}}^{}$ июля увеличилась по сравнению с концом позднего дриаса на 3° С, января – 4° С, года – 3° С, количество осадков возросло на 75 мм/год. В дальнейшем были два похолодания и два потепления (рис. 4), при этом t_{cp}° июля были ниже современной на 4-5°C, января -6-9°C, года -5-7°C, среднегодовое количество осадков меньше на 150-200 мм (Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). Из этого следует, что климат в то время, когда территория исследований уже освободилась от ледника, и на ней формировался растительный покров, был нестабильный, значительно суше и холоднее, чем в настоящее время.



Рис. 4. Динамика растительности на территории заповедника «Костомукшский» и в окружающем регионе на фоне изменения климата в голоцене. Обозначения: ΠC – палеосообщества, T – тундра, JT – лесотундра, CT – северная тайга, CpT – средняя тайга. Палеоклиматические показатели показаны относительно современных их значений: t_{vl} °= +15°C, t_{l} °= -12°C, $t_{rода}$ ° = 0.5°C, количество осадков = 535 мм/год (реконструкция по: Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). **Fig. 4.** Vegetation dynamics in the Kostomuksha State Nature Reserve and surroundings in the context of climate change in the Holocene. Designations: ΠC – palaeocommunities, T – tundra, JT – forest-tundra, CT – northern taiga, CpT – middle taiga. Paleoclimatic indicators are given relatively to their current values: t_{vl} °= +15°C, t_{vear} ° = 0.5°C, precipitation = 535 mm/year (reconstruction according to Klimanov & Elina, 1984; Filimonova & Klimanov, 2005).

Установлено, что после дегляциации территории здесь распространились перигляциально-степные полынно-маревые, тундровые и лесотундровые березовые сообщества. Маревые (Chenopodiaceae) принимали участие в зарастании обводненного субстрата, освобождавшегося при таянии ледника, а в дальнейшем - при падении уровня послеледниковых водоемов, встречались на каменистых и мелкощебнистых грунтах. Полыни (Artemisia) произрастали в сухих местообитаниях, а также вместе с галофитами – на засоленных участках территории исследования. На склонах гряд преимущественное распространение имели кустарничково-травянозеленомошные и кустарничково-плауноволишайниковые тундры (Betula nana, Salix, Ericales, Rubus chamaemorus L., Asteraceae, Chamaepericlymenum suecicum (L.) Asch. & Graebn., Draba, Dryas, Ephedra, Oxyria, Saxifraga, Thalictrum alpinum L., Diphasiastrum alpinum L., D. complanatum (L.) Holub, Lycopodium lagopus Zinserl. ex Kuzen, L. pungens Alderw., Huperzia, Bryophytina). Здесь же, но в более влажных местообитаниях, небольших депрессиях рельефа сформировались ерниково-зеленомошные ценозы, у водоемов и болот - сфагновые ерники. В ложбинах с обильным, проточным увлажнением, а также по ручьям и близ озер встречались ивняки зеленомошные и травяные, часто с Cyperaceae. К этим же местообитаниям были приурочены разнообразные травянистые сообщества, в состав которых входили Filipendula ulmaria (L.) Maxim., Galium, Geum, Polygonum bistorta L., P. viviparum L., Potentilla, Rumex, виды из семейств Apiaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Poaceae, Primulaceae и Ranunculaceae. В первое время после дегляциации территории участие древесных пород в растительном покрове было незначительным. Betula pubescens и Betula czerepanovii произрастали единично, а также формировали небольшие лесотундровые сообщества в наиболее благоприятных для них местообитаниях. Редколесья с преобладанием последней встречались на склонах гряд и холмов, песчаных и супесчаных равнинах. Лесотундровые сообщества из Betula pubescens предпочитали более влажные и благоприятные почвенные условия, распространялись в основном у подножия гряд и холмов, близ водоемов. О несомкнутости растительного покрова в пребореале свидетельствуют минеральный состав отложений в исследованных разрезах, низкая насыщенность их микрофоссилиями, присутствие пыльцы Juniperus, Ephedra и довольно большого количества спор различных Lycopodiaceae (рис. 2, рис. 3).

В пребореальное время началось заторфовывание некоторых обводненных депрессий, что подтверждает радиоуглеродная датировка 9500 ± 70 л.н. $(10~830 \pm 160$ кал.л.н.) базального слоя торфа с примесью песка из разреза Isosuo (Kuznetsov et al., 2012). Мелководья палеоводоемов также начали зарастать водно-болотной растительностью. Но этот процесс сдерживался их глубоководностью, поступлением холодных талых вод и еще довольно суровыми климатическими условиями. Об этом свидетельствует присутствие в отложениях палеоводоема Межсельговое водорослей Pediastrum integrum var. integrum и P. kawraiskyi, характерных для холодных и глубоководных водоемов. Примерно в 140 км южнее его, в районе пос. Лендеры и соседних районах Финляндии, находящихся также в пределах краевого пояса стадии сальпаусселькя II, начало накопления органики в озерах отмечено в интервале от 9700 ± 150 л.н. до 9540 ± 300 л.н. или 11 200-10~600 кал.л.н. (Ekman & Iliyn, 1995).

