

ИССЛЕДОВАНИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ: ИНСТРУМЕНТЫ, ПОДХОДЫ, СОВРЕМЕННЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

© 2020 г. М. Б. Носова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия
e-mail: mashanosova@mail.ru

Поступила в редакцию 14.05.2020 г.
После доработки 29.07.2020 г.
Принята к публикации 25.08.2020 г.

В статье рассмотрены основные инструменты и подходы к изучению современных (рецентных и субрецентных) палинологических спектров в целях создания базы современных аналогов для интерпретации ископаемых данных, моделирования растительности и климата прошлого. Обсуждаются методики сбора образцов, включая Программу мониторинга пыльцы, сфера применения результатов анализа современного пыльцевого дождя, использование поправочных коэффициентов и значимых уровней пыльцы, математические методы, используемые при работе с современной и ископаемой пыльцой. Описаны подходы к реконструкции растительности и климата прошлого с использованием современных палинологических данных: метод современных аналогов, метод биомизации, реконструкция растительности и ландшафтов с использованием моделей Прентиса–Сугиты (REVEALS и LOVE) и необходимые для этих моделей параметры – оценка пыльцевой продуктивности и площади наилучшего соответствия.

Ключевые слова: палинология, пыльца, рецентный и субрецентный палинологические спектры, ловушка Таубера, метод современных аналогов, метод биомизации, скорость аккумуляции пыльцы, приток пыльцы, оценка пыльцевой продуктивности, площадь наилучшего соответствия

DOI: 10.31857/S0006813620120145

ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ

Современная палинология включает в себя разные направления (аэропалинология, мелиссопалинология, палиноморфология и другие). Особая ее область, о которой пойдет речь в этой статье, возникла и развивалась как методика определения состава пыльцы в ископаемых образцах, и использовалась преимущественно как инструмент реконструкции палеорастительности и, шире, палеоландшафтов. Интерпретируя результаты палинологических исследований ископаемых отложений, можно проследить изменения растительности в течение длительного периода времени под влиянием климатических, либо антропогенных факторов, изменения границ природных зон и миграции древесных пород в течение голоцена, возможно реконструировать климатические изменения, условия природной среды в археологическом контексте.

Палинологические спектры (палинологический, или спорово-пыльцевой спектр – совокупность спор, пыльцы и других палиноморф, выделенных при анализе единичной пробы – Rudaya,

2010)) разделяются на несколько категорий, в зависимости от того, какой промежуток времени отражают отложения, из которых получена анализируемая пыльца:

1) ископаемые (фоссильные) спектры – из озерных и болотных отложений, лессов и почв;

2) современные спектры в широком смысле, которые подразделяются на:

а) субфоссильные, или субрецентные спектры – верхняя часть ископаемых отложений или отдельный образец, взятый с поверхности субстрата, содержащие пыльцу, предположительно отражающую современную растительность;

б) современные (рецентные) спектры в узком смысле, полученные из образцов, отражающих один сезон пыления;

в) аэропалинологические спектры, которые, в зависимости от способа улавливания пыльцы, могут отражать разные промежутки времени.

Еще основатель спорово-пыльцевого анализа Lennart von Post отмечал, что связь между пыльцевой продукцией и составом растительности не прямая, а сложная и неоднозначная (von Post, 1918). На формирование ископаемого палиноло-

гического спектра и соотношение компонентов в нем влияют многочисленные факторы, такие как: разная пыльцевая продуктивность таксонов; возможность переноса пыльцы ветром и текучими водами; расстояние от источника пыльцы до места fossilization; разная устойчивость пыльцевых зерен к разрушению; характер вмещающих отложений, прежде всего, их физические и химические свойства; особенности бассейнов, аккумулирующих пыльцу — размер, окружающий рельеф, характер воспринимающей поверхности; возможность переотложения пыльцы (Moore et al., 1991). Понять эти закономерности можно, изучая современные спектры, которые сформированы растительностью известного состава и в известных условиях. Таким образом, еще на самом раннем этапе развития палинологии как науки появился запрос на исследование современных палинологических спектров и установление взаимосвязи их состава с особенностями окружающей среды. Позже возникла идея о необходимости референсной базы современных палинологических спектров.

История изучения современных палинологических спектров подробно рассмотрена Т. Giesecke с соавторами (Giesecke et al., 2010). Исчерпывающий обзор ранних (до 1990 г.) публикаций, включающий таковые на русском языке, приведен в диссертации С.Б. Язвенко (Yazvenko, 1992). В течение последних 30 лет палинологическим сообществом накоплен значительный массив данных о современных спектрах. Цель данного обзора — познакомить русскоязычную аудиторию с развитием представлений, методиками, используемыми подходами и инструментами в области изучения современных спектров и с применением их в целях палеоэкологических реконструкций.

МЕТОДЫ СБОРА МАТЕРИАЛА

Аэропалинологические образцы

В ранний период развития палинологической науки при изучении поверхностных и воздушных спектров определяли только процентное содержание пыльцевых типов в образце. Для этого, помимо образцов мха и почвы, использовали экспонирование предметных стекол (Fedorova, Vronskiy, 1980) или чашек Петри с различным покрытием (глицерин, фильтровальная бумага). Hesselman (1919 — цит. по Giesecke et al., 2010) использовал этот способ для выявления дальнезаносной пыльцы и ее доли в составе спектров. В настоящее время для улавливания пыльцы из воздуха используются разные модификации гравиметрических и волюметрических ловушек (Moore et al., 1991). Аэропалинологические спектры лишь с большими допущениями могут использоваться как референсные для интерпретации ископаемых

образцов в силу того, что сезон и способ их сбора в значительной мере влияет на состав спектра, а площадь сбора пыльцы неизвестна. Решением этой проблемы является наблюдение в течение всего сезона пыления и использование для сравнения данных за весь сезон (Sofiev, Bergmann, 2013; Sauliene et al., 2014; Volkova et al., 2016).

Поверхностные образцы мха, почвы и озерных отложений

Материалом для анализа с целью получения субрецентных палинологических спектров является материал с поверхности субстрата (обычно лесная подстилка или верхний слой почвы), произрастающие на почве мхи (зеленая часть, либо вся моховая подушка), верхняя часть озерных или болотных отложений. Основным ограничением, но одновременно и достоинством метода, является то, что время отложения пыльцы в этих образцах неизвестно и спектр является усредненным за несколько лет. Таким образом, сглаживаются ежегодные флуктуации интенсивности пыления и спектры лучше отражают растительность, но данные в абсолютном выражении так получить невозможно.

Исследования процентного содержания пыльцы в субрецентных спектрах и вычисление переводных коэффициентов были в течение длительного времени предметом внимания как за рубежом (Davis, 1963; Andersen, 1970; Bradshaw, 1981; Hicks, Birks, 1996; Seppä et al., 2004), так и в России (Zaklinskaya, 1951; Fedorova, 1952; Kabailene, 1969; Yazvenko, 1992; Filimonova, 2005; Lapteva, 2013; Blagoveshchenskaya, 2016). Вычисление переводных коэффициентов и сопоставление спектров из моховых подушек и ловушек Таубера обсуждаются в соответствующих разделах далее.

Использование пыльцевых ловушек

Hesselman (1919 — цит. по Giesecke et al., 2010) первым предложил выражать пыльцевые данные в абсолютных величинах, таких как:

- 1) концентрация (N пыльцевых зерен/см³);
- 2) приток (influx — N пыльцевых зерен см⁻² год⁻¹) применительно к современной аккумуляции пыльцы;
- 3) скорость аккумуляции пыльцы (pollen accumulation rate — PAR — N пыльцевых зерен см⁻² год⁻¹) применительно к ископаемым отложениям, где она может быть вычислена при условии достаточного подробного датирования.

Сейчас последний термин применяется шире, часто заменяя собой приток. В настоящее время концентрацию и скорость аккумуляции пыльцы определяют методом добавления экзотической пыльцы (Stockmarr, 1971), что позволяет, в отли-

чие от процентного содержания, сохранить независимость компонентов в ряду данных и сравнивать количественные показатели современных и ископаемых пыльцевых спектров (Hicks, Нувяринен, 1999).

Этот подход используется при исследованиях современного пыльцевого дождя (рецентных спектров) в рамках Программы мониторинга пыльцы (Pollen Monitoring Programme – PMP, Hicks et al., 1996). Для получения данных о годичном пыльцевом дожде используют “ловушки Таубера” (Tauber, 1974) в нескольких модификациях, в сочетании с вышеупомянутым методом Стокмарра. Методика основана на размещении в разных растительных условиях ловушек, представляющих собой емкость (объемом обычно от 2 до 5 литров) с отверстием известного диаметра и площади (обычно 5 см, 19.6 см²), которую размещают так, чтобы отверстие находилось на уровне субстрата или чуть выше. Один раз в год, после окончания сезона пыления производится замена емкости на новую, а собранный материал обрабатывают и анализируют по стандартной методике (Hicks et al., 1996). Расчет скорости аккумуляции пыльцы производится в программе (TILIA Grimm, 1991).

Для Европы, Турции и Кавказа дан подробный обзор данных, полученных за два десятилетия (Pardoe et al., 2010). Подобные исследования проводятся также в Новом Свете, Китае, Африке (Levetin et al., 2000; Gosling et al., 2003; Xu et al. 2009) и России (Nosova et al., 2012, 2015, 2016, 2019, 2020).

Сфера применения результатов анализа современной пыльцы включает:

– Изучение пространственного распространения и механизмов отложения пыльцы (Räsänen et al., 2004; Poska, Pidek, 2010; Pardoe et al., 2010; Lisitsyna et al., 2012);

– Методические вопросы индикации северной и вертикальной границы леса (Hicks, 2001; van der Knaap, 2001; Gerasimidis et al., 2006; Seppä, Hicks, 2006; Jensen et al., 2007; Hättstrand et al., 2008; Birks, Vjune, 2010);

– Изучение антропогенных индикаторов в пыльцевых спектрах (Hicks, Birks, 1996; Makohonienko, 1998; Tinsley, 2001; Kuoramaa et al., 2009a);

– Определение взаимосвязей “климат–растительность–пыльца” (Hicks, 2009; Kuoramaa et al., 2009b; van der Knaap et al., 2010);

– Дальний занос пыльцы (Hjelmroos et al., 1994; Rousseau et al., 2006).

В конечном итоге, все эти направления имеют целью преодоление трудностей интерпретации палинологических спектров с целью реконструкции динамики растительности и климата.

При работе с современной пылью в приложении к целям реконструкции растительности и климата трудно выделить область, где исследуют только субрецентные или только рецентные спектры, поскольку для решения одних и тех же задач часто возможно с некоторыми оговорками и ограничениями использовать современные спектры любого происхождения, либо их сочетание. Исследования современной пыльцы с помощью ловушек дают более строгие, но со значительной межгодовой изменчивостью количественные данные с четкой временной привязкой, однако они требуют многолетних исследований и очень трудозатратны. Поверхностные образцы менее трудозатратны и могут быть собраны в течение одного сезона либо получены из открытых баз данных (European Pollen Database – www.europeanpollendatabase.net, Российская палинологическая база данных – www.pollen-igras.narod.ru, Neotoma database – www.neotomadb.org), но их спектры отражают усредненный за несколько лет (см. ниже) пыльцевой дождь, следовательно, получить абсолютные данные на их основе проблематично.

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ СПЕКТРОВ, ПОЛУЧЕННЫХ ИЗ МХОВ И ЛОВУШЕК ТАУБЕРА

В процессе изучения субрецентных и рецентных пыльцевых спектров встал вопрос о том, какой промежуток времени представлен в поверхностных образцах моховых подушек, и есть ли различия в количественных показателях пыльцы из ловушек и поверхностных образцов. Считалось, что представленный во мхах промежуток времени может быть 2 года (Caseldine, 1981; Räsänen et al., 2004), 5 лет (Bradshaw, 1981) и даже достигать 15 лет (Crowder, Cuddy, 1973). С началом использования ловушек Таубера появилась возможность количественно обосновать предположения, и этот вопрос исследовали неоднократно и в разных регионах. Все исследователи сходятся в том, что в образцах мхов представлен временной интервал в несколько лет, от 2 до 7 по разным оценкам (Pardoe et al., 2010), но в среднем – 2–3 года (Räsänen et al., 2004; Lisitsyna et al., 2012), в зависимости от региона, видовой принадлежности мха, способа отбора образцов. Крупные пыльцевые зерна с мешками (*Picea* и *Pinus*) в моховых подушках встречаются в большем количестве, чем в ловушках (Lisitsyna et al., 2012; Hättstrand, 2013), а пыльцевые зерна злаков (Räsänen et al., 2004) и березы (Hättstrand, 2013), напротив, в меньшем.

Ниже мы рассмотрим основные методические подходы, позволяющие использовать современные палинологические данные при реконструкции истории растительности.

ЗНАЧИМЫЕ УРОВНИ ПРОЦЕНТНОГО СОДЕРЖАНИЯ И СКОРОСТЕЙ АККУМУЛЯЦИИ ПЫЛЬЦЫ

Идея о том, что есть некое предельное значение содержания пыльцы в образце, при котором можно уверенно говорить о присутствии соответствующего таксона в составе растительности, впервые была высказана L. von Post (1918). Для *Picea* и *Fagus* он предложил “эмпирический уровень”, место на диаграмме ископаемых отложений, где участие таксона становится регулярным и достигает 1% от суммы древесных пыльцевых таксонов, считать признаком присутствия таксонов в регионе. Однако для многих таксонов этот выбор системы отсчета не подходит из-за высокой пыльцевой продуктивности и значительной дальности переноса пыльцы (например, *Betula* и *Pinus*). Напротив, энтомофильные таксоны с низкой пыльцевой продукцией и тяжелой пыльцой (например, *Acer* и *Tilia*) могут быть не отражены в спектрах, несмотря на свое постоянное присутствие в составе растительности (Hicks, 2006). В то же время, единичные пыльцевые зерна малопродуктивного таксона в образцах также сложно однозначно трактовать как признак его произрастания *in situ*. А, значит, единый значимый уровень для всех древесных пород неприменим. Пыльцевая продуктивность у разных видов может различаться в десятки, сотни и тысячи раз, как в зависимости от способа опыления (Pohl, 1937), так и вследствие условий произрастания. Следовательно, полученные в одном регионе и принятые для него значимые уровни пыльцевых таксонов нежелательно использовать в условиях другой растительной зоны (Janssen, 1967) и даже в другом долготном варианте одной и той же зоны, поскольку климатические особенности могут влиять как на состав растительности, так и на пыльцевую продуктивность (Nosova et al., 2020).

