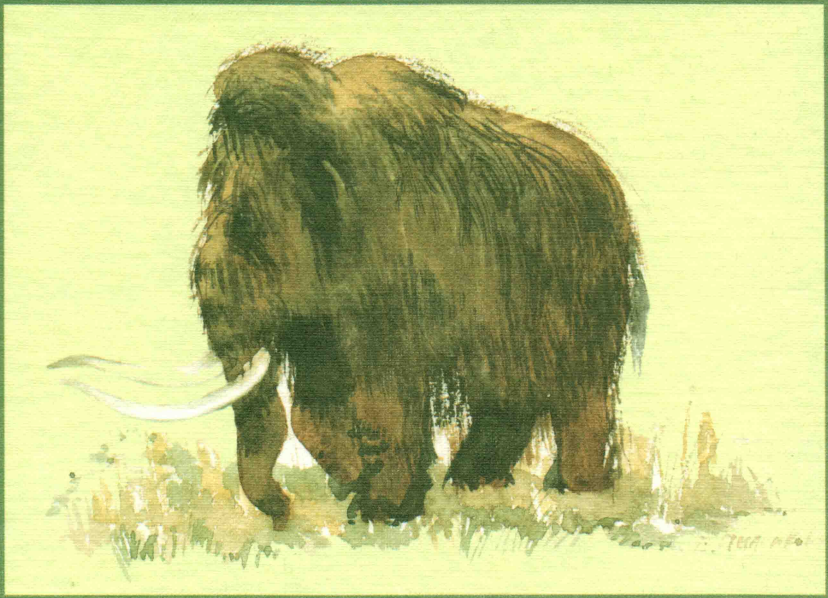


ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЫ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПЛЕЙСТОЦЕНА К ГОЛОЦЕНУ

(24 – 8 тыс. л. н.)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт географии

Европейская ассоциация по изучению четвертичных млекопитающих

А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен,
Ш. Бохнкке, П.А. Косинцев, И. Мол, А.Ю. Пузаченко,
А.Н. Симакова, Н.Г. Смирнов, А. Верпоорте,
И.Б. Головачев

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЫ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПЛЕЙСТОЦЕНА К ГОЛОЦЕНУ (24 – 8 тыс. л. н.)

Коллективная монография

Ответственные редакторы
А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2008

УДК 551.79(4) + 551.807(4)
ББК Д432-72-995(4)

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / Отв. ред. А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 556 с.

В книге приведены реконструкции териокомплексов, растительных сообществ и экосистем Европы в переходный период от плейстоцена к голоцену. Реконструкции выполнены на основе обширных палеобиологических сведений, сконцентрированных в электронные базы данных, с применением математических методов. Книга проиллюстрирована многочисленными картами ареалов млекопитающих и растений, а также экосистем Европы для ряда последовательных временных интервалов рассматриваемого периода.
Для специалистов географов, биологов, палеонтологов.

Ответственные редакторы:
д-р геогр. наук *А.К. Маркова* (Институт географии РАН, Москва)
проф. *Т. ван Кольфсхотен* (Лейденский университет, Нидерланды)

Рецензенты:
д-р геогр. наук, проф. *А.А. Тишков*
д-р геогр. наук, проф. *А.А. Свиточ*

Рисунок на обложке: Мамонт *Mammuthus primigenius.*
Художник *Е.О. Пыленкова*

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) по проекту № 07-05-07029

РФФИ

© А.К. Маркова и др., 2008
© Институт географии РАН, 2008
© Товарищество научных изданий КМК, 2008

ISBN 978-5-87317-456-0

A.K. Markova, T. van Kolfschoten,
S. Bohncke, P.A. Kosintsev, J. Mol, A.Yu. Puzachenko, A.N. Simakova,
N.G. Smirnov, A. Verpoorte, I.B. Golovachev

EVOLUTION OF EUROPEAN ECOSYSTEMS DURING PLEISTOCENE – HOLOCENE TRANSITION (24 – 8 KYR BP)

Collective monograph

Responsible editors
Anastasia K. Markova and Thijs van Kolfschoten

KMK Scientific Press

Moscow ❖ 2008

Evolution of the European Ecosystems during Pleistocene – Holocene transition (24 – 8 кyr BP)/ Edited by Anastasia Markova and Thijs van Kolfschoten. 2008. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 556 p.

This book provides detailed reconstructions of mammal assemblages, vegetation communities and ecosystems of Europe during the Pleistocene-Holocene transition. The reconstructions are based on palaeobiological data, united in databases and with help of mathematic methods. Reconstructions are made for the five most successful time intervals. The text is illustrated by numerous maps of mammal and plant ranges, mammal assemblages, plant communities and European ecosystems. The publication is intended for geographers, biologists, and palaeontologists.

Editors in chief:
Dr. of Geographical Sciences *Anastasia K. Markova*
(Institute of Geography RAS, Moscow)
Prof. *Thijs van Kolfschoten*
(Faculty of Archaeology, Leiden University, The Netherlands)

Reviewers:
Dr. of Geographical Sciences, Prof. *A.A. Tishkov*
Dr. of Geographical Sciences, Prof. *A.A. Svitoch*

The figure on the cover sheet: Woolly mammoth *Mammuthus primigenius*. Painted by *E.O. Pylenkova*

© A.K. Markova et al., 2008
© Institute of Geography, RAS, 2008
© KMK Scientific Press Ltd., 2008

ISBN 978-5-87317-456-0

Введение

Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова

Переход от плейстоцена к голоцену, от последнего оледенения к голоценовому межледниковью, характеризовался резкими перестройками биоты Земли. Они ярко проявились в Северном полушарии, в том числе и на территории Европы. В последние десятилетия был накоплен значительный палеобиологический материал, характеризующий эти изменения. В некоторых странах Европы созданы обширные базы данных, включающие палинологические и териологические материалы. Однако эти сведения, как правило, характеризуют лишь отдельные регионы Европы и не охватывают всю территорию этой части света. Участниками данной работы была предпринята попытка объединить палеобиологические материалы в единую базу данных, с тем чтобы провести их совместный анализ и выявить особенности экосистем Европы в разные интервалы рассматриваемого переходного периода; установить основные тренды и темпы их перестройки под влиянием климатических изменений; реконструировать региональные особенности экосистем.

Данная работа проводилась в течение 2001–2004 гг. коллективом голландских и российских ученых, объединенных проектом Нидерландской организации по научным исследованиям (NWO) и РФФИ «Эволюция комплексов млекопитающих и растительных сообществ в Западной, Центральной и Восточной Европе в конце плейстоцена – начале голоцена (24–8 тыс. л. н.)». Исследовательская группа включала специалистов разного профиля: териологов (Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова, Н.Г. Смирнов, П.А. Косинцев, И.Б. Головачев), палинологов (Ш. Бохнкке, А.Н. Симакова), археолога (А. Верпоорте), специалиста по перигляциальным процессам (И. Мол), специалиста по математической обработке данных и электронному картографированию (А.Ю. Пузаченко). В сборе исходных материалов также помогала Лизелотт Таккен (Нидерланды). Келли Феннема и Наоми Принс (Нидерланды) оказали существенную помощь при редактировании английского текста. Перевод на русский язык глав, написанных голландскими специалистами, был осуществлен А.Ю. Пузаченко, А.Н. Симаковой и А.К. Марковой. Большая помощь в редактировании главы 7 оказана проф. Н.Б. Леоновой (МГУ).

В объединенные базы данных с териологическими и палинологическими материалами вошли сведения из созданных ранее баз данных для палеобиологических материалов Западной Европы (лейденская, кембриджская териологическая и западноевропейская пыльцевая базы данных) и Восточной Европы (PALEOFAUNA, PALEOFLORA). Кроме того, объединенная база данных пополнялась сведениями из новейших публикаций и последних собственных исследований авторов данной работы.

Для наиболее полного отражения биотических изменений на территории Европы при переходе от плейстоцена к голоцену были привлечены палеобиологические материалы, охватывающие период от 24 до 8 тыс. л. н., включающие интервалы: наиболее сильного похолодания последнего оледенения (24–17 тыс. л. н.), позднеледниковья (17–12,4 тыс. л. н.), межстадиальных потеплений бёллинг-аллерёд (12,4–10,9 тыс. л. н.), стадиального похолодания поздний дриас (10,9 – 10,2 тыс. л. н.) и раннего голоцена (10,2–8 тыс. л. н.). Все палеобиологические материалы рассматривались согласно этим временным интервалам, при этом в базы данных были включены лишь материалы из местонахождений, датированных радиоуглеродным методом.

Применение математических методов способствовало оперативному анализу полученных данных и исключало возможность субъективного подхода к интерпретации. Электронное картографирование проводилось для реконструкции ареалов отдельных индикаторных видов растений и животных, ареалов териокомплексов и растительных сообществ прошлого, а также основных экосистем 24-8 тыс. л. н., согласно выделенным пяти временным срезам. Впервые с такой полнотой была реконструирована биота Европы в этот драматический период резкого перехода от перигляциальных экосистем конца последнего оледенения к зональным экосистемам голоценового межледниковья. Большое внимание было уделено особенностям расселения и хозяйственной деятельности человека на протяжении этого времени; зависимости расселения от условий окружающей среды, в том числе от наличия промысловых видов млекопитающих.

Проведенные реконструкции экосистем пяти интервалов конца плейстоцена – раннего голоцена впервые позволяют проследить последовательность биотических изменений на территории Европы, их направленность, скорость, региональные особенности. Полученные данные послужат основой при создании сценариев изменения природы будущего под влиянием климатических изменений разной направленности и интенсивности.

Introduction

Thijs van Kolfschoten and Anastasia Markova

The transition between the Pleistocene and Holocene, i.e. between the last glaciation and the Holocene interglacial, was characterized by drastic changes in Earths biota, clearly revealed in the Northern Hemisphere. Huge amounts of palaeobiological data, characterizing these changes, have been collected during past few decades. Several extensive databases with palaeobotanical (mainly palynological) data and palaeotheriological data were elaborated in a number of European countries. However, these data are related to separate regions of Europe and do not cover the entire territory of northern Eurasia. The participants of the project called «The evolution of the mammalian fauna and flora in Western, Central and Eastern Europe during the Pleistocene – Holocene transition (25 – 10 kyr B.P.)» attempted to unite palaeobiological data in a joint database, and to analyze them together and elucidate the peculiarities of the European ecosystems during different temporal intervals of the Late Pleistocene-Holocene transition. Another goal was to distinguish the main trends in ecosystem evolution under climatic changes and to reconstruct their regional peculiarities.

A group of Dutch and Russian scientists carried out this research in the frame of the cooperation between The Netherlands Organization on Scientific Research (NWO) and the Russian fundamental basic research foundation (RFBR). The team of Dutch/Russian researchers included specialists of different profiles: researchers of fossil mammals (Thijs van Kolfschoten, Anastasia Markova, Nikolai Smirnov, Pavel Kosintsev, and Ilya Golovachev), palynologists (Alexandra Simakova and Sjoerd Bohncke), an archaeologist (Alexander Verpoorte), a specialist in periglacial processes (Joanne Mol) and a specialist in mathematical analysis and electronic mapping (Andrei Puzachenko). Liselotte Takken helped collecting Western European mammalian data. Kelly Fennema and Naomi Prins assisted in editing the English language. A.Yu. Puzachenko, A.N. Simakova and A.K. Markova translated the chapters written by the Dutch researchers into Russian. Prof. N.B. Leonova gives effectual help in editing of Chapter 7.

Data from several Russian and Western European databases, elaborated earlier, were united in a joint database, including the Leiden database, the Cambridge Stage 3-database, a Western European pollen database and PALEOFAUNA and PALEOFLORA databases for Eastern Europe. The joint database was completed with additional data from recent publications and from recent studies by the participants of the project.

In order to get an idea about biotic changes during the Late Pleistocene-Holocene transition we divided the period between 24 and 8 kyr. B.P. into 5 intervals: the Last Glacial Maximum (LGM) (24–17 kyr BP), the Late Glacial transition (LGT) (17–12.4 kyr BP), the Bølling/Allerød Interstadial complex (BAIC) (12.4–10.9 kyr BP), the Younger Dryas (YD) stadial cooling (10.9–10.2 kyr BP) and the Early Holocene (10.2–8 kyr BP).

Well-dated palaeobiological data of Europe (accompanied by radiocarbon dates) were collected to analyse the ecosystems for the different temporal intervals. These analyses were carried out with help of mathematical methods, excluding subjective interpretations of the dataset. We also carried out electronical mapping of plant and mammal distribution, geographical ranges of mammal assemblages, plant communities and ecosystems for the 5 intervals. This research, for the first time, comprises a detailed reconstruction of European biota, during the dramatic time of transition between periglacial ecosystems of the last glaciation and the forming of zonal ecosystems of the Holocene interglacial. The peculiarities of human occupation and economic activities of Late Paleolithic and Mesolithic people, their dependence on the climate, environmental conditions and game dependency is analysed in chapter 7.

Reconstructing European ecosystems during the five successive intervals of the Late Pleistocene – Holocene transition permits to elucidate the evolution of biotic changes for the first time and explains their trends, rates and regional peculiarities. The data presented in this book could form the base for models of future European ecosystem changes under predicted climatic alternations of different intensiveness and direction.

Глава 1. Структура баз данных и географическое положение местонахождений млекопитающих и растений

А.К. Маркова, И.Б. Головачев

Chapter 1. Databases and the geographical distribution of localities

Anastasia Markova and Ilya Golovachev

При работе в рамках проекта голландской научной ассоциации и Российской академии наук «Эволюция комплексов млекопитающих и растительных сообществ в Западной, Центральной и Восточной Европе в конце плейстоцена – начале голоцена (24–8 тыс. л. н.)» были использованы две основные базы данных: PALEOFAUNA (рис. 1.1), включающая информацию о местонахождениях млекопитающих, и PALEOFLORA (рис. 1.2) с данными о разрезах с растительными остатками. Базы данных первоначально были построены в программе PARADOX, позднее были переведены в программу EXCEL. Структура этих баз данных была разработана ранее для материалов позднего плейстоцена и голоцена территории бывшего СССР (Markova *et al*., 1995). В настоящей работе, кроме того, были использованы материалы по местонахождениям позднеплейстоценовых млекопитающих из Западной и Центральной Европы, включенные в лейденскую и кембриджскую базы данных. Эти данные были объединены с материалами из базы данных PALEOFAUNA. Также были привлечены материалы из западноевропейской пыльцевой базы данных, объединенные с информацией базы данных PALEOFLORA. Материалы новых исследований фаун млекопитающих и ископаемых флор, проведенных авторами настоящей работы, а также данные из новейших публикаций были введены в объединенные базы данных. При картографических построениях были использованы реконструкции границ ледниковых щитов и горных оледенений, а также границ береговых линий, опубликованные в атласе-монографии «Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere (Late Pleistocene – Holocene)». Budapest – Stuttgart, 1992. Также были привлечены и данные более поздних реконструкций (И. Мол, гл. 3).

Материалы баз данных PALEOFAUNA и PALEOFLORA включают (рис.1.1, 1.2):

– информацию о таксономическом составе млекопитающих и растений в местонахождении;

– сведения о географическом положении местонахождений (координаты, страны, приуроченность к бассейнам рек и т.д.);

– радиоуглеродные (некалиброванные) и термолюминесцентные даты, а также всю относительную геохронологическую информацию (археологические культуры, положение местонахождения в геологическом разрезе по отношению к основным стратиграфическим слоям и т.д.);

– ссылки на литературные источники.

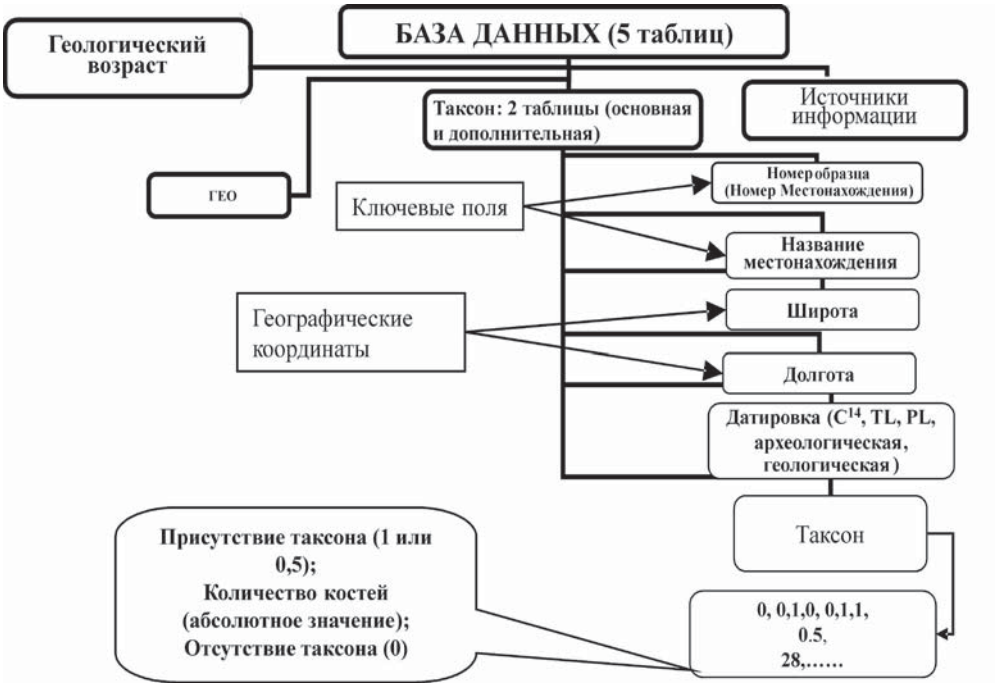


Рис. 1.1. Структура базы данных PALEOFAUNA.
Fig. 1.1. The structure of PALEOFAUNA database.

Для того чтобы выявить основные изменения териокомплексов и растительных сообществ при переходе от плейстоцена к голоцену были выделены **пять основных временных интервалов**, отличающихся по своим климатическим условиям (детальнее см. гл. 3, подготовленную И. Мол).

I. Максимальное похолодание последнего оледенения (Last Glacial Maximum) (LGM) (<=24 – >17 тыс. л. н.)

II. Позднеледниковье (Late Glacial transition) (LGT) (<17 – >=12,4 тыс. л. н.)

III. Межстадиальные потепления бёллинг – аллерёд (Bølling – Allerød Interstadial complex) (BAIC) (>=12,4 – <10,9 тыс. л. н.)

IV. Похолодание позднего дриаса (Younger Dryas) (YD) (<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.)

V. Ранний голоцен (пребореал и бореал) (Preboreal – Boreal periods of the Early Holocene) (PB–BO) (<10,2 – >=8 тыс. л. н.).

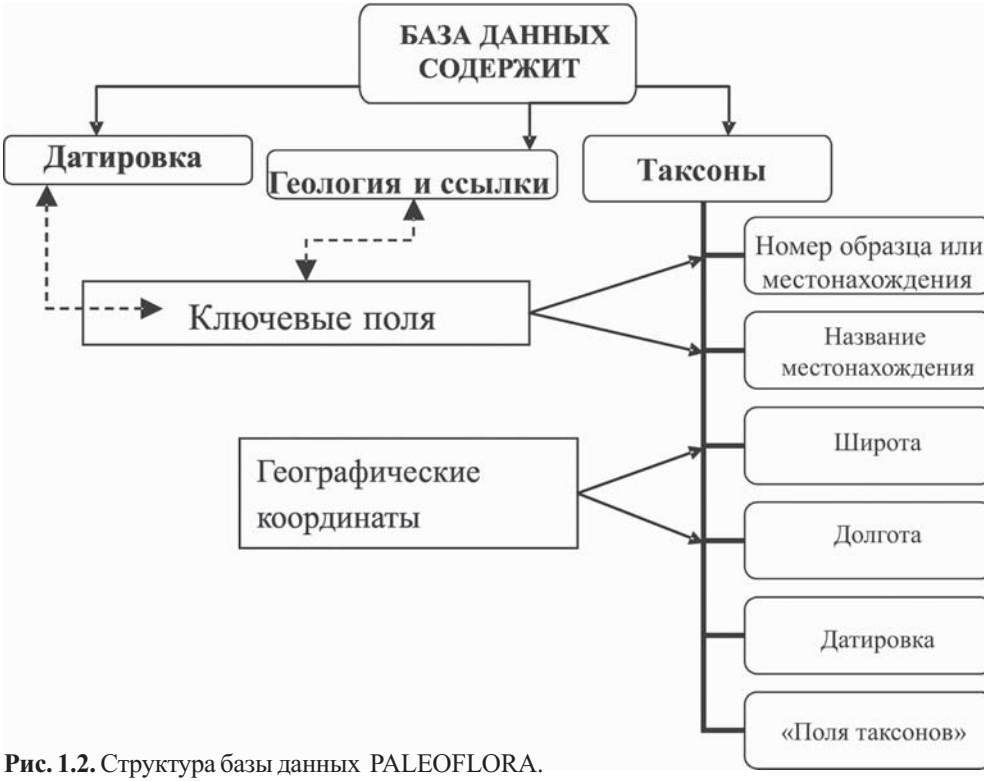


Рис. 1.2. Структура базы данных PALEOFLORA.
Fig. 1.2. The structure of PALEOFLORA database.

Географическое положение местонахождений

Распространение местонахождений млекопитающих и растений для каждого временного интервала приведено на рис. 1.3–1.12*.

Заключение

Авторами была собрана и проанализирована комплексная информация, включающая сведения из **362 европейских местонахождений млекопитающих** и из **831 разреза со спорово-пыльцевыми данными (3741 образец)**, относящихся к концу плейстоцена – раннему голоцену и датированных радиоуглеродным методом (25–8 тыс. л. н.). В данной работе использовались некалиброванные ^{14}C датировки. Эта информация была обобщена в виде электронных баз данных, созданных в программе EXCEL. Полученные данные выявили нерегулярное распространение местонахождений млекопитающих и растений на территории Европы. Существуют многочисленные «белые пятна» для всех вы-

* Условные обозначения на всех картах: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

деленных временных интервалов. Большинство местонахождений концентрируются в центральной части Европы. Такая нерегулярность связана, прежде всего, с недостаточной изученностью палеоматериалов.

В данной работе при дальнейшем анализе териологических и флористических материалов были использованы геоинформационные системы (ГИС) и комплекс математических методов. С их помощью были построены карты ареалов млекопитающих и растений, карты комплексов млекопитающих и сообществ растений, а также реконструированы палеоэкосистемы Европы для пяти основных временных интервалов конца плейстоцена – начала голоцена, различающихся по своим климатическим условиям.

Summary

Complex information from **362 European mammalian sites** and **831 spore-pollen localities (3741 samples**) related to the Late Pleistocene – Early Holocene, were collected and analyzed during this research. The collected materials indicate an irregular distribution of sites along Europe. Unfortunately, there exist gaps in all of the intervals, while most of the mammal and plant localities are concentrated in the central part of Europe. GIS and mathematical methods were used to construct maps of mammal and plant ranges, mammal assemblages and plant communities, and also to reconstruct paleoecosystems of Europe referring to five Late Pleistocene – Early Holocene intervals, distinguished by their climatic conditions.

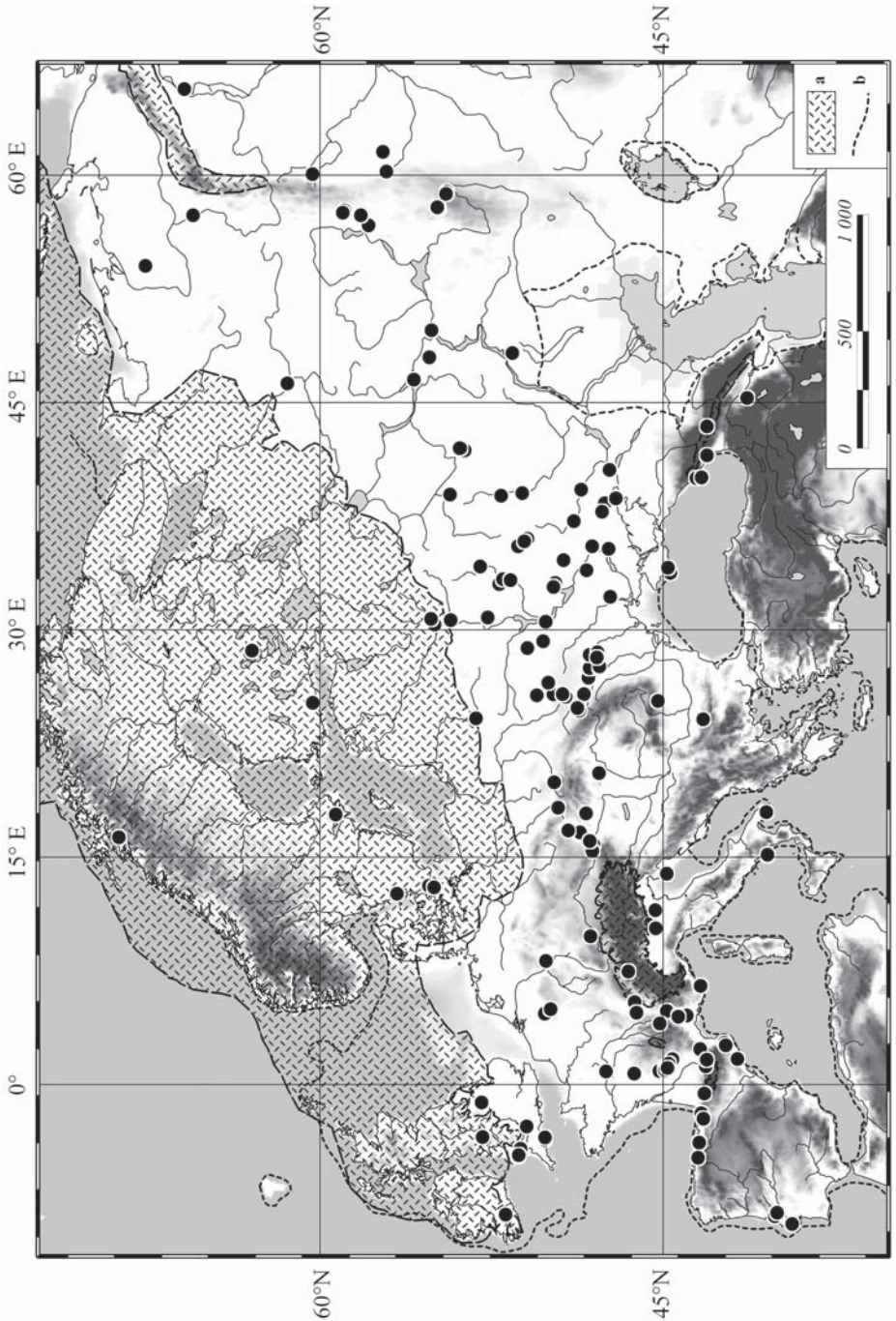


Рис. 1.3. Местонахождения млекопитающих в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 1.3. LGM mammal localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

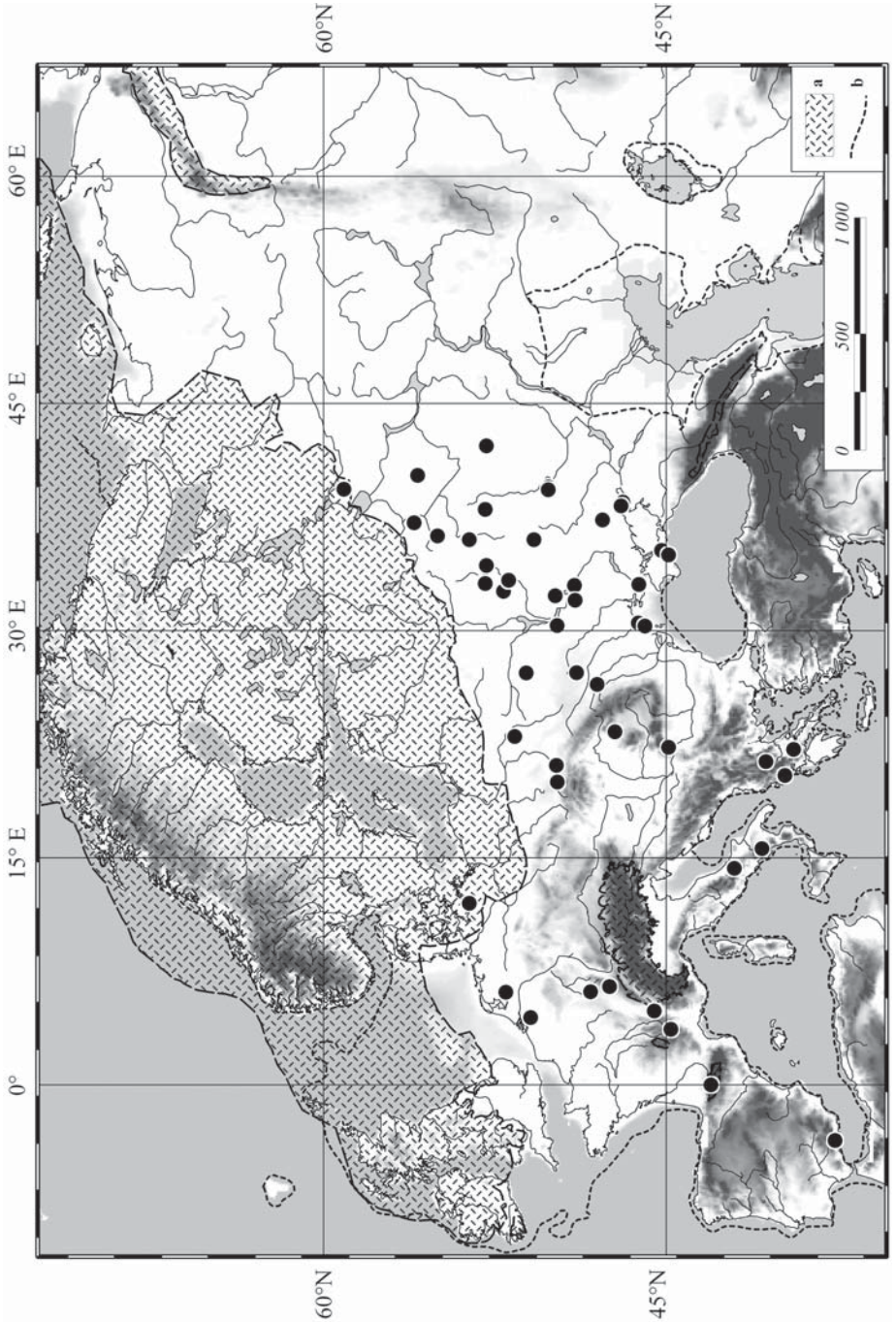


Рис. 1.4. Местонахождения растений в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM).
Fig. 1.4. LGM plant localities.

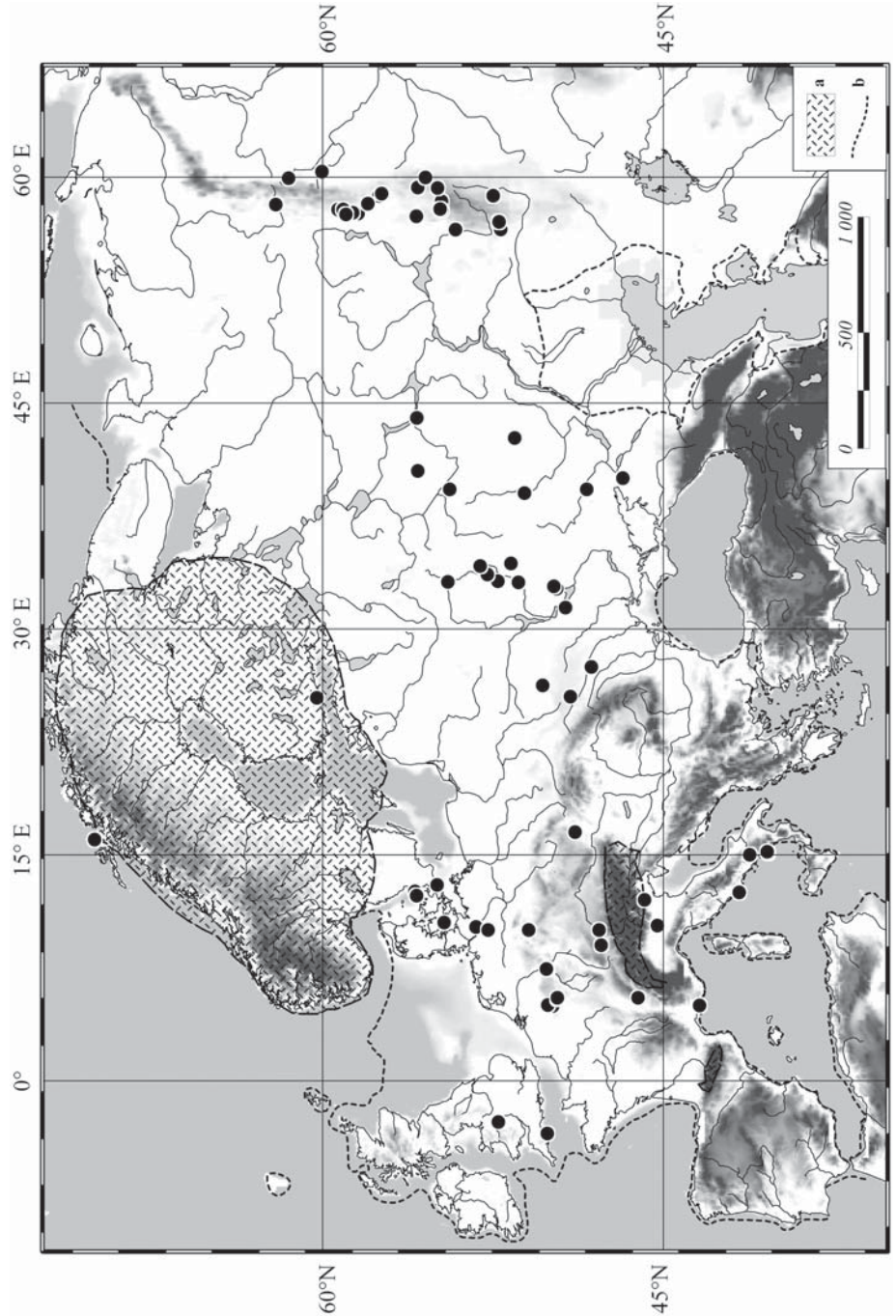


Рис. 1.5. Местонахождения млекопитающих позднеледниковья (LGT).
Fig. 1.5. LGT mammal localities.

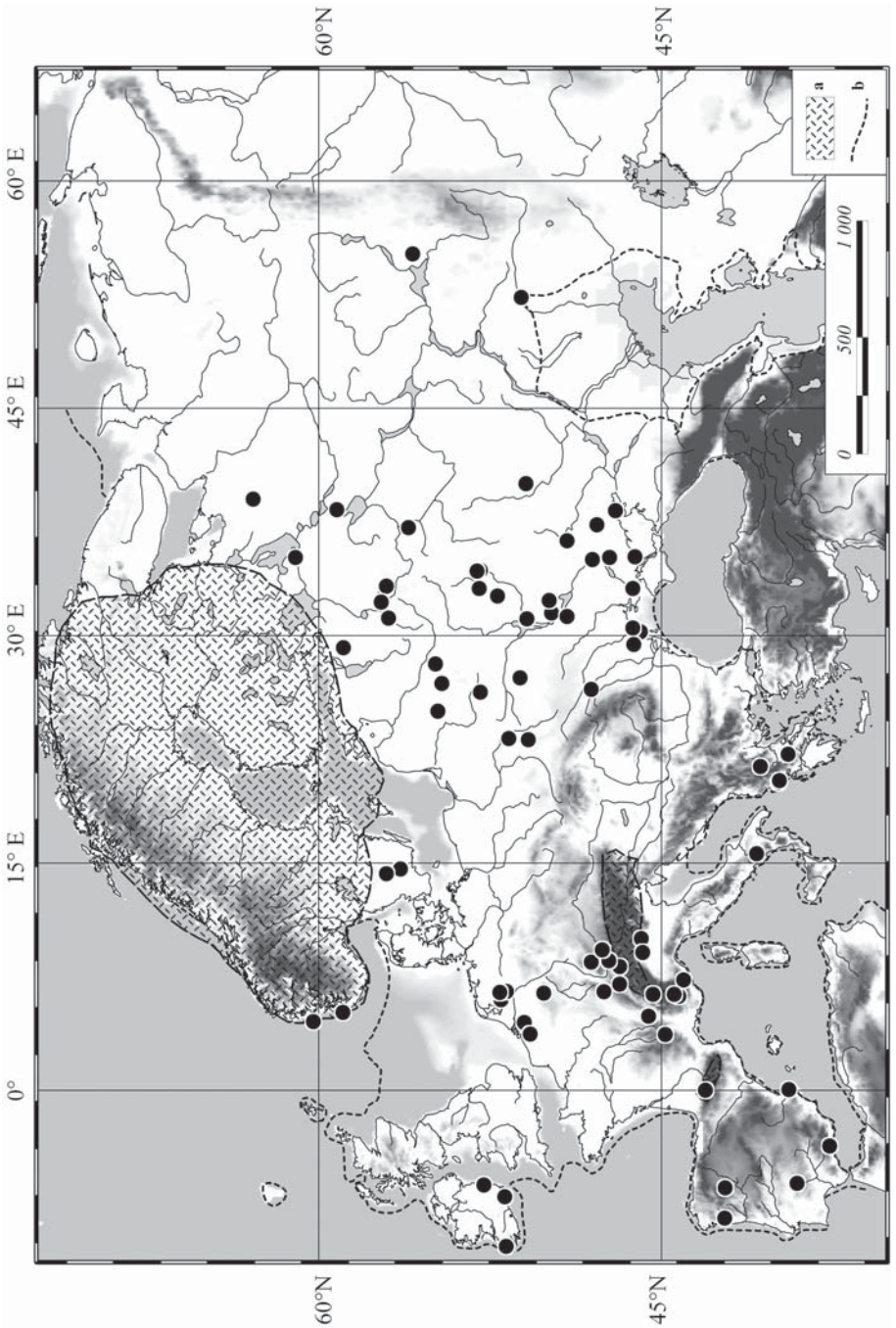


Рис. 1.6. Местонахождения растений позднеледниковья (LGT).
Fig. 1.6. LGT plant localities.

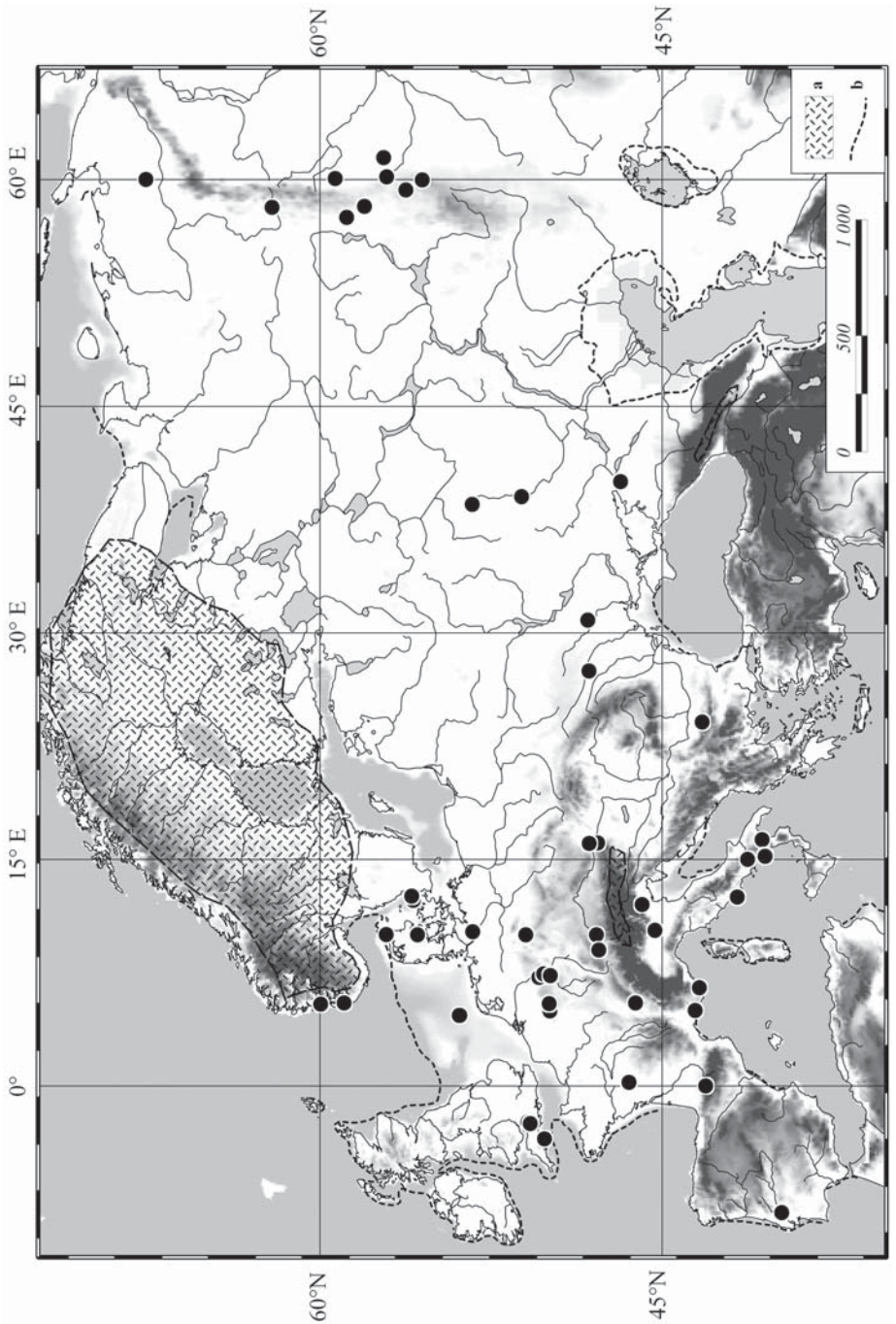


Рис. 1.7. Местонахождения млекопитающих в межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (BAIC).
Fig. 1.7. BAIC mammal localities.

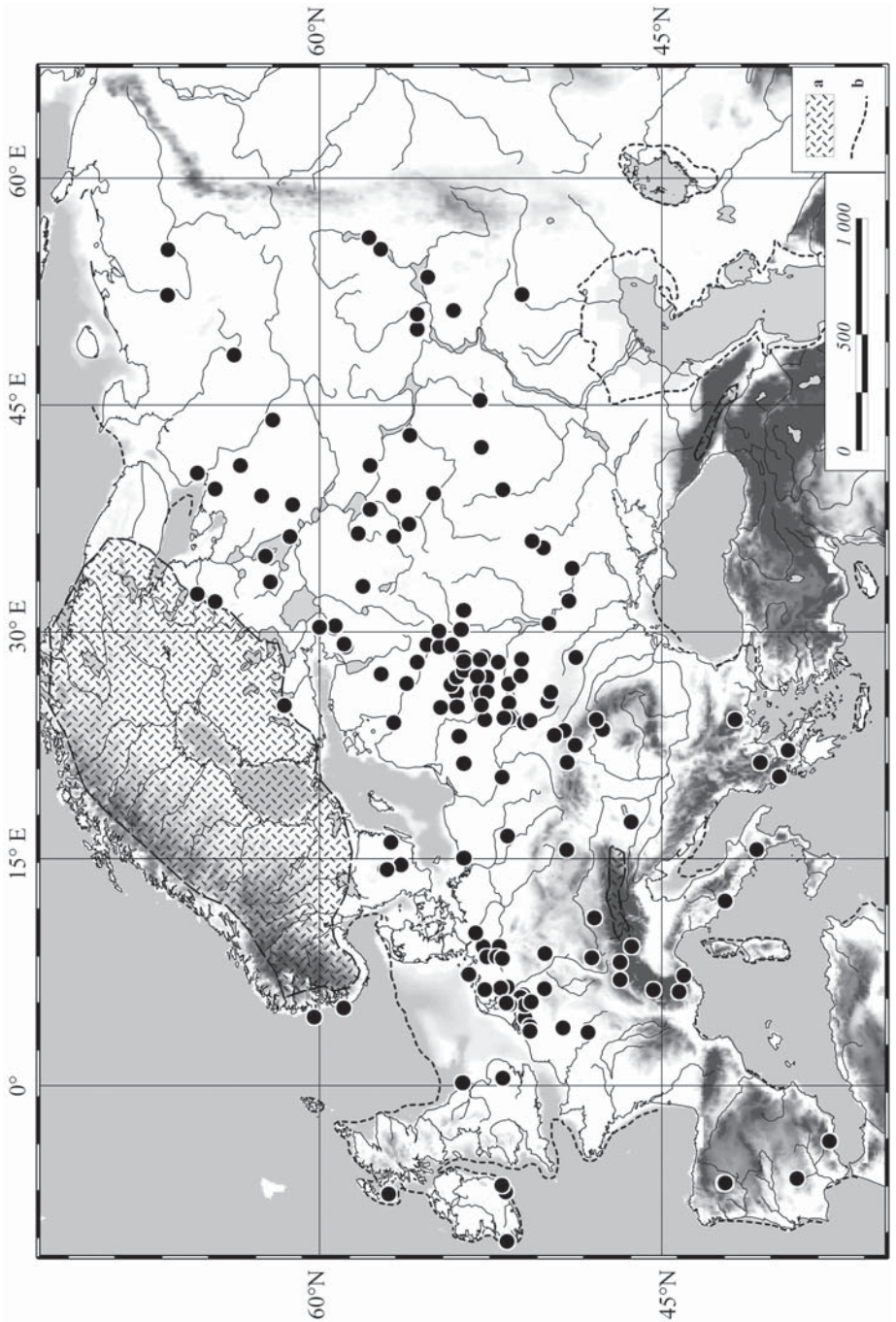


Рис. 1.8. Местонахождения растений в межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (BAIC).
Fig. 1.8. BAIC plant localities.

