

А. В. БЕЛОВ*, **Е. В. БЕЗРУКОВА**,****, **Л. П. СОКОЛОВА****Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН,
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1, Россия, belov@isc.irk.ru, lsokolova@irigs.irk.ru**Институт геохимии им. А. П. Виноградова СО РАН,
664033, Иркутск, ул. Фаворского, 1а, Россия, bezrukova@igc.irk.ru***Институт археологии и этнографии СО РАН,
630090, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 17, Россия, bezrukova@igc.irk.ru**ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА СТРУКТУРНО-ЦЕНОТИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ СОВРЕМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ**

Оценена уникальность современной растительности Предбайкалья как биогеографического образования. Показано, что ее сложное структурно-ценотическое разнообразие отражено на новой универсальной геоботанической карте растительности м-ба 1:500 000. Легенда карты, построенная на принципах многомерной и многоступенчатой структурно-динамической классификации растительных сообществ В. Б. Сочавы, включает более 160 ценотических подразделений растительности Предбайкалья, представляющих ее различные типы. Проведен анализ путей эволюционного развития растительности для оценки ее эволюционного потенциала. Выявлены основные этапы филоценогенеза в позднем кайнозое. Определены его основные проявления, важные для понимания особенностей современного растительного покрова региона. Продемонстрирована гетерогенность и гетерохронность современного ценотического разнообразия растительности. Основное внимание уделено процессам развития растительности Предбайкалья в голоцене, который может продлиться еще не менее 40 тыс. лет. В связи с этим предложено изменить трактовку оптимума голоцена как оптимума для развития темнохвойной тайги Сибири. Показано, что генетические связи ценотической структуры современной растительности Предбайкалья четко выявляются через регионально-типологические категории растительности, отражающие глубинную взаимосвязь современной растительности с природно-географическими областями, где проходили ее филогенетические процессы во взаимодействии с общей эволюцией природной среды. Проведен анализ значимости флористических и ценотических рубежей, имеющих важное биогеографическое значение. Такие рубежи, с одной стороны, отражают прошедшие эволюционные процессы в растительности и природной среде в целом, а с другой, указывают на динамический потенциал возможных изменений в растительности в условиях глобальных изменений климата.

Ключевые слова: картографирование растительности, филоценогенез, эволюционно-генетическое разнообразие, флороценотические рубежи, поздний кайнозой, оптимум голоцена.

A. V. BELOV*, **E. V. BEZRUKOVA**,**** **L. P. SOKOLOVA****V. B. Sochava Institute of Geography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
ul. Ulan-Batorskaya, 1, Irkutsk, 664033, Russia, belov@isc.irk.ru, lsokolova@irigs.irk.ru**A. P. Vinogradov Institute of Geochemistry,
ul. Favorskogo, 1a, Irkutsk, 664033, Russia, bezrukova@igc.irk.ru***Institute of Archaeology and Ethnography, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
pr. Akademika Lavrentyeva, 17, Novosibirsk, 630090, Russia, bezrukova@igc.irk.ru**THE EVOLUTIONARY-GENETIC BASIS OF STRUCTURAL-CENOTIC DIVERSITY
OF MODERN VEGETATION IN PREBAIKALIA**

An assessment is made of the uniqueness of modern vegetation in Prebaikalia as a biogeographical entity. It is shown that its complex structural-cenotic diversity is represented on the new universal geobotanical map of vegetation at a scale of 1:500 000. The map legend, constructed on the principles of V. B. Sochava's multidimensional and multistage structural-dynamical classification of plant communities, displayed more than 160 cenotic subdivisions of vegetation of Prebaikalia representing its different types. An analysis is made of the development paths of vegetation for assessing its evolutionary potential. The study revealed the main stages of phylocenogenesis in the Late Cenozoic. Its main directions have been revealed, which are important for understanding the characteristics of the region's modern vegetation cover. The heterogeneity and heterochronicity of modern cenotic diversity of vegetation is shown. Emphasis is placed on the evolutionary processes of vegetation of Prebaikalia in the Holocene

which can last for at least 40 thousand years. In this connection, it is proposed to change interpretation of the Holocene Optimum as an optimum for the evolution of the dark-coniferous taiga of Siberia. It is shown that the genetic linkages of the cenotic structure of modern vegetation cover in Prebaikalia are clearly pronounced via regional-typological categories of vegetation reflecting profound links of modern vegetation with natural-geographical regions where its phylogenetic processes were taking place in interaction with the general evolution of the natural environment. An analysis is made of the significance of the floristic and cenotic boundaries having an important biogeographical significance. Such boundaries, on the one hand, are the footprint of the past evolutionary processes in vegetation, and in the natural environment as a whole, and, on the other, indicate the dynamical potential of possible changes in vegetation under global climate change.

Keywords: vegetation mapping, phylocenogenesis, evolutionary-genetic diversity, florocenotic boundaries, Late Cenozoic, Holocene Optimum.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ

Растительность Предбайкалья всегда привлекала внимание исследователей — географов, биогеографов, биологов и представителей других специальностей — своим разнообразием и контрастностью природно-географических условий (комплексов). Уже в начале XIX в. исследователи Переселенческого управления Российской империи (А. Н. Криштофович, М. П. Томилин, С. С. Ганешин, В. П. Дробов, Г. А. Боровиков и др.) начали систематическое изучение природного потенциала этой территории. Были получены первые материалы по растительности и почвам районов верхнего Приленья, среднего Приангарья и западного Прибайкалья [1].

В советский период эти исследования были углублены в рамках освоения природных ресурсов Ангаро-Енисейского региона. Особенности ценотической структуры растительного покрова Предбайкалья впервые были отражены в 1960-х годах на карте растительности Иркутской области [2], далее в 1980-х гг. — на обзорно-справочной карте юга Восточной Сибири [3]. В последние годы углубление картографического изучения растительности региона связано с необходимостью решения экологических проблем, возникших с освоением природных ресурсов территории, а также сохранения уникальной экосистемы оз. Байкал в качестве участка Всемирного природного наследия ЮНЕСКО.