Чаще всего исследования значимых уровней, использующие данные о современных спектрах, ограничиваются одной или несколькими древесными породами. Так, изучены распространение в течение голоцена ели в Фенноскандии и, шире, в Европе (Giesecke and Benneth, 2004; van der Knaap et al., 2005; Latałowa, van der Knaap, 2006), распространение ели и ольхи в Эстонии (Saarse et al., 1999); ели, пихты, бука и дуба в Альпах (Van der Knaap, 2005), а также бука, дуба и ясеня в Румынии (Farcas et al., 2011). Масштабные исследования, включающие все доминирующие древесные породы территории, были проведены, помимо Европы в целом, для Польши (Ralska-Jasiewiczowa, 2004), Восточной Европы (Kozharinov, 1994) и Китая (Zheng et al., 2008).

Наиболее полной современной работой, в которой обсуждаются значимые уровни процентного содержания для главных лесообразующих по-

род Европы, является работа О.В. Лисицыной с соавторами (Lisitsyna et al., 2011), в которой показано, что процентное содержание 0.5% является значимым для таксонов с низкой и средней пыльцевой продуктивностью (широколиственные породы), для *Picea* этот уровень равен 1%, а для таксонов с высокой продуктивностью значимые уровни существенно выше — 15% для *Betula* и 10% для *Pinus*. Для *Tilia*, *Ulmus*, а также *Fraxinus* значимо простое присутствие пыльцы в спектрах. Эти данные требовали подтверждения на более обширном материале с территории Европейской России и дополнения данными о скорости аккумуляции пыльцы. В результате изучения современных спектров из ловушек Таубера (2008–2017 гг.) М.Б. Носовой с соавторами (Nosova et al., 2019) были подтверждены и предложены уточненные значимые уровни процентного содержания (0.5% для *Picea*, 5% для *Pinus* и 3–5% для *Betula*), а также впервые — значимые уровни скоростей аккумуляции пыльцы (PAR) для основных таксонов, формирующих растительный покров умеренной зоны Европейской части России. *Picea* и *Quercus* присутствуют в составе растительности при $PAR > 50$ п.з. $см^{-2}$ $год^{-1}$, *Pinus* — при $PAR > 500$, *Betula* — $PAR > 2000$, а *Alnus* $PAR > 300$ п.з. $см^{-2}$ $год^{-1}$.

ПОПРАВочНЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ

Одним из возможных путей преодоления трудностей интерпретации, связанных с различиями в пыльцевой продуктивности растений, является введение поправочных коэффициентов — K (Davis, 1963; Janssen, 1967; Kabailene, 1969), или R-value, вычисляемых как отношение процентного содержания пыльцы в субрецентных пробах к процентному содержанию соответствующего таксона в составе растительности. Этот метод активно разрабатывался в конце 60-х — начале 70-х годов, однако уже в те годы K. Faegri (1966) справедливо отметил, что едва ли когда-нибудь будет возможным вывести общие переводные коэффициенты, поскольку их величина зависит не только от пыльцевой продуктивности, но и от региона, и от целей исследования. Поправочные коэффициенты, вычисленные только по пыльцевым данным без учета особенностей разноса пыльцы, при сравнении ее с составом растений конкретных участков фитоценоза, колебались в очень широких пределах — от 240 до 0.036 (Davis, 1963; Faegri, 1966) и плохо отражали реальную ситуацию. Тем не менее, вычисление поправочных коэффициентов (Filimonova, 2005; Blagoveshchenskaya, 2006, 2016; Yang et al., 2003; Yuecong et al., 2005), а также другие исследования, связанные с изучением пыльцы из поверхностных проб (Novenko et al., 2011, 2017; Nosova et al., 2015; Mazei et al., 2018) до сих пор используют, поскольку работа с субрецентными спектрами и

сопоставление их с растительностью позволяет работающему в регионе палинологу “почувствовать материал” и наработать опыт, достаточный для того, чтобы интерпретировать ископаемые спектры. Как правило, на территории средней полосы европейской части России содержание в спектрах пыльцы древесных таксонов с высокой пыльцевой продуктивностью и летучестью пыльцы (*Pinus*, *Betula*, *Alnus*) завышено относительно их участия в растительности ($K < 1$), а для *Picea* и широколиственных пород — занижено ($K > 1$). Однако изменение условий произрастания и приближение к границам ареала может значительно влиять на коэффициенты: в средней и северной тайге при продвижении на север по мере уменьшения пыльцевой продуктивности *Pinus*, ее поправочный коэффициент растет, а для ольхи он, напротив, снижается (Prokhorova, 1965). В Среднем Поволжье поправочный коэффициент *Tilia* в более облесенных районах выше, чем в лесостепных, а *Quercus* — увеличивается с запада на восток с увеличением континентальности климата (Blagoveshchenskaya, 2016).

В последние десятилетия работа с субрецентными и рецентными спектрами включает использование математического аппарата при обработке данных (например, методы многомерной статистики). Вместо простых поправочных коэффициентов используют расширенную модель связи растительность—пыльца (extended R-value model) — см. далее.

ВЫЯВЛЕНИЕ СВЯЗЕЙ В ТРИАДЕ КЛИМАТ—РАСТИТЕЛЬНОСТЬ—ПЫЛЬЦА МАТЕМАТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

Наиболее простым способом выявить связь количественных показателей пыльцевого дождя и климатических показателей является вычисление **линейной регрессии**. Изучение этим методом взаимосвязи годовых флуктуаций климатических параметров с годовыми же (полученными из ловушек Таубера) пыльцевыми спектрами показывает, что на годовую пыльцевую продукцию большинства древесных пород лесной зоны Европы в значительной мере влияет сочетание погодных условий предыдущего вегетационного сезона (Nielsen et al., 2010). Наиболее важными являются летние температуры предыдущего сезона, которые в лесной зоне влияют позитивно на пыльцевую продуктивность хвойных и широколиственных пород (Hicks, 2001; Håttestrand et al., 2008; Huusko and Hicks, 2009; Håttestrand, 2013). Количество осадков может иметь в лесной зоне как прямую, так и обратную связь с пыльцевой продукцией.

К настоящему времени опубликованы результаты расчета корреляции многолетних данных о годовом пыльцевом дожде, полученных в рам-

ках Программы мониторинга пыльцы (PMP), со среднемесячными климатическими параметрами текущего и предыдущего года (20 месяцев) (van der Knaap et al., 2010). Авторы показали, что высокие летние температуры предыдущего сезона способствуют пылению *Picea*, *Larix*, *Pinus* и *Fagus*, холодное лето предыдущего сезона благоприятствует пылению *Abies*, *Alnus* и злаков, а высокие осадки весной и летом предыдущего года положительно коррелируют с интенсивностью пыления злаков, *Quercus* и *Salix*. Зимние температуры имеют положительную связь с пылением широколиственных пород и *Corylus* (Nielsen et al., 2010), поскольку на цветение и пыльцевую продуктивность негативно влияют экстремально низкие температуры, повреждающие почки и одновременно снижающие средние значения зимних температур. Для лесной зоны Европейской части России показано, что скорость аккумуляции пыльцы ели и широколиственных пород положительно коррелирует с летними температурами предыдущего года, тогда как сосна, ольха и береза показывают слабую отрицательную корреляцию (Nosova et al., 2020).

Методы многомерного анализа (перечислены в табл. 1) позволяют выявить наиболее значимые, но неочевидные связи между палинологическими данными и параметрами среды. Все методы многомерного анализа сводятся к получению при помощи математических операций “некой оптимальной информационной структуры, состоящей из осей новых латентных переменных, которые наилучшим образом “объясняют” общую вариацию набора данных” (Shitikov, Zinchenko, 2019). Цель применения этих методов — сокращение числа переменных и классификация (ординация) данных, объяснение отношений между переменными. Исходные данные представлены одной или несколькими (с одинаковым, по числу исследуемых объектов, числом строк) матрицами. Данные, составляющие матрицу, могут быть получены либо из поверхностных образцов и выражены в процентах, либо из ловушек Таубера и выражены в процентах, либо как скорости аккумуляции пыльцы. Помимо пыльцевых данных, используются данные о климатических показателях (чаще всего о температуре и осадках), высота над уровнем моря, степень открытости ландшафта, характер вмещающих отложений и другие. Для проведения расчетов используют программы CANOCO (ter Braak, Smilauer, 2002), PAST (Hammer et al., 2001), R (Oksanen, 2007) или PC-ORD (McCune, 2002). Как правило, необходима нормализация данных (логарифмирование или извлечение корня — для нивелирования влияния массовых таксонов с высокой пыльцевой продуктивностью и летучестью пыльцы, таких как *Betula* и *Pinus*), удаление “выбросов” и редких пыльцевых типов. Результат анализа обычно представ-

Таблица 1. Методы многомерного анализа, используемые для анализа современных и ископаемых палинологических данных**Table 1.** Multivariate analysis methods used to analyze modern and fossil palynological data

Метод/Method	Ссылка/Reference	Примеры использования/Examples
Метод главных компонент/ Principal component analysis, PCA	Rao, 1964	Tonello, Prieto, 2008 Djamali et al., 2009 Jensen et al., 2007 Hättestrand et al., 2008 Hättestrand, 2013
Канонический анализ соответствий/ Canonical correspondence analysis, CCA	ter Braak, 1986	Shen et al., 2006 Nosova et al., 2020
Бестрендовый анализ соответствий/ Detrended correspondence analysis, DCA	Hill, Gauch, 1979	Li et al., 2011 Connor et al., 2004
Анализ избыточности/ Redundancy analysis, RDA	Rao, 1964	Hicks, Birks, 1996 Jensen et al., 2007 Hättestrand et al., 2008
Неметрическое многомерное шкалирование/ Non-metric MultiDimensional Scaling, NMDS, NMS	Anderson, 1971	Fall, 2012

лен в двух формах – табличной, где указаны вклады новых переменных в общую дисперсию, и графической (ординационная диаграмма).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДАННЫХ О СОВРЕМЕННОЙ ПЫЛЬЦЕ ПРИ РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА ПРОШЛОГО

Данные о составе рецентных и субрецентных палинологических спектров в сочетании с информацией о современной растительности и климатических параметрах территории применяют для разработки количественных методик реконструкции растительности и климата: в качестве референсного массива данных, либо для тестирования на современных данных модели, используемой в дальнейшем для работы с ископаемыми последовательностями.

Метод наилучших аналогов (best-modern-analogue – BMA – Overpeck et al., 1985) – относительно простой метод, который основан на применении математической процедуры для нахождения ископаемому спектру наиболее близких аналогов среди серии субрецентных спектров и на предположении, что сходные спектры продуцируются сходной растительностью, а состав растительности, продуцирующей эти спектры, определяется совокупностью климатических условий, такими как зимние и летние температуры, а также годовая сумма осадков. На основе серии субрецентных спектров (training set) из разных регионов с разными биоклиматическими условиями разрабатывается модель, описывающая связь климат–растительность–пыльца. В последние десятиле-

тия этот метод используется в сочетании с данными дистанционного зондирования, что позволяет облегчить и даже автоматизировать описание растительного покрова на большой территории.

Реконструкция динамики лесного покрова на субконтинентальном уровне в Северной и Северо-Восточной Азии была выполнена П.Е. Тарасовым (Tarasov et al., 2007) на основе ископаемых данных 26 разрезов. Массив современных палинологических данных, на базе которых разрабатывалась и проверялась модель, описывающая связь пыльцевых данных с данными о лесопокрываемых площадях, в этой работе значительный – более 1700 образцов, а информация о современной растительности получена на основе данных дистанционного зондирования. С помощью метода наилучших аналогов получена информация о площади и составе лесов в течение позднеледникового времени, а также на протяжении голоцена.

Е.Ю. Новенко с соавторами (Novenko et al., 2014) использовали метод наилучших аналогов для реконструкции динамики лесопокрываемой площади и антропогенных нарушений на примере двух ископаемых последовательностей – в зоне хвойно-широколиственных лесов (Тверская обл., Центрально-Лесной заповедник) и в лесостепи (Тульская обл., Куликово Поле). Выявлено время начала антропогенных изменений растительности и несколько периодов освоения этих территорий, когда происходили изменения лесопокрываемой площади.

Solovieva et al. (2005) использовали метод современных аналогов (модель связи климат–пыльца получена на основе 99 поверхностных

спектров) для реконструкции климата последних 9000 лет на Кольском полуострове.

