

Особенности становления современной зональной растительности на территории Калининградской области по палинологическим данным*

М. Г. Напреенко¹, Т. В. Напреенко-Дорохова^{1,2}

¹ Институт океанологии им. П. П. Ширшова Российской академии наук, Российская Федерация, 117997, Москва, Нахимовский пр., 36

² Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Российская Федерация, 236016, Калининград, ул. А. Невского, 14

Для цитирования: Напреенко, М. Г., Напреенко-Дорохова, Т. В. (2020). Особенности становления современной зональной растительности на территории Калининградской области по палинологическим данным. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 65 (2), 337–361. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.207>

В работе рассматривается развитие растительного покрова на территории Калининградской области в среднем и позднем голоцене. На основе анализа палинологических данных определены варианты зональных фитоценозов. Показано, что формирование современной зональной растительности на территории региона происходило на основе богатых по видовому составу широколиственных лесов с ядром из видов неморального комплекса (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*), распространившихся к середине атлантического периода (7000–6000 кал. л. н.). Их перестройка шла по нескольким направлениям: внедрение граба (*Carpinus betulus*) в суббореале; внедрение ели (*Picea abies*) в южной части региона — в суббореале, в северной — в атлантике и суббореале; включение бука (*Fagus sylvatica*) в качестве характерного компонента широколиственных лесов в южной части региона в атлантике и суббореале. На неплакорных участках и в низменном ландшафте дельты Немана сформировались различные типы сообществ ольхи чёрной (*Alnus glutinosa*). Эти процессы привели к формированию в регионе трёх вариантов зональной растительности, относящихся к неморальной зоне: 1) дубово-грабово-липовых широколиственных лесов, 2) елово-широколиственных лесов с участием *Carpinus*, 3) черноольшаников. Господство всех трёх вариантов продолжалось с конца среднего до второй половины позднего голоцена (≈ 5000 –1300 кал. л. н.), после чего как ответ на похолодание климата отмечается общее сокращение доли широколиственных видов и увеличение доли хвойных. С учётом нынешних климатических условий граница ареала *Fagus* должна быть проведена севернее и восточнее современной. Резкие структурные перестройки неморальных лесов под влиянием антропогенной деятельности на большей части области происходили в последние 150–300 лет.

Ключевые слова: зональная растительность, широколиственные леса, Калининградская область, палинология, голоцен.

* Полевые работы и палинологический анализ выполнены в рамках государственного задания Института океанологии РАН (тема № 0149-2019-0013), статистическая обработка палинологических данных с горизонтов 6–410 см колонки болота Козьего — за счёт средств программы повышения конкурентоспособности Балтийского федерального университета им. И. Канта, интерпретация и обобщение данных — при поддержке гранта Российского научного фонда № 18-77-10016.

1. Введение

В схемах биогеографического подразделения, в первую очередь ботанико-географического, территорию Калининградской области разные авторы относят как к неморальной (широколиственнолесной, температурной), так и к бореальной (хвойнолесной подтаёжной) зоне (Грибова и др., 1980; Lang, 1994; Bohn et al., 2003; Огурева, 2015). Среди причин можно выделить следующие:

- смешанный состав преобладающих лесных сообществ, долгое время испытывавших воздействие интенсивного лесного хозяйства и внедрение в состав лесов различных лесных культур;
- различное понимание структуры и зональной принадлежности смешанных сообществ разными исследователями;
- уничтожение большей части коренной растительности региона и в целом фрагментарное распределение лесных массивов по его территории.

Для решения данного вопроса большое значение имеет история формирования растительного покрова на рассматриваемой территории и изучение распространения основных лесобразующих видов растений в прошлом. Для значительной части Европы, включая Калининградскую область, таким геохронологическим отрезком является средний и поздний голоцен, когда на освободившейся от ледника территории, прошедшей через ряд послеледниковых сукцессионных стадий, сформировалась климаксовая растительность с доминированием широколиственных лесов (Нейштадт, 1957; Lang, 1994; Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004). Именно эта растительность, претерпевавшая в дальнейшем определённые перестройки под влиянием природных и антропогенных факторов, стала основой современной зональной растительности во многих регионах.

Одним из основных методов, применяемых для выявления истории развития растительного покрова, традиционно является спорово-пыльцевой анализ, позволяющий выявить важные палеогеографические закономерности. Но, несмотря на высокую степень изученности палеогеографии Европы в голоцене, до сих пор остаются вопросы на региональном уровне. Это относится и к территории Калининградской области, которая в сравнении с соседними территориями Польши и Литвы ещё недостаточно изучена палеогеографически. При этом нужно отметить, что данный регион Юго-Восточной Балтики благодаря целому ряду трудов по палеоботанике известных германских учёных первой половины XX века (Weber, 1902; 1908; Gross, 1912; Steffen, 1931; Gams, 1932; Benrath, 1934) стал одним из первых в мире, где спорово-пыльцевой анализ начал применяться в палеогеографических целях. Однако отсутствие в то время методов абсолютной хронологии, ограниченные возможности для сравнения с другими регионами и слабое развитие палинологических исследований территории Калининградской области в послевоенное время предопределили неясность в ряде вопросов развития растительного покрова в регионе.

Цель данной работы — проследить развитие растительного покрова на территории Калининградской области в среднем и позднем голоцене на основе анализа собственных палинологических данных и привлечённых литературных материалов. Основным рассматриваемым вопросом является роль широколиственных сообществ в становлении современной растительности Калининградской области.

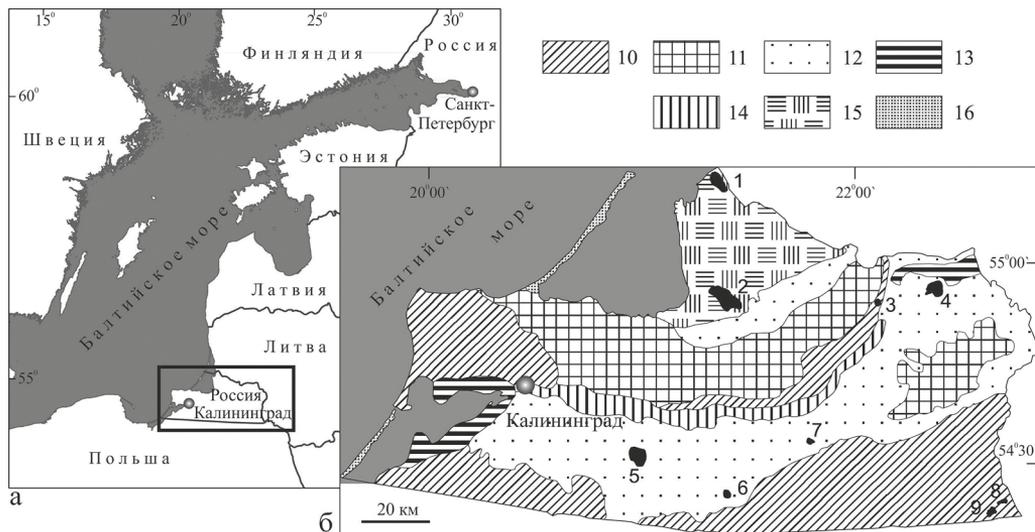


Рисунок. Схема расположения района исследования (а) и карта ландшафтных районов Калининградской области (Орлёнок, 2008) с местонахождением исследуемых водно-болотных экосистем (б): 1 — болото Козье, 2 — Большое Моховое болото, 3 — торфяник в междуречье Шешупе и Инструча, 4 — болото Великое, 5 — болото Целау, 6 — Подлиповский торфяник, 7 — оз. Малое Оленье, 8 — оз. Чистое, 9 — оз. Камышовое, 10 — холмисто-моренные ландшафты, 11 — моренные равнины, 12 — озёрно-ледниковые равнины, 13 — древнеаллювиально-флювиогляциальные равнины, 14 — современные аллювиальные равнины, 15 — дельтовые низменности, 16 — эоловые ландшафты.

2. Материал и методика

Для реконструкции развития голоценовой растительности на рассматриваемой территории были построены и интерпретированы спорово-пыльцевые диаграммы (СПД), полученные для ряда водно-болотных экосистем из разных ландшафтных районов Калининградской области, а также проанализированы палинологические данные других авторов по отдельным её участкам (см. рисунок). Это позволило обобщить репрезентативные данные по основным ландшафтным территориям региона, а именно: озёрно-ледниковой равнины центральной части области (болото Целау, Подлиповский торфяник, озеро Малое Оленье), дельтовой низменности реки Неман (болота Большое Моховое и Козье), краевой грядово-моренной возвышенности юго-востока области (озёра Чистое и Камышовое), моренной и древнеаллювиальной равнине в северо-восточной части области (болото Великое, торфяник в междуречье Шешупе и Инструча).

Впервые приведены результаты исследований (спорово-пыльцевой, радиоуглеродный анализы) отложений верхового болота Козьего (прил. 5.1¹). Бурение и отбор проб донных отложений болота проводились с помощью торфяного бура геологического (модель ТБГ-1). Обработка проб для приготовления препаратов пыльцы и спор осуществлялась по методу Фэгри — Иверсена (Faegri and Iversen, 1989). Построение спорово-пыльцевой диаграммы выполнено с использованием

¹ Здесь и далее приложения 5.1–5.9 можно найти по электронному адресу: <https://escjournal.spbu.ru/article/view/5276/5439>. Приложения даны в авторской редакции.