В настоящее время определенно возрастает понимание предельности естественного экологического потенциала природной среды и неизбежности развития экологических рисков. Все это определяет высокую актуальность поисков новых научных подходов в изучении структурно-функциональных особенностей природной среды и ее компонентов, в первую очередь растительности, определяющей многие средоформирующие и средозащитные функции в природно-географической среде. В условиях резкого возрастания антропогенной деструкции растительности важным становится выявление эволюционно-генетических особенностей формирования ее современной структуры в позднем кайнозое, и именно в позднем голоцене, как главных индикаторов природных процессов географической среды. Это создает условия для прогнозирования путей развития растительности в современных условиях антропогенных нагрузок и глобальных изменений климата.

Возрастные границы исследований филоценогенетического процесса формирования растительности определяются прежде всего тем, что на протяжении позднего кайнозоя происходили сложные трансформации природно-географической среды, в том числе структурные изменения во флоре и в растительности, обусловленные тектоническими и климатическими факторами. Филоценогенез растительности Предбайкалья, как и всего юга Восточной Сибири, осуществлялся в несколько этапов, синхронных масштабным глобальным и региональным геолого-климатическим процессам в природно-географической сфере. Эти этапы хорошо прослеживаются по результатам многочисленных палеогеографических исследований растительности позднего кайнозоя в целом юга Восточной Сибири и конкретно Предбайкалья [4–10].

Уже в середине миоцена (15–7,5 млн л. н.) в результате климатических изменений началась глубокая трансформация Тургайского субтропическо-неморального хвойно-широколиственного флороценотического комплекса растительности на территории всего юга Восточной Сибири и, соответственно, в Предбайкалье. Она проходила в двух направлениях: через ослабление роли и затем вымирание субтропических и теплолюбивых неморальных видов растений и, одновременно, через эволюционное формирование видов бореальной группы. К концу миоцена из состава флоры выпали виды субтропических родов, теплолюбивые широколиственные и хвойные виды. Самой многочисленной оставалась группа видов американско-евразийских родов: пихта (*Abies*), ель (*Picea*), лиственница (*Larix*), вяз (*Ulmus*), дуб (*Quercus*), граб (*Carpinus*), орех (*Juglans*), лещина (*Corylus*), сосна (*Pinus*), береза (*Betula*). Это, скорее, роды протобореальной флоры региона. В тот же период появились кустарничковые и травянистые виды, которые могли стать ядром формирования степных формаций плиоцена [4].

Плиоцен (5,33–2,58 млн л. н.) [11] совершенно справедливо рассматривается как один из важнейших этапов формирования видов современных лесной (таежной) и степной бореальной флоры [4, 12]. На протяжении всего периода в условиях резкой активизации тектонической деятельности в Южной Сибири и Прибайкалье, а также общей аридизации климата формировались древесные виды бореальной флоры. Уже к среднему–позднему плиоцену из хвойных в регионе доминировали пихта сибирская (*Abies sibirica*), ель сибирская (*Picea obovata*), сосна сибирская (*Pinus sibirica*), лиственница сибирская (*Larix sibirica*), а умеренные широколиственные представлены дубом монгольским (*Quercus mongolica*), лещиной разнолистной (*Corylus heterophylla*), липой амурской (*Tilia amurensis*), а на юге — вязом приземистым (*Ulmus pumila*) [4].

Эволюционное становление пространственно-географической ценотической структуры растительности этого периода прошло дифференцированно, в соответствии с формирующимися геологическими структурами. На высоких плато средней части Приангарья в структуре растительности преобладал зональный фактор. Здесь доминировали умеренные суббореальные хвойно-широколиственные травяные леса южнотаежного характера. В южных районах образовывались лесостепные и степные формации. В испытывавших значительное поднятие горных хребтах Прибайкалья и в Восточном Саяне формирование ценотической структуры растительности определялось высотно-поясным фактором. В горно-таежном поясе уже доминировали бореальные темнохвойные леса, выше которых начал формироваться гольцовый альпинотипно-горно-тундровый высотный пояс, в том числе и за счет обогащения флоры видами Ангаридского и Берингийского комплексов. Отмечается появление кедрового стланика (*Pinus pumila*) и группы ерниковых берез [4, 5]. На протяжении последующих этапов эволюции растительности зональный и высотно-поясной факторы формирования пространственной структуры растительности остаются ведущими вплоть до настоящего времени.

Плейстоценовая эпоха (2,58 млн л. н. — 12–11,7 тыс. л. н.) с ее резкой активизацией горообразовательных процессов в Байкальской рифтовой зоне и глубокими глобальными циклическими изменениями климата, характеризовавшимися чередованием ледниковых и межледниковых периодов, стала временем дальнейшего развития высотно-поясной структуры растительности в горных хребтах Прибайкалья и Южной Сибири и подзональной ценотической структуры плато юга Средней Сибири.

Резкое ухудшение условий произрастания растительности в периоды оледенений обусловило эволюционное расширение эколого-физиологических и морфологических диапазонов у доминирующих видов лесной растительности, позволяющее им сохраняться и осваивать малопригодные для произрастания местообитания. Наиболее консервативной оказалась пихта сибирская, сохранившая до настоящего времени суббореальный экологический статус, хотя в горно-таежном поясе она иногда образует стланиковую форму. При этом ель сибирская, сосна обыкновенная, лиственница даурская (*Larix dahurica*), береза белая (*Betula sect. Alba*) и др. расширили свой экологический потенциал до бореального и даже субарктического.

Вчерашние дериваты неморальной тургайской флоры частично сохранялись как реликты в рефугиумах, но основная их часть формировала таежные сообщества бореального северо- и среднетаежного типа на плато Среднего Приангарья во внеледниковой зоне. В горных хребтах с развитием горно-долинного оледенения в еще более суровых природных условиях произошло расширение гольцового альпинотипно-горнотундрового высотного пояса и его обогащение за счет видов Ангаридского и Берингийского флористических комплексов [4, 5]. В горно-таежном поясе кроме ели активно участвовали лиственницы даурская и сибирская, а также кедровый стланик с ерниковыми березками (*Betula sect. Nanae*).

Казанцевский и предшествовавшие ему межледниковые периоды с более благоприятными климатическими условиями характеризовались относительно быстрым восстановлением бореальных структур растительности и, частично, даже суббореальных на юге Лено-Ангарского плато. Здесь в лесных сообществах присутствовали широколиственные виды — липа, дуб, ильм, в горах доминировали бореальные темнохвойные таежные сообщества [4].

