

УДК 581.9 : 581.526.53 : 551.791

Е. М. Лавренко

О РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ПЕРИГЛЯЦИАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ СССР

E. M. LAVRENKO. ON THE VEGETATION OF THE PLEISTOCENE PERIGLACIAL
STEPPE OF THE USSR

Рассматриваются палеогеографические условия перигляциальных степей, занимавших обширные пространства в средних широтах Евразии в ледниковую валдайскую эпоху верхнего плейстоцена. Особенно существенные доказательства наличия этих степей получены благодаря работам палеотериологов. Суровые условия этой эпохи сделали невозможным существование зоны хвойных и широколиственных лесов. Ее место заняли обширные перигляциальные тундры, а южнее последних — перигляциальные степи. В особом разделе рассматриваются палеопалинологические доказательства их существования. Однако эти данные не дают точного представления о родовом и видовом составе этих типов растительности. Автор полагает, что перигляциальные степи, как и современные, были в основном плотнодерновиннозолаковыми и плотнодерновинноосоковыми, а по своей структуре и составу были близки к реликтовым степным сообществам Центральной Якутии и верхней части бассейнов рек Яны, Индигирки и Колымы, а местами — надлуговых террас их среднего течения.

Что такое перигляциальные степи? Это степи, существовавшие во время ледниковых фаз плейстоцена преимущественно последнего вюрмского (валдайского) оледенения в условиях резко континентального климата, холодного и сухого. Эти степи непосредственно контактировали с тундрами, располагавшимися севернее перигляциальных степей.

Вопрос о перигляциальных степях возник уже в начале текущего века и породил большую литературу. В настоящей статье я не собираюсь делать обзор этой литературы, так как это было уже выполнено в обстоятельной работе Б. Н. Городкова (1939). Он подвел итоги ботанико-географическому периоду в истории этого вопроса, так как для доказательства существования степей во время ледниковых зон плейстоцена, помимо общих палеогеографических соображений о холодном и сухом климате ледниковых эпох, во всяком случае более поздних, ботаники для суждения о флористическом составе перигляциальных степей привлекали преимущественно материал по географии, экологии и фитоценологии современных степных растений.

Сам Городков, являвшийся большим знатоком растительности Крайнего Севера нашей страны, был резким противником концепции перигляциальных степей. Он считал, что во время всех ледниковых эпох плейстоцена была та же система зон, которая имеется и сейчас в северном полушарии: тундровая, лесная, степная, пустынная. Между этими основными зонами существовали переходные образования (лесотундра, лесостепь, полупустыня), которые, с моей точки зрения, следует подчинять в качестве подзон основным зонам. Городков полагал, что лесная зона во время ледниковых эпох плейстоцена могла претерпевать некоторые изменения (сдвигаться к югу, суживаться в меридиональном направлении, изменять свой состав), но все же всегда оставалась, отделяя тундру от степи. В обзор Городкова не вошла работа Ю. Д. Клеопова (1941)

о «реликтовом звене *Cariceta humilis*», в которой он развивает концепцию о перигляциальных степях для территории европейской части СССР.

Одновременно с работой Городкова вышли две очень важные работы И. М. Крашенинникова (1937, 1939) о плейстоценовой лесостепи. Он считает, что во время оледенений плейстоцена в средних широтах Евразии существовала перигляциальная лесостепь, где степи чередовались с сосновыми и лиственничными лесами. В составе этих степей основную роль играли не ковыли, а овсец *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski и многочисленные выходцы из Восточной Сибири и Северной Монголии. Обширную территорию между Вилюем в Якутии и Северной Монголией он рассматривает как основной очаг развития холодных континентальных степей и светлохвойных лесов плейстоценовой лесостепи. Точку зрения Крашенинникова в основном нужно признать верной, но не во все фазы оледенений это была лесостепь, часто это были почти безлесные степи.

В настоящее время, видимо, никто уже не сомневается в существовании плейстоценовых степей во время позднеплейстоценовой — вюрмской (валдайской) — ледниковой эпохи. Степи эти контактировали с тундрой, образуя в известной мере переходную полосу, или тундростепь. На обширных перигляциальных пространствах соприкасались и взаимопроникали биомы не только тундр и холодных степей, но и высокогорная растительность, спустившаяся с обледеневших гор.

Общие природные условия верхнего позднего плейстоцена

В нашей стране всегда уделялось много внимания всестороннему изучению четвертичного периода, или антропогена. Время от времени появлялись обобщающие труды по всем вопросам, связанным с изучением геологических отложений антропогена и сложной и очень изменчивой истории природных условий этого последнего отрезка геологического времени. К таким обобщающим работам относятся капитальные монографии И. П. Герасимова и К. К. Маркова (1939), К. К. Маркова и А. А. Величко (1967) и А. А. Величко (1973).

Как известно, антропоген, или четвертичный период, делят в настоящее время на следующие основные временные разделы: 1) эоплейстоцен, 2) нижний, 3) средний, 4) верхний плейстоцен, 5) голоцен. Общий характер изменений климатических условий в Средней и Южной Европе от эоплейстоцена до голоцена легко проследить по составу фауны (Agaubourg, 1962, цит. по: Величко, 1973).

Фауна эоплейстоцена была еще субтропической; в ее состав входили мастодонт, древний южный слон, махайродус (саблезубый тигр), макаки и животные, которые в настоящее время существуют только в тропических странах — зебра, носорог, гиппопотам. Для нижнего плейстоцена указываются лесной слон, носорог Мерка, гиппопотам, лошадь Мосбаха, широколобый олень, бизон, бык, пещерный медведь, гиена; ряд теплолюбивых видов, живших в Европе в эоплейстоцене, вымирает. В среднем плейстоцене остаются лесной слон, носорог Мерка, гиппопотам и другие животные, появляются трогонтерий, а в приледниковой полосе рисского (днепровского) оледенения — арктические крупные млекопитающие — мамонт, северный олень, мускусный овцебык. В верхнем плейстоцене в эмском (микулинском) межледниковье продолжали существовать лесной слон, трогонтерий, носорог Мерка и даже гиппопотам (мустьерский комплекс). Наконец, верхнепалеолитический фаунистический комплекс времени вюрмского (валдайского) оледенения включал арктические, а южнее и некоторые бореальные виды: мамонт, шерстистый носорог, северный олень, мускусный овцебык, песец, волк, рысь, бурый медведь, лань, лошадь, тюлень. Эти очень краткие сведения о сменах фауны в Южной и Средней Европе в антропогене дают общее представление о прогрессирующем похолодании климата в Европе в течение четвертичного времени.