Таблица. Соотнесение используемых в работе схем подразделения голоцена

№	Возраст, кал. л. н. (от 1950 г. н. э.)	Подразделение Международной комиссии по стратиграфии (2013/2018)	Подразделение Блитта — Сернандера (по: Damušytė, 2011), кал. л. н. (от 1950 г. н. э.)	Подразделение Нейштадта (1957), кал. л. н. (от 1950 г. н. э.)
1.	4200 — наст. вр.	<u>Поздний голоцен</u> (Мегалий)	Субатлантика (SA ₁ , SA ₂) 2600 — наст. вр. Вторая половина суббореала (SB ₂) 4050–2600	Поздний голоцен (HL-4) 2600 — наст. вр. Средний голоцен (HL-3) — окончание 4050–2600
2.	8276–4200	<u>Средний голоцен</u> (Нортгриппий)	Первая половина суббореала (SB ₁) 5700–4050 Атлантика (AT ₁ , AT ₂) 8600–5700	Средний голоцен (HL-3) — основная часть 8600–4050
3.	11650–8276	<u>Ранний голоцен</u> (Гренландий)	Бореал (BO) 10200–8600 Пребореал (PB) 11500–10200	Ранний голоцен (HL-2) 10200–8600 Древний голоцен (HL-1) 11500–10200

программы C2 (www.staff.ncl.ac.uk, n.d.). Процентное содержание таксонов высчитывалось от общей суммы пыльцы деревьев и кустарников (AP) и наземных травянистых растений (NAP). Пыльца водных растений, споры и остатки ценобиев водоросли *Pediastrum boryanum* не включались в подсчёт общей суммы пыльцы, их процентные значения были рассчитаны как отношение к сумме AP + NAP. Концентрация пыльцы в 1 см³ была рассчитана с использованием таблеток *Lycopodium clavatum* (Stockmar, 1971).

Абсолютный возраст осадков определялся в лаборатории радиоуглеродного датирования Института географии РАН. Калибровка данных проводилась с помощью программы CALIB, версия 7.1.0 ¹⁴ChronoCentre, Queens University Belfast, с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013). При интерпретации данных в статье используется калиброванный возраст.

Объём употребляемых понятий «ранний», «средний» и «поздний» голоцен соответствует последней схеме расчленения голоцена, официально принятой Международной комиссией по стратиграфии (Cohen et al., 2013) и учитывающей глобальные ключевые климатические события (циклы Бонда). Тем не менее при соотнесении наших данных с хронологическими подразделениями голоцена мы также используем традиционную в отечественной и европейской палеогеографии периодизацию Блитта — Сернандера, позволяющую лучше детализировать описываемые изменения растительного покрова. Указанные подразделения могут быть с небольшой степенью приближения соотнесены между собой и со схемой М. И. Нейштадта (1957), также использующего понятия «ранний», «средний» и «поздний» голоцен (см. таблицу).

3. Результаты исследований

В данной работе мы не описываем подробно выделенные локальные спорово-пыльцевые комплексы к каждой СПД, этому посвящены отдельные работы (Arslanov et al., 2011; Druzhinina et al., 2015; Кублицкий, 2016; Bitinas et al., 2017; Napreenko-Dorokhova and Napreenko, 2018). Приводятся наиболее важные общие особенности описанных СПД, показывающие направления развития растительного покрова территории.

3.1. Прегольская озёрно-ледниковая равнина (центральная часть Калининградской области)

Подлиповский торфяник (см. рисунок, район 6; 54.41275° с. ш.; 21.51895° в. д.). СПД характеризует развитие торфяника в раннем и среднем голоцене (Napreenko-Dorokhova and Napreenko, 2018). В бореале прослеживается постепенный переход от открытой криофильной растительности конца позднеледниковья к сосново-берёзовым лесам раннего голоцена. В конце бореала (9300–8900 кал. л. н.) начинается проникновение первых термофильных неморальных видов — лещины (*Corylus*), вяза (*Ulmus*), липы (*Tilia*), ольхи (*Alnus*), уже фиксируется пыльца граба (*Carpinus*). Несколько позже (8000 кал. л. н.) появляется дуб (*Quercus*). В атлантическом периоде распределение пыльцевых спектров показывает активное распространение широколиственных лесов, богатых по видовому составу в условиях тёплого и влажного климата. С середины атлантики (7200 кал. л. н.) отмечена пыльца бука (*Fagus*). В конце атлантики (6000–5700 кал. л. н.) идёт сокращение доли *Ulmus* и *Corylus* с одновременным увеличением распространения *Quercus*, *Tilia* и *Carpinus*, в незначительном количестве появляется пыльца ели (*Picea*), в конце атлантики участие ели становится более весомым.

В суббореале идёт распространение как широколиственных лесов с доминированием *Quercus*, *Tilia*, *Carpinus* и *Fagus*, так и елово-широколиственных, сходных с современными сообществами центральной части Калининградской области. Отмечаются признаки проникновения на данную территорию человека и следы пожаров на торфянике, чему могло способствовать также увеличение сухости климата в суббореале.

Болото Целау (см. рисунок, район 5; 54.53729° с. ш.; 20.91465° в. д.). В работе Г. Гамса и З. Руофф (Gams and Ruoff, 1929) приводится СПД для самого нижнего горизонта торфа из наиболее глубокой части котловины болота Целау. Состав пыльцевого спектра в ней показывает господство широколиственных сообществ неморального комплекса с доминированием *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus* (в терминологии немецких учёных — Eichenmischwald). По мнению авторов, СПД соответствует концу атлантического периода.

Наша диаграмма из центральной части болота (Napreenko-Dorokhova and Napreenko, 2018) подробно характеризует развитие растительности в субатлантике. В её первой половине (SA₁, 2700–1300 кал. л. н.) также преобладают широколиственные леса неморального комплекса, но уже с заметным участием *Carpinus*. Встречаются отдельные зёрна пыльцы *Juglans* и *Abies*. Начиная со второй половины субатлантического периода (SA₂, 1300–400 кал. л. н.) заметно увеличение доли хвой-

ных, *Picea* и *Pinus*, одновременно уменьшается доля *Carpinus*, *Corylus*, *Tilia*, почти полностью исчезает *Ulmus*. Вероятно, именно в это время формируется особый тип сообществ — елово-широколиственные леса. Появляется целый ряд индикаторов луговых и рудеральных местообитаний. В течение последних 250–300 лет отмечен значительный рост концентрации пыльцы травянистых растений (до 25%), что говорит о сокращении площади лесов, в составе древесных спектров ещё больше увеличивается доля сосны.

Озеро Малое Оленье (см. рисунок, район 7; 54.56646° с. ш.; 21.70243° в. д.). Диаграмма характеризует развитие растительного покрова в раннем и в конце позднего голоцена (Napreenko-Dorokhova and Napreenko, 2018). Из-за перерыва в осадко-накоплении отложения среднего и первой половины позднего голоцена в данной колонке отсутствуют. В раннем голоцене (бореал) на окружающих территориях происходит распространение сосново-берёзовых лесов, в составе которых к началу атлантики (9000–8600 кал. л. н.) значительную роль уже играли такие термофильные виды, как *Ulmus* и *Corylus*.

Во второй половине субатлантики (1600–800 кал. л. н.) на данной территории доминируют широколиственные и елово-широколиственные леса. Значительно участие *Carpinus*, заметно присутствие *Fagus*. Палиноспектр, совпадающий с началом малого ледникового периода и тевтонского завоевания Юго-Восточной Балтики в XIII веке (≈ 800–120 кал. л. н.) отличается увеличением доли *Picea* и *Pinus*, уменьшением доли *Fagus*, появлением ряда культурных и синантропных растений.

Субрецентный палиноспектр (последние 100–120 лет) отражает следы усилившейся антропогенной нагрузки. Сильно сокращается доля видов неморального комплекса, почти полностью исчезает *Fagus*. Доля синантропных растений в спектре составляет более 7%. Таким образом, состав естественных лесных сообществ существенно преобразован, происходит сокращение лесопокрываемой площади.

3.2. Нижненеманская дельтовая низменность (северо-западная часть Калининградской области)

Большое Моховое болото (см. рисунок, район 2; 54.97298° с. ш.; 21.38549° в. д.). События раннего голоцена в отложениях отсутствуют. Колонка охватывает временной промежуток за последние 7000 лет (Napreenko-Dorokhova and Napreenko, 2018), начиная со второй половины атлантики (AT₂, 7000–5500 кал. л. н.), когда на окружающей территории распространились широколиственные леса неморального комплекса и особо широко — черноольшаники. Распространение *Alnus* достигает пика в это время. На протяжении конца атлантики, всего суббореала и начала субатлантики (5500–2650 кал. л. н.) состав основных древесных видов практически не изменился, но отмечены зёрна пыльцы бука (*Fagus sylvatica*), липы широколистной (*Tilia platyphyllos*) и ореха (*Juglans sp.*). Такой характер палиноспектра говорит о довольно мягком климате с увлажнением, достаточным для устойчивого существования разнообразных по составу широколиственных лесов.

Тем не менее в первой половине суббореала (4900 кал. л. н.) несколько возрастает процент пыльцы *Picea*, что можно связать с началом формирования елово-широколиственных лесов.

В течение почти всей субатлантики (2600–200 кал. л. н.) широколиственные леса в южной части дельтовой низменности Немана сохраняли своё широкое распространение, хотя и изменили свою структуру. В этот период наблюдается экспансия *Carpinus*, который занял в составе данных лесов значительное место, по видимому, за счёт снижения роли основных видов неморального комплекса (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*). Увеличилась доля *Picea* и, очевидно, получили большее распространение смешанные, елово-широколиственные сообщества, что говорит о некотором похолодании и увеличении влажности климата субатлантики по сравнению с суббореальным временем. Черноольшаники сохраняют своё широкое распространение.

Палиноспектр, соответствующий последним двум столетиям (150–200 кал. л. н.), отражает значительно возросшую долю травянистых растений (до 20%), в основном культурных (*Secale*-тип) и синантропных (*Plantago lanceolata*, *Artemisia*, *Cheporodiaceae*), сокращается доля *Picea*, *Corylus* и *Carpinus*, почти полностью исчезает *Ulmus* и *Quercus*. Такие изменения растительности могут быть объяснены хозяйственной деятельностью человека, что подтверждается и историческими сведениями о начале колонизации в середине XVIII века территории дельты Немана, доселе малопосещаемой из-за труднодоступности (Kobbert, 1925; Lehrkamp et al., 2006).

Болото Козье (см. рисунок, район 1; 55.25234° с. ш.; 21.40882° в. д.). Диаграмма болота Козьего может считаться ключевым разрезом для северной части Нижне-неманской низменности, она выполнена с наибольшим разрешением и охватывает почти всю голоценовую эпоху. Поскольку ранее данная диаграмма не публиковалась, мы приводим более подробное её описание (прил. 5.1).