Согласно полученным данным, смены растительных сообществ на первых этапах формирования растительного покрова в районе исследований происходили значительно быстрее, чем в среднетаежной подзоне Карелии (Елина и др., 2000; Wohlfarth et al., 2002, 2004; Elina et al., 2010; Filimonova & Lavrova, 2014; Филимонова, 2020). В пребореале по мере дегляциации территории, которая закончилась не позднее 9500 ± 70 л.н. (10830 ± 160 кал.л.н.),

распространились перигляциально-степные, тундровые и лесотундровые сообщества. В конце периода доля первых была невысокой, уменьшились площади, занимаемые тундрами, наибольшее распространение имели березовые редколесья. Они сменились березовыми и сосново-березовыми редкостойными лесами, которые были широко представлены на протяжении значительной части бореала, в том числе близ исследованных болот в российско-финляндском заповеднике «Дружба». Об этом свидетельствуют высокое содержание пыльцы Betula sect. Albae во всех СПД из региона исследований (рис. 1), датированное в разрезе Härkösuo возрастом 9110 ± 80 л.н. / 10 300 \pm 100 кал.л.н. (Kuznetsov et al., 2012). Ее доминирование при низком содержании пыльцы *Pinus* (5%) в СПД Озеро I (рис. 1: 9) отмечено 9140 ± 220 л.н. / 10320 ± 330 кал.л.н. (Шелехова, Лаврова, 2020). Увеличение участия Pinus sylvestris в составе лесов близ болота Härkösuo зафиксировано со времени 8750 ± 50 л.н. (9750 ± 120 кал.л.н.), у болота Isosuo -8370 ± 60 л.н. (9370 ± 80 кал.л.н.). Максимального распространения сосновые леса достигли в конце бореала, в интервале от 8240 ± 60 л.н. $(9220 \pm 100 \text{ кал.л.н.})$ до 8090 ± 200 л.н. (9000 ± 260 кал.л.н.). Последняя датировка получена для СПД Межсельговое-1 (рис. 2). О редкостойности лесов в бореальное время свидетельствует присутствие в их составе, согласно данным палинологического анализа, Juniperus и значительного количества разнообразных Lycopodiaceae.

Распространение северотаежных лесов в бореале на территории исследования и в окружающем регионе проходило на фоне существенного потепления климата и дефицита влажности. Начался период при довольно низких температурах и количестве осадков меньшем, чем в настоящее время на 175 мм/год. В максимум потепления 8500 л.н. температурные показатели были близки к современным, осадков выпадало меньше на 25 мм/год. В похолодание 8200 л.н. значения эти вновь снизились (рис. 4; Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). Таким образом, в бореальное время в основном было прохладнее и суше, чем в настоящее время. Благоприятный климат и снижение уровня грунтовых вод в результате продолжающегося гляциоизостатического подъема Балтийского щита способствовали распространению Pinus sylvestris, что нашло отражение в СПД, полученных в районе исследований (рис. 2; Елина, 1981; Kuznetsov et al., 2012; Шелехова, Лаврова, 2020), а также на других территориях северо-запада России (Елина и др., 2000; Elina et al., 2010; Filimonova & Lavrova, 2014; Savelieva et al., 2019; Филимонова, 2020). Это же создало условия для болотообразования. Согласно полученным данным (Kuznetsov et al., 2012), началось заторфовывание тектонической депрессии, приведшее к образованию болота Härkösuo, причем сразу с отложения мезотрофного торфа, базальный слой которого датирован возрастом 9110 ± 80 л.н. $(10~300 \pm 100$ кал.л.н.). В середине бореала с распространения березово-травяно-сфагновых сообществ началось заболачивание котловины и накопление 1.5-м толщи низинного березового и березово-сфагнового торфа болота Заячье (Елина, 1981). Значительное снижение уровня воды в палеоводоеме Межсельговое, а также Последнее, Носуо (Елина, 1981) и ряде других привело к их обмелению. Это, на фоне существенного потепления климата, улучшило их прогрев и вызвало распространение планктона, бентоса и гидрофитов, что способствовало отложению сапропеля. В прибрежной части некоторых из них, вероятно, уже сформировались болотные палеосообщества, и шло торфонакопление.

Атлантический период – время климатического оптимума голоцена. На его протяжении t_{cp}° июля были на 1.0–2.5°С, января – 1-4°С, года -1-3°С выше, чем в настоящее время. Количество осадков на 25-75 мм превышало современный уровень и только 5200 л.н. было близко к нему (рис. 4; Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). На территории заповедника «Костомукшский» и в окружающем регионе по-прежнему преобладали сосновые и березово-сосновые леса. Это подтверждают палинологические данные всех изученных разрезов (рис. 1, рис. 2) и полученные датировки 7340 ± 90 л.н. / 8160 ± 100 кал.л.н. (СПД Озера II; Шелехова, Лаврова, 2020), 6800 ± 140 л.н. / 7670 ± 130 кал.л.н. (СПД Носуо; Елина, 1981), 6120 ± 60 л.н. / 7010 ± 100 кал.л.н. для СПД Isosuo и 6000 ± 70 л.н. / 6850 ± 100 кал.л.н. для СПД Härkösuo (Kuznetsov et al., 2012). Уменьшение встречаемости пыльцы Juniperus и спор Lycopodiaceae в отложениях атлантического времени, особенно после 7000 л.н. (7850 кал.л.н.) косвенно свидетельствует об увеличении сомкнутости лесов, которые имели, по-видимому, среднетаежный облик. Потепление и увеличение влажности климата создало условия для расселения Alnus glutinosa и широколиственных пород. Ольховники, ольхово-березовые и ивовые сообщества встречались в наиболее влажных местообитаниях межгрядовых понижений, у водоемов. На гарях формировались постпирогенные березняки, которые в дальнейшем сменялись березово-сосновыми разреженными лесами с обедненным кустарничково-травяным покровом.

Вопрос о произрастании широколиственных пород на территории исследований дискуссионный. Пыльца их в исследованных отложениях присутствовала, но чаще в незначительном количестве, а потому могла быть заносной. Более близкий ареал распространения и экология *Ulmus*, раннее появление и постоянная встречаемость его пыльцы хоть и в небольшом количестве (до 0.8%) в отложениях, сформировавшихся после 7000 л.н. (7850 кал.л.н.), дают основание предположить возможность его поселения с этого времени в наиболее благоприятных условиях на территории заповедника «Костомукшский». Это же касается и финской части заповедника «Дружба», где содержание пыльцы Ulmus в СПД Isosuo и Härkösuo (рис. 1: 3,4) достигало 0.9% и 1.2% соответственно (Kuznetsov et al., 2012). Более высокие значения ($\sim 2\%$), указанные в СПД Носуо, Последнее и Заячье (рис. 1: 5-7; Елина, 1981), свидетельствуют о том, что к востоку от заповедника «Костомукшский» Ulmus произрастал. Пыльца Quercus и Tilia во всех СПД была представлена спорадически в небольшом количестве и, скорее всего, была принесена ветром. Согласно данным Mazei et al. (2018), перенос пыльцы указанных растений по воздуху возможен на несколько десятков километров.