На основе обстоятельного анализа палеофаунистических данных и результатов спорово-пыльцевого анализа отложений времен вюрмского (валдайского) оледенения Величко (1973 : 30) приходит к таким выводам. Первая половина вюрмского ледникового времени была относительно холодной и более или менее влажной; она прерывалась несколькими более теплыми интерстадиалами. «Главная фаза ксерофитизации растительности в плейстоцене, сопровождавшаяся исчезновением или резким сокращением лесов при полном господстве холодолюбивой тундрово-степной растительности, падает на вторую главную фазу валдайской эпохи и продолжается вплоть до среднего голоцена. . . Если в более ранние ледниковые эпохи (в том числе в днепровскую) холодолюбивая растительность распространялась в районах, прилегающих к ледниковым покровам, то во вторую половину валдайской эпохи, в период с 35—31 тысячи до 9—7 тысячи (лет. — *Е. Л.*) до нашей эры, перигляциальная растительность практически завоевала не только всю умеренную зону Европы, но и проникала на территорию субтропической, существуя в районах, отстоявших на 2000—2500 км от района оледенения Скандинавии. . . Палеоботанические данные по Сибири находятся в целом в согласии с этими выводами».

Эти выводы подкрепляются анализом отложений и ископаемых мерзлотных образований в последних времени валдайского оледенения.

Очень интересны результаты изучения стратиграфии пещерных отложений вюрмской (валдайской) эпохи во Франции и Польше. Более нижние слои с остатками мустьерской культуры характеризуются преобладанием мелкоземистых отложений, а имеющийся в них щебень, иногда залегающий в виде более или менее оформленного слоя, характеризуется следами выветрелости (закругленностью обломков щебня и пр.). В этом слое залегают орудия мустьерской культуры. Верхний слой этих отложений состоит из довольно крупного щебня без ясных следов выветривания (обломки щебня с острыми краями). Этот щебень является результатом морозной экскавации с потолка пещеры. Орудия труда в этом слое принадлежат позднему палеолиту; слой сформировался в условиях очень холодного и сухого климата. Подобные же явления наблюдаются в пещерах северо-западного Закавказья и даже в более южных районах, уже вне СССР.

В лёссах, располагающихся выше брянской почвы, которая маркирует в нашей стране границу между первой и второй частями вюрма, наблюдается меньшая выветрелость, чем лёссов ниже брянской почвы.

Перейдем к ископаемым мерзлотным образованиям, столь характерным для отложений перигляциальных пространств второй половины валдайского (вюрмского) оледенения. Особенно большой интерес к изучению этих явлений появился после того, как на поверхности почв средней полосы Восточно-Европейской (Русской) равнины были обнаружены явные следы полигональной мерзлотной трещиноватости.

«В отложениях большей части плейстоцена (до верхнего плейстоцена) эти (мерзлотные. — *Е. Л.*) деформации отмечаются редко и преимущественно на территориях, покрывавшихся ледниками или непосредственно вблизи их границ. Лишь начиная с последней (валдайской) ледниковой эпохи криогенные процессы начинают распространяться и в перигляциальной зоне. Однако в первую половину валдайской эпохи они не были еще очень активными. . . Резкое увеличение мерзлотных образований происходит во вторую (послебрянскую) половину валдайской эпохи — получают господство деформации структурного типа, крупные псевдоморфозы по повторно-жильным льдам. На обширных пространствах умеренного пояса Евразии (а возможно, и Северной Америки) образуется огромный пояс сплошного распространения многолетней мерзлоты, который существует вплоть до конца плейстоцена—начала голоцена» (Величко, 1973 : 50, 51).

Таким образом, наибольшее похолодание в антропогене связано со второй половиной валдайского оледенения. Похолодание было настолько велико, что покрылись ледниковым покровом океаны: Северный ледовитый, Тихий и Атлантический ледник проник на юг местами до 40° с. ш. и даже южнее (Величко, 1973; см. рис. 30). Это еще более усилило континентализацию климата средних и высоких широт северного полушария. Почти половина северного полушария в конце плейстоцена представляла из себя поистине апокалипсическую картину.

В этой же монографии Величко (1973) имеется схематичная карта (рис. 51), на которой показана деградация морских льдов и многолетней мерзлоты на суше при переходе последнего этапа плейстоцена к современному (голоцену). На этой карте видно, что многолетняя мерзлота простиралась далеко к югу. До настоящего времени она сохранилась в Восточной Сибири и на севере Центральной Азии — в горной лесостепи Монголии, т. е. значительно южнее по сравнению с остальными районами Севера Евразии. Именно на этой территории в лесной зоне и даже в Арктике (к востоку от Лены) осталось множество реликтовых позднеплейстоценовых (перигляциальных) по времени фитоценозов — степных, луговых, травяно- и кустарничково-тундровых — как в нижних поясах гор, так и на прилегающих возвышенных равнинах. Об этих реликтах для разных частей этой обширной территории уже писали ряд авторов. Я на этом здесь не останавливаюсь, это тема особой статьи.

Тундрово-степная фауна валдайской (вюрмской) ледниковой эпохи

Из всех животных фитофагов наибольшее значение в жизни растительного покрова имеют млекопитающие и насекомые. На суше лучше всего сохраняются остатки млекопитающих, преимущественно их кости. Костные остатки млекопитающих поддаются определению не только до рода, но и до вида. Это позволяет использовать их не только для палеогеографических реконструкций, но и для выводов об эволюции тех или иных систематических групп млекопитающих на протяжении всего антропогена, что почти невозможно сделать для большинства высших растений.

Известный советский териолог и палеонтолог К. К. Флеров (1979) считает, что современная тропическая териофауна в основном сложилась к концу неогена, а во внетропических районах северного полушария — только к началу голоцена. Это связано с основной направленностью общих изменений климата в сторону похолодания, которое началось еще с конца палеогена и особенно ускорилось в антропогене, осложнившись при этом чередованием в четвертичном периоде холодных ледниковых эпох и более теплых межледниковых.

Но нас в этом случае больше интересуют палеозоологические данные для целей палеогеографии. И здесь нужно сказать с полной определенностью, что именно палеотериологические факты окончательно решили вопрос о существовании в течение последней ледниковой эпохи обширной зоны перигляциальных степей, простирающейся в пределах средних широт по всей Евразии, кроме океанических окраин. Особое значение в этом отношении имеет недавно опубликованная сводная монография Э. А. Вангенгейм «Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим)» (1977). Значение этой работы гораздо шире ее названия.

Из этой монографии заимствованы две карты (рис. 1, 2) современных ареалов в пределах СССР наиболее характерных млекопитающих, входящих в состав перигляциальной фауны в плейстоцене (Вангенгейм, 1977, рис. 17), и ареалы тех же родов и видов на той же территории в перигляциальной зоне позднего плейстоцена (там же, рис. 16). Карты составлены автором монографии совместно с В. С. Зажигиным. Из сравнения этих карт делается совершенно ясным биогеографический эффект лесной зоны, отделяющей современную тундровую зону от современной степной.

Существование же современной широкой лесной зоны, в основном состоящей из хвойных лесов как в Евразии, так и в Северной Америке, является функцией сложившихся в голоцене климатических условий, благоприятных для облесения средних и даже относительно высоких широт северного полушария.