В бореальный период (9900–8600 кал. л. н.) на данной территории происходит переход от тундровоподобных открытых сообществ, распространённых в самом конце позднеледниковья, к сосново-берёзовым лесам паркового типа, но термофильные неморальные виды ещё отсутствуют. В начале атлантики (8600–7000 кал. л. н.) здесь ещё преобладали светлохвойные сосновые леса, во влажных понижениях распространялись ольшаники, на это же указывают и работы литовских исследователей (Damušyte, 2011). Термофильные виды (*Corylus*, *Tilia*, *Ulmus*) только начали проникать на данную территорию.

С середины атлантики (7000 кал. л. н.) на территории распространились и доминировали до середины суббореала (3600 кал. л. н.) широколиственные леса неморального комплекса. Во второй половине суббореала (3600–2600 кал. л. н.) достигает своего пика *Alnus glutinosa*, что связано, вероятно, со значительным обводнением данной территории и активизацией болотообразовательного процесса. Уже с середины атлантики (\approx 7000 кал. л. н.) увеличилась доля *Picea*, начали формироваться елово-широколиственные сообщества, занявшие повышения рельефа. Наиболее активно этот процесс стал происходить с середины суббореала (4200 кал. л. н.). В это время появляется *Carpinus*, но отсутствует *Fagus*. Заметно сокращается доля основных широколиственных видов.

В субатлантике (2600–250 кал. л. н.) происходит ещё более широкое распространение елово-широколиственных сообществ, которые стали типичными для региона в целом. В их составе более значительное место занял *Carpinus* за счёт снижения роли некоторых типичных видов неморального комплекса. На значитель-

ных площадях господствуют черноольшаники. Активно развиваются болотные экосистемы. Но в целом растительность очень схожа с предыдущим периодом.

Как и в южной части дельтовой низменности Немана, в последние 200–250 лет в данном районе происходят существенные изменения растительного покрова под влиянием хозяйственной деятельности человека: вырастает доля культурных и синантропных трав, сильно уменьшается доля всех неморальных древесных видов, и, напротив, сильно возрастает доля *Pinus* и *Picea*.

3.3. Моренные, озёрно-ледниковые и древнеаллювиальные равнины в северо-восточной части Калининградской области

Торфяник в междуречье Шешупе и Инструча (см. рисунок, район 3; 54.89786° с. ш.; 22.13673° в. д.). Диаграмма (Bitinas et al., 2017) отражает развитие растительности в раннем голоцене (первая половина бореала) и начального этапа позднего голоцена (часть суббореала). Отложения остальных периодов голоцена на спорово-пыльцевой диаграмме не прослеживаются.

В начале бореала (до отметки 9300 кал. л. н.) в данном районе происходил переход от криофильных сообществ тундростепи к сосново-берёзовым лесам. Начиная проникать некоторые термофильные виды.

Во второй половине суббореального периода (3700–3100 кал. л. н.) на прилегающих территориях доминировали елово-широколиственные леса и черноольшаники. В меньшем количестве сохранялись широколиственные сообщества с *Tilia* и *Quercus*. Доля *Carpinus* незначительна, отсутствует *Fagus*.

Болото Великое (см. рисунок, район 4; 54.95167° с. ш.; 22.34111° в. д.). Диаграмма приведена и описана в работе Х. Арсланова с соавторами (Arslanov et al., 2011). Данный разрез охватывает конец атлантики, суббореал и субатлантику (6700–300 кал. л. н.). Палинспектры конца атлантики и всего суббореала (6700–2700 кал. л. н.) показывают преобладание в растительном покрове сообществ широколиственных лесов неморального комплекса. Доля *Carpinus* очень незначительна, *Fagus* отсутствует. Количество пыльцы *Picea* постепенно увеличивается в середине суббореала (4500 кал. л. н.), но значительно возрастает только в начале субатлантики (≈ 2700 кал. л. н.). Таким образом, елово-широколиственные сообщества стали формироваться в данном ландшафтном районе в суббореале, но широкое распространение получили только к началу субатлантики.

В субатлантике роль широколиственных сообществ сохранялась, но на их основе уже стали формироваться елово-широколиственные сообщества с участием *Carpinus*. В самом конце субатлантики, на рубеже 600–500 кал. л. н., отчётливо прослеживаются признаки антропогенного преобразования растительного покрова: уменьшение площади лесов, значительное увеличение доли синантропных видов.

3.4. Виштынецкая конечно-моренная возвышенность (юго-восточная часть Калининградской области)

Озеро Камышовое (см. рисунок, район 9; 54.37675° с. ш.; 22.71317° в. д.). Диаграмма приведена в работе О. А. Дружининой с соавторами (Druzhinina et al., 2015),

она подробно описывает изменения растительности в послеледниковье, раннем и самом начале среднего голоцена. Для понимания развития современной зональной растительности важна последняя палинозона, верхняя половина которой соотносится по датировкам с первой и началом второй половины атлантики (8600–6700 кал. л. н.). Палиноспектр этого участка диаграммы чётко отражает господство древесных видов неморального комплекса (*Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*, *Fraxinus*). Примечательно, что уже в начале бореала (10200 кал. л. н.) здесь отмечен *Carpinus*, а в начале атлантики (7900 кал. л. н.) появляется *Fagus*.

Озеро Чистое (см. рисунок, район 8; 54.38903° с. ш.; 22.73099° в. д.). Диаграмма приведена в работе Ю. А. Кублицкого (2016), она охватывает эпоху позднего плейстоцена (13600–11500 кал. л. н.) и почти весь голоцен (11500–1700 кал. л. н.). Нижняя часть диаграммы характеризует постепенный переход растительного покрова от открытых криофильных тундровоподобных сообществ позднеледниковья к разреженным сосново-берёзовым лесам паркового типа раннего голоцена. Для целей работы наибольшее значение имеет верхняя часть диаграммы.

Растительность атлантического периода (8200–5900 кал. л. н.) представлена широколиственными лесами дубравного типа, ядром которых стали виды неморального комплекса (*Corylus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia*), и сообществами черноольшаников.

В конце атлантики и начале суббореала (5900–4700 кал. л. н.) широколиственные леса дубравного типа продолжают доминировать в изучаемом районе, но, вероятно, происходит внедрение *Picea* в состав широколиственных лесов и формирование елово-широколиственных сообществ (при сохранении и чистых широколиственных лесов и черноольшаников). Таким образом, почти весь средний голоцен здесь сохранялись тёплые и влажные климатические условия.

В первой и начале второй половины суббореала (4700–3600 кал. л. н.) прослеживается резкое сокращение широколиственных и елово-широколиственных сообществ и их замещение берёзовыми и сосновыми лесами, что, по-видимому, отражает как влияние климатических изменений (похолодание), так и воздействие человека, в частности развитие вторичных берёзовых древостоев на вырубках. При этом черноольшаники сохраняют прежнее широкое распространение. В составе оставшихся широколиственных лесов распространяется *Carpinus* (который появляется на данной диаграмме в только с 4900 кал. л. н.). Возрастает доля травянистых растений (до 30%), в том числе, злаковых (Poaceae и Cerealia-тип), сеgetальных (*Centaurea*) и рудеральных (*Artemisia*, *Rumex*, *Urtica*) растений. Пыльца Onagraceae и Ericales, найденная в спектрах, может указывать на постпирогенный характер берёзовых лесов (Vuorela, 1980).

На протяжении почти всего среднего голоцена (8200–4100 кал. л. н.) заметно участие *Fagus* (1–2%), который образует замкнутую кривую.

В конце суббореала и первой половине субатлантики (3600–1700 кал. л. н.) происходит значительное сокращение площади лесов, доля травянистых растений увеличивается (до 40%). Лесная растительность представлена главным образом сосняками и березняками, сокращается площадь ольшаников. Доля термофильных видов незначительна (в сумме около 5%), исчезает *Fagus* (3800 кал. л. н.). Антропогенный характер произошедших изменений подтверждается существенным увеличением доли синантропных видов.

4. Обсуждение результатов

Анализ всех имеющихся спорово-пыльцевых диаграмм позволяет сделать вывод о формировании к середине атлантического периода на всей территории Калининградской области климаксной растительности, соответствовавшей климатическому оптимуму голоцена с тёплыми и влажными условиями (8000–7600 кал. л. н. в южной части; 7000–6600 кал. л. н. в северной части). Её составили богатые по видовому составу широколиственные леса с доминированием видов неморального комплекса — *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*, *Corylus*. В работах немецких авторов (Gams and Ruoff, 1929; Steffen, 1931; Benrath, 1934) и др. данная формация обозначена термином *Eichenmischwald* или *Quercetum mixtum*. Эти леса начали развиваться ещё на рубеже раннего и среднего голоцена, заняв плакорные местообитания, и просуществовали в регионе в качестве основной растительной формации до XVII столетия.

На основе фитоценозов неморального комплекса в ходе их перестроек в конце среднего и в позднем голоцене (\approx 5000–2200 кал. л. н.) происходило формирование современной зональной растительности на территории региона Юго-Восточной Балтики. В качестве основных направлений перестроек данной формации в регионе можно выделить следующие:

- внедрение граба (*Carpinus*) в состав доминантов неморального комплекса;
- внедрение ели (*Picea*) и формирование елово-широколиственных лесов;
- включение бука (*Fagus*) в качестве характерного компонента широколиственных лесов в южной части региона;
- исчезновение южных видов в связи с климатическими изменениями позднего голоцена;
- структурные перестройки неморальных лесов под влиянием антропогенной деятельности.

Параллельно, начиная со среднего голоцена, в качестве ещё одного варианта зональной растительности в понижениях рельефа развивались различные типы сообществ ольхи чёрной (*Alnus glutinosa*). Особенно активно этот процесс шёл в районах, прилегающих к Куршской лагуне и отличающихся низменным расположением на небольших абсолютных высотах.

4.1. Распространение *Carpinus*

Граб (*Carpinus betulus*) в Калининградской области в настоящее время распространён в пределах своего ареала, недалеко от его северо-восточной границы (Ralska-Jasewiczowa et al., 2004). Данный вид является характерным элементом современных широколиственных и елово-широколиственных лесов региона. Тем не менее до начала суббореального периода участие *Carpinus* в составе растительного покрова на территории области было минимальным.