Распространение *Picea abies* (L.) Karst. на территории российско-финляндского заповедника «Дружба» происходило на протяжении последней трети атлантического периода. Согласно данным, присутствие ее пыльцы в отложениях разреза Härkösuo (рис. 1: 4), возраст которых 6000 ± 70 л.н. $(6850 \pm 100$ кал.л.н), было незначительным (0.3%) и связано, скорее всего, с ве-

тровым переносом. Примерно 5700 л.н. (6470 кал.л.н.) содержание пыльцы составило 1.7%, что подтверждает появление Рісеа abies в растительном покрове, а 5440 ± 40 л.н. $(6240 \pm 50 \text{ кал.л.н.})$ достигло 7% (Kuznetsov et а1., 2012) и свидетельствует о существенном ее участии в составе лесов. На территории заповедника «Костомукшский» оно отмечено со времени 5220 ± 110 л.н. $(6000 \pm 140 \text{ кал.л.н.})$. Занимала она наиболее благоприятные местообитания в нижних частях склонов и гряд, встречалась в проточных логах и ложбинах, вдоль рек и ручьев. Приведенные данные дополняют и уточняют картографические модели распространения Рісеа на северо-западе Европы, в том числе в пределах Карелии (Серебрянный, 1974; Савельева, 2010). Из-за отсутствия данных изохрона 5000 л.н. была проведена в них восточнее заповедника «Костомукшский». Палеогеографические материалы, полученные для российско-финляндского заповедника «Дружба», свидетельствуют о том, что Picea abies достигла территории исследования значительно раньше - не позднее 5700 л.н. (6470 кал.л.н.).

В атлантическом периоде шло активное зарастание обмелевших водоемов, в том числе Межсельговое и Носуо, евтрофными травяными, травяно-сфагновыми и травяногипновыми сообществами. В мелководных водоемах замкнутых котловин с застойным режимом увлажнения распространились шейхцериево-сфагновые и другие мезотрофные болотные сообщества, как, например, на болоте Последнее (Елина, 1981).

Суббореальный период начался с резкого похолодания и уменьшения влажности климата до минимальных значений 4500 л.н., когда $t_{\rm cp}$ ° июля на 0.5–1.0°С, января — на 1–3°С и осадки — на 50 мм/год были ниже современного уровня. После 4200 л.н. температуры вновь превысили его и колебались, но при меньших значениях, чем в атлантическое время. Количество осадков во время потеплений было больше на 25–50 мм/год, в похолодания — примерно как в настоящее время или меньше на 25 мм/год (рис. 4; Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). Согласно реконструкциям, климат в суббореале в основном был теплее современного.

На его протяжении в районе исследований продолжается распространение *Picea abies*, о чем свидетельствуют увеличение содержания

ее пыльцы в отложениях этого времени и значительное количество радиоуглеродных датировок. Для северо-запада Карелии они следующие: 4650 ± 60 л.н. / 5390 ± 100 кал.л.н., 3860 ± 60 л.н. / 4280 ± 90 кал.л.н. (Шелехова, Лаврова, 2020) и 3480 ± 60 л.н. / 3750 ± 80 кал.л.н. (рис. 2, табл.). Последняя из них датирует некоторое снижение участия ее и Pinus sylvestris в составе лесов, окружающих болото Межсельговое, и увеличение в них доли Betula pubescens и Alnus incana, которые являются пионерами зарастания. То, что эти локальные изменения имели пожарное происхождение, подтверждают изменения в соотношении пыльцы основных древесных пород (рис. 2), а также присутствие пыльцы Epilobium angustifolium, Calluna vulgaris и угольных частичек. Для финской территории заповедника «Дружба» получены датировки: 4420 ± 50 л.н. / 5050 ± 120 кал.л.н., 4400 ± 70 л.н. / 5040 ± 130 кал.л.н., а также 3290 ± 70 л.н. / 3520 ± 80 кал.л.н. (Kuznetsov et al., 2012). Согласно данным максимального распространения еловые леса достигли в последней трети суббореала. В это время они согосподствовали с сосняками, и, возможно, преобладали в пределах отдельных небольших территорий. В основном они произрастали на глинистых и супесчаных почвах равнинных территорий, у нижних частей склонов гряд и холмов. В проточных ложбинах, а также по долинам рек и ручьев встречались сфагновые ельники со значительным участием Betula pubescens. На песчаных равнинах, склонах гряд и холмов по-прежнему преобладали сосновые леса. Таким образом, еловые леса заняли местообитания с более богатыми, достаточно увлажненными почвами, а на легких, каменистых и очень бедных грунтах, которые широко представлены в районе исследования, произрастали сосняки, причем с момента их распространения и до настоящего времени.

Субатлантический период характеризовался резким, значительным похолоданием климата по сравнению с предыдущими двумя периодами (рис. 4; Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005). Термофильные виды, которые, возможно, произрастали на территории исследований, погибли, а границы ареалов их распространения сместились к югу, о чем свидетельствует отсутствие или спорадическая встречаемость их пыльцы в отложениях изученных разрезов (рис. 1, рис. 2). Судя по увеличению в них содержания пыльцы Juniperus, Calluna vulgaris и спор Lycopodiaceae, леса постепенно становятся редкостойными, приобретая северотаежный облик. Согласно палинологическим данным, в первой трети субатлантического периода ельники еще играли значительную роль в окружении болот Межсельговое (рис. 2) и Isosuo, что подтверждает датировка 2030 ± 60 л.н. $(1980 \pm 90 \text{ кал.л.н})$, полученная для второго из них. Близ болота Härkösuo участие еловых и сосновых лесов резко снизилось, а постпирогенных ольхово-березовых сообществ возросло. Несколько позже появление последних отмечено близ болота Межсельговое (рис. 2). Со второй трети периода на территории заповедника «Костомукшский» и окружающей его преобладают сосновые леса, что констатируют данные палинологического анализа, в том числе разреза Межсельговое-1 (рис. 2), и датировка отложений из разреза Härkösuo $(1650 \pm 60 \text{ л.н.} / 1530 \pm 80 \text{ кал.л.н.})$. Снижение кривой пыльцы *Picea* на протяжении субатлантического периода, характерное для СПД большинства болот из района исследований (рис. 1: 1-7,9), свидетельствует об уменьшении доли ельников, особенно в последние 800 (700) лет. Подтверждающие это датировки 830 ± 30 л.н. $(730 \pm 30 \text{ кал.л.н.})$, 450 ± 60 л.н. $(470 \pm 70 \text{ кал.л.н.})$ и 55 ± 10 л.н. $(120 \pm 80 \text{ кал.л.н.})$ получены для СПД Härkösuo и Isosuo (Kuznetsov et al., 2012).

