

С.Е. Каракурина[✉], Ю.Д. Внуковская, Н.А. Рудая

Институт археологии и этнографии СО РАН

Новосибирск, Россия

E-mail: karachurina.svet@gmail.com

Первый опыт использования анализа растительной седиментационной ДНК для реконструкции растительности голоценаАлтая

В работе представлены подробные результаты сравнительного таксономического анализа растительных сообществ по данным спорово-пыльцевого анализа и анализа ДНК в осадке (седиментационной, седаДНК) голоценовых донных отложений озера Балыктуkel (Улаганское плато, Республика Алтай). Анализ седиментационной ДНК выполнен методом метабаркодирования. Сопоставление показало существенные различия в составе и соотношении доминантных таксонов, отражающие различия пространственного охвата и чувствительности методов. По данным анализа седаДНК выявлено 118 наземных таксонов, что значительно превышает количество таксонов, идентифицированных в палинологических образцах (46 таксонов). Этот важный для палеоэкологических реконструкций результат свидетельствует о том, что седаДНК анализ характеризуется высокой разрешающей способностью и позволяет определять значительно больше таксонов до уровня рода и вида, тогда как палинологические данные в основном ограничены уровнем семейства. Основными древесными доминантами, согласно анализу седаДНК, являются лиственница сибирская (*Larix sibirica*), береза (*Betula*), ивовые (*Salicaceae*) и жимолость (*Lonicera*), в то время как палинологические данные фиксируют преобладание сосны сибирской и сосны обыкновенной (*Pinus sibirica* и *P. sylvestris*). Отмечено, что пыльца лиственницы плохо сохраняется в осадках, тогда как ДНК этого рода стабильно детектируется, что делает метод особенно ценным для реконструкций верхней границы леса и локальной структуры растительного покрова. Результаты свидетельствуют о высокой информативности седаДНК анализа для выявления локального растительного разнообразия и о взаимодополняемости двух методов при оценке таксономического состава растительности и динамики экосистем горных территорий в прошлом.

Ключевые слова: седаДНК, палинология, растительность, таксономический анализ, голоцен, Алтай.

S.E. Karachurina[✉], Y.D. Vnukovskaya, N.A. Rudaya

Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS

Novosibirsk, Russia

E-mail: karachurina.svet@gmail.com

First Application of Sedimentary Plant DNA Analysis in Reconstruction of the Holocene Vegetation in the Altai

This study presents a detailed comparison of plant community composition using both spore-pollen analysis and sedimentary DNA (sedaDNA) metabarcoding. The Holocene-age sediments from Lake Balyktukel (Ulagan Plateau, Altai Republic) were analyzed. The comparison revealed significant differences in the composition and proportion of dominant taxa, highlighting the distinct spatial coverage and sensitivity of each method. The sedaDNA analysis identified 118 terrestrial plant taxa, which was substantially greater than the 46 taxa identified via palynology. This key finding for paleoecological reconstruction demonstrates that sedimentary DNA analysis provides higher taxonomic resolution, allowing for the identification of many more taxa at the genus and species level, whereas pollen data are largely limited to the family level. Sedimentary DNA analysis identified Siberian larch (*Larix sibirica*), birch (*Betula*), willow (*Salicaceae*), and honeysuckle (*Lonicera*) as the primary tree dominants. In contrast, palynological data pointed to a predominance of Siberian pine and Scots pine (*Pinus sibirica* and *P. sylvestris*). This discrepancy is partly explained by the poor preservation of larch pollen in sediments, whereas its DNA is consistently detected. This characteristic makes the sedaDNA method particularly valuable for reconstructing the upper forest boundary and local vegetation structure. These findings highlight the high informative value of sedimentary DNA analysis for revealing local plant diversity and underscore the complementarity of both methods for assessing past taxonomic composition and dynamics of mountain ecosystems.

Keywords: sedaDNA, palynology, vegetation, taxonomic analysis, Holocene, Altai.