Это хорошо согласуется с данными по общему распространению *Carpinus* (Нейштадт, 1957; Ralska-Jasewiczowa et al., 2004). Быстрая экспансия *Carpinus* в Средней Европе началась из района Карпат в северном направлении во второй половине среднего голоцена, примерно 4500 кал. л. н., а начиная с рубежа среднего и позднего голоцена (4500–3500 кал. л. н.) пыльца *Carpinus* уже постоянно фиксируется

в диаграммах из Северной Польши (Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004) и южной части Калининградской области в среднем количестве 5–10 %, достигая иногда 20 %.

Внедрение этого вида в состав растительности калининградского региона чётко разделено по времени для его южной и северной частей. На диаграммах из южных районов (Подлиповский торфяник, оз. Камышовое) пыльца *Carpinus* становится заметной уже в начале атлантики (7500 кал. л. н.), достигая 0.5–1 % в общем обилии пыльцы. В суббореале (начиная с рубежа 4700–4500 кал. л. н.) *Carpinus* уже становится одним из главных компонентов широколиственных лесов в южной части области, по-видимому, за счёт снижения роли основных видов неморального комплекса. Этот тезис также обсуждается в работе Е. Мадьяри (Magyari, 2002), который считает, что экспансия *Carpinus* в Средней Европе сопровождалась сокращением роли большинства видов широколиственных лесов (*Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Acer*, но в значительно меньшей степени *Quercus*). Результатом стал переход от разреженных широколиственных лесов паркового типа к широколиственным лесам с закрытым пологом и чёткой ярусной структурой, чему и способствовало внедрение *Carpinus*, ставшего доминантом второго яруса широколиственных лесов.

Тогда же, видимо, на этой территории складываются характерные для данных ландшафтных районов дубово-грабово-липовые леса (прил. 5.2, 5.3), в прошлом типичные для обширного региона Восточной Европы (Грибова и др., 1980), а ныне являющиеся относительно редкими экосистемами региона.

В северных районах Калининградской области процесс распространения граба оказался сдвинутым по времени примерно на 2000–2500 лет. Здесь *Carpinus* стал фиксироваться на диаграммах только в суббореале (5300–4900 кал. л. н.) в очень незначительном количестве. Более широкое распространение в составе растительности (с образованием замкнутой кривой) в северной части региона *Carpinus* получил лишь в субатлантике (2500–2200 кал. л. н.), но здесь его количественное содержание в палиноспектрах обычно не превышало 5 %. По-видимому, в этих частях области не происходило развития дубово-грабово-липовых лесов, а место граба заняла ель. Тем не менее *Carpinus* являлся характерным элементом растительного покрова елово-широколиственных лесов в этой части области вплоть до начала интенсивного хозяйственного освоения данной территории несколько столетий назад.

Сильное сокращение доли *Carpinus* в палиноспектрах как в северной, так и в южной частях области, происходит начиная с периода 400–250 кал. л. н. вместе с общим сокращением широколиственных лесов под влиянием антропогенного пресса.

4.2. Внедрение *Picea* и формирование елово-широколиственных лесов

Территория Калининградской области находится на юго-западной оконечности современного ареала *Picea abies* на равнине (Steffen, 1931; Леонтьев, 1955; Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004). Доля ели в современных лесах и лесопосадках области достигает 20 % (Орлёнок, 2008), но участие ели в составе естественной растительности региона менялось на протяжении голоцена.

Ель отмечена на всех пыльцевых диаграммах из Калининградской области. Её пыльца присутствует на диаграммах, начиная с раннего голоцена (9800–9500 кал. л. н.), а на некоторых и в более ранние эпохи позднего плейстоцена

(оз. Камышовое — с 14800 кал. л. н., оз. Чистое — с 12400 кал. л. н.). Однако до суббореала обилие пыльцы ели не превышает 1 %, за исключением северной части дельты Немала, где рост доли *Picea* отмечен уже с середины атлантики. Активное распространение ели в регионе в суббореале шло как с северо-востока (из более континентальных районов Европейской части России), так и с юга — из карпатских рефугиумов (Steffen, 1931; Нейштадт, 1957; Usinger, 1975; Göttlich, 1990; Lang, 1994; Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004), поэтому с конца атлантики и в суббореале (5900–4200 кал. л. н.) происходит рост кривой *Picea* на диаграммах из всех ландшафтных районов области.

Распространение ели в суббореале, вероятно, привело к её внедрению в структуру доминировавших здесь широколиственных лесов. Именно в этот период, очевидно, формируются и получают большее распространение елово-широколиственные сообщества как особый подтип неморальных лесов (прил. 5.4). Характерной особенностью таких лесов являлось преобладание граба и ели в их структуре, с несколько меньшим участием дуба и липы (Steffen, 1931; Леонтьев, 1955). По мнению Х. Штеффена (Steffen, 1931), леса данного типа в течение всего позднего голоцена преобладали на большей части всей Восточной Пруссии (за исключением западных округов) до начала её планомерного лесохозяйственного освоения. Этот вывод подтверждается палинологическими данными на наших диаграммах.

В конце субатлантики под воздействием антропогенной нагрузки на леса происходило резкое общее сокращение широколиственных видов и увеличение доли хвойных в составе растительности в ходе формирования чистых еловых и сосновых насаждений. В результате в настоящее время доля естественных елово-широколиственных сообществ, являющихся характерным типом леса на большей части региона, в общем составе лесов области невелика.

Таким образом, малонарушенные участки широколиственных (дубово-грабово-липовых) и елово-широколиственных лесов со значительной долей граба на территории Калининградской области можно считать остатками современной зональной растительности региона, которая сложилась в первой половине субатлантики. Данные леса представляют собой особые варианты неморальных лесов в обширной зоне Восточной Европы (Грибова и др., 1980).

4.3. Распространение *Fagus*

Роль бука в развитии растительного покрова Калининградской области ясна не до конца. Нынешняя восточная граница ареала *Fagus* (Steffen, 1931; Леонтьев, 1955), которая, несомненно, сложилась в субатлантике, проходит в западной части Калининградской области (недалеко от побережья), где сосредоточено большинство лесных участков с участием *Fagus*, но единичные выделы с буком могут быть встречены и в центральных частях области (прил. 5.5), а локальные форпосты распространения бука в настоящее время (Euforgen.org, 2006) находятся в Литве намного дальше к северу и востоку (100 км и более).

Согласно мнениям ряда довоенных авторов, которые приводит в своей работе Х. Штеффен (Steffen, 1931), граница ареала *Fagus*, возможно, должна быть проведена северо-восточнее её современного положения. По мнению автора, в регионе Юго-Восточной Балтики (нынешние Калининградская область и северные регио-

ны Польши) бук может образовывать смешанные древостои с елью, что подтверждается развитием таких древостоев в некоторых лесничествах Калининградской области (прил. 5.6). Отдельные порослевые растения бука были встречены нами в лесных массивах в различных, в том числе восточных районах Калининградской области (прил. 5.7).

Таким образом, климатические условия вполне допускают более широкое распространение *Fagus* на данной территории в настоящее время, и в прошлом этот вид, очевидно, также являлся компонентом широколиственных лесов среднего и позднего голоцена, хотя и в меньшей степени, чем *Carpinus*. В этой связи мы вынуждены не согласиться с мнением Г. Гамса и З. Ф. Руоффа о дальнем заносе пыльцы бука на территорию нынешней Калининградской области (Gams and Ruoff, 1929).

История распространения *Fagus* на территории региона во многом повторяет распространение *Carpinus*. Проникновение *Fagus* также началось в конце атлантики из района Карпат, а также небольших крипторефугиумов в Средней Европе (Нейштадт, 1957; Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004). В суббореале продвижение бука на север и восток заметно усилилось. Пыльца *Fagus* фиксируется на диаграммах из южной части области уже в атлантическое время (7900–7200 кал. л. н.), а на оз. Чистом — даже в бореале, 9600 кал. л. н.). С момента своего появления *Fagus* образует почти замкнутую кривую на диаграммах из южной части области на протяжении всего среднего и позднего голоцена с количественным показателем в среднем около 1% (что является важным показателем, учитывая низкую пыльцевую продуктивность *Fagus* и небольшой радиус разноса пыльцы). Вероятно, в это время *Fagus* на изучаемой территории стал постоянным элементом неморальных сообществ.

На диаграммах из северных районов Калининградской области пыльца *Fagus* отмечена только в конце суббореала (Большое Моховое болото, 3300 кал. л. н.), либо только в субатлантике (болота Козье и Великое, 2300–2100 кал. л. н.) в очень незначительном количестве, либо отсутствует вовсе (торфяник в междуречье Шешупе и Инструча). При этом ни на одной диаграмме *Fagus* не образует замкнутой кривой. Вполне возможно, что в этой части области пыльца *Fagus* является дальним заносом, однако современное произрастание бука в хвойных лесах Калининградской области не исключает возможности незначительного участия *Fagus* в качестве компонента елово-широколиственных лесов позднего голоцена и в северной части региона.

Результаты радиоуглеродного анализа свидетельствуют, что наибольший пик *Fagus* на диаграммах из Калининградской области примерно совпадает по времени с малым климатическим оптимумом X–XIII веков. Граница ареала *Fagus* в этот период, по-видимому, пролегла севернее и восточнее современной его границы в регионе.

В последние четыре столетия происходит сокращение доли *Fagus* при одновременном увеличении доли хвойных в общем составе растительности региона, и этот вид постепенно исчезает из состава древостоев, что может быть связано с влиянием хозяйственной деятельности человека, а также может рассматриваться как ответ на общее похолодание климата в XIII–XIX веках, учитывая чувствительность поросли этого вида к низким зимним температурам. Очевидно, именно в это время восточная граница ареала *Fagus* смещается в западную часть региона и занимает современное положение.

Тем не менее, по мнению ряда исследователей (Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004), в настоящее время в связи с изменением климатических условий *Fagus* вновь находится в стадии расширения ареала. Наши геоботанические наблюдения в регионе не противоречат этому тезису. Современное незначительное распространение бука в Калининградской области определяется главным образом характером ведения лесного хозяйства.