В конце субатлантического периода на фоне преимущественного распространения коренных сосновых северотаежных лесов на территории исследований характерно появление вторичных лесов, образовавшихся в результате агрокультурного освоения территории. Здесь проводили выборочные рубки, расчищали участки под сенокосы и поля, прокладывали дороги. Вырубали и выжигали, прежде всего, еловые и сосновоеловые леса, произрастающие на равнинных территориях с наиболее богатыми почвами. Сосняки, растущие на бедных, каменистых грунтах, малодоступных скалах, вершинах, а также склонах гряд и холмов, страдали от этого, естественно, в меньшей степени. Пионеры зарастания Betula pubescens и Alnus inсапа среди первых заселяли вырубки, гари, брошенные сельскохозяйственные земли. В настоящее время небольшие по площади ольховники, березовые и березово-еловые леса встречаются у ручьев, по окраинам вторичных лугов, вдоль автодорог. В целом мелколиственные леса занимают 0.5% лесопокрытой площади заповедника «Костомукшский», луга, сенокосы, огороды, гари и редины - менее 5% общей его территории. Леса в основном девственные, доминируют сосняки (почти 85%), ельники составляют около 16% (Громцев, 2009). Все это свидетельствует о том, что из-за приграничного расположения, а затем перехода территории исследования в статус государственного природного заповедника леса здесь не испытали существенного антропогенного воздействия. Кроме того, лесные массивы, особенно сосняки, пострадавшие от природных пожаров (молний), возникавших периодически на протяжении голоцена, пройдя постпирогенные стадии, к настоящему времени практически восстановились.

Заключение

Для северо-запада Карелии, в заповеднике «Костомукшский», входящего в состав российско-финляндского заповедника «Дружба», получена СПД Межсельговое-1, охватывающая отложения со времени дегляциации территории до настоящего. Все палинозоны в ней, за исключением части бореала, хорошо представлены. Сведения по нему, а также началу голоцена содержит СПД Межсельговое-2. Установлено, что новые и ранее опубликованные палинологические и радиоуглеродные (17 датировок) данные разрезов болот Isosuo и Härkösuo (из финской части заповедника «Дружба») хорошо согласуются и взаимно дополняют друг друга. Полученный комплекс датированных СПД (20 14С) для современной территории распространения северотаежных сосновых лесов может быть использован в дальнейшем в качестве эталона при корреляции с СПД других регионов с целью реконструкции пространственно-временной динамики растительности.

Выполнена реконструкция динамики растительности в заповеднике «Костомук-шский» и на окружающей его территории со времени ее дегляциации в пребореале до современности на фоне изменения природной среды, а также с учетом геоморфологии и антропогенного воздействия. Сопоставление этих и литературных палеогеографи-

ческих данных из района исследований позволило выявить региональные и локальные особенности развития суходольной и водно-болотной растительности. Реконструкции опираются на 25 радиоуглеродных датировок. Установлено, что на северо-западе Карелии смены растительных сообществ на первых этапах формирования растительпокрова происходили значительно быстрее, чем в среднетаежной ее подзоне. Получена климато-хронологическая динамики суходольной растительности с пребореала до настоящего времени для района палеогеографических исследований. Согласно реконструкциям сукцессионный ряд растительности со времени его дегляциации в пребореале до современности представляли перигляциально-степные (полынно-марево-разнотравные), тундровые (ерниково- и кустарничковозеленомошные, ивовые и осоково-злаковые) и лесотундровые березовые (Betula czerepanovii и В. pubescens) сообщества (9900-9300 л.н. / 11 300-10 500 кал.л.н.) → северотаежные редкостойные леса: березовые и сосново-березовые (9300-8800 л.н. / 10 500-9800 кал.л.н.) \rightarrow сосново-березовые, березово-сосновые и сосновые (8800-8000 л.н. / 9800-8900 кал.л.н.) среднетаежные \rightarrow леса: сосновые и березово-сосновые (8000-5400 л.н. / 8900-6200 кал.л.н.) → сосновые, елово-сосновые и еловые (5400-3200 л.н. / 6200-3400 кал.л.н.) \rightarrow еловые и сосновые $(3200-2500 \text{ л.н.} / 3400-2600 \text{ кал.л.н.}) \rightarrow \text{се-}$ веротаежные редкостойные леса: еловые, сосновые и елово-сосновые (2500-1800 л.н. / 2600-1700 кал.л.н.) \rightarrow сосновые и елово-сосновые (1800 л.н. / 1700 кал.л.н. - настоящее время). Наряду с доминирующей растительностью, начиная с бореала встречались березовые и ольхово-березовые постпирогенные сообщества, с атлантического времени - ольховники. Проведенный анализ имеющихся палеогеографических данных показал, что в пребореале, сразу после дегляциации территории началось заторфовывание некоторых обводненных депрессий, что подтверждает датировка 9500 ± 70 л.н. $(10.830 \pm 160 \text{ кал.л.н.})$ базального слоя торфа из разреза Isosuo. В бореальное и атлантическое время улучшение прогрева обмелевших палеоводоемов способствовало сапропелеобразованию, зарастанию их водно-болотной растительностью и переходу на тельматический путь развития. По такому сценарию происходило формирование исследованного болота Межсельговое.