Сартанское оледенение снова испытало бореальную флору региона на выживаемость. Бореальные лесные виды укрывались в рефугиумах или образовывали субарктические редколесья на плато в комплексе с кустарниковыми зарослями. Одновременно расширилось флороценотическое разнообразие гольцового высотного пояса в горных хребтах.

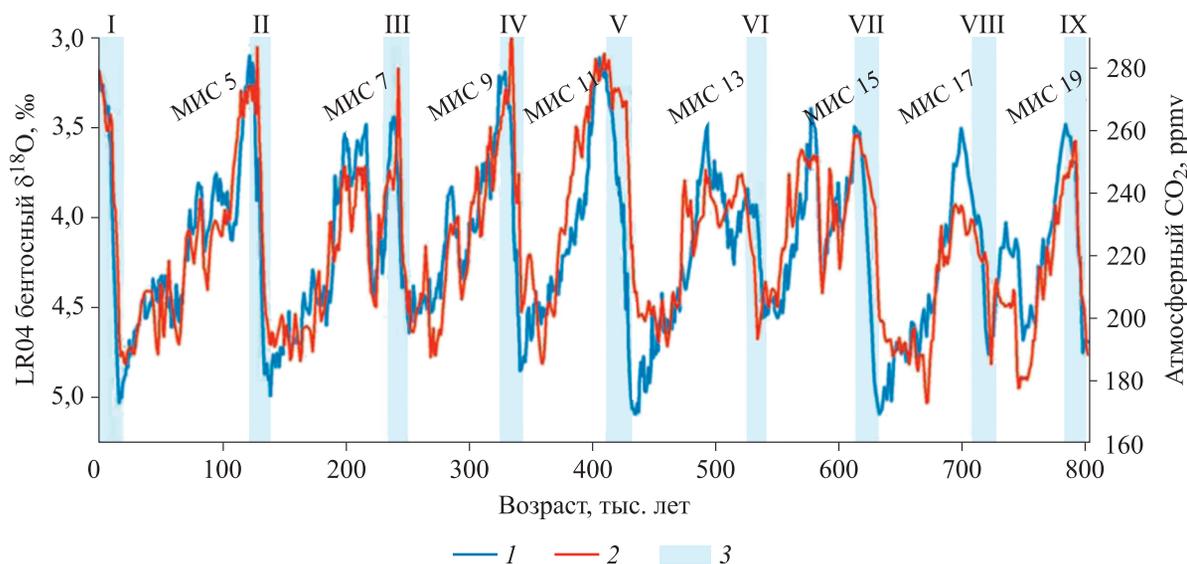
В голоценовую эпоху (11,7 тыс. л.—настоящее время) эволюционного развития растительности Предбайкалья практически повторяется процесс восстановления структур по типу прошлых межледниковий, хотя и в несколько ослабленном виде. В максимально теплые периоды предыдущих меж-

ледниковый было отмечено участие в хвойных лесных сообществах неморальных широколиственных видов [4]. В голоцене, в оптимум атлантического времени (8–5 тыс. л. н.), такого неморального проявления в структуре растительности региона нет, что, очевидно, свидетельствует о менее благоприятных климатических условиях произрастания растительности в этот период. В целом можно сказать, что к атлантическому времени в Предбайкалье, как и на территории всей Байкальской Сибири (юга Восточной Сибири), произошло относительное восстановление зонально-подзональных и высотно-поясных структур таежно-лесной и степной бореальной растительности, с доминированием видов-реликтов позднего плейстоцена. Растительность голоценового высотного пояса сохранилась на вершинах горных хребтов Прибайкалья и Южной Сибири.

В среднем голоцене изменение климатических условий произрастания растительности привело к перераспределению площадей, занятых темнохвойной и светлохвойной растительностью [6, 13]. И уже к субатлантическому времени сформировался современный растительный покров в его географических проявлениях. В позднем голоцене наряду с природными факторами, на пространственную структуру растительности стали влиять антропогенные факторы, которые привели к ее существенной перестройке. Антропогенные деструктивные и восстановительные современные динамические процессы резко нарушили ход естественного развития растительности Предбайкалья, как и всех сибирских регионов.

Современный растительный покров региона представляет собой относительно молодой этап в восстановлении растительности после сартанского оледенения. Согласно современным представлениям о структуре плейстоцена [14–16], продолжительность полных межледниковых стадий среднего–позднего плейстоцена (МИС 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19) составляет в среднем 50–65 тыс. л. (см. рисунок), тогда как современного межледникового периода — голоцена или МИС 1 — пока укладывается в 11,7 тыс. л. [17], т. е. его развитие еще не достигло своего оптимума. Установленный многими исследователями так называемый «голоценовый оптимум» в период 8–5 тыс. л. н. [18, 19], скорее всего, следует рассматривать только как период климатического оптимума для развития темнохвойной таежной растительности.

Изменения климата в суббореале и субатлантике способствовали усилению развития в Сибири светлохвойного таежного комплекса. Дальнейшие глобальные климатические изменения с повышением среднегодовых температур, возможно, и приведут к развитию в Предбайкалье реального оптимума голоцена с субнеморальной хвойно-широколиственной растительностью, по аналогии с казанцевским межледниковьем (МИС 5), тем более что в соседних регионах (Западная Сибирь и на юг Дальнего Востока) уже имеются элементы такой растительности. Во флористической структуре Прибайкалья (восточное побережье) в настоящее время также отмечены неморальные реликты [20, 21].



Наступление межледниковых периодов за последние 800 тыс. лет [16].

1 — вариации содержания $\delta^{18}\text{O}$ в бентосных фораминиферах; 2 — изменение концентрации атмосферного CO_2 ; 3 — интервалы завершения ледниковых/начала межледниковых периодов среднего–позднего плейстоцена.

Оценивая в целом весь сложный процесс филоценогенеза растительности Предбайкалья, можно выделить ключевое влияние каждого этапа на растительность.

1. Этап эволюционного формирования флористического набора видов — будущих доминант в бореальной и неморальной растительности региона на базе существовавшего Тургайского флористического комплекса (середина—конец миоцена).

2. Этап структурно-ценотического становления бореальных и неморальных лесных и степных комплексов под влиянием зональных и высотно-поясных факторов природной среды (плиоцен).