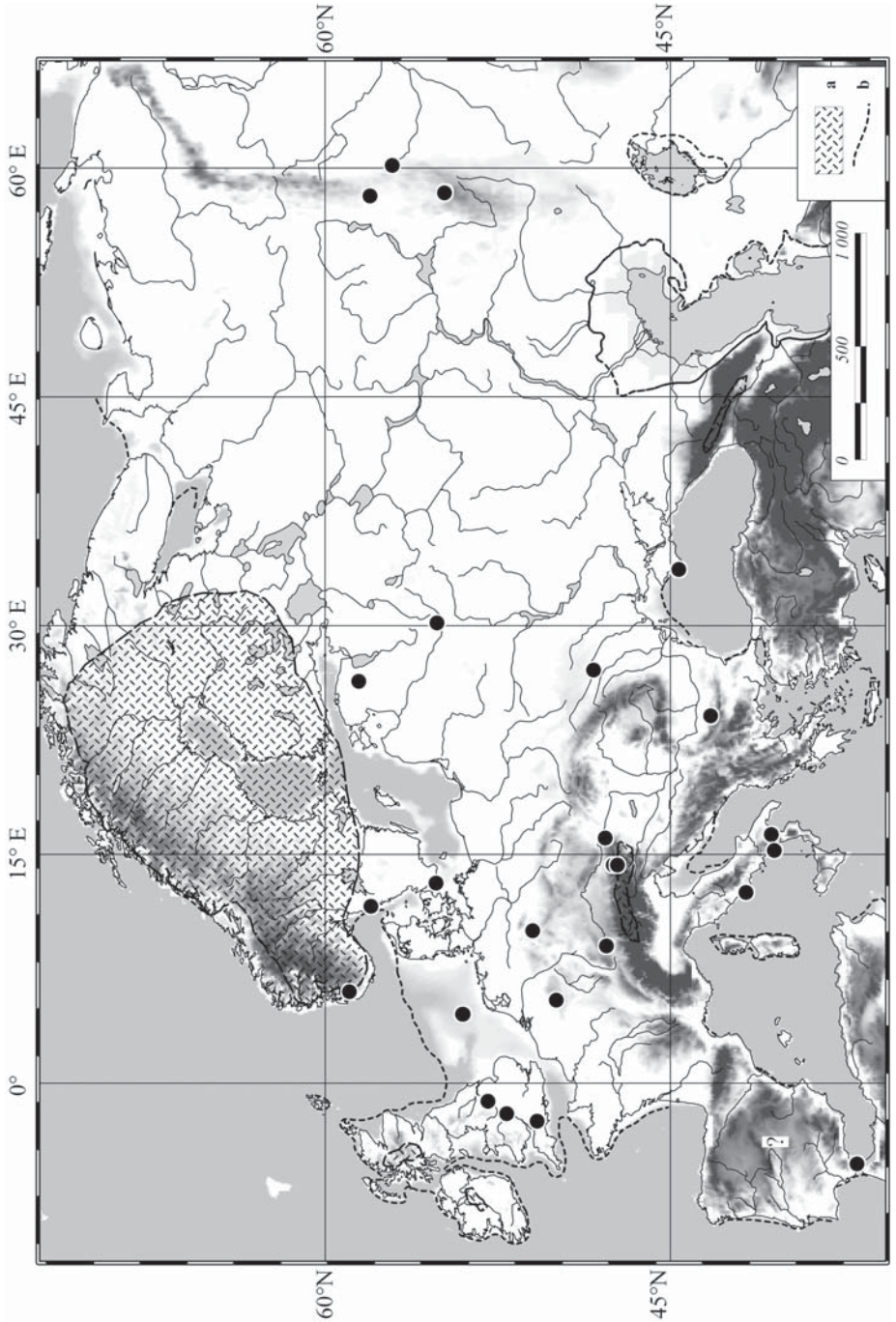


Рис. 1.9. Местонахождения млекопитающих позднего дриаса (YD).
Fig. 1.9. Younger Dryas mammal localities.

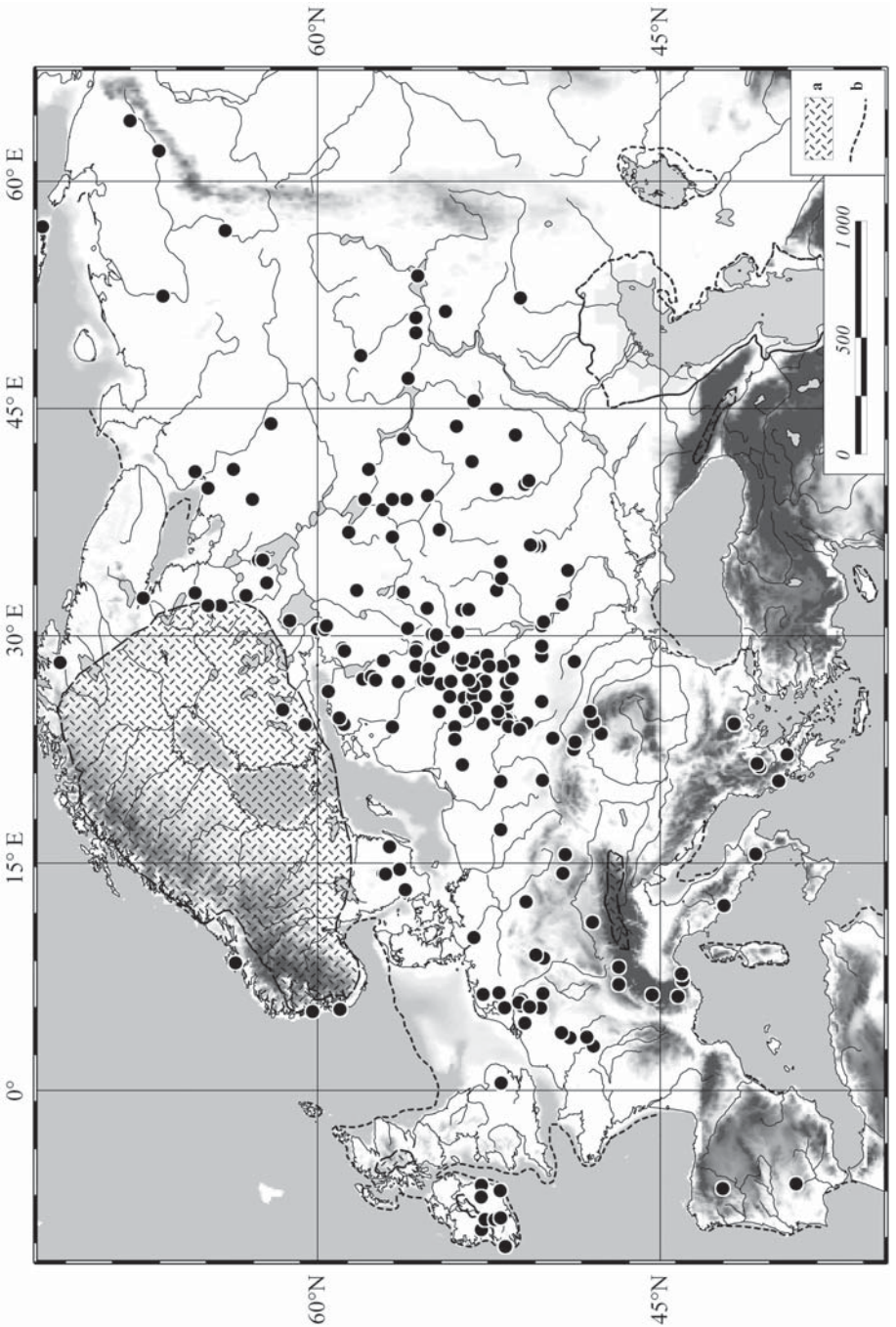


Рис. 1.10. Местонахождения растений позднего дриаса (YD).
Fig. 1.10. Younger Dryas plant localities.

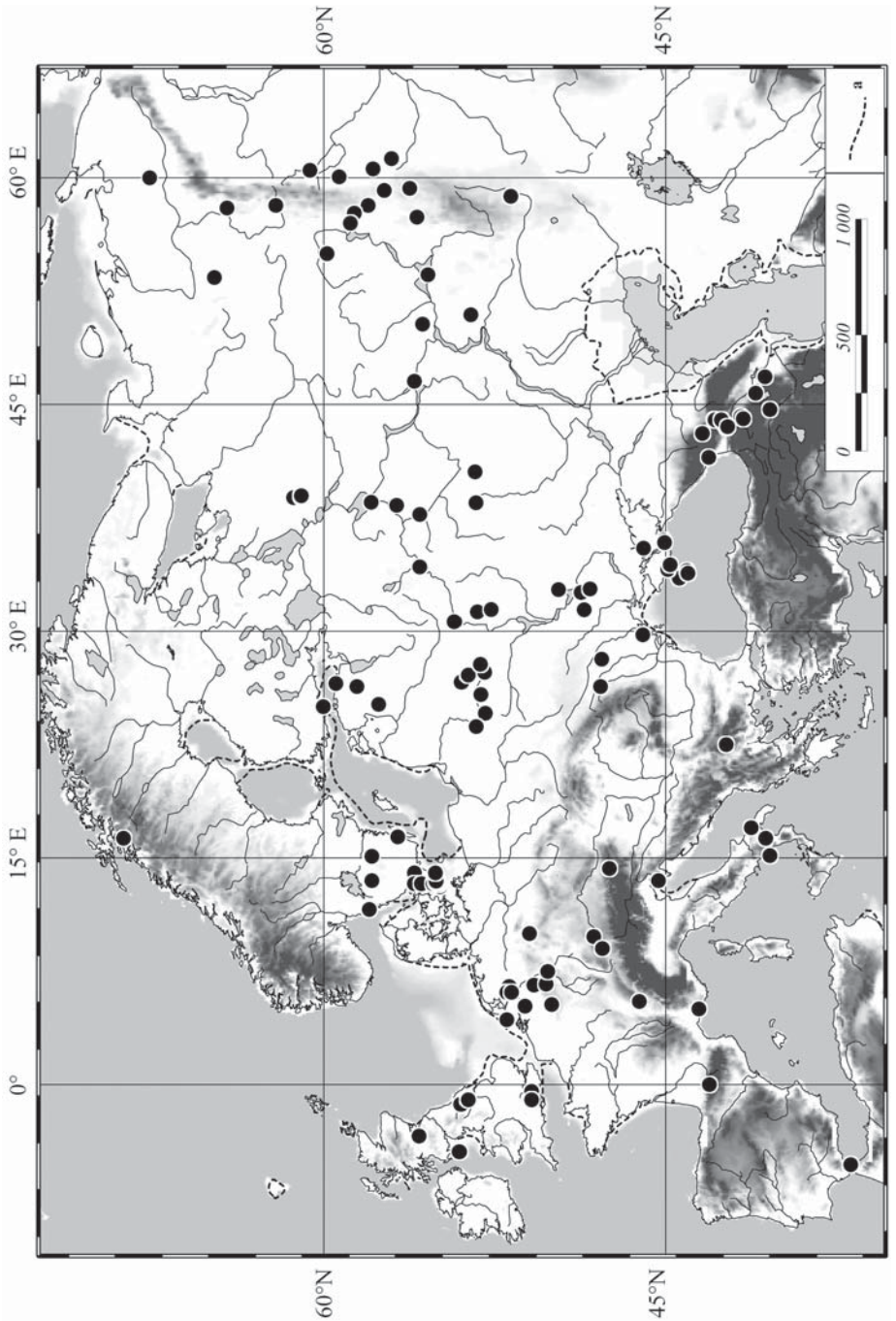


Рис. 1.11. Местонахождения млекопитающих в раннем голоцене (пребореал и бореал; PB–BO).
Fig. 1.11. PB–BO mammal localities.

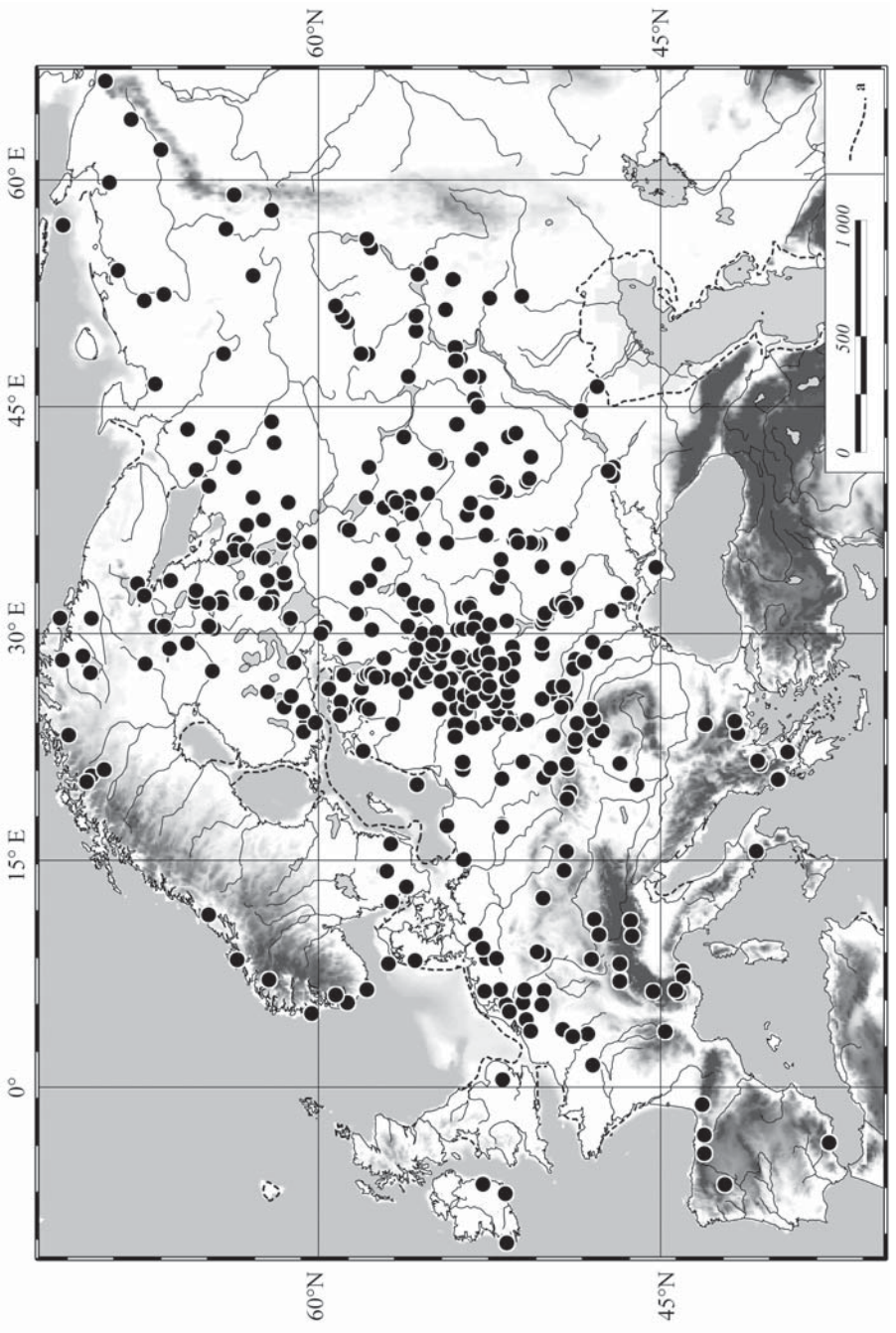
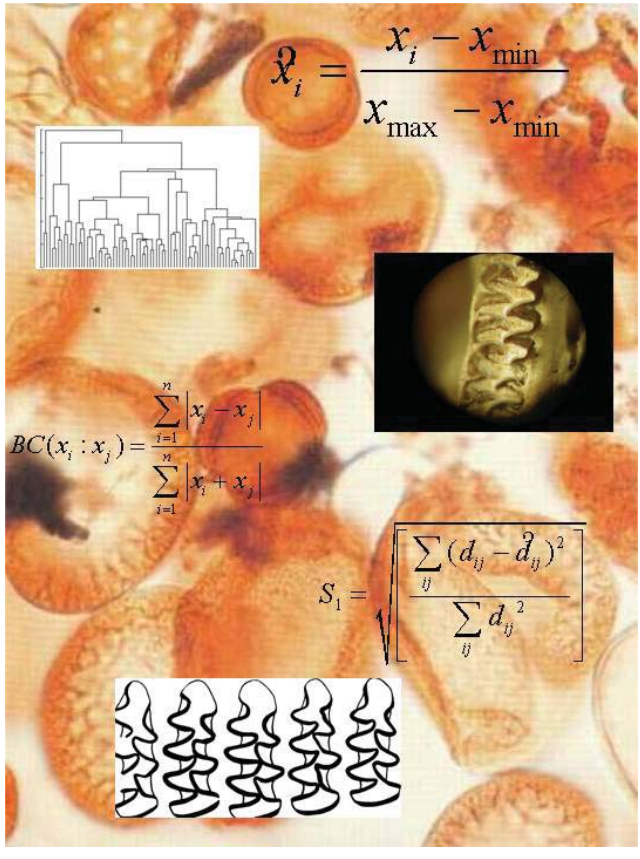


Рис. 1.12. Местонахождения растений в раннем голоцене (пребореал и бореал; PB–BO).
Fig. 1.12. PB–BO plant localities.


$\hat{x}_i = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}}$
$BC(x_i : x_j) = \frac{\sum_{i=1}^{n} |x_i - x_j|}{\sum_{i=1}^{n} |x_i + x_j|}$
$S_1 = \sqrt{\left[\frac{\sum_{ij} (d_{ij} - \hat{d}_{ij})^2}{\sum_{ij} d_{ij}^2}\right]}$

Глава 2. Методические подходы

Chapter 2. Analytic approaches

2.1. Методы интерпретации спорово-пыльцевых спектров

Ш. Бохнкке, А.Н. Симакова

2.1. Methods to interpret spore-pollen assemblages

Sjoerd Bohncke and Alexandra Simakova

Для проведения реконструкций палеорастительности и динамики основных палеофитоценозов для территории Европы в позднем плейстоцене – раннем голоцене (<=24,0 – >= 8,0 тыс. л. н.) был собран электронный банк данных (БД) для максимума поздневалдайского оледенения (<= 24,0 – >=17,0 тыс. л. н.), позднеледниковья (<17,0 – >=12,4 тыс. л. н.), межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.), стадиального похолодания позднего дриаса (<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.) и для раннего голоцена (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.).

Электронный банк данных PALEOFLORA явился основой для построения серий электронных карт как для индикаторных видов растений, характеризующих определенные растительные ценозы, так и для растительных сообществ, определяющих ландшафты в целом.

При интерпретации палинологического материала мы основывались также на данных по рецентным спектрам для различных растительных зон (Гричук, Заклинская, 1948; Федорова, 1976; Исаева-Петрова, 1979; и др.), на присутствии в спектрах индикаторных видов (Маркова и др., 2002). Кроме того, мы учитывали изменения в общем составе спектров, связанные с генезисом отложений, особенно болотного происхождения. Для палиноспектров из торфяников лесной и лесостепной зон особое внимание уделялось количеству травянистой растительности в составе спектров, так как в субфоссильных спектрах этих отложений часто завышен процент спор и занижен процент пыльцы деревьев и кустарников (Никифорова, 1977; Сурова, Кренке, 1992). При интерпретации лесных ценозов учитывалось процентное участие различных представителей древесной флоры и наличие в спектрах кустарников и плаунов, приуроченных к лесным ценозам. Например, в хвойных лесах северо-востока Европейской части России, на территории Марийской Республики и Кировской области в почвенных образцах количество пыльцы ели составляет 5–51% (Никифорова, 1977; Шаландина, 1985; Жуйкова, 2002), а на южной границе ареала эта величина равняется 1–4% (Серебрянная, 1985). В лесостепной зоне пыльца ели в спектрах встречается уже единично (Чупина, 1970; Федорова, 1976; Исаева-Петрова, 1979).

В целом, палиноспектры, где количество пыльцы деревьев и кустарников в общем составе спектров превышает 60%, а количество пыльцы ели более 10%,

имеются лесные плауны, такие, как *Lycopodium clavatum, Diphazium complanatum*, что указывает на наличие лесных ценозов в составе растительности.

Для выявления участия тундровых и лесотундровых ценозов в сообществах учитывались данные как по общему составу спектров, так и по участию в них индикаторных представителей данных ценозов, таких, как *Alnus fructicosa, Selaginella selaginoides, Betula nana*.

Спектры степной и полупустынной зон идентифицируются по наличию пыльцевых зерен *Ephedra*, *Kochia*, *Eurotia ceratoides*, *Ephedra distachya*. Ценотический тип степной растительности определялся по составу доминантов в травянисто-кустарничковой группе. Так, *Artemisia* преобладает в спектрах разнотравно-злаковых, дерновинно-злаковых, полынно-злаковых степей. Пыльца разнотравья доминирует в луговых, ковыльно-разнотравных и типчаково-ковыльно-разнотравных ценозах. Злаки преобладают в полынно-типчаковых степях и являются субдоминантом в ковыльно-типчаково-разнотравных степях. Одним из субдоминантов степных пыльцевых спектров является пыльца маревых, которая характерна для ковыльно-разнотравных, полынно-злаковых и дерновинно-злаковых степей (Серебрянная, 1985; Чупина, 1970). Споры *Sphagnum* в этих спектрах отсутствуют.

В полупустынных ценозах количество маревых составляет >38%, спор — <7%, деревьев — <7% (Гричук, Заклинская, 1948; Моносзон, 1985; Болиховская, 1999).

Благодаря комплексному анализу собранного материала мы смогли провести наиболее достоверные реконструкции палеорастительности для отдельных временных интервалов и проследить динамику растительных ценозов.

Summary

The information of the modern pollen assemblages of different plant communities have been used in this study very wide. Basing on this information the analysis of collected palynological materials permitted to reconstruct the vegetation cover for different time slices and to study temporal dynamics of palaeophytocoenoses during the second part of the Late Pleistocene.

2.2. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих

А.К. Маркова

2.2. Indicator species and ecological groups of mammals

Anastasia Markova

Морфологическое сходство современных и ископаемых млекопитающих — свидетельство их экологической близости

Наблюдая морфологическую близость позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих, а также современных млекопитающих, относящихся к различным филогенетическим линиям, можно предположить, что такое сходство отражает адаптации к определенным условиям окружающей среды. Структура зубного аппарата, черепа, конечностей и т.п. позволяет говорить о значительной специализации млекопитающих и их адаптации к конкретному типу питания, передвижения и т.д. Было установлено, что зональные ассоциации млекопитающих, обитающие в плакорных условиях, включают виды, приспособленные к условиям окружающей среды данной конкретной природной зоны. Такие адаптации являются результатом длительного процесса эволюции. Этот факт позволяет использовать данные о видовом составе млекопитающих для реконструкции окружающей среды прошлого. Безусловно, подобные реконструкции являются наиболее достоверными для поздних геологических эпох, в том числе для позднего плейстоцена и голоцена.

Основные экологические группы млекопитающих

Современные млекопитающие населяют все природные зоны Европы: от арктической тундры до пустынь и высокогорных поясов гор. Многие млекопитающие являются стенобионтами и адаптированы к определенным условиям. Часто они населяют лишь ограниченные территории и являются прекрасными индикаторами современных природных условий, а также условий прошлого. Копытный лемминг, белый медведь, песец, овцебык и ряд других животных существуют лишь в зоне тундр; лось, белка, рысь, полевки рода *Clethrionomys*, кустарниковые полевки подрода *Terricola* и многие другие млекопитающие населяют леса разных типов; сайга, лисица-корсак, сурок, суслики разных видов, степные и желтые пеструшки, обыкновенный хомяк, хомячки, тушканчики, слепыши, слепушонки и многие другие характерны для открытых ландшафтов, таких, как лесостепь, степь, полупустыня; песчанки родов *Meriones* и *Rhombomys* обитают в пустынях; козлы рода *Capra*, серна *Rupicapra*, аргали *Ovis ammon*, снежные полевки *Chionomys*, прометеева полевка *Prometheomys* и ряд других млекопитающих населяют горные ландшафты.

Некоторые другие виды млекопитающих имеют обширные ареалы и могут существовать в нескольких природных зонах. Многие хищные населяют разно-

образные местообитания, и главным условием их существования является наличие добычи. Значительная группа животных связана с берегами различных водоемов и может проникать вдоль рек далеко на север, достигая зоны тундр, и далеко на юг, до степной зоны. Эта группа видов включает водяную полевку *Arvicola,* полевку-экономку *Microtus oeconomus* и ряд других млекопитающих. Сведения о находках остатков этих видов в местонахождениях прошлого могут также быть использованы при реконструкциях ландшафтов прошлого, но эта информация более ограничена, чем данные, полученные при находках костных остатков стенобионтных видов (Флинт и др., 1970; Чернов, 1975; Görner, Hackethal, 1987; Громов, Ербаева, 1995; Аристов, Барышников, 2001; и др.).

Таким образом, используя сведения о современных адаптациях млекопитающих, мы можем достоверно реконструировать палеоландшафты позднего плейстоцена и голоцена. В гл. 1 мы указывали, что нам удалось собрать и обобщить в виде электронных баз данных обширную териологическую информацию, относящуюся к позднему плейстоцену и раннему голоцену Европы.

Геохронологические материалы позволили объединить эту информацию согласно основным временным интервалам, отличающимся разными климатическими условиями. При реконструкциях окружающей среды прошлого мы широко используем данные об экологических свойствах современных млекопитающих. Мы выделили несколько основных экологических групп млекопитающих, связанных с лесными (тайга, смешанные и широколиственные леса), открытыми (степь, лесостепь, полупустыня, пустыня) и горными ландшафтами, а также с тундрой и лесотундрой. Более чем сотня индикаторных видов млекопитающих была включена в табл. 2.1. Мы исключили из этой таблицы лишь виды-убиквисты, такие, как *Arvicola, Microtus oeconomus, Vulpes vulpes, Mustela erminea*, и некоторые другие, населяющие в настоящее время несколько природных зон, т.к. присутствие их остатков в местонахождениях мало помогает при реконструкциях окружающей среды. В таблицу также не были включены виды, вымершие в конце плейстоцена (мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень, первобытные бизон и бык, пещерная гиена, пещерный медведь и др.). Сведения об их экологии — относительны и выявлены на основании присутствия палеонтологических остатков сопутствующих видов млекопитающих и растений. Используя эти данные, можно выявить основные экологические адаптации вымерших видов. Этим вопросам посвящены многочисленные публикации (Верещагин, 1971; Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1985; Musil, 1985; Graham, 1986; Кузьмина, 1989; Guthrie, 1990; Stuart, 1991; Kahlke, 1994; Барышников, 1995; Lister, Sher, 1995; Markova *et al*., 1995; Барышников, Маркова, 2002; и др.). Сопутствующая палеонтологическая информация позволяет говорить о прекрасной адаптации вымерших крупных травоядных (мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень, первобытный бизон, первобытный бык и др.) к различным типам открытых перигляциальных ландшафтов, распространенных в последнюю ледниковую

эпоху. Весь спектр экологической информации, относящейся к находкам остатков как вымерших млекопитающих, так и млекопитающих, филетически связанных с современными видами, помогает реконструировать экосистемы прошлого.

Возможные изменения экологии млекопитающих в течение позднего плейстоцена и голоцена

В научной литературе высказывалось мнение о некоторых экологических изменениях млекопитающих на протяжении плейстоцена и голоцена (Смирнов, 1993). Это мнение базируется на анализе экологии сопутствующих видов в фаунах. Например, остатки ископаемого копытного лемминга в некоторых местонахождениях были обнаружены с остатками исключительно тундровых видов, в других стоянках — вместе с костными остатками степных и даже лесных видов. Такой факт интерпретируется как указание на возможные экологические изменения этого животного в прошлом. По нашему мнению, эти данные могут иметь другое объяснение.

Во-первых, многочисленные стоянки, относящиеся к эпохам оледенений, характеризуются своеобразным составом млекопитающих, не имеющим аналогов в настоящее время. В этих стоянках часто в одном и том же слое обнаруживаются остатки тундровых, степных и иногда лесных млекопитающих. Это указывает на их совместное обитание в гляциальные эпохи, когда существовали разные типы перигляциальных открытых ландшафтов с включением небольших участков лесной растительности (Graham, 1985; Markova *et al*., 1995; Faunmap Working Group, 1996). Одновременное существование млекопитающих разной экологии подтверждается датированием костей этих животных AMS-методом, проведенным по материалам позднеплейстоценовых местонахождений Северной Америки, Восточной Европы и Урала (Stafford *et al*., 1999).

Во-вторых, эти аргументы об изменении экологической приуроченности ископаемых млекопитающих базируются в основном на материалах из горных регионов (Урала). Нужно иметь в виду, что концентрация костных остатков мелких млекопитающих в виде погадок в пещерных местонахождениях, расположенных в горах, происходит в основном в результате охотничьей деятельности хищных птиц. Эти птицы способны охотиться на мелких млекопитающих, обитающих в разных высотных поясах гор. Кроме того, горные ландшафты характеризуются многообразием локальных местообитаний, связанных с высотной поясностью, со склонами разной экспозиции, межгорными впадинами и др. Таким образом, расположенные в горных регионах местонахождения, характеризующиеся многочисленными локальными биотопами, очень часто включают остатки животных разной экологической приуроченности.

Используя данные, полученные из местонахождений, расположенных на крупных равнинах (например, на Русской равнине), где природные зоны имеют значительную протяженность, можно избежать этих ошибок. Однако в некоторых

случаях мы можем встретить местонахождения, приуроченные к экотонам, в которых возможно обнаружить остатки животных разной экологии.

Таким образом, принимая во внимание все возможные условия накопления костного материала в местонахождении и исключив случаи переотложения костей из разновозрастных слоев, удается достоверно реконструировать условия палеосреды на основании экологической приуроченности современных млекопитающих и их предковых форм.

Таблица 2.1. Экологическая приуроченность современных индикаторных видов млекопитающих
Table 2.1. Ecology of modern indicator mammals

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
Sorex minutissimus – крошечная бурозубка			+	+	+						
Talpa europaea – крот			+	+	+						
Lepus tolai – заяц-толай						+	+				
Ochotona pusilla – степная пищуха					+	+	+				
Pteromys – летяга				+	+						
Eutamius – бурундук			+	+	+						
Sciurus vulgaris – обыкновенная белка			+	+	+				+		
Marmota bobac – байбак					+	+					
Spermophilus (все виды) – суслики					+	+	+				
Castor fiber– бобр			+	+	+						
Glis glis – соня-полчок				+	+				+		
Eliomys quercinus – садовая соня				+	+				+		

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
Muscardinus – орешниковая соня				+	+				+		
Dryomys nitedula – лесная соня				+	+				+		
Myomimus personatus – мышевидная соня							+				
Cricetus cricetus – обыкновенный хомяк					+	+	+				
Mesocricetus raddei – предкавказский хомяк					+	+					+
M. brandti –хомяк Брандта					+						+
Allocricetus eversmanni – хомячок Эверсманна						+	+	+			
Cricetulus migratorius – серый хомячок					+	+	+	+			
Myospalax – öокор						+					
Spalax leucodon – малый слепыш					+	+					+
S. microphtalmus – обыкновенный слепыш					+	+					
S. giganteus – гигантский слепыш							+				
Meriones libycus – ливийская песчанка							+	+			
M. persicus – персидская песчанка							+	+			
M. vinogradovi – песчанка Виноградова											+

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
Dicrostonyx torquatus – копытный лемминг		+								+	
Myopus schisticolor – лесной лемминг			+								
Lemmus lemmus и *L. sibiricus* – норвежский и сибирский лемминги		+								+	
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка			+	+	+				+		
Clethrionomys rufocanus – красно-серая полевка			+	+							
Clethrionomys rutilus – красная полевка			+	+							
Microtus hyperboreus – восточно-сибирская полевка		+									
M. middendorfi – полевка Миддендорфа		+									
M. agrestis – темная полевка			+	+	+						
M. (Terricola) subterraneus – кустарниковая полевка				+	+				+		
M. (T.) majori – малоазиатская кустарниковая полевка									+		
M. socialis – общественная полевка					+	+	+				+

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
M. gregalis – узкочерепная полевка		+			+	+					
Eolagurus luteus – желтая пеструшка					+	+	+				
Ellobius talpinus – обыкновенная слепушонка						+	+				
E. lutescens – кавказская горная слепушонка											+
Apodemus speciosus – восточноазиатская мышь				+	+						
A. sylvaticus – лесная мышь				+	+				+		
A.mystacinus – горная лесная мышь									+		
A. flavicollis – желтогорлая мышь									+		
Sicista subtilis – степная мышовка					+	+	+				
Sicista betulina – лесная мышовка											
Dipus sagitta – мохноногий тушканчик							+	+			
Stylodipus telum – емуранчик						+	+	+			
Jaculus – песчаный тушканчик							+	+			
Eremodipus – пустынный тушканчик							+	+			
Allactaga major – большой тушканчик					+	+	+				

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
A. severtzovi – тушканчик Северёова							+	+			
A. williamsi – горный малоазиатский тушканчик											+
A. bobrinski – тушканчик Бобринского							+	+			
A. saltator – тушканчик-прыгун						+	+	+			
Pygerethmus pumilio – тарбаганчик							+	+			
Hystrix leucura – *дикобраз прямой*							+	+			+
Alopex lagopus – песеё		+									
Vulpes corsac – лисиёа-корсак						+	+	+			+
Nyctereutes procyonides – енотовидная собака				+							
Cuon alpinus – красный волк									+		
Ursus arctos – бурый медведь		+	+	+	+				+		
Ursus maritimus – белый медведь	+	+									
Mustela eversmanni – степной хорек						+	+				
Mustela erminea – горностай		+	+	+	+	+			+		
M. nivalis – ласка		+	+	+	+	+			+		
M. sibirica – колонок				+	+	+					

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
M. altaica – солонгой				+					+		
Vormela peregusna – перевязка						+	+	+			
Martes zibellina – соболь				+					+		
M. matres – лесная куниöа			+	+	+	+					
M. foina – каменная куниöа									+		
M. flavigola – харза			+	+	+						
Gulo gulo – росомаха		+	+								
Meles meles – барсук			+	+	+	+					
Hyaena hyaena – гиена						+	+	+			+
Felis silvestris – лесной кот			+	+	+						
Felix libyca – степная дикая кошка						+					
F. chaus – камышовый кот				+	+						
F. pardus – леопард									+		
Lynx lynx – рысь			+	+	+						
Otocolobus manul – манул						+	+				
Caracal caracal – каракал						+					
Acinonyx jubatus – гепард						+					
Sus scrofa – кабан				+	+				+		
Cervus elaphus – благородный олень				+	+				+		
Cervus dama – лань				+					+		

Таксоны	Экологические группы млекопитающих										
	Арктическая пустыня	Тундра и лесотундра	Тайга	Смешанные и широколиственные леса	Лесостепь	Степь	Полупустыня	Пустыня	Горные леса	Альпийские луга	Горная степь
Alces alces – лось		+	+	+							
Rangifer tarandus – северный олень		+	+								
Capreolus capreolus – косуля				+	+				+		
Bison bonasus – бизон				+	+						
Gazella subgutturosa – джейран						+					
Procarpa gutturosa – дзерен						+	+				
Saiga tatarica – сайга					+	+	+				
Ovibos pallantis – овёбык	+	+									
Ovis ammon – горный баран (архар)						+	+			+	+

Таким образом, полученная информация о видовом составе млекопитающих из многочисленных местонахождений позднего плейстоцена и голоцена, несомненно, может помочь достоверно реконструировать условия окружающей среды вместе с данными других палеонтологических методов (палинологического, карпологического, малакологического, фитолитного и др.).

Выводы

Морфология костных остатков позднеплейстоценовых и голоценовых млекопитающих, а также современных таксонов имеет значительное сходство и сформировалась на протяжении длительного времени. Она отражает адаптации видов к определенным условиям окружающей среды (тундры, степи, леса, пустыни и др.). Этот факт позволяет использовать данные о видовом составе млекопитающих из местонахождений последних 25 тысяч лет для реконструкций палеоландшафтов. Табл. 2.1 содержит данные об основных индикаторных млекопитающих Европы и их экологической приуроченности и поможет при реконструкциях окружающей среды позднего плейстоцена и голоцена.

Summary

The morphology of bones of Late Pleistocene and Holocene mammals, as well as of modern mammal taxa, has a strong similarity and is formed during a long period of time. It reflects adaptations to definite natural environments (tundra, forest, steppe, desert and others).

This fact permits to incorporate data about mammalian compositions from the last 25 millennia for reconstructing past environments. Table 2.1 includes information about modern indicator mammal taxa and their restriction to different environmental conditions.

2.3. Проблемы систематики млекопитающих. Таксономические замечания

П.А. Косинцев

2.3. Problems in systematics of mammals. Taxonomical remarks

Pavel Kosintsev

Анализ видового состава териофаун из местонахождений конца позднего плейстоцена – начала голоцена Европы показал, что имеются различия в видовых названиях в сущности одних и тех же остатков. Примером этого могут служить остатки настоящих лошадей (см. ниже). Такое различие в названиях связано с рядом причин: пересмотр отдельных групп, открытие видов-двойников, описание не-валидных видов, разное понимание специалистами объемов изучаемых систематических групп. Не претендуя на полноту рассмотрения этой большой проблемы, ниже приведены примеры ряда таксонов, систематика которых недостаточно ясна.

Зайцы из группы «донской – беляк» — *Lepus* ex gr. *tanaiticus – timidus*

В позднем плейстоцене на территории Европы обитало два вида подрода *Lepus*: донской заяц — *L. tanaiticus* Gureev, 1964 и заяц-беляк — *L. timidus*L., 1758. Ареал зайца-беляка занимал Западную, Центральную Европу и Крым (Koby, 1958, 1960; Lopez, 1980; Fladerer, 1992; Nadachowski *et al*., 1993; Аверьянов, 1994; Altuna, 1999; Street, Baales, 1999). Ареал донского зайца занимал Восточную Европу к востоку от реки Днепр (Рековец, 1985; Аверьянов, Кузьмина, 1993; Аверьянов, 1995; Косинцев, 1996). Остатки зайцев из местонахождений Молдавии одни авторы определяют как *L. timidus* (Лозан, 1970), другие — как *L.* cf. *tanaiticus* (David, 1999). Поэтому их видовая принадлежность требует уточнения. Следует отметить, что восточная граница ареала *L. timidus* и западная граница ареала *L. tanaiticus* точно не установлена. Также не известно, перекрывались ли их ареалы или нет. Можно предполагать, что границы их ареалов проходили между 25 и 30° в.д. В начале голоцена ареал *L. timidus* в Западной и Центральной Европе начал сокращаться. В Восточной Европе происходит смена *L. tanaiticus* на *L. timidus*. Это могло произойти в результате вытеснения зайцем-беляком донского зайца, что привело к вымиранию последнего.

Точное видовое определение остатков видов *L. tanaiticus* Gureev, 1964 и *L. timidus* L., 1758 связано главным образом с двумя проблемами. Во-первых, отсутствие четких диагностических признаков на большинстве костей. Они есть только на нижней челюсти (Гуреев, 1964; Рековец, 1985; Рековец, Топачевский, 1988; Аверьянов, 1993). Кости посткраниального скелета могут быть определены только по средним размерам, полученным на серийных выборках (Аверьянов, 1993).

Строго говоря, видовая диагностика единичных остатков посткраниального и фрагментов краниального скелета группы *L. tanaiticus–timidus* точно не может быть проведена. Вторая проблема – это время исчезновения *L. tanaiticus*. До недавнего времени считалось, что он вымер в конце плейстоцена (Гуреев, 1981). Но в последнее время установлено, что в ряде регионов он доживает до голоцена. В Молдавии остатки зайца, близкого к донскому (*L.* cf. *tanaiticus*), найдены в раннем голоцене (David, 1999). На Урале *L. tanaiticus* доживает до среднего голоцена (Аверьянов, 1995; Косинцев, 2003). Эти находки с большой долей вероятности позволяют допускать существование *L. tanaiticus* в ряде районов Восточной Европы в раннем голоцене. Таким образом, видовые определения остатков зайцев из раннеголоценовых местонахождений Восточной Европы нуждаются в уточнении. В данной работе все остатки зайцев из этих местонахождений отнесены к зайцу-беляку (*L. timidus*), как это приведено в публикациях. В целом, вопрос о видовой самостоятельности *L. tanaiticus* окончательно не решен. Поэтому в таблицах видового состава в данной работе в основном указан *L. timidus.*

Суслики группы *Spermophilus superciliosus* Kaup, 1839 – *S. major* Pallas,1778

Вид *S. superciliosus* существовал в позднем плейстоцене – раннем голоцене (Громов, 1981) и является предковым по отношению к *S. major* (Громов, 1965; 1985; Nadachowski, 1982; Громов, Ербаева, 1995), который появляется уже в голоцене (Громов, 1965). В ряде работ остатки сусликов из позднеплейстоценовых местонахождений относят к *S. major* (Кузьмина и др., 2001; Смирнов, 1993) или указывают на синхронное обитание *S. superciliosus* и *S. major* (Топачевский и др., 2000). Иногда подвид *S. s. birulai* I.Grom., 1961 поднимают до уровня вида *S. birulai* I.Grom., 1961 (Верещагин, Барышников, 1980а; Топачевский и др., 2000). Все это приведено без специального пояснения, поэтому в данной работе использованы те видовые названия, которые приведены авторами публикаций — *S. superciliosus* Kaup, 1839, *S. major* Pallas, 1778 или, чаще, *Spermophilus* sp. Суслик Бирули рассматривается в ранге подвида — *S. s. birulai* I.Grom., 1961.

Соня-полчок — *Glis glis* L., 1766

После ревизии семейства Myoxidae этот вид отнесен к роду *Myoxus* Zimmermann, 1780 — *Myoxus glis* L., 1766 (Павлинов, Россолимо, 1987; Wahlertetall, 1993). Мы даем его по старой систематике, как это приводится в публикациях.

Группа лесных мышей — *Sylvaemus sylvaticus s.*

В последние годы из *S. sylvaticus* L., 1758 выделены в качестве самостоятельных видов: *S. uralensis* Pallas, 1811; *S. ponticus* Sviridenko, 1936; *S. fulpectus* Ognev, 1924; *S. alpicola* Heinrich, 1952 (Воронцов и др., 1989; Межжерин, Заго-

роднюк, 1989; Storch, Luth, 1989; Межжерин, 1991; Межжерин, Зыков, 1991; Загороднюк, 1993). Но во всех палеонтологических публикациях остатки этой группы видов определены как *S. sylvaticus.* Поэтому в данной работе использовано только это название.

Копытные лемминги — род *Dicrostonyx* Gloger, 1841

Копытные лемминги демонстрируют высокую скорость направленной эволюции структуры коренных зубов на протяжении плейстоцена (Агаджанян, 1976; Agadjanian, Koenigswald, 1977). Построена филетическая линия видов и подвидовых форм, отражающая эту эволюцию (Кочев, 1993; Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999). Вместе с тем следует отметить, что на видовую принадлежность копытных леммингов позднего плейстоцена Евразии существует два взгляда. Согласно первому, лемминги позднего плейстоцена относятся к самостоятельному виду — *D. gulielmi* Sanford, 1870 (Агаджанян, 1973; Громов, Поляков, 1977). На рубеже плейстоцена и голоцена, в результате филетических преобразований, его сменяет современный вид — *D. torquatus* Pallas, 1779 (Громов, 1981). Согласно второму — в позднем плейстоцене существовал один вид — *D. torquatus* Pallas, 1779 (Зажигин, 2003). В данной работе мы придерживаемся первой точки зрения, как наиболее распространенной.

Однако определение видовой принадлежности остатков копытных леммингов (*D. gulielmi* или *D. torquatus*) из местонахождений конца позднего плейстоцена бывает затруднительно. Это связано с тем, что на рубеже плейстоцена и голоцена происходит очередная смена видов — *Dicrostonyx gulielmi* Sanford, 1870 сменяется *D. torquatus* Pallas, 1779. Достоверное видовое определение остатков копытных леммингов возможно лишь по достаточно большим сериям некоторых зубов, что имеется не для всех местонахождений. Изучение на больших выборках изменчивости морфологических признаков зубов копытных леммингов из местонахождений узкого хронологического отрезка (24 – 6 тыс. л. н.) достаточно большого географического района (Средний и Северный Урал) показало, что эта смена произошла в интервале 14000–13000 л. н. (Смирнов и др., 1999; Смирнов, 2002). На этом основании все остатки из местонахождений моложе 13000 лет (аллерёд – современность) следует относить к *D. torquatus* Pallas, 1779, а древнее 14000 лет — к *D. gulielmi* Sanford, 1870. Таким образом, копытные лемминги позднего дриаса и пребореала–бореала были отнесены к виду *D. torquatus* Pallas, 1779; лемминги бёллинга–аллерёда обозначаются как *D. gulielmi* и *D. torquatus* или *Dicrostonyx* sp. Более древние находки этого рода были отнесены к виду *D. gulielmi* Sanford, 1870. Конечно, следует иметь в виду, что процедура отнесения копытных леммингов к тому или иному виду основана на экстраполяции хотя и обоснованных результатов, но полученных все-таки для одного региона. Не исключено, что в Западной Европе не происходило преобразования *D. gulielmi* в *D. torquatus*, а в результате более быстрого, чем на Урале,

изменения ландшафтно-климатических условий шел процесс вымирания популяций *D. gulielmi*. Поэтому в позднем дриасе могли существовать реликтовые западноевропейские популяции этого вида. Так ли это, может показать только ревизия всех материалов.

Виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 – *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924

Описан «вид-двойник» — *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924, большая часть ареала которого перекрывается с таковым *M. arvalis* Pallas, 1779 (Громов, Ербаева, 1995). Дифференцирующие признаки в строении черепа и зубов этих видов выявлены недавно (Малыгин, Пантелейчик Сантуш Луиш, 1996; Маркова Е., 2002), поэтому все ископаемые остатки этих видов определены как *M. arvalis* Pallas, 1779. В работе использовано только последнее название.

Пещерные медведи — подрод *Spelaearctos* E. Geoffroy, 1833

В позднем плейстоцене на территории Европы обитали три вида пещерных медведей: большой — *Ursus* (*S.*) *spelaeus* von Rosenmuller et Heinroth, 1794; малый — *U.* (*S.*) *savini* Andrews, 1922 и медведь Денингера – *U.* (*S.*) *deningeri* von Reichenau, 1904.

Остатки пещерных медведей с территории Кавказа до 1987 года относили к большому пещерному медведю — *U. spelaeus* Rosenmuller et Heinroth, 1794 (Верещагин, 1959; Барышников, Дедкова, 1978; Бурчак-Абрамович, Бурчак, 1982). Ревизия остатков пещерных медведей с Кавказа показала, что они принадлежат медведю Денингера — *Ursus deningeri* von Reichenau, 1904 (Барышников, 1987). На большей части ареала (Европа) этот вид вымер в конце среднего плейстоцена (Kurten, 1968), а на Кавказе его реликтовый подвид — *U. deningeri kudarensis* Baryshnikov, 1980 дожил до конца плейстоцена (Барышников, 1987), а возможно, и до начала голоцена (Барышников и др., 1986). Большой пещерный медведь (*U. spelaeus*) на Кавказе представлен лишь одной находкой из мустьерских слоев Ереванской стоянки в Армении (Барышников, 1987).

Остатки малого пещерного медведя, обнаруженные на территории Восточной Европы, до недавнего времени описывались как *U. (S.) rossicus* Borissiak, 1930. Ревизия этих остатков показала, что они принадлежат *U. (S.) savini* Andrews, 1922 (Барышников, 2003).

Барсук — *Meles meles* L., 1758

На востоке Европы (бассейны Печоры и Волги) проходит граница ареалов европейского (*Meles meles*) и азиатского барсуков (*M. leucurus* Hodgson, 1847) (Baryshnikov *et al*., 2003; Abramov, Puzachenko, 2005; Абрамов, Пузаченко, 2006). Диагностические признаки европейского и азиатского барсуков описаны на черепе недавно (Барышников, Потапова, 1990; Аристов, Барышников, 2001;

Baryshnikov *et al*., 2002), поэтому все ископаемые остатки с территории востока Европы и Урала определены как *Meles meles* L., 1758. Возможно, при ревизии этих находок часть их может оказаться принадлежащей *M. leucurus* Hodgson, 1847. В данной работе, как и в использованных публикациях, приводится одно видовое название — *M. meles*.