Благодарности

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Института биологии КарНЦ РАН (АААА-А19-119062590056-0).

Литература

- Громцев А.Н. 2009. Леса заповедника «Костомукшский»: структура, динамика, ландшафтные особенности // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 5. С. 71–78.
- Демидов И.Н. 2005. Деградация поздневалдайского оледенения в бассейне Онежского озера // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 8. С. 134–142.
- Елина Г.А. 1981. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука. 159 с.
- Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. 1984. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука. 128 с.
- Елина Г.А., Лукашов А.Д., Юрковская Т.К. 2000. Позднеледниковье и голоцен восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 242 с.
- Климанов В.А., Елина Г.А. 1984. Изменения климата на северо-западе Русской равнины в голоцене // Доклады Академии Наук СССР. Т. 274(5). С. 1164–1167.
- Короткина М.Я. 1939. Ботанический анализ торфа // Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы / М.И. Нейштадт (ред.). М.: Народный Комиссариат земледелия РСФСР. Т. 6, ч. 2. С. 5–59.
- Лукашов А.Д., Экман И.М. 1980. Деградация последнего оледенения и некоторые особенности маргинальной и островной ледниковой аккумуляции в Карелии // Природа и хозяйство Севера. Вып. 7. С. 8–20.
- Савельева Л.А. 2010. Картографическая модель распространения ели в голоцене на северо-западе Русской равнины // Направления исследований в современном болотоведении России / Т.К. Юрковская (ред.). Санкт-Петербург: БИН РАН. С. 129–145.
- Серебрянный Л.Р. 1974. Миграция ели на востоке и севере Европы в позднее- и послеледниковое время // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. №41. С. 13–23.
- Филимонова Л.В. 2010. Динамика уровенного режима, зарастания и заторфовывания палеоводоемов заповедника «Кивач» на фоне изменений природной среды за последние 11500 лет // Направления исследований в современном болотоведении России / Т.К. Юрковская (ред.). Санкт-Петербург: БИН РАН. С. 113–126.

- Филимонова Л.В. 2015. Химико-технологическая обработка отложений // Методы исследования пыльцы и спор / Т.С. Николаевская, Л.В. Филимонова, Н.А. Елькина (ред.). Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 33–43.
- Филимонова Л.В. 2020. Динамика суходольной и водноболотной растительности на территории заказника «Толвоярви» с аллереда до современности // Труды Карельского научного центра РАН. №8. С. 5–25. DOI: 10.17076/bg1134
- Филимонова Л.В., Климанов В.А. 2005. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11000 лет // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 8. С. 112–120.
- Филимонова Л.В., Лаврова Н.Б. 2017. Изучение палеогеографии Онежского озера и его бассейна с использованием комплекса методов // Труды Карельского научного центра РАН. №10. С. 86–100. DOI: 10.17076/lim703
- Хотинский Н.А. 1977. Голоцен северной Евразии. М.: Наука. 200 с.
- Хотинский Н.А. 1987. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М.: Наука. С. 39–45.
- Шелехова Т.С., Лаврова Н.Б. 2020. Палеогеографические реконструкции развития территории северозападной Карелии в голоцене (по данным изучения донных отложений малых озер) // Труды Карельского научного центра РАН. №9. С. 101–122. DOI: 10.17076/lim1268
- Ekman I., Iliyn V. 1995. Deglatiation, the Younger Dryas end moraines and their correlation in Russian Karelia and adjacent areas // Glacial deposits in North-East Europe / J. Ehlers, S. Kozarski, P. Gibbard (Eds.). Rotterdam-Brookfield: A.A. Balkema. P. 195–209.
- Elina G.A., Filimonova L.V. 1996. Russian Karelia // Palaeoecological events during the last 15000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lake and mires in Europe / B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright (Eds.). London: John Wiley & Sons Ltd. P. 353–366.
- Elina G.A., Lukashov A.D., Yurkovskaya T.K. 2010. Late Glacial and Holocene palaeovegetation and palaeogeography of Eastern Fennoscandia. Vol. 4. Helsinki: The Finnish Environment Institute. 304 p.
- Filimonova L., Lavrova N. 2014. Paleogeography of Zaonezhye Peninsula // Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia. Vol. 40. P. 57–73.
- Grimm E.C. 1990. TILIA and TILIA GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data // INQUA, Working Group on Data-Handling Methods Newsletter. Vol. 4. P. 5–7.
- Grimm E.C. 2004. TGView Version 2.0.2. Springfield: Illinois State Museum, Research and Collections Center.