3. Этап образования широкого эколого-физиологического диапазона у местных видов-доминант в условиях резко меняющихся природно-климатических циклических изменений, а также формирования новых типов растительных сообществ и обогащения флоры мигрантами, обладающими способностью выживать и создавать сообщества в суровых природных условиях (плейстоцен).

4. Этап восстановления ценотической структуры растительности и ее пространственных характеристик в зональных и высотно-поясных проявлениях (ранний—средний голоцен).

5. Формирование современной флороценотической структуры растительного покрова региона во всех его пространственно-географических проявлениях (поздний голоцен).

Таким образом, эволюционное формирование флороценотического разнообразия современной растительности Предбайкалья осуществлялось на протяжении позднего кайнозоя за счет нескольких самостоятельных флороценогенетических комплексов. Таежно-лесная растительность формировалась Урало-Сибирским, Ангаридским, Берингийским и Амуро-Сахалинским комплексами, степная — за счет Заволжско-Казахстанского и Монголо-Китайского комплексов, альпинотипная — Алтае-Тяньшанского комплекса и, наконец, горно-тундровая — за счет Панприатлантического (Южносибирского) и Панпритихоокеанского (Восточно-Сибирского) комплексов [22, 23]. Флористическое обогащение и ценотическое закрепление их в структуре растительности происходило, хотя и в разной степени, на протяжении различных периодов позднего кайнозоя под влиянием ороклиматических факторов. Их участие в образовании структуры современного растительного покрова Предбайкалья также не идентично. Выявление такого эволюционно-генетического базиса современной растительности представляет собой фундаментальную научную проблему, так как обеспечивает эволюционный статус и динамический потенциал каждого растительного сообщества.

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ В СИСТЕМЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДБАЙКАЛЛЯ

Хорошо известно, что наиболее информативна в плане обобщения всего флороценотического разнообразия растительности региона универсальная средне- или крупномасштабная геоботаническая карта. По этой причине в рамках комплексных исследований геосистем Предбайкалья в Институте географии СО РАН было проведено картографическое исследование растительности как важного компонента природной среды региона.

С использованием имеющихся наземных и новых высокоразрешающих космических материалов была составлена среднемасштабная карта растительности Предбайкалья в м-бе 1:500 000. Легенда карты создана на основе регионально-типологических и структурно-динамических принципов классификации растительных сообществ В. Б. Сочавы [24] и содержит более 160 номеров выделов растительных сообществ в ранге группы ассоциаций. Благодаря динамическому подходу к анализу структурно-ценотических особенностей растительных сообществ и их классификации по эпитаксонному принципу с объединением коренных (90 номеров) и производных (71 номер) сообществ, на карте отображено многообразие деструктивных и восстановительных динамических процессов в современной растительности.

Регионально-типологический подход к оценке растительных сообществ позволил отразить в легенде и на карте основные пространственно-географические (региональные, подзональные и высотнопоясные) особенности структуры современной растительности. На карте каждый выдел растительности имеет подробную флороценотическую характеристику сообществ, основные показатели их экотопов в геосистемах, а также определение их динамического статуса.

В целом, составленная геоботаническая карта растительности Предбайкалья подробно раскрывает все флороценотическое разнообразие современного растительного покрова. Она представляет собой достаточно полную информативную научную базу для проведения исследований по оценке эволюционно-генетического потенциала растительности региона, с учетом особенностей ее развития на протяжении позднего кайнозоя, особенно в позднем голоцене.

Анализ легенды и карты растительности Предбайкалья показывает, что основу разнообразия ценотической структуры современного растительного покрова составляют растительные сообщества Урало-Сибирской фратрии формаций, представленные 59 выделами легенды и занимающие около 90 % территории изучаемого региона. Урало-Сибирская фратрия формаций объединяет растительные сообщества бореального типа, прошедшие адаптацию плейстоценовыми оледенениями, с доминированием в древесном ярусе видов-дериватов Тургайского флороценотического комплекса. В современном растительном покрове эти сообщества сформировали зональную (подзональную) и высотно-поверхностно-пространственно-географическую структуру растительности.

Палеоботанические исследования показали, что доминирующее положение в лесной растительности, начиная с позднеледниковья, занимали темнохвойные породы: сначала ель сибирская, затем сосна сибирская и пихта сибирская. В так называемый оптимум голоцена они получили максимальное развитие, что обусловлено наличием идеальных для них климатических условий [5, 13]. Сообщества с преобладанием этих видов, очевидно, сохранились с того периода и поныне благодаря значимой эдификаторной роли в ценозах и экотопах, хотя в напочвенных ярусах сообществ к настоящему времени укрепились позиции бореального мелкотравья и полукустарничков, а также зеленомошного покрова. Мезотрофное широколиственное в данный период доминирует в долинных темнохвойных лесах.

Эти темнохвойные сообщества формировали базу зонально-подзональной и высотно-поясной структуры растительности региона. Елово-пихтовые ценозы составили основу растительности южно-таежной подзоны, где они приурочены к плакорным (оптимальным) местообитаниям. Такие елово-пихтовые, часто с кедром и с лиственницей, сообщества представлены тремя группами ассоциаций: мелкотравно-, чернично- и бруснично-зеленомошной, а также антропогенными производными сериями: березовыми, лиственничными и сосновыми. Из этой группы лесов наиболее часто в регионе встречаются елово-пихтовые мелкотравно-зеленомошные с участием кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella*), линнеи северной (*Linnaea borealis*), майника двулистного (*Maianthemum bifolium*), седмичника европейского (*Trientalis europaea*), ожики волосистой (*Luzula pilosa*). В настоящее время коренные елово-пихтовые леса занимают только около 30 % своей территории, тогда как производные сообщества на их местах — почти 70 %.

Пихтово-кедрово-еловые зеленомошные с таежным мелкотравьем леса немногочисленны. На исследуемой территории они встречаются на сниженных водоразделах и их пологих склонах. Коренные пихтово-кедрово-еловые леса сохранились только на 35 % своей территории. Появившиеся на их месте производные вторичные березовые, лиственничные и сосновые сообщества захватили более 65 % территории. Еловые с пихтой, кедром и лиственницей сообщества занимают нижние части склонов и придолинные местообитания с избыточным проточным увлажнением почв. Такие леса характеризуются развитым подлеском из спиреи (*Spiraea* sp.), шиповника (*Rosa* sp.), смородины (*Ribes* sp.), черемухи (*Prunus padus*). В травяном ярусе преобладает крупнотравье: борец сомнительный (*Aconitum ambiguum*), валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*), черемица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*). Коренные еловые леса остались ненарушенными только на 10 % территории, а 90 % их прежних площадей занимают производные, преимущественно березовые сообщества.