Метод биомизации (Prentice, 1996; Williams et al., 1998) основан на том, что каждый определенный в образце пыльцевой тип соответствует растительному таксону/таксонам, которые, на основании знаний о современной их экологии, жизненных формах и распространении, относят к тому или иному функциональному типу растительности (ФТР), а совокупность ФТР составляет биом. Основные ФТР и относящиеся к каждому из них пыльцевые типы перечислены в статье Prentice et al. (1996). Например, в упомянутой работе биом “степь” (Steppe) включает в себя ФТР “злаковники” (Grasses), определяемый по значительному вкладу пыльцевого типа Poaceae и ФТР “степные полукустарники” (Steppe forb), определяемый по вкладу Chenopodiaceae и *Artemisia*. Удельный вес биомов определяют по формуле, включающей такие показатели как сродство пыльцевого типа биому и процент таксона в спектре. Доминирующим считается биом с наибольшим удельным весом. Такие реконструкции, произведены в рамках проекта BIOME 6000 в разных макрорегионах на разных временных срезах: 1) для периода 6000-0 л.н. в Европе, со сравнением результатов биомизации и биоклиматической модели NCAR CCM1 (Prentice et al., 1998), 2) России и Монголии, для двух временных срезов – современного и 6000 л.н. (Tarasov et al., 1998), 3) Китая, где разработанная для Европы процедура биомизации опробовалась на местных субрецентных пыльцевых спектрах (Yu et al., 1998), 4) Южной Европы и Южной Африки для временного среза 18000 л.н., то есть конца последнего ледникового периода – оба региона при переходе к голоцену сменили ксерофитные леса на степную растительность (Elenga et al., 2000). Эти работы базируются на большом объеме как современных, привлеченных с целью разработки модели, так и ископаемых данных. Результатом явилась реконструкция биомов нескольких крупных регионов и динамика границ природных зон в среднем и позднем голоцене.

В русскоязычной литературе метод биомизации описан П.Е. Тарасовым (Tarasov, 2000) и Н.А. Рудой (Rudaya, 2010).

При допущении, что экология рассматриваемых таксонов в течение голоцена-плейстоцена не изменялась, этот метод может быть использован не только для голоцена, но и для более ранних межледниковых интервалов, как это было сделано П. Е. Тарасовым с соавторами на основе донных отложений озера Байкал (Tarasov et al., 2005). Это первая для Байкальского региона палеоэкологическая реконструкция отложений последнего межледникового интервала (130–114.8 тыс. л.н.), использующая значительный массив субрецент-

ных палинологических спектров в качестве референсного.

Модификацией этого метода является метод “псевдобиомизации” (Fyfe et al., 2010), который основан на том, что каждый пыльцевой тип относят к одному из классов растительного покрова (land-cover classes – LCC), как правило, достаточно крупных единиц, которые в каждом отдельном случае выделяет автор исследования в зависимости от местной ситуации (как, например, в работе Woodbridge et al. (2014a) это хвойные леса, лиственные леса, заболоченные леса, вересковые пустоши, пастбища/луга, пахотные земли). На основе данных о составе и количественном соотношении таксонов каждого индивидуального пыльцевого спектра вычисляют “индекс связи” (affinity scores). Процентное содержание таксонов рассчитывается от модифицированной суммы пыльцы, куда входят только значимые для определения LCC пыльцевые таксоны, далее производится трансформация процентных значений с помощью “square-root transformation”, и полученные значения складывают, получая значение индекса. На основе его величины делают выводы о преобладающей растительности этого временного среза. Валидность метода была оценена с привлечением данных о субрецентных пыльцевых спектрах и данных дистанционного зондирования: рассчитанные методом псевдобиомизации на основе современных пыльцевых данных соотношения LCC хорошо соответствовали информации о растительности, полученной при расшифровке спутниковых снимков (Woodbridge et al., 2014b). Реконструкция растительности методом псевдобиомизации проводилась в Великобритании и Центральной Европе, где была оценена трансформация ландшафтов в ходе неолитической экспансии сельского хозяйства (Woodbridge et al., 2014a; Lechterbeck et al., 2014), во Франции и Британии для поздней античности (Woodbridge et al., 2015). Итогом многолетней работы этого коллектива авторов стала реконструкция растительного покрова Европы за последние 9000 лет с шагом в 200 лет с акцентом на антропогенные изменения – сокращение лесов в пользу сельскохозяйственных угодий (Fyfe et al., 2015). Для этого использованы 982 палинологических последовательности. Метод оказался достаточно чувствительным, чтобы уловить слабое влияние на растительный покров неолитического производящего хозяйства около 6000 л.н. Другими значимыми этапами трансформации растительного покрова авторы этой работы называют рубежи 4000 л.н., 2200 л.н. и 1000 л.н. Визуализация процессов трансформации растительности Европы, сделанная на основе полученных данных, доступна онлайн: <https://www.youtube.com/user/JWoodbridge1>

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЛАНДШАФТОВ ПРОШЛОГО НА ОСНОВЕ ИСКОПАЕМЫХ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Теоретическая основа количественных реконструкций разрабатывалась в последние несколько десятилетий и в результате были созданы математические модели, описывающие связи растительность–пыльца (Davis, 1963; Andersen, 1970; Parsons, Prentice, 1981; Prentice, 1985), которые позволяли представить физиономический облик и количественные показатели состава растительности: либо в ландшафтных категориях (лес, открытые сообщества, пастбища, поля), либо в фитоценологических категориях (например, по доминантам растительности). Эти модели включали в себя информацию о различиях в пыльцевой продуктивности таксонов и особенностях распространения пыльцы, однако мало использовались палинологами, либо по причине заложенных в них ограничений (Davis, 1963; Andersen, 1970), либо из-за сложности лежащей в основе теории (Prentice, 1985).

Модель реконструкции растительности POLLSCAPE (Прентиса–Сугиты)

S. Sugita (1994, 1998,) развил идеи С. Prentice, включив в его модель данные о характере ископаемых отложений и размере бассейна осадконакопления, а также о площади сбора пыльцы, и предложил модель POLLSCAPE (модель Прентиса–Сугиты). На основе этих представлений был разработан “алгоритм реконструкции ландшафта” (Landscape Reconstruction Algorithm – LRA), включающий две последовательно рассчитываемых модели:

1) Regional estimation of vegetation abundance from large sites (REVEALS – Sugita 2007a) – реконструкция растительности на региональном уровне (10^4 – 10^5 км²).

2) Local vegetation estimation (LOVE – Sugita, 2007b) – на локальном уровне (0–5 км²) в пределах релевантной площади сбора пыльцы (см. ниже).

Оба алгоритма подробно описаны в статье V. Nielsen, B. Odgaard (2010). Формулы моделей REVEALS и LOVE, по которым оценивается пропорция таксона в составе растительности, включают такие параметры, как: количество пыльцы таксона, его относительная пыльцевая продуктивность (PPE, см. далее), радиус бассейна, максимальный радиус региона, дистанция от точки до центра бассейна, модель распространения и отложения пыльцы (рассчитывается отдельно), общее число видов в анализе. В формулу LOVE

также входит релевантная площадь сбора пыльцы (RSAP, см. далее).

Оценка относительной пыльцевой продуктивности. Одним из ключевых вводных параметров для моделирования является “относительная пыльцевая продуктивность” наиболее важных для реконструкции таксонов – Relative pollen productivity (RPP). Методика расчета RPP называется Pollen productivity estimates (PPE). Исходными данными для PPE являются: 1. Подсчеты пыльцевых зерен из поверхностных образцов, отобранных случайным образом на ограниченной территории; 2. Скорость выпадения пыльцы для каждого моделируемого таксона; 3. Данные об актуальной растительности в районе исследования. В работе Bunting et al. (2013) подробно описаны требования к данным и технология сбора палинологических и геоботанических данных: обсуждается способ и сезон отбора поверхностных проб для анализа (предпочтительно в конце сезона пыления), методики описания растительности (в зонах 0–10 м и 10–100 м от точки взятия пробы используются разные модификации геоботанических описаний, на большем расстоянии – картирование на основе спутниковых снимков). Однако в каждом конкретном регионе, а также в зависимости от источника анализируемого материала (поверхностные образцы мха или подстилки, либо образцы из озер) – используются различные модификации метода в рамках действующей модели. Данные о растительности в рамках модели Прентиса–Сугиты используются в виде взвешенных значений относительно расстояния до места взятия пробы (Ring Source model – Sugita et al., 1999).

Для PPE используют расширенную модель связи растительность–пыльца (extended R-value model – ERV – Parsons, Prentice, 1981; Prentice, Parsons, 1983; Sugita, 1994). В зависимости от условий и предпочтений исследователя используется для расчетов одна из трех существующих ERV-субмоделей: субмодель 1 (Parsons, Prentice, 1981; Prentice, Parsons, 1983) предполагает постоянный вклад фоновой пыльцы таксона в его процентное содержание; субмодель 2 (Parsons, Prentice, 1981; Prentice, Parsons, 1983) предполагает постоянный для таксона фоновый вклад в соотношение притока пыльцы к общему обилию всех задействованных таксонов в составе растительности; субмодель 3 (Sugita, 1994) – что приток фоновой пыльцы постоянен для каждого таксона. Эти субмодели при расчете PPE дают схожие результаты, если фоновый приток небольшой по отношению к общему притоку пыльцы. За единицу принимают пыльцевую продуктивность референсного таксона – для умеренного климата это обычно злаки (Poaceae), а продуктивность остальных таксонов рассчитывают в долях относительно референсного. Все расчеты производятся в программе

ERV, созданной специально для этих целей и регулярно обновляемой S. Sugita (1994, unpublished).

В рамках международного исследовательского проекта POLLANDCAL (POLLen/LANDscape CALibration – 2001–2005 гг.), а также до и после его завершения, была проведена оценка пыльцевой продуктивности с использованием методики Прентиса–Сугиты для целого ряда регионов: Эстонии (Poska et al., 2011), Центральной (Soerboer et al., 2008; Mazier et al., 2008; Abraham and Kozakova, 2012) и Северной Европы (Hjelle, 1998; Sugita et al., 1999; Nielsen, 2003; Broström et al., 2004; Rasanen et al., 2007; Stedingk et al., 2008), Великобритании (Bunting et al., 2005), а также в России (Niemeyer et al., 2015), Северной Америке (Calcote, 1995), Африке (Duffin, Bunting, 2007) и Азии (Li et al., 2015, 2017). Сводные результаты для Европы на 2008 год даны в статье Broström et al. (2008).

Расчет релевантной площади сбора пыльцы.

Вторым важным вводным параметром для модели Прентиса–Сугиты является релевантная площадь сбора пыльцы (relevant source area of pollen – RSAP), которая будет различной для разных таксонов в зависимости от аэродинамических свойств пыльцевых зерен. Если растительность гомогенна, достаточно определить “характерный радиус”, которому принадлежит большая часть депонируемой пыльцы (Prentice, 1988; Sugita 1993). Но обычно растительность гетерогенна, поэтому Ш. Сугита (Sugita 1994, 1998) предложил такой параметр как RSAP, который имеет значение для расчетов в рамках модели LOVE (для локальной растительности). Предполагается, что фоновая пыльца в пыльцевых спектрах региона одинакова для всех локальных сайтов, а локальная составляющая спектров каждого сайта представлена пыльцой, производимой на площади сбора (RSAP). Для оценки RSAP используют модель ERV либо метод максимальной вероятности (Sugita, 1994; Broström et al., 2005).

Площади наилучшего соответствия (как правило, вместе с оценкой пыльцевой продуктивности) определены для некоторых территорий Центральной (Soerboer et al., 2008; Mazier et al., 2008; Abraham and Kozakova, 2012) и Северной Европы (Nielsen, Sugita, 2005; Broström et al., 2005; Hellman et al., 2009; Bunting, Hjelle, 2010), Великобритании (Bunting et al., 2005) и Прибалтики (Poska et al., 2011). В последнее десятилетие несколько работ, посвященных этой теме, появилось в Китае (Li et al., 2015, 2017; Yuecong et al., 2017). В России подобное исследование было проведено для арктической территории в пределах Красноярского края (Niemeyer et al., 2015).

В Европейской России первая попытка оценки пыльцевой продуктивности (PPE) и площади

наилучшего соответствия (RSAP) была проведена нами при поддержке РФФИ (проект № 17-04-01034), параллельно с исследованиями современного пыльцевого дождя в рамках программы РМР, на примере хвойно-широколиственных лесов Звенигородской биостанции МГУ в Московской области. Для исследованной территории RSAP оказалась равной 280 метрам. Полученные значения пыльцевой продуктивности оказались низкими по сравнению со всеми ранее рассчитанными (Broström et al., 2008). Наиболее сходны рассчитанные значения *Pinus* и *Picea* с таковыми для Южной Швеции (Broström et al., 2004) и значения *Corylus* с таковыми для Эстонии (Poska et al., 2011). Подобная разница требует дополнительного исследования.

Процесс моделирования растительности или ландшафта на основе пыльцевых данных происходит с помощью двух компьютерных симуляторов: 1) POLLSCAPE (Sugita, 1994) – модель, созданная, прежде всего, для закрытых лесных экосистем, но используемая также для агроландшафтов в лесных зонах, или 2) HUMPOL (Bunting, Middleton, 2005). Моделирование состоит из 4 стадий, на каждой из которых используются разработанные для этого программы:

1) создание образа ландшафта (моделирование либо извлечение из картографических данных) – используются программы OPENLAND 2 (POLLSCAPE – Sugita et al., 1999) или MOSAIC (HUMPOL – Middleton and Bunting, 2004);

2) извлечение специфических данных о растительности для каждой локации (места взятия образца) с помощью программы OPENLAND 3 (Eklöf et al., 2004);

3) моделирование поступления пыльцы для каждой локации – программа ERV.V6 (Sugita, 1994) или другие версии, например, ‘ERV.Analysis.v1.3.0’ (Sugita, неопубл.): программа регулярно обновляется;

4) оценка площади сбора пыльцы исходя из сравнения пыльцевых данных и данных о растительности – программа ERV-v6 (Sugita, 1994) или другие версии этой программы.