Введение

Палеоэкологические исследования различных природных архивов – единственный путь изучения экосистем и биоразнообразия прошлого, а также таксономического состава обитавших в них организмов. В последние десятилетия активно развивается молекулярно-генетический подход к изучению осадков – анализ седиментационной ДНК (седДНК), позволяющий отслеживать динамику развития растительных сообществ прошлого, определять таксономический состав древней растительности на основе фрагментов ДНК, сохранившихся в донных отложениях [Capo et al., 2021]. Для горных экосистем, где пространственная мозаичность растительного покрова особенно велика, применение седДНК анализа может являться важнейшим методом, поскольку дает возможность определять таксономический состав сообществ с большей точностью. Данный метод позволяет обнаружить большее количество таксонов разного уровня в сравнении с методами микропалеонтологии, позволяет делать выводы о биоразнообразии прошлого на качественно более высоком уровне [Ibid.]. Важным результатом применения метода для горных и арктических территорий является возможность прослеживать динамику верхней границы леса, которая образована лиственницей и, как следствие, сдвиг природных зон и горных поясов во времени. Дело в том, что пыльца лиственницы почти не сохраняется в отложениях, в то время как ДНК лиственницы фиксируется уверенно.

Целью настоящего исследования явилось сопоставление результатов таксономического анализа, полученных палинологическим методом, и метабаркодированием седДНК в донных отложениях оз. Балыктуколь, что дает возможность оценить информативность каждого из методов, выявить степень их взаимодополняемости, а также обсудить такие ключевые вопросы, как различия в выявлении сосны и лиственницы – главных пород, формирующих верхнюю границу леса и определяющих структуру современных высокогорных сообществ региона.

Материалы и методы исследования

Материалами настоящего исследования являются данные, полученные при палеобиологическом исследовании керна донных отложений ВК2018-1 высокогорного озера Балыктуколь (N 50.53°, E 87.70°, 1 842 м над ур. м.), расположенного на территории Улаганского плато Республики Алтай. Отбор керна проводился с использованием гравитационного донного пробоотборника Uwitec. После образцы отбирались в камеральных, особо чистых условиях со стерилизацией инструмента и поверхностей между отбором каждого образца (сантиметра осадка) во избежание кросс-контаминации. Также керн был датирован с применением радиоуглеродного метода; возрастная

модель построена с использованием R Bacon [Blaauw, Christen, 2011]. Возрастная модель охватывает последние ~7 тыс. лет.

Палинологические образцы были обработаны классическим методом по К. Фаегри и Дж. Иверсен [Faegri, Iversen, 1989].

Пробы для седДНК анализа обрабатывались в специально оборудованной лаборатории с использованием строгих протоколов в Институте полярных и морских исследований им. А. Вегенера (г. Потсдам). Использовался метод метабаркодирования с универсальными праймерами g/h [Coissac, 2012], нацеленными на участок *trnL* интрона хлоропласта UAA [Taberlet et al., 2007] всех растений, присутствующих в осадке. В дальнейшем была проведена биоинформационная обработка последовательностей в программе OBITools [Boyer et al., 2016]. Последовательности были соединены попарно, отделены от известных комбинаций олигонуклеотидов (праймеров), сопоставлены с базами данных, идентифицированы таксономически. Также из анализируемого набора данных исключались последовательности короче 10 пар оснований. Последовательности и таксоны были идентифицированы со 100 % встречаемостью в двух базах данных: EMBL Nucleotide Database Standard Sequence Release 143 [Kanz et al., 2005] и база данных арктических растений (best_identity_arctborbryo_gh) [Sonstebø et al., 2010; Willerslev et al., 2014; Soininen et al., 2015]. Для каждого образца была проведена процедура разряжения в программе R-statistic (https://github.com/StefanKruse/R_Rarefaction). После этого из списка полученных таксонов были удалены контаминации; часть таксонов была укрупнена до более высоких рангов.