Кедр с примесью ели и пихты стал доминировать в ценозах горно-таежного высотного пояса в горах. Такие темнохвойные таежные сообщества сохранились до настоящего времени, составляя основу коренных ценозов геосистем региона. Наибольшие площади занимают елово-кедровые с пихтой и лиственницей кустарничково-зеленомошные с участием черники миртолистной (*Vaccinium myrtillus*), багульника болотного (*Ledum palustre*), дикраниума удлиненного (*Dicranum elongatum*), плевроциума Шребера (*Pleurozium schreberi*) с таежным мелкотравьем (грушанка крупнолистная (*Pyrola rotundifolia*), линнея северная, осока большехвостая (*Carex macroura*)) леса, встречающиеся на высоких водоразделах и их склонах. Производные сообщества представлены березовыми, лиственничными и сосновыми группировками. Коренные леса сохранились только на 30 % своей территории.

Эволюционный всплеск расширения участия в растительности региона светлохвойных пород, в основном сосны обыкновенной и, в меньшей степени, лиственницы сибирской, отмеченный с начала суббореала и продолжающийся до настоящего времени [5, 25], привел к значительной перестройке пространственной структуры растительности региона. Это было обусловлено созданием благоприятных климатических условий. Сосна и лиственница по сухим теплым местообитаниям псевдодокловин субмеридианальных речных долин Средней Ангары, Оки, Куды, Осы и их притоков продвинулись далеко на север от подгорной относительно сухой Иркутско-Черемховской равнины, где они доминировали в подтаежной и лесостепной подзонах. Морфологические и репродуктивные

особенности данных видов обеспечили им преимущество в территориальных взаимоотношениях с коренными темнохвойными сообществами, с учетом нарастающего воздействия пирогенного фактора. Этот же процесс проходил и в Предбайкальской межгорной впадине с ее псевдокотловинным эффектом. В южных частях таких речных псевдокотловинных долин стали формироваться лесостепные и степные сообщества. Реальный котловинный эффект в Байкальской котловине обеспечил развитие приольхонских и ольхонских степей в еще более засушливых условиях.

Территориальные взаимоотношения сосны и лиственницы определяются их эколого-физиологическими особенностями. Сосна может образовывать сообщества на любых местообитаниях: от торфяников с мерзлотой до скальных обнажений, хотя предпочитает хорошо инсолируемые склоны с легкими почвами.

На сниженных водоразделах и пологих освещенных склонах с супесчаными почвами произрастают коренные сосновые кустарничково (брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi*))-травяные (вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), герань ложносибирская (*Geranium pseudosibiricum*), клевер ложновидный (*Lupinaster pentaphyllus*), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*)) леса. На торфянисто-подзолистых почвах по берегам рек, а также в нижних частях склонов и на их шлейфах произрастают сосновые и лиственнично-сосновые с подлеском из душекки (*Duschekia fruticosa*) бруснично-разнотравные (брусника, вейник тростниковидный, фиалка одноцветковая (*Viola uniflora*), подмаренник северный (*Galium boreale*), купальница азиатская (*Trollius asiaticus*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*)) часто с багульником и голубикой (*Vaccinium uliginosum*) леса. Коренные сосновые леса сохранились всего на 25 % своих площадей, тогда как возникшие на их месте производные березовые сообщества занимают 75 % территории.

Лиственница сибирская, обладающая большей продолжительностью жизни, предпочитает для местообитания северные склоны или их шлейфы с более богатыми почвами. Там распространены лиственничные и сосново-лиственничные с подлеском из рододендрона (*Rhododendron dauricum*, реже *Rh. ledebouri*) багульниково-бруснично-зеленомошные леса.

В то же время она образует экспозиционные лесостепные комплексы со степными сообществами в Приольхонье, занимая теневые склоны увалов. На карте представлен комплекс лиственничных лесов, нителестниковых (нителестник сибирский (*Filifolium sibirica*)) степей, остепненно-разнотравных лугов (прострел многораздельный (*Pulsatilla multifida*), володушка козелецелистная (*Bupleurum scorzonerifolium*)) и кустарниковых (ива сухолюбивая (*Salix xerophila*), береза бурая (*Betula gmelinii*)) зарослей.

На севере Прибайкалья в более суровых условиях лиственницу сибирскую замещает лиственница даурская — представитель Ангаридской фратрии формаций. Такие лиственничные леса с подлеском из кедрового стланика и золотистого рододендрона (*Rhododendron aureum*), местами из ерника (*Betula fruticosa*) и душекки (*Duschekia fruticosa*), в основном кустарничково-зеленомошные, встречаются на каменистых склонах в верхних частях горно-таежного пояса. В исследуемом регионе они достаточно редки, хотя обычны для горных хребтов восточного Прибайкалья. Чаше можно наблюдать лиственничные с подлеском из кустарниковых ив (ивы мохнатая (*Salix lanata*), розмаринолистная (*S. rosmarinifolia*), грушанколистная (*S. pyrolifolia*)) осоково (осоки двухтычинковая (*Carex diandra*), Майера (*C. meyeriana*), головчатая (*C. capitata*), магелланская (*C. irriqua*))-моховые (гаулакомниум болотный (*Aulacomnium palustre*), сфагнумы Варнсторфа (*Sphagnum warnstorffii*), гладкий (*S. teres*), томентипнум блестящий (*Tomenthypnum nitens*)) заболоченные леса, располагающиеся в пониженных участках долин с торфянистыми мерзлотными почвами.

В субатлантический период голоцена сообщества с доминированием светлохвойных пород сосны обыкновенной и лиственницы сибирской значительно потеснили темнохвойные сообщества, которые в настоящее время приурочены к вершинам водоразделов плато и склонов среднегорий. Этому в значительной степени способствовали антропогенные лесные пожары, связанные с процессами освоения новых территорий в регионе. В результате на больших площадях, как уже отмечалось выше, на месте коренных темнохвойных сообществ образовались производные светлохвойные и мелколиственные леса. Столь значительное влияние антропогенного фактора на формирование пространственной структуры растительности региона в позднем голоцене подтверждает справедливость предположений о новом определении голоцена как антропоцена [26], поскольку в различных регионах мира воздействие антропогенного фактора на природную среду начало проявляться в разное время. Для нашего региона это заметно проявилось уже 300–400 лет назад [25] и с тех пор неуклонно растет. Сокращение площадей темнохвойных лесов в регионе особенно заметно уже после получения результатов исследований растительности, проведенных специалистами Переселенческого управления [1].