Териогеографическая ситуация, сложившаяся во время оледенения в позднем плейстоцене (вюрмского, по западноевропейской номенклатуре), с его континентальным холодным и сухим климатом была иной: лесная зона деградировала и ареалы тундровых и степных млекопитающих непосредственно соприкоснулись или даже частично перекрыли друг друга. Так, южные границы леммингов (*Lemmus*, *Dicrostonyx*) и овцебыка (*Ovibos*) проникали в европейской части СССР и в Западной Сибири на юг до лесостепи в ее современных границах, а песец (*Alopex lagopus*) проникал дальше на юг, чем лемминги и овцебык, вплоть до побережья Черного моря, где сосуществовал со степной лисицей-корсаком. Овцебык, современный ареал которого охватывает север Гренландии, Канадский архипелаг и отдельные изолированные участки тундровой зоны на севере материковой части Канады, в историческое время занимал всю тундровую зону и северную окраину полосы редкостойных хвойных лесов севера материка Северной Америки. В верхнем плейстоцене ареал овцебыка занимал также весь север Евразии, распространяясь на юг до 55° с. ш. (Вангенгейм, 1977, рис. 9 и 16).

Степные животные также в той или иной степени расширили свои ареалы в северном направлении. Наиболее далеко заходила на север в Восточной Сибири сайга (*Saiga tatarica* s. l.), почти до северной окраины освободившегося во время оледенения верхнего плейстоцена шельфа материка Евразии (до современных Новосибирских островов). Довольно далеко на север, как показано на этой же карте, сайга проникала и в западную часть бассейна р. Обь. Эта наиболее северная антилопа в верхнем плейстоцене расширила свой ареал в широтном направлении от приатлантической Европы до Аляски.

Рассмотрим распространение степных грызунов, часто развивавшихся в большом обилии на перигляциальных просторах Северной Евразии в позднем плейстоцене. Северные границы пеструшек (*Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*) заходили несколько севернее современных, местами проникая к северу от южных границ ареала того времени леммингов и овцебыка.

Величко (1973) называл обширные перигляциальные пространства суши с многолетнемерзлыми грунтами в высоких и отчасти средних широтах Евразии гиперзоной; последняя была безлесна или содержала в более южных районах небольшие участки с преобладанием светлохвойных или березовых лесов. В пределах этой зоны Вангенгейм (1977: 140, табл. II) справедливо предлагает выделять три подзоны: северную, переходную и южную; эти подзоны, особенно северная и южная, отличались видовым составом млекопитающих и степенью обилия тех или иных видов. Так, в северной подзоне, занятой в основном тундрами, наиболее часто встречались овцебык и лемминги (*Dicrostonyx*, *Lemmus obensis*), а также и северный олень, заходивший гораздо далее на юг, чем предыдущие виды, вплоть до северных окраин южной зоны. Из пяти видов, встречавшихся во всех трех подзонах (мамонт — *Mammuthus*, лошадь — *Equus caballus*, бизон — *Bison priscus*, носорог — *Coelodonta*, сайга — *Saiga tatarica*), в большом количестве встречались лошадь и мамонт. В переходной подзоне наиболее часто были представлены из видов, общих для всех трех подзон, лошадь, бизон, несколько меньше — мамонт, носорог. Из грызунов, общих с южной подзоной, были часты пеструшки (*Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*); встречалась почти повсюду сайга. Судя по этим данным, общий характер фауны переходной зоны был главным образом степным, но с заметным участием ныне в основном арктических (тундровых) видов.

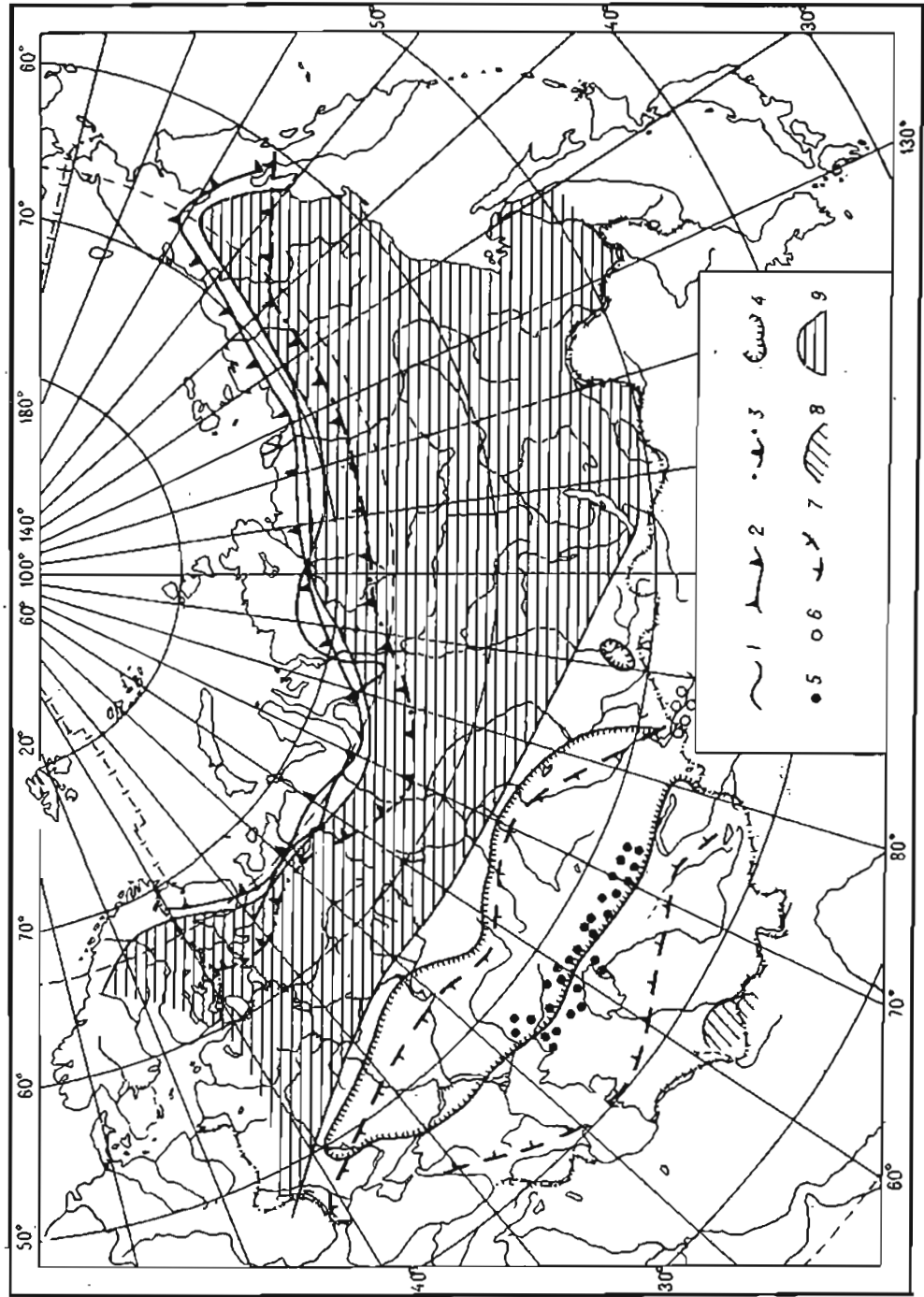


Рис. 1. Современные ареалы некоторых млекопитающих, входивших в состав перигляциальной фауны в плейстоцене. По: Э. А. Вангенгейм (1977, рис. 17).