Результаты и обсуждение

Анализ древней седиментационной ДНК – достаточно молодой метод, который активно развивается в последние три десятилетия [Willerslev et al., 2003]. ДНК, которая сохраняется в отложениях, в частности озерных осадках, представляет собой небольшие участки ДНК-цепочек, длинной до 150 пар оснований. ДНК-исследования палеорастительности методом седиментационной ДНК в основном сосредоточены в арктических, boreальных и высокогорных районах из-за ее высокой чувствительности к климатическому фактору. ДНК из листьев растений [Trevors, 1996], клеток корневых чехликов, в редких случаях пыльцы [Levy-Booth, Campbell, Gulden, 2007] попадает в озеро и в результате сложных преобразований способна сохраняться в донных отложениях. Разложение и адсорбция молекул ДНК на границе вода–осадок и в самом осадке зависит от условий среды, таких как температура, окислительно-восстановительные процессы, проводимость и pH [Capo et al., 2021]. После экстракции, амплификации и секвенирования такой

ДНК полученные последовательности сравниваются с таксонами в генетических базах для выявления соппадений.

Секвенирование целевых генетических участков отдельных групп организмов или метагенома (всей присутствующей в осадке ДНК), выделенных из осадочной ДНК, можно использовать для реконструкции изменений биоразнообразия в контексте распределения видов на основе генетического разнообразия в диапазоне временных и пространственно-экологических шкал.

Исследования на основе анализа седиментационной ДНК способны идентифицировать изменение биоразнообразия в озерах и их водосборных бассейнах, но интерпретация таких данных не всегда однозначна из-за ограниченности знаний о тафоморфических процессах, происходящих в озерах (т.е. происхождение, транспорт и сохранение генетического материала в создающихся условиях) и ограниченности генетических баз данных. В настоящее время происходит активное увеличения количества статей, которые публикуются в мировом научном сообществе, постепенно заполняя имеющиеся пробелы.

Палинологический анализ является классическим и одним из наиболее значимых методов реконструкции палеорастительности и природной среды прошлого в целом. Данный метод развивается уже более сотни лет и имеет ряд преимуществ: 1) растения производят пыльцу в огромных количествах; 2) пыльцевые оболочки достаточно хорошо сохраняются и могут быть найдены в отложениях, где большинство ископаемых подвергаются диагенетическим преобразованиям; 3) пыльца более широко и равномерно распространяется в отложениях, чем макроостатки производящих ее растений; 4) пыльцевые зерна и споры могут быть извлечены из отложений в больших количествах, благодаря чему становится возможным применение статистических методов для реконструкции растительности и климата прошлого [Faegri, Iversen, 1989]. Наилучшая сохранность пыльцы наблюдается при постоянных анаэробных условиях, которые характерны для озерных отложений и торфов [Пыльцевой анализ, 1950]. Однако следует добавить, что пыльцевые зерна некоторых таксонов плохо сохраняются в отложениях; одним из наиболее значимых для Алтая примеров является пыльца рода *Larix* [Niemeyer et al., 2015].

В результате проведения анализа седиментационной ДНК было экстрагировано 57 образцов лимнических осадков с интервалом 2–4 см и времененным разрешением ок. 120 лет. После секвенирования образцов были получены данные о 5 417 298 прочтений для 131 различных ДНК-последовательностей; из них 118 последовательностей и 293 323 прочтений наземных таксонов.

Древесные и кустарниковые таксоны – это основная группа, позволяющая отследить древесный

компонент для лесных и других сообществ с присутствием деревьев, кустарников и кустарничков. В общей сложности к данной группе были отнесены 19 таксонов, относящихся к 8 семействам. В результате секвенирования было получено 160 929 прочтений, что составляет 54,86 % от всех наземных таксонов, из которых Pinaceae (55 967 пр., 34,78 %), Betulaceae (53 419 пр., 33,19 %), Salicaceae (27 632 пр., 17,7 %), Caprifoliaceae (16 145 пр., 10,03 %), Rosaceae (4 234 пр., 2,63 %), Grossulariaceae (2 332 пр., 1,45 %), Ericaceae (1 077 пр., 0,67 %), Empetraceae (123 пр., 0,08 %).