Гиена пещерная — *Crocuta crocuta spelaea* Goldfuss, 1823

На таксономический статус позднеплейстоценовой гиены Европы существуют две точки зрения. Одни исследователи рассматривают ее как самостоятельный вид — *Crocuta spelaea* Goldfuss, 1823 (Baryshnikov, Averianov, 1995; Baryshnikov, 1999), другие считают ее подвидом современной *Crocuta crocuta* Erxleben, 1777 (Kurten, 1956; Werdenlin, Solounias, 1991). Результаты изучения ДНК из костей современных *Crocuta crocuta* и ископаемых *C. c. spelaea* подтверждают последнюю точку зрения (Nagel *et al*., 2004). В данной работе мы также ее придерживаемся.

Лев пещерный — *Panthera spelaea* Goldfuss, 1810

Таксономический статус позднеплейстоценового льва Европы разными исследователями определяется по-разному. Одни считают его подвидом современного вида *Panthera leo* L., 1758 (Kurten, 1968; Hemmer, 1974; Turner, Anton, 1997), другие выделяют в самостоятельный вид — *Panthera spelaea* Goldfuss, 1810 (Vereshchagin, 1971; Baryshnikov, 1981; Baryshnikov, Boeskorov, 2001). Иногда его считают подвидом тигра — *Panthera tigris spelaea* (Groiss, 1996). Исследования ДНК из костей пещерного льва и современных львов Африки и Азии дали противоречивые результаты. По одним данным, уровень различий между ними соответствует подвидовым (Burger *et al*., 2004). По другим данным, полученным на основании исследования большой выборки палео-ДНК пещерных львов из Евразии и Северной Америки, они и современные львы, скорее всего, являются различными видами (A. Cooper, личное сообщение). Сравнительный анализ строения черепа и зубов пещерного льва, африканского льва и тигра показал видовую самостоятельность пещерного льва (Sotnikova, Nikolskiy, 2006). Таким образом, имеющиеся сейчас данные позволяют считать пещерного льва самостоятельным видом — *P. spelaea* Goldfuss, 1810. В связи с этим встает проблема, к какому виду относились львы, обитавшие на Балканах и юге Восточной Европы в голоцене (Bartosiewicz, 1999; Krakhmalnaya, 1999; Ninov, 1999).

Настоящие лошади — подрод *Equus (Equus)* L., 1758

Для позднего плейстоцена и голоцена Европы описано большое количество форм лошадей, таксономический статус (вид или подвид) и филогенетические отношения которых не ясны*: Equus germanicus, E. gallicus, E. arcelini, E. transilvanicus, E. scythicus, E. spelacus, E. latipes, E. uralensis, E. remagensis, E.*

achenheimensis, E. caballus, E. ferus, E. gmelini, E. silvaticus и даже *E. przewalskii* (Громова, 1949; Prat, 1968; Nobis, 1971; Samson, 1975; Eisenmann, 1988, 1991; Forsten, 1988; Azzaroli, 1990; Кузьмина, 1997; Spassov, Iliev, 1998). Были проведены ревизии находок этих форм из разных районов Европы, но их результаты не совпадают или частично противоречат друг другу (Кузьмина, 1997; Eisenmann, 1988, 1991; Spassov, Iliev, 1998; Bachura *et al*., 2003). Анализ палео-ДНК также пока не дал однозначных результатов. Так, например, по его результатам в одной кладе оказались лошадь Пржевальского, домашняя лошадь раннего железного века с Южного Урала, а также домашняя лошадь эпохи викингов из Западной Европы (Weinstock *et al*., 2005). Поэтому в данной работе не приводятся видовые названия для находок остатков настоящих лошадей, а дается только подродовое название — *Equus (Equus*).

Косули — род *Capreolus* Gray, 1821

До недавнего времени европейская и азиатская косули рассматривались как подвид одного вида — *C. capreolus capreolus* L., 1758 и *C. c. pygargus* Pallas, 1771. Однако генетические исследования подтвердили их видовую самостоятельность — *C. capreolus* L., 1758 и *C. pygargus* Pallas, 1771 (Соколов, Громов, 1990; Короткевич, Данилкин, 1992). Граница ареалов этих видов в позднем голоцене проходит по бассейну реки Днепр (Данилкин, 1992). Ее положение в раннем голоцене не известно, так как ревизия раннеголоценовых остатков косули с территории Восточной Европы не проведена. Условно все они отнесены к *C. capreolus*. Однако, вероятно, какая-то их часть, полученная из местонахождений в восточных районах, принадлежит *C. pygargus*.

Бизоны — род *Bison* H. Smith, 1827

Бизоны — *Bison priscus* Bojanus, 1827; *Bison schoetensacki* Freudenberg, 1910; *Bison bonasus* L., 1758. Проблемы видовой принадлежности позднеплейстоценовых остатков бизонов в явном виде не существует. Однако, исходя из наличия двух гипотез об истории бизонов Европы в плейстоцене, она есть. Согласно первой гипотезе существовало две параллельные линии развития бизонов (Флеров, 1979; Hilzheimer, 1918). Первая линия развития лесных бизонов — от *B. schoetensacki* до современного *B. bonasus*. Вторая линия развития степных бизонов — *B. priscus*. *B. priscus* существовали до начала голоцена и вымерли. Только в степях юга Русской равнины они дожили, по мнению Н.К. Верещагина, до позднего голоцена (Верещагин, Барышников, 1985). Вторая гипотеза предполагает наличие в истории бизонов только одной линии развития *B. schoetensacki – B. priscus – B. bonasus* (Громова, 1965). Таким образом, если верна первая гипотеза, то костные остатки бизонов из позднеплейстоценовых местонахождений должны определяться как принадлежащие двум видам: *B. bonasus* и *B. priscus.* Однако во всех публикациях позднеплейстоценовые остатки бизо-

нов определены как *B. priscus.* Очевидно, что, даже если гипотеза верна, разделить на основании морфологических признаков эти два вида крайне сложно. Возможно, анализ палео-ДНК позволит в будущем внести ясность в эту проблему.

Овцебык — *Ovibos* Blainville, 1816

Остатки овцебыков из позднеплейстоценовых отложений Евразии обычно относят к виду *O. moschatus* Zimmermann, 1780. Иногда ископаемых овцебыков выделяют в отдельный подвид (Andree, 1933; Громова, 1935; Барышников, 1981). Однако еще в 1827 г. H. Smith отнес вымершего овцебыка к самостоятельному виду — *O. pallantis*. С этого времени часть исследователей относят остатки позднеплейстоценовых овцебыков Евразии к *O. moschatus*, а другие палеонтологи — к *O. pallantis*. Сравнительный анализ черепов современных *O. moschatus* Zimmermann, 1780 и позднеплейстоценовых овцебыков Евразии и Азии показал их значительные различия по ряду важных таксономических признаков (Ryziewicz, 1955; Шер, 1971; Тихонов, 1994). Таким образом, результаты морфологического анализа позволяют считать вид *O. pallantis* Ham.-Smith, 1827 валидным. Анализ палео-ДНК в большей мере подтверждает видовое единство ископаемых и современных овцебыков Азии и Северной Америки (MacPhee *et al*., 2005). Следовательно, сейчас нет возможности однозначно решить вопрос о видовой самостоятельности плейстоценового овцебыка Евразии. В большей части опубликованных в литературе фаунистических списков позднеплейстоценовые овцебыки Европы определены как *O. moschatus* (Zimm., 1780). В данной работе используется видовое название овцебык сибирский — *O. pallantis.*

Заключение

Некоторые виды в составе териофаун из ряда местонахождений конца позднего плейстоцена Восточной Европы указаны ошибочно. Так, косуля (*Capreolus capreolus*) достоверно найдена только в местонахождениях конца позднего плейстоцена Крыма (Benecke, 1999) и Молдавии (David, 1999). Указания на находки ее остатков в местонахождениях Русской равнины (Верещагин, Кузьмина, 1977) и Урала (Карачаровский, 1951; Кузьмина, 1971) не подтвердились (Саблин, 2001; Косинцев, 2003). Не обнаружены в местонахождениях Русской равнины также большой пещерный медведь (*Ursus spelaeus*), пещерная гиена (*Crocuta c. spelaea*), кабан (*Sus scrofa*), гигантский олень (*Megaloceros giganteus*) (Саблин, 2001). В местонахождениях конца позднего плейстоцена Восточной Европы нет достоверных находок остатков тура (Бибикова, 1975) и пещерной гиены (см. разд. 4.6). Отмеченные ошибки в определении связаны со сложностью видовой диагностики фрагментарных остатков, трудностью определения костей молодых особей, а также с тафономическими проблемами.

Summary

In the last two decades systematics has began to use widely biochemical and cytogenetic methods. As a result, sibling species were distinguished. To identify such species using traditional morphological methods is often impossible. This is especially relevant for palaeontological materials, which usually represented by fragmented bones and isolated teeth. Besides, for this work fauna lists were used that were made before distinguishing of these species. So in our work we mostly use old species names, which had been used before sibling species were described of directional evolution of molars.

2.4. Методика статистического анализа данных

А.Ю. Пузаченко

2.4. Statistic analysis of database

Andrei Puzachenko

Непараметрический многомерный анализ палеоботанических и палеонтологических данных

Ключевая методическая задача работы заключалась в обобщении значительных объемов разнородного палеоботанического и палеозоологического материала. При этом промежуточные результаты формального анализа должны были быть понятны «узким» специалистам (палеоботаникам, териологам, геологам и археологам), усилия которых и обеспечивали в конечном итоге содержание палеореконструкций. Таким образом, для решения задачи обобщения значительных массивов палеоданных, с большим количеством переменных, потребовалось сформулировать общий формальный подход, который основывался на хорошо известных и апробированных на практике методах многомерного анализа. Этот подход единообразно применялся к различным типам данных и при этом минимально искажал их «статистические» особенности.

Стандартная цель применения многомерного анализа состоит, как известно, в разделении «упорядоченной» и «стохастической» компонент изменчивости переменных и представлении исходных многомерных данных в координатном пространстве низкой размерности. В рамках любого алгоритма многомерного анализа упорядоченная изменчивость может быть воспроизведена через относительно небольшой набор попарно некоррелирующих виртуальных переменных, или «факторов».

Большинство известных параметрических методов многомерного анализа (главные компоненты, факторный анализ, анализ канонических корреляций и т.д.) предъявляют достаточно строгие требования к статистическим параметрам исходных данных, которым наши палеонтологические данные заведомо не соответствовали. Поэтому в качестве непараметрического аналога применялся хорошо известный метод неметрического многомерного шкалирования (МШ) (Shepard, 1962; Kruskal, 1964). Этот метод снижения размерности многомерных данных практически не накладывает ограничений на их тип распределения, а его использование корректно и в случае явно выраженных нелинейных зависимостей между переменными (James, McCulloch, 1990).

Формальная часть анализа данных включала несколько последовательных этапов: 1) трансформация переменных и исследование распределений, характерных для палеоданных разного типа; 2) подбор адекватных метрик для оценки различий («дистанций») между палеоместонахождениями и расчет соответствующих матриц дистанций; 3) получение оптимальной в смысле числа вир-

туальных переменных модели МШ[1]; 4) интерпретация виртуальных переменных — осей МШ; 5) классификация палеоместонахождений с использованием кластерного анализа.

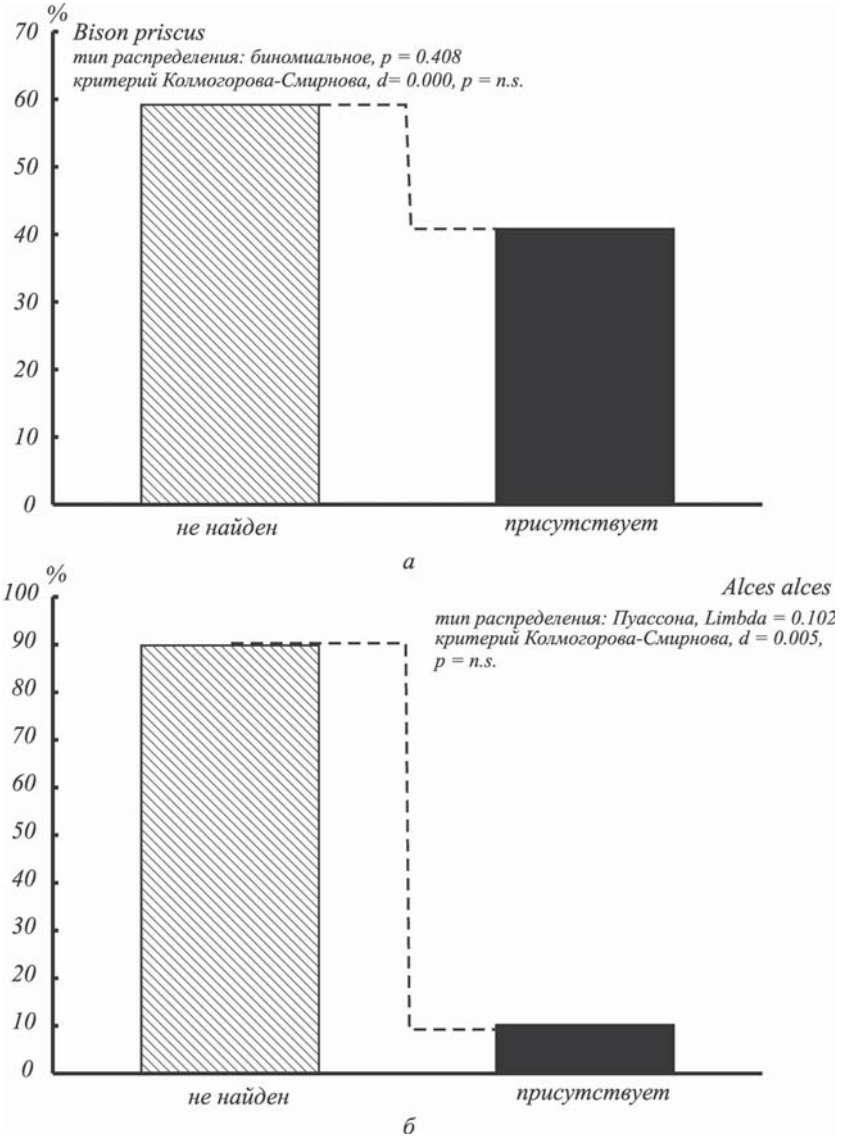


Рис. 2.1. Распределение частот обнаружения широко распространенного в LGM первобытного бизона (*Bison priscus*) (а) и относительно редкого для LGM лося (*Alces alces*) (б).
Fig. 2.1. Distribution of frequency of localities of wide distributed primitive bison (*Bison priscus*) (a) and relatively rare elk (*Alces alces*) (б) during the LGM.

[1] Традиционно виртуальные переменные в методе МШ называются «осями».

В данной главе для иллюстрации применения методики использованы палеоботанические и палеотериологические данные, относящиеся к временному интервалу максимума поздневалдайского оледенения (LGM: 24–17 тыс. л. н.).

Исследование распределений палеоданных

Анализ распределений частот обнаружения видов млекопитающих в местонахождениях различного возраста выявил, что они хорошо соответствуют каноническим биномиальному распределению и распределению Пуассона в случае широко распространенных и в случае относительно редко встречающихся таксонов, соответственно (рис. 2.1).

Спорово-пыльцевые спектры были построены на основе абсолютных или относительных величин содержания в образцах спор и пыльцы. В рамках одной и той же методики построения спектра различия в обилии пыльцы разных видов отражают не только различия в их распространении, но и специфические для таксона параметры производства половых продуктов. Для того чтобы скорректировать видовые особенности продукции спор и пыльцы, данные для каждого таксона ранжировались в соответствии с выражением:

$$\hat{x}_i = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}} \quad .$$

Если в анализ включались спектры, полученные разными методами, то ранжирование проводилось независимо для каждого типа спектра.

Исследование преобразованных распределений показало, что они могут быть аппроксимированы несколькими каноническими распределениями: экспоненциальным, логнормальным и гамма (рис. 2.2). Формально, основываясь на критерии Колмогорова-Смирнова, логнормальное распределение оказалось предпочтительным. Возможно, это не только формальный результат, поскольку именно данный тип распределения хорошо описывает концентрации воздушных поллютантов в почве (Yu. Puzachenko, 2004). Таким образом, «логнормальная модель» может отражать некоторые важные параметры аккумуляции и захоронения спор и пыльцы.

Подбор метрики

Метрика — это способ измерения «расстояния» или некоторая переменная величина, используемая для оценки «расстояния» между парой элементов некоторого множества объектов. От выбора наиболее подходящей для конкретного набора данных метрики во многом зависит корректность результата последующего анализа. Мы выбирали метрику, основываясь прежде всего на типе распределения исходных данных и свойствах алгоритма МШ.

Распределение таксонов млекопитающих по местонахождениям задается бинарной переменной, принимающей значение 0 («вид не обнаружен») и 1 («вид присутствует»). Для такого типа данных одним из простейших способов оценки «расстояния» (J) между парой местонахождений (*i, j*) является дистанция Жаккара:

$$J(i,j) = \frac{a}{a+b+c} \quad ,$$

где a — число случаев, когда виды «одновременно» обнаружены в обоих местонахождениях; b — число случаев, в которых виды обнаружены только в мес-

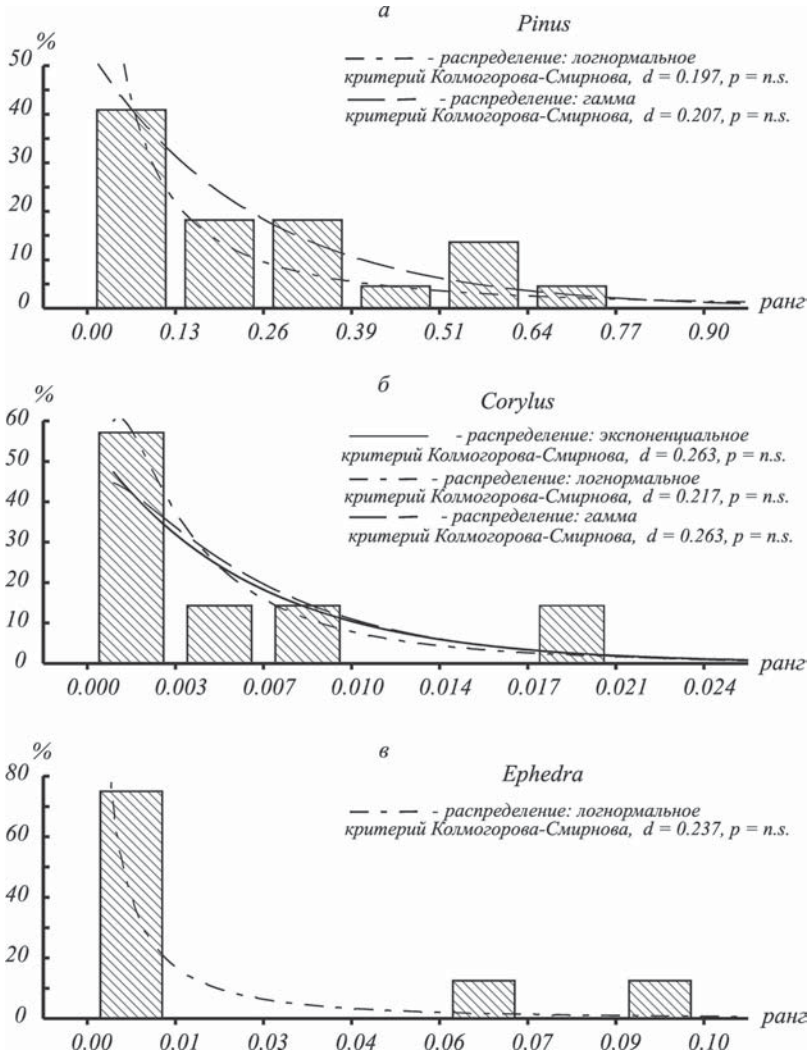


Рис. 2.2. Распределение (x>0) ранжированных значений встречаемости пыльцы: а — широко распространенной в LGM сосны (*Pinus silvestris*); б — лещины (*Corylus*); в — относительно редких представителей рода *Ephedra.*

Fig. 2.2. Distribution (x>0) of ranked values of occurrence of pine pollen (*Pinus silvestris*, a), widely distributed during LGM, hazel (*Corylus,* б), and rather rare Ephedra (*Ephedra*, в).

тонахождении *i,* и *c* — только в местонахождении *j*. Полезное свойство метрики Жаккара состоит в нечувствительности к широко представленному в палеоматериале случаю, когда таксон отсутствует в обоих местонахождениях.

Выбор метрики для палеоботанических данных зависит от типа распределения данных при условии, что в процессе многомерного анализа не будет происходить качественных искажений отношений подобия-различия для любой пары разрезов.

Для воспроизведения отношений сходства-различия спорово-пыльцевых спектров для каждой пары разрезов целесообразно использовать метрики двух типов. Метрика первого типа отражает варьирование обилия спор или пыльцы для каждого отдельно взятого таксона (метрика «размера или объема»). Естественно, что искать подходящую для нашего случая метрику следует среди семейства метрик Миньковского («дистанция Манхеттена», «дистанция Евклида» и т.д.).

Второй тип метрики отражает согласованность изменчивости обилия спор или пыльцы у одноименных таксонов в двух разных разрезах без учета значений самого обилия (метрика «формы или подобия»). Метрики рассматриваемого типа могут конструироваться на основе различных ранговых коэффициентов корреляции, таких, как τ Кендалла или гамма (когда данные содержат много случаев отсутствия таксона в обоих разрезах).

Для иллюстрации свойств метрик использовали искусственную выборку из 100 объектов, описываемых 100 переменными с логнормальным распределением. На первом этапе вычислялись «дистанции» между парами «объектов» и x_i x_j: дистанция Евклида (*E*), стандартизованная дистанция Манхеттена (дистанция Брэя-Кёртиса, *BC*) и дистанция τ Кендалла (*K*):

$$E(x_i : x_j) = \sqrt{\sum_{i=1}^{n} (x_i - x_l)^2} \; ; \; BC(x_i : x_j) = \frac{\sum_{i=1}^{n} \left| x_i - x_j \right|}{\sum_{i=1}^{n} \left| x_i + x_j \right|} \; ; \; K(x_i : x_j) = \sqrt{1 - \tau_{i,j}} \; .$$

Результаты использования разных метрик представлены на рис. 2.3. Относительно евклидовой дистанции метрика Брэя-Кёртиса увеличивает расстояния между «объектами» в области их низких и средних и занижает в области высоких значений. Аналогичные свойства демонстрирует метрика на основе коэффициента τ Кендалла (рис. 2.3*б*). Таким образом, две последние метрики «растягивают» пространство вблизи начала координат и «сжимают» его вдали от начала координат. Метрика $K(x_i{:}x_j)$ сильнее «сжимает» пространство, чем метрика Брэя-Кёртиса (рис. 2.3*в*)[2].

Новое евклидово пространство возникает в результате применения к матрице попарных дистанций процедуры неметрического многомерного шкалирования. Как следует из самого названия метода, какие-либо ограничения на метри-

[2] Метрика на основе коэффициента гамма дает тот же результат.

ку не накладываются. В рамках алгоритма МШ[3] постулируется лишь монотонность функциональной зависимости между исходными и воспроизведенными дистанциями.

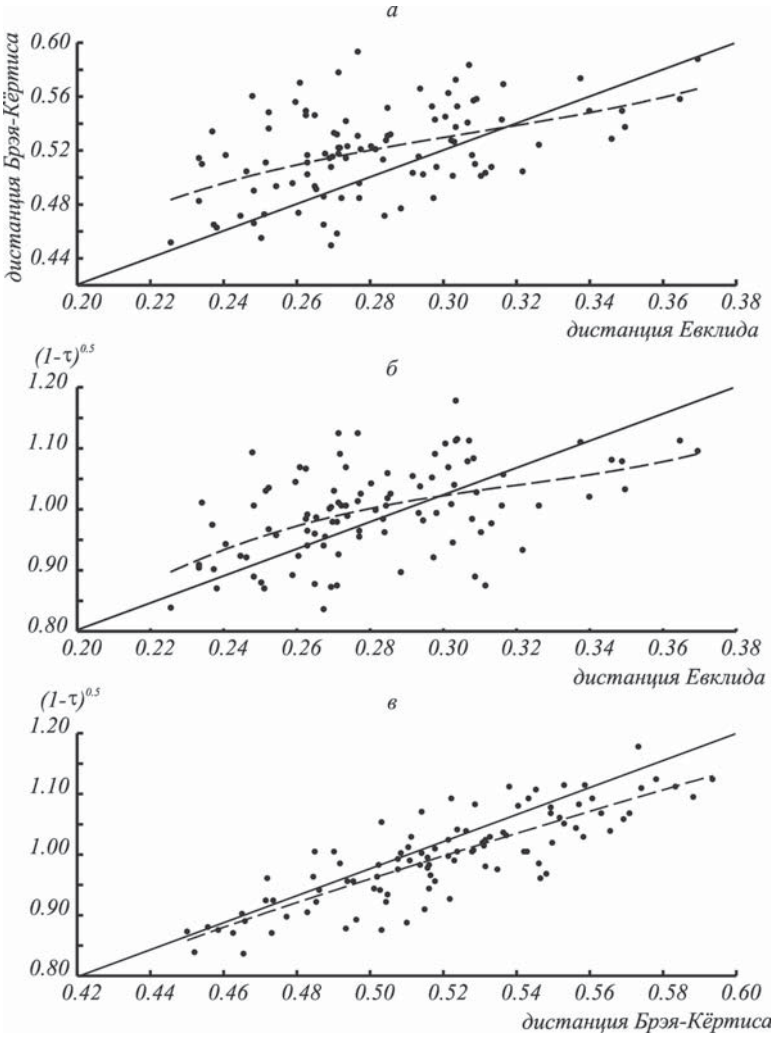


Рис. 2.3. Попарное сравнение трех метрик: а — дистанция Евклида – дистанция Брэя-Кёртиса; б — дистанция Евклида – τ Кендалла; в — дистанция Брэя-Кёртиса – τ Кендалла.
Fig. 2.3. Parewise comparison of three metrics: а — Euclidian distance – Bray-Curtis distance; б — Euclidian distance – Kendall τ; в — Bray-Curtis distance – Kendall τ.

[3] Для оценки качества воспроизведения взаимоположения объектов в пространстве осей МШ применяли меру «стресса» Краскела. Начальная конфигурация для неметрического МШ вычислялась в процессе метрического алгоритма МШ (аналог метода главных компонент).

На рис. 2.4 представлены результаты применения МШ для модельной, искусственной выборки. Поскольку модельные переменные не коррелируют, можно представить результат в пространстве любых двух осей МШ.

Евклидова метрика сохраняет логнормальный тип распределения исходных данных; метрика Брэя-Кёртиса преобразует исходное распределение в гамма-распределение; метрика Кендалла преобразует исходное распределение в равномерное.

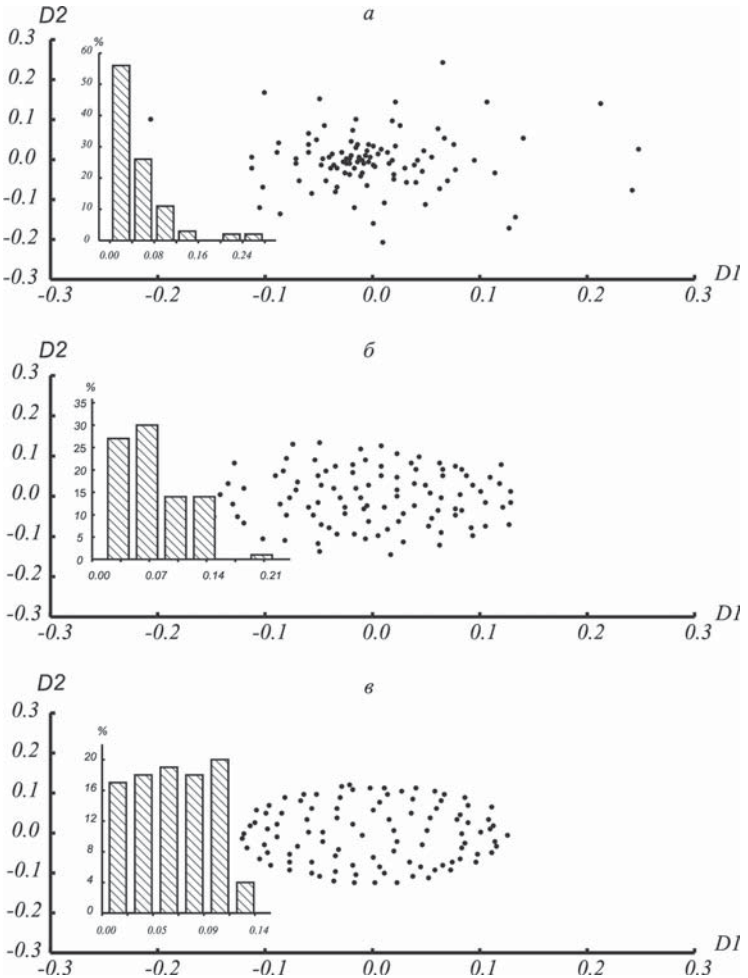


Рис. 2.4. Ординация «выборки» (N=100) с логнормальным распределением в пространстве двух первых осей МШ (D1, D2), полученных для различных матриц дистанций: а — матрица евклидовых дистанций; б — матрица дистанций Брэя-Кёртиса; в — матрица дистанций τ Кендалла.

Fig. 2.4. Ordination of «samples» (N=100) with logarithmically normal distribution in the space of two first axes of MDS (D1, D2), received for the different matrices of distances: a — matrices of Euclidian distances; б — matrices of Bray-Kurtis distances; в — matrices of Kendall distances.

Выявленные свойства метрик Брэя-Кёртиса и Кендалла оказываются полезными при анализе данных с несимметричным распределением значений, подобным логнормальному или гамма-распределению. В этом отношении они имеют преимущества перед метрикой Евклида.

Оптимизация модели многомерного шкалирования

Принципиальный вопрос, возникающий при использовании процедур снижения размерности, состоит в оптимальном выборе минимального числа виртуальных переменных (размерности), достаточного для корректного воспроизведения «упорядоченной изменчивости» исходных данных.

Оценка качества воспроизведения исходных дистанций между объектами в пространстве осей МШ проводится на основе мер «невязки» типа «стресс 1»:

$$S_1 = \sqrt{\left[\frac{\sum_{ij}(d_{ij} - \hat{d}_{ij})^2}{\sum_{ij} d_{ij}^{\,2}}\right]},$$

где дистанция между объектами i и j — d_{ij}, дистанция — $\hat{d}_{ij}$, рассчитанная в результате k-итераций процедуры МШ, или последнее значение этой дистанции (для финальной конфигурации осей МШ). В общем случае «наилучшее решение» фиксируется при достижении заданного уровня критерия сходимости (выбранное минимальное значение «стресса» или минимальное изменение «стресса» между двумя последовательными итерациями процедуры МШ и т.п.). Однако используемые критерии сходимости не имеют неформального, «физического» обоснования, что привносит в выбор оптимальной конфигурации модели МШ существенную долю субъективизма исследователя.

Для нахождения минимально необходимого числа осей МШ мы модифицировали подход, используемый для аналогичного поиска решения в факторном анализе [т.н. «scree test» (Cattell, 1966)]. Наше общее предположение состоит в том, что если в исходных данных отсутствует интересующая нас компонента «упорядоченной изменчивости», то дистанции между парами местонахождений или разрезов изменяются случайно. Соответственно, для такой матрицы дистанций величина «стресса» достигает максимума при прочих равных условиях. В качестве условий берутся нормировка исходных переменных, метрика и тип распределения данных.

На рис. 2.5 изображены графики изменения значения «стресса» для случайной матрицы «дистанций» размером 100x100 в зависимости от числа осей МШ (от 1 до 15) при разных заданных распределениях и метриках. Как хорошо видно на графике, условия оказывают незначительное воздействие на величину «стресса», а основным фактором является стохастичность исходной матрицы дистанций. Значения «стресса», полученные на реальных данных, оказываются замет-

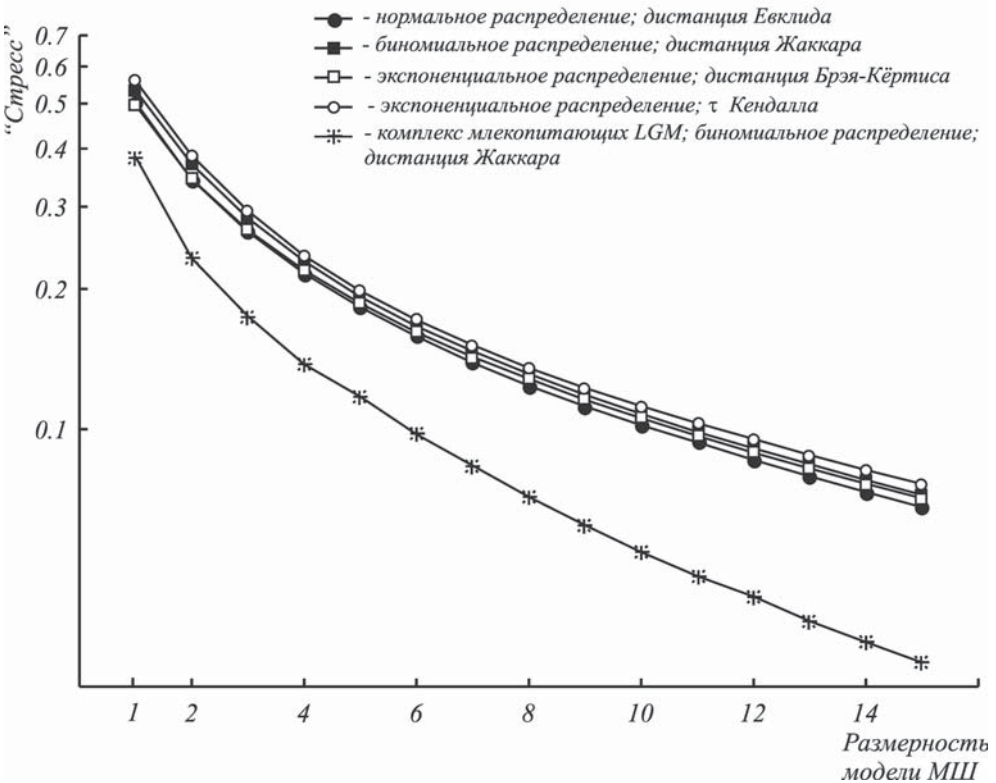


Рис. 2.5. Изменение значений «стресса» (S_1) при разном числе осей МШ (размерность модели МШ) для различных типов распределений и метрик в сравнении с реально наблюдаемыми значениями «стресса» для комплекса млекопитающих LGM.
Fig. 2.5. Changing of values of «stress» (S_1) with different number of MDS axes for different types of distributions and metrics in comparison with objectively observed values of «stress» for the LGM mammal assemblage.

но ниже модельных, что само по себе может служить указанием на присутствие в них определенного «порядка», «латентной структуры», ограничений на взаимное варьирование переменных и т.д.

Таким образом, оптимальное решение для реальных данных (число осей МШ) должно ассоциироваться с минимальным значением «стресса», которое, с точ-

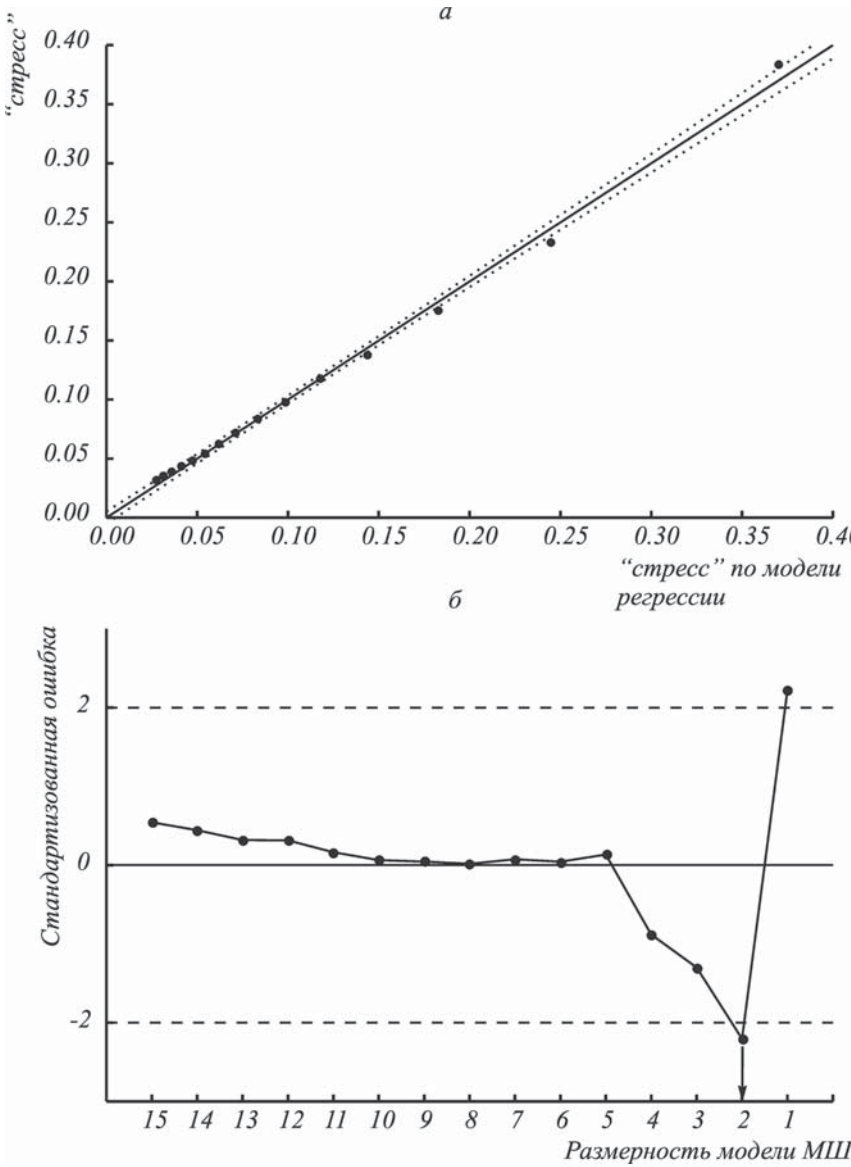
Рис. 2.6. Результаты применения регрессионной модели в процессе поиска оптимальной размерности МШ на примере комплекса млекопитающих LGM: а — расчетные в регрессионной модели и наблюдаемые значения «стресса»; б — стандартизованная ошибка регрессионной модели.
Fig. 2.6. The results of using of regressional model during the process of optimal MDS dimension search on the example of LGM mammal assemblage: a — calculated values in the regression model, and the observed values of «stress»; б — standardized error of the regressional model.

ностью до константы, максимально отклоняется от значения, полученного для модели матрицы случайных дистанций. Эта гипотеза может быть проверена с использованием модели линейной регрессии (Куприянова и др., 2003):

$S_i^{obs} = bS_i^{mod} + a + \varepsilon_i$ (i = 1 … 15), где

S_i^{obs} — наблюдаемое значение «стресса»; i — число осей МШ (размерность);

S_i^{mod} — модельное значение «стресса»; a и b — «масштабные» константы;



ε_i — случайная ошибка. Далее, на графике стандартизованных отклонений наблюдаемых и определенных по регрессии значений находится минимум (рис. 2.6). Соответствующее ему значение числа осей МШ принимается за минимально необходимое для воспроизведения основных свойств отношений между объектами задаваемых матрицей дистанций. В рассматриваемом случае (комплекс млекопитающих LGM) оптимальным решением будет двухмерное евклидово пространство, задаваемое двумя осями МШ (рис. 2.6*б*).

Интерпретация осей МШ

Нелинейный корреляционный анализ применялся для определения осей МШ, отражающих упорядоченную в географическом пространстве изменчивость характеристик палеоместонахождений. Например, две оси МШ, описывающие изменчивость комплекса млекопитающих LGM, демонстрируют хорошо выраженную нелинейную корреляцию с широтой и долготой (рис. 2.7). При этом первая (основная) ось D1 примерно до 55° с.ш. и 33° в.д. практически линейно связана с географическим местоположением комплекса.

Независимая компонента изменчивости состава териокомплексов, воспроизводимая осью D2, описывает их особенности на Крайнем Севере и в меньшей степени на юге Европы. В целом, на уровне гипотезы, можно предположить, что в период максимума последнего оледенения разнообразие териокомплексов в пространстве ограничивалось в основном двумя неизвестными факторами. Эти ограничения находят свое отражение и в показателях видового богатства (рис. 2.8).

Отобранные таким образом оси использовались в качестве переменных на этапе классификации местонахождений.

Классификация

Одной из основных задач обработки палеоданных было выделение классов подобных между собой местонахождений. Для этого единообразно применяли иерархическую классификацию по алгоритму UPGMA (Sneath, Sokal, 1973). В качестве метрики использовали дистанцию Евклида, поскольку оси МШ (переменные классификации) по условию попарно ортогональны и задают евклидово пространство.

Если положение объектов в многомерном пространстве близко к случайному, с нормальным распределением, то на каждом последующем шаге агломерации алгоритма UPGMA дистанция между сформированными кластерами («межкластерная дистанция») растет монотонно и гладко (без резких скачков)[4]. В случае присутствия компактных, дифференцированных друг от друга групп объектов их объединение на соответствующем шаге классификации должно сопро-

[4] Если распределение дистанций близко к равномерному, при небольшом числе объектов соответствующий график роста межкластерных дистанций приближается к прямой линии.

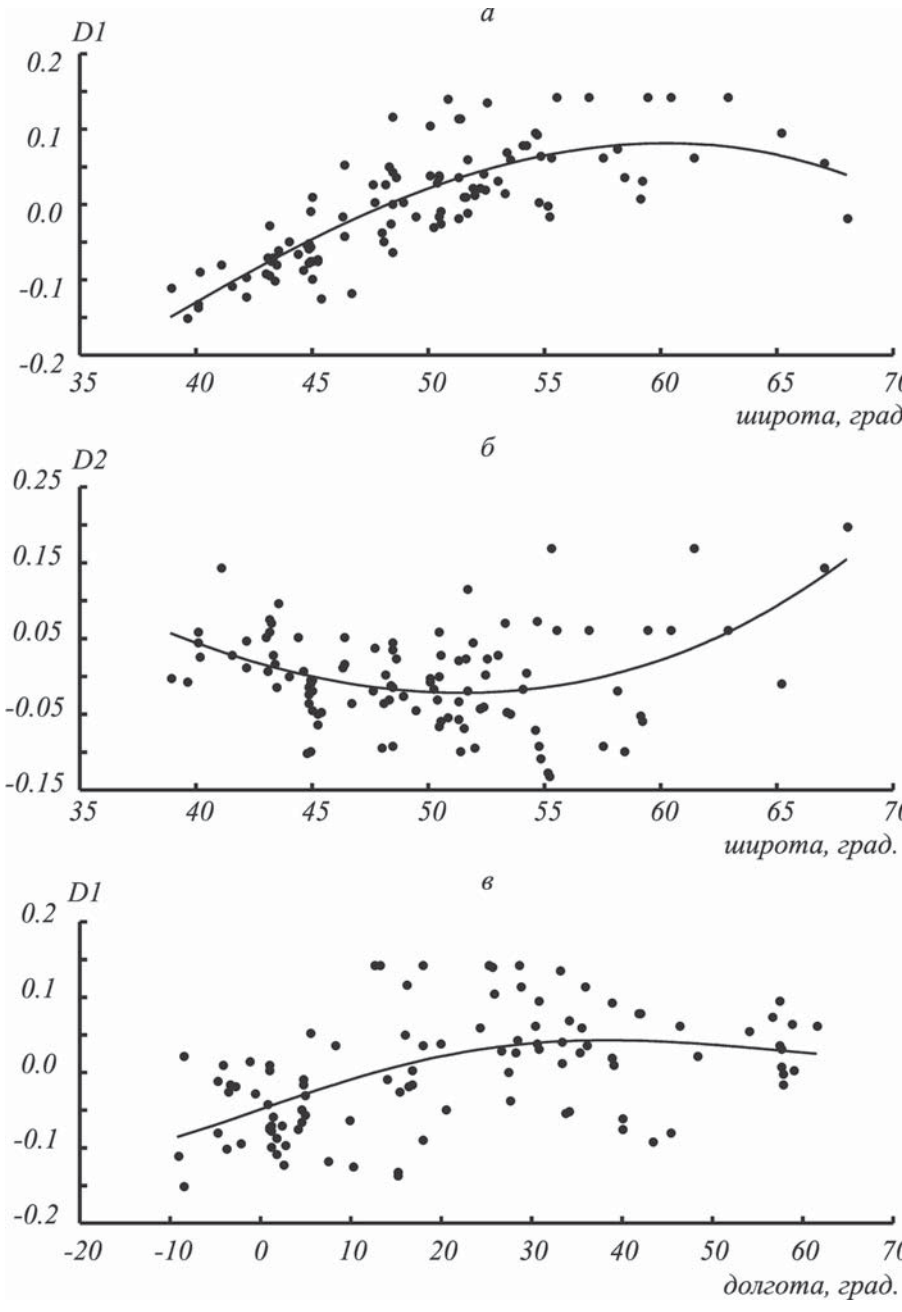


Рис. 2.7. Нелинейная корреляция между осями МШ и географическими координатами (а, б — широта; в — долгота) местонахождений млекопитающих в LGM.

Fig. 2.7. Non-linear correlation between the MDS axes and the geographical coordinates of LGM mammal localities (а, б — latitude; в — longitude).