В рамках проекта LANDCLIM I (LAND cover – CLIMate interactions in Europe during the Holocene) описание которого и обсуждение методов приводится в статье Gaillard et al. (2010), модель Прентиса–Сугиты использовалась для количественной реконструкции изменений растительности и ландшафта Европы в течение голоцена, а также изучения влияния уменьшения лесопокрытой площади на климат за счет изменения альбедо и эвапотранспирации.

На примере Чехии (Mazier et al., 2012), с использованием данных из Чешской базы данных по четвертичной палинологии, была опробована методика оценки влияния антропогенных изме-

нений ландшафта на климат. Модель REVEALS была применена для расчета процента покрытия функциональных типов растительности (ФТР – Prentice, 1996) и протестированы разные источники палинологических данных. Показано, что характер источника пыльцы (озеро или болото) и его размер – не имеют существенного влияния на результаты моделирования.

Strandberg et al. (2014) моделировали климатический эффект сведения лесов в центральной и северной Европе на двух временных срезах: 6000 л.н. (конец неолита) и 200 л.н. (максимальное сельскохозяйственное освоение). Ожидаемые результаты показали небольшие масштабы сведения лесов и минимальное влияние на климат 6000 л.н. и значительные – 200 л.н. В целом сведение лесов снижает зимние (за счет более высокого альbedo открытых пространств) и повышает летние (за счет большей эвапотранспирации лесов) температуры.

В южной Швеции с помощью LRA (Landscape Reconstruction Algorithm – Sugita, 2007a,б) была протестирована методика реконструкции ландшафта на основе ископаемых данных с нескольких объектов малой площади (Trondman et al., 2015). Доля регионального компонента в пыльцевом спектре напрямую связана с открытой площадью озера или болота (Janssen, 1981), поэтому для региональных реконструкций предпочитают использовать данные с больших объектов. Показано, что модель REVEALS хорошо работает в этом случае, но есть особенности, которые следует учитывать, например, возникают трудности с определением участия в региональной растительности локально произрастающих на малых болотах таксонов (например, *Betula*, *Cyperaceae*, *Calluna*). По этой же методике в Южной Швеции реконструирована динамика открытых ландшафтов (Hultberg et al., 2015). Авторы пришли к выводу, что в течение последних 3000 лет преобладали полуоткрытые лесные фитоценозы, по-видимому, как результат воздействия пожаров и лесного выпаса. А также что при традиционной интерпретации процентной пыльцевой диаграммы доля открытых ландшафтов обычно недооценена по сравнению с реконструкциями на основе LRA. Это мнение поддерживают также Åkesson et al. (2015).

В работе Kaplan et al. (2017) была успешно протестирована на современном материале модель REVEALS для целей реконструкции степени открытости ландшафта с использованием двух сценариев: KK10 – с нелинейной связью лесопокрытой площади с численностью населения и HYDE3.1 – с линейной связью (площадь обрабатываемой земли на душу населения неизменна). Исследование показало несостоятельность второго сценария: при опробовании на современном

материале площадь открытых ландшафтов недооценивалась. Авторы признали модель REVEALS пригодной для реконструкции антропогенной трансформации ландшафта.

При построении моделей связи растительность–пыльца в качестве референсных данных, кроме данных о современной пыльце и современной растительности, возможно использовать данные об ископаемой пыльце и о растительности того же временного среза (метод исторических аналогов), как это было сделано в работе В. Nielsen и В. Odgaard (2010). В этом исследовании соотношение крупных ландшафтных единиц (агрландшафты, лес и вересковые пустоши) было реконструировано для последних 3000 лет, а модель для этого построена на подробно датированных пыльцевых данных высокого разрешения из 9 озер и исторических картографических материалах (Nielsen, 2003). В работе Åkesson et al. (2015) реконструкцию растительности, выполненную по традиционной методике (интерпретацией процентной пыльцевой диаграммы), сравнивали с таковой, выполненной с помощью модели REVEALS и с историческими картами земельных угодий. В результате был сделан вывод о том, что традиционная интерпретация недооценивает степень открытости трансформированного человеком ландшафта.

В настоящее время продолжается проект LANDCLIM II, основной целью которого является реконструкция на континентальном (Европа) уровне, временные рамки которой охватывают весь голоцен (Githumbi et al., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, не претендуя на исчерпывающую библиографию (список публикаций по теме даже за последние 2–3 десятилетия слишком велик, чтобы перечислить все возможные источники), мы постарались охватить все методики, подходы и инструменты, использующие современные пыльцевые данные в целях повышения качества реконструкций растительности прошлого. К сожалению, количество подобных работ в России невелико и здесь для палинологов открываются широкие возможности, поскольку в каждом биогеографическом регионе, где предполагается реконструкция растительности по ископаемым данным, в качестве подготовительного этапа имеет смысл изучать закономерности отложения и распространения пыльцы. Возможность включать свои палинологические данные в глобальные базы, упомянутые в тексте статьи, позволяет широкому кругу исследователей выполнять как региональные, так и более широкие, континентальные и даже глобальные, реконструкции растительного покрова и климата.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-14-50427. Автор благодарит также весь коллектив исполнителей инициативных проектов РФФИ 11-04-01467 и 17-04-01034, благодаря чьей работе стало возможным изучение современных спектров Европейской России. Особенную благодарность хочу выразить Е.Э. Северовой за дружескую помощь и критические замечания к данной статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abraham V., Kozáková R. 2012. Relative pollen productivity estimates in the modern agricultural landscape of Central Bohemia (Czech Republic). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 179: 1–12.
- Åkesson C., Nielsen A.B., Broström A., Persson T., Gaillard M.J., Berglund B.E. 2015. From landscape description to quantification: A new generation of reconstructions provides new perspectives on Holocene regional landscapes of SE Sweden. — *The Holocene.* 25 (1): 178–193.
- Andersen S.T. 1970. The relative pollen productivity and representation of north European trees, and correction factors for tree pollen spectra. — *Danmarks Geologiske Undersøgelse Række II* 96: 1–99.
- Anderson A.J.B. 1971. Ordination methods in ecology. — *J. Ecol.* 59: 713–726.
- Birks H.H., Bjune A.E. 2010. Can we detect a west Norwegian tree line from modern samples of plant remains and pollen? Results from the DOORMAT project. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 325–340.
- Birks H.J.B., Gordon A.D. 1985. Numerical methods in Quaternary pollen analysis. Academic Press, New York. 305 pp.
- [Blagoveshchenskaya] Благовещенская Н.В. 2006. Динамика лесных экосистем верхнего плато Приволжской возвышенности в голоцене. — *Экология.* 2: 83–88.
- [Blagoveshchenskaya] Благовещенская Н.В. 2016. Особенности интерпретации субфоссильных спорово-пыльцевых спектров Приволжской возвышенности (в целях палеоботанических реконструкций). — *Бюлл. МОИП. Сер. Биол.* 121 (5): 48–63.
- ter Braak C.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. — *Ecology.* 67: 1167–1179.
- ter Braak C.J.F., Smilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Bradshaw R.H.W. 1981. Quantitative reconstruction of local woodland vegetation using pollen analysis from a small basin in Norfolk, England. — *J. Ecol.* 69: 941–955.
- Broström A., Nielsen A.B., Gaillard M.J., Hjelle K., Mazier F., Binney H., ... et Räsänen S. 2008. Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 461–478.
- Broström A., Sugita S., Gaillard M.J. 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. — *The Holocene.* 14 (3): 368–381.
- Broström A., Sugita S., Gaillard M.J., Pilesjö P. 2005. Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. — *The Holocene.* 15 (2): 252–262.
- Bunting M.J., Gaillard M.J., Sugita S., Middleton R., Broström A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. — *The Holocene.* 14 (5): 651–660.
- Bunting M.J., Armitage R., Binney H.A., Waller M. 2005. Estimates of 'relative pollen productivity and 'relevant source area of pollen for major tree taxa in two Norfolk (UK) woodlands. — *The Holocene.* 15 (3): 459–465.
- Bunting M.J., Farrell M., Broström A., Hjelle K.L., Mazier F., Middleton R., ... et Twiddle, C.L. (2013). Palynological perspectives on vegetation survey: a critical step for model-based reconstruction of Quaternary land cover. — *Quatern. Sci. Rev.* 82: 41–55.
- Bunting M.J., Hjelle K.L. 2010. Effect of vegetation data collection strategies on estimates of relevant source area of pollen (RSAP) and relative pollen productivity estimates (relative PPE) for non-arboreal taxa. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 365–374.
- Bunting M.J., Middleton D. 2005. Modelling pollen dispersal and deposition using HUMPOL software, including simulating windroses and irregular lakes. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 134 (3–4): 185–196.
- Calcote R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. — *J. Ecol.* 83 (4): 591–602.
- Caseldine C.J. 1981. Surface pollen studies across Bankhead Moss, Fife, Scotland. *J. Biogeogr.* 8 (1): 7–25.
- Connor S.E., Thomas I., Kvavadze E.V., Arabuli G.J., Avakov G.S., Sagona A. 2004. A survey of modern pollen and vegetation along an altitudinal transect in southern Georgia, Caucasus region. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129 (4): 229–250.
- Crowder A.A., Cuddy D.G. 1973. Pollen in a small river basin: Wilton Creek, Ontario. In: Birks H.J.B., West R.G. (eds.). *Quaternary plant ecology.* Blackwell, Oxford. P. 61–78.
- Davis M.B. 1963. On the theory of pollen analysis. — *Am. J. Sci.* 261 (10): 897–912.
- Djamali M., de Beaulieu J.L., Campagne P., Andrieu-Ponel V., Ponel P., Leroy S.A.G., Akhiani H. 2009. Modern pollen rain–vegetation relationships along a forest–steppe transect in the Golestan National Park, NE Iran. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153 (3–4): 272–281.
- Duffin K.I., Bunting M.J. 2008. Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 507–525.
- Eklöf M., Broström A., Gaillard M.J., Pilesjö P. 2004. OPENLAND3: a computer program to estimate plant abundance around pollen sampling sites from vegetation maps: a necessary step for calculation of pollen productivity estimates. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 132 (1–2): 67–77.
- Elenga H., Peyron O., Bonnefille R., Jolly D., Cheddadi R., Guiot J., ... et Hamilton A.C. 2000. Pollen-based bi-

- ome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 yr BP. – *J. Biogeogr.* 27 (3): 621–634.
- Faegri K. 1966. Some problems of representivity in pollen analysis. – *Palaeobotanist.* 15: 135–140.
- Fall P.L. 2012. Modern vegetation, pollen and climate relationships on the Mediterranean island of Cyprus. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 185: 79–92.
- Feurdean A., Tanțău I., Fărcaș S. 2011. Holocene variability in the range distribution and abundance of *Pinus*, *Picea abies*, and *Quercus* in Romania; implications for their current status. – *Quatern. Sci. Rev.* 30 (21–22): 3060–3075.
- [Fedorova] Федорова Р.В. 1952. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. – *Тр. ИГ АН СССР.* 2 (7) 91–103.
- [Fedorova, Vronskiy] Федорова Р.В., Вронский В.А. 1980. О закономерностях рассеивания пыльцы и спор в воздухе (для целей палеогеографических реконструкций). – *Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода.* 50: 153–165.
- [Filimonova] Филимонова Л.В. 2005. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты): Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 200 с.
- Fyfe R.M., Twiddle C., Sugita S., Gaillard M.J., Barratt P., Caseldine C.J., ... et Grant M.J. 2013. The Holocene vegetation cover of Britain and Ireland: overcoming problems of scale and discerning patterns of openness. – *Quatern. Sci. Rev.* 73: 132–148.
- Fyfe R.M., Woodbridge J., Roberts N. 2015. From forest to farmland: pollen-inferred land cover change across Europe using the pseudobiomization approach. – *Global Change Biol.* 21 (3): 1197–1212.
- Gaillard M.J., Sugita S., Mazier F., Trondman A.K., Brostrom A., Hickler T., ... et Lemmen C. 2010. Holocene land-cover reconstructions for studies on land cover-climate feedbacks. – *Climate of the Past.* 6: 483–499.
- Gerasimidis A., Panajiotidis S., Hicks S., Athanasiadis N. 2006. An eight-year record of pollen deposition in the Pieria mountains (N. Greece) and its significance for interpreting fossil pollen assemblages. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 141 (3–4): 231–243.
- Giesecke T., Fontana S.L., van der Knaap W.O., Pardoe H.S., Pidek I.A. 2010. From early pollen trapping experiments to the Pollen Monitoring Programme. – *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4) 247–258.
- Giesecke T., Bennett K.D. 2004. The Holocene spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and adjacent areas. – *J. Biogeogr.* 31 (9): 1523–1548.
- Githumbi E., Trondman A.K., Fyfe R., Kjellström E., Lindström J., Lu Z., ... et Strandberg G. 2018. Quantifying the land-use climate forcing in the past: a modelling approach focusing on Europe and the Holocene (LandClim II). – 2nd Baltic Earth Conference, the Baltic sea region in transition, Jun 2018, Helsingor, Denmark: 179.
- Goodall D.W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. – *Aust. J. Bot.* 2: 304–324.
- Gosling W.D., Mayle F.E., Killeen T.J., Siles M., Sanchez L., Boreham S. 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. – *The Holocene.* 13: 613–618.
- Guo C., Ma Y., Li D., Pei Q. 2020. Modern pollen and its relationship with vegetation and climate in the Mu Us Desert and surrounding area, northern China: Implications of palaeoclimatic and palaeoecological reconstruction. – *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* Online – <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109699>
- Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia electronica.* 4 (1): 9.
- Hättestrand M. 2013. Eight years of annual pollen monitoring in northern Sweden, from the boreal forest to above the birch forest-line. – *Grana.* 52 (1): 26–48.
- Hättestrand M., Jensen C., Hallsdóttir M., Vorren K.D. 2008. Modern pollen accumulation rates at the north-western fringe of the European boreal forest. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 151 (3–4): 90–109.
- Hellman S., Gaillard M.J., Bunting J.M., Mazier F. 2009. Estimating the relevant source area of pollen in the past cultural landscapes of southern Sweden – a forward modelling approach. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153 (3–4): 259–271.
- Hicks S. 2001. The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117 (1–3): 1–29.
- Hicks S. 2006. When no pollen does not mean no trees. – *Veget. Hist. Archaeobot.* 15 (4): 253–261.
- Hicks S., Birks H.J.B. 1996. 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.* 5 (4): 257–272.
- Hicks S., Hyvärinen H. 1999. Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeoecological implications. – *Grana.* 38 (4): 228–242.
- Hicks S., Latałowa M., Ammann B., Pardoe H., Tinsley H. (Eds.) 1996. European Pollen Monitoring Programme – Project Description and Guidelines, University of Oulu. 28 p.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio.* 42: 47–58.
- Hjelle K.L. 1998. Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in western Norway. – *Veget. Hist. Archaeobot.* 7 (2): 79–96.
- Hjelmroos M., Franzén L.G. 1994. Implications of recent long-distance pollen transport events for the interpretation of fossil pollen records in Fennoscandia. – *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82 (1–2): 175–189.
- Hultberg T., Gaillard M.J., Grundmann B., Lindbladh M. 2015. Reconstruction of past landscape openness using the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA) applied on three local pollen sites in a southern Swedish biodiversity hotspot. – *Veget. Hist. Archaeobot.* 24 (2): 253–266.
- Janssen C.R. A comparison between the recent regional pollen rain and the sub-recent vegetation in four major