4.4. Встречаемость видов с более южным акцентом распространения

В позднеголоценовых палиноспектрах с болот Целау и Большого Мохового нами были отмечены единичные зёрна пыльцы видов, имеющих в настоящее время более южный акцент распространения: ореха (*Juglans* sp.) и пихты (*Abies* sp.) в средней субатлантике, а также липы широколистной (*Tilia platyphyllos*) в конце суббореала. Появление пыльцы *Abies* было также отмечено в работе Г. Гамса и З. Ф. Руофф (Gams and Ruoff, 1929), в субатлантических палиноспектрах болота Целау. Последние связывают попадание её пыльцы в палиноспектры дальним заносом (ближайшее место произрастания коренных пихтовых сообществ находится на расстоянии 300–350 км к югу от изучаемого региона — в Беловежской пуще). Однако обнаружение пыльцы *Abies* в нескольких пробах торфа с Большого Мохового болота и неединичное содержание её в одной из проб, возможно, говорит о незначительном проникновении пихты на территорию Нижненеманской низменности вместе с распространявшимися в это время еловыми лесами.

То же можно сказать и про другие два вида. Отдельные экземпляры *Abies* и видов *Juglandaceae* могут быть встречены в настоящее время в некоторых лесничествах области в качестве интродуцентов, экземпляры *Tilia platyphyllos* и сейчас произрастают в лесном массиве у Большого Мохового болота в естественном виде. Встречаемость пыльцы ореха, пихты и липы широколистной, а также значительная концентрация термофильных видов в начале палинозоны, соответствующей первой половине субатлантики, дают основание предполагать, что климатические условия в этот период были более тёплыми, обуславливавшими разнообразный видовой состав широколиственных лесов, несмотря на произошедшие изменения их структуры.

Во второй половине субатлантики данные виды полностью исчезают из палиноспектров.

4.5. Развитие черноольшаников

Согласно литературным данным (Steffen, 1931; Победимова, 1955; Халланаро и др., 2002) ольха чёрная (*Alnus glutinosa*) достаточно широко распространилась на территории региона юго-восточного побережья Балтики с середины и до конца бореального периода, во времена трансгрессии Анциллового озера. Судя по нашим диаграммам, активное распространение ольхи чёрной в регионе начинается в южной части уже с конца позднего дриаса (10700–7500 кал. л. н.), а в северной части — со среднего голоцена (8000–6600 кал. л. н.), но пик *Alnus* отмечен на диа-

граммах из всех ландшафтных районов (за исключением северной части дельты Немана) в середине атлантики (6300–5800 кал. л. н.). Широкому распространению ольхи, очевидно, благоприятствовал тёплый и влажный климат первой половины среднего голоцена, с чем, по-видимому, также связано массовое заболачивание понижений рельефа и быстрое развитием черноольховых лесоболотных сообществ.

Особо активно развитие ольшаников происходило в районах Нижненеманской низменности, прилегавших к Куршской лагуне, чему способствовало низменное расположение территории почти на уровне моря. Лишь в северной части дельты Немана этот процесс шёл медленнее, и распространение ольхи даже в конце атлантического периода ещё не достигло своего максимума, это показано и для соседней территории Литвы (Гудялис, 1975).

В последующих периодах доля *Alnus* в общем составе палиноспектров несколько меньше, чем в атлантике, но в целом количество её пыльцы стабильно держится на уровне 30–40 %, что, очевидно, объясняется её широким распространением на неплакорных территориях: на заболоченных участках и в поймах рек.

В дельтовом ландшафте Нижненеманской низменности, напротив, ольшаники стали господствующей растительной формацией только с конца суббореала (3300 кал. л. н.). Причиной явилось особая гидрографическая ситуация, связанная с влиянием трансгрессий вод Балтики и перемещением сюда устья реки Неман и основных его протоков (Кунскас, 1970; Bitinas et al., 2002). Высокое стояние грунтовых вод и нагонные явления обусловили значительное обводнение данной территории, что сильно ускорило болотообразовательный процесс в этом ландшафтном районе, способствовало отступлению широколиственных лесов и широкому распространению массивов черноольховых лесо-болотных комплексов, являющихся отличительной ландшафтной особенностью данного района (прил. 5.8).

Таким образом, сообщества *Alnus glutinosa* могут рассматриваться в качестве ещё одного варианта зональной растительности неморальной зоны на территории Калининградской области. Похожая мысль была высказана ранее для черноольшаников Белоруссии и Литвы (Юркевич и др., 1968).

4.6. Палеогеографическое районирование территории Калининградской области по палинологическим данным

Анализ имеющихся спорово-пыльцевых диаграмм позволил сравнить развитие растительного покрова в ландшафтных районах Калининградской области в голоцене с прилегающими территориями Литвы и Польши и внести дополнительную ясность в вопрос о палеогеографическом делении региона Юго-Восточной Балтики.

Особенности формирования растительного покрова в данном регионе в позднем голоцене были проанализированы М.И. Нейштадтом (1957), который предложил выделить особый Калининградский район пыльцевых диаграмм. Доводы М.И. Нейштадта основаны, в первую очередь, на характеристиках болотных и озёрных спорово-пыльцевых диаграмм из Литвы и Северной Польши, а также части диаграммы болота Целау 1929 г., приведённой в работе Г. Гамса и З. Руоффа (Gams and Ruoff, 1929).

М. И. Нейштадтом (1957) выделены главные особенности диаграмм Калининградского района, заключающиеся в характере хода кривых широколиственных видов и ели в среднем и позднем голоцене, в частности:

- в среднем голоцене — значительное количество *Corylus*, а после — максимальное распространение дубравных элементов: *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus* (т. н. *Quercetum mixtum*, или *Eichenmischwald*), в конце периода — постепенное увеличение доли *Carpinus*;
- в позднем голоцене — значительное количество *Carpinus*, часто вместе с *Fagus*, одновременно с максимальным развитием *Picea*.

Тем не менее изучение спорово-пыльцевых спектров наших объектов и анализ спорово-пыльцевых диаграмм прилегающих территорий Литвы и Польши указывает на необходимость внесения уточнений в представления М. И. Нейштадта (1957). В первую очередь, нужно отметить отличия спорово-пыльцевых диаграмм этих двух регионов, связанные с количественным соотношением хвойных и широколиственных видов.

Несмотря на сходный характер хода большинства пыльцевых кривых в обоих регионах на протяжении всего голоцена, на территории Литвы спорово-пыльцевые диаграммы показывают преобладание хвойных видов, которые сдерживали распространение широколиственных даже в период климатического оптимума в среднем голоцене (Kabailenė, 1998). Наоборот, на территории Польши, имеющей более юго-западное расположение, доля широколиственных видов в среднем и особенно позднем голоцене значительна, при этом на некоторых диаграммах вовсе отсутствует *Picea*.

Важнейшим отличием также является присутствие и количество *Fagus* в позднем голоцене. Согласно мнению М. И. Нейштадта, важную роль *Fagus* в составе растительности определяет именно его замкнутая кривая на спорово-пыльцевых диаграммах. Наличие такой замкнутой кривой отмечено на всех диаграммах из Северной Польши (Bogaczewicz-Adamczak and Miotk-Szpiganowicz, 1985a; 1985b; 1987; Miotk-Szpiganowicz, 1992; Berglund et al., 1996; Ralska-Jasiewiczowa et al., 2004; Miotk-Szpiganowicz et al., 2008; Zachowicz et al., 2008), в то же время на литовских диаграммах кривая *Fagus* представлена очень незначительными прерывистыми пиками, либо вообще отсутствует (Kabailenė, 1996; 1998; 2006; Stančikaitė et al., 2003; 2004).

Второй важный компонент на территории Польши в позднем голоцене — *Carpinus*, который на всех спорово-пыльцевых диаграммах из этого региона представлен выраженной замкнутой кривой с очень высоким процентным содержанием. На территории Литвы граба уже значительно меньше, а на некоторых диаграммах его кривая даже прерывается.

Таким образом, если в раннем и среднем голоцене территории Польши и Литвы палинологически ещё схожи, то в позднем голоцене уже начинают складываться явные различия этих территорий, связанные с доминированием в Литве хвойных видов, которые постепенно вытеснили в позднем голоцене сообщества неморального комплекса, и сохранением роли последних на польской территории, где важными компонентами наряду с ними стали *Carpinus* и *Fagus*.

Описанные особенности данных регионов позволили отнести их к разным районам в системе лесоисторического районирования (Lang, 1994). Вся территория Литвы, как и большая часть Калининградской области, отнесены к гемибореально-

му региону (Bd) бореальной зоны, территория Польши и юго-западный участок Калининградской области — к среднеевропейскому региону (Tb) температурной зоны.

Данные наших исследований позволяют внести дополнительную ясность в отношении указанного районирования. Спорово-пыльцевые диаграммы из южной части Калининградской области могут быть объединены с диаграммами из Северной Польши. *Carpinus* и *Fagus*, несмотря на несколько меньший процент, представлены на этих диаграммах замкнутыми кривыми и имеют выраженное количественное значение в позднем голоцене. По данным А. Н. Сладкова (1967) и М. Кабайлене (цит. по: (Баранова и др., 1976)), и *Carpinus*, и *Fagus* имеют небольшую пыльцевую продуктивность и низкую летучесть пыльцевых зёрен, на болотные биотопы они могут быть принесены с расстояния не более 10–20 км от места захоронения, поэтому о дальнем заносе речи не идёт. Изучение наших диаграмм показывает, что в позднем голоцене в южной части Калининградской области эти виды являлись важными элементами широколиственных и елово-широколиственных лесов.

Спорово-пыльцевые диаграммы из более северной части Калининградской области — из районов вдоль течения Немана — могут быть объединены с диаграммами из Литвы, поскольку здесь участие *Carpinus* и особенно *Fagus* уже выражено слабо. В этой части области преобладают хвойные и смешанные подтаёжные лесные сообщества — широколиственно-еловые и широколиственно-сосновые (прил. 5.9).

Таким образом, территория Калининградской области не образует единого района пыльцевых диаграмм, предлагаемого М. И. Нейштадтом (1957), а распадается на два разных в палеоэкологическом отношении участка: северный, объединяемый с соседними районами Литвы, и южный, объединяемый с Северной Польшей. Граница между ними проходит примерно по рекам южной части дельты Немана: Ржевке и Злой, и далее по верхнему течению реки Инструч. По-видимому, она же должна быть предварительно принята за границу между зоной подтайги и зоной среднеевропейских и восточноевропейских широколиственных лесов в системе геоботанического районирования Калининградского региона.