1 — южная граница ареалов *Lepus*, *Discostylus*; 2 — южная граница летнего обитания *Alourex lagopus*; 3 — южная граница зимних кочевок *Alourex lagopus*; 4 — ареал *Lagurus lagurus*; 5 — ареал *BoLAGurus luteus* в историческое время; 6 — современный ареал *BoLAGurus luteus*; 7 — ареал сайги; 8 — ареал кулана; 9 — лесная зона.

Западная часть ареала сайги, по-видимому, показана для исторического времени.

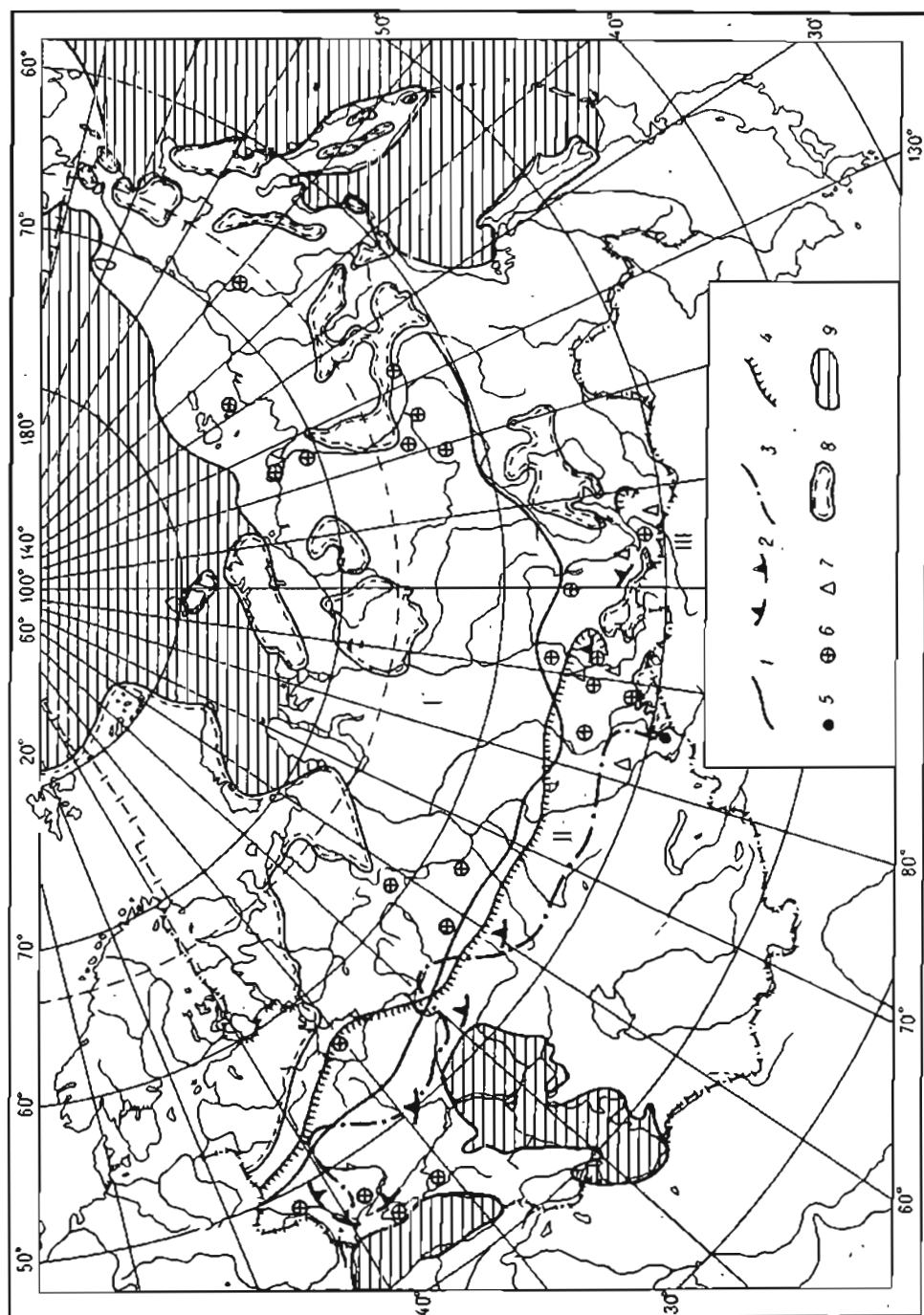


Рис. 2. Ареалы некоторых млекопитающих в пределах перигляциальной зоны позднего плейстоцена. По: Э. А. Вангенгейм (1977, рис. 16) (составлено при участии В. С. Зажигина).

1 — южная граница ареалов *Lemmus*, *Dicrostonyx*, *Ovibos*; 2 — южная граница ареала *Alorex lagopus*; 3 — северная граница ареала *Eolagopus luteus*; 4 — северная граница ареала *Lagopus lagopus*; 5 — единичные находки остатков леммингов; 6 — местонахождения остатков сайги; 7 — местонахождения остатков кулана; 8 — границы ледниковых покровов; 9 — морские бассейны (8, 9 — по данным Атласа ледового-палеогеографических карт СССР, т. IV, М., ГУГК, 1967); I — северная пограничная зона (тундростепь с участками лесотундры); II — переходная пограничная зона (перигляциальная степь); III — южная пограничная зона (перигляциальная степь и полупустыня).

В южной подзоне из видов, встречавшихся во всех трех подзонах, наиболее часты *Coelodonta* и *Bison priscus*; более редки мамонт, лошадь (*E. caballus*), сайга; заходил на северную окраину южной подзоны и северный олень. Из видов грызунов, характерных и для средней подзоны и частично заходивших в северную, были упомянуты выше пеструшки. Специфично для южной подзоны нахождение ряда видов с более восточными ареалами, степных, горно-степных и даже пустынно-степных: *Equus hemionus*, *Ovis ammon*, *Lepus tolai*, *Procapra baicalensis*, *Spirocerus*, *Procapra*, *Microtus brandtii*. Таким образом, общий характер фауны южной подзоны был типично степной, с весьма небольшим участием ныне арктических видов.

Из вышеизложенного ясно, что на территории обширной перигляциальной гиперзоны в определенных ее частях должны были встречаться смешанные тундрово-степные, или так называемые смешанные фауны. Они наиболее часты на юге северной подзоны, почти на всей территории средней подзоны и на северной окраине южной подзоны. Приведу один пример такой смешанной фауны из сравнительно недавней публикации (Маркова, 1972). Близ Новгород-Северского, на Средней Десне, в брянской почве (формировавшейся в брянский интерстадиал второй половины вюрма) большая часть обнаруженных костей принадлежала степным животным: пеструшке (*Lagurus lagurus*) и полевым (*Microtus gregalis*, *Microtus* sp.), тушканчику (*Alactaga jaculus*) и суслику (*Citellus* sp.); в небольшом количестве были обнаружены кости байбака (*Marmota* sp.) и типичного тундрового грызуна — копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*). Это был биоценоз перигляциальной степи. В настоящее время здесь степей нет; в историческом прошлом господствовали широколиственные леса с преобладанием дуба *Quercus robur* L.