- Hyvärinen H. 1973. The deglaciation history of eastern Fennoskandia recent data from Finland // Boreas. Vol. 2(2). P. 85–102. DOI: 10.1111/j.1502-3885.1973.tb00975.x
- Komárek J., Jankovská V. 2001. Review of the Green Algal Genus *Pediastrum*; Implication for Pollenanalytical Research // Bibliotheca Phycologica. Vol. 108. P. 1–127.
- Kuosmanen N., Seppä H., Alenius T., Bradshaw R.H.W., Clear J.L., Filimonova L., Heikkilä M., Renssen H., Tallavaara M., Reitalu T. 2016a. Importance of climate, forest fires and human population size in the Holocene boreal forest composition change in Northern Europe // Boreas. Vol. 45(4). P. 688–702. DOI: 10.1111/bor.12183
- Kuosmanen N., Seppä H., Reitalu T., Alenius T., Bradshaw R.H.W., Clear J.L., Filimonova L., Kuznetsov O., Zaretskaya N. 2016b. Long-term forest composition and its drivers in taiga forest in NW Russia // Vegetation History and Archaeobotany. Vol. 25(3). P. 221–236. DOI: 10.1007/s00334-015-0542-y
- Kuznetsov O., Heikkilä R., Lindholm T., Mäkilä M., Filimonova L. 2012. Holocene vegetation dynamics and carbon accumulation of two mires in Friendship Park, eastern Finland // The Finnish Environment. Vol. 38: Mires from Pole to Pole. Helsinki: Finnish Environment Institute. P. 91–112.
- Lunkka J.P., Johansson P., Saarnisto M., Sallasmaa O. 2004. Glaciation of Finland // Quaternary Glaciation Extent and Chronology / J. Ehlers, P.L. Gibbard (Eds.). Elsevier Science. P. 93–100.
- Mazei N.G., Kusilman M.V., Novenko E.Y. 2018. The Occurrence of *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia*, and *Quercus* Pollen in Subrecent Spore-Pollen Spectra from the East European Plain: On the Possibility of Long-Distance Pollen Transfer // Russian Journal of Ecology. Vol. 49(6). P. 484–491. DOI: 10.1134/S1067413618050077
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. 1991. Pollen analysis. Oxford: Blackwell. 216 p.
- Niemelä J., Ekman I., Lukashov A. (Eds.). 1993. Quaternary deposits of Finland and Northwestern part of Russian Federation and their resources. Scale 1:1 000 000. Espoo: Geological Survey of Finland.
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E., Bayliss A., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Butzin M., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hajdas I., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kromer B., Manning S.W., Muscheler R., Palmer J.G., Pearson C., van der Plicht J., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., Wacker L., Adolphi F., Büntgen U. et al. 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP) // Radiocarbon. Vol. 62(4). P. 725–757. DOI: 10.1017/RDC.2020.41
- Saarnisto M., Saarinen T. 2001. Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the Lake Onega Basin to the Salpausselkä End Moraines // Global and

- Planetary Change. Vol. 31(1–4). P. 387–405. DOI: 10.1016/S0921-8181(01)00131-X
- Savelieva L.A., Andreev A.A., Gromig R., Subetto D.A., Fedorov G.B., Wennrich V., Wagner B., Melles M. 2019. Vegetation and climate changes in northwestern Russia during the Lateglacial and Holocene inferred from the Lake Ladoga pollen record // Boreas. Vol. 48(2). P. 349–360. DOI: 10.1111/bor.12376
- Vasari Y., Glückert G., Hicks S., Hyvärinen H., Simola H., Vuorela I. 1996. Finland // Palaeoecological events during the last 15 000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe / B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright (Eds.). London: John Wiley & Sons Ltd. P. 281–351.
- Vasari Y., Kuznetsov O.L., Lavrova N.B., Shelekhova T.S., Vasari A. 2007. Alinlampi, a Late-Glacial site in the northern Karelian Republic // Annales Botanici Fennici. Vol. 44(1). P. 42–55.
- Wohlfarth B., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Brunnberg L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. 2002. Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climatic Change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia // Quaternary Research. Vol. 58(3). P. 261–272. DOI: 10.1006/qres.2002.2386
- Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Brunnberg L., Demidov I., Possnert G. 2004. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lake-sediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia // The Holocene. Vol. 14(5). P. 732–746. DOI: 10.1191/0959683604hl751rp

References

- Demidov I.N. 2005. Degradation of the Late Valdai glaciations in the basin of Lake Onego. *Geology and Useful Minerals of Karelia* 8: 134–142. [In Russian]
- Ekman I., Iliyn V. 1995. Deglatiation, the Younger Dryas end moraines and their correlation in Russian Karelia and adjacent areas. In: J. Ehlers, S. Kozarski, P. Gibbard (Eds.): Glacial deposits in North-East Europe. Rotterdam-Brookfield: A.A. Balkema. P. 195–209.
- Elina G.A. 1981. *Principles and methods for reconstruction and mapping of the Holocene vegetation*. Leningrad: Nauka. 159 p. [In Russian]
- Elina G.A., Filimonova L.V. 1996. Russian Karelia. In: B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright (Eds.): *Palaeoecological events during the last 15 000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*. London: John Wiley & Sons Ltd. P. 353–366.
- Elina G.A., Kuznetsov O.L., Maksimov A.I. 1984. Structural and functional organisation and dynamics of wetland ecosystems in Karelia. Leningrad: Nauka. 128 p. [In Russian]

- Elina G.A., Lukashov A.D., Yurkovskaya T.K. 2000. *Late Glacial and Holocene time in the East Fennoscandia (palaeovegetation and palaeogeography)*. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. 242 p. [In Russian]
- Elina G.A., Lukashov A.D., Yurkovskaya T.K. 2010. *Late Glacial and Holocene palaeovegetation and palaeogeography of Eastern Fennoscandia*. Vol. 4. Helsinki: The Finnish Environment Institute. 304 p.
- Filimonova L.V. 2010. The dynamics of water level, overgrowth and paludification of the palaeolakes in the Kivach State Nature Reserve in the context of environmental changes over the past 11500 years. In: T.K. Yurkovskaya (Ed.): Research problems and goals in modern mire science in Russia. Saint Petersburg: BIN RAS. P. 113–126. [In Russian]
- Filimonova L.V. 2015. Chemical engineering treatment of sediments. In: T.S. Nikolaevskaya, L.V. Filimonova, N.A. Elkina (Eds.): *Methods for studying pollen and spores*. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. P. 33–43. [In Russian]
- Filimonova L.V. 2020. Upland and wetland vegetation dynamics in the Tolvojarvi nature reserve since the Alllerød. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science* 8: 5–25. DOI: 10.17076/bg1134 [In Russian]
- Filimonova L.V., Klimanov V.A. 2005. Changes of quantitative data of the paleoclimate in the middle taiga subzone of Karelia over the last 11000 years. Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science 8: 112–120. [In Russian]
- Filimonova L., Lavrova N. 2014. Paleogeography of Zaonezhye Peninsula. In: *Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia*. Vol. 40. P. 57–73.
- Filimonova L.V., Lavrova N.B. 2017. The study of Lake Onego and its drainage basin paleogeography using a set of methods. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science* 10: 86–100. DOI: 10.17076/lim703 [In Russian]
- Grimm E.C. 1990. TILIA and TILIA GRAPH.PC spreadsheet and graphics software for pollen data. In: *INQUA, Working Group on Data-Handling Methods Newsletter.* Vol. 4. P. 5–7.
- Grimm E.C. 2004. *TGView Version 2.0.2*. Springfield: Illinois State Museum, Research and Collections Center.
- Gromtsev A.N. 2009. Forests of Kostomukshsky strict nature reserve: structure, dynamics, landscape patterns. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science* 5: 71–78. [In Russian]
- Hyvärinen H. 1973. The deglaciation historyof eastern Fennoskandia recent data from Finland. *Boreas* 2(2): 85–102. DOI: 10.1111/j.1502-3885.1973.tb00975.x
- Khotinsky N.A. 1977. *The Holocene of Northern Eurasia*. Moscow: Nauka. 200 p. [In Russian]
- Khotinsky N.A. 1987. Radiocarbon chronology and correlation of natural and anthropogenic boundaries of the Ho-