- vegetation types in Minnesota (USA). – Rev. Palaeobot. Palynol. 1967. 2 (1–4): 331–342.
- Janssen C.R. 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis. – Proc. Konned. Acad. Wetensch. 84: P. 197–210.
- Jensen C., Vorren K.D., Mørkved B. 2007. Annual pollen accumulation rate (PAR) at the boreal and alpine forest-line of north-western Norway, with special emphasis on *Pinus sylvestris* and *Betula pubescens*. – Rev. Palaeobot. Palynol. 144 (3–4): 337–361.
- [Kabailene] Кабайлене М.В. 1969. Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности. Л. 148 с.
- Kaplan J.O., Krumhardt K.M., Gaillard M.-J., Sugita S., Trondman A.-K., Fyfe R., Marquer L., Mazier F., Nielsen A.B. 2017. Constraining the deforestation history of Europe: Evaluation of historical land use scenarios with pollen-based land cover reconstructions. – Land. 6: 91.
- [Kozharinov] Кожаринов А.В. 1994. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене: Дис. ... д-ра биол. наук. М. 255 с.
- van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F., Finsinger W., Gobet E., Pini R., Schweizer A., ... et Ammann B. 2005. Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. – Quatern. Sci. Rev. 24 (5–6): 645–680.
- van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F., Svitavská-Svobodová H., Pidek I.A., Kvavadze E., Chichinadze M., ... et Pardoe H.S. 2010. Annual pollen traps reveal the complexity of climatic control on pollen productivity in Europe and the Caucasus. – Veget. Hist. Archaeobot. 19 (4): 285–307.
- Kuoppamaa M., Goslar T., Hicks S. 2009a. Pollen accumulation rates as a tool for detecting land-use changes in a sparsely settled boreal forest. – Veget. Hist. Archaeobot. 18 (3): 205–217.
- Kuoppamaa M., Huusko A., Hicks S. 2009b. *Pinus* and *Betula* pollen accumulation rates from the northern boreal forest as a record of interannual variation in July temperature. – J. Quat. Sci. 24 (5): 513–521.
- [Lapteva] Лаптева Е.Г. 2013. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры современной растительности южного Урала. – Вестник Башкирского ун-та. 18 (1): 77–81.
- Latałowa M., van der Knaap W.O. 2006. Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. – Quatern. Sci. Rev. 25 (21–22): 2780–2805.
- Lechterbeck J., Edinborough K., Kerig T., Fyfe R., Roberts N., Shennan S. 2014. Is Neolithic land use correlated with demography? An evaluation of pollen-derived land cover and radiocarbon-inferred demographic change from Central Europe. – The Holocene. 24 (10): 1297–1307.
- Levetin E., Rogers C.A., Hall S.A. 2000. Comparison of pollen sampling with a Burkard spore trap and a Tauber trap in a warm temperate climate. – Grana. 39: 294–302.
- Li Y., Bunting M.J., Xu Q., Jiang S., Ding W., Hun L. 2011. Pollen–vegetation–climate relationships in some desert and desert-steppe communities in northern China. – The Holocene. 21 (6): 997–1010.
- Li F., Gaillard M.J., Sugita S., Mazier F., Xu Q., Zhou Z., ... et Laffly D. 2017. Relative pollen productivity estimates for major plant taxa of cultural landscapes in central eastern China. – Veget. Hist. Archaeobot. 26 (6): 587–605.
- Li Y., Nielsen A.B., Zhao X., Shan L., Wang S., Wu J., Zhou L. 2015. Pollen production estimates (PPEs) and fall speeds for major tree taxa and relevant source areas of pollen (RSAP) in Changbai Mountain, northeastern China. – Rev. Palaeobot. Palynol. 216: 92–100.
- Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. 2011. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. – Rev. Palaeobot. Palynol. 166 (3–4): 311–324.
- Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. 2011. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. – Rev. Palaeobot. Palynol. 166 (3–4): 311–324.
- Luo C., Zheng Z., Tarasov P., Nakagawa T., Pan A., Xu Q., ... et Huang K. 2010. A potential of pollen-based climate reconstruction using a modern pollen–climate dataset from arid northern and western China. – Rev. Palaeobot. Palynol. 160 (3–4): 111–125.
- [Mazei et al.] Мазей Н.Г., Кусильман М.В., Новенко Е.Ю. 2018. Встречаемость пыльцы *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia* и *Quercus* в субрецентных спорово-пыльцевых спектрах Восточно-Европейской равнины: к вопросу о возможности дальнего заноса пыльцы. – Экология. 6: 431–439.
- Makohonienko M., Tobolski K., Gaillard M.J. 1998. Modern pollen/land-use relationships in North-western Poland. – Paläoklimaforschung. 27: 103–119.
- Marquer L., Gaillard M.J., Sugita S., Poska A., Trondman A.K., Mazier F., ... et Kaplan J.O. 2017. Quantifying the effects of land use and climate on Holocene vegetation in Europe. – Quatern. Sci. Rev. 171: 20–37.
- Mazier F., Broström A., Bragée P., Fredh D., Stenberg L., Thiere G., ... et Hammarlund D. 2015. Two hundred years of land-use change in the South Swedish Uplands: comparison of historical map-based estimates with a pollen-based reconstruction using the landscape reconstruction algorithm. – Veget. Hist. Archaeobot. 24 (5): 555–570.
- Mazier F., Broström A., Gaillard M.J., Sugita S., Vittoz P., Buttler A. 2008. Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). – Veget. Hist. Archaeobot. 17 (5): 479–495.
- Mazier F., Gaillard M.J., Kuneš P., Sugita S., Trondman A.K., Broström A. 2012. Testing the effect of site selection and parameter setting on REVEALS-model estimates of plant abundance using the Czech Quaternary Palynological Database. – Rev. Palaeobot. Palynol. 187: 38–49.
- McCune B., Grace J.B., Urban D.L. 2002. Analysis of ecological communities. (Vol. 28). Glendon Beach, OR: MjM software design.

- Middleton R., Bunting M.J. 2004. Mosaic v1. 1: landscape scenario creation software for simulation of pollen dispersal and deposition. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 132 (1–2): 61–66.
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. 1991. *Pollen analysis*. Oxford. 216 p.
- Nielsen A.B. 2003. Pollen Based Quantitative Estimation of Land Cover: Relationships Between Pollen Sedimentation in Lakes and Land Cover as Seen on Historical Maps in Denmark AD 1800: PhD. Thesis (Doctoral dissertation, GEUS, Geological Survey of Denmark and Greenland).
- Nielsen A.B., Giesecke T., Theuerkauf M., Feeser I., Behre K.E., Beug H.J., ... et Jahns S. 2012. Quantitative reconstructions of changes in regional openness in north-central Europe reveal new insights into old questions. — *Quatern. Sci. Rev.* 47: 131–149.
- Nielsen A.B., Møller P.F., Giesecke T., Stavngaard B., Fontana S.L., Bradshaw R.H. 2010. The effect of climate conditions on inter-annual flowering variability monitored by pollen traps below the canopy in Draved Forest, Denmark. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 309–323.
- Nielsen A.B., Sugita S. 2005. Estimating relevant source area of pollen for small Danish lakes around AD 1800. — *The Holocene.* 15 (7): 1006–1020.
- Niemeyer B., Klemm J., Pestryakova L.A., Herzsuh U. 2015. Relative pollen productivity estimates for common taxa of the northern Siberian Arctic. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 221: 71–82.
- [Nosova et al.] Носова М.Б., Новенко Е.Ю., Зерницкая В.П., Дюжова К.В. 2015. Палинологическая индикация антропогенных изменений растительности восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов в позднем голоцене. — *Изв. РАН. Сер. Геогр.* 4: 72–84.
- Nosova M.B., Lisitsyna O.V., Volkova O.A., Severova E.E. 2020. Variations in pollen deposition of the main taxa forming the land cover along a NW–SE transect in European Russia: results of a ten year Tauber trap monitoring period. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 1–18. <https://doi.org/10.1007/s00334-020-00775-1>
- Nosova M.B., Severova O.V., Volkova O.A., Kosenko Ya.V. 2015. Representation of *Picea* pollen in modern and surface samples from Central European Russia. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 24 (2): 319–330.
- [Nosova et al.] Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А. 2016. Многолетние исследования современных палинологических спектров в средней полосе европейской части России. — *Бюлл. МОИП. Сер. Биол.* 120 (6): 42–50.
- [Nosova et al.] Носова М.Б., Северова Е.Э., Волкова О.А. 2019. Современные спорово-пыльцевые спектры европейской России: 10 лет наблюдений. — *Бот. журн.* 104 (8): 1228–1248.
- [Novenko et al.] Новенко Е.Ю., Мазей Н.Г., Зерницкая В.П. 2017. Рецентные спорово-пыльцевые спектры заповедных территорий европейской части России как ключ к интерпретации результатов палеоэкологических исследований. — *Nature Conservation Research. Заповедная наука.* 2: 55–65.
- [Novenko et al.] Новенко Е.Ю., Носова М.Б., Красноруцкая К.В. 2011. Особенности поверхностных спорово-пыльцевых спектров южной тайги Восточно-Европейской равнины. — *Изв. Тульского гос. ун-та. Естественные науки.* 2: 345–354.
- Oksanen J. 2007. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial*. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Overpeck J.T., Webb T., Prentice I.C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. — *Quat. Res.* 23 (1): 87–108.
- Pardoe H.S., Giesecke T., van der Knaap W.O., Svitavská-Svobodová H., Kvavadze E.V., Panajiotidis S., ... et Latałowa M. 2010. Comparing pollen spectra from modified Tauber traps and moss samples: examples from a selection of woodlands across Europe. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 271–283.
- Parsons R.W., Prentice I.C. 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen–vegetation relationship. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 32 (2–3): 127–152.
- Pohl F. 1937. Die Pollenerzeugung der Windbluter. Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 56: 365–470.
- Poska A., Meltsov V., Sugita S., Vassiljev J. 2011. Relative pollen productivity estimates of major anemophilous taxa and relevant source area of pollen in a cultural landscape of the hemi-boreal forest zone (Estonia). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 167 (1–2): 30–39.
- Poska A., Pidek I.A. 2010. Pollen dispersal and deposition characteristics of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris*, Roztocze region (SE Poland). — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (2): 91–101.
- von Post L. 1918. Skogsträdpollen i sydsvenska torvmosselagerföljder. — *Förh. ved. T.* 16.
- Prentice C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In: *Vegetation history* (Eds.: B. Huntley, T. Webb, III). Springer, Dordrecht. P. 17–42.
- Prentice I.C., Harrison S.P., Jolly D., Guiot J. 1998. The climate and biomes of Europe at 6000 yr BP: comparison of model simulations and pollen-based reconstructions. — *Quatern. Sci. Rev.* 17 (6–7): 659–668.
- [Prokhorova] Прохорова К.В. 1965. Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами (в условиях северной тайги). — *Бот. журн.* 50 (5): 626–638.
- Ralska-Jasiewiczowa M. (ed.) 2004. *Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps*. Krakow. 444 p.
- Rao C.R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. — *Sankhya. Ser. A.* 26: 329–358.
- Räsänen S., Hicks S., Odgaard B.V. 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified ‘Tauber trap’ from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129 (1–2): 103–116.
- Räsänen S., Suutari H., Nielsen A.B. 2007. A step further towards quantitative reconstruction of past vegetation in Fennoscandian boreal forests: pollen productivity estimates for six dominant taxa. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 146 (1–4): 208–220.