Смешанные фауны, состоящие из представителей степных (виды родов *Lagurus*, *Eolagurus*, *Alactaga* и др.) и тундровых (виды родов *Lemmus*, *Dicrostonyx*) известны и для второй половины среднего плейстоцена (Вангенгейм, Равский, 1965; Равский, 1972; Зажигин, 1980).

В последнее время появился еще ряд обзоров по истории териофауны СССР в течение плейстоцена, написанных известными учеными, которые одновременно работают в смежных разделах териологии — таксономии, зоогеографии и палеозоологии млекопитающих (Верещагин, Громов, 1977; Верещагин, 1979).

Н. К. Верещагин (1979) в своей интересной книге о мамонте (1979: 17—19) пишет следующее: «Последняя ледниковая эпоха, наступившая 70—60 тысячелетий тому назад (вюрмская в Европе, а у нас валдайская), оставила неизгладимый след в ландшафте и органическом мире северной половины Евразии. Поздняя мамонтовая фауна сформировалась и процветала на протяжении всей валдайской ледниковой эпохи, то есть на протяжении почти 50 тысячелетий. Условия ее обитания были степными и тундростепными». Эта фауна занимала огромную площадь и частично проникала через сухопутную тогда Берингию в Северную Америку. Общие физико-географические условия северной половины Евразии Верещагин рисует в духе концепции Величко. В состав мамонтовой фауны вюрма в Евразии входили из растительноядных: мамонт (поздний), волосистый носорог, лошади (3—4 вида), кулан, осел, верблюд Кноблоха, северный, благородный и гигантский олени, лось, первобытный тур, як, первобытный бизон, кяхтинский винторог, сайгак, овцебык, заяц беляк, суслики (3—4 вида), сурки (2—3 вида), степная пеструшка, лемминги (2—3 вида), узкочерепная полевка, большой тушканчик; из хищных: лисица, песец, корсак, волк, пещерный медведь (2 вида), степной хорек, россомаха, пещерная гиена, пещерный лев. Из этих животных к началу голоцена полностью вымерли мамонт, волосистый носорог, верблюд Кноблоха, кяхтинский винторог, и пещерные хищники.

В этом списке преобладают скорее степные млекопитающие, а также тундровые, но имеются также и млекопитающие, связанные ныне с лесами

или полибиотопные (например волк). Конечно, не все эти виды были распространены повсеместно. На огромных перигляциальных пространствах как по широте, так и по долготе, как правильно указывает Вангенгейм (1977), была выражена зональность, но без лесной зоны, хотя и, возможно, особенно на юге, с островными, преимущественно редкостойными лесами бореального состава. Некоторые звери отличались более узкой региональной приуроченностью, как, например, кяхтинский винторог, як.

О питании основных видов упомянутых выше травоядных интересные соображения высказывает Верещагин (1979). Р. П. Зимипа и И. П. Герасимов (1970, 1971), основываясь на палеозоологических данных, пишут о верхнепалеолитической экспансии сурков (*Marmota*) в Средней Европе. Как уже говорилось выше, остатки сурков входили в состав «смешанной» (тундрово-степной) фауны верхнего палеолита. Согласно этим авторам, расселение сурков «шло с юга и востока на север и запад — из районов южной Евразии (Центральной Азии) до обширных перигляциальных лёссовых равнин и плато на Русской равнине, Германо-Польской и Венгерской низменностей (1971 : 46).

В голоцене леса, быстро захватывающие равнины и низкогорья Средней Европы, вытеснили сурков с этих позиций; сурок — обитатель травяных ценозов — остался только в безлесном высокогорном поясе среднеевропейских гор, в Альпах и др., и сформировал здесь особый вид *Marmota marmota*.

Нечто подобное случилось, видимо, с эдельвейсом *Leontopodium alpinum* Cass. — широко известным символом высокогорного пояса гор Средней Европы (Альпы, Карпаты), довольно близким к горно-степному, в основном центральноазиатскому (в широком смысле) полиморфному виду *L. ochroleucum* s. l., в целом же род *Leontopodium* в настоящее время преимущественно центральноазиатско-дальневосточный. Вероятно, эдельвейс, как и сурок, был обитателем плейстоценовых степей на пространстве внутренней Азии до Средней Европы. Разница только в том, что близкие виды сурка сохранились в равнинных степях европейской части СССР и Казахстана, а эдельвейса здесь (как и на Кавказе) нет и его основной родовой ареал начинается на Алтае, в горах Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня и Памиро-Алая, где также распространены горные виды сурка.

Таким образом, палеозоологи собрали большой фактический материал, подтверждающий непосредственный стык и перекрытие ареалов ныне тундровых и степных животных, преобладание на огромных перигляциальных пространствах с многолетнемерзлыми грунтами, следуя с севера на юг, перигляциальных тундр, тундростепей и степей при отсутствии лесной зоны между тундрами и степями.

Растительность ледниковых эпох плейстоцена по данным палеопалинологов

Имеющиеся в настоящее время сведения о растительном покрове ледниковых эпох плейстоцена, преимущественно позднего, основываются на данных спорово-пыльцевого анализа отложений соответствующего возраста.

Советские палеопалинологи достигли больших успехов в изучении преимущественно лесных ископаемых флор межледниковых эпох и особенно голоцена. Это объясняется тем, что число родов деревьев и кустарников, определяемых по ископаемой пыльце в отложениях плейстоцена и голоцена, сравнительно невелико и определение пыльцы до рода, реже до секции, более или менее достоверно. Гораздо хуже обстоит дело с определением хотя бы до рода пыльцы в отложениях ледниковых эпох, когда преобладали травы, а также полукустарнички и кустарнички. Пыльца этих растений определяется обычно только до семейства. Такой микроскопический объект, как пыльца (а также и споры), должен изучаться в основном с помощью электронного микроскопа, преимущественно ска-

нирующего. Световой микроскоп для этих объектов, видимо, исчерпал свои возможности. Это хорошо видно при сравнении таблиц пыльцы покрытосемянных растений в европейской части СССР в известной работе Л. А. Куприяновой и Л. А. Алешинной (1972, 1978). Опубликованные в ней сравнительно немногочисленные фотографии пыльцы нескольких видов покрытосемянных растений прекрасно передают скульптурный «рельеф» ее поверхности и более информативны, чем изображения тех же объектов, полученные с помощью светового микроскопа. С помощью сканирующего микроскопа, по пыльце, видимо, можно будет определить не только роды, но и, вероятно, подроды, секции и даже виды покрытосемянных. Ведь даже достоверное определение по ископаемой пыльце подродов полыни (*Artemisia* s. l.), особенно ее подрода *Seriphidium*, значило бы больше, чем упоминания о нахождении в тех или иных отложениях пыльцы рода *Artemisia*.