В настоящее время климат в Предбайкалье изменяется в сторону аридизации, повышения среднегодовой температуры и снижения увлажненности, поэтому процесс эволюционных взаимоотношений между темнохвойными и светлохвойными сообществами будет обостряться в пользу последних, чему в значительной степени будут способствовать периодические лесные пожары. Все это свидетельствует о необходимости особо бережного отношения к сохранившимся до настоящего времени темнохвойно-таежным сообществам как к реликтам раннего–среднего голоцена, а по существу, последних межледниковий плейстоцена.

В горно-таежном поясе Верхоленской возвышенности и прибайкальских хребтов западного побережья Байкала темнохвойные сообщества развиваются хорошо только на западных макросклонах гор, подверженных влиянию воздушных масс северо-западного переноса. Здесь даже отмечается незначительное повышение границы леса, на высоких водоразделах и верхних частях склонов (высота 1000–1200 м над ур. моря) распространены кедрово-пихтовые кустарничково (брусника обыкновенная, черника)-мелкотравно (щитовник игольчатый (*Dryopteris cartusiana*), фиалка Морица (*Viola mauritii*), седмичник европейский, плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*))-зеленомошные (кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*)) леса. Коренные леса здесь пока слабо нарушены пожарами.

Южные и восточные макросклоны гор, находящиеся в ветровой тени, освоены светлохвойными сообществами. На крутых склонах встречаются лиственничные и сосново-лиственничные бруснично-разнотравные (соснуря спорная (*Saussurea controversa*), истод сибирский (*Polygala sibirica*), скабиоза бледно-желтая (*Scabiosa ochroleuca*), осока большехвостая, вейник тростниковидный) леса. В средних и нижних частях склонов, а также в слабо заболоченных террасах рек, дренированных падах и на склонах к речным долинам распространены лиственничные с примесью кедра и ели местами с подлеском из ерника кустарничково (багульник болотный, голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum*))-моховые леса. Эти коренные лиственничники сохранились на 92 % своей территории, и лишь на 8 % нарушенных площадей поселились производные лиственнично-березовые с кедром и елью кустарничково-моховые сообщества.

В подгольцовом и гольцовом поясах гор активно развиваются сообщества из кедрового стланика с примесью подгольцовых кустарников. Такие заросли кедрового стланика с единичными деревьями (лиственница даурская, сосна сибирская, береза шерстистая (*Betula lanata*)) распространены на склонах с грубыми каменистыми субстратами. Сдерживающим фактором распространения кедрового стланика, помимо природных, является также антропогенный (пирогенный) фактор. Сравнительно недавно стланик отмечали даже на Верхоленской возвышенности, но в настоящее время он там отсутствует из-за пожаров. Между тем, к сообществам из кедрового стланика следует относиться крайне бережно, так как они находятся на пределе своего западного распространения и образуют важный эволюционный биогеографический рубеж контакта Берингийского и Урало-Сибирского флорогенетических комплексов, который может быть отодвинут современными изменениями климата и развитием пожаров. Также сохранность кедрового стланика важна из-за его средоформирующих и средозащитных функциональных свойств в геосистемах и экосистемах региона.

Выше подгольцовых зарослей кедрового стланика располагаются горно-тундровые и местами альпинотипные сообщества гольцового высотного пояса прибайкальских горных хребтов. Основные массивы гольцовой растительности развиты на Байкальском хребте, где они представлены кустарничково-мохово-лишайниковыми горными тундрами Пантхоокеанского типа, сформировавшегося в позднем плейстоцене. На западном макросклоне этого хребта в гольцовой зоне отмечены и альпинотипные горнолуговые сообщества, также сформировавшиеся еще в плейстоцене в приледниковых участках горнодолинных ледников. Они представлены каменистыми, травяно-лишайниковыми сухими, кустарничково-мохово-лишайниковыми и олуговелыми тундрами, в сочетании с кустарничково-кладониевыми и сырыми тундрами, участками кобрезиевых пустошей, высокогорных типчаковых степей и альпинотипными луговинами. Наиболее часто встречаются лишайниковые (цетрария снежная (*Cetraria nivalis*), исландская (*C. islandica*), золотистая (*C. chrysantha*) и клубучковая (*C. cucullata*)) тундры в сочетании с дриадово (дриада точечная (*Dryas punctata*) и нарезанная (*D. incisae*))-лишайниковыми щербистыми тундрами. Довольно широкое распространение имеют кустарничково (черника)-баданово (бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*))-лишайниковые (стереокаулон голый (*Stereocaulon paschale*), кладония приальпийская (*Cladonia alpestris*)) и оленья (*C. rangiferina*)) тундры (пустоши) местами с рододендронном золотистым, кедровым стлаником и березкой Миддендорфа (*Betula middendorffii*) в сочетании с нивальными луговинами.

Сообщества гольцового пояса в регионе практически не нарушены антропогенными воздействиями, и их дальнейшее развитие полностью подчинено эволюции климатических условий. В настоящее время фиксируется повышение верхней границы леса, что может получить дальнейшее развитие в связи с глобальным изменением климата. А поскольку ценотическое разнообразие горных тундр в Предбайкалье обеспечивается двумя флороценотическими комплексами [3, 23], то и здесь глобальные изменения климата будут проявляться в виде обогащения сообществ южносибирскими видами.

Степная растительность в Предбайкалье имеет островной характер распространения. Она приурочена к трем субмеридиональным участкам — среднеангарско-осинскому, кудинско-манзурскому и приольхонско-ольхонскому. На среднеангарско-осинском участке встречаются богаторазнотравно-злаковые (ковыль перистый (*Stipa pennata*), овсяница валлиская (*Festuca valesiaca*), тимофеевка степная (*Phleum phleoides*)) луговые степи с пятнами клубничников и кустарниковых (спирея средняя (*Spiraea media*), кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus*)) зарослей в сочетании с березовыми перелесками. Здесь также располагаются вострещовые (колосняк китайский (*Leymus chinensis*)) настоящие степи в сочетании с тонконогово-овсяницевыми сообществами и фрагментами галофитных (бескильница тонкоцветковая (*Puccinellia tenuiflora*) и крупнопыльниковая (*P. macranthera*)) лугов.