- [Rudaya] Рудая Н.А. 2010. Палинологический анализ: Учебно-методическое пособие. — Новосиб. гос. ун-т, Ин-т археол. и этногр. СО РАН. Новосибирск. 48 с
- Rousseau D.D., Schevin P., Duzer D., Cambon G., Ferrier J., Jolly D., Poulsen U. 2006. New evidence of long distance pollen transport to southern Greenland in late spring. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 141 (3–4): 277–286.
- Saarse L., Veski S. 2001. Spread of broad-leaved trees in Estonia. — *Proceed. Est. Acad. Sci., Geology.* 50 (1): 51–65.
- Sauliene I., Kusiene L., Severova E., Kalnina L. 2014. Comparison of *Alnus*, *Corylus*, *Betula* pollen seasons in Riga, Moscow and Vilnius. — *Aerobiologia.* 30 (4): 423–433.
- Seppä H., Birks H.J.B., Odland A., Poska A., Veski S. 2004. A modern pollen–climate calibration set from northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions. — *J. Biogeogr.* 31 (2): 251–267.
- Seppä H., Hicks S. 2006. Integration of modern and past pollen accumulation rate (PAR) records across the arctic tree-line: a method for more precise vegetation reconstructions. — *Quatern. Sci. Rev.* 25 (13–14): 1501–1516.
- Shen C., Liu K.B., Tang L., Overpeck J.T. 2006. Quantitative relationships between modern pollen rain and climate in the Tibetan Plateau. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 140 (1–2): 61–77.
- [Shitikov, Zinchenko] Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. 2019. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор). — Теоретические проблемы экологии. 1: 5–11.
- Soerboer W., Vervoort J.M., Sugita S., Lotter A.F. 2008. Evaluating Swiss pollen productivity estimates using a simulation approach. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 497–506.
- Sofiev M., Bergmann K.C. (Eds.). 2013. Allergenic pollen: a review of the production, release, distribution and health impacts. Dordrecht Heidelberg New York London, Springer Science + Business Media. 252 p.
- Solovieva N., Tarasov P.E., MacDonald G. 2005. Quantitative reconstruction of Holocene climate from the Chuna Lake pollen record, Kola Peninsula, northwest Russia. — *The Holocene.* 15 (1): 141–148.
- von Stedingk H., Fyfe R.M., Allard A. 2008. Pollen productivity estimates from the forest–tundra ecotone in west-central Sweden: implications for vegetation reconstruction at the limits of the boreal forest. — *The Holocene.* 18 (2): 323–332.
- Stockmarr J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. — *Pollen Spores.* 13: 615–621.
- Strandberg G., Kjellström E., Poska A., Wagner S., Gaillard M.J., Trondman A.K., ... et Fyfe R. 2014. Regional climate model simulations for Europe at 6 k and 0.2 kyr BP: sensitivity to changes in anthropogenic deforestation. — *Climate of the Past Discussions.* 10: 661–680.
- Sugita S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. — *Quat. Res.* 39 (2): 239–244.
- Sugita S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. — *J. Ecol.* 82 (4): 881–897.
- Sugita S. 1998. Modelling pollen representation of vegetation. — In: Quantification of land surfaces cleared of forests during the Holocene. Gaillard M.J., Berglund B.E., Frenzel B., Huckriede U. (eds) — *Palaeoclimate Research.* 27: 1–15.
- Sugita S. 2007a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. — *The Holocene.* 17 (2): 229–241.
- Sugita S. 2007b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. — *The Holocene.* 17 (2): 243–257.
- Sugita S., Gaillard M.J., Broström A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. — *The Holocene.* 9 (4): 409–421.
- [Tarasov] Тарасов П.Е. 2000. Реконструкции климата и растительности северной Евразии позднего плейстоцена по палинологическим данным. — Проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена. М. С. 70–97.
- Tarasov P., Granoszewski W., Bezrukova E., Brewer S., Nita M., Abzaeva A., Oberhänsli H. 2005. Quantitative reconstruction of the last interglacial vegetation and climate based on the pollen record from Lake Baikal, Russia. — *Climate Dynamics.* 25 (6): 625–637.
- Tarasov P.E., Webb III T., Andreev A.A., Afanas'eva N.B., Berezina N.A., Bezusko L.G., ... et Chernova G.M. 1998. Present-day and mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the former Soviet Union and Mongolia. — *J. Biogeogr.* 25 (6): 1029–1053.
- Tarasov P., Williams J.W., Andreev A., Nakagawa T., Bezrukova E., Herzschuh U., ... et Zheng Z. 2007. Satellite- and pollen-based quantitative woody cover reconstructions for northern Asia: verification and application to late-Quaternary pollen data. — *Earth and Planetary Science Letters.* 264 (1–2): 284–298.
- Tauber H. 1974. A static non-overload pollen collector. — *New Phytol.* 73: 359–369.
- Tinsley H. 2001. Modern pollen deposition in traps on a transect across an anthropogenic tree-line on Exmoor, southwest England: a note summarising the first three years of data. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117 (1–3): 153–158.
- Tonello M.S., Prieto A.R. 2008. Modern vegetation–pollen–climate relationships for the Pampa grasslands of Argentina. — *J. Biogeogr.* 35 (5): 926–938.
- Trondman A.-K., Gaillard M.-J., Mazier F. et al. 2015. Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene regional vegetation cover (plant-functional types and land-cover types) in Europe suitable for climate modelling. — *Global Change Biol.* 21: 676–697.
- Volkova O., Severova E., Nosova M. 2017. Six-year observations of airborne and deposited pollen in central European Russia: first results. — *Grana.* 55 (4): 311–318.
- Williams J.W., Summers R.L., Webb T. III. 1998. Applying plant functional types to construct biome maps from eastern North American pollen data: Comparisons with model results. — *Quatern. Sci. Rev.* 17: 607–627.
- Woodbridge J., Fyfe R.M., Roberts N. 2014b. A comparison of remotely sensed and pollen-based approaches to

- mapping Europe's land cover. — *J. Biogeogr.* 41 (11): 2080–2092.
- Woodbridge J., Fyfe R.M., Roberts N., Downey S., Edinborough K., Shennan S. 2014a. The impact of the Neolithic agricultural transition in Britain: a comparison of pollen-based land-cover and archaeological 14C date-inferred population change. — *J. Archaeol. Sci.* 51: 216–224.
- Woodbridge J., Roberts N., Fyfe R. 2015. Vegetation and Land-Use Change in Northern Europe During Late Antiquity: A Regional-Scale Pollen-Based Reconstruction. — *Late Antique Archaeol.* 11 (1): 105–118.
- Xu Q.H., Li Y.C., Tian F., Cao X.Y., Yang X.L. 2009. Pollen assemblages of Tauber traps and surface soil samples in steppe areas of China and their relationships with vegetation and climate. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153: 86–101.
- Yang Z., Xu Q., Meng L., Yang X., Wang K. 2003. Quantitative relationship between pollen in the surface soil and vegetation in the Yanshan area. — *Acta Phytocol. Sinica.* 27 (6): 804–809.
- [Yazvenko] Язвенко С.Б. 1992. Современная пыльцевая продукция и голоценовая история горных лесов Закавказья: Дис. канд. биол. наук. М. 245 с
- Yu G., Prentice I.C., Harrison S.P., Sun X. 1998. Pollen-based biome reconstructions for China at 0 and 6000 years. — *J. Biogeogr.* 25 (6): 1055–1069.
- Yuecong L., Qinghai X., Yingkui Z., Xiaolan Y., Jule X., Hui C., Xinmiao L. 2005. Pollen indication to source plants in the eastern desert of China. — *Chinese Sci. Bul.* 50 (15): 1632–1641.
- [Zaklinskaya] Заклинская Е.Д. 1951. Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биогеографии четвертичных отложений (широколиственный и смешанный лес). — *Труды ИГАН СССР. Сер. Геол.* 127 (48). 100 с.
- Zheng Z., Huang K., Xu Q., Lu H., Cheddadi R., Luo Y., ... et Wei J. 2008. Comparison of climatic threshold of geographical distribution between dominant plants and surface pollen in China. — *Science in China. Series D: Earth Sciences.* 51 (8): 1107–1120.

RESEARCHES OF MODERN POLLEN SPECTRA: TECHNIQUES, APPROACHES, MODERN AREAS

M. B. Nosova

Main Botanical Garden RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia
e-mail: mashanosova@mail.ru

In this paper we describe main methods of and approaches to the study of modern (recent and subrecent) palynological spectra in order to create a base of modern analogues for the interpretation of fossil data, vegetation and climate modelling. Sampling methods including that of Pollen Monitoring Programme, wide area of application of modern pollen investigations, use of correction coefficients and threshold pollen values, as well as numerical methods, which are used with modern and fossil palynological data are discussed. We discuss modern approaches to the reconstruction of past vegetation and climate, involving the use of modern pollen data: the method of modern analogues, biomisation technique, and reconstruction of vegetation and landscapes using Prentice-Sugita models (REVEALS and LOVE), as well as and the parameters required for these models, namely pollen productivity estimates and relevant source area of pollen.

Keywords: palynology, pollen, modern pollen spectra, Tauber traps, method of modern analogues, biomisation method, pollen accumulation rate, pollen influx, pollen productivity estimates, relevant source area of pollen

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by Russian Foundation for Basic Research, project № 19-14-50427. The author also thanks the entire team of collaborators of initiative RFBR projects 11-04-01467 and 17-04-01034, who have made possible to study the modern spectra of the European Russia. I want to express special thanks to Dr. E. Severova for her friendly help and critical reading of this article.

REFERENCES

- Abraham V., Kozáková R. 2012. Relative pollen productivity estimates in the modern agricultural landscape of Central Bohemia (Czech Republic). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 179: 1–12.
- Åkesson C., Nielsen A.B., Broström A., Persson T., Gaillard M.J., Berglund B.E. 2015. From landscape description to quantification: A new generation of reconstructions provides new perspectives on Holocene regional landscapes of SE Sweden. — *The Holocene.* 25 (1): 178–193.
- Andersen S.T. 1970. The relative pollen productivity and representation of north European trees, and correction factors for tree pollen spectra. — *Danmarks Geologiske Undersøgelse Række II* 96: 1–99.
- Anderson A.J.B. 1971. Ordination methods in ecology. — *J. Ecol.* 59: 713–726.

- Birks H.H., Bjune A.E. 2010. Can we detect a west Norwegian tree line from modern samples of plant remains and pollen? Results from the DOORMAT project. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 325–340.
- Birks H.J.B., Gordon A.D. 1985. Numerical methods in Quaternary pollen analysis. New York. 305 p.
- Blagoveshchenskaya N.V. 2006. Dinamika lesnykh ekosistem verkhnego plato Privolzhskoi vozvyshechnosti v golotsene. (Forest ecosystems dynamics on the upper plateau of the Volga Upland in the Holocene). — *Ekologia.* 2: 83–88.
- Blagoveshchenskaya N.V. 2016. Osobennosti interpretatsii subfossil'nykh sporovo-pyl'tsevykh spektrov Privolzhskoi vozvyshechnosti (v tselyakh paleobotanicheskikh rekonstruktsii). (Features of interpretation of subfossil pollen spectra of the Volga Upland (for the purpose of paleobotanical reconstructions)). — *Bulleten' MOIP. Ser. Biol.* 121 (5): 48–63.
- ter Braak C.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. — *Ecology.* 67: 1167–1179.
- ter Braak C.J.F., Smilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and Canodraw for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Bradshaw R.H.W. 1981. Quantitative reconstruction of local woodland vegetation using pollen analysis from a small basin in Norfolk, England. — *J. Ecol.* 69: 941–955.
- Broström A., Nielsen A.B., Gaillard M.J., Hjelle K., Mazier F., Binney H., ... et Räsänen S. 2008. Pollen productivity estimates of key European plant taxa for quantitative reconstruction of past vegetation: a review. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 461–478.
- Broström A., Sugita S., Gaillard M.J. 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. — *The Holocene.* 14 (3): 368–381.
- Broström A., Sugita S., Gaillard M.J., Pilesjö P. 2005. Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. — *The Holocene.* 15 (2): 252–262.
- Bunting M.J., Gaillard M.J., Sugita S., Middleton R., Broström A. 2004. Vegetation structure and pollen source area. — *The Holocene.* 14 (5): 651–660.
- Bunting M.J., Armitage R., Binney H.A., Waller M. 2005. Estimates of 'relative pollen productivity and 'relevant source area of pollen for major tree taxa in two Norfolk (UK) woodlands. — *The Holocene.* 15 (3): 459–465.
- Bunting M.J., Farrell M., Broström A., Hjelle K. L., Mazier, F., Middleton R., ... et Twiddle C.L. 2013. Palynological perspectives on vegetation survey: a critical step for model-based reconstruction of Quaternary land cover. — *Quatern. Sci. Rev.* 82: 41–55.
- Bunting M.J., Hjelle K.L. 2010. Effect of vegetation data collection strategies on estimates of relevant source area of pollen (RSAP) and relative pollen productivity estimates (relative PPE) for non-arboreal taxa. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 365–374.
- Bunting M.J., Middleton D. 2005. Modelling pollen dispersal and deposition using HUMPOL software, including simulating windroses and irregular lakes. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 134 (3–4): 185–196.
- Calcote R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. — *J. Ecol.* 83 (4): 591–602.
- Caseldine C.J. 1981. Surface pollen studies across Bankhead Moss, Fife, Scotland. — *J. Biogeogr.* 8 (1): 7–25.
- Connor S.E., Thomas I., Kvavadze E.V., Arabuli G.J., Avakov G.S., Sagona A. 2004. A survey of modern pollen and vegetation along an altitudinal transect in southern Georgia, Caucasus region. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129 (4): 229–250.
- Crowder A.A., Cuddy D.G. 1973. Pollen in a small river basin: Wilton Creek, Ontario. — In: *Quaternary plant ecology.* Blackwell, Oxford. P. 61–78.
- Davis M.B. 1963. On the theory of pollen analysis. — *Am. J. Sci.* 261 (10): 897–912.
- Djamali M., de Beaulieu J.L., Campagne P., Andrieu-Ponel V., Ponel P., Leroy S.A.G., Akhiani H. 2009. Modern pollen rain–vegetation relationships along a forest–steppe transect in the Golestan National Park, NE Iran. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153 (3–4): 272–281.
- Duffin K.I., Bunting M.J. 2008. Relative pollen productivity and fall speed estimates for southern African savanna taxa. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 507–525.
- Eklöf M., Broström A., Gaillard M.J., Pilesjö P. 2004. OPENLAND3: a computer program to estimate plant abundance around pollen sampling sites from vegetation maps: a necessary step for calculation of pollen productivity estimates. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 132 (1–2): 67–77.
- Elenga H., Peyron O., Bonnefille R., Jolly D., Cheddadi R., Guiot J., ... et Hamilton A.C. 2000. Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 yr BP. — *J. Biogeogr.* 27 (3): 621–634.
- Faegri K. 1966. Some problems of representivity in pollen analysis. — *Palaeobotanist.* 15: 135–140.
- Fall P.L. 2012. Modern vegetation, pollen and climate relationships on the Mediterranean island of Cyprus. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 185: 79–92.
- Feurdean A., Tanțău I., Fărcaș S. 2011. Holocene variability in the range distribution and abundance of Pinus, Picea abies, and Quercus in Romania; implications for their current status. — *Quatern. Sci. Rev.* 30 (21–22): 3060–3075.
- Fedorova R.V. 1952. Kolichestvennye zakonomernosti rasprostraneniya pyl'tsy drevesnykh porod vozdushnym putem. (Quantitative regularities of tree-species distribution of pollen of tree species by the air). — *Trudy IG RAN.* 52: 91–103 (In Russ.).
- Fedorova R.V., Vronskiy V.A. 1980. O zakonomernostyakh rasseivaniya pyl'tsy i spor v vozdukh (dlya tseley paleogeograficheskikh rekonstruktsiy). (On the patterns of dispersion of pollen and spores in the air (for the purposes of paleogeographic reconstructions)). — In: *Bulleten' Komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda.* 50: 153–165 (In Russ.).
- Filimonova L.V. 2005. Dinamika rastitelnosti srednetayezhnoy podzony Karelii v pozdnelednikovye i golotsene (paleoekologicheskiye aspekty). (Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in middle taiga sub-