Высшие травянистые растения – это группа, на анализе представителей которой можно делать выводы о характере растительных сообществ. Данная группа наиболее многочисленная по количеству выявленных таксонов – 88, представители которой относятся к 24 семействам, и составляет 129 765 прочтений и 44,23 % от всего количества наземных таксонов. Из выявленных семейств наиболее многочисленными являются Ranunculaceae (50 797 пр., 39,15 %), Rosaceae (23 068 пр., 17,78 %), Asteraceae (11 225 пр., 8,65 %), Apiaceae (11 108 пр., 8,56 %), Polygonaceae (6 287 пр., 4,84 %), Cyperaceae (5 415 пр., 4,17 %), Ericaceae (5 142 пр., 3,96 %), Poaceae (4 621 пр., 3,56 %), Rubiaceae (4 171 пр., 3,21 %), Scrophulariaceae (2 428 пр., 1,87 %).

Для споровых наземных растений – группа, к которой относятся хвоши и папоротники, – выявлено семь таксонов, которые относятся к пяти семействам и составляют 2 370 прочтений (0,81 %). Из всех семейств наибольшее количество прочтений приходится на Equisetaceae (1 707 пр., 72,02 %), Selaginellaceae (524 пр.). Представители мхов, которые тоже выделяются в отдельную группу, имеют 259 прочтений (менее 1 %).

В рамках палинологического анализа для керна озерных отложений Балыктукель проанализирован 61 образец с интервалом 2–4 см и времененным разрешением ок. 100–120 лет. В общей сложности на протяжении всей палинозаписи обнаружено 46 различных таксонов высших растений. Таксоны были идентифицированы до таких рангов: отдел – 1, семейство – 23, подсемейство – 1, род – 18 и вид – 3. В дальнейшем таксоны были разнесены по группам: древесные и кустарниковые таксоны – 15, травянистые – 26, споровые растения – 4 и мхи – 1. Количественно обнаруженные таксоны распределены по семействам: Pinaceae (64,10 %), Betulaceae (12,57 %), Asteraceae (8,63 %), Poaceae (4,60 %), Amaranthaceae (2,95 %), Cyperaceae (2,10 %), Ranunculaceae (1,59 %), Cannabaceae (0,80 %), Apiaceae (0,34 %), Rosaceae (0,33 %) и др.

При сопоставлении данных седа ДНК и палинологического анализов для отложений оз. Балыктукель обнаружено, что ДНК-анализ позволяет выявить значительно большее количество таксонов – 118 против 46 по данным палинологического анализа. ДНК-

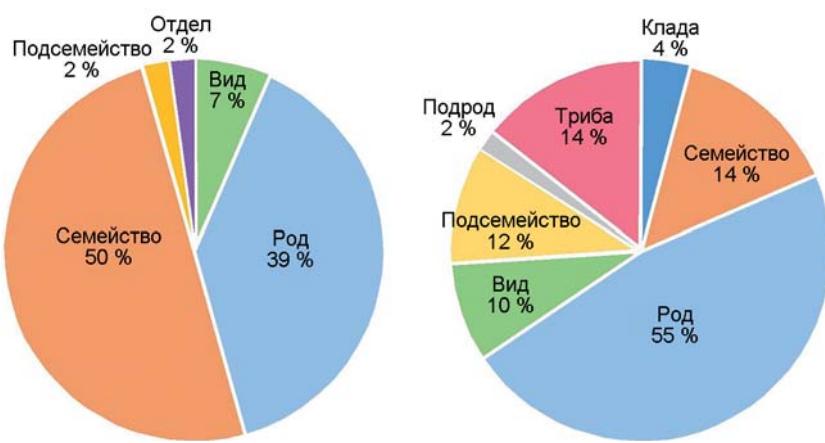
последовательности с большей вероятностью идентифицируются до видового и родового рангов, чем споры и пыльца, которые чаще всего возможно идентифицировать до семейства. Многие ДНК-последовательности определяются до различных промежуточных таксономических рангов (см. рисунок).

Таксономические списки по данным седаДНК и палинологического анализа значительно различаются по своему составу, в том числе и по доминантным таксонам. Основными доминантами древесных таксонов по ДНК-анализу являлись *Larix sibirica*, *Betula* sp., *Salicaceae* и *Lonicera*, в то время как по палинологическим данным доминируют *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*, также достаточно высокое процентное содержание пыльцы *Betula* sp., единично присутствует *Larix*. Доминанты травянистых таксонов по ДНК данным приходятся на *Potentilleae*, *Asteraceae* и *Apiaceae*. По палинологическим данным доминантами травянистых таксонов являются *Artemisia*, *Amarantaceae*, *Cyperaceae* и *Poaceae*.