Результаты изучения современных спорово-пыльцевых комплексов можно частично использовать в качестве тестов для определения тех или иных типов растительности прошлого. Подобная работа выполнена для различных зон европейской части СССР и для степей Казахстана (Гричук, 1941; Гричук, Заклинская, 1948), а в последнее время — также для различных подзон степной зоны европейской части СССР (Динесман, 1977). Однако несомненная ценность этих работ снижается их недостаточной высоким геоботаническим уровнем.

Очевидно, необходима более современная организация подобных работ. Они должны проводиться комплексно с участием палинолога, флориста и геоботаника-картографа, последний должен осуществлять крупномасштабное картирование растительности тех участков территории (микрорайонов), на которых изучаются накопления пыльцы разных видов растений на поверхности почвы и мертвого покрова, а также в приповерхностном горизонте почв. Важное значение имеет и определение количества и летучести пыльцы видов растений как ветроопыляемых, так и насекомоопыляемых, и не только деревьев и кустарников, но и трав.

Таким образом, возникает настоятельная необходимость разработки палинотафономии на основе учета современных процессов формирования спорово-пыльцевых комплексов на поверхности почвы.

Следует с сожалением заметить, что некоторыми палеопалинологами делаются попытки различать среди полиитишных и полиэкоотпных семейств (таких, например, как *Polygonaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae* и др.) экологические группы семейств: мезофитные, мезоксерофитные и ксерофитные.

Для ледниковых эпох палеопалинологами составлены карты растительности, которые обычно называют «палеогеографическими». Так, для различных фаз последнего вюрмского (валдайского) оледенения такие карты составили В. П. Гричук (1965), а для всей Евразии для того же оледенения, но только его максимума — В. Frenzel (1960), для Сибири и Дальнего Востока — Р. Е. Гитерман и др. (1968). Последними авторами приводятся карты растительности для следующих ледниковых эпох и их отдельных фаз: для самаровского (I и II фазы) и зырянского (I и II фазы) оледенений. На всех этих картах растительности ледниковых эпох показаны в основном открытые ландшафты. При этом наименьшая облесенность территории, охватываемой этими картами, показана для средней максимальной фазы оледенения. Это противоречит установившемуся в последние годы мнению, что максимум континентальности, сухости и холодности климата связан со второй половиной ледниковых эпох, а для последнего оледенения — даже с его конечной фазой.

В периоды почти полного исчезновения лесов на перигляциальных открытых пространствах внеледниковых щитов обычно указывают преобладание тундр или тундроподобных сообществ, на юг или юго-восток от последних — «тундростепь» и перигляциальные степи.

Открытость ландшафтов палинологически определяется отсутствием или ограниченным количеством пыльцы древесных пород по сравнению с пылью трав. Древесные породы, существовавшие в этих открытых ландшафтах, представлены преимущественно светлохвойными породами — сосной, лиственницей, а также древовидной березой.

Тундра маркируется спорово-пыльцевыми спектрами без участия пыльцы древесных пород или ее незначительным количеством, имеется заметное количество пыльцы кустарничковых и кустарниковых берез из секций *Nanae* и *Fruticosae*. Кроме того, для этих спектров считается характерным наличие спор нескольких гипоарктических видов плаунов (*Lycopodium* s. l.) и гипоарктических и бореальных видов селягинеллы (*Selaginella sibirica* (Milde) Hieron, *S. borealis* (Kaulf.) Rupr., *S. selaginoides* (L.) Link). Обычно в этих же спектрах присутствует также пыльца злаков, осоковых, вересковых и некоторых других семейств двудольных.

Степные ландшафты определяются характерными признаками спектров ископаемой пыльцы: незначительное или небольшое количество пыльцы древесных пород (сосна, лиственница, древовидная береза), обилие пыльцы маревых и полыни, обычно также присутствие некоторого количества пыльцы злаков и ряда семейств двудольных (гречишные, розоцветные, бобовые, сложноцветные и др.).

Тундростепи, как и показывает само название, сочетают признаки пыльцевых спектров тундры и перигляциальных степей (наличие пыльцы карликовых и кустарниковых берез, спор некоторых видов гипоарктических плаунов при обилии пыльцы маревых и полыней). Обилие пыльцы маревых и полыни констатировано в средних широтах Евразии вюрмского (валдайского) оледенения.

Из опубликованных данных по спорово-пыльцевому анализу отложений ледниковых эпох плейстоцена наиболее интересны указания на нахождение пыльцы *Ephedra* sp., *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonnikov и *Kochia prostrata* (L.) Schrad. в пунктах, расположенных гораздо севернее их современных наиболее северных местонахождений (М. П. Гричук, В. П. Гричук, 1960). Указанные выше два вида маревых в настоящее время заходят наиболее далеко к северу из всех видов маревых, относящихся к той же биоморфе (ксерофитные полукустарнички); эти маревые встречаются как в степях, так и пустынях преимущественно на солонцеватых почвах, солонцах, а также на отложениях разных пород.

Помимо видов растений — выходцев из Сибири и Северной Монголии, в Европе в конце позднего плейстоцена появился ряд мигрантов из Средиземноморья.

Для Западной Европы палеонтологи (Firbas, 1949) также доказали для конца последней ледниковой эпохи и самого начала голоцена (прибореальной фазы последнего) преобладание открытых ландшафтов; имевшиеся небольшие участки лесов состояли главным образом из сосны и березы. Это было время продвижения на север «гелиофитов» — преимущественно видов *Helianthemum* и эфедры (здесь, вероятно *Ephedra distachya* L.). По-видимому, виды *Helianthemum* в Средней и Северной Европе являются реликтами конца вюрма. В Скандинавии известно несколько видов этого рода: более широко распространенный *H. nummularium* (L.) Dunal и приуроченные на севере Европы к известнякам о. Эланд в Балтийском море *H. canum* (L.) Baug. (вид, близкий к нашему меловому эндемику юга Среднерусской возвышенности *H. cretaceum* (Rupr.) Juz.), *H. italicum* (L.) Pers. ssp. *rupifragum* (Kern.) Beck., а также *Fumana procumbens* (Dunal) Gren. et Godr. (Hultén, 1950, карты 1240—1244).

Флористический состав перигляциальных степей

Таким образом, приведенные выше палеопалинологические и особенно палеозоологические данные свидетельствуют о том, что во вторую половину позднего плейстоцена (вторая половина вюрма) на большей терри-

тории внутропической Евразии господствовали открытые ландшафты, вероятно, с участками небольших лесов из сосны, лиственницы и древовидной березы. При этом на севере Евразии, особенно на лишенном морских вод шельфе, господствовала тундра, а на юге в пределах современных лесостепи и степи и несколько севернее — перигляциальные степи.