Для куандинско-манзурского участка типичны овсяницевые (овсяница ленская (*Festuca lenensis*)) и мятликовые (мятлик разноцветный (*Poa botrioides*)), местами смешанные мелкодерновинно-злаковые с разнотравьем (кобрезия нителлистная (*Kobresia filifolia*), остролодочник шишковидный (*Oxytropis strobilacea*), соссурия саянская (*Saussurea sajanensis*), лапчатка снежная (*Potentilla nivea*)) степи в сочетании с зарослями степных кустарников (кизильник черноплодный, спирея средняя и пушистая (*Spiraea pubescens*), смородина двуиглая (*Ribes diacantha*)), кобрезиевников (кобрезия нителлистная) и осочников (осока стоповидная (*Carex pediformis*)).

Приольхонско-ольхонский участок характеризуется житняковыми, ковыльно-житняковыми (житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), ковыль Крылова (*Stipa krylovii*)), местами разнотравно-овсяницево-житняковыми (житняк гребенчатый, овсяница ленская, полынь серебристая (*Artemisia argrophylla*), остролодочник шишковидный) с кобрезией простоватой (*Kobresia simpliciuscula*) степями в сочетании с тонконоговыми и крупнотравными (серпуха васильковая (*Serratula centauroides*), скабиоза венечная (*Scabiosa comosa*)) степями. Встречаются здесь также полынные (полынь холодная (*Artemisia frigida*)) и низкоразнотравные (хамеродос алтайский (*Chamaerhodes altaica*), арктогерон злаковый (*Arctogeron gramineum*), пустынная волосовидная (*Arenaria capillaries*) и др.) литофильные степи в сочетании с типчаковыми и петрофитноразнотравно-мелкодерновиннозлаковыми (ковыль Крылова, овсяница ленская, житняк гребенчатый, лук Эдуарда (*Allium eduardii*), лапчатка шелковая (*Potentilla sericea*), горичник влагалищный (*Peucedanum vaginatum*), змеголовник вонючий (*Dracocephalum foetidum*)) группировками.

Первые два участка степей приурочены, как уже говорилось выше, к субмеридиональным псевдокотловинам речных долин, засушливые климатические условия в которых обеспечиваются более высокими прилегающими водоразделами, занятыми лесной растительностью. Этот котловинный эффект ветровой засушливой тени наиболее ярко проявляется в Приольхонье и на о. Ольхон, для которых двойным барьером выступают Верхоленская возвышенность и Приморский хребет.

Степная флора региона берет свое начало в позднем плиоцене, когда на юге отмечалась сухая саванноидная растительность [4, 27], на базе которой затем сформировались бореальные степные формации. На ледниковых и межледниковых этапах плейстоцена степи, обогащенные монголо-китайскими флористическими комплексами, приобрели современный облик [28]. В более умеренных западных секторах степной растительности развиты разнотравно-злаковые заволжско-казахстанские степные сообщества, а в восточных более сухих районах Приольхонья уже доминируют мелкозлаковые и травяные степи монголо-китайского флорогенетического типа.

В настоящее время степи западных участков в значительной степени распаханы, и их растительные сообщества приурочены к хорошо инсолированным склонам водоразделов. В Приольхонье и на Ольхоне степи были сильно нарушены перевыпасом скота, и в настоящее время идет процесс частичного восстановления коренной структуры. Все степные сообщества в той или иной степени нарушены пожарами и другими антропогенными факторами (рекреация и др.), но они быстрее, чем леса, восстанавливают свою ценотическую структуру.

Современные климатические изменения вряд ли приведут к территориальному расширению степей в ближайшем будущем, но определенно могут стать причиной дальнейшей ксерофитизации флористического состава степных сообществ, особенно на хорошо инсолируемых склонах, и уменьшения роли степных кустарников в сообществах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Картографический анализ структуры растительности Предбайкалья показал ее гетерогенное и гетерохронное происхождение. По характеру своих ценоотических проявлений она уникальна, о чем свидетельствует наличие на относительно небольшой территории широкого спектра растительных ассоциаций и формаций, представляющих генетически различные типы растительности — высокогорный (горно-тундровый и альпинотипно-луговой) и бореальный (таежно-лесной и степной), доминирующих в настоящее время в Северной Азии. Здесь проходит много флористических и ценоотических рубежей, имеющих важное биогеографическое значение. Они, с одной стороны, отражают прошедшие эволюционные процессы в растительности и природной среде в целом, а с другой — указывают на динамический потенциал возможных изменений в растительности в условиях глобальных изменений климата.