- locene. In: *New data on the Quaternary geochronology*. Moscow: Nauka. P. 39–45. [In Russian]
- Klimanov V.A., Elina G.A. 1984. Climate changes in the North-West of the Russian plain in the Holocene. *Doklady Aka-demiya Nauk SSSR* 274(5): 1164–1167. [In Russian]
- Komárek J., Jankovská V. 2001. Review of the Green Algal Genus *Pediastrum*; Implication for Pollenanalytical Research. *Bibliotheca Phycologica* 108: 1–127.
- Korotkina M.Ya. 1939. Botanical analysis of peat. In: M.I. Neishtadt (Ed.): *Methods of peat-bog investigation*. mires. *Part 2: Laboratory and Calculative Work*. Vol. 6. Moscow: People's Commissariat for Agriculture of the RSFSR. P. 5–59. [In Russian]
- Kuosmanen N., Seppä H., Alenius T., Bradshaw R.H.W., Clear J.L., Filimonova L., Heikkilä M., Renssen H., Tallavaara M., Reitalu T. 2016a. Importance of climate, forest fires and human population size in the Holocene boreal forest composition change in Northern Europe. *Boreas* 45(4): 688–702. DOI: 10.1111/bor.12183.
- Kuosmanen N., Seppä H., Reitalu T., Alenius T., Bradshaw R.H.W., Clear J.L., Filimonova L., Kuznetsov O., Zaretskaya N. 2016b. Long-term forest composition and its drivers in taiga forest in NW Russia. *Vegetation History and Archaeobotany* 25(3): 221–236. DOI: 10.1007/s00334-015-0542-y
- Kuznetsov O., Heikkilä R., Lindholm T., Mäkilä M., Filimonova L. 2012. Holocene vegetation dynamics and carbon accumulation of two mires in Friendship Park, eastern Finland. In: *The Finnish Environment*. Vol. 38: Mires from Pole to Pole. Helsinki: Finnish Environment Institute. P. 91–112.
- Lukashov A.D., Ekman I.M. 1980. Degradation of the last glaciation and some features of marginal and island glacial accumulation in Karelia. *Nature and Economy of the North* 7: 8–20. [In Russian]
- Lunkka J.P., Johansson P., Saarnisto M., Sallasmaa O. 2004. Glaciation of Finland. In: J. Ehlers, P.L. Gibbard (Eds.): *Quaternary Glaciation Extent and Chronology*. Elsevier Science. P. 93–100.
- Mazei N.G., Kusilman M.V., Novenko E.Y. 2018. The Occurrence of *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia*, and *Quercus* Pollen in Subrecent Spore-Pollen Spectra from the East European Plain: On the Possibility of Long-Distance Pollen Transfer. *Russian Journal of Ecology* 49(6): 484–491. DOI: 10.1134/S1067413618050077
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. 1991. *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell. 216 p.
- Niemelä J., Ekman I., Lukashov A. (Eds.). 1993. *Quaternary deposits of Finland and Northwestern part of Russian Federation and their resources*. Scale 1:1 000 000. Espoo: Geological Survey of Finland.
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E., Bayliss A., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Butzin M., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hajdas I., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kromer B., Manning S.W., Muscheler R., Palmer J.G.,

- Pearson C., van der Plicht J., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., Wacker L., Adolphi F., Büntgen U. et al. 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon* 62(4): 725–757. DOI: 10.1017/RDC.2020.41
- Saarnisto M., Saarinen T. 2001. Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the Lake Onega Basin to the Salpausselkä End Moraines. *Global and Planetary Change* 31(1–4): 387–405. DOI: 10.1016/S0921-8181(01)00131-X
- Savelieva L.A. 2010. A cartographical model of the Holocene expansion of spruce on the north-west Russian plain. In: T.K. Yurkovskaya (Ed.). *Research problems and goals in modern mire science in Russia*. Saint Petersburg: BIN RAS. P. 129–145. [In Russian]
- Savelieva L.A., Andreev A.A., Gromig R., Subetto D.A., Fedorov G.B., Wennrich V., Wagner B., Melles M. 2019. Vegetation and climate changes in northwestern Russia during the Lateglacial and Holocene inferred from the Lake Ladoga pollen record. *Boreas* 48(2): 349–360. DOI: 10.1111/bor.12376
- Serebryannyi L.R. 1974. Migration of spruce in the East and North of Europe in the late- and post-glacial period. Bulletin of the Commission for the study of the Quaternary period 41: 13–23. [In Russian]
- Shelekhova T.S., Lavrova N.B. 2020. Paleogeographic reconstructions of the northwest Karelia region evolution in the Holocene based on the study of small lake sediments. *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science* 9: 101–122. DOI: 10.17076/lim1268 [In Russian]
- Vasari Y., Glückert G., Hicks S., Hyvärinen H., Simola H., Vuorela I. 1996. Finland. In: B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright (Eds.): *Palaeoecological events during the last 15 000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*. London: John Wiley & Sons Ltd. P. 281–351.
- Vasari Y., Kuznetsov O.L., Lavrova N.B., Shelekhova T.S., Vasari A. 2007. Alinlampi, a Late-Glacial site in the northern Karelian Republic. *Annales Botanici Fennici* 44(1): 42–55.
- Wohlfarth B., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Brunnberg L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. 2002. Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climatic Change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia. *Quaternary Research* 58(3): 261–272. DOI: 10.1006/qres.2002.2386
- Wohlfarth B., Schwark L., Bennike O., Filimonova L., Tarasov P., Björkman L., Brunnberg L., Demidov I., Possnert G. 2004. Unstable early-Holocene climatic and environmental conditions in northwestern Russia derived from a multidisciplinary study of a lakesediment sequence from Pichozero, southeastern Russian Karelia. *The Holocene* 14(5): 732–746. DOI: 10.1191/0959683604hl751rp