Очень важным преимуществом седаДНК метода является то, что пыльца лиственницы, которая практически не сохраняется в ископаемом состоянии, обнаруживается в виде ДНК-последовательности, и данный подход позволяет реалистичнее реконструировать древесно-кустарниковое сочетание в целом и вид *Larix sibirica* в частности. Данный вид является важнейшим доминатом и образует верхнюю границу леса в горах Алтая. В то время как пыльца сосны способна переноситься на большие расстояния, отлагаясь и накапливаясь в озерных отложениях за сотни и даже тысячи километров от ареала произрастания ближайших сосновых лесов [Пыльцевой анализ, 1950]. Таким образом, анализ седиментационной ДНК позволяет получить локальный сигнал о составе растительных сообществ, а палинологический метод учитывает региональные особенности растительности.

Современная растительность бассейна оз. Балыкуткаль – лиственничный лес с отдельно встречающимися *Pinus sibirica*, на открытых участках и по берегам озера активно растет и распространяется карликовая бересклет (*Betula rotundifolia*).

Несмотря на несовпадение результатов палинологического и седаДНК анализов, объединяя их, можно выделить основные этапы развития растительности и климата в окрестностях оз. Балыкуткаль. Наиболее гумидный период в развитии растительности на Улаганском плато за последние 6,95 тыс. лет наблюдался до 4,3 тыс. л.н., далее отмечается тенденция к похолоданию, аридизации и развитию безлесных травя-



Процентное соотношение таксонов разных рангов по палинологическому (1) и седаДНК (2) анализам (по: [Karachurina et al., 2023]).

нистых группировок. После 1 тыс. л.н. вновь отмечается развитие лиственничников, а также различных типов высокогорных тундр вокруг озера [Karachurina et al., 2023].

Значительное различие в составе таксономических списков, в том числе и доминантных древесных таксонов, не позволяет напрямую сравнивать результаты спорово-пыльцевого и седаДНК анализов. Тем не менее каждый метод при их совместном применении позволяет сделать вывод о локальном и региональном растительном разнообразии, наиболее полно реконструировать растительный покров и климат прошлого.

Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта НИР ИАЭТ СО РАН № FWZG-2025-0005 с использованием оборудования ЦКП «Геохронология кайнозоя» ИАЭТ СО РАН (г. Новосибирск).

Список литературы

Пыльцевой анализ / под ред. И.М. Покровской, А.Н. Криштофовича. – М.: Гос. изд-во геологической литературы, 1950. – 570 с.

Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process // Bayesian Analysis. – 2011. – Vol. 6, N 3. – P. 457–474. – doi:10.1214/11-BA618

Boyer F., Mercier C., Bonin A., Le Bras Y., Taberlet P., Coissac E. OBITOOLS: a unix-inspired software package for DNA metabarcoding // Molecular Ecology Resources. – 2016. – Vol. 16, N 1. – P. 176–182. – doi:10.1111/1755-0998.12428

Capo E., Giguet-Covex C., Rouillard A., Nota K., Heintzman P.D., Vuillemin A., Ariztegui D., Arnaud F., Belle S., Bertilsson S., Bigler C., Bindler R., Brown Antony G., Clarke Ch.L., Crump S.E., Debroas D., Englund G., Ficetola G.F., Garner R.E., Gauthier J., Gregory-Eaves I., Heinecke L., Herzschuh U., Ibrahim A., Kisand V.,

Kjær K.H., Lammers Y., Littlefair J., Messager E., Monchamp M.-E., Olajos F., Orsi W., Pedersen M.W., Rijal D.P., Rydberg J., Spanbauer T., Stoof-Leichsenring K.R., Taberlet P., Talas L., Thomas C., Walsh D.A., Wang Yu., Willerslev E., van Woerkom A., Zimmermann H.H., Coolen M.J.L., Epp L.S., Domaizon I., G. Alsos I., Parducci L. Quaternary Lake Sedimentary DNA Research on Past Terrestrial and Aquatic Biodiversity: Overview and Recommendations // *Quaternary*. – 2021. – Vol. 4, N 1. – P. 6. – doi:10.3390/quat4010006