4.7. Структурные перестройки растительности под влиянием хозяйственной деятельности

Характер субрецентных палиноспектров, показывающих изменения растительности под влиянием антропогенной деятельности, во всех спорово-пыльцевых диаграммах Калининградской области довольно сходен. Во всех ландшафтных районах уменьшается доля древесных таксонов, отражающая сокращение площади лесов. В составе лесов значительно увеличивается участие *Pinus*, *Betula* и *Picea*, что говорит о развитии лесопосадок хвойных и берёзовых древостоев на вырубках. Доля широколиственных видов сильно уменьшается, на большинстве диаграмм практически полностью исчезают *Ulmus* и *Fagus*. Именно в этот период, по-видимому, происходит фрагментация зональной растительности и распространение вторичных хвойных, смешанных и мелколиственных лесов.

В последнее время также дискутируется вопрос о причинах разделения ареалов широколиственных и хвойных лесов. С. А. Турубанова (2000) в своей работе утверждает, что ель на протяжении всего голоцена была компонентом широколиственных лесов, поэтому основным биомом на пространствах Северной Евразии

в голоцене, вероятно, были хвойно-широколиственные леса. Это подтверждается и нашими исследованиями — такой тип сообществ начал распространяться на территории Юго-Восточной Балтики с начала суббореала, когда *Picea* стала проникать в данный регион с севера и востока (5700–4200 кал. л. н.). Но при этом дубравные элементы, как упоминалось выше, сохранялись в составе данных сообществ и играли в них существенную роль вплоть до XVII–XVIII вв., как в южной, так и в северной частях региона.

Разделение широколиственных и хвойных лесов происходило во второй половине позднего голоцена и было обусловлено хозяйственной деятельностью человека. Эти воздействия совпали с ухудшением климата в позднем голоцене (малый ледниковый период), что и определило перемещение северной границы ареалов неморальных видов на юг (Турубанова, 2000). На территории Юго-Восточной Балтики, как показывают наши данные, такое разделение сопровождалось также выпадением *Fagus* и *Ulmus* из состава лесных сообществ.

Результаты наших исследований позволяют уточнить границы зональных подразделений растительного покрова, установившихся естественным путём в позднем голоцене, но при активном влиянии хозяйственной деятельности человека в самой последней фазе субатлантического периода голоцена. Современное изменение этих границ связано с интенсивной лесохозяйственной деятельностью за последние два столетия.

5. Заключение

По данным наших исследований, формирование современной зональной растительности на территории региона Юго-Восточной Балтики происходило в конце среднего и в позднем голоцене (5000–2200 кал. л. н.) на основе богатых по видовому составу широколиственных лесов с ядром из видов неморального комплекса (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Acer*; возможно, с разреженной структурой паркового типа), распространившихся к середине атлантического периода (7000–6600 кал. л. н.) на всей исследуемой территории в качестве климаксовой формации, соответствовавшей климатическому оптимуму голоцена. Их перестройка шла по нескольким направлениям.

1. Внедрение граба (*Carpinus betulus*) в суббореале в состав доминантов неморального комплекса в широколиственных сообществах привело к формированию в южной части региона дубово-грабово-липовых лесов как одного из вариантов зональной растительности в позднем голоцене и настоящее время. Вероятно, изменилась пространственная структура фитоценозов за счёт перехода к лесам с закрытым пологом и чёткой ярусностью.

2. Внедрение ели (*Picea abies*) в состав широколиственных сообществ привело к формированию елово-широколиственных лесов с участием *Carpinus* в качестве ещё одного варианта зональной (неморальной) растительности. В южной части региона этот процесс произошёл в суббореале (4700–4500 кал. л. н.), в северной — в атлантике и суббореале (7000–4500 кал. л. н.).

3. Бук (*Fagus sylvatica*) стал характерным компонентом широколиственных и елово-широколиственных лесов в южной части региона начиная с атлантики (7900–7200 кал. л. н.), но не продвинулся в северную часть области, где его место

заняла *Picea*. С учётом нынешних климатических условий граница его ареала должна быть проведена севернее и восточнее современной.

4. Со среднего голоцена (6300–5800 кал. л. н.) в качестве третьего варианта зональной (неморальной) растительности на неплакорных участках сформировались различные типы сообществ ольхи чёрной (*Alnus glutinosa*). Особенно активно этот процесс шёл на Нижненеманской низменности и территориях, прилегающих к Куршской лагуне.

5. Господство неморальной растительности в виде трёх вариантов (дубово-грабово-липовые, елово-широколиственные и черноольховые сообщества) продолжалось на протяжении конца среднего и в течение почти всего позднего голоцена: (5000–1300 кал. л. н.). Со второй половины субатлантики (\approx 1300–400 кал. л. н.), возможно, как ответ на похолодание климата отмечается общее сокращение доли широколиственных видов и увеличение доли хвойных.

6. Резкие структурные перестройки неморальных лесов под влиянием антропогенной деятельности на большей части области стали происходить в последние 300 лет, а на Нижненеманской низменности — с конца XVIII в. (150–200 лет назад), ввиду её труднодоступности.

7. По спектрам спорово-пыльцевых диаграмм территория Калининградской области не образует единого района, а распадается на две разных в палеоэкологическом отношении части, объединяемые с соседними регионами Польши и Литвы.

Литература

- Баранова, Ю. П., Ильинская, И. А., Никитин, В. П., Пнёва, Г. П., Фрадкина, А. Ф., Шварёва, Н. Я. (1976). *Миоцен Мамонтовой горы (стратиграфия и ископаемая флора)*. Москва: Наука.
- Грибова, С. А., Исаченко, Т. И., Лавренко, Е. М. (ред.) (1980). *Растительность Европейской части СССР*. Ленинград: Наука.
- Гудялис, В. К. (1975). Схема палеогеографического развития Прибалтики в поздне-последнеледниковое время. В: В. К. Гудялис, Е. М. Емельянов, под ред., *Геология Балтийского моря*. Вильнюс: Мокслас, 1–380.
- Кублицкий, Ю. А. (2016). *Динамика природных условий юго-восточной части Балтийского региона в позднем неоплейстоцене и в голоцене*. Диссертация ... кандидата географических наук. Российский педагогический университет им. А. И. Герцена. Санкт-Петербург.
- Кунскас, Р. (1970). По поводу развития залива Куршю-Марес, дельты реки Нямунас и прибрежных болот. В: *История озёр, труды всесоюзного симпозиума*. Вильнюс: Пяргале, 391–411.
- Леонтьев, В. Л. (1955). Некоторые особенности лесов Калининградской области. В: *Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР*, III (10). Москва и Ленинград: Изд-во АН СССР, 329–372.
- Нейштадт, М. И. (1957). *История лесов и палеогеография СССР в голоцене*. Москва: Изд-во АН СССР.
- Огуреева, Г. Н. (ред.) (2015). *Биомы России: географическая карта, 1:7 500 000*. Москва: ФОК-ГИС.
- Орлёнок, В. В. (ред.) (2008). *География Янтарного края России*. Калининград: Янтарный сказ.
- Победимова, Е. Г. (1955). Состав, распространение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области. В: *Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР*, III (10). Москва и Ленинград: Изд-во АН СССР, 225–329.
- Сладков, А. Н. (1967). *Спорово-пыльцевой анализ*. Москва: Наука.
- Турубанова, С. А. (2000). Леса Европы в голоцене — что было? *Лесной бюллетень*, 4 (16), 17–19.
- Халланаро, Э.-Л., Пювляняйнен, М., Гаврило, М. (ред.) (2002). *Природа Северной Европы*. Копенгаген: Совет Министров Северных стран.
- Юркевич, И. Д., Гельтман, В. С., Ловчий, Н. Ф. (1968). *Типы и ассоциации черноольховых лесов (по исследованиям в БССР)*. Минск: Наука и техника.

- Arslanov, Kh., Druzhinina, O., Savelieva, L., Subetto, D., Skhodnov, I., Dolukhanov, P., Kuzmin, G., Chernov, S., Maksimov, F. and Kovalenkov, S. (2011). Geochronology of vegetation and paleoclimatic stages of South-East Baltic coast (Kaliningrad region) during Middle and Late Holocene. *Geochronometria*, 38 (2), 172–181. <https://doi.org/10.2478/s13386-011-0016-7>
- Benrath, W. (1934). *Untersuchungen zur Pollenstatistik und Mikrostratigraphie von Tonen und Torfen in Randgebieten des Kurischen Hafes unter Berücksichtigung metodischer Fragen*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde. Königsberg: Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr.
- Berglund, B.E., Birks, H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa, M. and Wright, H.E. (eds.) (1996). *Palaeoecological events during the last 15000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Bitinas, A., Damušytė, A., Stančikaitė, M. and Aleksa, P. (2002). Geological development of the Nemunas River Delta and adjacent areas, West Lithuania. *Geological Quarterly*, 46 (4), 375–389.
- Bitinas, A., Druzhinina, O., Damušytė, A., Napreenko-Dorokhova, T., Guobyte, R. and Mažeika, J. (2017). The lower reaches of the Nemunas River at the end of the Last (Weichselian) Glacial and beginning of the Holocene. *Geological Quarterly*, 61 (1), 156–165. <http://dx.doi.org/10.7306/gq.1337>
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1985a). Biostratygrafia osadów jeziora Modła. *Peribalticum*, 59–65.
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1985b). Z badań biostratygraficznych nad osadami z rejonu jeziora Gardno. *Peribalticum*, 79–96.
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1987). Historia jeziora Godziszewskiego i obszarów przyległych w holocenie. *Zeszyty naukowe wydziału biologii, geografii i oceanologii Uniwersytetu Gdańskiego*, 16, 145–150.
- Bohn, U., Neuhäusl, R., Gollub, G., Hettwer, C., Neuhäuslová, Z., Raus, Th., Schlüter, H. and Weber, H. (2003). *Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2 500 000*. Münster: Landwirtschaftsverlag.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. and Fan, J.-X. (2013). The ISC International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36 (2), 199–204. <https://doi.org/10.18814/epiuiugs/2013/v36i3/002>
- Damušytė, A. (2011). *Post-glacial geological history of the Lithuanian coastal area*. Summary of doctoral dissertation. Vilnius University.
- Druzhinina, O., Subetto, D., Stančikaitė, M., Vaikutienė, G., Kublitsky, J. and Arslanov, Kh. (2015). Sediment record from the Kamyshovoe Lake: history of vegetation during late Pleistocene and early Holocene (Kaliningrad District, Russia). *Baltica*, 28 (2), 121–124.
- Euforgen.org (2006) *Fagus sylvatica: distribution map. European Forest Genetic Resource Programme*. [online] Available at: http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Fagus_sylvatica.jpg [Accessed 25 Jun. 2020].
- Faegri, K. and Iversen, J. (1989). *Textbook of Pollen Analysis*. Caldwell: The Blackburn Press.
- Gams, H. (1932). Zur Geschichte der Moore der Kurischen Nehrung und des Samlandes. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 67 (3/4), 74–88.
- Gams, H. and Ruoff, S. (1929). Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 66 (1), 1–193.
- Gross, H. (1912). Ostpreussens Moore mit besonderer Berücksichtigung ihrer Vegetation. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 53, 183–268.
- Göttlich, K. (1990). *Moor- und Torfkunde*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller).
- Kabailenė, M. (1996). Lithuania. In: B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright, ed., *Palaeoecological Events During the Last 15000 Years: Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe*. Chichester: J. Wiley, 395–401.
- Kabailenė, M. (1998). Vegetation history and climate changes in Lithuania during the Late Glacial and Holocene, according pollen and diatom data. *PACT*, 54, 13–30.
- Kabailenė, M. (2006). Late Glacial and Holocene stratigraphy of Lithuania based on pollen and diatom data. *Geologija*, 54, 42–48.
- Kobbert, E. (1925). *Das Große Moosbruch, seine Urbarmachung und Besiedlung*. Phil. Dissertation. Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr.
- Lang, G. (1994). *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Jena: G. Fischer.