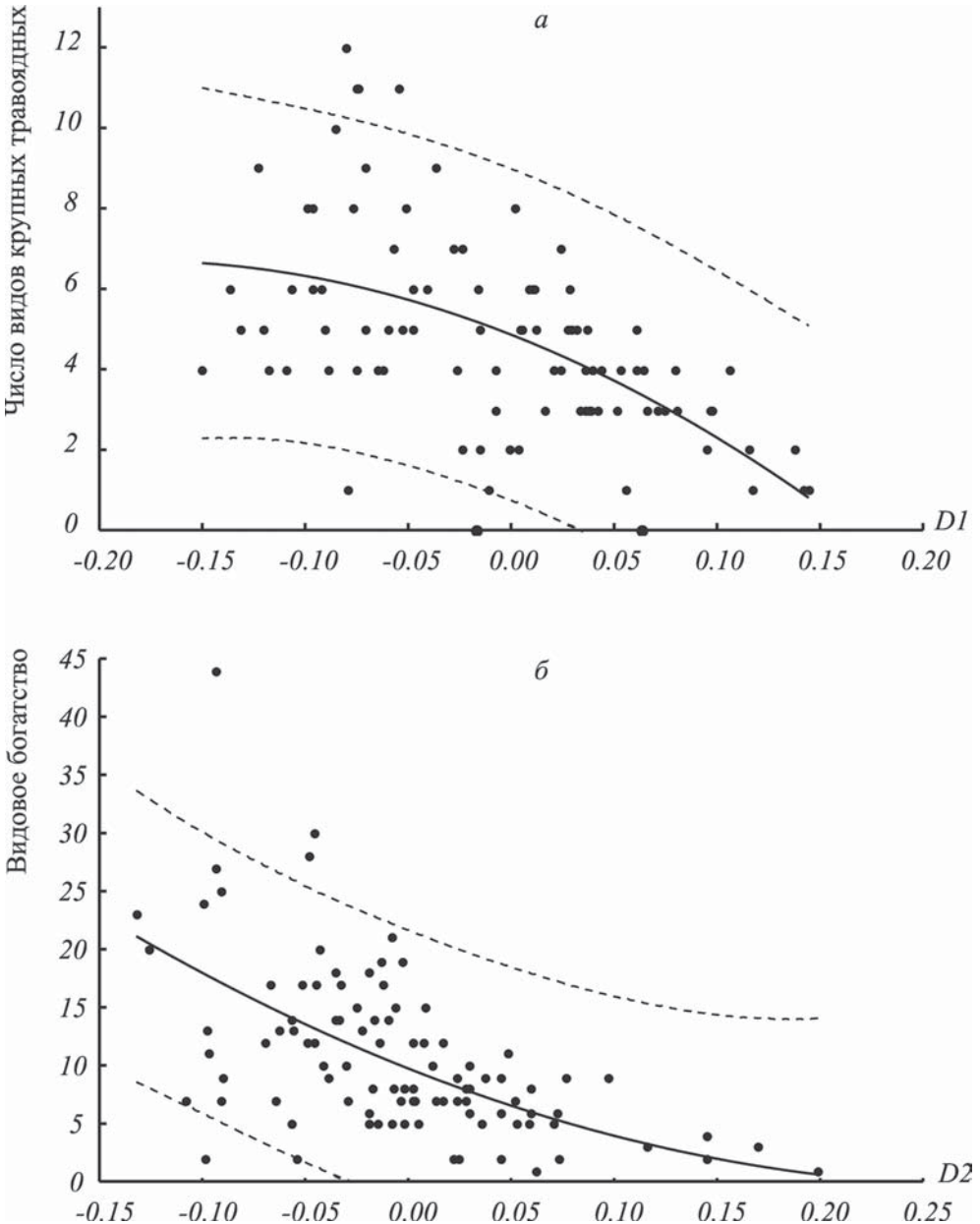


Рис. 2.8. Регрессия между показателями видового богатства и осями МШ в LGM: а — число видов травоядных с размерами крупнее сурка; б — видовое богатство.

Fig. 2.8. Regression between the values of LGM species composition and the MDS axes: a — number of herbivores species with the sizes larger than ground squirrel size; б — species richness.

вождаться скачкообразным ростом межкластерной дистанции. Соответственно, подобный скачок на графике, при сопоставлении его с дендрограммой, может служить обоснованием присутствия компактных групп (кластеров) объектов и определять уровень «обрезки» дендрограммы (рис. 2.9).

Более формализованный подход к оценке числа групп и выбору соответствующего уровня «обрезки» основывается на сравнении реально наблюдаемых межкластерных дистанций и аналогичных дистанций, полученных для случайных нормально распределенных данных тем же методом и с той же метрикой.

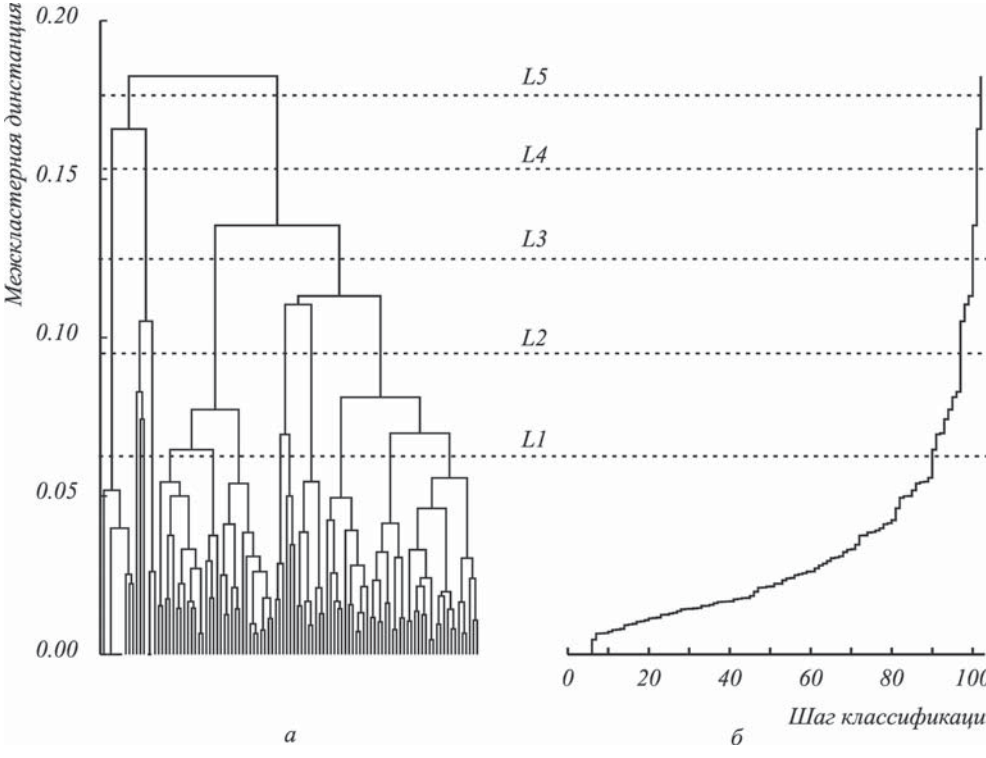


Рис. 2.9. UPGMA-дендрограмма (103 местонахождения млекопитающих, LGM), построенная на основе осей МШ, коррелирующих с географическими координатами местонахождений: а — дендрограмма; б — график роста межкластерных дистанций. Выделяя существенные скачки прироста межкластерных дистанций, можно приблизительно оценить потенциально возможное число иерархических уровней (5 в рассматриваемом примере) и соответствующее им число кластеров.

Fig. 2.9. UPGMA dendrogram (103 LGM mammal localities), constructed on the base of MDS axes which correlated with geographical coordinates of mammal localities: a — dendrogram; б — graph of increasing of linkage distances. During the distinguishing of the significant saltus of enlargement we can evaluate the potentional number of hierarchical levels (5 — in our example) and appropriate number of clusters.

При этом должно совпадать число объектов классификации, а число и дисперсии модельных переменных должны соответствовать числу и дисперсиям осей МШ.

Соблюдая эти условия, мы для каждого конкретного случая генерировали 100 случайных выборок и 100 соответствующих иерархических классификаций. Для каждого из N-1 (N — число классифицируемых объектов) шагов классификации по 100 значениям определяли математическое ожидание межкластерной дистанции. Если в исходных данных отсутствуют компактные группы объектов, то межкластерные дистанции с точностью до константы должны совпадать с модельными.

Общий вид функции между модельными (x) и наблюдаемыми (y) межкластерными дистанциями для алгоритма UPGMA был получен эмпирически:

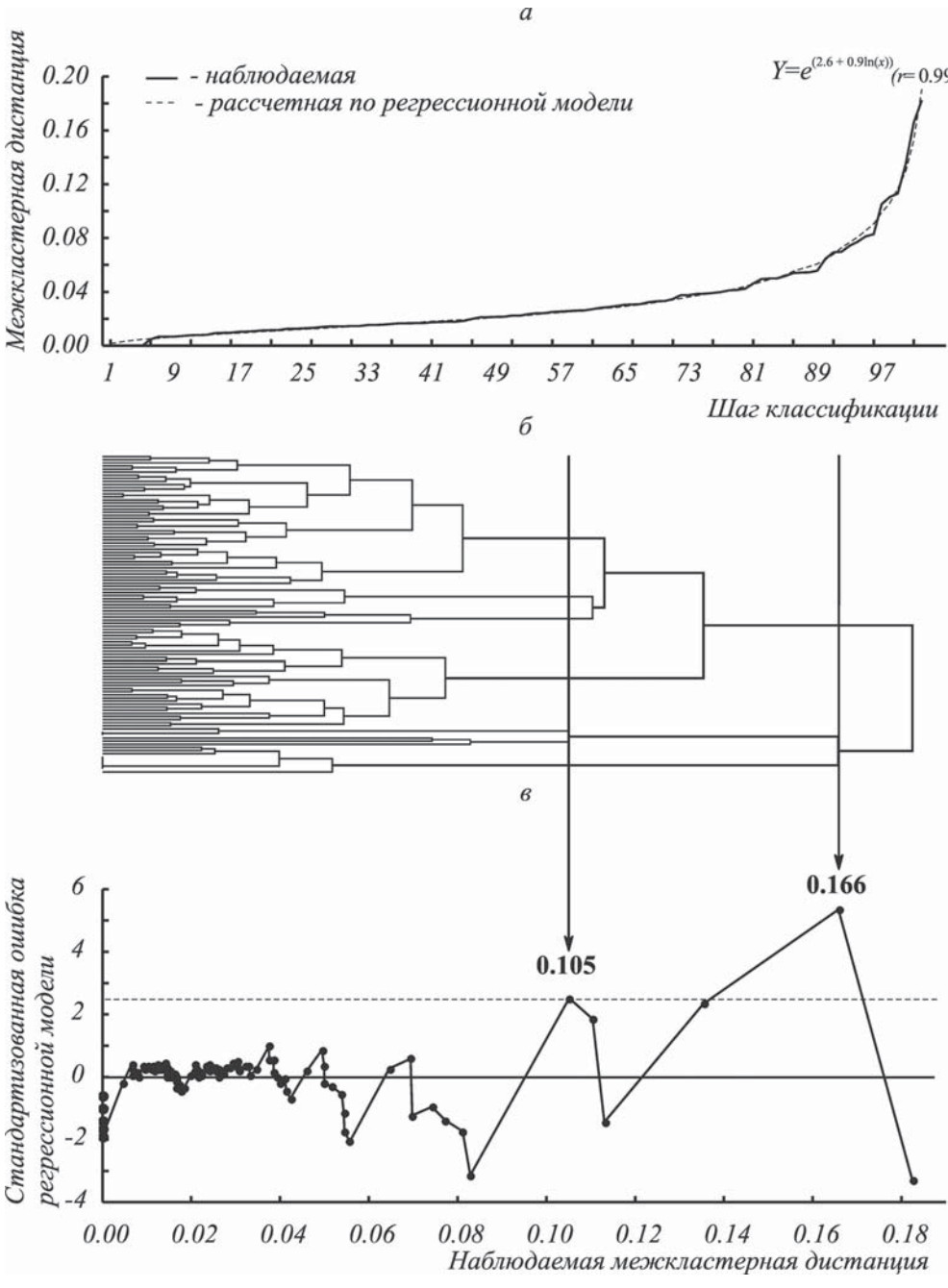
$y = e^{(A+Bx+C\ln(x))}$, где A, B, C — константы (рис. 2.10а).

График стандартизованных ошибок регрессионной модели использовался для обнаружения их максимальных значений и соответствующих им значений межкластерной дистанции. Эти значения могут служить указанием на присутствие иерархии, так как обозначают наиболее существенные отклонения от стохастической, неиерархической модели (рис. 2.10б–в).

Несмотря на введенный нами формализм, отчасти минимизирующий влияние субъективизма при выделении компактных групп на дендрограмме, принципиально не существует однозначного критерия для решения этой проблемы. Основными причинами этого являются: 1) смена ведущих факторов (переменных) иерархии на верхних и нижних ее уровнях; 2) неполная иерархия, когда этот вид отношений реализуется не для всего набора объектов; 3) отсутствие иерархии как таковой и неадекватность иерархической классификации исходным данным в целом.

Рис. 2.10. Сравнение между наблюдаемыми и расчетными значениями межкластерных дистанций для 103 местонахождений млекопитающих LGM (две оси МШ) и соответствующая дендрограмма (метод UPGMA, метрика Евклида): а — наблюдаемая и расчетная по регрессионной модели ($y=e^{[A+B\ln(x)]}$) межкластерная дистанция; б — дендрограмма; в — стандартизованная разница (ошибка модели) между наблюдаемыми и расчетными дистанциями. Два максимальных значения ошибок соответствуют межкластерным дистанциям 0,166 и 0,105 (стрелки).

Fig. 2.10. The comparison between the observed and calculated values of inter-cluster distances for 103 LGM mammal localities (two MDS axes) and comparative dendrogram (UPGMA method, Euclidian metrics): a — observed and calculated by regression model ($y=e^{[A+B\ln(x)]}$) linkage distances dendrogram; б — dendrogram; в — standardized difference (the error of model) between observed and calculated values of distances. Two maximum values of error correlate with linkage distances 0.166 and 0.105 (arrows)


а
Межкластерная дистанция
0.20
0.16
0.12
0.08
0.04
0.00
- наблюдаемая
- рассчетная по регрессионной модели
Y=e^(2.6 + 0.9ln(x))
(r= 0.99)
1 9 17 25 33 41 49 57 65 73 81 89 97
Шаг классификации
б
в
Стандартизованная ошибка регрессионной модели
6
4
2
0
-2
-4
0.105
0.166
0.00 0.02 0.04 0.06 0.08 0.10 0.12 0.14 0.16 0.18
Наблюдаемая межкластерная дистанция

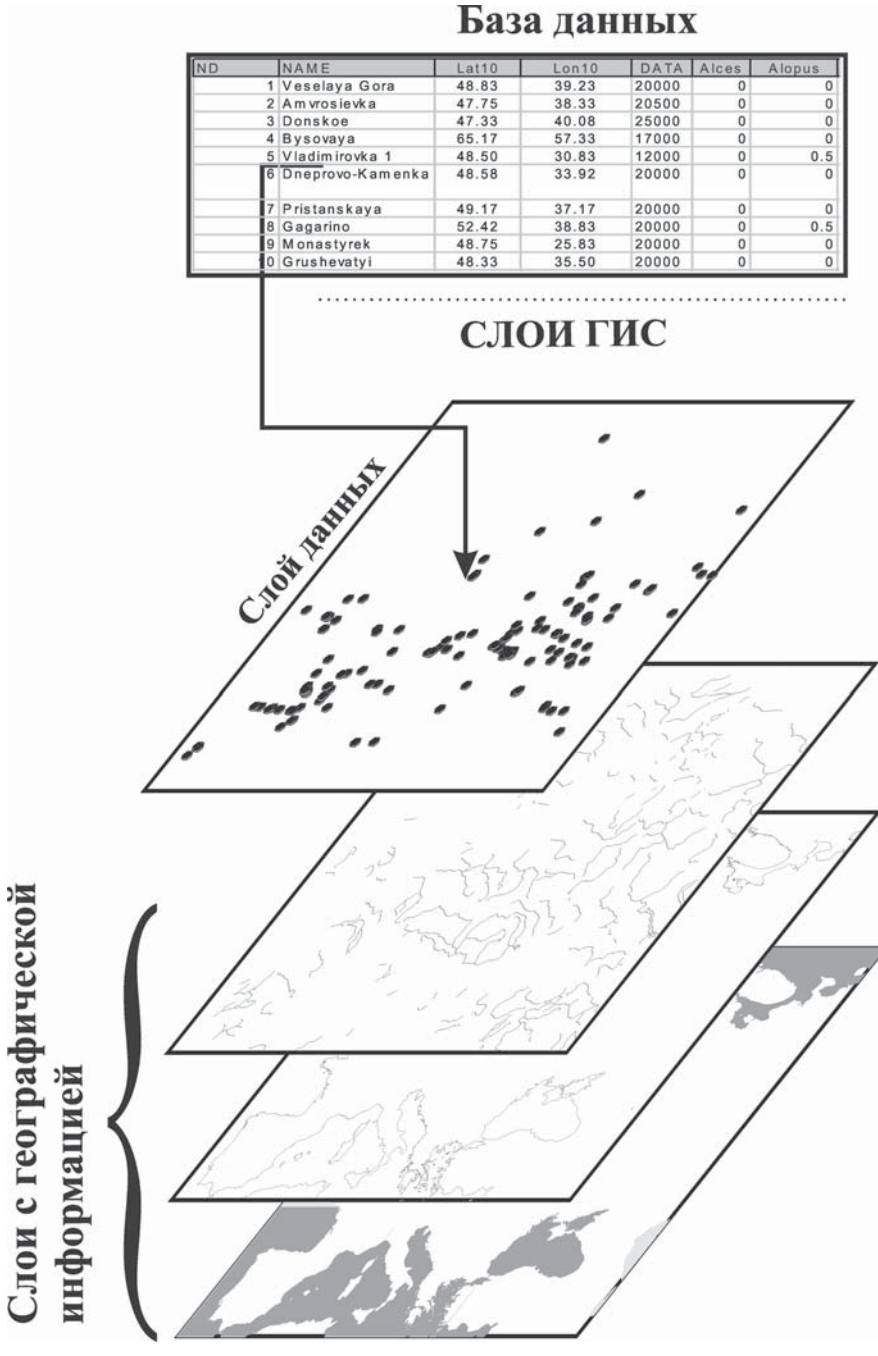
Результаты классификации местонахождений и разрезов представлялись в ГИС и вместе с описанием групп передавались в распоряжение специалистов-палеонтологов. В большинстве случаев эти результаты служили первичной основой для палеобиогеографического районирования.

Основные источники некорректируемых ошибок

При обсуждении результатов, полученных с помощью формальных математических процедур, нельзя забывать об источниках возможных «ошибок», природа которых не зависит от принятой технологии. Сюда, прежде всего, относятся: «неполнота геологической летописи»; различное качество определения таксонов (например, *Bos/Bison, Alopex/Vulpex* и т.д.); неравная степень изученности палеоматериала по крупным и мелким млекопитающим; отсутствие содержательного соответствия между минимумами и максимумами спорово-пыльцевых диаграмм, полученных разными методами, и т.п. Все эти искажения исходных данных, особенно в случае небольшого числа объектов, могут быть источниками абсурдных с физической точки зрения результатов формального анализа. Следовательно, только «узкие» специалисты-палеонтологи могут брать на себя ответственность и принимать решения относительно приемлемости результатов статистического анализа подобного палеоматериала и давать им содержательную интерпретацию.

Заключение

Для создания картосхем и при работе с пространственно распределенными данными мы использовали MapInfo Professional Version 7.0 ГИС (MapInfo Corp.). Для связи с ГИС все базы данных с первичными палеонтологическими материалами имели поля с географическими координатами (широта и долгота в десятичном формате). В качестве «топографической основы» ГИС были сформированы пять слоев (рис. 2.11): «океаны и моря», «реки», «озера», «современная береговая линия» и растровый слой, отражающий рельеф земной поверхности. Кроме того, для каждого временного интервала к ним добавлялись слои: «береговая линия» и «покровное и горное оледенение». Схемы ареалов видов, результаты биогеографического зонирования территории Европы для разных временных интервалов, картосхемы видового разнообразия и другие тематические карты представлены в проекции Голла. Для оценки пространственного варьирования биоразнообразия (видового богатства) млекопитающих «точечные» ареалы «пересчитывались» в гриды с размером ячейки 5 х 5 градусов. К каждой ячейке грида (точнее, геометрическому центру ячейки) относилось либо общее число видов, обнаруженных в ее границах, либо число видов отдельных групп млекопитающих (хищные, грызуны, копытные, крупные травоядные и т.п.). Построения контурных карт видового богатства млекопитающих были проведены с помощью пакета Surfer Vers. 8.02 (Golden Software Inc.).



ND	NAME	Lat10	Lon10	DATA	Alces	Alopus
1	Veselaya Gora	48.83	39.23	20000	0	0
2	Amvrosievka	47.75	38.33	20500	0	0
3	Donskoe	47.33	40.08	25000	0	0
4	Bysovaya	65.17	57.33	17000	0	0
5	Vladimirovka 1	48.50	30.83	12000	0	0.5
6	Dneprovo-Kamenka	48.58	33.92	20000	0	0
7	Pristanskaya	49.17	37.17	20000	0	0
8	Gagarino	52.42	38.83	20000	0	0.5
9	Monastyrek	48.75	25.83	20000	0	0
10	Grushevatyi	48.33	35.50	20000	0	0

Рис. 2.11. Принципиальная схема GIS, включающая несколько слоев, связанных с основной базой данных.

Fig. 2.11. Principal GIS scheme including several levels, connected with the database.

Summary

In this research we designed a general formalistic approach to analyse multivariate, primary palaeobotanical and palaeotheriological, data, to use well-known statistical methods, whenever possible to apply a uniform sequence of operations to different types of data and to make a selection of statistical methods according to the statistical «nature» of the input data. We used nonparametric multidimensional scaling, MDS (Shepard, 1962; Kruskal, 1964) as a basic technique for producing the virtual variables, which describe the «ordered variation» of input data. The main steps of data processing included: testing the data distribution (distribution fitting), choice of metrics for different types of data, computation «distances» between localities using these metrics, estimation of both the number of the virtual variables («factors» – «dimensions»), their calculation and interpretation and classification of the localities in the cluster analyses using the «factors» as the variables. Investigating the distribution of mammal species in different time periods showed that canonical Binominal distribution and Poisson distribution approached real data well. The standardized numbers of spore-pollen data may be approached by lognormal distribution. The simplest and easiest way of understanding nominal (binary) variables (presence or absence) describing mammals among localities is the Jacquard's Coefficient. Calculating the «distances» between any pairs of palaeobotanical localities, we used both the Bray-Curtis metric and the Kendall *tau* coefficient. The «best-minimum dimensionality» in a MDS model (minimal «necessary and sufficient» of the number of the MDS axes) was estimated on behalf of Kruskal's Stress formula 1 according to the technique designed in Kupriyanova *et al*. (2003). Non-linear correlation analysis was used to discover a relation between MDS axes and the geographical coordinates of localities, because one of the main goals was to clarify the geographic distribution of floral and faunal assemblages in a geographical order. During correlation analysis, MDS axes were selected for the following classification procedure. For a hierarchical classification of localities we used the UPGMA procedure (Sneath, Sokal, 1973) with Euclid distance measuring, using the MDS axes in correlation with their position in the geographical range. The probable number of clusters was defined after mapping the points in GIS (MapInfo 7) for further biogeographically research and interpretation.

2.5. ГИС-технология

А. Ю. Пузаченко

2.5. GIS technology

Andrei Puzachenko

В качестве основной геоинформационной системы (ГИС) для представления результатов районирования нами использовался пакет MapInfo Professional Vers. 7.0. Кроме этого в среде MapInfo осуществлялись вычисления с двумя и более тематическими слоями.

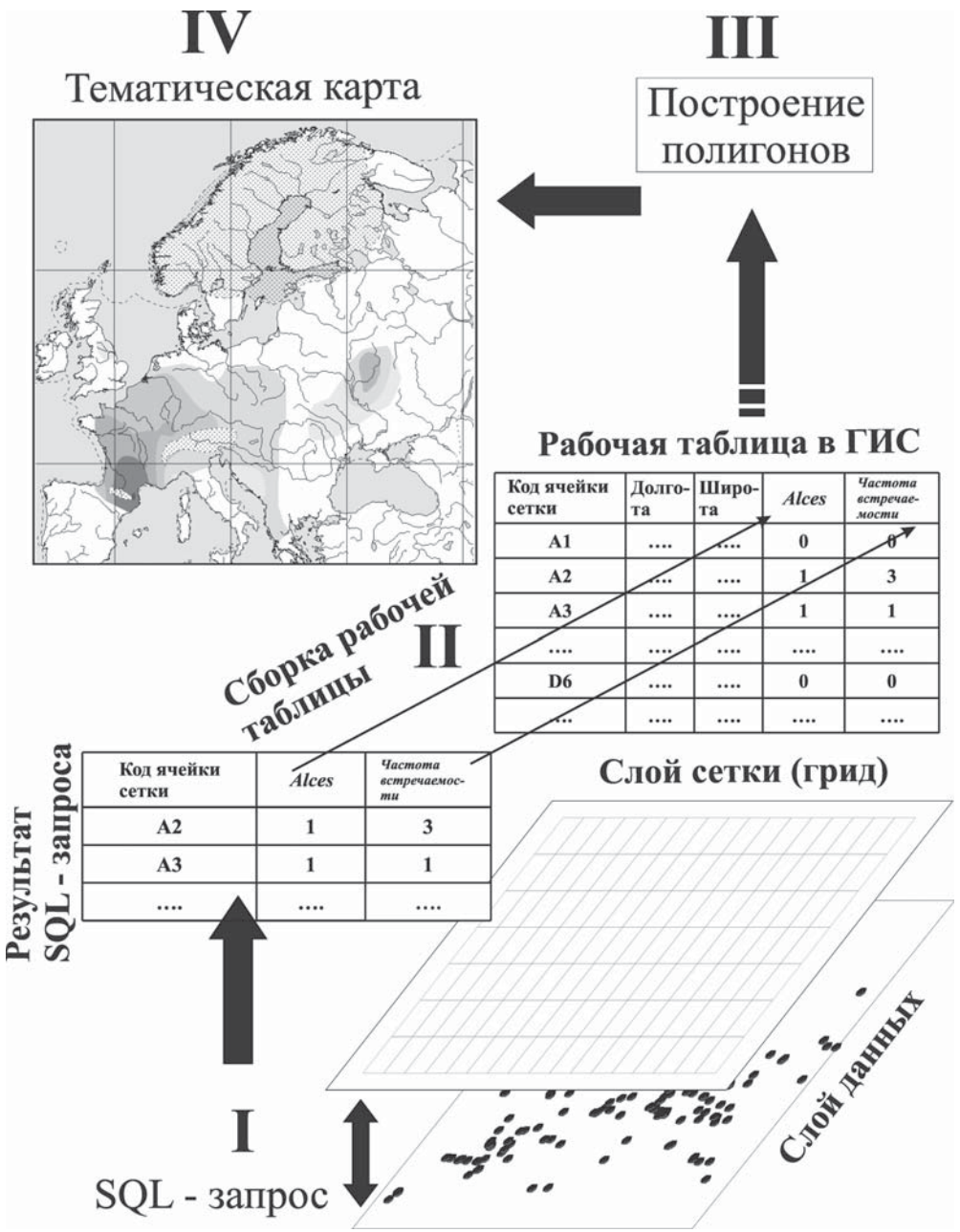
Таблицы баз данных с первичным материалом имели поля с географическими координатами, по которым в среде ГИС каждой строке базы присваивался пространственно локализованный «объект». Кроме слоя с «данными» ГИС включала четыре слоя с «географической информацией», оцифрованные с карт масштаба 1: 20 000 000: «океаны и моря», «современная береговая линия», «реки» и «озера» и растровый слой, отражающий рельеф земной поверхности.

Западная граница интересующей нас территории совпадает с атлантическим побережьем Европы. Формальная восточная граница территории Европы проходит по Уралу (примерно по 60° в.д.) приблизительно до 50° с.ш. Затем граница поворачивает на запад до 50° в.д. и далее на юг и проходит по побережью Каспийского моря.

Для каждого временного интервала (см. гл. 3) оцифровывалась информация о расположении береговой линии и границ покровного оледенения, с использованием прежде всего данных реконструкций, опубликованных в палеогеографических атласах («Atlas of palaeoclimates...», 1992; «Динамика ландшафтных компонентов…», 2004). Перечень тематических слоев включал «точечные» ареалы таксонов, результаты биогеографического районирования (палеореконструкций), схемы распространения «палеоэкосистем», или «природных зон», карты, отражающие пространственное варьирование видового богатства, и т.п.

Весь картографический материал дан в проекции Голла.

Для оценки пространственного варьирования биоразнообразия (видового богатства) млекопитающих «точечные» ареалы «пересчитывались» в гриды с размером ячейки 5 х 5 градусов. Пересчет осуществлялся как SQL-запрос к таблицам гридов и соответствующей таблице с данными. Типичный SQL-запрос в среде MapInfo имел следующую структуру. **Из таблиц:** *Grid*, *Data*; **отобранные колонки:** *Grid*. Description (уникальное буквенно-цифровое обозначение ячеек), *Data*. Alces (данные о присутствии-отсутствии вида, в данном случае лося); **по условию:** *Data*. obj внутри *Grid*.obj и *Data*. Alces > 0 («точка» местонахождения вида должна типологически находиться внутри соответствующей ячейки грида); **в таблицу:** *Selection*. Результатом приведенного запроса будет таблица, содержащая два поля «Description» и «Alces».


IV
Тематическая карта
III
Построение полигонов
Рабочая таблица в ГИС
Код ячейки сетки | Долгота | Широта | Alces | Частота встречаемости
A1 | .... | .... | 0 | 0
A2 | .... | .... | 1 | 3
A3 | .... | .... | 1 | 1
.... | .... | .... | .... | ....
D6 | .... | .... | 0 | 0
... | .... | .... | .... | ....
Сборка рабочей таблицы
II
Результат SQL - запроса
Код ячейки сетки | Alces | Частота встречаемости
A2 | 1 | 3
A3 | 1 | 1
.... | .... | ....
Слой сетки (грид)
Слой данных
I
SQL - запрос

В итоге каждой ячейке грида (точнее, геометрическому центру ячейки) сопоставлялось либо общее число видов, обнаруженных в ее границах, либо число видов экологических групп млекопитающих (хищные, крупные травоядные).

Дальнейшее построение контурных карт видового богатства млекопитающих проводили с помощью пакета Surfer Vers. 8.02 (Golden Software Inc.). При интерполяции данных таблиц, полученных в среде MapInfo Professional, использовали метод Шепарда (Renka, 1988). Полученные контурные карты реэкспортировались в MapInfo Professional, где редактировались и включались в ГИС (рис. 2.12).

Summary

In this study we used MapInfo Professional Version 7.0 GIS (MapInfo Corp.) for most of the data presentations. All databases with primary palaeontological materials have fields with geographical coordinates (latitude and longitude in the decimal degree format). As a final step in map preparation and GIS construction, we exported the tables in MapInfo Professional. Four basic geographical GIS layers were formed (Fig. 2.11): oceans and seas, land frontiers, rivers and lakes. In addition, for every time slice there are layers defined with data on a.o. shorelines and ice sheets. Maps of species natural ranges, results of theriological and botanical zonation of Europe across a specific time scale, maps of natural zones and maps of species richness are included in the list of thematic maps. All maps in the text are presented in the Gall projection of the World. For measuring spatial mammalian biodiversity (species richness) variations, we created 5x5 degree grids. The compilation of new GIS tables derived from data and grid layers, was based on the spatial relationship between their geographical objects - grid cells (centroids of the rectangle polygons) and palaeontological sites (points). The sum of species was calculated among all grid cells. The preparation of contour maps for spatial variations in species richness was carried out by means of Surfer Vers. 8.02 (Golden Software Inc.).

Рис. 2.12. Схема преобразования данных при построении тематических карт видового богатства с использованием слоя «грида»: I — пересчет данных по каждому таксону на слой сетки (SQL-запрос); II — сборка рабочей таблицы; III — создание тематической карты в виде полигонов, отражающих разные уровни видового богатства; IV — создание тематической карты в среде ГИС.

Fig. 2.12. The scheme of reorganization of data during the constructing of the thematical maps of species richness with usage of «grid» level: I — re-calculation of the data according every taxon (SQL request); II — integration of work table; III — creation of the thematical maps in the form of polygons, reflecting the different levels of species richness; IV — creation of the thematical map in GIS space.

Глава 3. Определение временных интервалов. Изменение климата и ландшафтов Европы в последнее оледенение; обзор данных

Иоанна Мол

Chapter 3. Definition of the time slices. Landscape and climate change during the Last Glaciation in Europe; a review

Joanne Mol

Позднеледниковье — период, характеризующийся значительными климатическими изменениями. Исследование изотопного состава покровных ледников выявило положение циклов Миланковича с периодами продолжительностью 500–200 лет: события Дансгаарда-Оешера (Dansgaard *et al*., 1993). Аналогичные короткие климатические изменения были обнаружены и по другим источникам данных: по морским донным отложениям, озерным отложениям, GRIP и GISP2 (рис. 3.1). Коротко периодичные изменения климата проявляются в динамике уровня моря со скоростями до 2 см в год (Sidall *et al*., 2003). Распознать данные цикли в отложениях суши чрезвычайно трудно, особенно из-за их кратковременности.

Климат оказывает значительное влияние на флору и фауну. Человек каменного века сильно зависел от состояния флоры и фауны и прямо и косвенно также ощущал влияние климатических изменений. Проведенное комплексное исследование фокусирует внимание на взаимоотношениях флоры, фауны млекопитающих и процесса заселения человеком Европы (главным образом, в северной и средней ее частях). При этом мы должны иметь в виду не только длительность промежутков времени между перестройками растительного покрова, фауны млекопитающих и климатическими изменениями, но также и ошибки в палеодатировках, которые могут превышать масштабы отдельных кратковременных климатических событий.

При проведении данного комплексного исследования были выбраны пять относительно обширных временных интервалов, каждый из которых характеризовался специфическими климатическими условиями. Длительность интервалов в значительной степени определялась минимально необходимым объемом палеонтологических и археологических данных, достаточным для выявления изменений растительного покрова, видового состава териокомплексов и динамики расселения человека в пространстве и времени. Поэтому мелкомасштабные климатические флюктуации не относились к объектам данного исследования. На основе точных геологических данных наше исследование дает общее представление об изменениях климата, ландшафтов, флоры и фауны для пяти различных временных интервалов.

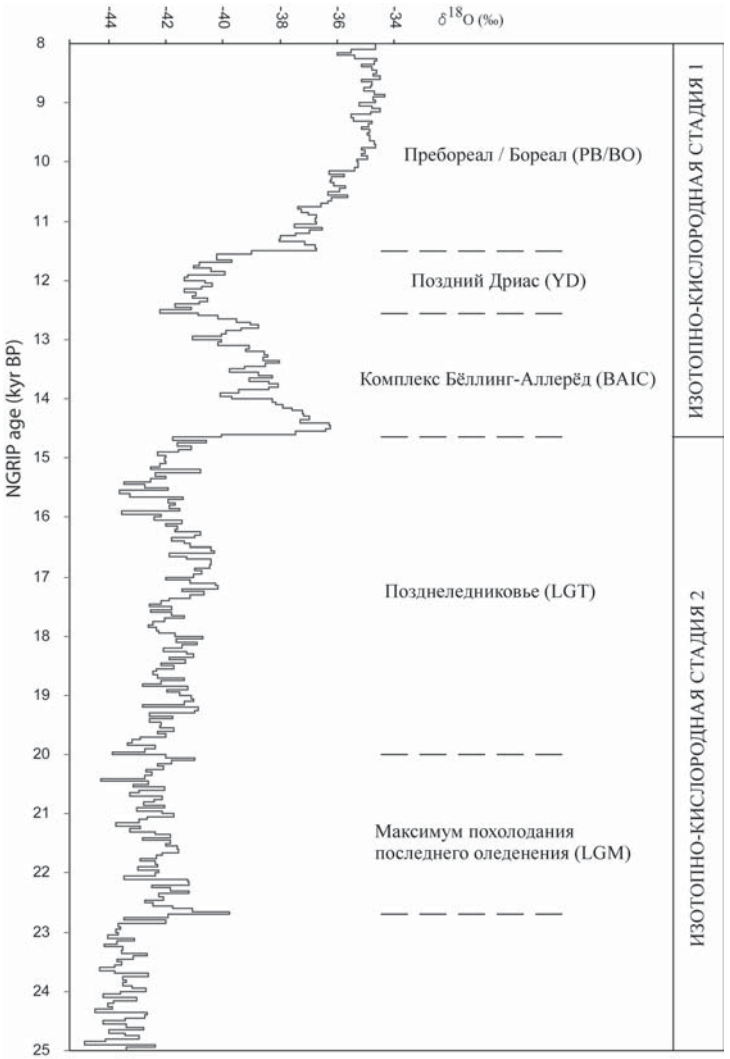


Рис. 3.1. Основные климатические тренды конца последнего оледенения, полученные по ледниковым данным NGRIP (Andersen *et al*., 2004). Пики могут интерпретироваться как осцилляции в увеличении и деградации Гренландского ледникового щита, зависящие от изменений температур. Временные интервалы показаны справа от кривой. Нужно отметить, что возраст, показанный на оси «y», получен по ледниковому керну, и он не может быть непосредственно переведен в даты, определенные радиоуглеродным методом.

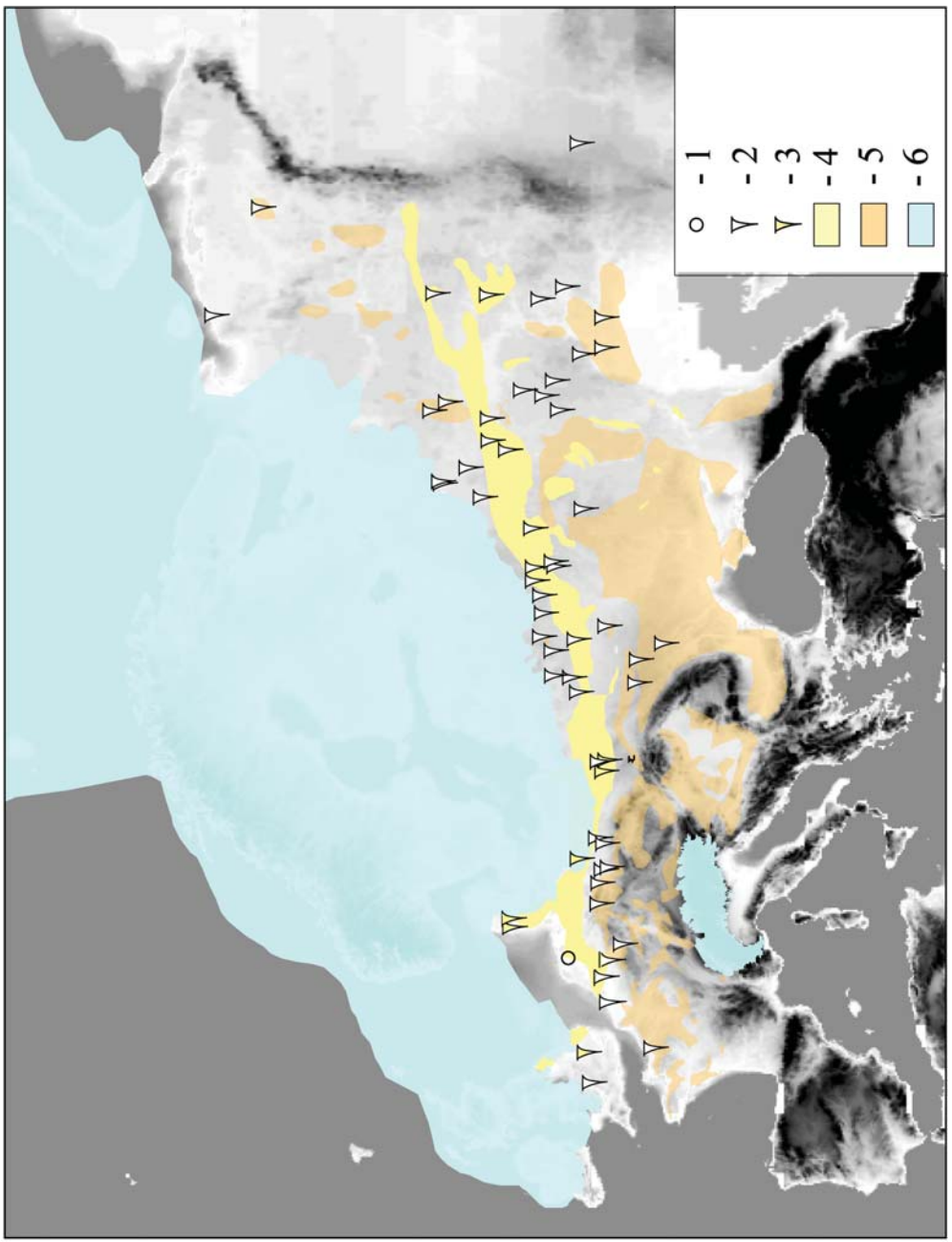
Fig. 3.1. General climate trend of the last part of the last glacial according to the NGRIP-ice record (Andersen *et al*., 2004). The wiggles can be translated into oscillations in the growth and decay of the Greenland ice sheet, as a result of changes in temperature. The time windows that are subject of this study are indicated on the right of the curve. Please note that the ages in the y-axe are “ice-core years”, which cannot be translated straightforward into the radiocarbon years used in this study.

В настоящее время в Европе сплошное распространение многолетнемерзлых грунтов ограничено высокогорьями Скандинавии, Северного и Полярного Урала, и районами крайнего севера Русской равнины (рис. 3.1). Во время последнего оледенения граница этой зоны проходила значительно южнее, в соответствии с общим низким температурным фоном Европы. Присутствие многолетней мерзлоты определяется значением среднегодовой температуры воздуха, в то время как структура растительного покрова в большей степени связана с температурой лета и доступностью влаги. Кроме того, информация о присутствии на территории многолетней мерзлоты в прошлом может быть получена из местонахождений бедных органическим материалом. Следовательно, наличие или отсутствие вечной мерзлоты — важный параметр, который может привлекаться при интерпретации изменений в составе флоры и фауны.

Почвы перигляциальных ландшафтов характеризовались избыточным увлажнением, в силу низкой инфильтрационной способности мерзлой подпочвы. Для перигляциальных ландшафтов были характерны разветвленные речные системы, которые служили источниками эолового осадконакопления, что, однако не связано с температурными изменениями, но указывает на сухость климата и наличие источника осадков этого типа.

Следы перигляциальных условий, связанных с условиями многолетней мерзлоты, такие как морозобойные трещины, криотурбации и бугры пучения, могут использоваться как точные индикаторы распространения этого явления в прошлом, а также для оценки среднегодовой температуры воздуха (СГТВ) (Huijzer, Isarin, 1997). Установлено, что присутствие в разрезе ледяных и песчаных клиньев, а также значительных перигляциальных инволюций могут быть отнесены к интервалам с СГТВ ~ –4°С и ниже, а морозобойные трещины образовываются при температурах выше –1°С. Бугры пучения также являются надежными индикаторами условий многолетней мерзлоты: закрытые бугры пучения с ледяным ядром формируются при СГТВ ниже –6°С, открытые бугры пучения с ледяным ядром и минеральные бугры пучения — при –4°С, а органические бугры пучения — при –1°С.

Наша работа основывается на информации из базы данных, которая начала формироваться А. Хуизером и Р. Исарином (Huijzer, Isarin, 1997) и была дополнена современными материалами, в том числе с территории России. Основная трудность совместного рассмотрения этих данных и данных по климатическим изменениям состоит в корректной оценке времени. При этом мы зачастую сталкиваемся с тем, что либо качество датировок бывает не достаточно высоким, либо же приведенное описание не очень конкретно. Особенно это касается первых двух временных интервалов (кислородно-изотопная стадия 2), для которых проведено качественное датирование. Это обусловлено в основном ограниченным объемом органических осадков, накопленных в это время, и недостаточной надежностью термолюминесцентного метода датирования. Для этого периода определение возраста осадков осуществляется в основном стратиграфически-


-1
-2
-3
-4
-5
-6

ми данными и, следовательно, может отображать лишь крупные климатические изменения.

Временной интервал I: LGM (<=24 – >17тыс. л.н.[5])

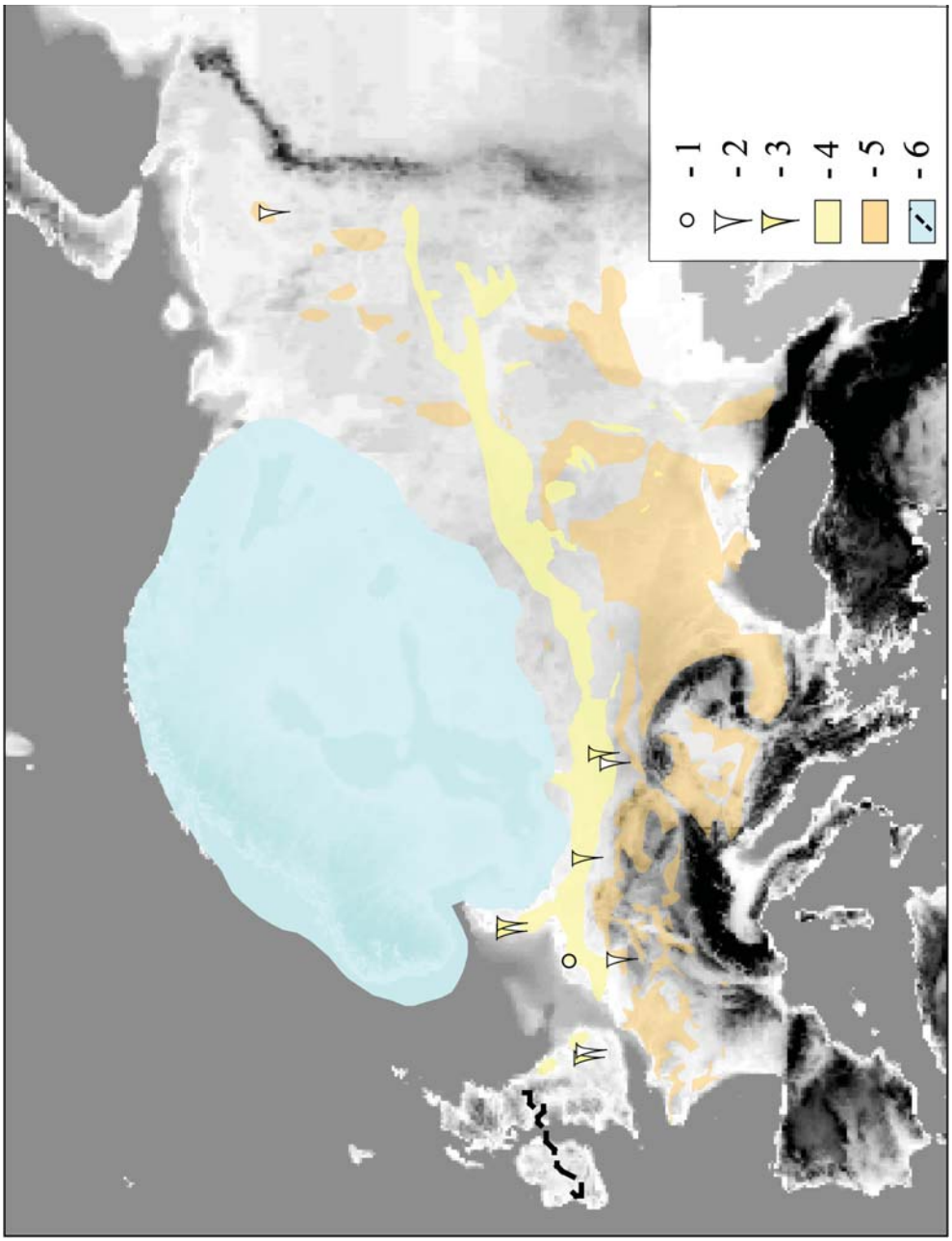
Начало временного интервала I (LGM) четко совпадает с границей между изотопными стадиями 3 и 2 (MIS 2 и 3) (25 тыс. л. н., по Svendssen *et al.*, 1999). Он начинается около 24 тыс. л. н., после периода формирования брянской ископаемой почвы (данные по Восточной Европе), и завершается с началом деградации покровного оледенения, около 17 тыс. л. н. Внутри этого интервала, между 22–18 тыс. лет, Скандинавский ледниковый щит существенно увеличился и достиг максимальных для позднего плейстоцена размеров. В результате роста оледенения ко времени его максимального развития уровень моря понизился на 120 м относительно современного (Bard *et al*., 1990; Sidall *et al*., 2003).