Coissac E. OligoTag: a program for Designing Sets of Tags for Next-Generation Sequencing of Multiplexed Samples // *Data Production and Analysis in Population Genomics: Methods and Protocols* / ed. by F. Pompanon, A. Bonin. – N.Y.: Humana Press, 2012. – P. 13–31. – doi:10.1007/978-1-61779-870-2_2

Faegri K., Iversen J. *Textbook of Pollen Analysis*. – Caldwell: The Blackburn Press. – 1989. – 328 p.

Kanz C., Aldebert P., Althorpe N., Baker W., Baldwin A., Bates K., Browne P., van den Broek A., Castro M., Cochrane G., Duggan K., Eberhardt R., Faruque N., Gamble J., Diez F.G., Harte N., Kulikova T., Lin Q., Lombard V., Lopez R., Mancuso R., McHale M., Nardone F., Silventoinen V., Sobhany S., Stoehr P., Tuli M.A., Tzouvara K., Vaughan R., Wu D., Zhu W., Apweiler R. The EMBL Nucleotide Sequence Database // *Nucleic Acids Research*. – 2005. – Vol. 33 (Database issue). – P. D29–D33. – doi:10.1093/nar/gki098

Karachurina S., Rudaya N., Frolova L., Kuzmina O., Cao X., Chepinoga V., Stoof-Leichsenring K., Biskaborn B., Herzschuh U., Nigmatullin N., Vnukovskaya Y., Grekov I., Pestryakova L. Terrestrial vegetation and lake aquatic community diversity under climate change during the mid-late Holocene in the Altai Mountains // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2023. – Vol. 623. – P. 111623. – doi:10.1016/j.palaeo.2023.111623

Levy-Booth D.J., Campbell R.G., Gulden R.H. Cycling of extracellular DNA in the soil environment // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2007. – Vol. 39, N 12. – P. 2977–2991. – doi:10.1016/j.soilbio.2007.06.020

Niemeyer B., Klemm J., Pestryakova L.A., Herzschuh U. Relative pollen productivity estimates for common taxa of the northern Siberian Arctic // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 2015. – Vol. 221. – P. 71–82. – doi:10.1016/j.revpalbo.2015.06.008

Soininen E.M., Gauthier G., Bilodeau F., Berteaux D., Gielly L., Taberlet P., Gussarova G., Bellemain E., Hassel K., Stenøien H.K., Epp L., Schröder-Nielsen A., Brochmann C., Yoccoz N.G. Highly Overlapping Winter Diet in Two Sympatric Lemming Species Revealed by DNA Metabarcoding // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10, N 1. – P. e0115335. – doi:10.1371/journal.pone.0115335

Sonstebø J.H., Gielly L., Brysting A.K., Elven R., Edwards M., Haile J., Willerslev E., Coissac E., Rioux D., Sannier J., Taberlet P., Brochmann C. Using next-generation sequencing for molecular reconstruction of past Arctic vegetation and climate // *Molecular Ecology Resources*. – 2010. – Vol. 10, N 6. – P. 1009–1018. – doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02855.x

Taberlet P., Coissac E., Pompanon F., Gielly L., Miquel C., Valentini A., Vermat T., Corthier G., Brochmann C., Willerslev E. Power and Limitations of the Chloroplast *trnL* (UAA) Intron for Plant DNA Barcoding // *Nucleic Acids Research*. – 2007. – Vol. 35, N 3. – P. e14. – doi:10.1093/nar/gkl938

Trevors J.T. Nucleic acids in the environment // *Current Opinion in Biotechnology*. – 1996. – Vol. 7, N 3. – P. 331–336. – doi:10.1016/S0958-1669(96)80040-1