- Lehrkamp, H., Haller, J. and Schulze, H. (2006). Moorkundliche Untersuchungen im Großen Moosbruch (Bolschoje Mochowoje Boloto) in der Kaliningradszkaja Oblast, Russische Föderation. *Telma*, 36, 53–70.
- Magyari, E. (2002). Holocene biogeography of *Fagus sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L. in the Carpathian-Alpine Region. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 26, 15–35.
- Miotk-Szpiganowicz, G. (1992). The history of vegetation of Bory Tucholskie and the role of man in the light of palynological investigations. *Acta Palaeobotanica*, 32 (1), 39–122.
- Miotk-Szpiganowicz, G., Zachowicz, J. and Uścińowicz, Sz. (2008). Review reinterpretation of the pollen and diatom data from the deposits of the southern Baltic lagoons. *Polish Geological Institute Special Papers*, 23, 45–70.
- Napreenko-Dorokhova, T. and Napreenko, M. (2018). The history and pattern of forest and peatland formation in the Kaliningrad Region during the Holocene. In: V. A. Gritsenko et al., ed., *Terrestrial and Inland Water Environment of the Kaliningrad Region, The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, 121–146.
- Ralska-Jasiewiczowa, M., Latalowa, M., Wasylkowa, K., Tobolski, K., Madeyska, E., Wright, H. and Turner, Ch. (eds.) (2004). *Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps*. Kraków: Polish Academy of Sciences.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Buck, C. E., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hattala, C., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kaiser, K. F., Kromer, B., Manning, S. W., Niu, M., Reimer, R. W., Richards, D. A., Scott, E. M., Southon, J. R., Turney, C. S. M. and van der Plicht, J. (2013). IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP. *Radiocarbon*, 55 (4), 1869–1887. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947
- Stančikaitė, M., Milkevičius, M. and Kisieliene, D. (2003). Palaeoenvironmental changes in the environs of Žadeikiai Bog, NW Lithuania, during the Late Glacial and the Holocene according to palaeobotanical and ¹⁴C data. *Geologija*, 43, 47–60.
- Stančikaitė, M., Milkevičius, M. and Strimaitienė, A. (2004). Vegetation response to the climatic and human impact changes during the Late Glacial and Holocene: case study of the marginal area of Baltija Upland, NE Lithuania. *Baltica*, 17 (1), 17–33.
- Steffen, H. (1931). *Vegetationskunde von Ostpreußen*. Jena: Verlag von Gustav Fischer.
- Stockmar, J. (1971). Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13, 615–621.
- Usinger, H. (1975). Pollenanalytische und stratigraphische Untersuchungen an zwei Spätglazial-Vorkommen in Schleswig-Holstein. *Mitteilungen der AG Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg*, 25, 1–183.
- Vuorela, I. (1980). Microspores of *Isoetes* as indicators of human settlement in pollen analysis. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 56, 13–19.
- Weber, C. A. (1902). *Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta, mit vergleichenden Ausblicken auf andere Hochmoore der Erde*. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey.
- Weber, C. A. (1908). Die Moostorfschichten in Steilufer der Kurischen Nehrung zwischen Sarkau und Cranz. *Engler's Botanische Jahrbücher*, 42, 38–44.
- www.staff.ncl.ac.uk (n.d.). *C2 Home*. [online] Available at: <https://www.staff.ncl.ac.uk/stephen.juggins/software/C2Home.htm> [Accessed 25 Jun. 2020].
- Zachowicz, J., Miotk-Szpiganowicz, G., Kramarska, R., Uścińowicz, Sz. and Przewdziecki, P. (2008). A critical review reinterpretation of bio-, litho- and seismostratigraphic data of the southern Baltic deposits. *Polish Geological Institute Special Papers*, 23, 117–138.

Статья поступила в редакцию 16 июня 2019 г.
Статья рекомендована в печать 10 февраля 2020 г.

Контактная информация:

Напреенко Максим Геннадьевич — maxnapr@gmail.com
Напреенко-Дорохова Татьяна Владимировна — tnapdor@gmail.com

The main patterns of present-day zonal vegetation development in Kaliningrad Oblast, Russian Federation (southeastern Baltic), inferred by palynological data*

M. G. Napreenko¹, T. V. Napreenko-Dorokhova^{1,2}

¹ Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences,
36, Nahimovskiy pr., Moscow, 117997, Russian Federation

² Immanuel Kant Baltic Federal University,
14, ul. A. Nevskogo, Kaliningrad, 236041, Russian Federation

For citation: Napreenko, M. G., Napreenko-Dorokhova, T. V. (2020). The main patterns of present-day zonal vegetation development in Kaliningrad Oblast, Russian Federation (southeastern Baltic), inferred by palynological data. *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*, 65 (2), 337–361. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.207> (In Russian)

This article is devoted to the question of zonal vegetation formation on the territory of Kaliningrad Oblast, Russian Federation, during the Mid- and Late Holocene. Based on palynological data, the main variants of zonal phytocoenoses are defined. It is stated that the formation of present-day zonal vegetation in the region can be derived from the species-rich deciduous forests which became dominant in the study area up to the middle of the Atlantic (7000–6000 cal BP). These plant communities, the key elements of which belong to species of the ‘nemoral complex’ (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*), could be considered the climax vegetation corresponding to the mid-Holocene Climatic Optimum. Their further development during the Late Holocene consisted of several structural shifts, such as the invasion of hornbeam (*Carpinus betulus*) during the Sub-Boreal; the invasion of spruce (*Picea abies*) during the Sub-Boreal in the southern part of the region and during the Atlantic and Sub-Boreal in the northern part; the distribution of beech (*Fagus sylvatica*) as a characteristic species of deciduous forests in the southern part of the region during the Atlantic and Sub-Boreal. The lowland habitats, especially in the Neman Delta landscape area, had been occupied by communities of the black alder (*Alnus glutinosa*). These processes led to the formation of three variants of nemoral zonal vegetation on the territory of the region: 1) oak–linden–hornbeam forests, 2) spruce–broadleaved forests with an admixture of hornbeam, 3) black alder communities. All three variants were dominant during the Mid- and Late Holocene (≈ 5000–1300 cal BP). In the later period, a common decline of broadleaved species is recorded with a simultaneous increase of conifers, apparently as a response to climate cooling. Regarding present-day climate conditions, the boundary of *Fagus* distribution range in the region should be set more northeastwards than currently. Substantial structural alterations occurred in the nemoral forests under anthropogenic impact during the last 300 years, though in the Neman Delta area this transition started later (150–200 years ago) due to difficult access to the area.

Keywords: zonal vegetation, deciduous forests, Kaliningrad Region, Southeastern Baltic, palynology, Holocene.

References

Arslanov, Kh., Druzhinina, O., Savelieva, L., Subetto, D., Skhodnov, I., Dolukhanov, P., Kuzmin, G., Chernov, S., Maksimov, F. and Kovalenkov, S. (2011). Geochronology of vegetation and paleoclimatic stages of South-East Baltic coast (Kaliningrad region) during Middle and Late Holocene. *Geochronometria*, 38 (2), 172–181. <https://doi.org/10.2478/s13386-011-0016-7>

* This research was supported by state assignment of Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences (project no. 0149-2019-0013), program of Competitiveness Enhancement of the Immanuel Kant Baltic Federal University, Russian Science Foundation (project no. 18-77-10016).