В последнее десятилетие возникло понимание того, что эволюция ледникового щита имела свои региональные особенности (Sejrup *et al*., 1994). Его максимальное продвижение на юг фиксируется брандербургской мореной в Германии, лешненской мореной в Польше (Kozarski, 1983; Lowe, Walker, 1997) и валдайской мореной (бологовская стадия) в России (Velichko *et al*., 2004). Распространение ледникового покрова в течение кислородно-изотопной стадии 2 (MIS 2) активно обсуждается. Современные исследования на севере Западно-Сибирской и Русской равнин представляют новый материал для реконструкций евразийского ледникового покрова, а также информацию о развитии ландшафтов у границы ледника на территории Восточной Европы (Svendssen *et al.*, 2004; Hubberten *et al*., 2004) (рис. 3.2). На территории Британии время максимума оледенения обозначается как димлингтонский стадиал (Dimlington Stadial) (Rose, 1985). В России время и распространение ледникового щита дискутируется из-за недостаточного геохронологического контроля (e.g., Velichko, 1997; Grosswald, Hughes, 2002, Mangerud *et al.,* 2002). Однако достаточно хорошо установлено, что в максимум похолодания валдайского оледенения (LGM) скандинавский ледниковый щит был распространен на северо-востоке Русской равнины, не покрывая значительную часть равнины. Карский и баренцовский ледниковые щиты в арктической Рос-

[5] Оценка возраста дана радиоуглеродным методом. Даты не калиброваны.

Рис. 3.2. Временной интервал I: свидетельства о протяженности ледникового щита и вечной мерзлоты 20 тыс. л. н. включают данные по эоловым покровным пескам и лессовому покрову: 1 — бугры пучения, 2 — ледяные клинья, 3 — песчаные клинья, 4 — покровные пески, 5 — лёсс, 6 — ледниковый щит (по A. Velichko, E. Zelikson, 2005 и E. Koster, 2005).

Fig. 3.2. Time window I: extent of the ice sheet and permafrost indicators at c. 20 kyr BP including the aeolian cover sand and loess belt: 1 — perennial frost mound, 2 — ice wedge cast, 3 — sand wedge cast, 4 — cover sand, 5 — loess, 6 — ice sheet (adapted from Velichko, Zelikson, 2005 and Koster, 2005).


-1
-2
-3
-4
-5
-6

сии и ледниковый щит на полярном Урале достигали своего максимума либо в раннем, либо в среднем Валдае, и значительно сокращались в LGM («Эволюция ландшафтов и климата…», 1993; Velichko *et al*., 1997, Mangerud *et al*., 2002, Berger *et al*, 2004). Значительные данные по Альпам и Британии также указывают на максимальное распространение оледенения до LGM (Bowen *et al.* 2002, Guiter *et al*. 2005).

Вопрос о том, был ли этот ледниковый щит соединен со скандинавским, остается открытым. Ю. Элерс и Ф. Гиббард (Ehlers, Gibbard, 2004) реконструируют единый ледниковый щит, покрывающий Европу от Британских островов до Сибири (рис. 3.2).

Большая часть Восточной Европы не была затронута покровным оледенением. Влияние на процесс эолового осадконакопления оказывали разветвленные равнинные речные системы и в меньшей степени растительный покров. Местами происходила аккумуляция песка, в то время как отложение лессов наблюдалось южнее: север Франции, юг Германии, юг Польши и Восточная Европа до Урала (Velichko, 1984; Mangerud *et al*., 2002; Köster, 2005). Седиментологические исследования на территории Голландии и Германии продемонстрировали, что лёссы часто переработаны поверхностными водами, что указывает на относительно влажные климатические условия по сравнению с последующей фазой деградации оледенения (Vandenberghe, Van Huissteden, 1988; Mol, 1997). Это соотносится с данными для территорий распространения современных многолетнемерзлых грунтов, характеризующихся низкой инфильтрационной способностью и насыщенностью влагой активного слоя. Поверхностный сток препятствовал эоловому осадконакоплению (Kasse, 1997).

В зоне эоловой аккумуляции существовали перигляциальные условия, на что указывают следы морозобойных трещин и значительные криотурбации (Huijzer, Vandenberghe, 1998). Следы морозобойных трещин обнаружены на территории Дании, Голландии, на севере Франции, Германии, Польши и севере России (Huijzer, Vandenberghe, 1997; Mangerud *et al.*, 2001; Hubberten *et al.*, 2004).

Большинство следов морозобойных трещин выявлены на участках аккумуляции песчаных покровных отложений, но также они встречаются и в зоне распространения лёссов (Huijzer, Vandenberghe, 1997; Velichko *et al*., 2004; Velichko, Zelikson, 2005). Основываясь на этом, А. Хуизер и Ю. Вандерберге проводят

Рис. 3.3. Временной интервал II: свидетельства о размерах ледникового щита и границах вечной мерзлоты 17 тыс. л. н. включают данные об эоловых покровных песках и лессовом покрове: 1 — бугры пучения; 2 — ледяные клинья; 3 — песчаные клинья; 4 — покровные пески; 5 — лёсс; 6 — ледниковый щит (по А.А. Величко, Зеликсон, 2005, и Koster, 2005).
Fig. 3.3. Time window II: extent of the ice sheet and permafrost indicators at c. 17 ka including the aeolian coversand and loess belt: 1 — perennial frost mound; 2 — ice wedge cast; 3 — sand wedge cast; 4 — cover sand; 5 — loess; 6 — ice sheet (adapted from Velichko, Zelikson, 2005 and Koster 2005).

границу «вечной мерзлоты» по 50° с.ш. (примерно по границе между Бельгией и Францией), а зону её сплошного распространения — по северной Франции (Бретань). Эта граница простиралась к востоку до центральной Польши (Bełchatow) (Kasse *et al*., 1997) и Русской равнины. На Русской равнине сплошное распространение мерзлоты ограничивалось 57–58° с.ш., в то время как ее очаги отмечались к югу до побережья Черного и Каспийского морей (48–49° с.ш.) (Velichko, Zelikson, 2005). Присутствие следов морозобойных трещин является индикатором СГТВ –4°С и ниже.

Временной интервал II: дегляциация (<=17 – >12,8 тыс. л.н.)

Второй из рассматриваемых нами временных интервалов соотносится с периодом разрушения ледникового щита. По мере постепенного таяния масс льда повышался уровень моря: от –120 м до приблизительно –95 м (Sidell *et al.*, 2003).

Континентальная Европа быстро освободилась ото льда (рис. 3.3). Первая фаза дегляциации, датируемая 17 тыс. лет, маркируется «главной конечной мореной» «Main Stationary Line» в Дании, франкфуртской мореной в Германии, познаньской мореной в Польше и едровской или внешней балтийской мореной на территории России (Houmark-Nielsen, 1989; Kozarski, 1983; Lowe, Walker, 1997, Velichko *et al*., 2004). К рубежу 13 тыс. л. н. все Британские острова были свободны от ледника, возможно лишь за исключением гор Шотландии. Дегляциация неоднократно прерывалась, отмечены фазы остановки и регрессии ледника. Друмлинская (Drumlin) подвижка ледника в Ирландии (17 тыс. л. н.) — наиболее яркий пример из серии подобных событий.

Вторая четко выраженная фаза дегляциации, датируемая 15,2 тыс. л. н., соответствует Восточной Ютландской линии (East Jutland Line) в Дании, померанской морене в Германии, поморской морене в Польше и вепсовской морене в России (Kozarski, 1993; Velichko *et al.*, 2004).

По всей Европе деградирует область распространения «вечной мерзлоты», усиливается аридность климата, формируются обширные песчаные массивы и лессы. Время формирования отложений в основном приходится на финальную стадию дегляциации (от позднего пленигляциала до бёллинга) — 14 до 12,4 тыс. лет (Голландия) (Kasse, 1997). На западе формируются покровные пески, в то время как восточнее в это время возникают песчаные дюны (Manikowska, 1991; Mangerud *et al*., 2002). Это может быть связано с различиями в растительном покрове. Так как его восстановление на востоке (Польша, Россия) началось раньше, чем на западе (Голландия), к 12,3 тыс. л. н. сосна и береза были хорошо представлены на этой территории (Kasse, 1997; Главы 5 и 6 данной работы). В отличие от ранних эоловых отложений песчаные массивы не несут на себе следов флювиальной переработки. Это указывает на более аридный режим, по сравнению с предшествующим временным интервалом.

Перигляциальные явления включают многочисленные следы морозобойных трещин и песчаных клиньев.

На территории Голландии песчаные клинья не обнаружены, время формирования ледяных клиньев ограничивается первой половиной рассматриваемого временного интервала. Все они расположены ниже беунингемского слоя гравия (Beuningen Gravel Bed) и датируются 14 тыс. л. н. (Kasse, 1997). Выше расположены только эоловые отложения, в которых отмечены проявления мерзлотных явлений (Van der Hammen, Wijmstra 1971). Отсутствие морозобойных трещин в конце этого временного интервала предполагает постепенное потепление до среднегодовых температур выше –1°C и сдвиг к северу границы вечной мерзлоты.

Тем не менее, на территории Польши С. Козарский (Kozarski, 1993) обнаружил песчаные клинья в вислинской морене и следы ледяных клиньев в ледниковых флювиогляциальных отложениях. Эти факты служат указанием на распространение здесь мерзлоты уже после LGM. Следы проявления мерзлоты лишь спорадически встречаются в морене померанской фазы (Gozdzjik, 1986). Это дает основание предполагать, что позднее мерзлота в этих регионах быстро исчезла.

Многочисленные свидетельства проявления мерзлотных процессов известны для территории Русской равнины. На северо-западе региона в бассейне Печоры «вечная мерзлота» начала деградировать около 13 тыс. л. н. В настоящее время эта территория входит в зону очагового распространения многолетнемерзлых грунтов (Henriksen *et al*., 2003).

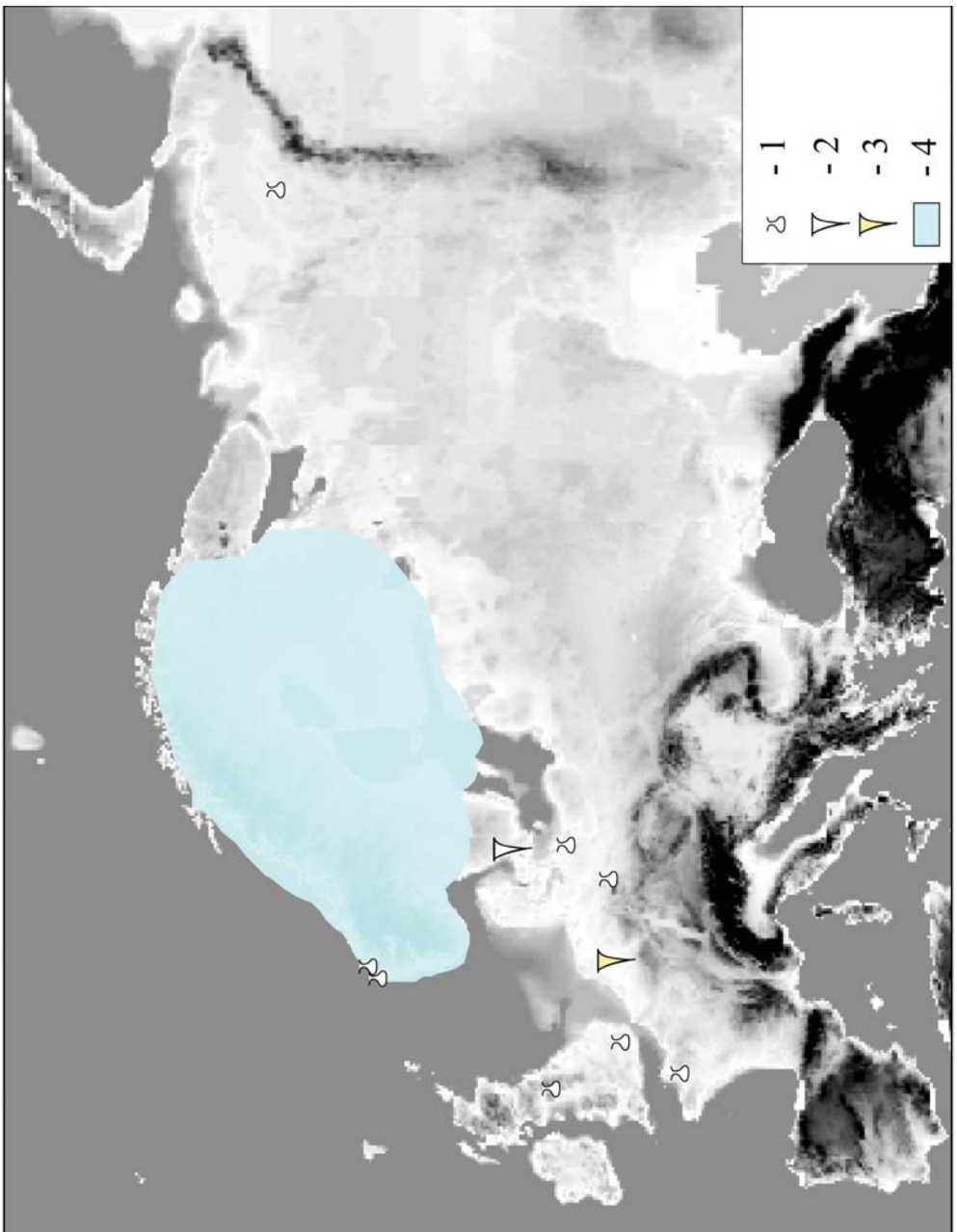
Богато представленные песчаные клинья в глинистых отложениях Польши, возможно, являются индикаторами постепенной аридизации, несмотря на то, что С. Козарский (Kozarski, 1993) рассматривает их как локальный геоморфологический феномен. Предположение о последовательном усилении сухости климата северной Европы вытекает и из совпадения образования песчаных клиньев с изменением в характере эоловых отложений.

Временной интервал III: межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (BAIC) (<=12,8 – >10,9 тыс. л. н.)

В потепление BAIC продолжается рост температуры и таяние покровных ледников. Уровень моря к началу позднего дриаса повышается с –95 м до –70 м (Sidell *et al*., 2003).

К началу этого временного интервала Скандинавский ледниковый щит сильно деградировал, но все еще существовал (Lundqvist, 1986) (рис. 3.4). Его восточная часть, на северо-западе России, быстро таяла и отступала со средней скоростью около 200 м в год. В конце аллерёда ото льда освободились такие крупные озера как Онежское и Ладожское и южная часть Белого моря (Saarnisto, Saarinen, 2001).

Британские острова в это время полностью очистились от ледника, однако не исключено, что ряд небольших ледниковых массивов сохранялись в горах Шотландии (Lowe, Walker, 1997). Для этого времени характерно интенсивное торфонакопление и развитие почвенного покрова на значительной части Европы: на территории Голландии, Северной Франции, Германии, Польши, Восточной


- 1
- 2
- 3
- 4

Европы (Van der Hammen, Wijmstra, 1971; «Late Quaternary environment of Soviet Union», 1994; Mol, 1997; Antoine *et al*., 2003).

Ограниченный перечень перигляциальных явлений связан в основном с процессом деградации мерзлоты. Эоловое осадконакопление постепенно прекращается и отсутствует в течение «климаксной» фазы позднеледниковья вследствие экстенсивного распространения растительного покрова. Т. ван дер Хаммен и Т.А. Виимстра выделили временной отрезок между бёллингом и аллерёдом, в течение которого происходило эоловое осадконакопление (Van der Hammen, Wijmstra, 1971). Эта стадия, обозначенная как средний дриас, представляет собой небольшое по длительности похолодание, сопровождавшееся ростом аридизации климата (Hoek, 1997).

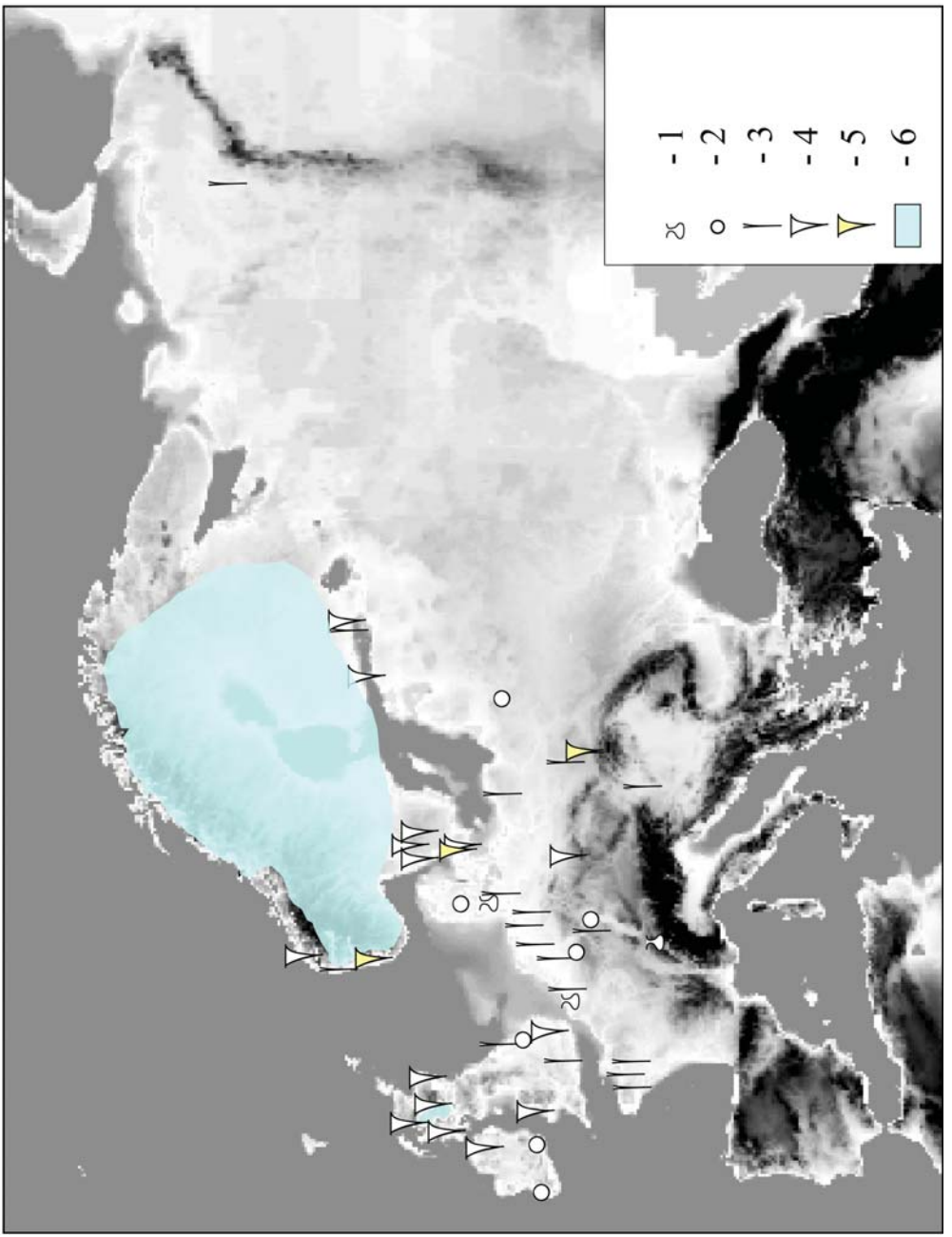
На территории Голландии эоловые отложения представлены дюнами, в то время как в предшествующее время здесь были распространены в основном покровные пески. Переход от последних к формированию дюн обусловлен изменением плотности и высоты растительного покрова (Kasse, 1997). Восточнее образование дюн началось раньше (см. выше). Проявления «вечной мерзлоты» отсутствуют, что позволяет реконструировать значения среднегодовой температуры выше –1° С.

Временной интервал IV: поздний дриас (<=10, 9 – >10,0 тыс. л. н.)

Поздний дриас — относительно короткий период похолодания и возврат климатических условий, характерных для оледенения. Уровень моря повысился с –70 до –60 м. Вновь возникло оледенение в Скандинавии и в Британии. Небольшой ледниковый щит сформировался на Шотландском нагорье во время стадиала Лох Ломонд (*Loch Lomond Stadial*). В Скандинавии ледниковый покров образовался в южной Норвегии (морена Ра), в Швеции (среднешведская морена), в Финляндии (морена сальпаусселька). Возникла морена и на северо-востоке России (Карелия; ругозерская и калевальская морены) (Saarnisto, Saarinen, 2001). На западе Норвегии распространение ледника маркируется хердлской (Herdla Moraines), а на севере — тромсё-лингенской моренами (Tromsø-Lyngen moraines) (Mangerud, 1979; Vorren *et al*., 1988) (рис. 3.5). Однако эти морены на протяжении позднего дриаса формировались не совсем синхронно (Lundqvist, 1986; Saarnisto, Saarinen, 2001).

Возобновление эоловой активности привело к развитию дюнных полей, песчаных массивов и изменению рельефа.

Рис. 3.4. Временной интервал III: размеры ледникового щита в период позднеледниковых межстадиалов (бёллинг–аллерёд). Вечная мерзлота отсутствовала почти на всей территории: 1 — инволюции; 2 — ледяные клинья; 3 — песчаные клинья; 4 — ледниковый щит.
Fig. 3.4. Time window III: extent of the ice sheet during the Late glacial interstadial complex. Permafrost was (almost) absent everywhere: 1 — involution; 2 — ice wedge cast; 3 — sand wedge cast; 4 — ice sheet.


-1
-2
-3
-4
-5
-6

На территории Голландии эоловые формы рельефа представлены параболическими дюнами, располагающимися вблизи бортов речных долин. Аналогичные дюны обнаружены в восточной Германии (Mol, 1997). На территории Польши процесс протекал менее интенсивно и представлял собой обновление дюн, возникших в раннем дриасе. Региональная специфика дюнообразования обуславливается различиями в характере речных систем. Главные реки на территории Голландии формируют разветвленную речную систему, которая представляет собой мощный источник осадков, в то время как реки на территории Польши преимущественно меандрируют. Возможно так же имеет значение и различия в растительном покрове: в Голландии леса исчезли на 50% территории, а в Польше — только на 25% (Isarin *et al*., 1997). К сожалению, мы располагаем очень ограниченным объемом информации о распространении эоловых отложений на территории Восточной Европы, включая Русскую равнину. Так, согласно данным Я. Мангеруда и др. (Mangerud *et al*., 2002) эоловый песчаныейпокровы был распространен в бассейне Печоры.

Перигляциальные явления были широко распространены (Isarin, 1997). Так, ледяные клинья богато представлены по границе ледников и на территории Ирландии и Британии. В целом, существует согласие специалистов относительно распространения многолетней мерзлоты по границе Скандинавского, Северо-Ирландского и Шотландского ледников. Для восточной части Европы имеются лишь отрывочные сведения, которые, возможно, не точны.

Признаки распространения мерзлоты на южной границе Скандинавского ледника ограничиваются морозобойными трещинами и неразвитыми ледяными клиньями. Это может быть следствием несколько более высокой среднегодовой температуры, но также возможно отражает кратковременность процесса их формирования (Vandenberghe, 1987).

В ряде мест, в Бельгии (Верхний Фагн /Haute Fagne/), на севере Голландии, в Ирландии и Британии описаны и хорошо датированы сезонные бугры пучения, являющиеся индикатором очаговой мерзлоты. Р. Исарин (Isarin, 1997) сделал вывод о том, что сплошное распространение многолетней мерзлоты ограничивалось 54° с.ш. Южнее этой границы её очаговое распространение показано для территории Польши и Германии.

Спорадическое распространение мерзлоты выявлено между 54–50° с.ш. на территории Голландии, Южной Англии, Бельгии (горные районы), а также на

Рис. 3.5. Временной интервал IV: свидетельства о размерах ледникового щита и вечной мерзлоты в период стадиала поздний дриас: 1 — перигляциальные инволюции; 2 — бугры пучения; 3 — морозобойные клинья; 4 — ледяные клинья; 5 — песчаные клинья; 6 — ледниковый щит.

Fig. 3.5. Time slice IV extent of the ice sheet and permafrost indicators during the Younger Dryas: 1 — periglacial involution; 2 — perennial frost mound; 3 — ice wedge cast; 4 — sand wedge cast; 5 — cover sand; 6 — ice sheet.

севере Франции. Хотя для Русской равнины соответствующий материал отсутствует, очень вероятно, что эта зона могла простираться и на восток Европы.

Временной интервал V: пребореал и бореал (<=10,0 – >=8 тыс. л. н.)

Ледниковый щит в Скандинавии продолжал таять и в раннем голоцене. Около 8500 лет назад он исчез окончательно (Lundqvist, 1986).

Эоловые отложения продолжали накапливаться до начала голоцена. В Германии и Дании они датируются пребореалом и бореалом. Также и в Скандинавии этот тип отложений продолжает формироваться и после исчезновения ледника. Проявления многолетне-мерзлотных процессов в отложениях рассматриваемого интервала не обнаружены.

Заключение

Валдайское оледенение (оледенение Висла) оказало значительное влияние на биоту Европы. Для оценки пространственно-временной изменчивости растительного покрова, териокомплексов и процесса заселения территории северной Европы человеком, нами было выделено пять основных временных интервалов.

Интервал I (24–17 тыс. л. н.) включает этап максимального развития покровного оледенения (LGM), в котором ледниковый щит достиг 49° с.ш. В это время широкое распространение получают эоловые отложения (пески и лёссы). Эти отложения зачастую перерабатываются флювиогляциальными потоками, вследствие затрудненной инфильтрации.

Интервал II (17–12,8 тыс. л. н.) характеризует фазу дегляциации. В это время происходит быстрое таяние ледникового покрова, так же деградирует и вечная мерзлота. 14 тыс. л. н. происходит аридизация климата Европы, повлекшая широкому распространению эоловых отложений, не несущих следов водной переработки.

Интервал III (12,8–10,9 тыс. л. н.) соответствует позднеледниковому межстадиальному потеплению бёллинг–аллерёд. На протяжении этого интервала ледниковый щит и мерзлота полностью деградируют. Для этого времени были характерны мягкие климатические условия, активное торфообразование и развитие почвенного покрова.

Интервал IV (10,9–10,0 тыс. л.н.) относится к стадиалу поздний дриас – короткой ледниковой фазе, в ходе которой происходило частичное восстановление ледникового покрова и распространение многолетнемерзлых грунтов. Широко

[6] Хронологические подразделения позднего плейстоцена и голоцена, приведенные в данной главе, несколько отличаются от таковых, принятых в Главе 1. При работе с палеонтологическими материалами мы использовали подразделения конца плейстоцена – раннего голоцена, указанные в Главе 1, выделенные согласно данным Г. Купа и Г. Лемдахла (Coope, Lemdahl, 1995); М. Стуивера и др. (Stuiver *et al.*, 1995); В. Хоека (Hoek, 1997a), Н.С. Болиховской (2004) и др.

представлено эоловое осадконакопление в основном в форме дюн, а не песчаных покровов, характерных для более ранних временных интервалов.

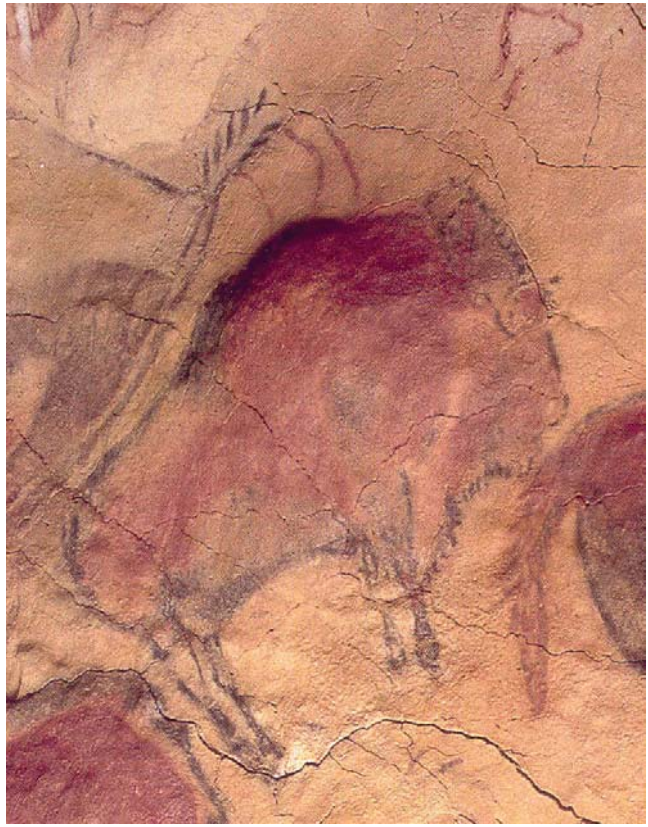
Интервал V (пребореал–бореал: 10,0–8 тыс. л. н.) охватывает начало голоценового межледниковья. В это время на территории Европы происходит восстановление растительного покрова (в т.ч. лесов) и постепенное окончательное исчезновение покровного оледенения.

Региональные вариации климатических условий характерны для всех рассмотренных временных интервалов. Основной климатический градиент сохранялся в направлении с севера на юг. Однако был выражен и западно-восточный градиент. Также как и в настоящее время океан оказывал смягчающее влияние на климат северо-запада Европы и вызывал повышение среднегодовых температур в районе Северного моря.

Региональные различия типов осадконакопления не всегда были обусловлены колебаниями климата. В период деградации ледника особенности эоловых процессов на востоке и западе Европы были обусловлены различиями в растительном покрове. В позднем дриасе они определялись особенностями речных систем, проявлявшихся в различных возможностях накопления осадков[6].

Summary

During the Pleistocene the climate was extremely unstable, with many short-term oscillations within the larger variations. The start of the Holocene was the beginning of a relatively stable period, without the abrupt fluctuations that characterized the Pleistocene. Five time windows were studied: window 1, the LGM represents the full interglacial conditions, with the maximum ice advance and a large area with permafrost. The following time slice is characterized by rising temperatures, dryer conditions and a decline of the permafrost. The Late glacial interstadial complex is the third interval. Temperature has risen up to interglacial conditions and large parts of Europe became forested. The fourth time slice, the Younger Dryas is characterized by a return of glacial conditions, locally permafrost and a renewed aeolian influx. The Early Holocene is the last time window, in which interglacial conditions returned and permafrost melted rapidly up to its present day distribution.



Глава 4. Комплексы млекопитающих Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене (<=24 – >=8 тыс. л. н.)

Chapter 4. Mammal assemblages of Europe during the Pleistocene – Holocene transition (<=24 – >=8 kyr BP)

4.1. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.)

А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко

4.1. Mammal assemblages during the Last Glacial Maximum (LGM) (<=24 – >=17 kyr BP)

Anastasia Markova and Andrei Puzachenko

При работе над данной книгой представлялось необходимым проанализировать распространение млекопитающих, структуру их комплексов, видовое разнообразие млекопитающих в период наиболее холодной стадии последнего оледенения (валдайского – вислинского – вейшельского) (LGM), приходящейся на <=24 – >=17 тыс. л. н. Климатические условия поздневалдайского оледенения являлись наиболее суровыми на протяжении плейстоцена. В это время образовались значительные ледниковые щиты, широко распространились перигляциальные ландшафты, занимавшие практически всю внетропическую область Северного полушария. В стратиграфической схеме центра Русской равнины поздневалдайские отложения выделены в осташковский горизонт, датированный <25 – >10 тыс. л. н. (Бреслав и др., 1992) и коррелируемый с 2-й изотопной стадией в кислородно-изотопной шкале (MIS 2) (рис. 4.1) (GRIP, 1993; Petit, 1999). Этот стратиграфический горизонт включает ледниковые отложения (морены и гляциофлювиогляциальные осадки), перигляциальный аллювий нижних террас рек и лёссово-почвенную серию. В последней (сверху вниз) были выделены: алтыновский лёсс (лёсс I), трубчевская межстадиальная почва (~17 тыс. л. н.) и подстилающий ее деснинский лёсс (лёсс II). Время образования деснинского лёсса коррелирует с максимальным похолоданием последнего оледенения, в западной литературе обозначаемого как Last Glacial Maximum (LGM) (Герасимов и др., 1980). Для территории Уральских гор эти подразделения не выделены, и стратиграфия этого региона базируется главным образом на радиоуглеродных датировках. В Западной Европе LGM коррелирует с бранденбургской (Branden-

burg) стадией вислинского (вейшельского) оледенения, в Северной Европе — с хаугесундской (Haugesund), в Центральной Европе (в Польше) — с лещинско-поморской, или главной (Leshchinsko-Pomorski = Glowny), стадиями (Linder, Marks, 1994; Ber, 2000). В Западной и Центральной Сибири этот интервал относится к сартанскому оледенению (Бирюков и др., 1988).

В данной главе мы рассматриваем особенности европейских фаун и флор, относящихся к 24–17 тыс. л. н. В настоящее время существует значительное количество реконструкций окружающей среды позднего валдая (позднего вейшелия), в том числе проведенных по флористическим, териологическим, криогенным и другим данным. Они были приведены в ряде монографий и палеогеографических атласах (Марков и др., 1965; Чеботарева, Макарычева, 1982; Герасимов, Величко, 1982; Марков, 1986; Гричук, 1989; Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere, 1992; Болиховская, 1995; Динамика ландшафтов и климатов Северной Евразии, 2002). К настоящему времени появились новые данные о положении границ ледниковых щитов на суше и на арктическом шельфе (Svendsen *et al*., 1999; Величко и др., 2002; Siegert *et al*., 2002)[7].

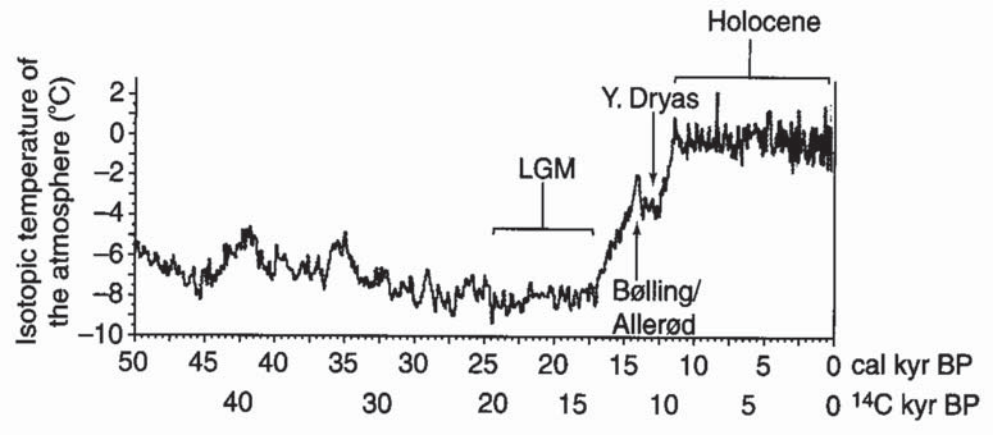


Рис. 4.1. Глобальные климатические изменения по данным изотопов кислорода скважины «Восток», Антарктида (Petit, 1999).

Fig. 4.1. Global climate changes based on oxygen isotope data from «Vostok» ice-core, Antarctica (after Petit, 1999).

[7] Эти данные рассмотрены в гл. 3.

Материалы и методы

Нами была собрана информация из 144 европейских местонахождений млекопитающих, относящихся к LGM (рис. 4.2). Из этих местонахождений был определен 91 таксон млекопитающих, в том числе 86 видов и 5 таксонов более высокого ранга. Полученные материалы были объединены в электронную базу данных PALEOFAUNA, структура которой была разработана ранее для позднеплейстоценовых териологических материалов территории бывшего СССР (Markova *et al*., 1995). Структуры нескольких западноевропейских баз данных (лейденской, кембриджской, базы Pangea), содержащих сведения об ископаемых млекопитающих рассматриваемого времени, были трансформированы с целью их объединения с базой данных PALEOFAUNA. Тем самым стало возможным анализировать все териологические материалы вместе. При определении возраста местонахождений были использованы прежде всего радиоуглеродные датировки (не калиброванные), позволившие проводить сопоставление териологических данных из разных регионов Европы. Также привлекались данные относительных геохронологических методов (геологические, палеонтологические, археологические).

Местонахождения млекопитающих LGM распространены на территории Европы неравномерно. Большинство местонахождений обнаружено на территориях Франции, северной Испании, Германии, Великобритании, Чехии, Венгрии и в Восточной Европе. Север Европы, а также европейский юг плохо обеспечены териологическими данными, хотя, возможно, нам не удалось привлечь все имеющиеся в литературе материалы.

Палеотериологические данные были объединены и обработаны при помощи ГИС-MapInfo. В дальнейшем была проведена классификация всех местонахождений, содержащих сведения о трех и более млекопитающих (110 местонахождений), согласно методике, описанной в гл. 2 настоящей книги.

В результате классификации было получено семь кластеров (рис. 4.3), отражающих специфику фаун разных регионов Европы. Особенности видового состава фаун млекопитающих, относящихся к каждому из кластеров, позволяют выделить основные териокомплексы Европы, относящиеся к максимальному похолоданию последнего оледенения. Географическое положение местонахождений млекопитающих, относящихся к различным кластерам, представлено на рис. 4.4.

Важной характеристикой каждого из териокомплексов, определенных с помощью кластерного анализа, является не только его видовой состав, но и относительное содержание каждого из видов в сообществах.

Параметры частоты встречаемости индикаторных таксонов млекопитающих, относящихся к разным кластерам, приведены в табл. 4.1.

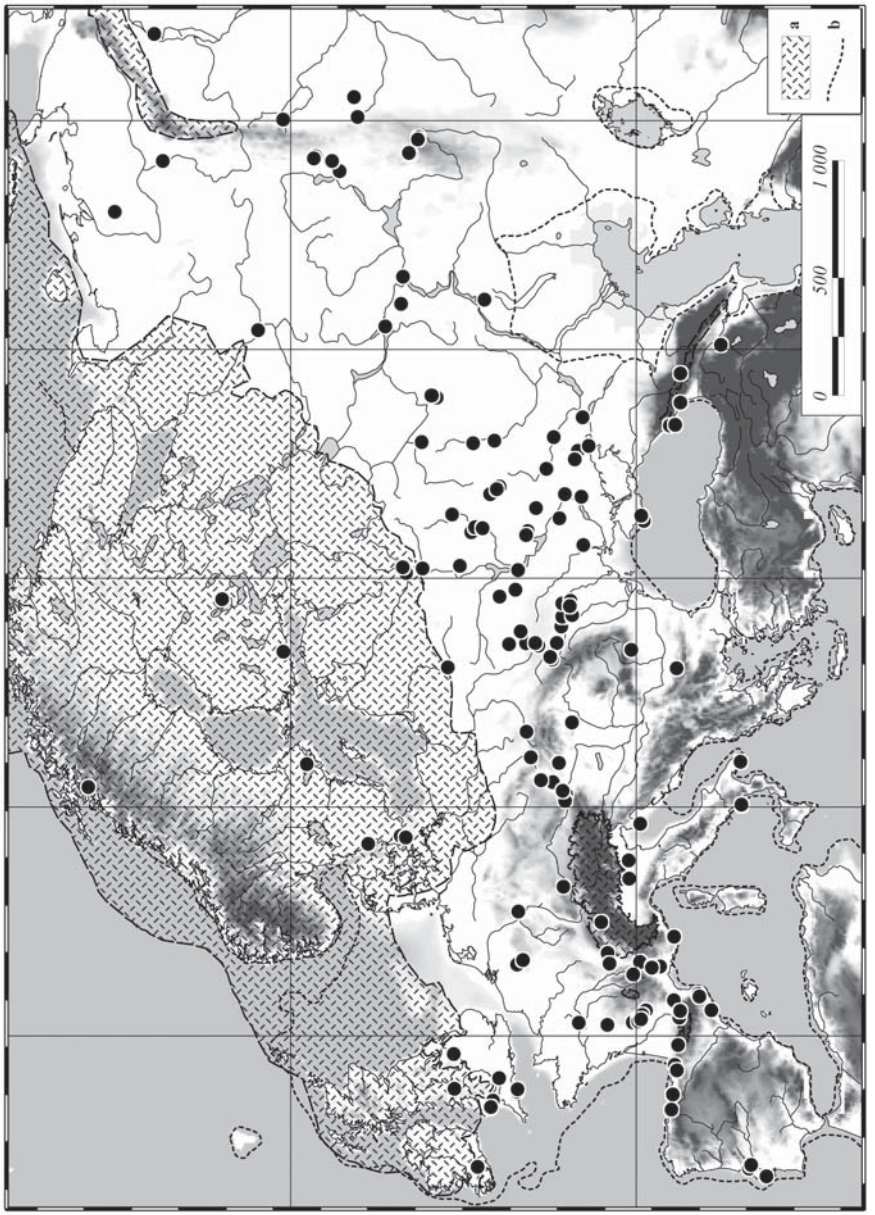


Рис. 4.2. Местонахождения млекопитающих, относящиеся к LGM, датированные радиоуглеродным методом (<=24 –>=17 тыс. л. н.): a — покровные и горные ледники; b — береговая линия.

Fig. 4.2. Last Glacial Maximum mammal localities dated by ^{14}C between <=24 and >=17 kyr BP: a — ice-sheets and mountain glaciers; b — coast line.

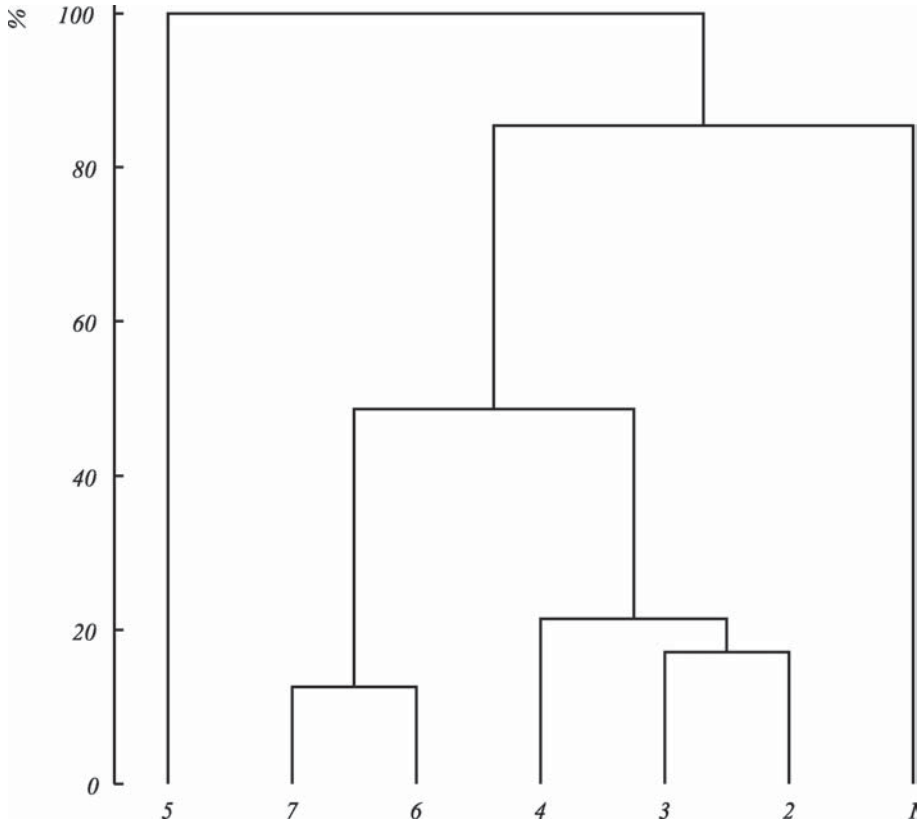
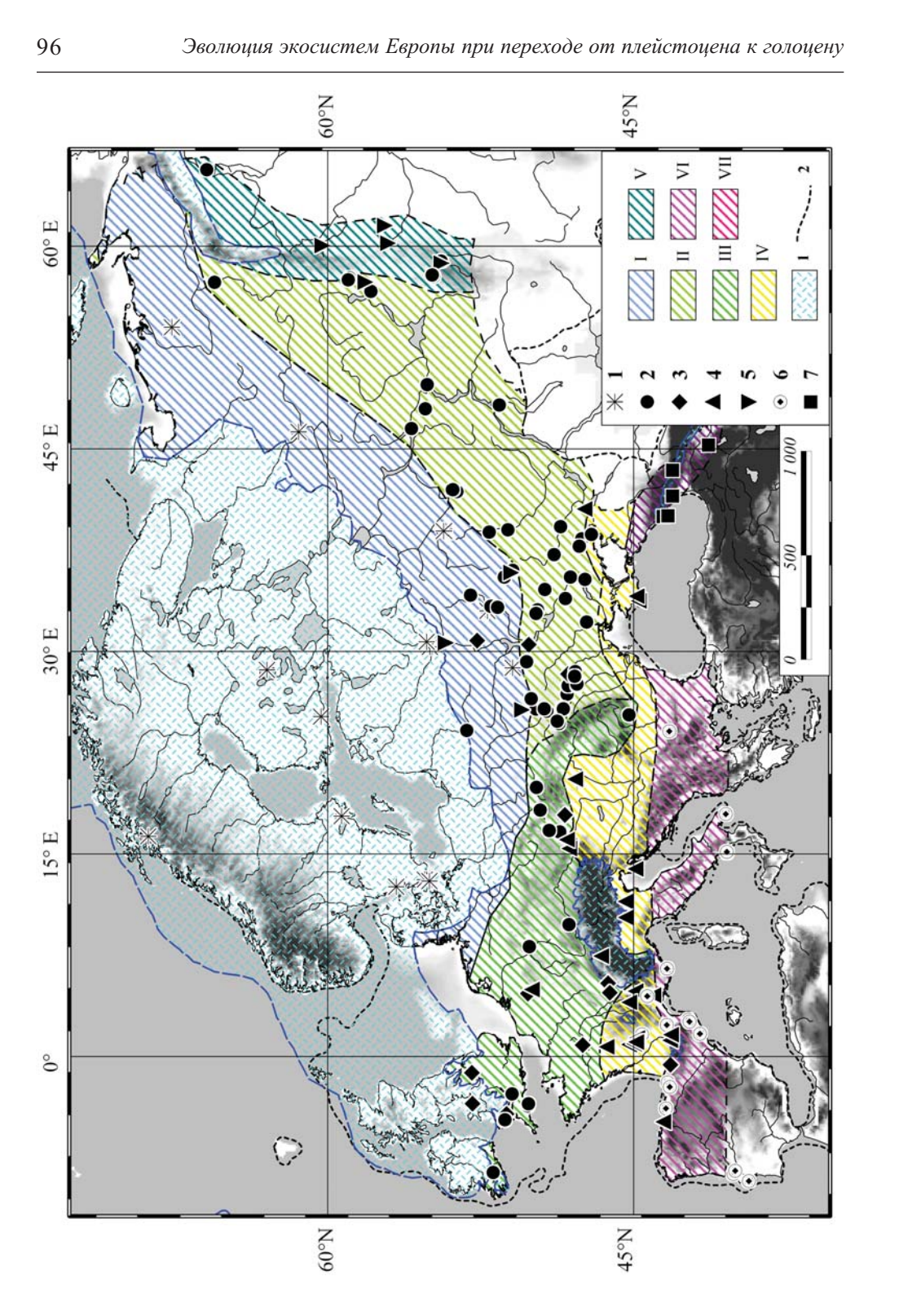


Рис. 4.3. Результаты классификации местонахождений млекопитающих (метод UPMGA).
Fig. 4.3. The result of classification of mammal localities (UPMGA method).