- zone of Karelia (paleoecological aspects)): Diss. ... Kand. Sci. Petrozavodsk. 200 p. (In Russ.).
- Fyfe R.M., Twiddle C., Sugita S., Gaillard M.J., Barratt P., Caseldine C.J., ... et Grant M.J. 2013. The Holocene vegetation cover of Britain and Ireland: overcoming problems of scale and discerning patterns of openness. — *Quatern. Sci. Rev.* 73: 132–148.
- Fyfe R.M., Woodbridge J., Roberts N. 2015. From forest to farmland: pollen-inferred land cover change across Europe using the pseudobiomization approach. — *Global Change Biol.* 21 (3): 1197–1212.
- Gaillard M.J., Sugita S., Mazier F., Trondman A.K., Brostrom A., Hickler T., ... et Lemmen C. 2010. Holocene land-cover reconstructions for studies on land cover-climate feedbacks. — *Climate of the Past.* 6: 483–499.
- Gerasimidis A., Panajiotidis S., Hicks S., Athanasiadis N. 2006. An eight-year record of pollen deposition in the Pieria mountains (N. Greece) and its significance for interpreting fossil pollen assemblages. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 141 (3–4): 231–243.
- Giesecke T., Fontana S.L., van der Knaap W.O., Pardoe H.S., Pidek I.A. 2010. From early pollen trapping experiments to the Pollen Monitoring Programme. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4) 247–258.
- Giesecke T., Bennett K.D. 2004. The Holocene spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and adjacent areas. — *J. Biogeogr.* 31 (9): 1523–1548.
- Githumbi E., Trondman A.K., Fyfe R., Kjellström E., Lindström J., Lu Z., ... et Strandberg G. 2018. Quantifying the land-use climate forcing in the past: a modelling approach focusing on Europe and the Holocene (LandClim II). — 2nd Baltic Earth Conference, the Baltic sea region in transition, Jun 2018, Helsingor, Denmark: 179.
- Goodall D.W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. — *Aust. J. Bot.* 2: 304–324.
- Gosling W.D., Mayle F.E., Killeen T.J., Siles M., Sanchez L., Boreham S. 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. — *The Holocene.* 13: 613–618.
- Guo C., Ma Y., Li D., Pei Q. 2020. Modern pollen and its relationship with vegetation and climate in the Mu Us Desert and surrounding area, northern China: Implications of palaeoclimatic and palaeoecological reconstruction. — *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* Online — <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.109699>
- Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. — *Palaeontologia electronica.* 4 (1): 9.
- Hättestrand M. 2013. Eight years of annual pollen monitoring in northern Sweden, from the boreal forest to above the birch forest-line. — *Grana.* 52 (1): 26–48.
- Hättestrand M., Jensen C., Hallsdóttir M., Vorren K.D. 2008. Modern pollen accumulation rates at the north-western fringe of the European boreal forest. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 151 (3–4): 90–109.
- Hellman S., Gaillard M.J., Bunting J.M., Mazier F. 2009. Estimating the relevant source area of pollen in the past cultural landscapes of southern Sweden—a forward modelling approach. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153 (3–4): 259–271.
- Hicks S. 2001. The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117 (1–3): 1–29.
- Hicks S. 2006. When no pollen does not mean no trees. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 15 (4): 253–261.
- Hicks S., Birks H.J.B. 1996. 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.* 5 (4): 257–272.
- Hicks S., Hyvärinen H. 1999. Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeoecological implications. — *Grana.* 38 (4): 228–242.
- Hicks S., Latałowa M., Ammann B., Pardoe H., Tinsley H. (Eds.) 1996. European Pollen Monitoring Programme. — Project Description and Guidelines, University of Oulu. 28 p.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. — *Vegetatio.* 42: 47–58.
- Hjelle K.L. 1998. Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in western Norway. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 7 (2): 79–96.
- Hjelmroos M., Franzén L.G. 1994. Implications of recent long-distance pollen transport events for the interpretation of fossil pollen records in Fennoscandia. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82 (1–2): 175–189.
- Hultberg T., Gaillard M.J., Grundmann B., Lindbladh M. 2015. Reconstruction of past landscape openness using the Landscape Reconstruction Algorithm (LRA) applied on three local pollen sites in a southern Swedish biodiversity hotspot. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 24 (2): 253–266.
- Janssen C.R. 1967. A comparison between the recent regional pollen rain and the sub-recent vegetation in four major vegetation types in Minnesota (USA). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2 (1–4): 331–342.
- Janssen C.R. 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis. — *Proc. Konned. Acad. Wetensch.* 84: 197–210.
- Jensen C., Vorren K.D., Mørkved B. 2007. Annual pollen accumulation rate (PAR) at the boreal and alpine forest-line of north-western Norway, with special emphasis on *Pinus sylvestris* and *Betula pubescens*. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 14 (3–4): 337–361.
- Kabailene M.V. 1969. Formirovaniye pyl'tsevykh spektrov i metody vosstanovleniya paleorastitel'nosti. (Formation of pollen spectra and methods for reconstruction of paleo-vegetation). Leningrad. 148 p. (In Russ.).
- Kaplan J.O., Krumhardt K.M., Gaillard M.-J., Sugita S., Trondman A.-K., Fyfe R., Marquer L., Mazier F., Nielsen A.B. 2017. Constraining the deforestation history of Europe: Evaluation of historical land use scenarios with pollen-based land cover reconstructions. — *Land.* 6: 91.
- Kozharinov A.V. 1994. Dinamika rastitelnogo pokrova Vostochnoi Yevropy v pozdnelednikovye-golotsene. (Late Glacial and Holocene vegetation dynamics in the Eastern Europe). Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 255 p. (In Russ.).

- van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F., Finsinger W., Gobet E., Pini R., Schweizer A., ... et Ammann B. 2005. Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. — *Quatern. Sci. Rev.* 24 (5–6): 645–680.
- van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F., Svitavská-Svobodová H., Pidek I.A., Kvavadze E., Chichinadze M., ... et Pardoe H.S. 2010. Annual pollen traps reveal the complexity of climatic control on pollen productivity in Europe and the Caucasus. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 285–307.
- Kuoppamaa M., Goslar T., Hicks S. 2009a. Pollen accumulation rates as a tool for detecting land-use changes in a sparsely settled boreal forest. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 18 (3): 205–217.
- Kuoppamaa M., Huusko A., Hicks S. 2009b. Pinus and Betula pollen accumulation rates from the northern boreal forest as a record of interannual variation in July temperature. — *J. Quat. Sci.* 24 (5): 513–521.
- Lapteva Ye.G. 2013. Subfossil'nyye spyl'tsevyye spektry sovremennoy rastitel'nosti yuzhnogo Urala. (Subfossil pollen spectra of modern vegetation of the southern Urals). — *Vestnik Bashkirskogo Universiteta.* 18 (1): 77–81 (In Russ.).
- Latałowa M., van der Knaap W.O. 2006. Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. — *Quatern. Sci. Rev.* 25 (21–22): 2780–2805.
- Lechterbeck J., Edinborough K., Kerig T., Fyfe R., Roberts N., Shennan S. 2014. Is Neolithic land use correlated with demography? An evaluation of pollen-derived land cover and radiocarbon-inferred demographic change from Central Europe. — *The Holocene.* 24 (10): 1297–1307.
- Levetin E., Rogers C.A., Hall S.A. 2000. Comparison of pollen sampling with a Burkard spore trap and a Tauber trap in a warm temperate climate. — *Grana.* 39: 294–302.
- Li Y., Bunting M.J., Xu Q., Jiang S., Ding W., Hun L. 2011. Pollen–vegetation–climate relationships in some desert and desert-steppe communities in northern China. — *The Holocene.* 21 (6): 997–1010.
- Li F., Gaillard M.J., Sugita S., Mazier F., Xu Q., Zhou Z., ... et Laffly D. 2017. Relative pollen productivity estimates for major plant taxa of cultural landscapes in central eastern China. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 26 (6): 587–605.
- Li Y., Nielsen A.B., Zhao X., Shan L., Wang S., Wu J., Zhou L. 2015. Pollen production estimates (PPEs) and fall speeds for major tree taxa and relevant source areas of pollen (RSAP) in Changbai Mountain, northeastern China. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 216: 92–100.
- Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. 2011. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 166 (3–4): 311–324.
- Lisitsyna O.V., Giesecke T., Hicks S. 2011. Exploring pollen percentage threshold values as an indication for the regional presence of major European trees. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 166 (3–4): 311–324.
- Luo C., Zheng Z., Tarasov P., Nakagawa T., Pan A., Xu Q., ... et Huang K. 2010. A potential of pollen-based climate reconstruction using a modern pollen–climate dataset from arid northern and western China. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 160 (3–4): 111–125.
- Makohonienko M., Tobolski K., Gaillard M.J. 1998. Modern pollen/land-use relationships in North-western Poland. — *Paläoklimaforschung.* 27: 103–119.
- Marquer L., Gaillard M.J., Sugita S., Poska A., Trondman A.K., Mazier F., ... et Kaplan J.O. 2017. Quantifying the effects of land use and climate on Holocene vegetation in Europe. — *Quatern. Sci. Rev.* 171: 20–37.
- Mazei N.G., Kupil'man M.V., Novenko E.Yu. 2018. Vstrechayemost' pyl'tsy *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia* i *Quercus* v subrezentnykh sporovo-pyl'tsevykh spektrakh Vostochno-Yevropeyskoi ravniny: k voprosu o vozmozhnosti dal'nego zanosa pyl'tsy. (The occurrence of pollen from *Carpinus*, *Fagus*, *Tilia* and *Quercus* in the sub-recent pollen spectra of the East European Plain: to the question of the possibility of long-distance transport of pollen). — *Ecologia.* 6: 431–439 (In Russ.).
- Mazier F., Broström A., Bragée P., Fredh D., Stenberg L., Thièrè G., ... et Hammarlund D. 2015. Two hundred years of land-use change in the South Swedish Uplands: comparison of historical map-based estimates with a pollen-based reconstruction using the landscape reconstruction algorithm. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 24 (5): 555–570.
- Mazier F., Broström A., Gaillard M.J., Sugita S., Vittoz P., Buttler A. 2008. Pollen productivity estimates and relevant source area of pollen for selected plant taxa in a pasture woodland landscape of the Jura Mountains (Switzerland). — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 479–495.
- Mazier F., Gaillard M.J., Kuneš P., Sugita S., Trondman A.K., Broström A. 2012. Testing the effect of site selection and parameter setting on REVEALS-model estimates of plant abundance using the Czech Quaternary Palynological Database. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 187: 38–49.
- McCune B., Grace J.B., Urban D.L. 2002. Analysis of ecological communities. (Vol. 28). Glendon Beach, OR: MjM software design.
- Middleton R., Bunting M.J. 2004. Mosaic v1. 1: landscape scenario creation software for simulation of pollen dispersal and deposition. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 132 (1–2): 61–66.
- Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. 1991. Pollen analysis. Oxford. 216 p.
- Nielsen A.B. 2003. Pollen Based Quantitative Estimation of Land Cover: Relationships Between Pollen Sedimentation in Lakes and Land Cover as Seen on Historical Maps in Denmark AD 1800: PhD. Thesis (Doctoral dissertation, GEUS, Geological Survey of Denmark and Greenland).
- Nielsen A.B., Giesecke T., Theuerkauf M., Feeser I., Behre K.E., Beug H.J., ... et Jahns S. 2012. Quantitative reconstructions of changes in regional openness in north-central Europe reveal new insights into old questions. — *Quatern. Sci. Rev.* 47: 131–149.
- Nielsen A.B., Møller P.F., Giesecke T., Stavngaard B., Fontana S.L., Bradshaw R.H. 2010. The effect of cli-