Каков был состав перигляциальных степей? Палеопалинология не дает по этому вопросу почти никаких данных. Преобладание в отложениях второй половины вюрма пыльцы полыни и маревых скорее говорит о хорошей сохранности этой пыльцы в отложениях верхнего плейстоцена, чем об их преобладании в растительном покрове. Поэтому для суждения о составе перигляциальных степей приходится обращаться к современным ботанико-географическим данным. По этим данным, в островных степях, приуроченных преимущественно к области распространения многолетнемерзлых грунтов, — в Центральной Якутии, в верхнем течении рек Яны, Индигирки и Колымы и отчасти на надлуговых террасах последних, а также на южных склонах в Арктике (Чукотка), господствуют степные, преимущественно дерновинные злаки и осоки — *Festuca lenensis* Drob., в более редких случаях — *Koeleria cristata* (L.) Pers. (в Арктике отсутствует), иногда *Carex pediformis* C. A. Mey., корневищная *C. duriuscula* C. A. Mey., с большим или меньшим участием *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Henrard и *Agropyron cristatum* (L. Beauv.) (в Арктике отсутствует). *Stipa krylovii* Roshev. распространен на северо-восток до верховьев Яны с участием большего или меньшего количества видов двудольных (разнотравья) (Караваев, 1958; Скрябин, 1964; Караваев, Скрябин, 1971; Юрцев, 1974). К числу господствующих видов евразийских перигляциальных степей относились, возможно, типчаки, близкие к современным *Festuca lenensis* s. l. и *F. valesiaca* s. l. Из ковылей в составе перигляциальных степей, во всяком случае более южных, были, вероятно, более или менее обильны тырсовидные. В настоящее время центральноазиатская степная подобласть, т.е. лесостепь и степь Монголии и соседнего Забайкалья, является территорией наибольшего разнообразия тырсовидных ковылей; здесь произрастают пять видов этих степных дерновинных злаков: *Stipa krylovii*, *S. baicalensis* Roshev., *S. grandis* P. Smirn., *S. capillata* L. и *S. sareptana* A. Becker, последний только на западе Монголии. Из этих видов наиболее распространен *S. capillata* — от Атлантической Европы до западной части Монголии, Прибайкалья и Центральной Якутии; возможно, он входил и в состав перигляциальных степей, так как самая восточная часть его ареала и в настоящее время связана с широким распространением многолетнемерзлых грунтов. Вероятно, и *S. sareptana*, самый полиморфный из всех упомянутых ковылей, также продвинулся на запад в конце плейстоцена. Из остальных видов, приуроченных в основном к северной части Центральной Азии и южной части Восточной Сибири, только *S. krylovii* распространился далеко на север, до Центральной Якутии, а на юг — до северных окраин Тибета.

Как и в настоящее время, в состав перигляциальных степей конца плейстоцена входила ныне гларктическая *Koeleria cristata* s. l. Змеевка растопыренная *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng — один из ныне доминирующих злаков в составе дерновиннозлаковых (сухих и разнотравно-дерновинно-злаковых) степей Монголии — в позднем плейстоцене, вероятно, распространилась далеко на запад (до Днепра), преимущественно по супесчаным почвам. Также в это время по мелкоземисто-щебнистым и щебнистым почвам распространились *Helictotrichon desertorum* s. l. и дерновинная осока *Carex pediformis*. Первый вид многие авторы (Gajewsky, 1934; Лавренко, 1938; Крашенинников, 1939, и др.) относили к реликтам перигляциальных (субарктических) степей. На Алтае и в прилегающих регионах произрастает особый подвид *Helictotrichon desertorum* ssp. *altaicum* (Tzvel.) Tzvel. Далее к западу номинальный подвид довольно широко распространен в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике, на Южном Урале, в Зауралье и Предуралье, затем после некоторого

перерыва — на восточном склоне Приволжской и Среднерусской возвышенностей и снова после перерыва — на Воыно-Подольской возвышенности и, наконец, на низкогорьях в Чехословакии на мелкоземисто-щебнистых почвах этот вид часто образует сообщества, где он доминирует.

Carex pediformis С. А. Меу. (включая *C. anegocarpa* V. Ktész.) широко распространена в горно-степной Монголии на мелкоземисто-щебнистых и щебнистых почвах. В подобных же условиях она отмечена для Забайкалья и других районов Восточной Сибири, вплоть до Центральной Якутии и бассейнов рек Яны, Индигирки и Колымы. Встречается этот вид также на южных степных склонах Чукотки вместе с другими степными растениями (*Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula* С. А. Меу. и др. — Юрцев, 1974). Далее к западу он отмечен в Южной части Западной Сибири, в Северном Казахстане (изолированные местонахождения на юге степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника), горах Урала (преимущественно Южного), лесостепи Высокого Заволжья. После перерыва появляется на мелкоземисто-щебнистых и щебнистых склонах Среднерусской возвышенности, затем — в районе Львова и в Польше.¹ Ареал этой осоки чрезвычайно характерен для реликтовых видов перигляциальных степей.

Как было уже упомянуто выше, известный украинский ботаник Ю. Д. Клеопов (1941) опубликовал работу о формации *Cariceta humilis*, в которой она рассматривается как одна из основных в составе перигляциальных степей, так как с ней связано большинство фитоценозов. *Carex humilis* Leys. (включая *C. buscheorum* V. Ktész.) обладает очень обширным ареалом, основная часть которого находится в Европе. В Средней Европе встречается спорадически, иногда доминирует. В Восточной Европе часто доминирует на обнажениях карбонатных пород Воыно-Подольской и Среднерусской возвышенностей и местами на прилегающих пониженных равнинах — Левобережноднестровской и Окско-Донской. Изолированно он отмечен на яйлах Крыма, а также на Северном Кавказе и в Закавказье. Далее на восток этот вид отсутствует на обширных пространствах Приволжской возвышенности, в Заволжье, юге Западной Сибири и в Казахстане. Снова появляется в предгорной лесостепи западной окраины Алтая, а также Кузнецкого Алатау. Изолированное местонахождение его обнаружено в юго-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника в горах Куу (Карамышева, Рачковская, 1973).

Автор этих строк полагает, что перигляциальные степи были дерновиннозлаковыми, на основании следующих соображений: 1) и в настоящее время в Восточной Сибири и на севере Монголии степи в районах с многолетнемерзлыми грунтами являются (по преобладающей биоморфе) дерновиннозлаковыми или дерновинноосоковыми; 2) грызуны (полевки, серая и желтая пеструшки, большой тушканчик, сурок байбак), находящиеся в отложениях верхнего плейстоцена, те же, что живущие и в современных степях. Их основным кормом являются преимущественно степные дерновинные злаки.

Следует отметить, что почти все указанные выше дерновинные злаки и осоки — доминанты перигляциальных степей позднего плейстоцена — в настоящее время встречаются в Восточной Сибири и Северной Монголии в районах с широким распространением многолетнемерзлых грунтов. В Монголии состав перигляциальных степей был, вероятно, весьма близок к современному. Состав териофауны конца плейстоцена на юге Восточной Сибири и в соседней Монголии также был очень близок к существующему в настоящее время.