I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундры (кластер 1)

Первый териокомплекс характеризуется материалами из 16 местонахождений млекопитающих. Этот комплекс, относящийся к первому кластеру, включает лишь 8 видов млекопитающих: мамонта *Mammuthus primigenius*, копытного лемминга *Dicrostonyx gulielmi*, сибирского лемминга *Lemmus sibiricus*, узкочерепную полевку *Microtus gregalis,* белого медведя *Ursus maritimus* и др. (рис. 4.5–4.10).

Помимо остатков леммингов в ряде местонахождений этого комплекса были обнаружены остатки северного оленя *Rangifer tarandus* (см. табл. 4.1). Находки остатков белого медведя *Ursus maritimus* были найдены на западном побережье Скандинавского полуострова (Hufthammer, 2001). Находки в ряде местонахождений костей узкочерепной полевки также указывают на суровые климатические условия, Установлено, что это животное было хорошо адаптировано к условиям


0°
15° E
30° E
45° E
60° E
60°N
45°N
I
II
III
IV
V
VI
VII
1
2
3
4
5
6
7
0
500
1 000

перигляциальной тундры и тундростепи и являлось членом «мамонтового» комплекса (Baryshnikov, Markova, 1992; Барышников, Маркова, 2002). К этому комплексу также относится несколько уникальных местонахождений, обнаруженных на территории Финляндии. Их географическое положение убедительно свидетельствует о существовании в Скандинавии (даже в LGM) пространств, свободных ото льда (Ukkonen, 2001). Наиболее южные местонахождения, относящиеся к этому комплексу, были обнаружены в верховьях Днепра и Дона. Однако в них не найдены остатки *Dicrostonyx* и *Lemmus.* Мамонт *Mammuthus,* шерстистый носорог *Coelodonta* и северный олень *Rangifer* являются индикаторными видами этого комплекса. Относительно южное положение некоторых местонахождений, относящихся к первому кластеру, возможно, может быть объяснено бедным составом млекопитающих, определенных в этих захоронениях, что, вероятно, было вызвано разными подходами к определению костных остатков в местонахождениях. Прежде всего, во многих случаях кости мелких млекопитающих не отбирались и не определялись при работах в 60–90-е гг. прошлого века. Таким образом, наиболее южные местонахождения рассматриваемого комплекса при более полной информации о видовом составе млекопитающих, возможно, могут быть в дальнейшем отнесены к другим териокомплексам.

Западноевропейские местонахождения, относящиеся к этому комплексу, очень малочисленны, что свидетельствует об отличии западноевропейских фаун от восточноевропейских. Несомненно, эти особенности определялись географическим положением местонахождений.

Проанализированные териологические материалы севера Европы позволяют реконструировать териокомплекс перигляциальных тундр. В его состав входили типичные млекопитающие Субарктики. Основные отличия видового состава этого териокомплекса от современного комплекса тундр заключаются в присутствии в составе фаун некоторых вымерших в конце плейстоцена и в начале голоцена

Рис. 4.4. Географическое положение местонахождений млекопитающих разных кластеров (комплексов млекопитающих), относящихся к LGM, и териокомплексы LGM: 1–7 — географическое положение местонахождений млекопитающих, относящихся к разным кластерам; I–VII — териокомплексы: I — перигляциальной тундры; II — перигляциальной тундро-лесостепи; III — перигляциальной лесостепи; IV — южный вариант перигляциальной лесостепи; V — перигляциальной тундро-лесостепи (уральский вариант); VI — средиземноморский горный лесостепной; VII — кавказский горный лесной; 1 — ледниковые щиты и горные оледенения; 2 — береговая линия.

Fig. 4.4. Geographical position of LGM mammal localities and mammal assemblages: 1–7 — position of mammal localities of different assemblages (clusters); I–VII — mammal assemblages: I — periglacial tundra; II — periglacial tundra-forest-steppe; III — periglacial forest-steppe; IV — south variant of periglacial forest-steppe; V — Urals variant of periglacial tundra-forest-steppe; VI — Mediterranean mountain forest-steppe; VII — Caucasian mountain forest; 1 — ice-sheet and mountain glaciers; 2 — coast-line.

Таблица 4.1. Индикаторные виды млекопитающих, относящиеся к разным кластерам (комплексам). Встречаемость таксонов в кластере приведена в %. Максимальная достоверность оценена критерием X^2 с $p \leq 0,05$

Table 4.1. The indicator species for even cluster (assemblage). Their occurrence in cluster was done in %. The evaluation of maximum credibility was done by X^2 criterion with $p \leq 0.05$

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Erinaceus sp. – европейский еж	0,0	1,56	0,0	**16,0**	0,0	**16,67**	0,0	0,03
Desmana moschata –выхухоль	0,0	1,56	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Talpa sp. – крот	0,0	1,56	0,0	16,0	0,0	5,56	0,0	—
Sorex araneus – обыкновенная бурозубка	0,0	1,56	0,0	12,0	12,50	0,0	0,0	—
Sorex arcticus – арктическая бурозубка	0,0	1,56	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Sorex minutus – малая бурозубка	0,0	1,56	0,0	12,0	0,0	0,0	0,0	—
Neomys sp. – обыкновенная кутора	0,0	3,13	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Oryctolagus cuniculus – дикий кролик	0,0	0,0	0,0	**20,0**	0,0	11,11	0,0	0,05
Lepus timidus – заяц-беляк	0,0	10,94	7,69	20,0	**62,50**	0,0	0,0	—
Lepus europaeus – заяц-русак	0,0	1,56	0,0	12,0	0,0	11,11	0,0	—
Ochotona pusilla – степная пищуха	0,0	17,19	0,0	8,0	**50,0**	5,56	0,0	0,07
Sciurus vulgaris – обыкновенная белка	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	**20,0**	—
Spermophilus sp. – суслик	0,0	**20,31**	0,0	8,0	0,0	5,56	0,0	0,02
Marmota bobak – байбак	0,0	9,38	0,0	4,0	**50,0**	0,0	0,0	0,04
Marmota marmota – альпийский сурок	0,0	1,56	0,0	12,0	0,0	0,0	0,0	—
Castor fiber – бобр	0,0	6,25	0,0	4,0	0,0	5,56	0,0	—
Eliomys quercinus – садовая соня	0,0	0,0	0,0	**16,0**	0,0	5,56	0,0	0,03
Glis glis – полчок	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Sicista subtilis – степная мышовка	0,0	1,56	0,0	0,0	0,0	5,56	0,0	—
Sicista betulina – лесная мышовка	0,0	1,56	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Allactaga major – большой тушканчик	0,0	3,13	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Allactaga pygmaeus – малый тушканчик	0,0	0,0	0,0	0,0	12,5	0,0	0,0	—
Stylodipus telum – емуранчик	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Nannospalax – малый слепыш	0,0	1,56	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Spalax sp. – слепыш	0,0	4,69	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Apodemus sp. – мышь	0,0	3,13	0,0	20,0	0,0	5,56	0,0	—
Apodemus sylvaticus – лесная мышь	0,0	3,13	0,0	12,0	0,0	5,56	0,0	—
Apodemus flavicollis – желтогорлая мышь	0,0	1,56	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Ellobius talpinus – обыкновенная слепушонка	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Cricetulus migratorius – серый хомячок	0,0	4,69	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Cricetus cricetus – обыкновенный хомяк	0,0	4,69	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Dolomys bogdanovi– югославская полевка	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Clethrionomys rufocanus – красно-серая полевка	0,0	1,56	0,0	0,0	12,50	0,0	0,0	—

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка	0,0	4,69	0,0	4,0	12,50	5,56	0,0	—
Clethrionomys rutilus – красная полевка	0,0	3,13	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Lagurus lagurus – степная пеструшка	0,0	10,94	0,0	4,0	**25,0**	5,56	0,0	—
Eolagurus luteus – желтая пеструшка	0,0	3,13	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Dicrostonyx gulielmi – копытный лемминг	**28,57**	**18,75**	0,0	8,0	**37,50**	0,0	0,0	0,07
Lemmus lemmus – норвежский лемминг	0,0	**3,13**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Lemmus sibiricus – сибирский лемминг	**28,57**	9,38	0,0	0,0	**37,50**	0,0	0,0	0,02
Arvicola terrestris – водяная полевка	0,0	15,63	0,0	**44,0**	12,50	16,67	0,0	0,01
Microtus (Terricola) sp. – кустарниковая полевка	0,0	1,56	0,0	4,0	0,0	**16,67**	0,0	—
Microtus gregalis – узкочерепная полевка	**28,57**	17,19	0,0	12,0	**50,0**	0,0	0,0	0,04
Microtus oeconomus – полевка-экономка	0,0	9,38	0,0	12,0	**37,50**	0,0	0,0	0,03
Microtus agrestis – темная полевка	7,14	6,25	0,0	16,0	12,50	5,56	0,0	—
Microtus arvalis – обыкновенная полевка	0,0	12,50	0,0	**24,0**	0,0	11,11	0,0	0,045
Microtus middendorfi – полевка Миддендорфа	0,0	1,56	0,0	0,0	12,50	0,0	0,0	—

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Chinomys nivalis – снежная полевка	0,0	1,56	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—
Canis lupus – обыкновенный волк	0,0	37,50	38,46	**76,0**	25,0	16,67	**40,0**	<0,001
Alopex lagopus – песец	0,0	**35,94**	15,38	**44,0**	**37,50**	0,0	0,0	<0,001
Vulpes vulpes – обыкновенная лисица	0,0	31,25	7,69	**72,0**	12,50	38,89	20,0	<0,001
Vulpes corsac – лисица-корсак	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	—
Cuon alpinus – красный волк	0,0	0,0	0,0	8,0	0,0	0,0	0,0	—
Ursus arctos – бурый медведь	0,0	23,44	**30,77**	20,0	0,0	0,0	**40,0**	0,03
Ursus spelaeus – пещерный медведь	0,0	12,50	**53,85**	**36,0**	0,0	22,22	**40,0**	0,005
Ursus maritimus – белый медведь	**7,14**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
Gulo gulo – росомаха	0,0	9,38	**15,38**	**12,0**	0,0	0,0	0,0	—
Mustela erminea - горностай	0,0	14,06	0,0	8,0	**25,0**	0,0	0,0	—
M. nivalis – ласка	10,0	2,44	50,0	11,54	0,0	4,55	9,09	—
M. putorius – обыкновенный хорек	0,0	3,13	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—
M. eversmanni – степной хорек	0,0	1,56	0,0	0,0	**25,0**	0,0	0,0	—
Meles meles – барсук	0,0	4,69	0,0	**24,0**	0,0	0,0	0,0	0,01
Crocuta crocuta – пещерная гиена	0,0	6,25	**53,85**	24,0	0,0	**38,89**	20,0	<0,001
Panthera spelaea – пещерный лев	0,0	7,81	23,08	24,0	12,50	0,0	0,0	0,03
Panthera pardus – леопард	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	**11,11**	0,0	—
Felis silvestris – лесной кот	0,0	3,13	0,0	**16,0**	0,0	**22,22**	0,0	0,03
Lynx sp. – рысь	0,0	4,69	0,0	12,0	0,0	**22,22**	0,0	—
Mammuthus primigenius – мамонт	**64,29**	**81,25**	**61,54**	24,0	12,50	0,0	0,0	<0,001

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Equus(Equus) sp. – дикая лошадь	7,14	40,63	**84,62**	**72,0**	12,50	**55,56**	40,0	<0,001
Equus hydruntinus – плейстоценовый осел	0,0	1,56	0,0	**32,0**	0,0	5,56	0,0	0,006
Coelodonta antiquitatis – шерстистый носорог	7,14	**51,56**	38,46	16,0	**75,0**	0,0	0,0	<0,001
Sus scrofa – кабан	0,0	0,0	0,0	36,0	0,0	**50,0**	**60,0**	<0,001
Dama dama – лань	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**20,0**	—
Cervus elaphus – благородный олень	0,0	21,88	7,69	**76,0**	0,0	**88,89**	**40,0**	<0,001
Capreolus capreolus – косуля	0,0	3,13	0,0	**32,0**	0,0	**44,44**	**60,0**	<0,001
Megaloceros giganteus – гигантский олень	0,0	9,38	15,38	16,0	0,0	11,11	0,0	—
Alces alces – лось	0,0	14,06	0,0	16,0	0,0	5,56	20,0	—
Rangifer tarandus – северный олень	7,14	**78,13**	**61,54**	**76,0**	**75,0**	22,22	0,0	<0,001
Bos primigenius – первобытный бык	0,0	15,63	38,46	**64,0**	0,0	**61,11**	**60,0**	<0,001
Bison priscus – первобытный бизон	7,14	40,63	30,77	**72,0**	**62,50**	27,78	20,0	0,01
Saiga tatarica – сайга	0,0	15,63	0,0	16,0	37,50	0,0	0,0	0,08
Ovibos pallantis – овцебык	0,0	3,13	0,0	8,0	**12,50**	0,0	0,0	—
Rupicapra rupicapra – серна	0,0	1,56	7,69	**60,0**	0,0	**77,78**	0,0	<0,001
Capra sp. – козел	0,0	1,56	0,0	**72,0**	0,0	**72,22**	**20,0**	<0,001
Capra aegagrus – бородатый козел	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	—

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
Capra caucasica – кавказский горный козел	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**20,0**	—
Capra ibex – альпийский горный козел	0,0	1,56	0,0	**68,0**	0,0	**72,22**	0,0	<0,001
Ovis sp. – горный баран	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	**20,0**	—

крупных травоядных. Географическое положение ареала териокомплекса перигляциальных тундр заметно отличается от положения современной тундры: он занимал обширные пространства к югу от зоны современной тундры, что объясняется значительным продвижением к югу Скандинавского ледникового щита и его сильным охлаждающим влиянием (см. рис. 4.4). Северная часть ареала этого териокомплекса была прерывистой. Данные по Фенноскандии показывают, что даже в этом регионе существовали обособленные популяции животных, обитавшие на свободных ото льда участках.

II. Перигляциальный тундро-лесостепной комплекс млекопитающих (кластер 2)

Многочисленные местонахождения, относящиеся к этому комплексу, расположены на обширных территориях Европы (см. рис. 4.4). Обилие местонахождений, а также географическое положение данного териокомплекса объясняет высокое видовое богатство млекопитающих, включающее более 70 таксонов млекопитающих (см. табл. 4.1). Доминирующим видом является мамонт *Mammuthus primigenius*. Песец *Alopex lagopus* и северный олень *Rangifer tarandus* также были очень типичны для этого комплекса, что указывает на широкое распространение ландшафтов тундрового типа. Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* был также определен в значительном числе местонахождений (рис. 4.8).

Очень широко представлены виды открытых ландшафтов, прежде всего лошадь *Equus* (рис. 4.9). Суслики, сурки, степные пеструшки, степные пищухи также были широко распространены на территории Европы. Кроме того, в местонахождениях этого комплекса обнаружены остатки нескольких лесных и лесостепных видов (*Alces alces, Cervus elaphus, Capreolus capreolus, Clethrionomys glareolus*), однако эти находки достаточно редки. Видовой состав млекопитающих позволяет реконструировать перигляциальную тундро-лесостепь. Географическое положение данного комплекса охватывает центральные районы Восточной и Центральной Европы. Видовой состав млекопитающих отражает условия безаналоговых перигляциальных экосистем с мозаичной структурой

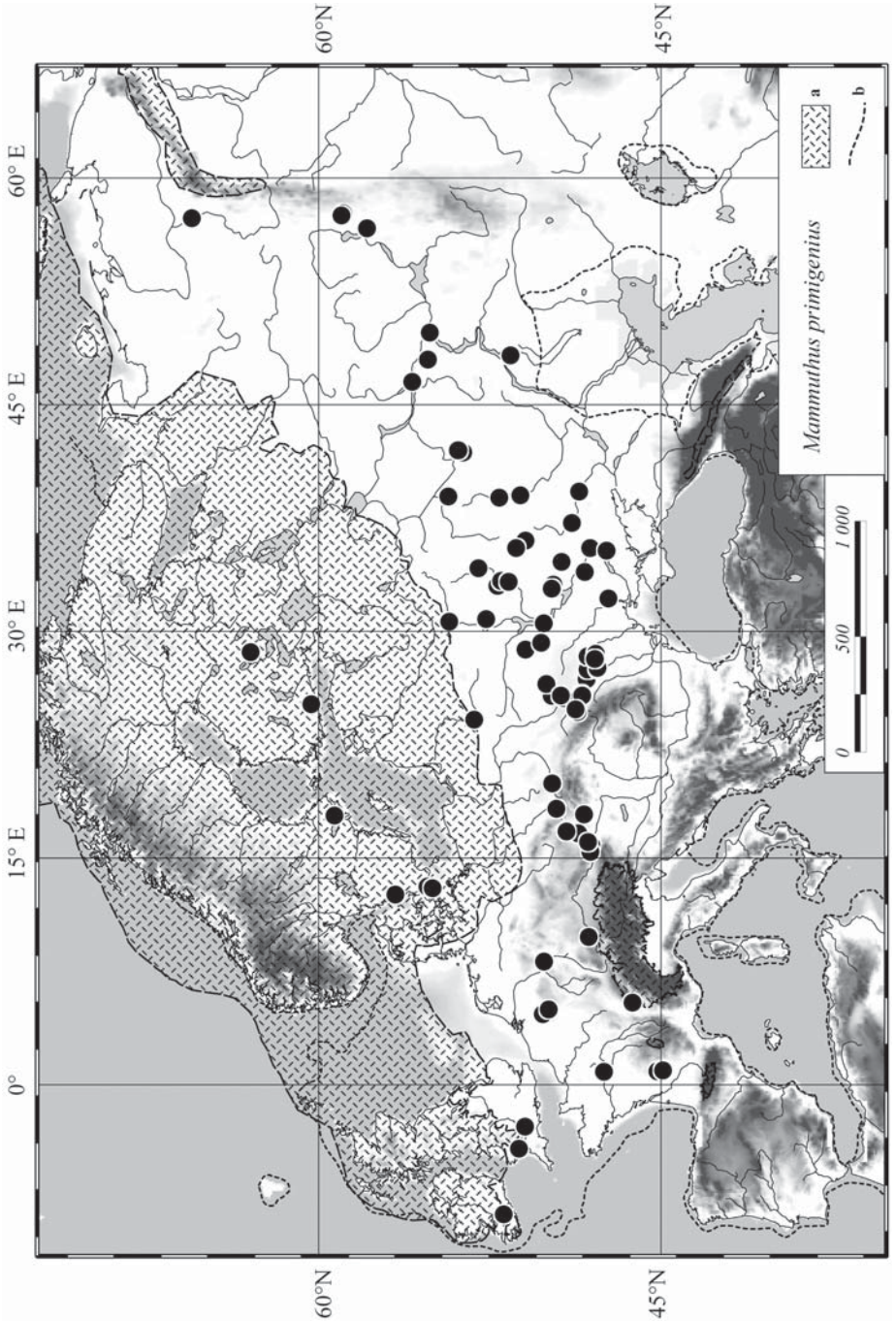


Рис. 4.5. Местонахождения мамонта *Mammuthus primigenius*, относящиеся к LGM. Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.5. Mammoth *Mammuthus primigenius* in LGM localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

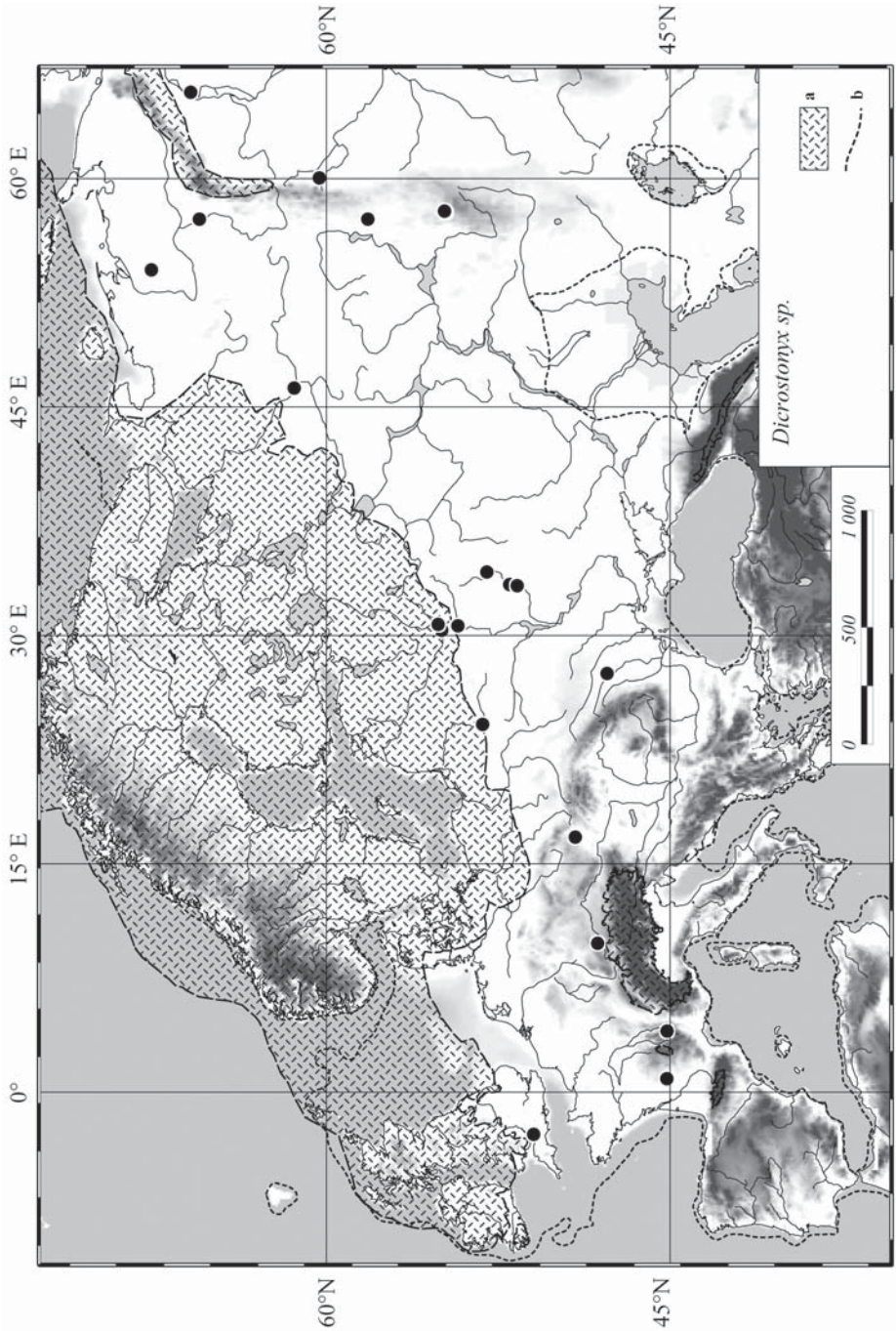


Рис 4.6. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* sp., относящиеся к LGM.
Fig. 4.6. Collar lemming *Dicrostonyx* sp. in LGM localities.

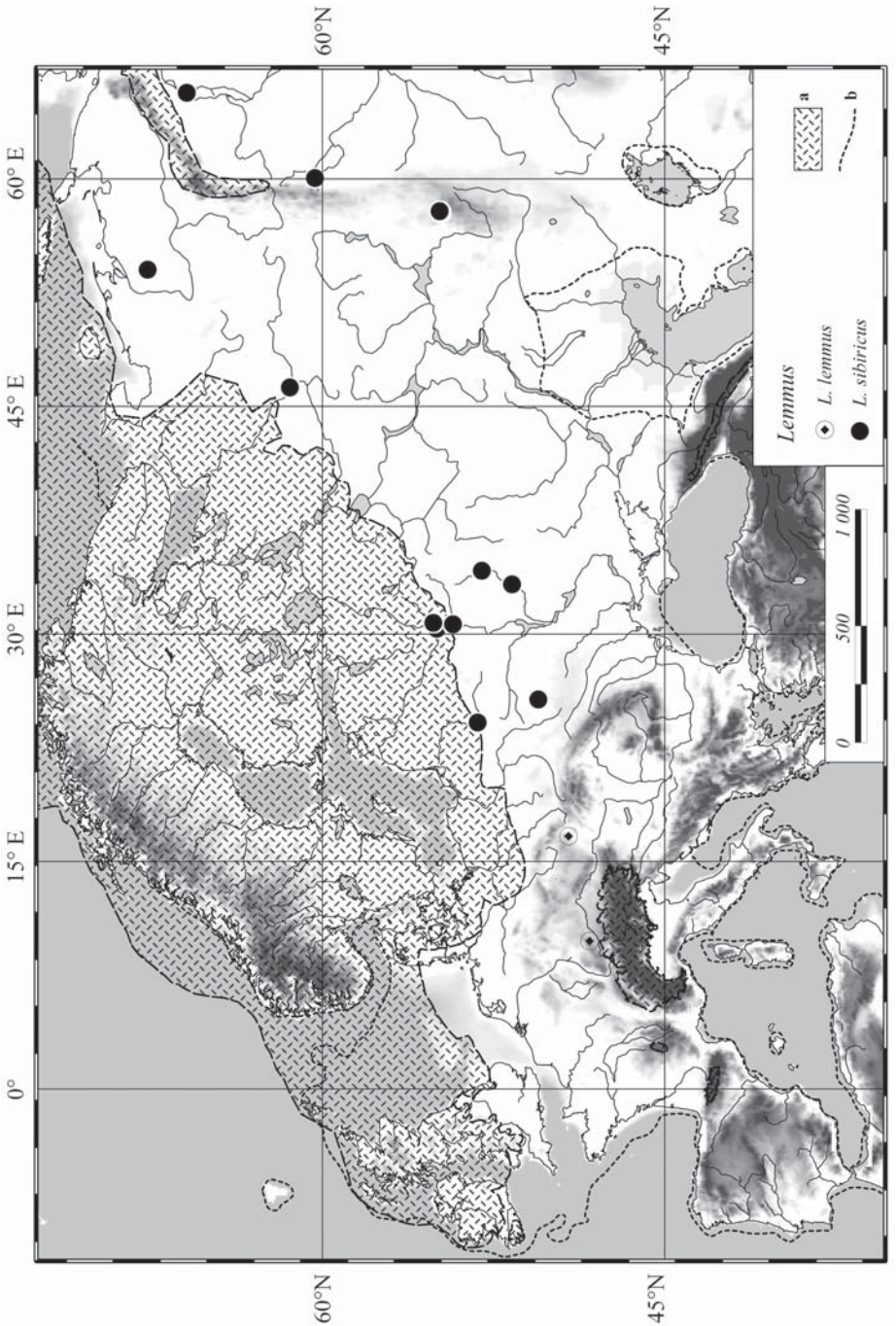


Рис. 4.7. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus*, относящиеся к LGM.
Fig. 4.7. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* in LGM localities.

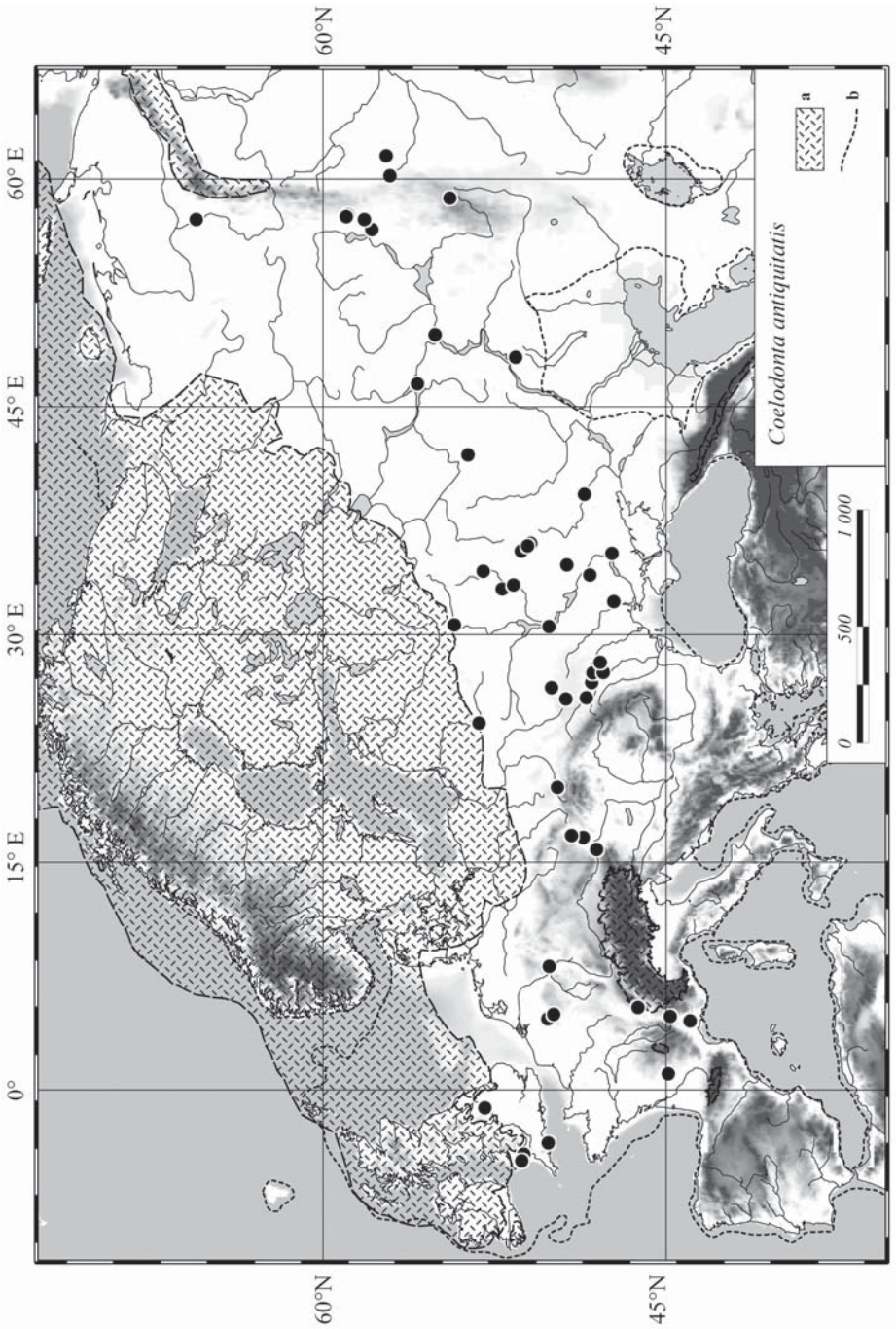


Рис. 4.8. Местонахождения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis*, относящиеся к LGM.
Fig. 4.8. *Coelodonta antiquitatis* in LGM localities.

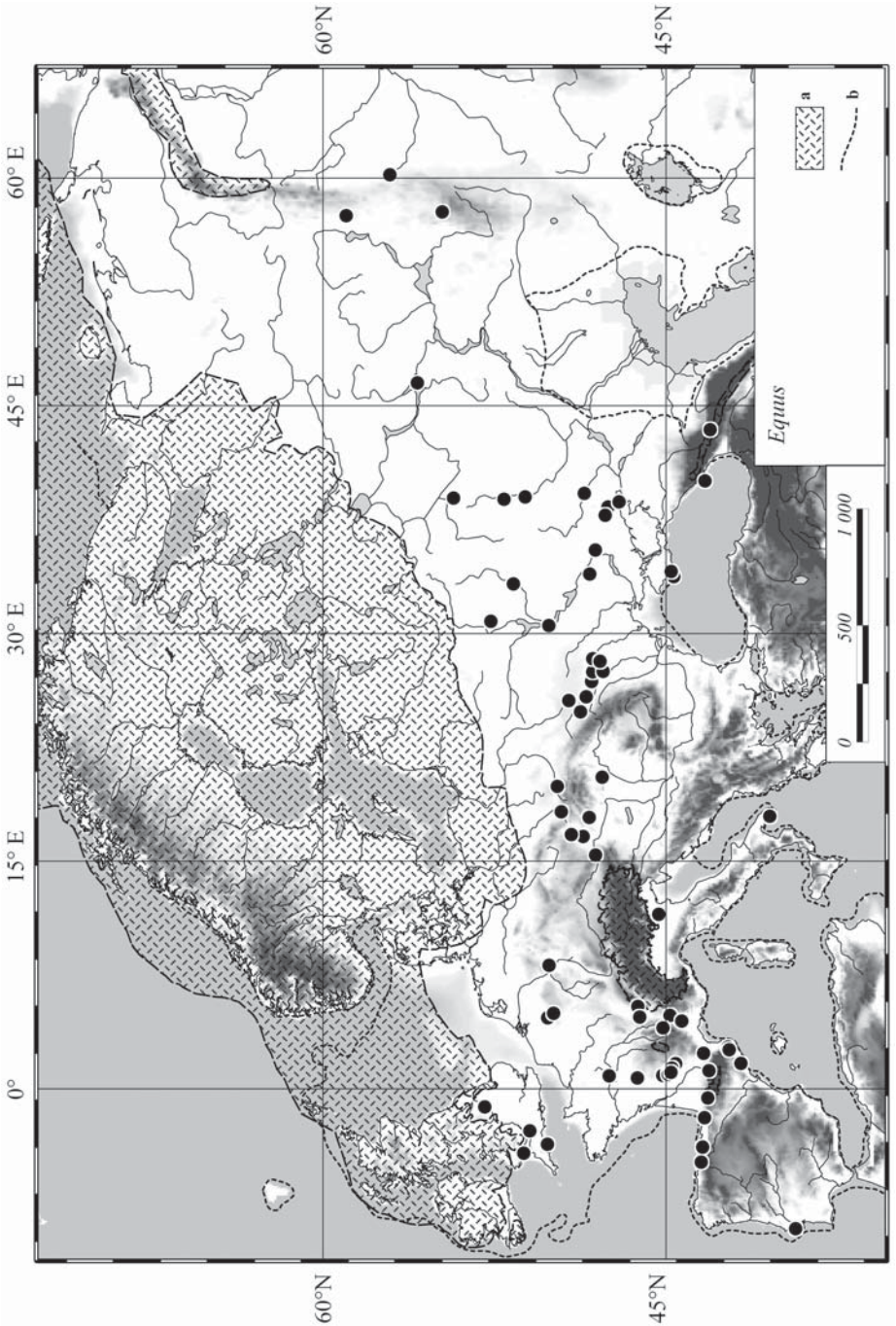


Рис. 4.9. Местонахождения лошади *Equus*, относящиеся к LGM
Fig. 4.9. Horse *Equus* in LGM localities.

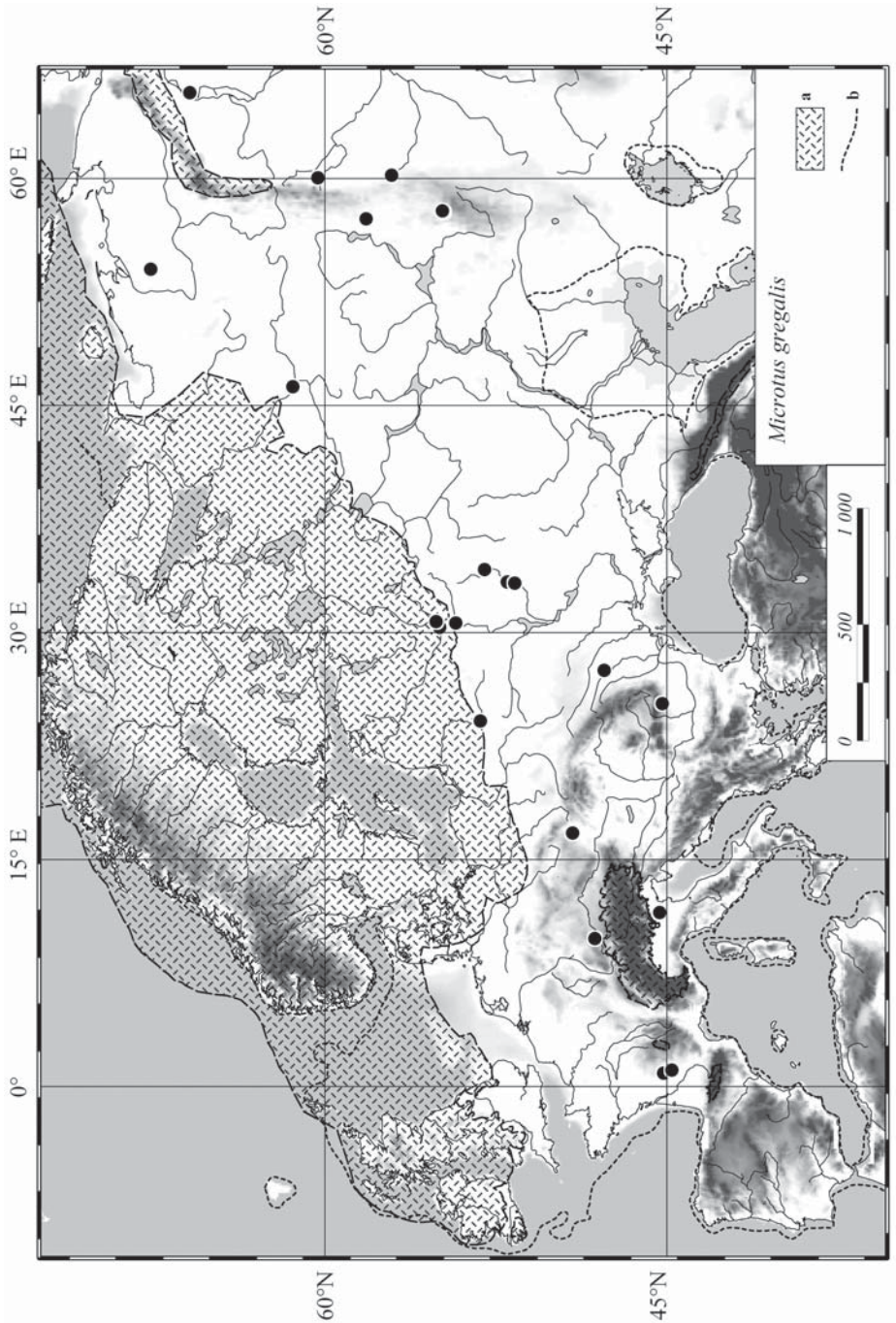


Рис. 4.10. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus gregalis* в местонахождениях, относящихся к LGM.
Fig. 4.10. *Microtus gregalis* in LGM localities.

палеоландшафтов, позволяющих обитать здесь крупным травоядным, типичным тундровым и степным видам, некоторому количеству млекопитающих, связанных с лесными биоценозами.

III. Комплекс млекопитающих перигляциальной лесостепи (кластер 3)

Редкие местонахождения этого комплекса расположены в поясе между 47 и 49° с.ш. На Британских островах к нему отнесены фауны двух наиболее северных местонахождений (см. рис. 4.4). Большинство местонахождений этого кластера на континенте расположены в предгорьях и горных системах. Видовое богатство териокомплекса включает 29 видов (см. табл. 4.1). В фаунах обнаружены остатки лишь одного млекопитающего, адаптированного к холодным условиям, — песца *Alopex lagopus*. Ядро фаун составляли крупные травоядные: шерстистый носорог, первобытный бизон, первобытный бык и лошадь. Отмечены находки остатков гигантского оленя. Обнаружено большое количество видов хищных млекопитающих, вымерших в конце плейстоцена (пещерный медведь *Ursus spelaeus*, пещерная гиена *Crocuta crocuta spelaea*, пещерный лев *Panthera spelaea*), а также хищных, существующих и в настоящее время (бурый медведь *Ursus arctos*, волк *Canis lupus* и ласка *Mustela nivalis*). Значительное количество крупных травоядных, достаточно низкое число лесных видов (были обнаружены только остатки росомахи *Gulo gulo* и благородного оленя *Cervus elaphus*), редкие горные виды (серна *Rupicapra rupicapra*) позволяют реконструировать комплекс млекопитающих перигляциальных лесостепных ландшафтов. Его видовой состав отражает более мягкие условия окружающей среды, чем условия, характерные для предыдущего комплекса.

IV. Южный вариант перигляциальной лесостепи (кластер 4)

Местонахождения, относящиеся к этому комплексу, расположены главным образом в Западной Европе (в предгорьях Альп, в горах Центрального Массива), а также в Карпатах. Только два местонахождения обнаружены в Восточной Европе — в устье Дона и в Крыму. Параметры видового богатства этого комплекса очень высоки и включают 80 видов млекопитающих.

Холодолюбивые виды (песец, северный олень) — многочисленны в стоянках этого комплекса, но лемминги практически не встречены. Количество лесных видов высоко и включает лося *Alces alces*, росомаху *Gulo gulo*, кабана *Sus scrofa*, рысь *Lynx lynx,* дикого кота *Felis silvestris,* обыкновенного барсука *Meles meles,* садовую соню *Eliomys* sp*.,* ежа *Erinaceus,* бобра *Castor fiber,* темную полевку *Microtus agrestis*.

Некоторые крупные травоядные (*Bos primigenius, Bison priscus, Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*) очень характерны для этого комплекса, однако мамонт, шерстистый носорог и гигантский олень, напротив, очень редки. Высокое количество остатков горного козла *Capra* и серны *Rupicapra* и присутствие

остеологических находок снежной полевки *Microtus nivalis* указывает на предгорные и горные условия. Степные виды (*Equus* sp., *Equus hydruntinus, Saiga tatarica, Vulpes corsac, Ochotona pusilla, Marmota, Lagurus lagurus* и др.) были обнаружены не во всех местонахождениях.

Все полученные материалы позволяют говорить о высоком разнообразии локальных биотопов, в которых виды млекопитающих разной экологии (холодолюбивые, лесные, степные, горные) находили себе подходящие экологические ниши. Влияние покровного ледника на этих территориях было выражено слабее, чем в ареалах предыдущих комплексов. Богатые разнотравные луга с «островами» лесной растительности, занимающие бассейны рек, разнообразные ландшафты предгорий и лесостепные и лесные высотные пояса гор, обеспечивали кормовую базу многочисленным млекопитающим. Полученные материалы позволяют реконструировать южный вариант перигляциальной лесостепи.

V. Перигляциальная тундро-лесостепь (уральский вариант) (кластер 5)

Местонахождения этого комплекса сконцентрированы в Уральских горах (см. рис. 4.4). Видовой состав млекопитающих включает 30 видов разной экологической приуроченности (см. табл. 4.1):

• холодолюбивые виды: *Rangifer tarandus* (много), *Ovibos pallantis, Alopex lagopus* (много), *Dictostonyx torquatus* (много), *Lemmus sibiricus, Microtus middendorfi, Microtus gregalis* (много);

• степные виды: *Saiga tatarica, Equus* sp., *Allactaga pygmaeus, A. major, Lagurus lagurus* (много), *Marmota bobac* (много), *Ochotona pusilla* (много);

• лесные виды: *Alces alces*, *Clethrionomys glareolus, Cl. rufocanus, Microtus agrestis, Mustela erminea* (много), *Mustela eversmanni* (много);

• крупные травоядные: *Mammuthus primigenius* (редко), *Coelodonta antiquitatis* (много), *Bison priscus* (много). Показательно, что такие виды травоядных, как *Bos primigenius, Cervus elaphus* и *Capreolus capreolus*, предпочитающие лесостепные местообитания, не были обнаружены;

• млекопитающие, адаптированные к прибрежным биоценозам рек и озер: *Microtus oeconomus, Arvicola terrestris*.

Богатый видовой состав млекопитающих, включающий значительное число мелких млекопитающих различной экологии, позволяет реконструировать условия тундро-лесостепи (уральский вариант). Значительное разнообразие локальных биотопов Уральских гор обеспечивало существование разнообразных млекопитающих.

Этот комплекс млекопитающих близок по видовому составу комплексу перигляциальных тундро-лесостепей (кластер 2), который также включал тундровые, степные и лесные виды животных. Но видовое богатство, а также соотношения млекопитающих в этом комплексе заметно отличаются от описываемого уральского комплекса. Кроме того, эти два комплекса очень сильно различаются по видам-доминантам. Если в комплексе II доминировал мамонт (~80%), то для уральского комплекса этот вид не характерен и его доля в видовом составе

составляет лишь 12,5%; дикая лошадь *Equus* sp. — типична для комплекса II (40%) и очень редка в уральском комплексе (12%), сибирский лемминг *Lemmus sibiricus* был редок в комплексе II (9%) и, напротив, характерен для териокомплекса Уральских гор (~40%). Можно наблюдать эти отличия и во многих других случаях (см. табл. 4.1). Таким образом, мы сочли необходимым выделить два варианта тундро-лесостепного териокомплекса.

VI. Средиземноморский горный лесостепной комплекс (кластер 6)

Млекопитающие этого комплекса были распространены на юге Западной Европы (юг Франции, Пиренеи, Апеннины, Балканы). К нему относятся 36 видов млекопитающих. Доминантные виды включают *Bison priscus, Bos primigenius, Rupicapra rupicapra, Capra ibex, Ovis* sp., *Cervus elaphus, Capreolus capreolus, Sus scrofa, Felis silvestris, Panthera pardus, Lynx* sp., *Oryctolagus cuniculus, Lepus europaeus, Erinaceus, Eliomys quercinus, Microtus (Terricola*) и ряд других. Большинство этих видов населяли лесные и горные ландшафты.

Мамонт и шерстистый носорог не были обнаружены в местонахождениях средиземноморского горного лесного комплекса. Холодолюбивые виды, такие, как песец, копытный лемминг, норвежский лемминг и овцебык, не были распространены на юге Европы в максимум похолодания последнего оледенения. Лишь северный олень проникал на эти территории, и его остатки были обнаружены в ряде местонахождений Средиземноморья. Но экологические требования этого животного очень широки, и северный олень может обитать в разнообразных типах ландшафтов, включая залесенные территории.

Плейстоценовый осел *Equus hydruntinus* и дикая лошадь *Equus* sp. также были типичны для этих территорий. Их присутствие указывает на распространение ксерофильных открытых ландшафтов. Средиземноморский комплекс дает представление о принципиально иных условиях окружающей среды, чем предыдущие пять териокомплексов. Несомненно, в Средиземноморье влияние ледникового щита было незначительным даже в максимальное похолодание последнего оледенения. Выявленный комплекс млекопитающих дает представление о распространении в южных регионах Европы горных широколиственных и вечнозеленых лесов, чередующихся с ксерофильными открытыми пространствами, на которых могли обитать дикая лошадь, плейстоценовый осел и первобытный бизон. Таким образом, влияние ледникового щита практически отсутствовало к югу от 45° с.ш. Выявленный териокомплекс был описан как средиземноморский горный лесной комплекс.

VII. Кавказский лесной горный комплекс (кластер 7)

Двадцать видов было определено из местонахождений LGM, расположенных на Кавказе. Несомненно, это только часть богатой кавказской фауны. Нужно отметить, что большинство определенных видов относится к крупным млекопи-

тающим, а мелкие млекопитающие представлены в списке лишь единичными видами.