Willerslev E., Davison J., Moora M., Zobel M., Coissac E., Edwards M.E., Lorenzen E.D., Vestergård M., Gussarova G., Haile J., Craine J., Gielly L., Boessenkool S., Epp L.S., Pearman P.B., Cheddadi R., Murray D., Bråthen K.A., Yoccoz N., Binney H., Cruaud C., Wincker P., Goslar T., Alsos I.G., Bellemain E., Brysting A.K., Elven R., Sønstebo J.H., Murton J., Sher A., Rasmussen M., Rønne R., Mourier T., Cooper A., Austin J., Möller P., Froese D., Zazula G., Pompanon F., Rioux D., Niderkorn V., Tikhonov A., Savvinov G., Roberts R.G., MacPhee R.D.E., Gilbert M.T.P., Kjær K.H., Orlando L., Brochmann C., Taberlet P. Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet // *Nature*. – 2014. – Vol. 506. – P. 47–51. – doi:10.1038/nature12921

Willerslev E., Hansen A.J., Binladen J., Brand T.B., Gilbert M.T.P., Shapiro B., Bunce M., Wiuf C., Gilichinsky D.A., Cooper A. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments // *Science*. – 2003. – Vol. 300, N 5620. – P. 791–795. – doi:10.1126/science.1084114

References

Blaauw M., Christen J.A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, 2011. Vol. 6, No. 3. P. 457–474. doi:10.1214/11-BA618

Boyer F., Mercier C., Bonin A., Le Bras Y., Taberlet P., Coissac E. OBITOOLS: a unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, 2016. Vol. 16, No. 1. P. 176–182. doi:10.1111/1755-0998.12428

Capo E., Giguet-Covex C., Rouillard A., Nota K., Heintzman P.D., Vuillemin A., Ariztegui D., Arnaud F., Belle S., Bertilsson S., Bigler C., Bindler R., Brown A.G., Clarke C.L., Crump S.E., Debroas D., Englund G., Ficetola G.F., Garner R.E., Gauthier J., Gregory-Eaves I., Heinecke L., Herzschuh U., Ibrahim A., Kisand V., Kjær K.H., Lammers Y., Littlefair J., Messager E., Monchamp M.-E., Olajos F., Orsi W., Pedersen M.W., Rijal D.P., Rydberg J., Spanbauer T., Stoof-Leichsenring K.R., Taberlet P., Talas L., Thomas C., Walsh D.A., Wang Y., Willerslev E., van Woerkom A., Zimmermann H.H., Coolen M.J.L., Epp L.S., Domaizon I., Alsos I.G., Parducci L. Quaternary Lake Sedimentary DNA Research on Past Terrestrial and Aquatic Biodiversity: Overview and Recommendations. *Quaternary*, 2021. Vol. 4, No. 1. P. 6. doi:10.3390/quat4010006

Coissac E. OligoTag: a program for Designing Sets of Tags for Next-Generation Sequencing of Multiplexed Samples. *Data*

Production and Analysis in Population Genomics: Methods and Protocols. Pompanon F., Bonin A. (eds.). New York: Humana Press, 2012. P. 13–31. doi:10.1007/978-1-61779-870-2_2

Faegri K., Iversen J. Textbook of Pollen Analysis. Caldwell: The Blackburn Press, 1989. 328 p.

Kanz C., Aldebert P., Althorpe N., Baker W., Baldwin A., Bates K., Browne P., van den Broek A., Castro M., Cochrane G., Duggan K., Eberhardt R., Faruque N., Gamble J., Diez F.G., Harte N., Kulikova T., Lin Q., Lombard V., Lopez R., Mancuso R., McHale M., Nardone F., Silventoinen V., Sobhany S., Stoehr P., Tuli M.A., Tzouvara K., Vaughan R., Wu D., Zhu W., Apweiler R. The EMBL Nucleotide Sequence Database. Nucleic Acids Research, 2005. Vol. 33 (Database issue). P. D29–D33. doi:10.1093/nar/gki098