- mate conditions on inter-annual flowering variability monitored by pollen traps below the canopy in Draved Forest, Denmark. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 309–323.
- Nielsen A.B., Sugita S. 2005. Estimating relevant source area of pollen for small Danish lakes around AD 1800. — *The Holocene.* 15 (7): 1006–1020.
- Niemeyer B., Klemm J., Pestryakova L.A., Herzsuh U. 2015. Relative pollen productivity estimates for common taxa of the northern Siberian Arctic. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 221: 71–82.
- Nosova M.B., Novenko E.Yu., Zernitskaya V.P., Diuzhova K.V. 2015. Palinologicheskaya indikatsiya antropogennykh izmeneniy rastitel'nosti vostochno-yevropeyskikh khvoyno-shirokolistvennykh lesov v pozdнем golotsene. (Palynological indication of anthropogenic changes in vegetation of East European coniferous-deciduous forests in the Late Holocene). — *Izvestiya RAN. Ser. Geogr.* 4: 72–84 (In Russ.).
- Nosova M.B., Lisitsyna O.V., Volkova O.A., Severova E.E. 2020. Variations in pollen deposition of the main taxa forming the land cover along a NW–SE transect in European Russia: results of a ten year Tauber trap monitoring period. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 1–18. (online, <https://doi.org/10.1007/s00334-020-00775-1>)
- Nosova M.B., Severova O.V., Volkova O.A., Kosenko Ya.V. 2015. Representation of *Picea* pollen in modern and surface samples from Central European Russia. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 24 (2): 319–330.
- Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A. 2016. Mnogoletniye issledovaniya sovremennykh palinologicheskikh spektrov v srednei polose Yevropeyskoi chasti Rossii. (Long-term studies of modern palynospectra in the temperate zone of the European part of Russia). — *Bulleten' MOIP. Ser. Biol.* 120 (6): 42–50 (In Russ.).
- Nosova M.B., Severova E.E., Volkova O.A. 2019. Modern pollen spectra of the European Russia: 10 years of monitoring. — *Botanicheskii zhurnal.* 104 (8): 1228–1248 (In Russ.).
- Novenko E.Yu., Mazei N.G., Zernitskaya V.P. 2017. Retsentnyye sporovo-pyl'tsevyye spektry zapovednykh territoriy Yevropeyskoi chasti Rossii kak klyuch k interpretatsii rezul'tatov paleoekologicheskikh issledovaniy. (Recent pollen spectra of protected areas of the European part of Russia as a key to the interpretation of the results of paleoecological studies). — *Nature Conservation Research.* 2: 55–65 (In Russ.).
- Novenko E.Yu., Nosova M.B., Krasnorutskaya K.V. 2011. Osobennosti poverkhnostnykh sporovo-pyl'tsevykh spektrov yuzhnoi taigi Vostochno-Yevropeyskoi ravniny. (Features of surface pollen spectra of the southern taiga of the East European Plain). — *Izvestiya Tul'skogo Gosudarstvennogo universiteta. Estestvennyye nauki.* 2: 345–354 (In Russ.).
- Oksanen J. 2007. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial. URL <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Overpeck J.T., Webb T., Prentice I.C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. — *Quat. Res.* 23 (1): 87–108.
- Pardoe H.S., Giesecke T., van der Knaap W.O., Svitavská-Svobodová H., Kvavadze E.V., Panajiotidis S., ... et Latałowa M. 2010. Comparing pollen spectra from modified Tauber traps and moss samples: examples from a selection of woodlands across Europe. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (4): 271–283.
- Parsons R.W., Prentice I.C. 1981. Statistical approaches to R-values and the pollen–vegetation relationship. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 32 (2–3): 127–152.
- Poska A., Meltsov V., Sugita S., Vassiljev J. 2011. Relative pollen productivity estimates of major anemophilous taxa and relevant source area of pollen in a cultural landscape of the hemi-boreal forest zone (Estonia). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 167 (1–2): 30–39.
- Pohl F. 1937. Die Pollenerzeugung der Windbluter. Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 56: 365–470.
- Poska A., Pidek I.A. 2010. Pollen dispersal and deposition characteristics of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris*, Roztocze region (SE Poland). — *Veget. Hist. Archaeobot.* 19 (2): 91–101.
- von Post L. 1918. Skogsträdpollen i sydsvenska torvmosselagerföljder. — *Förh. ved. T.* 16.
- Prentice C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. — In: *Vegetation history.* Springer, Dordrecht. P. 17–42.
- Prentice I.C., Harrison S.P., Jolly D., Guiot J. 1998. The climate and biomes of Europe at 6000 yr BP: comparison of model simulations and pollen-based reconstructions. — *Quatern. Sci. Rev.* 17 (6–7): 659–668.
- Prokhorova K.V. 1965. Comparison of the modern vegetation composition with subfossil pollen spectra (in northern taiga conditions). — *Botanicheskii zhurnal.* 50 (5): 626–638 (In Russ.).
- Ralska-Jasiewiczowa, M. (ed.) 2004. Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps. Krakow. 444 p.
- Rao C.R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. — *Sankhya. Ser. A.* 26: 329–358.
- Räsänen S., Hicks S., Odgaard B.V. 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129 (1–2): 103–116.
- Räsänen S., Suutari H., Nielsen A.B. 2007. A step further towards quantitative reconstruction of past vegetation in Fennoscandian boreal forests: pollen productivity estimates for six dominant taxa. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 146 (1–4): 208–220.
- Rudaya N.A. 2010. Palinologicheskii analiz: Uchebno-metodicheskoye posobiye. (Palynological analysis: educational-methodological manual). — Novosibirsk, Novosibirsk University, Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS. 48 p. (In Russ.).
- Rousseau D.D., Schevin P., Duzer D., Cambon G., Ferrier J., Jolly D., Poulsen U. 2006. New evidence of long distance pollen transport to southern Greenland in late spring. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 141 (3–4): 277–286.
- Saarse L., Veski S. 2001. Spread of broad-leaved trees in Estonia. — *Proceed. Est. Acad. Sci., Geology.* 50 (1): 51–65.
- Sauliene I., Kusiene L., Severova E., Kalnina L. 2014. Comparison of *Alnus*, *Corylus*, *Betula* pollen seasons in

- Riga, Moscow and Vilnius. — *Aerobiologia*. 30 (4): 423–433.
- Seppä H., Birks H.J.B., Odland A., Poska A., Veski S. 2004. A modern pollen–climate calibration set from northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions. — *J. Biogeogr.* 31 (2): 251–267.
- Seppä H., Hicks S. 2006. Integration of modern and past pollen accumulation rate (PAR) records across the arctic tree-line: a method for more precise vegetation reconstructions. — *Quatern. Sci. Rev.* 25 (13–14): 1501–1516.
- Shen C., Liu K.B., Tang L., Overpeck J.T. 2006. Quantitative relationships between modern pollen rain and climate in the Tibetan Plateau. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 140 (1–2): 61–77.
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D. 2019. Multivariate statistical analysis of ecological communities. — *Theoretical and Applied Ecology*. 1: 5–11.
- Soepboer W., Vervoort J.M., Sugita S., Lotter A.F. 2008. Evaluating Swiss pollen productivity estimates using a simulation approach. — *Veget. Hist. Archaeobot.* 17 (5): 497–506.
- Sofiev M., Bergmann K.C. (Eds.). 2013. Allergenic pollen: a review of the production, release, distribution and health impacts. Dordrecht Heidelberg New York London, Springer Science + Business Media. 252 p.
- Solovieva N., Tarasov P.E., MacDonald G. 2005. Quantitative reconstruction of Holocene climate from the Chuna Lake pollen record, Kola Peninsula, northwest Russia. — *The Holocene*. 15 (1): 141–148.
- von Stedingk H., Fyfe R. M., Allard A. 2008. Pollen productivity estimates from the forest–tundra ecotone in west-central Sweden: implications for vegetation reconstruction at the limits of the boreal forest. — *The Holocene*. 18 (2): 323–332.
- Stockmarr J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. — *Pollen Spores*. 13: 615–621.
- Strandberg G., Kjellström E., Poska A., Wagner S., Gaillard M.J., Trondman A.K., ... et Fyfe R. 2014. Regional climate model simulations for Europe at 6 k and 0.2 k yr BP: sensitivity to changes in anthropogenic deforestation. — *Climate of the Past Discussions*. 10: 661–680.
- Sugita S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. — *Quat. Res.* 39 (2): 239–244.
- Sugita S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. — *J. Ecol.* 82 (4): 881–897.
- Sugita S. 1998. Modelling pollen representation of vegetation. — In: Quantification of land surfaces cleared of forests during the Holocene.— *Palaeoclimate Research* 27: 1–15.
- Sugita S. 2007a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. — *The Holocene*. 17 (2): 229–241.
- Sugita S. 2007b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. — *The Holocene*. 17 (2): 243–257.
- Sugita S., Gaillard M.J., Broström A. 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. — *The Holocene*. 9 (4): 409–421.
- Tarasov P.E. 2000. Rekonstruktsii klimata i rastitel'nosti severnoi Yevrazii pozdnego pleistotsena po palinologicheskim dannym (Reconstruction of Late Pleistocene climate and vegetation in northern Eurasia according to palynological data). — *Problems of paleogeography and Pleistocene stratigraphy*. M. P. 70–97 (In Russ.).
- Tarasov P., Granoszewski W., Bezrukova E., Brewer S., Nita M., Abzaeva A., Oberhänsli H. 2005. Quantitative reconstruction of the last interglacial vegetation and climate based on the pollen record from Lake Baikal, Russia. — *Climate Dynamics*. 25 (6): 625–637.
- Tarasov P.E., Webb III T., Andreev A.A., Afanas'eva N.B., Berezina N.A., Bezusko L.G., ... et Chernova G.M. 1998. Present-day and mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the former Soviet Union and Mongolia. — *J. Biogeogr.* 25 (6): 1029–1053.
- Tarasov P., Williams J.W., Andreev A., Nakagawa T., Bezrukova E., Herzschuh U., ... et Zheng Z. 2007. Satellite- and pollen-based quantitative woody cover reconstructions for northern Asia: verification and application to late-Quaternary pollen data. — *Earth and Planetary Science Letters*. 264 (1–2): 284–298.
- Tauber H. 1974. A static non-overload pollen collector. — *New Phytol.* 73: 359–369.
- Tinsley H. 2001. Modern pollen deposition in traps on a transect across an anthropogenic tree-line on Exmoor, southwest England: a note summarising the first three years of data. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 117 (1–3): 153–158.
- Tonello M.S., Prieto A.R. 2008. Modern vegetation–pollen–climate relationships for the Pampa grasslands of Argentina. — *J. Biogeogr.* 35 (5): 926–938.
- Trondman A.-K., Gaillard M.-J., Mazier F. et al. 2015. Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene regional vegetation cover (plant-functional types and land-cover types) in Europe suitable for climate modeling. — *Global Change Biol.* 21: 676–697.
- Volkova O., Severova E., Nosova M. 2017. Six-year observations of airborne and deposited pollen in central European Russia: first results. — *Grana*. 55 (4): 311–318.
- Williams J.W., Summers R.L., Webb T. III 1998. Applying plant functional types to construct biome maps from eastern North American pollen data: Comparisons with model results. — *Quatern. Sci. Rev.* 17: 607–627.
- Woodbridge J., Fyfe R.M., Roberts N. 2014b. A comparison of remotely sensed and pollen-based approaches to mapping Europe's land cover. — *J. Biogeogr.* 41 (11): 2080–2092.
- Woodbridge J., Fyfe R.M., Roberts N., Downey S., Edinborough K., Shennan S. 2014a. The impact of the Neolithic agricultural transition in Britain: a comparison of pollen-based land-cover and archaeological ¹⁴C date-inferred population change. — *J. Archaeol. Sci.* 51: 216–224.
- Woodbridge J., Roberts N., Fyfe R. 2015. Vegetation and Land-Use Change in Northern Europe During Late Antiquity: A Regional-Scale Pollen-Based Reconstruction. — *Late Antique Archaeol.* 11 (1): 105–118.
- Xu Q.H., Li Y.C., Tian F., Cao X.Y., Yang X.L. 2009. Pollen assemblages of Tauber traps and surface soil samples in steppe areas of China and their relationships with vege-

- tation and climate. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 153: 86–101.
- Yang Z., Xu Q., Meng L., Yang X., Wang K. 2003. Quantitative relationship between pollen in the surface soil and vegetation in the Yanshan area. — *Acta Phytoecol. Sinica.* 27 (6): 804–809.
- Yazvenko S.B. 1992. *Sovremennaya pyltsevaya produkciya i golotsenovaya istoriya gornykh lesov Zakavkazya.* (Modern pollen production and golotsen history of the mountain forests of Transcaucasia). Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 245 p. (In Russ.).
- Yu G., Prentice I.C., Harrison S.P., Sun X. 1998. Pollen based biome reconstructions for China at 0 and 6000 years. — *J. Biogeogr.* 25 (6): 1055–1069.
- Yuecong L., Qinghai X., Yingkui Z., Xiaolan Y., Jule X., Hui C., Xinmiao L. 2005. Pollen indication to source plants in the eastern desert of China. — *Chinese Sci. Bul.* 50 (15): 1632–1641.
- Zaklinskaya E.D. 1951. Materialy k izucheniyu sostava sovremennoi rastitel'nosti i yeye sporovo-pyl'tsevykh spektrov dlya tselei biostratigrafii chetvertichnykh otlozhenii (shirokolistvennyi i smeshannyi les). [Materials for the study of the modern vegetation composition and its spore-pollen spectra for the purposes of biostratigraphy of the Quaternary sediments (broad-leaved and mixed forests)]. — *Trudy IG AN SSSR. Ser. Geol.* 127 (48). 100 p. (In Russ.).
- Zheng Z., Huang K., Xu Q., Lu H., Cheddadi R., Luo Y., ... et Wei J. 2008. Comparison of climatic threshold of geographical distribution between dominant plants and surface pollen in China. — *Science in China. Series D: Earth Sciences.* 51 (8): 1107–1120.