Мамонт и шерстистый носорог отсутствуют в этом комплексе. Холодолюбивые виды также не обитали на Кавказе даже в максимум похолодания позднего плейстоцена. Доминантными видами в комплексе были: первобытный бизон *Bison priscus,* кавказский козел *Capra caucasica,* косуля *Capreolus capreolus,* благородный олень *Cervus elaphus,* лань *Dama dama,* кабан *Sus scrofa,* пещерный медведь *Ursus spelaeus,* бурый медведь *Ursus arctos.* Видовой состав также включал первобытного быка *Bos primigenius*, дикую лошадь *Equus* sp., горного барана *Ovis* sp., пещерную гиену *Crocuta crocuta spelaea,* лисицу-корсака *Vulpes corsac,* белку *Sciurus vulgaris* и некоторые другие виды (см. рис. 4.4; табл. 4.1).

Видовой состав млекопитающих не отражает влияние похолодания последнего оледенения, что объясняется южным положением Кавказских гор. Этот комплекс близок к средиземноморскому горному лесостепному комплексу, но некоторые эндемичные кавказские виды (*Capra caucasica*) были описаны лишь из этого региона. Териокомплекс включает, прежде всего, значительное число горных и лесных видов и был описан нами как кавказский лесной горный комплекс.

Географические вариации видового богатства млекопитающих

Результаты анализа териологических материалов LGM позволяют реконструировать географические изменения видового богатства млекопитающих (рис. 4.11). Несомненно, реконструкция не отражает всей картины видового богатства этого периода. Однако мы уверены, что имеется положительная корреляция между обнаруженными и не найденными пока видами.

Максимальное видовое богатство млекопитающих в Европе в LGM было установлено для следующих территорий: 1) к северу от Центрального Массива, в верхнем течении Луары и Сены; 2) в северных предгорьях Альп — Баварском плато (Bavarian tableland); 3) в бассейнах Днестра и Прута с сильно расчлененным рельефом; 4) в бассейне Десны (притока Днепра). В большинстве случаев «пики» разнообразия млекопитающих связаны с условиями предгорий и возвышенностей (и лишь в одном случае — с низменностью) и объясняются многообразием экологических ниш предгорий, возвышенностей и бассейнов рек.

Выводы

Результаты анализа обширного териологического материала, относящегося к максимальному похолоданию последнего оледенения (Late Glacial Maximum), позволяют реконструировать комплексы млекопитающих Европы в этот интервал времени. Огромные территории Европы, расположенные между Скандинавским ледниковым щитом и ~48° с.ш., были заняты различными вариантами **«мамонтового» комплекса.** Пять комплексов млекопитающих являются вариантами «мамонтового» комплекса: **перигляциальная тундра, перигляциаль-**

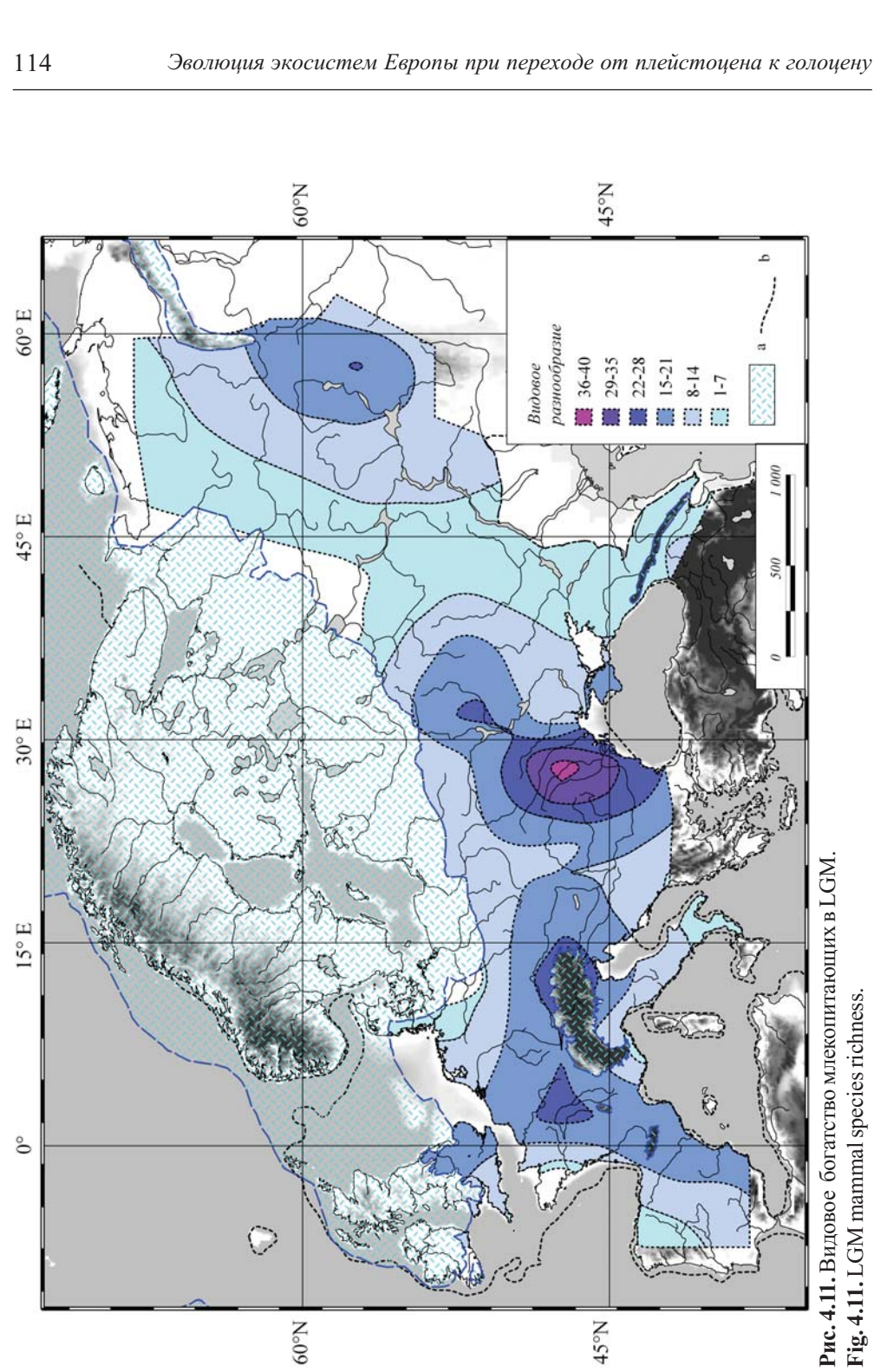


Рис. 4.11. Видовое богатство млекопитающих в LGM.
Fig. 4.11. LGM mammal species richness.

ная тундро-лесостепь (два варианта), перигляциальная лесостепь (два варианта). Все эти териокомплексы обладали уникальной структурой и не имеют аналогов в настоящее время. Они включали виды млекопитающих разной экологии, которые в настоящее время, а также во время предыдущего межледниковья (микулинского – эмского) населяли разные природные зоны. Подобный видовой состав комплексов млекопитающих отражает существование мозаичной структуры ландшафтов Европы в LGM. Сплошная лесная зона в этот интервал отсутствовала. Этот факт объясняет широкое проникновение степных млекопитающих к западу и северу Европы. Влияние покровного оледенения в это время было очень сильным, что позволило типичным млекопитающим тундровой зоны распространиться к югу вплоть до 44–48° с.ш. Часть лесных видов отступила к югу и сохранилась в рефугиумах, расположенных в долинах рек, в горах и на возвышенностях, с разнообразными локальными местообитаниями. Значительный рефугиум существовал и в Уральских горах, где даже в LGM сохранялись локальные лесные ценозы. Анализ распространения млекопитающих этого времени показывает, что в LGM зональность была выражена очень слабо. Видовой состав млекопитающих позволяет говорить об образовании комплексов т.н. «смешанных» фаун, не имеющих аналогов в настоящее время. Эти комплексы включали виды, ныне обитающие в разных природных зонах. Особенности видового состава и структуры этих териокомплексов обсуждались многократно в научной литературе и получили названия «мамонтовой», «безаналоговой», «смешанной» или «перигляциальной» фауны (Пидопличко, 1954; Верещагин, 1971; Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1980а, б, в, 1985; Маркова, 1982а, 2004; Nadachowski, 1982; Флеров, 1985; Graham, 1985; 1986; Musil, 1985; Semken, 1988; Смирнов и др., 1990; Lister, 1991; Stuart, 1991; Baryshnikov, Markova, 1992; Смирнов, 1995; Markova *et al*., 1995, 2002; Graham *et al*., 1996; Kowalski, 2001; Барышников, Маркова, 2002; Маркова и др., 2002; Косинцев, 2003; Stewart *et al*., 2003a, b; Sommer, Nadachowski, 2006; Markova, Puzachenko, 2007).

К югу от ~45° с.ш. структура териокомплексов Европы принципиально меняется. Она уже практически не отражает влияния покровного оледенения. Леса, включая широколиственные, чередующиеся с открытыми ксерофитными пространствами, были широко распространены на равнинах и в горных системах юга Европы (Пиренеи, Апеннины, Балканы, Кавказ). На высокогорьях существовали альпийские луга.

Были установлены также отличия между западноевропейскими и восточноевропейскими фаунами. Восточноевропейские фауны млекопитающих включают большее число видов открытых пространств и, следовательно, отражают существование более аридных условий. Таким образом, заметное влияние Атлантики существовало и в LGM, однако наиболее значительное воздействие на структуру биоты оказывал антициклон, сформировавшийся над Скандинавским ледниковым щитом.

Summary

The results of mammal material analyses, correlated with the Late Glacial Maximum interval, permit to reconstruct mammal assemblages during that time. Huge territories of Europe, located between the Scandinavian ice-sheet and ~48°N, were covered by different variants of **«Mammoth complex».** Five clusters of mammal assemblages describe these variants: **periglacial tundra, periglacial tundra-forest steppe (2 variants) and periglacial forest-steppe (2 variants).** All of these assemblages have a unique structure without modern analogues. They include a mosaic structure of animals of different ecology, which now (and also during the Eemian = Mikulino) inhabit different natural zones. Continues forest zones did not exist in this time, which explains the wide distribution of steppe animals to the north and to the west of Europe. The influence of the Late Weichselian (=Valdai) ice-sheet was very strong, permitting typical tundra species to penetrate up to 44–48 °N. Forest species migrated to the south and survived in refugees, related to river basins, mountain- and uphill regions with high quantity of local habitats. The analysis of mammal distribution shows that the manifestation of a European natural zonality was week during the LGM. The species composition of localities indicates the non-analogues, «mixed» faunas, and includes mammals from different natural zones. A specific structure of these faunas have been discussed in many previous papers and were described as a «Mammoth», «non-analogue», «mixed» or «Periglacial» assemblage (Pidoplichko, 1954; Vereshchagin, 1971; Vangengeim, 1977; Vereshchagin & Baryshnikov, 1980, 1985; Markova, 1982, 2004; Flerov, 1985; Graham, 1985, 1986; Musil, 1985; Semken, 1988; Smirnov *et al*., 1990; Lister, 1991; Stuart, 1991; Baryshnikov & Markova, 1992, 2002; Markova *et al*., 1995, 2002a, b; Smirnov, 1995; Graham *et al*., 1996; Kosintsev, 2003; Stewart *et al.*, 2003a, b).

Southward 45°N, the influence of the ice-sheet was practically absent in the structure of mammal assemblages. Forested areas, including broadleaved forests, alternating with xerophytic grasslands and Alp meadows were distributed on the plains and mountains of these regions (in the Perinea, Apennine, Balkan Peninsulas, and in the Caucasus Mountains).

The differences between Western and Eastern European faunas were established in this time. Eastern European faunas reflect more arid environments, than West European ones. So the Atlantic influence existed during the LGM, but the dominant influence came from the atmospheric High above the Scandinavian ice-sheet.

4.2. Комплексы млекопитающих позднеледниковья (Late Glacial transition — LGT) (<17 – >=12,4 тыс. л. н.)

А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко

4.2. Mammal assemblages during the Late Glacial transition (LGT) period (<17 – >=12.4 kyr BP)

Anastasia Markova and Andrei Puzachenko

Дегляциация Скандинавского ледникового щита началась после 17 тыс. л. н. Этот процесс продолжался до конца плейстоцена. Климат продолжал оставаться достаточно суровым и в интервале 17–12,4 тыс. л. н. В это время происходило несколько осцилляций ледника. Так, по материалам, полученным на Русской равнине, установлено небольшое продвижение ледника, прерванное процессом дегляциации и датированное 15,5 тыс. л. н. (вепсовско-крестецкая стадия). Вслед за вепсовско-крестецкой стадией отмечается прогрессивная регрессия ледникового щита, продолжающаяся до ~13 тыс. л. н., когда опять произошло небольшое продвижение ледника (лужско-невская стадия) (Faustova, 1994; рис. 4.12).

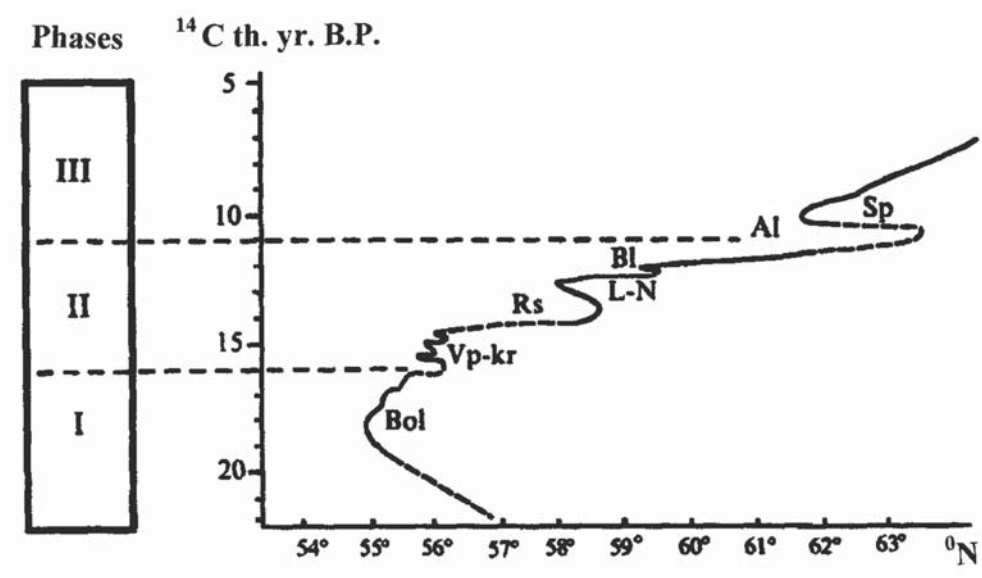


Рис. 4.12. Основные стадии дегляциации в позднем плейстоцене по материалам Русской равнины: Bol — бологовская; Vp-kr — вепсовско-крестецкая; Rs — раунисская; L–N — лужско-невская; Bl — бёллинг; Al — аллерёд; Sp — сальпаусселка (Faustova, 1994).

Fig. 4.12. The main phases and deglaciation stages of Late Pleistocene glaciation on the Eastern-Europe Plain: Bol — Bologovo; Vp-kr — Vepsovsk-Krestetsk; Rs — Raunissk; L–N — Luga-Neva; Bl — Bølling; Al — Allerød; Sp — Salpausselka (after Faustova, 1994).

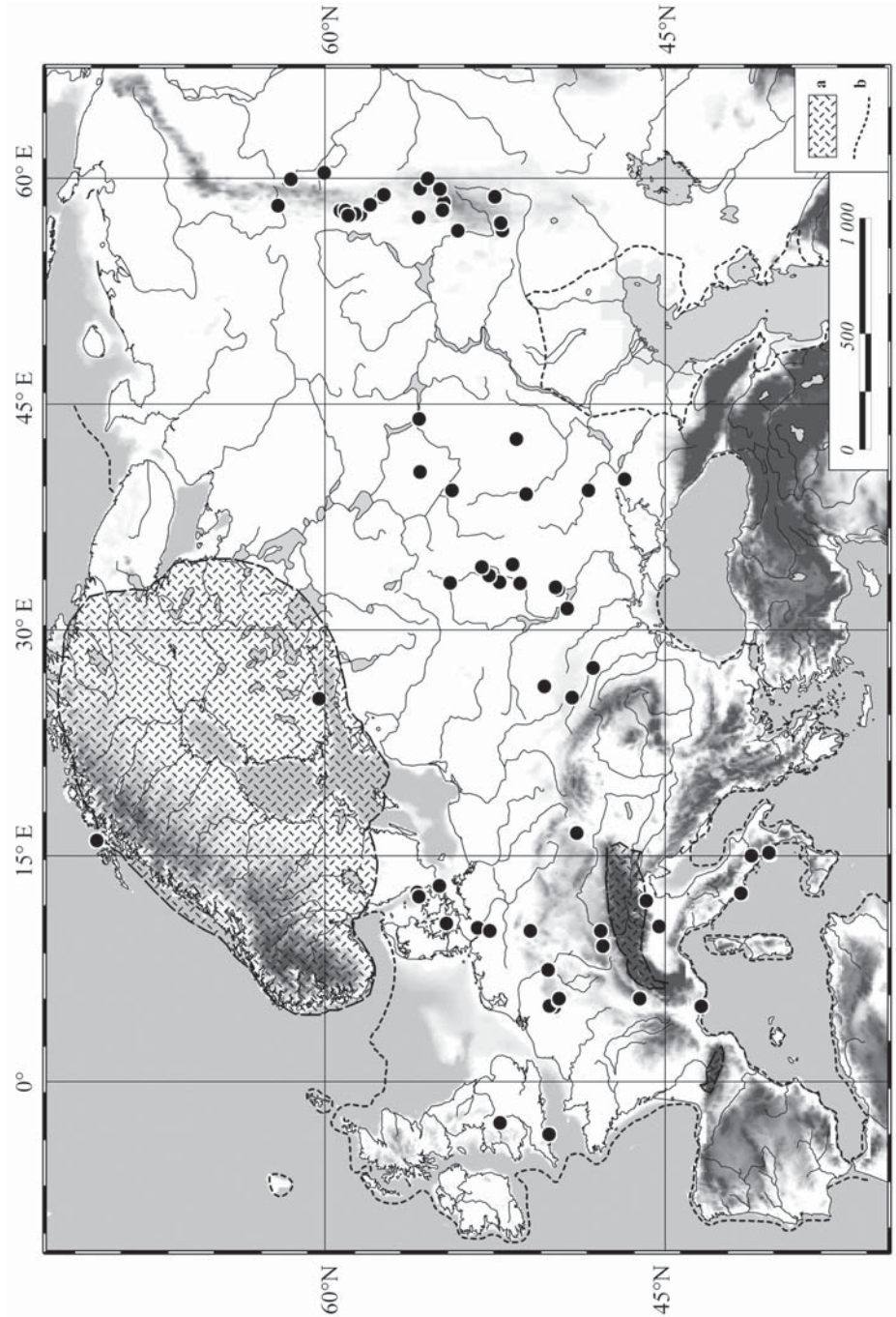


Рис. 4.13. Местонахождения позднеледниковья (LGT); a — ледниковый щит и горные оледенения; b — береговая линия.
Fig. 4.13. LGT localities; a — ice-sheet and mountain glaciers; b — coast line.

Значения параметров изотопно-кислородных данных δ^{18}, а также палинологические и энтомологические данные указывают на то, что значительное потепление началось около 12,4 тыс. л. н. (межстадиал бёллинг) (Coope, Lemdahl, 1995; Isarin, Bohnke, 1999; Petit, 1999; и др.). А.В. Шер по материалам северо-восточной Сибири также реконструирует заметное потепление, датируемое интервалом после 12,4 тыс. л. н. (Шер, 1997). Таким образом, климатические условия между 17 и 12,4 тыс. л. н. были неоднородными, но оставались достаточно суровыми в течение всего этого интервала. Совокупность палеогляциологических и палеоклиматических данных явилась основанием для того, чтобы анализировать все териологические материалы рассматриваемого интервала совместно.

Материалы и методы

В данном разделе рассмотрены материалы из 79 европейских местонахождений, датированных радиоуглеродным методом в интервале от 17 до 12,4 тыс. л. н. Положение местонахождений в географическом пространстве отображено на карте с помощью программы MapInfo (рис. 4.13). Эти местонахождения включают 76 видов млекопитающих, определенных, главным образом, на видовом уровне.

Местонахождения позднеледниковья более редки, чем местонахождения предыдущего интервала (LGM). Нужно отметить, однако, что позднеледниковье (LGT) продолжалось ~4,6 тыс. лет, в то время как LGM ~7 тыс. лет, т.е. LGT было короче более чем в полтора раза. На карте местонахождений видно, что большинство находок остатков млекопитающих концентрируется в центральной и южной частях Европы. Лишь несколько местонахождений расположены севернее 60° с.ш. (в Скандинавии и на Северном Урале) (см. рис. 4.12).

Математическая обработка обширных материалов проводилась стандартным образом, согласно методике, описанной в гл. 2. Собранные териологические данные позднеледниковья были подвергнуты кластерному анализу (метод UPGMA), результаты которого приведены на рис. 4.14.

Проведенная классификация помогает детализировать картину распространения млекопитающих, особенности видового состава их сообществ в разных регионах Европы, а также выявить параметры их видового богатства. Географическое положение местонахождений млекопитающих, относящихся к различным классам, показано на рис. 4.15.

Ареалы и комплексы млекопитающих позднеледниковья (LGT)

Полученный материал и проведенные многомерный и кластерный анализы позволили построить ареалы индикаторных видов млекопитающих, а также реконструировать структуру и географическое положение европейских териокомплексов позднеледниковья с помощью программы MapInfo. Териологические материалы этого интервала позволяют реконструировать лишь основные черты

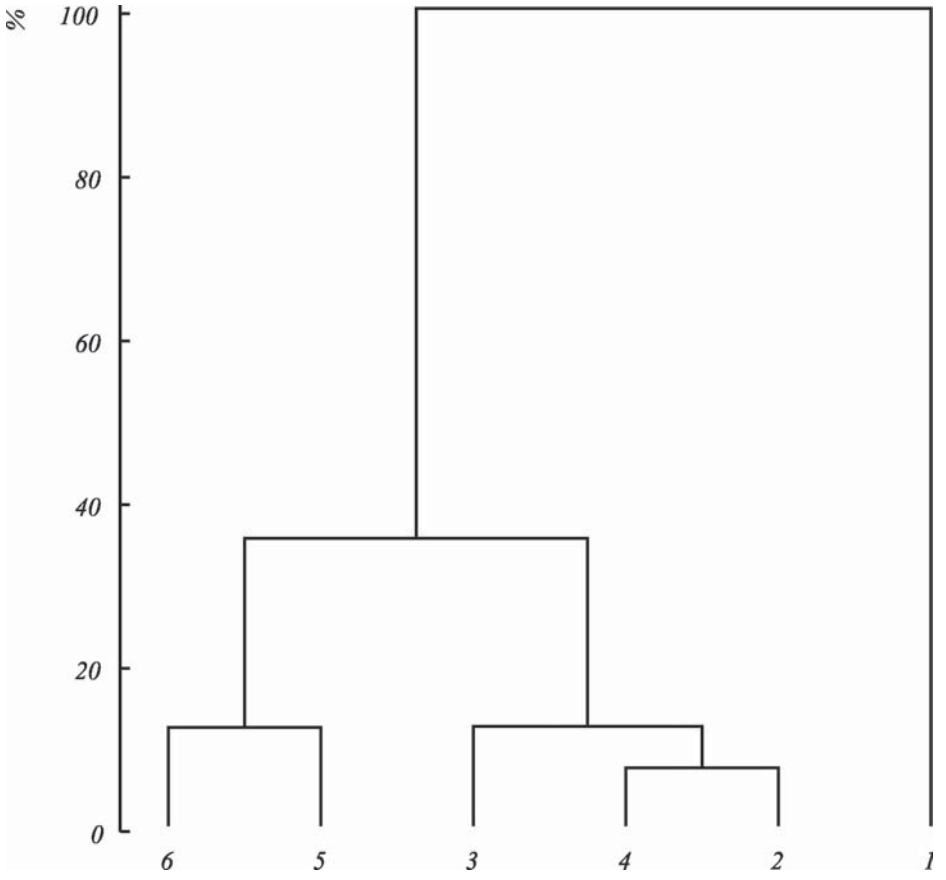


Рис. 4.14. Шесть основных кластеров, полученных по териологическим материалам позднеледниковья (LGT). Седьмой кластер включает лишь 3 местонахождения и не показан на рисунке.
Fig. 4.14. Six principal clusters, obtained by LGT mammal materials. The seventh cluster includes one 3 locality and doesn't shown in the figure.

распространения, видового состава и видового богатства млекопитающих Европы в период 17–12,4 тыс. л. н.

Субарктические млекопитающие

Географическое положение ареалов типичных субарктических (тундровых) млекопитающих в позднеледниковье (LGT) дает очень ценную информацию. Например, такие типичные тундровые виды, как копытный лемминг *Dicrostonyx gulielmi-torquatus* и сибирский лемминг *Lemmus sibiricus*, в этот интервал времени по-прежнему имели обширные ареалы. Наиболее южные местонахожде-

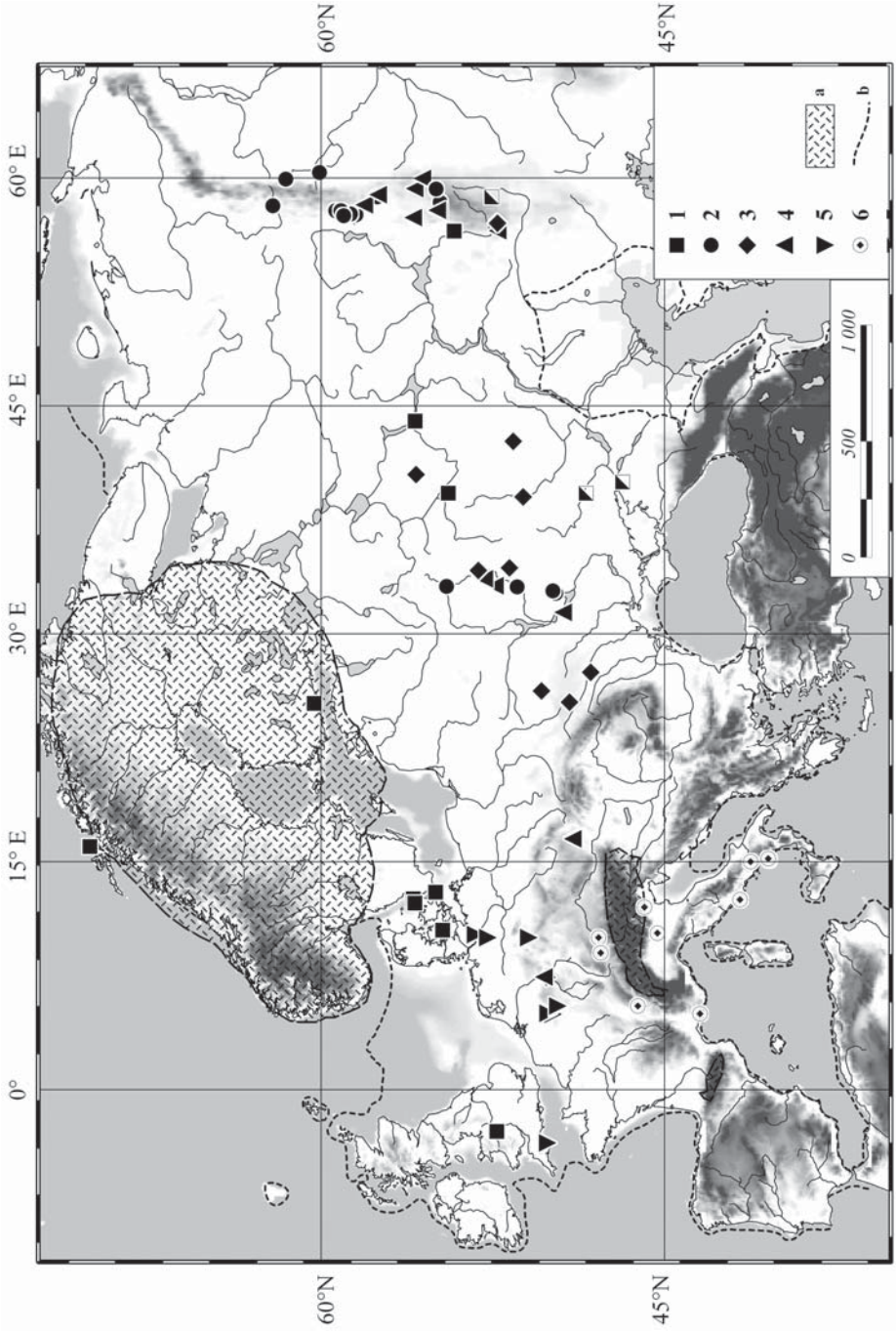


Рис. 4.15. 1–7 — местонахождения млекопитающих LGT, относящиеся к различным кластерам; a — покровный ледник и горные ледники; b — береговая линия.

Fig. 4.15. 1–7 — mammal localities belonged to the different clusters 1–7; a — ice-sheet and mountain glaciers; b — coast line.

Таблица 4.2. Индикаторные виды млекопитающих позднеледниковья (LGT), относящиеся к различным кластерам (% указывает на степень встречаемости вида в каждом кластере)

Table 4.2. Indicator mammal species (LGT) for every cluster (% indicates the value of the species in the cluster)

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
Erinaceus sp. – европейский еж	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	9,09	0,0	-
Desmana moschata – выхухоль	0,0	0,0	0,0	0,0	12,50	0,0	0,0	-
Talpa sp. – крот	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	18,18	0,0	-
Sorex minutus – малая бурозубка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Sorex sp. – бурозубка	0,0	0,0	0,0	12,50	25,0	27,27	0,0	0,04
Crocidura sp. – белозубка	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Lepus timidus – заяц-беляк	0,0	58,82	23,08	25,0	25,0	18,18	0,0	-
Lepus europaeus – заяц-русак	0,0	0,0	7,69	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Ochotona pusilla – степная пищуха	0,0	5,88	15,38	**81,25**	12,50	0,0	**33,33**	< 0,001
Sciurus vulgaris– обыкновенная белка	0,0	5,88	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Spermophilus suslicus– суслик крапчатый	0,0	0,0	0,0	18,75	0,0	9,09	0,0	-
Spermophilus superciliosus – суслик «суперцилиозус»	0,0	5,88	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Spermophilus major – больø ой суслик	0,0	0,0	0,0	**25,0**	0,0	0,0	**33,33**	0,01
Spermophilus sp. – суслик	0,0	5,88	7,69	**56,25**	0,0	9,09	33,33	0,006
Marmota bobak – байбак	0,0	**52,94**	7,69	**43,75**	0,0	0,0	**33,33**	< 0,001
Marmota marmota - альпийский сурок	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**27,27**	0,0	0,05
Castor fiber – бобр	0,0	0,0	0,0	12,50	0,0	9,09	0,0	-
Driomys nitedula – лесная соня	0,0	5,88	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
Eliomys quercinus – садовая соня	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Glis glis – полчок	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,18	0,0	-
Sicista betulina – лесная мыø овка	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	33,33	-
Allactaga major – больø ой туø канчик	0,0	17,65	0,0	18,75	0,0	0,0	**33,33**	-
Allactaga pygmaeus– малый туø канчик	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0	0,0	0,0	-
Spalax sp. – слепыø	0,0	11,76	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Apodemus sylvaticus – лесная мыø ь	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Apodemus flavicollis – желто-горлая мыø ь	0,0	0,0	0,0	6,25	12,50	9,09	0,0	-
Apodemus sp. – мыø ь	0,0	0,0	0,0	18,8	0,0	9,09	0,0	-
Ellobius talpinus – обыкновенная слепуø онка	0,0	0,0	0,0	**25,0**	0,0	0,0	**33,33**	0,02
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	0,0	0,0	0,0	**31,25**	0,0	0,0	**33,33**	0,06
Cricetulus migratorius – серый хомячок	0,0	0,0	0,0	**62,50**	0,0	0,0	**33,33**	< 0,001
Cricetus cricetus–- обыкновенный хомяк	0,0	5,88	0,0	25,0	0,0	0,0	**33,33**	0,04
Clethrionomys rufocanus – красно-серая полевка	0,0	0,0	0,0	**37,50**	12,50	0,0	0,0	0,03
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка	0,0	0,0	0,0	**50,0**	12,50	18,18	0,0	0,003
Clethrionomys rutilus – красная полевка	0,0	5,88	0,0	**50,0**	0,0	0,0	0,0	0,002
Lagurus lagurus – степная пеструø ка	0,0	5,88	23,08	**62,50**	0,0	0,0	**33,33**	< 0,001

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
Eolagurus luteus – желтая пеструю ка	0,0	5,88	0,0	**31,25**	0,0	0,0	**33,33**	0,01
Dicrostonyx guliel-mitorquatus – ко-пытный лемминг	0,0	23,53	23,08	**81,25**	25,0	9,09	0,0	< 0,001
Lemmus lemmus – норвежский лемминг	9,09	0,0	0,0	0,0	12,50	0,0	0,0	-
Lemmus sibiricus – сибирский лемминг	0,0	17,65	0,0	**68,75**	0,0	0,0	0,0	< 0,001
Myopus sp. – лесной лемминг	0,0	5,88	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Arvicola terrestris – водяная полевка	0,0	17,65	0,0	**62,50**	25,0	27,27	0,0	0,002
Microtus gregalis – узкочерепная полевка	0,0	17,65	15,38	**93,75**	25,0	9,09	33,33	< 0,001
Microtus oeconomus – полевка-экономка	0,0	0,0	0,0	**87,50**	25,0	18,18	33,33	< 0,001
Microtus agrestis – темная полевка	0,0	5,88	0,0	**43,75**	0,0	9,09	0,0	0,03
Microtus arvalis – обыкновенная полевка	0,0	5,88	0,0	**43,75**	25,0	9,09	**33,33**	0,05
Microtus midden-dorfi – полевка Миддендорфа	0,0	11,76	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Chionomys nivalis – снежная полевка	0,0	23,53	7,69	37,50	12,50	18,18	0,0	-
Canis lupus – обы-кновенный волк	0,0	**70,59**	30,77	**87,50**	0,0	9,09	0,0	< 0,001
Alopex lagopus – песец	0,0	**70,59**	**46,15**	**81,25**	12,50	0,0	0,0	< 0,001
Vulpes vulpes – обы-кновенная лисица	0,0	**47,06**	7,69	**37,50**	25,0	18,18	0,0	0,01
Vulpes corsac – лисица-корсак	0,0	5,88	0,0	12,50	0,0	0,0	0,0	-
Ursus arctos – бурый медведь	0,0	**47,06**	15,38	25,0	12,50	18,18	0,0	0,05
Ursus spelaeus – пещерный медведь	0,0	9,9	7,69	0,0	0,0	0,0	0,0	-

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
Ursus maritimus – белый медведь	**27,27**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,05
Martes zibellina – соболь	0,0	5,88	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Martes martes – лесная куница	0,0	0,0	0,0	**18,75**	0,0	0,0	0,0	-
Martes foina – каменная куница	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Martes sp. – куница	0,0	**11,76**	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Gulo gulo – росомаха	0,0	**52,94**	15,38	6,25	12,50	0,0	0,0	0,01
Mustela erminea – горностай	9,09	11,76	0,0	31,25	0,0	9,09	0,0	-
Mustela nivalis – горностай	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
Mustela sibirica – колонок	0,0	0,0	0,0	12,50	0,0	0,0	0,0	-
Mustela putorius – обыкновенный хорек	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	9,09	0,0	-
Mustela eversmanni – степной хорек	0,0	17,65	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Meles meles – барсук	0,0	5,88	7,69	0,0	12,50	18,18	0,0	-
Crocuta crocuta spelaea – пещерная гиена	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
Panthera spelaea – пещерный лев	0,0	**47,06**	0,0	12,50	0,0	0,0	0,0	0,004
Felis silvestris – лесной кот	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,18	0,0	-
Lynx sp. – рысь	0,0	5,88	0,0	12,50	0,0	9,09	0,0	-
Mammuthus primigenius – мамонт	**63,64**	**70,59**	**100,0**	**50,0**	0,0	0,0	0,0	< 0,001
Equus (Equus) sp. – дикая лоø адь	0,0	**76,47**	**69,23**	**68,75**	**50,0**	27,27	33,33	0,001
Equus hydruntinus – плейстоценовый осел	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**36,36**	0,0	0,08
Coelodonta antiquitatis – ø ерстистый носорог	0,0	**82,35**	23,08	31,25	12,50	0,0	0,0	< 0,001
Sus scrofa - кабан	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**72,73**	0,0	< 0,001

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
Cervus elaphus – благородный олень	0,0	5,88	38,46	6,25	12,50	**72,73**	0,0	< 0,001
Capreolus capreolus – косуля	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**63,64**	0,0	< 0,001
Alces alces – лось	0,0	23,53	7,69	6,25	0,0	18,18	0,0	-
Rangifer tarandus – северный олень	0,0	**88,24**	**53,85**	**87,50**	25,0	0,0	33,33	< 0,001
Bos primigenius – первобытный бык	0,0	0,0	**0,0**	6,25	0,0	**54,55**	0,0	0,008
Bison priscus – первобытный бизон	0,0	**82,35**	23,08	**50,0**	0,0	18,18	**66,67**	< 0,001
Saiga tatarica – сайга	9,09	**41,18**	0,0	**31,25**	0,0	9,09	0,0	0,08
Ovibos pallantis – овцебык	0,0	**41,18**	0,0	6,25	12,50	0,0	0,0	0,03
Rupicapra rupicapra – серна	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**54,55**	0,0	0,001
Capra ibex – альпийский горный козел	0,0	0,0	0,0	0,0	12,50	**63,64**	0,0	< 0,001
Ovis sp. – горный баран	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	33,33	-

ния леммингов были обнаружены на ~50° с.ш. (рис. 4.16, 4.17). Таким образом, южная граница их ареалов находилась значительно южнее современной их границы.

Сходная картина была реконструирована и для наиболее сильного похолодания позднего плейстоцена (LGM).

Такие типичные тундровые виды, как песец, северный олень, овцебык, также резко расширили свои ареалы к югу и в LGM, и в позднеледниковье, что отражает существование суровых климатических условий на протяжении всего этого периода (рис. 4.18–4.20).

Интересны находки остатков песца на острове Зиланд (Zealand) в южной Швеции, на территории Норвегии (севернее полярного круга) (Hauthammer, 2001). Группа холодолюбивых видов была широко распространена по всей Северной и Центральной Европе, что отражает существование суровых климатических условий не только в период максимального похолодания позднего плейстоцена (Late Glacial Maximum), но и в позднеледниковье (LGT). Эти данные также свидетельствуют об отсутствии на территории Европы сплошной лесной зоны (которая являлась бы естественным барьером для распространения субарктических

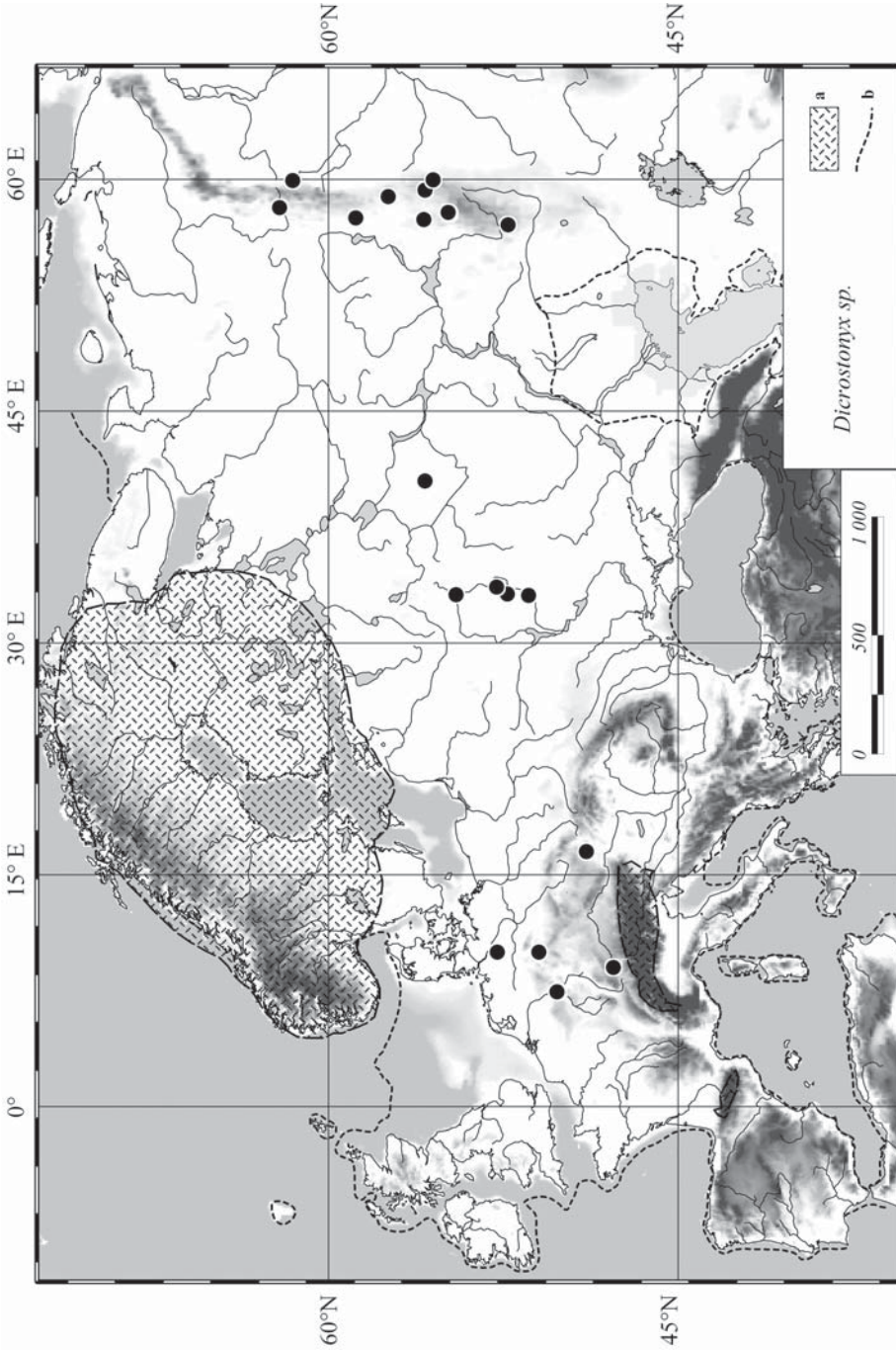


Рис. 4.16. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* (*D. gulielmi* и *D. torquatus*) (17–12,4 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.16. Collared lemming *Dicrostonyx* (*D. gulielmi* and *D. torquatus*) localities (17–12.4 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

Рис. 4.17. Местонахождения сибирского и норвежского леммингов рода *Lemmus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.17. Localities of Siberian and Norway lemmings of genus *Lemmus* (17–12.4 kyr BP).

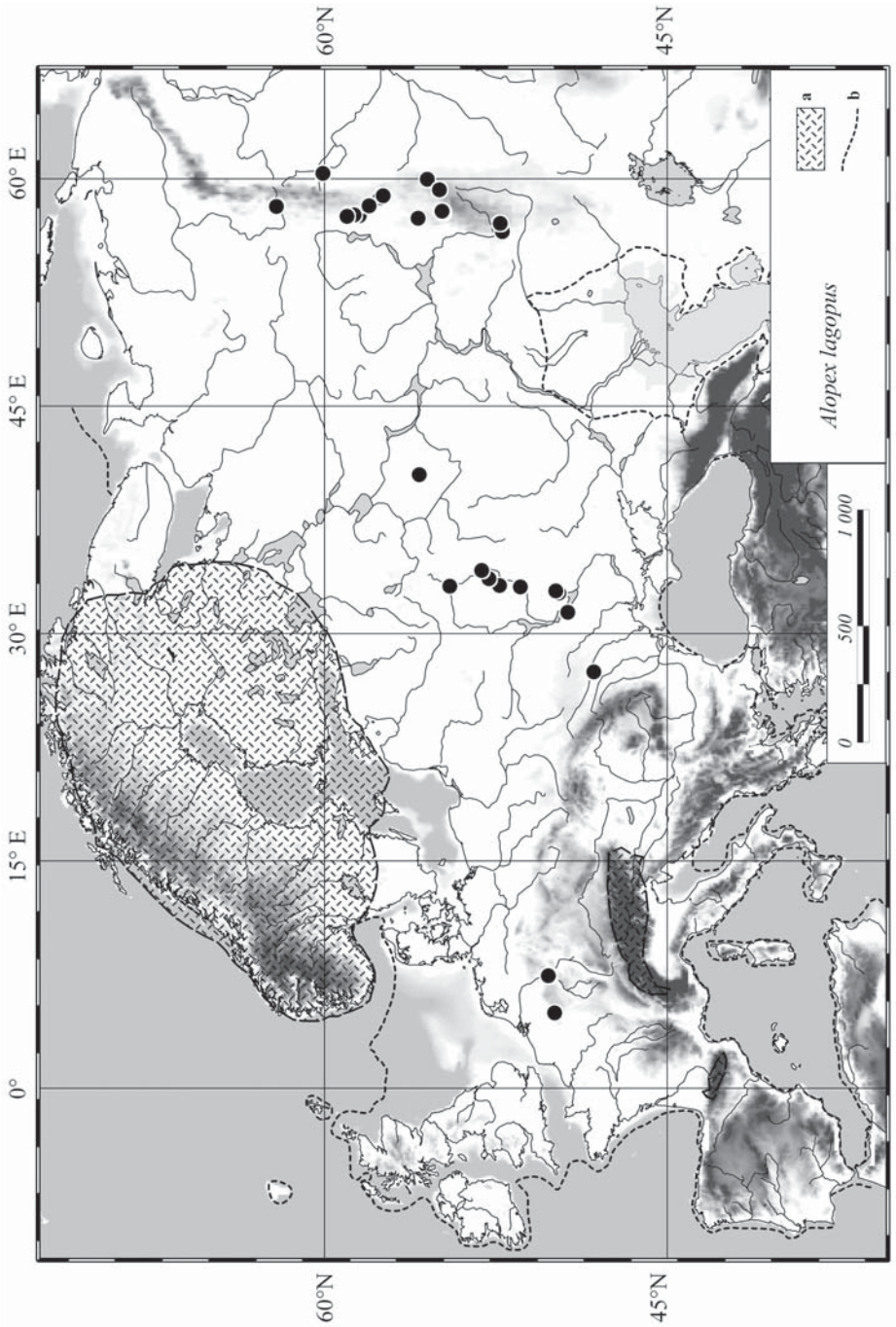


Рис. 4.18. Местонахождения песца *Alopex lagopus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.18. Polar fox *Alopex lagopus* localities (17–12.4 kyr BP).