Генетические связи ценоотической структуры современного растительного покрова Предбайкалья четко просматриваются через регионально-типологические категории растительности, приведенные на карте и в легенде к ней, и указывают на глубинную взаимосвязь современной растительности с ландшафтно-географическими (природными) областями — Южной Сибирью, Средней Сибирью, Байкало-Джугджурией и другими, где проходили ее филогенетические процессы на фоне общей эволюции природной среды. Все эти связи и определяют большое ценоотическое разнообразие современной растительности Предбайкалья.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (15–05–01644) и проекта № 0329–2016–0008 (Северо-восток Евразии в позднем плейстоцене–раннем голоцене: культурная динамика, геохронология, развитие природной среды).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бояркин В. М. История физико-географического изучения территории Иркутской области. — Иркутск: Изд-во Ирк. ун-та, 1984. — 113 с.
2. Номоконов Л. И., Фролова М. В., Пешкова Г. А. Геоботаническая карта Иркутской области. М-б 1:4 000 000 // Атлас Иркутской области. — М.; Иркутск: ГУГК СССР, 1962. — С. 84–85.
3. Белов А. В. Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование — 1972. — Л.: Наука, 1973. — С. 16–30.
4. Белов А. В. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. — Новосибирск: Наука, 1985. — 160 с.
5. Белов А. В., Безрукова Е. В., Соколова Л. П., Абзаева А. А., Летунова П. П., Фишер Е. Э., Орлова Л. А. Растительность Прибайкалья как индикатор глобальных и региональных изменений природных условий Северной Азии в позднем кайнозое // География и природ. ресурсы. — 2006. — № 3. — С. 5–18.
6. Bezrukova E. V., Tarasov P. E., Solovieva N. A., Krivonogov S. K., Riedel F. Last glacial–interglacial vegetation and environmental dynamics in southern Siberia: Chronology, forcing and feedbacks // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 2010. — Vol. 296, Issues 1–2. — P. 185–198.
7. Bezrukova E. V., Belov A. V., Orlova L. A. Holocene vegetation and climate variability in North Pre-Baikal Region, East Siberia, Russia // Quaternary International. — 2011. — Vol. 237. — P. 74–82.
8. Prokopenko A., Bezrukova E., Khursevich G., Solotchina E., Kuzmin M., Tarasov P. Climate in continental interior Asia during the longest interglacial of the past 500 000 years: the new MIS 11 records from Lake Baikal, SE Siberia // Climate of the Past. — 2010. — Vol. 6. — P. 31–48.
9. Mackay A. W., Bezrukova E. V., Leng M. J., Meaney M., Nunes A., Piotrowska N., Self A., Shchetnikov A. A., Shilland E., Tarasov P. E., Wang L., White D. Aquatic ecosystem responses to Holocene climate change and biome development in boreal, central Asia // Quaternary Sci. Rev. — 2012. — Vol. 41. — P. 119–131.
10. Shchetnikov A. A., Bezrukova E. V., Maksimov F. E., Kuznetsov V. Yu., Filinov I. A. Environmental and climate reconstructions of the Fore-Baikal area during MIS 5-1: Proxies from sediments of the Ust-Oda section (Siberia, Russia) [Электронный ресурс]. — <http://dx.doi.org/10.1016/j.jseae> (дата обращения 03.03.2017).
11. Gibbard Ph. L., Head M. J., Walker M. J. C. and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma // Journ. of Quaternary Science. — 2010. — N 25 (2). — P. 96–102.
12. Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темной тайги. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 156 с.
13. Безрукова Е. В., Белов А. В., Летунова П. П., Кулагина Н. В. Отклик природной среды Ангаро-Ленского плато на глобальные изменения климата в голоцене // Геология и геофизика. — 2014. — Т. 55, № 4. — С. 594–604.

14. Imbrie J., Hays J. D., Martinson D. G., McIntyre A., Mix A. C., Morley A. J., Paces N. G., Prell W. L., Shackleton N. J. The orbital theory of Pleistocene climate: Support from a revised chronology of the marine $\delta^{18}\text{O}$ record, in Milankovitch and Climate // Understanding the Response to Astronomical Forcing. — Dordrecht: Reidel, 1984. — P. 269–305.
15. Kawamura K., Parrenin F., Lisiecki L., Uemura R., Vimeux F., Severinghaus J. P., Hutterli M. A., Nakazawa T., Aoki Sh., Jouzel J., Raymo M. E., Matsumoto K., Nakata H., Motoyama H., Fujita Sh., Goto-Azuma K., Fujii Yo., Watanabe O. Northern Hemisphere forcing of climatic cycles over the past 360,000 years implied by accurately dated Antarctic ice cores // Nature. — 2007. — N 448. — P. 912–916.
16. Berger A., Crucifix M., Hodell D. A., Mangili C., McManus J. F., Otto-Bliesner B., Pol K., Raynaud D., Skinner L. C., Tzedakis P. C., Wolff E. W., Yin Q. Z., Abe-Ouchi A., Barbante C., Brovkin V., Cacho I., Capron E., Ferretti P., Ganopolski A., Grimalt J. O., Hönisch B., Kawamura K., Landais A., Margari V., Martrat B., Masson-Delmotte V., Mokeddem Z., Parrenin F., Prokopenko A. A., Rashid H., Schulz M., Vazquez Riveiros N. Past interglacials working group of PAGES interglacials of the last 800,000 years // Reviews of Geophysics. — 2016. — Vol. 54. — P. 162–219.
17. Walker M., Johnsen S., Rasmussen S.-O., Popp T., Steffensen J.-P., Gibbard Ph., Hoek W., Lowe J., Andrews J., Björck S., Cwynar L. S., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt Th., Lowe D. J., Nakagawa T., Newnham R., Schwander J. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records // Journ. of Quaternary Science. — 2009. — N 24 (1). — P. 3–17.
18. Безрукова Е. В., Кривоногов С. К., Абзаева А. А., Вершинин К. Е., Летунова П. П., Орлова Л. А., Такахара Х., Миеси Н., Накамура Т., Крапивина С. М., Кавамуро К. Ландшафты и климат Прибайкалья в позднеледниковье и голоцене по результатам комплексных исследований торфяников // Геология и геофизика. — 2005. — Т. 46, № 1. — С. 21–33.
19. Tarasov P., Bezrukova E., Karabanov E., Nakagawa T., Wagner M., Kulagina N., Letunova P., Granoszewski W., Riedel F. Vegetation and climate dynamics during the Holocene and Eemian interglacials derived from Lake Baikal pollen records // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. — 2007. — Vol. 252. — P. 440–457.
20. Епова Н. А. К истории растительности Хамар-Дабана // Научные чтения памяти М. Г. Попова. — Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. — Вып. 2. — С. 45–67.
21. Плешанов А. С., Плешанова Г. И. Вяз японский в Бурятии // Исследования флоры и растительности Забайкалья: Материалы регион. науч. конф. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. ун-та, 1998. — С. 16–18.
22. Сочава В. Б. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 522–536.
23. Мальшев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1965. — 308 с.
24. Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. — Новосибирск: Наука, 1979. — 188 с.
25. Безрукова Е. В., Белов А. В. Эволюция растительности на северо-востоке Лено-Ангарского плато в среднем-позднем голоцене // География и природ. ресурсы. — 2010. — № 1. — С. 90–99.
26. Гиббард Ф. Л. Четвертичная система (период) и ее основные подразделения // Геология и геофизика. — 2015. — Т. 56, № 4. — С. 873–875.
27. Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. — М.: Наука, 1972. — 207 с.
28. Лавренко Е. М. О растительности плейстоценовых и перигляциальных степей СССР // Бот. журн. — 1981. — Т. 66, № 3. — С. 313–327.

Поступила в редакцию 10 августа 2017 г.