Впрочем возможно, что проникновение части из указанных видов в Европу (например, *Helictotrichon desertorum*), а также некоторых горных видов явно степного происхождения (например, *Leontopodium alpi-*

¹ Известный польский ботаник Ян Корнась во время экскурсии (в которой участвовал автор) показал сообщества из *Carex pediformis* на южных склонах Ойцовской долины в районе г. Кракова.

num L., *Aster alpinus* L. и др.) произошло еще в конце среднего плейстоцена (во время «великого оледенения»).

Предложенная гипотеза о составе доминантов — дерновинных злаков и осок — перигляциальных степей последнего оледенения, основана на косвенных данных. К сожалению, палеоботаники бессильны пока дать достаточно обоснованные материалы для суждения по этому вопросу.

В современных степях Восточной Европы, Юго-Западной Сибири и Северного Казахстана хотя и встречаются вышеупомянутые виды злаков и осок, считающиеся реликтами перигляциальных степей, однако очень большую (часто основную) роль играют перистые ковыли. Возникает вопрос о времени их дройкинговения в современную степную зону. Очевидно, они продвигались на север по мере потепления климата и оттаивания многолетнемерзлых грунтов еще в начальной фазе голоцена, т. е. в пребореале. Продвигались они из предгорий и низкогорий Южной Европы, Крыма, Кавказа и гор Средней Азии. По-видимому, первыми были менее термофильные виды — *Stipa pennata* L., *S. tirsia* Stev. (*S. stenophylla* Czern.).

Кроме преобладающих степных сообществ, в полосе перигляциальных степей существовали и иные типы растительности — сосновые, лиственничные и березовые леса, заросли кустарников, а также луга, болота в долинах рек и ручьев. В составе зарослей кустарников, судя по палео- и палеопалинологическим данным (см., например, работу Величко и др., 1977), могли быть и некоторые гипоарктические виды, например *Betula nana* L.

Очевидно, в будущем наши знания о растительности перигляциальных степей, несомненно существовавших, как это прекрасно показано палеотериологами, видимо, будут зависеть от дальнейших успехов детального морфологического изучения пыльцы травянистых растений, в первую очередь злаков.

ЛИТЕРАТУРА

- Вангенгейм Э. А. (1977). Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М., Наука. — Вангенгейм Э. А., Равский Э. И. (1965). О внутриконтинентальном типе природной зональности в четвертичном периоде (антропогене). В кн.: Проблемы стратиграфии кайнозоя. — Величко А. А. (1973). Природный процесс в плейстоцене. М., Наука. — Величко А. А., Грекова А. В., Губонина З. П. (1977). Среда обитания первобытного человека Тимоновских стоянок. М., Наука. — Верещагин Н. К. (1979). Почему вымерли мамонты. Л., Наука. — Верещагин Н. К., Громов И. М. (1977). Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде. Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М., Наука. — Герасимов И. П., Марков К. К. (1939). Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. географии АН СССР, 33. — Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д., Коренева Е. В., Матвеева О. В., Скиба Л. А. (1968). Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., Наука. — Городков Б. Н. (1939). Есть ли родство между растительностью степей и тундр? Сов. бот., 6—7. — Гричук В. П. (1941). Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР. Пробл. физ. географии, 11. — Гричук В. П. (1965). Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене. В кн.: Последний европейский ледниковый покров. М., Наука. — Гричук В. П. (1972). Результаты палеоботанического изучения лёссов Украины и юга Среднерусской возвышенности. В кн.: Лёссов, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М., Наука. — Гричук В. П., Заклинская Е. Д. (1948). Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии. М., Географиз. — Гричук М. П., Гричук В. П. (1960). О приледниковой растительности на территории СССР. В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М., Изд. МГУ. — Дьянесман Л. Г. (1977). Биогеоценозы степей в голоцене. М., Наука. — Зажигин В. С. (1980). Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М., Наука. — Зими́на Р. П., Герасимов И. П. (1970). Сурки (*Marmota*) как типичные обитатели перигляциальной зоны ледникового периода. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4. — Зими́на Р. П., Герасимов И. П. (1971). Перигляциальная экспансия сурков (*Marmota*) в Средней Европе в течение верхнего плейстоцена. Бюл. МОИП, отд. биол., 76, 1. — Караваяев М. Н. (1958). Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Hengard в Якутии. Бот. ж., 43, 4. — Караваяев М. Н., Скрябин С. З. (1971). Овсецовые степи с *Helictotrichon krylovii* (Pavl.) Hengard

на крайнем северо-востоке Сибири. Бот. ж., 56, 10. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Клеопов Ю. Д. (1941). Перигляциальные степи европейской части СССР. Тр. Наук.-досл. инс. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Куприянова Л. А., Алешина Л. А. (1972, 1978). Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, I, II. Л., Наука. — Лавренко Е. М. (1938). История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Марков К. К., Величко А. А. (1967). Четвертичный период. III. Материки и океаны. М., Недра. — Маркова А. К. (1972). Предварительное сообщение о находке остатков грызунов в брянской почве. В кн.: Лёссы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М., Наука. — Равский Э. И. (1972). Осадконакопления и климат внутренней Азии в антропогене. М., Наука. — Скрябин С. З. (1964). Фрагменты тонконоговой степи в среднем течении р. Индигирки. Бот. ж., 49, 7. — Флеров К. К. (1979). О перестройке териофауны северного полушария в плейстоцене. ДАН СССР, 246, 4. — Юрцев Б. А. (1974). Степные сообщества чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». Бот. ж., 59, 4. — A g a m b o u r g C. (1962). Les faunes mammalogiques du pleistocene circummediterraneen. Quaternaria, 6, Roma. — G a j e w s k y W. (1934). Avenetum desertorum, monographycal study. Bul. l'Acad. Polon. Sci. Lett. Cl. Sc. mathem. et natur., ser. B., Sc. natur. (1). — H u l t é n E. (1950). Atlas över växternas utbredning i Norden, Stockholm. — F i r b a s S. (1949). Spät und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Bd. 1. Jena. — F r e n z e l B. (1960). Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Mainz (Akademie der Wissensch. u. Literatur). Abhandl. Mathem.-naturwiss. Klasse, 6.

* Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1980.

S U M M A R Y

Palaeogeographical conditions of periglacial steppes that occupied the vast areas at the middle latitude of Eurasia in the Valdai glacial epoch of the late Pleistocene have been described.

The essential evidence of existing of such type of steppe vegetation have been obtained due to palaeoteriological studies. Coniferous and broad-leaved forests could not exist at that time because of severe conditions. They have been replaced by periglacial tundras and steppes, which has been confirmed by palaeopalynological data. But it is impossible to give a precise picture of the generic and specific composition of these vegetational types on the basis of these data. In author's opinion, the periglacial steppes, like modern ones, consisted of firm-bunch grasses and sedges, their structure and composition being similar to relict steppe communities of Central Yakutia and upper reaches of Jana, Indigirka, and Kolyma rivers.