Karachurina S., Rudaya N., Frolova L., Kuzmina O., Cao X., Chepinoga V., Stoof-Leichsenring K., Biskaborn B., Herzschuh U., Nigmatullin N., Vnukovskaya Y., Grekov I., Pestryakova L. Terrestrial vegetation and lake aquatic community diversity under climate change during the mid-late Holocene in the Altai Mountains. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2023. Vol. 623. P. 111623. doi:10.1016/j.palaeo.2023.111623

Levy-Booth D.J., Campbell R.G., Gulden R.H. Cycling of extracellular DNA in the soil environment. Soil Biology and Biochemistry, 2007. Vol. 39, No. 12, P. 2977–2991. doi:10.1016/j.soilbio.2007.06.020

Niemeyer B., Klemm J., Pestryakova L.A., Herzschuh U. Relative pollen productivity estimates for common taxa of the northern Siberian Arctic. Review of Palaeobotany and Palynology, 2015. Vol. 221. P. 71–82. doi:10.1016/j.revpalbo.2015.06.008

Pokrovskaya I.M., Kryshtofovich A.N. (eds.). Pylevoi analiz. Moscow: Gosudarstvennoe izdatel'stvo geologicheskoi literatury, 1950. 570 p. (In Russ.).

Soimin E.M., Gauthier G., Bilodeau F., Berteaux D., Gielly L., Taberlet P., Gussarova G., Bellemain E., Hassel K., Stenøien H.K., Epp L., Schröder-Nielsen A., Brochmann C., Yoccoz N.G. Highly Overlapping Winter Diet in Two Sympatric Lemming Species Revealed by DNA Metabarcoding. PLoS ONE, 2015. Vol. 10, No. 1. P. e0115335. doi:10.1371/journal.pone.0115335

Sonstebo J.H., Gielly L., Brysting A.K., Elven R., Edwards M., Haile J., Willerslev E., Coissac E., Rioux D., Sannier J., Taberlet P., Brochmann C. Using next-generation sequencing for molecular reconstruction of past Arctic vegetation and climate. Molecular Ecology Resources, 2010. Vol. 10, No. 6. P. 1009–1018. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02855.x

Taberlet P., Coissac E., Pompanon F., Gielly L., Miquel C., Valentini A., Vermat T., Corthier G., Brochmann C., Willerslev E. Power and Limitations of the Chloroplast *trnL* (UAA) Intron for Plant DNA Barcoding. Nucleic Acids Research, 2007. Vol. 35, No. 3. P. e14. doi:10.1093/nar/gkl938

Trevors J.T. Nucleic acids in the environment. Current Opinion in Biotechnology, 1996. Vol. 7, No. 3. P. 331–336. doi:10.1016/S0958-1669(96)80040-1

Willerslev E., Davison J., Moora M., Zobel M., Coissac E., Edwards M.E., Lorenzen E.D., Vestergård M., Gussarova G., Haile J., Craine J., Gielly L., Boessenkool S., Epp L.S., Pearman P.B., Cheddadi R., Murray D., Bråthen K.A., Yoccoz N., Binney H., Cruaud C., Wincker P., Goslar T., Alsos I.G., Bellemain E., Brysting A.K., Elven R., Sønstebo J.H., Murton J., Sher A., Rasmussen M., Rønn R., Mourier T., Cooper A., Austin J., Möller P., Froese D., Zazula G., Pompanon F., Rioux D., Niderkorn V., Tikhonov A., Savvinov G., Roberts R.G., MacPhee R.D.E., Gilbert M.T.P., Kjær K.H., Orlando L., Brochmann C., Taberlet P. Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. Nature, 2014. Vol. 506. P. 47–51. doi:10.1038/nature12921

Willerslev E., Hansen A.J., Binladen J., Brand T.B., Gilbert M.T.P., Shapiro B., Bunce M., Wiuf C., Gilichinsky D.A., Cooper A. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. Science, 2003. Vol. 300, No. 5620. P. 791–795. doi:10.1126/science.1084114

Каракурина С.Е. <https://orcid.org/0000-0002-4955-2872>
Внуковская Ю.Д. <https://orcid.org/0009-0001-6932-6493>

Рудая Н.А. <https://orcid.org/0000-0003-1536-6470>

Дата сдачи рукописи: 25.10.2025 г.