VEGETATION DYNAMICS IN THE KOSTOMUKSHA STATE NATURE RESERVE (RUSSIA) AND SURROUNDINGS AGAINST CHANGES IN THE NATURAL ENVIRONMENT DURING THE HOLOCENE

Ludmila V. Filimonova

Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS, Russia e-mail: filimonovaluda@mail.ru

In the current situation of climate instability, research on the natural trends of vegetation development against global climate change is of high relevance, especially in areas once covered by the latest glaciation (Weichselian), and not altered substantially by human activities afterwards. The Kostomuksha State Nature Reserve, which is part of the Russian-Finnish Nature Reserve and the Green Belt of Fennoscandia, is a model area of wellpreserved natural north-taiga pine (Pinus sylvestris) forest. To re-construct the history of its formation in postglacial time, stratigraphic, radiocarbon, and palaeobotanical (determination of pollen, spores, plant macrofossils, Pediastrum algae) studies of lacustrine-paludal deposits were carried out in two sections of the mire Mezhselgovoe. The general trends and local features of vegetation development on dry land, and of the paludification process in the study area were investigated by comparing data derived by the author anew or previously from the cores taken from the Härkösuo and Isosuo mires, situated in the Finnish part of the Russian-Finnish Nature Reserve with published palaeogeographic material from nearby areas. The vegetation reconstructions cover the period from ice retreat from the study area in Preboreal time until present. Concurrent changes in the natural environment (including palaeoclimate) are specified, and the geomorphology and human impact in the territory are taken into account. The reconstructions are based on 25 radiocarbon datings. Deglaciation of the Russian-Finnish Nature Reserve area started around 9700 radiocarbon-dated years before present (14C BP) / 11 160 calibrated years before present (cal BP) and ended not later than 9500 ± 70^{14} C BP (10.830 ± 160 cal BP). As ice was retreating, the area got occupied by Artemisia-Chenopodium-forbs-dominated periglacial steppe, tundra (dwarf birch and dwarf shrub-true moss, willow and sedge-grass types), and birch-dominated forest-tundra communities. The first category occupied a relatively minor proportion of the study area. By the end of the Boreal period, spaces occupied by tundra vegetation also shrank. The most widespread by then were open birch woodlands. They were replaced by sparse birch and pine-birch forests, which remained widely represented through most of the Boreal period near the mires of Mezhselgovoe, Härkösuo (9110 \pm 80 14 C BP / 10 300 \pm 100 cal BP), and Isosuo $(8370 \pm 60^{14} \text{C BP} / 9370 \pm 80 \text{ cal BP})$. A notable increase in the proportion of *Pinus* in the forests was observed from 8750 ± 50^{14} C BP (9750 ± 120 cal BP) to a maximum in Late Boreal time, as evidenced by the dates 8240 ± 60^{-14} C BP (9220 ± 100 cal BP) and 8090 ± 200^{-14} C BP (9000 ± 260 cal BP). Pine and birch-pine forests prevailed throughout the Atlantic period. In the warmer and more humid climate of that time, forests acquired a middle-taiga appearance, and the environment was favourable for the expansion of *Alnus* and, possibly, *Ulmus*. Picea started spreading in the study area not later than 5700 14 C BP (6500 cal BP), and since 5440 ± 40 14 C BP $(6240 \pm 50 \text{ cal BP})$ its role in the plant cover has been substantial. The expansion of spruce forests reached its maximum in Subboreal time, especially after 3290 ± 70^{-14} C BP (3520 ± 80 cal BP), when they co-dominated together with pine forests. Global cooling early in Subatlantic time caused the plant cover of the study area and its southerner neighbours to lose nemoral species, and sparsed out pine and spruce forests so that they acquired north-taiga features. The proportion of *Picea* in the forests decreased, especially in the last 800 (700) years. At present, pine forests dominate there. Alongside the dominant vegetation, birch and alder-birch post-fire communities have occurred there since Boreal time, while alder communities since Atlantic time. The forests affected by wild (lightning-ignited) fires have almost fully recovered by now. They mostly remained pristine in the absence of significant anthropogenic impacts. Data indicate that mire formation in some wet depressions started in Preboreal time $(9500 \pm 70^{-14} \text{C BP} / 10~830 \pm 160 \text{ cal BP})$. More thorough warming of shallowed palaeolakes in Boreal and Atlantic times promoted sapropel formation, overgrowing with wetland vegetation, and a shift to the telmatic development pathway. The detailed reconstruction of the formation history of contemporary north-taiga pine forests in the context of palaeoclimatic changes in the Holocene provided in this article bears information on how they may change in the future under different climate scenarios. Of particular interest are data on the time of spruce migration to the Russian-Finnish Nature Reserve area, which update and add detail to existing cartographic models of spruce distribution in northwest Russia and the eastern Baltic Shield. The resultant set of palynological and radiocarbon (20 dates) data can be used for correlations with palaeogeographical material from other regions in the efforts to reconstruct vegetation dynamics over time and space.

Key words: palaeovegetation reconstructions, peat deposition, plant macrofossils, radiocarbon dating, Republic of Karelia, spore-pollen analysis