- Baranova, Y.P., Il'inskaia, I. A., Nikitin, V.P., Pniova, G.P., Fradkina, A. F. and Shvariova, N. Y. (1976). *The Miocene of the Mammoth's Mountain (stratigraphy and fossil flora)*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Benrath, W. (1934). *Untersuchungen zur Pollenstatistik und Mikrostratigraphie von Tonen und Torfen in Randgebieten des Kurischen Haffs unter Berücksichtigung metodischer Fragen*. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde. Königsberg: Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr. (In German)
- Berglund, B. E., Birks, H. J. B., Ralska-Jasiewiczowa, M. and Wright, H. E. (eds.) (1996). *Palaeoecological events during the last 15000 years: regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Bitinas, A., Damušytė, A., Stančikaitė, M. and Aleksa, P. (2002). Geological development of the Nemunas River Delta and adjacent areas, West Lithuania. *Geological Quarterly*, 46 (4), 375–389.
- Bitinas, A., Druzhinina, O., Damušytė, A., Napreenko-Dorokhova, T., Guobytė, R. and Mažeika, J. (2017). The lower reaches of the Nemunas River at the end of the Last (Weichselian) Glacial and beginning of the Holocene. *Geological Quarterly*, 61 (1), 156–165. <http://dx.doi.org/10.7306/gq.1337>
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1985a). Biostratygrafia osadów jeziora Modła. *Peribalticum*, 59–65. (In Polish)
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1985b). Z badań biostratygraficznych nad osadami z rejonu jeziora Gardno. *Peribalticum*, 79–96. (In Polish)
- Bogaczewicz-Adamczak, B. and Miotk-Szpiganowicz, G. (1987). Historia jeziora Godziszewskiego i obszarów przyległych w holocenie. *Zeszyty naukowe wydziału biologii, geografii i oceanologii Uniwersytetu Gdańskiego*, 16, 145–150. (In Polish)
- Bohn, U., Neuhäusl, R., Gollub, G., Hettwer, C., Neuhäuslová, Z., Raus, Th., Schlüter, H. and Weber, H. (2003). *Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2 500 000*. Münster: Landwirtschaftsverlag.
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. and Fan, J.-X. (2013). The ISC International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36 (2), 199–204. <https://doi.org/10.18814/epiugs/2013/v36i3/002>
- Damušytė, A. (2011). *Post-glacial geological history of the Lithuanian coastal area*. Summary of doctoral dissertation. Vilnius University.
- Druzhinina, O., Subetto, D., Stančikaitė, M., Vaikutienė, G., Kublitsky, J. and Arslanov, Kh. (2015). Sediment record from the Kamyshovoe Lake: history of vegetation during late Pleistocene and early Holocene (Kaliningrad District, Russia). *Baltica*, 28 (2), 121–124.
- Euforgen.org (2006). *Fagus sylvatica: distribution map. European Forest Genetic Resource Programme*. [online] Available at: http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/JPG/Fagus_sylvatica.jpg [Accessed 24 Jun. 2020].
- Faegri, K. and Iversen, J. (1989). *Textbook of Pollen Analysis*. Caldwell: The Blackburn Press.
- Gams, H. (1932). Zur Geschichte der Moore der Kurischen Nehrung und des Samlandes. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 67 (3/4), 74–88. (In German)
- Gams, H. and Ruoff, S. (1929). Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 66 (1), 1–193. (In German)
- Gribova, S. A., Isachenko, T. I., Lavrenko, E. M. (eds.) (1980). *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka Publ. (In Russian)
- Gross, H. (1912). Ostpreussens Moore mit besonderer Berücksichtigung ihrer Vegetation. *Schriften der Phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg i. Pr.*, 53, 183–268. (In German)
- Gudelis, V. K. (1975). Palaeogeographical scheme for the Late Glacial and Postglacial period in the Eastern Baltic Region. In: V. K. Gudelis, E. M. Emelianov, ed., *Geologija Baltiškogo moria*. Vilnius: Mokslas Publ., 1–380. (In Russian)
- Göttlich, K. (1990). *Moor- und Torfkunde*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller). (In German)
- Hallanaro, E.-L., Püllvänäinen, M. (2002). *Nature in Northern Europe*. Copenhagen: Nordic Council of Ministers.
- Kabailenė, M. (1996). Lithuania. In: B. E. Berglund, H. J. B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H. E. Wright, ed., *Palaeoecological Events During the Last 15000 Years: Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe*. Chichester: J. Wiley, 395–401.
- Kabailenė, M. (1998). Vegetation history and climate changes in Lithuania during the Late Glacial and Holocene, according pollen and diatom data. *PACT*, 54, 13–30.
- Kabailenė, M. (2006). Late Glacial and Holocene stratigraphy of Lithuania based on pollen and diatom data. *Geologija*, 54, 42–48.

- Kobbert, E. (1925). *Das Große Moosbruch, seine Urbarmachung und Besiedlung*. Phil. Dissertation. Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr. (In German)
- Kublitsky, Y. A. (2016). *The dynamics of natural environments in the south-eastern part of the Baltic Region during the Late Neopleistocene and the Holocene*. PhD. Herzen University, Saint Petersburg. (In Russian)
- Kunskas, R. (1970). On the evolution of the Kushiu-Mares Lagoon, delta of the Nyamunas river and coastal mires. In: *The history of lakes, Proceedings of the All-Union Symposium*. Vilnius: Pergalė Publ., 391–411. (In Russian)
- Lang, G. (1994). *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. Jena: G. Fischer. (In German)
- Lehrkamp, H., Haller, J. and Schulze, H. (2006). Moorkundliche Untersuchungen im Großen Moosbruch (Bolschoje Mochowoje Boloto) in der Kaliningradskaja Oblast, Russische Föderation. *Telma*, 36, 53–70. (In German)
- Leontiev, V. L. (1955). Some characteristics of forests in the Kaliningrad Region. In: *Trudy Botanicheskogo instituta im. V. L. Komarova AN SSSR*, III (10). Moscow and Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 329–372. (In Russian)
- Magyari, E. (2002). Holocene biogeography of *Fagus sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L. in the Carpathian-Alpine Region. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 26, 15–35.
- Miotk-Szpiganowicz, G. (1992). The history of vegetation of Bory Tucholskie and the role of man in the light of palynological investigations. *Acta Palaeobotanica*, 32 (1), 39–122.
- Miotk-Szpiganowicz, G., Zachowicz, J. and Uściłowicz, Sz. (2008). Review reinterpretation of the pollen and diatom data from the deposits of the southern Baltic lagoons. *Polish Geological Institute Special Papers*, 23, 45–70.
- Napreenko-Dorokhova, T. and Napreenko, M. (2018). The history and pattern of forest and peatland formation in the Kaliningrad Region during the Holocene. In: V. A. Gritsenko et al., ed., *Terrestrial and Inland Water Environment of the Kaliningrad Region, The Handbook of Environmental Chemistry*. Springer, 121–146.
- Neustadt, M. I. (1957). *The history of forests and palaeogeography in the USSR during the Holocene*. Moscow: USSR Academy of Sciences Publ. (In Russian)
- Ogureeva, G. N. (ed.) (2015). *Bioms in Russia: geographical map, 1:7 500 000*. Moscow: FOK-GIS Publ. (In Russian)
- Orlionok, V. V. (ed.) (2008). *Geography of Russia's Amber Region*. Kaliningrad: Iantarnyi skaz Publ. (In Russian)
- Pobedimova, E. G. (1955). The flora of the Kaliningrad Region: species composition, distribution over the districts and economical significance. In: *Trudy Botanicheskogo instituta im. V. L. Komarova AN SSSR*, III (10). Moscow and Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 225–329. (In Russian)
- Ralska-Jasiewiczowa, M., Latałowa, M., Wasylkowa, K., Tobolski, K., Madeyska, E., Wright, H. and Turner, Ch. (eds.) (2004). *Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps*. Kraków: Polish Academy of Sciences.
- Reimer, P. J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J. W., Blackwell, P. G., Bronk Ramsey, C., Buck, C. E., Cheng, H., Edwards, R. L., Friedrich, M., Grootes, P. M., Guilderson, T. P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatt, C., Heaton, T. J., Hogg, A. G., Hughen, K. A., Kaiser, K. F., Kromer, B., Manning, S. W., Niu, M., Reimer, R. W., Richards, D. A., Scott, E. M., Southon, J. R., Turney, C. S. M. and van der Plicht, J. (2013). IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP. *Radiocarbon*, 55 (4), 1869–1887. https://doi.org/10.2458/azu_js_rc.55.16947
- Sladkov, A. N. (1967). *Pollen analysis*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Stančikaitė, M., Milkevičius, M. and Kisieliene, D. (2003). Palaeoenvironmental changes in the environs of Žadeikių Bog, NW Lithuania, during the Late Glacial and the Holocene according to palaeobotanical and ¹⁴C data. *Geologija*, 43, 47–60.
- Stančikaitė, M., Milkevičius, M. and Strimaitienė, A. (2004). Vegetation response to the climatic and human impact changes during the Late Glacial and Holocene: case study of the marginal area of Baltija Upland, NE Lithuania. *Baltica*, 17 (1), 17–33.
- Steffen, H. (1931). *Vegetationskunde von Ostpreußen*. Jena: Verlag von Gustav Fischer.
- Stockmar, J. (1971). Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13, 615–621.
- Turubanova, S. A. (2000). European forests in the Holocene — what have there been? *Lesnoi biulleten'*, 4 (16), 17–19. (In Russian)

- Usinger, H. (1975). Pollenanalytische und stratigraphische Untersuchungen an zwei Spätglazial-Vorkommen in Schleswig-Holstein. *Mitteilungen der AG Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg*, 25, 1–183.
- Vuorela, I. (1980). Microspores of *Isoetes* as indicators of human settlement in pollen analysis. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 56, 13–19.
- Weber, C. A. (1902). *Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta, mit vergleichenden Ausblicken auf andere Hochmoore der Erde*. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey.
- Weber, C. A. (1908). Die Moostorfschichten in Steilufer der Kurischen Nehrung zwischen Sarkau und Cranz. *Engler's Botanische Jahrbücher*, 42, 38–44.
- www.staff.ncl.ac.uk (n.d.). *C2 Home*. [online] Available at: <https://www.staff.ncl.ac.uk/stephen.juggins/software/C2Home.htm> [Accessed 24 Jun. 2020].
- Yurkevich, I. D., Geltman, V. S. and Lovchiy, N. F. (1968). *Types and associations of the black alder forests (according investigations in BSSR)*. Minsk: Nauka i tekhnika Publ. (In Russian)
- Zachowicz, J., Miotk-Szpiganowicz, G., Kramarska, R., Uścińowicz, Sz. and Przewdziecki, P. (2008). A critical review reinterpretation of bio-, litho- and seismostratigraphic data of the southern Baltic deposits. *Polish Geological Institute Special Papers*, 23, 117–138.

Received: June 16, 2019
Accepted: February 10, 2020

Contact information:

Maxim G. Napreenko — maxnapr@gmail.com
Tatiana V. Napreenko-Dorokhova — tnapdor@gmail.com