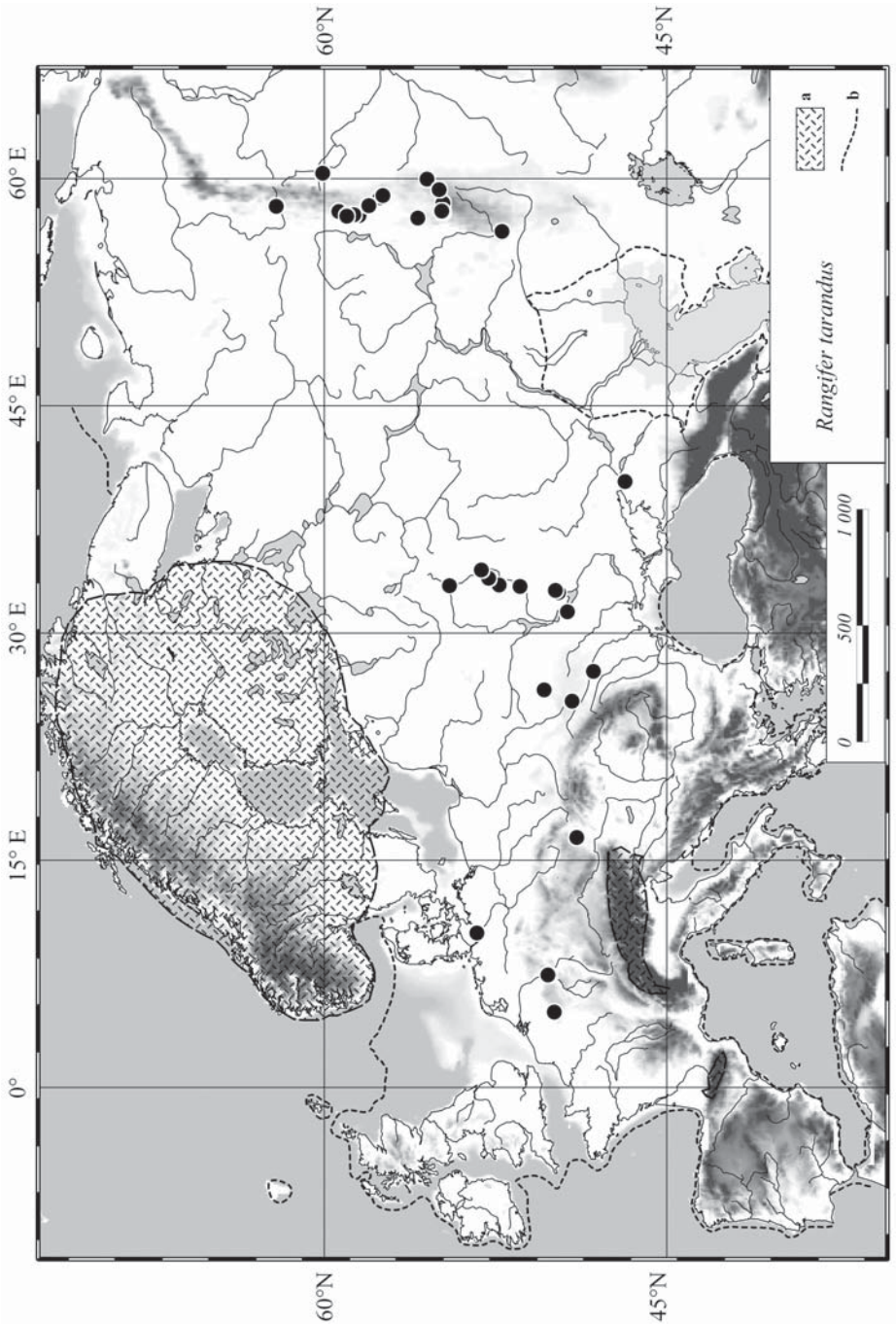


Рис. 4.19. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* в позднеледниковье (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.19. Reindeer *Rangifer tarandus* localities (17–12.4 kyr BP).

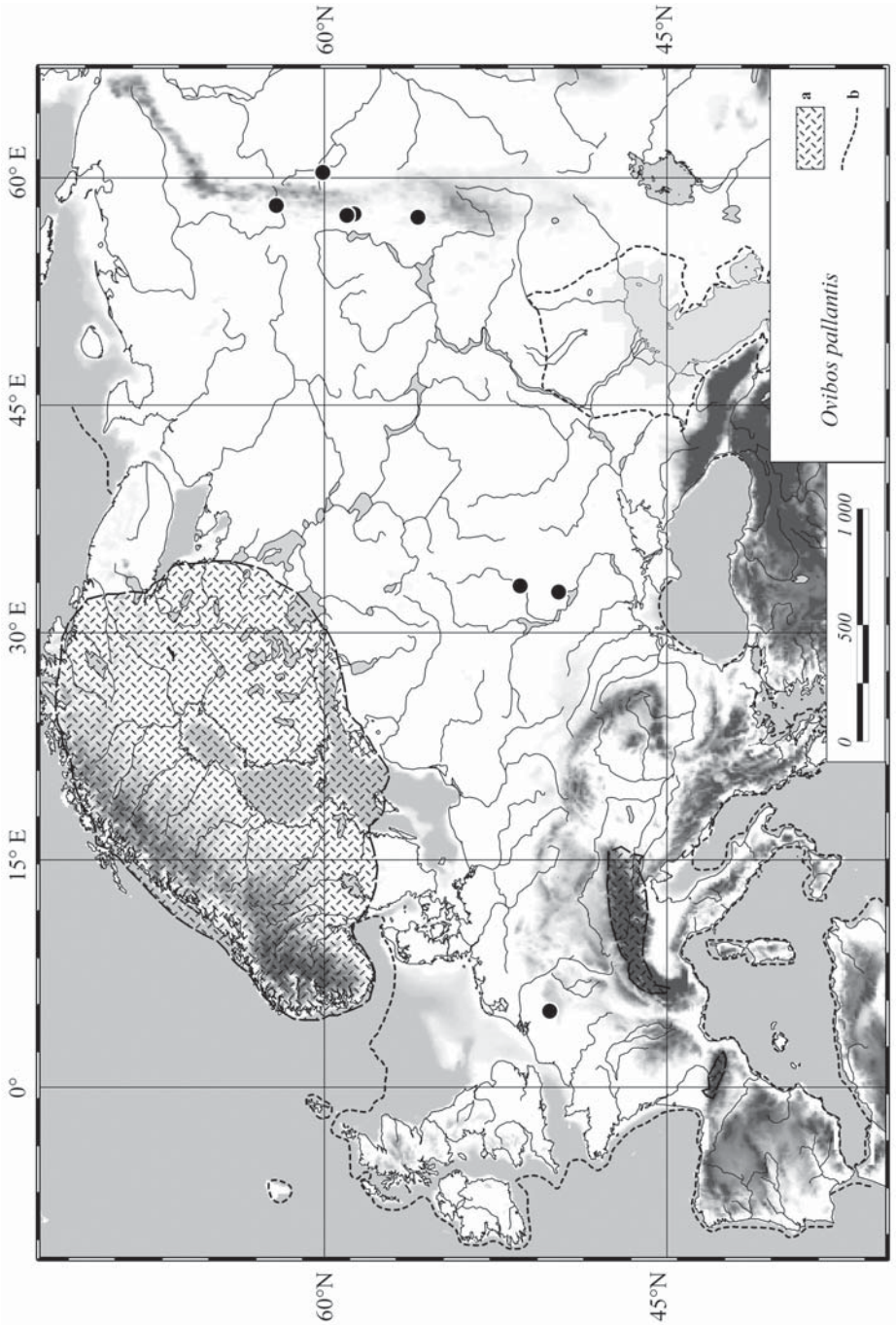


Рис. 4.20. Местонахождения овцебыка *Ovibos pallantis* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.20. Musk ox *Ovibos pallantis* localities (17–12.4 kyr BP).

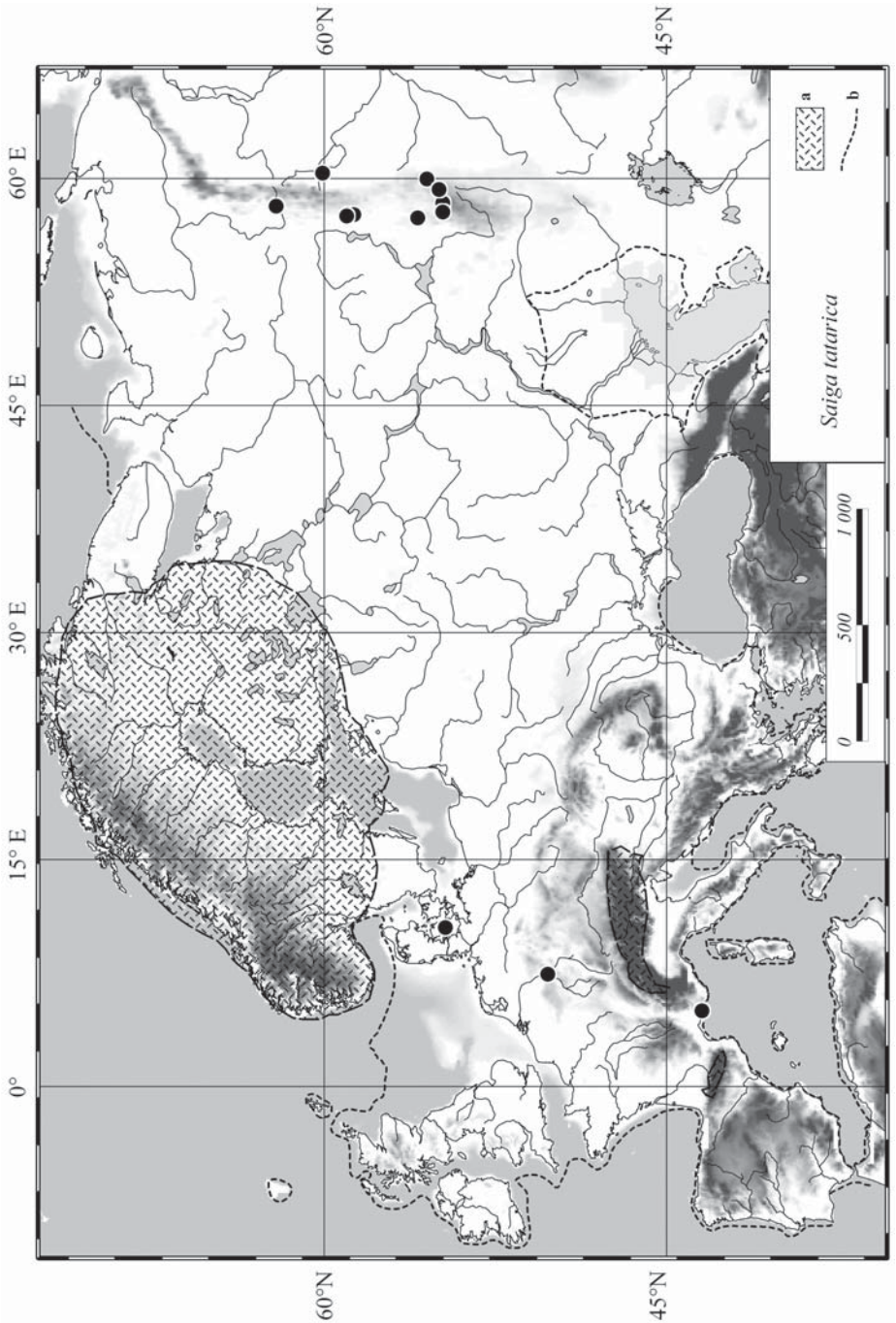


Рис. 4.21. Местонахождения сайги *Saiga tatarica* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.21. Saiga *Saiga tatarica* localities (17–12.4 kyr BP).

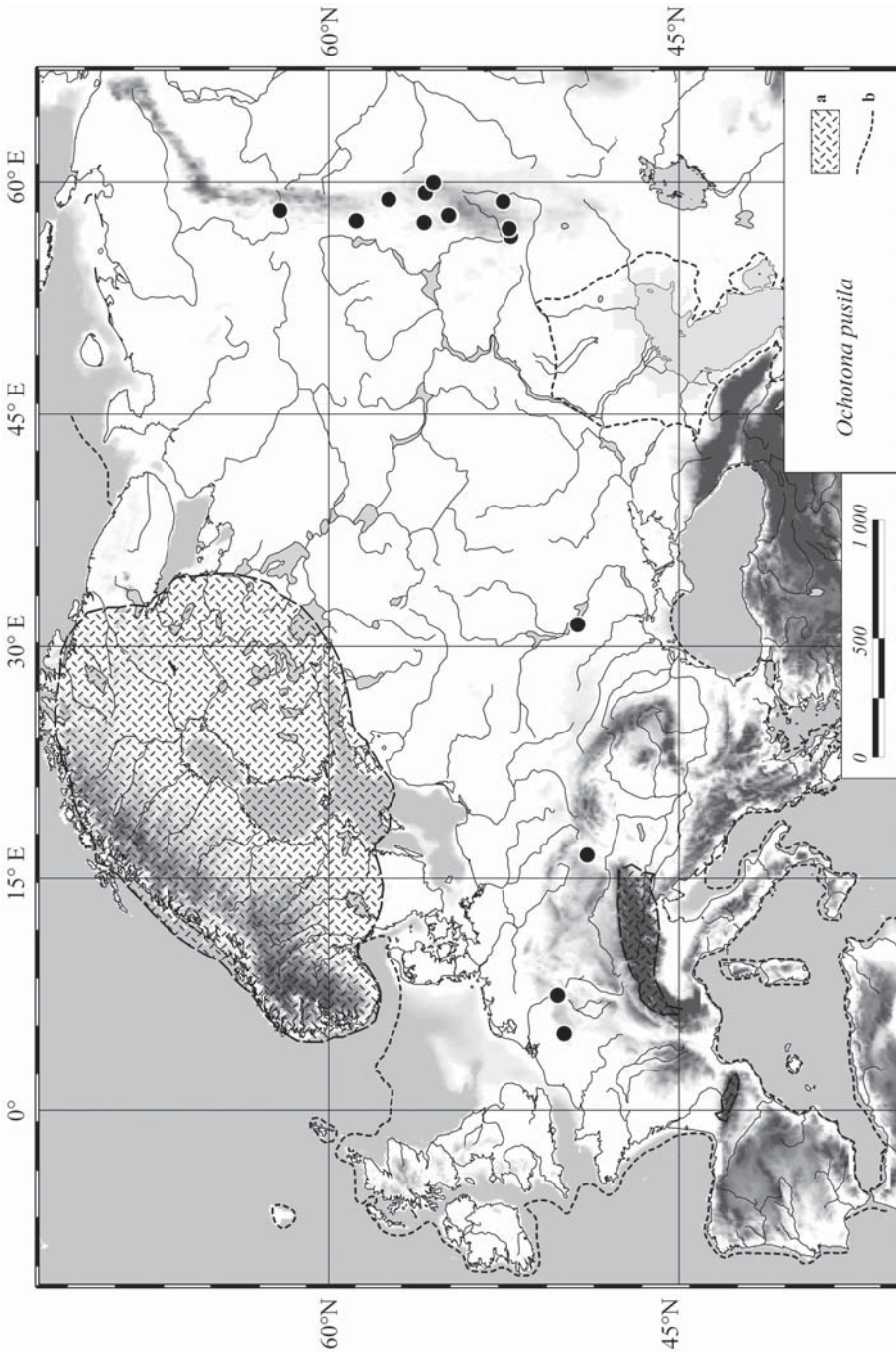


Рис. 4.22. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.22. Steppe pika *Ochotona pusilla* localities (17–12.4 kyr BP).

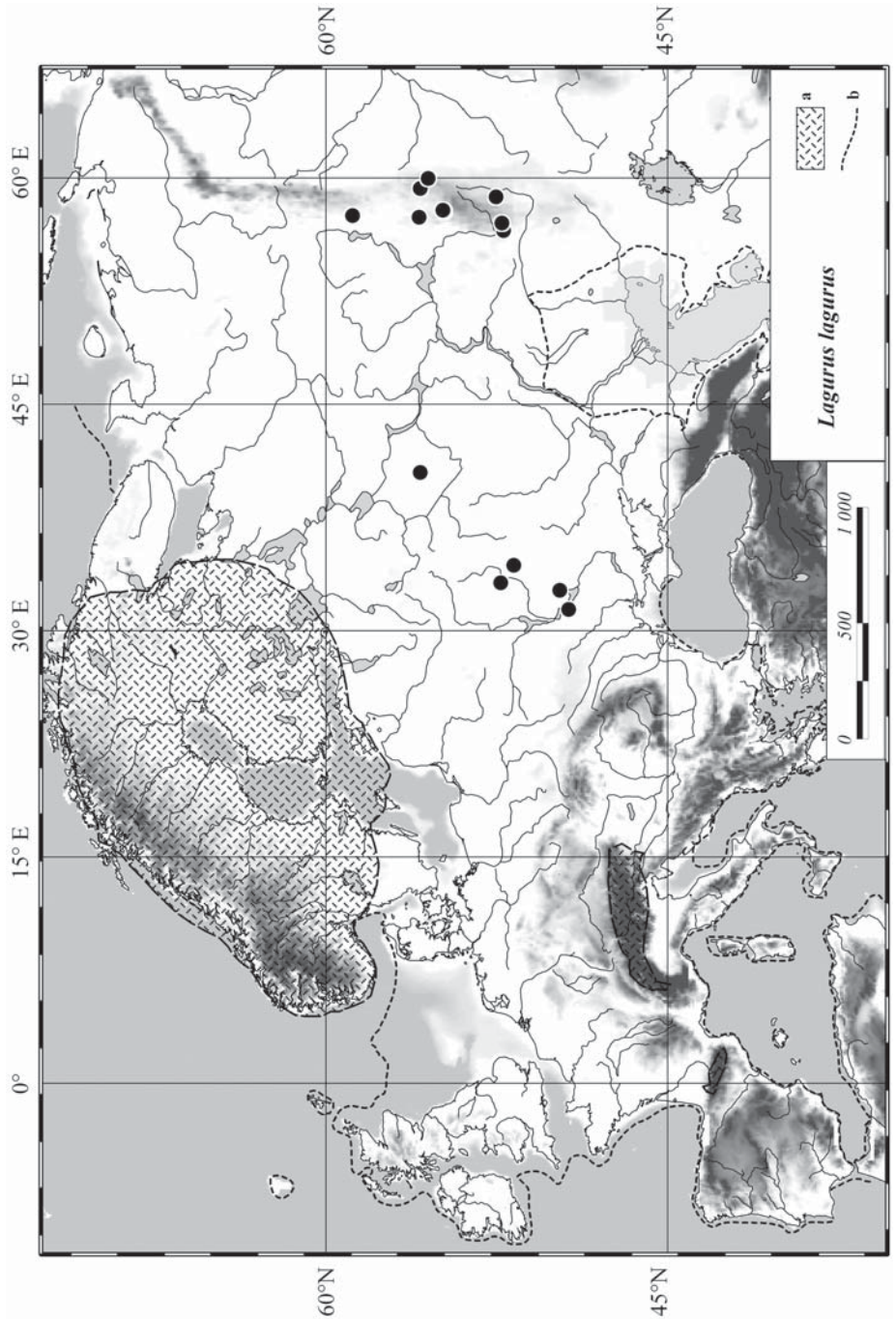


Рис. 4.23. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.23. Steppe lemming *Lagurus lagurus* localities (17–12.4 kyr BP).

млекопитающих к югу).Чрезвычайно широкое распространение субарктических видов в период последнего оледенения было установлено и по териологическим данным всей территории бывшего СССР (Markova *et al.,* 1995).

Степные млекопитающие

Ареалы млекопитающих открытых ландшафтов (степных, лесостепных, полупустынных) в позднеледниковье продолжали оставаться очень обширными и были близки к таковым максимума похолодания последнего оледенения. Северные границы ареалов многочисленных степных видов смещались к северу и еще в большей степени к западу от их современных положений. Например, остатки типичного степного и полупустынного вида — сайги *Saiga tatarica* были обнаружены в местонахождении, расположенном на территории Франции (более чем на 3000 км к западу от западной границы исторического ареала сайги). Костные остатки сайги, датированные 14800 лет назад, кроме того, были найдены вблизи г. Ринг (Ringe), расположенного на о. Фин (55° с.ш.; 10,5° в.д.) (Aaris-Sørensen, 2001) (рис. 4.21). Вероятно, сайга сохранилась на этих территориях в виде изолированных ареалов, представляющих лишь фрагменты более обширного ареала, существовавшего в максимальное похолодание последнего оледенения. С другой стороны, возможно, мы просто не обладаем достаточной информацией для достоверной реконструкции всего ареала этого животного. В настоящее время сайга обитает значительно восточнее (в Казахстане, на севере Средней Азии, на северном побережье Каспия) (Флинт и др., 1970).

Важно также отметить, что сайга проникала далеко к северу по Уральским горам и достигала 63–64° с.ш. Такое положение уральских местонахождений сайги свидетельствует об ограниченном распространении лесной растительности на Урале и, напротив, о достаточно широком распространении открытых ландшафтов.

Ареал степной пищухи в позднеледниковье также резко расширился. Находки этого вида были обнаружены на территории Франции и Дании, на огромном расстоянии к западу от современного ареала (Aaris-Sørensen, 2001) (рис. 4.22). Современный ареал степной пищухи ограничен левобережьем Нижнего Поволжья, Южным Уралом, северным и центральным Казахстаном (Флинт и др., 1970). В плейстоцене ареал этого вида был значительно шире и включал также Русскую равнину (Громов, Ербаева, 1995; Markova *et al*., 1995).

Степная пеструшка *Lagurus lagurus*, желтая пеструшка *Eolagurus luteus*, большой тушканчик *Allactaga major* и другие виды, обитающие ныне в открытых ландшафтах разных типов, сходно реагировали на холодные климатические условия позднеледниковья. Их ареалы расширялись на запад и север. Млекопитающие открытых ландшафтов населяли перигляциальные лесостепи и степи, которые были широко распространены на Русской равнине в валдайское оледенение и включали территории, на которых в настоящее время располагается лесная зона (Markova *et al*., 2002a, b) (рис. 4.23).

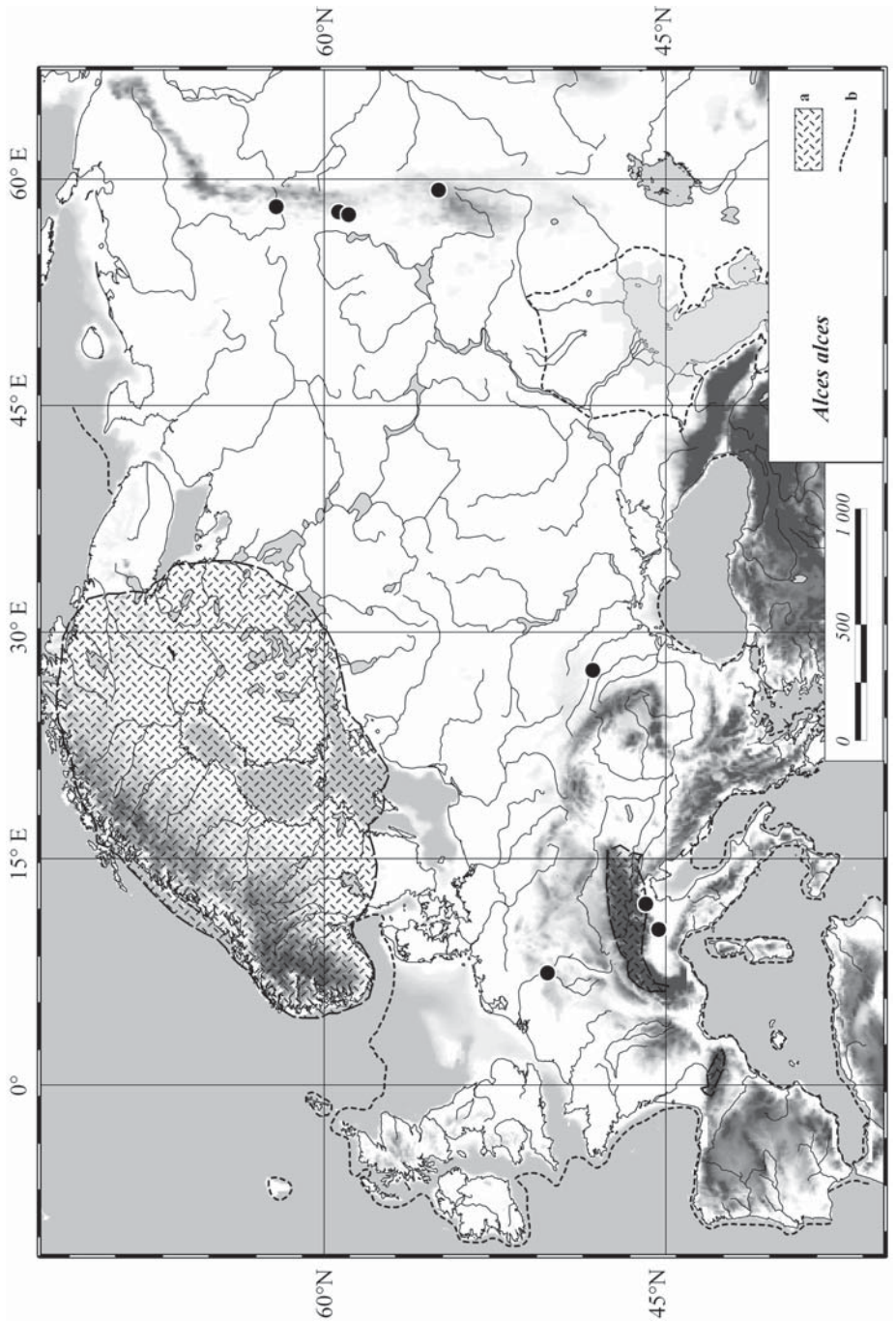


Рис. 4.24. Местонахождения лося *Alces alces* (17–12,4 тыс. л. н.): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.
Fig. 4.24. Elk *Alces alces* localities (17–12.4 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

Лесные виды

Местонахождения лесных видов млекопитающих позднеледниковья достаточно редки. Некоторые из них расположены в горах и на возвышенностях, характеризующихся разнообразием локальных местообитаний (на Урале, в Карпатах, в предгорьях Альп и др.) (рис. 4.24). Например, остатки лося *Alces alces* были обнаружены лишь в захоронениях этих регионов. Лось адаптирован к обитанию в лесах, которые сохранялись в это время лишь в рефугиумах (в бассейнах рек, в локальных биотопах горных систем и возвышенностей).

Очень показательно, что европейская лесная мышь *Apodemus sylvaticus* и желтогорлая мышь *A. flavicollis* в позднеледниковье практически исчезли с территории Европы и, по нашим данным, сохранялись лишь на Южном Урале и в Судетах (рис. 4.25). Остатки этих видов отмечены лишь в 4 из 79 местонахождений позднеледниковья.

Некоторые из лесных и лесостепных млекопитающих были более толерантны к перигляциальным условиям и находили местообитания в «островах» кустарниковой и лесной растительности, существовавших в мозаичных перигляциальных ландшафтах. Остатки типичного лесостепного животного — благородного оленя *Cervus elaphus* были обнаружены на ~55–48° с.ш. в Западной, Центральной и Восточной Европе (рис. 4.26). Также несколько местонахождений этого вида находились на Апеннинах.

Ареал косули *Capreolus* был более ограниченным, чем ареал благородного оленя. Находки остатков этого вида обнаружены на Апеннинском полуострове и в предгорьях Альп (рис. 4.27).

Кабан *Sus scrofa*, адаптированный к обитанию в лесах разных типов, в позднеледниковье был распространен лишь в Средиземноморье, где сохранялась лесная растительность

Рыжая лесная полевка *Clethrionomys glareolus* была толерантна к холодным условиям и находила благоприятные местообитания в залесенных участках «мамонтовой» лесостепи. Остатки этого вида были обнаружены на тех же широтах, к которым приурочен ее современный ареал. Однако плотность местонахождений рыжей полевки была низка, что указывает на незначительную облесенность территории (рис. 4.28). Только на Урале и в некоторых регионах Западной Европы этот вид был довольно многочислен.

Темная полевка в настоящее время предпочитает селиться в лесных и кустарниковых местообитаниях. Особенно типична она для таежной зоны. Остатки этого вида в позднеледниковье — редки, что отражает преобладание безлесных перигляциальных ландшафтов (рис. 4.29).

Горные виды

Остатки некоторых типичных горных видов (альпийского горного козла *Capra ibex* и серны *Rupicapra rupicapra*) также были обнаружены в ряде местонахож-

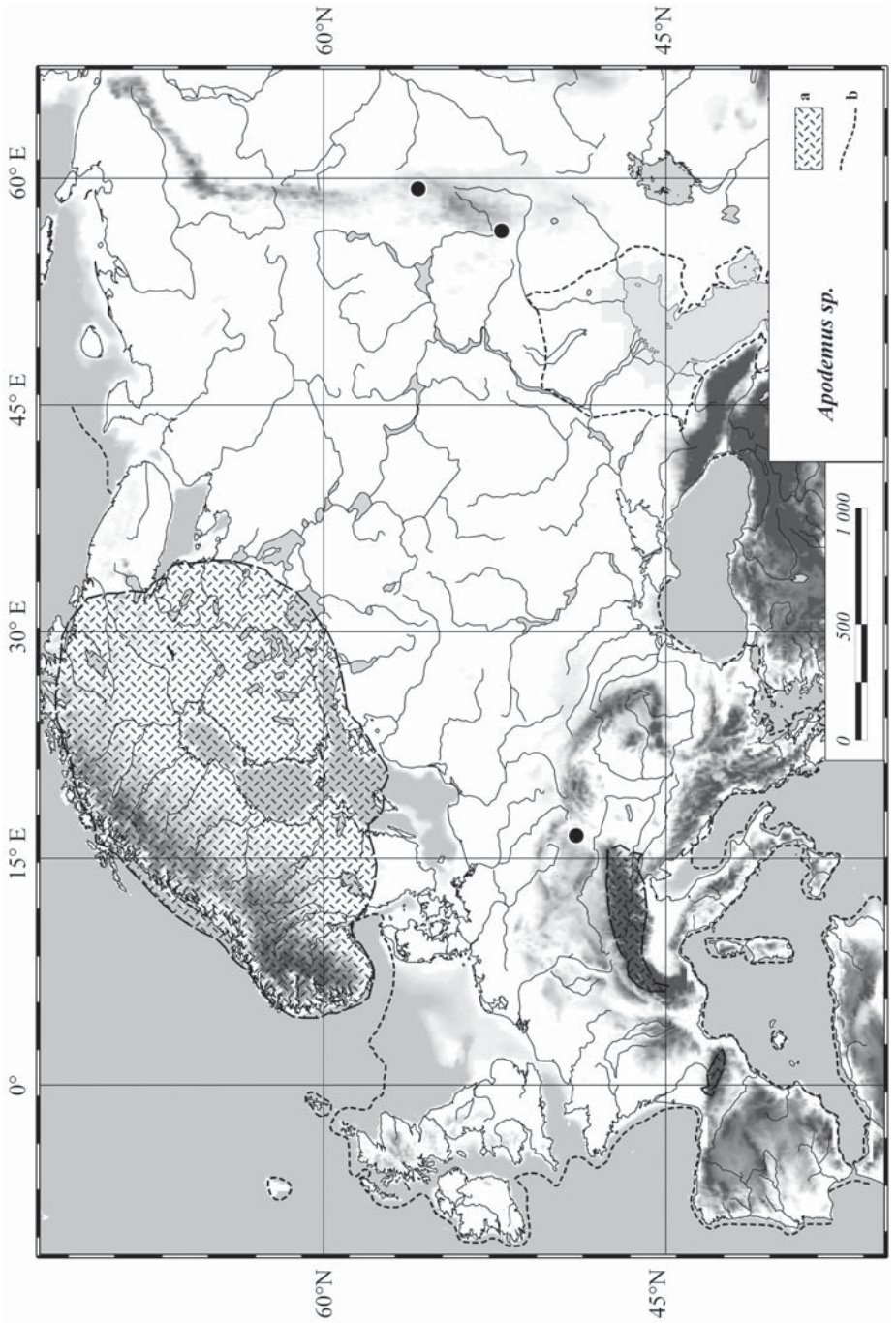


Рис. 4.25. Местонахождения мышей рода *Apodemus* (17–12,4 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.25. Mice *Apodemus* localities (17–12.4 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

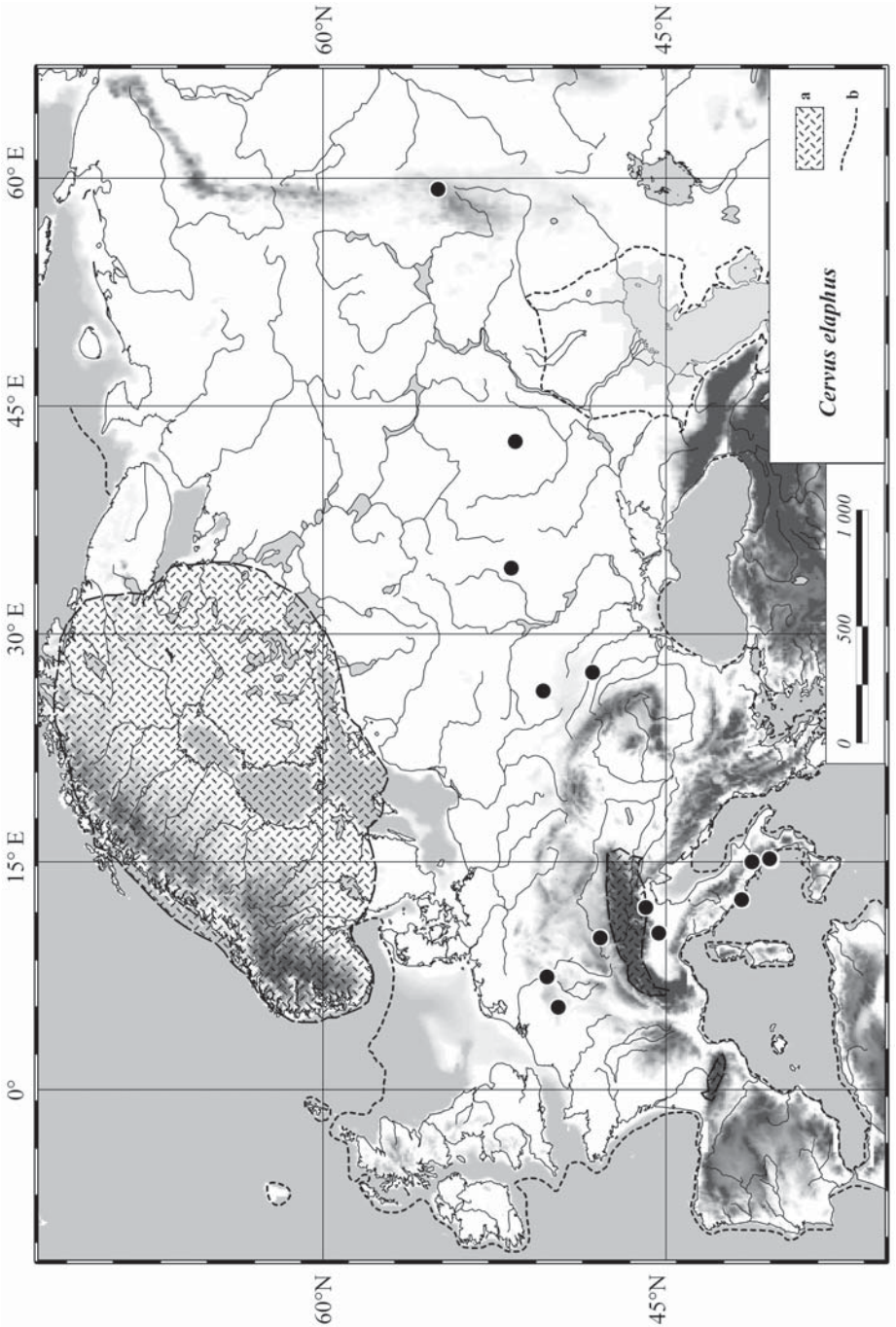


Рис. 4.26. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.26. Red deer *Cervus elaphus* localities (17–12.4 kyr BP).

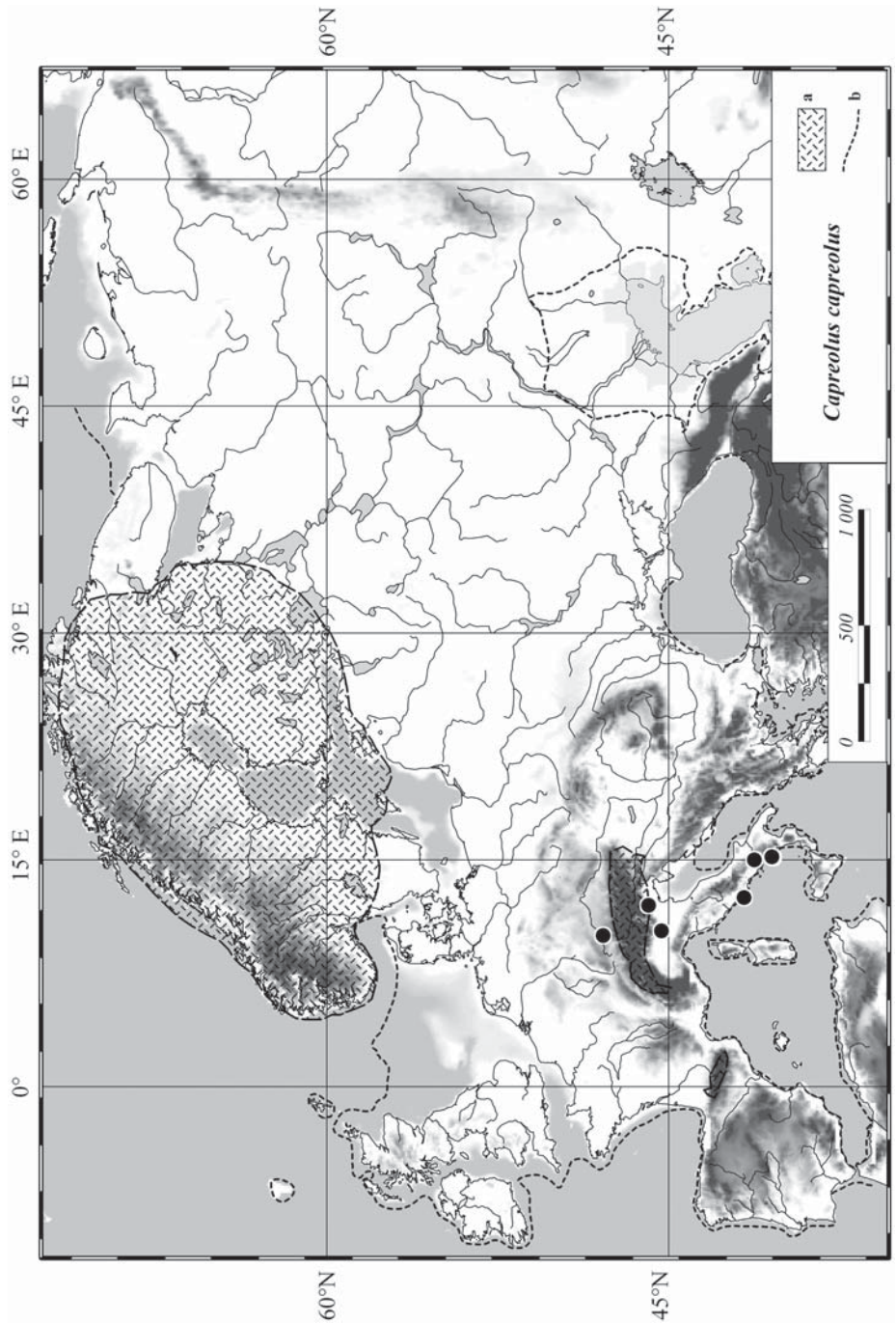


Рис. 4.27. Местонахождения косули *Capreolus capreolus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.27. Roe deer *Capreolus capreolus* localities (17–12.4 kyr BP).

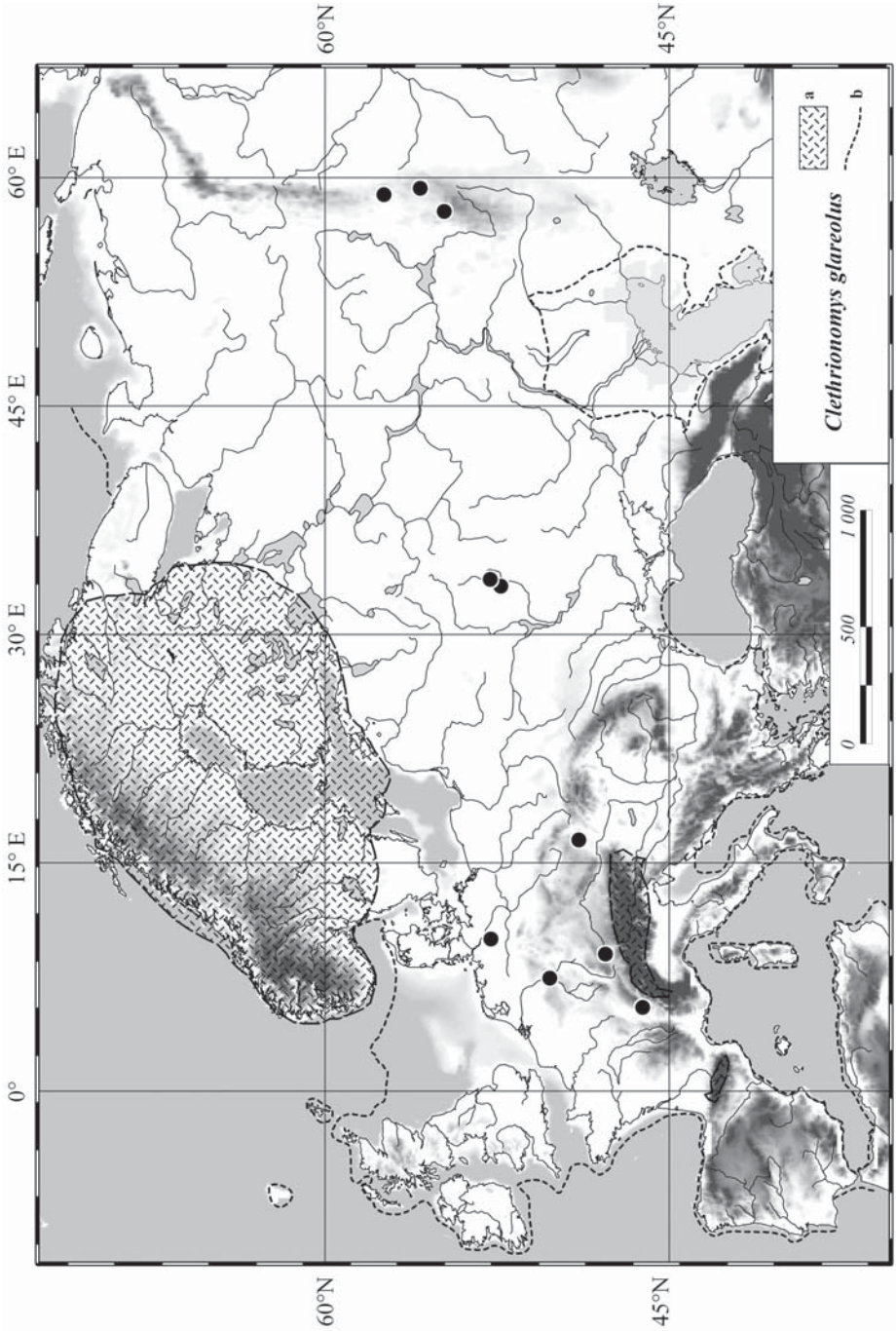


Рис. 4.28. Местонахождения рыжей лесной полевки *Clethrionomys glareolus* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.28. Red-backed voles *Clethrionomys glareolus* localities (17–12.4 kyr BP).

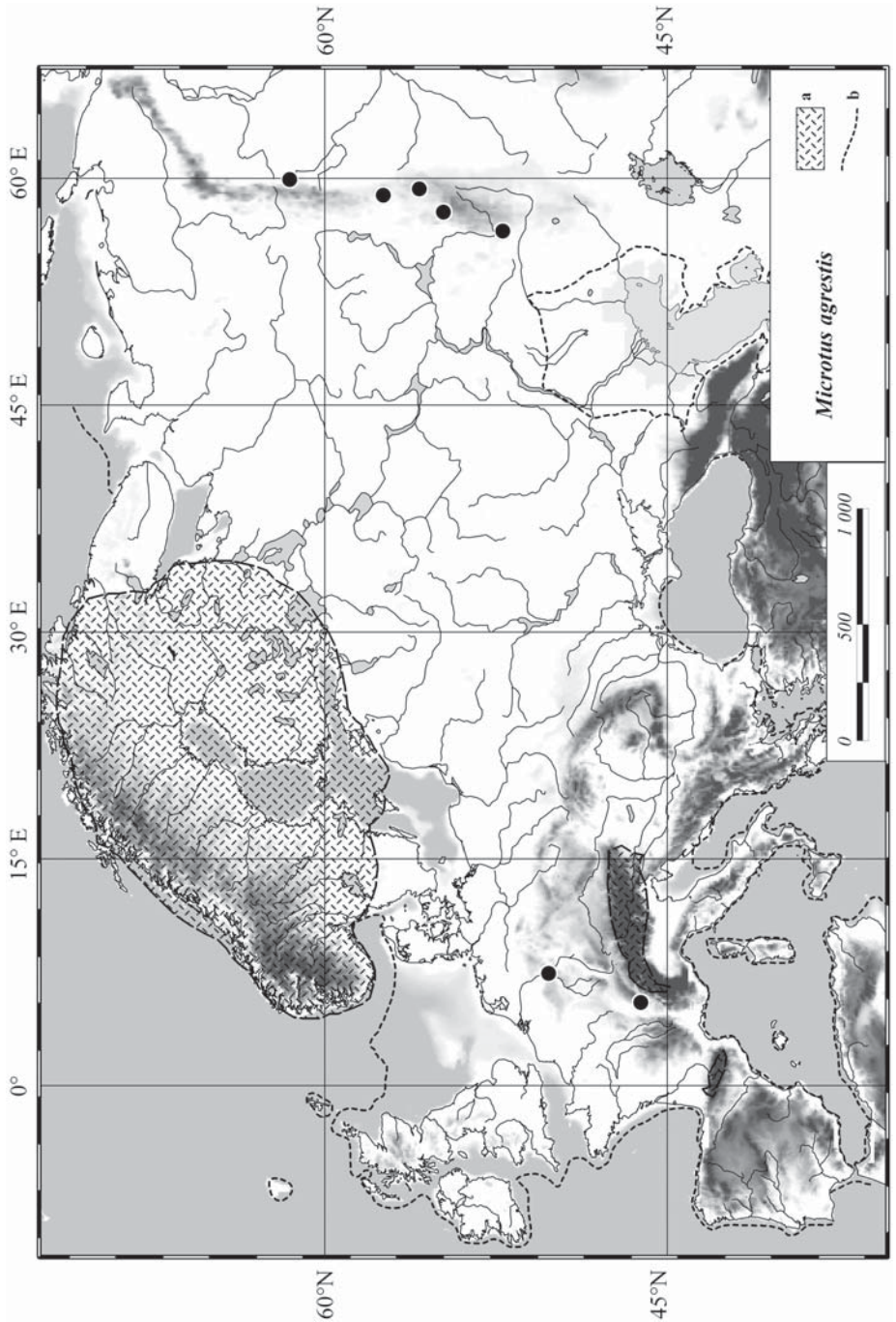


Рис. 4.29. Местонахождения темной полевки *Microtus agrestis* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.29. Field vole *Microtus agrestis* localities (17–12.4 kyr BP).

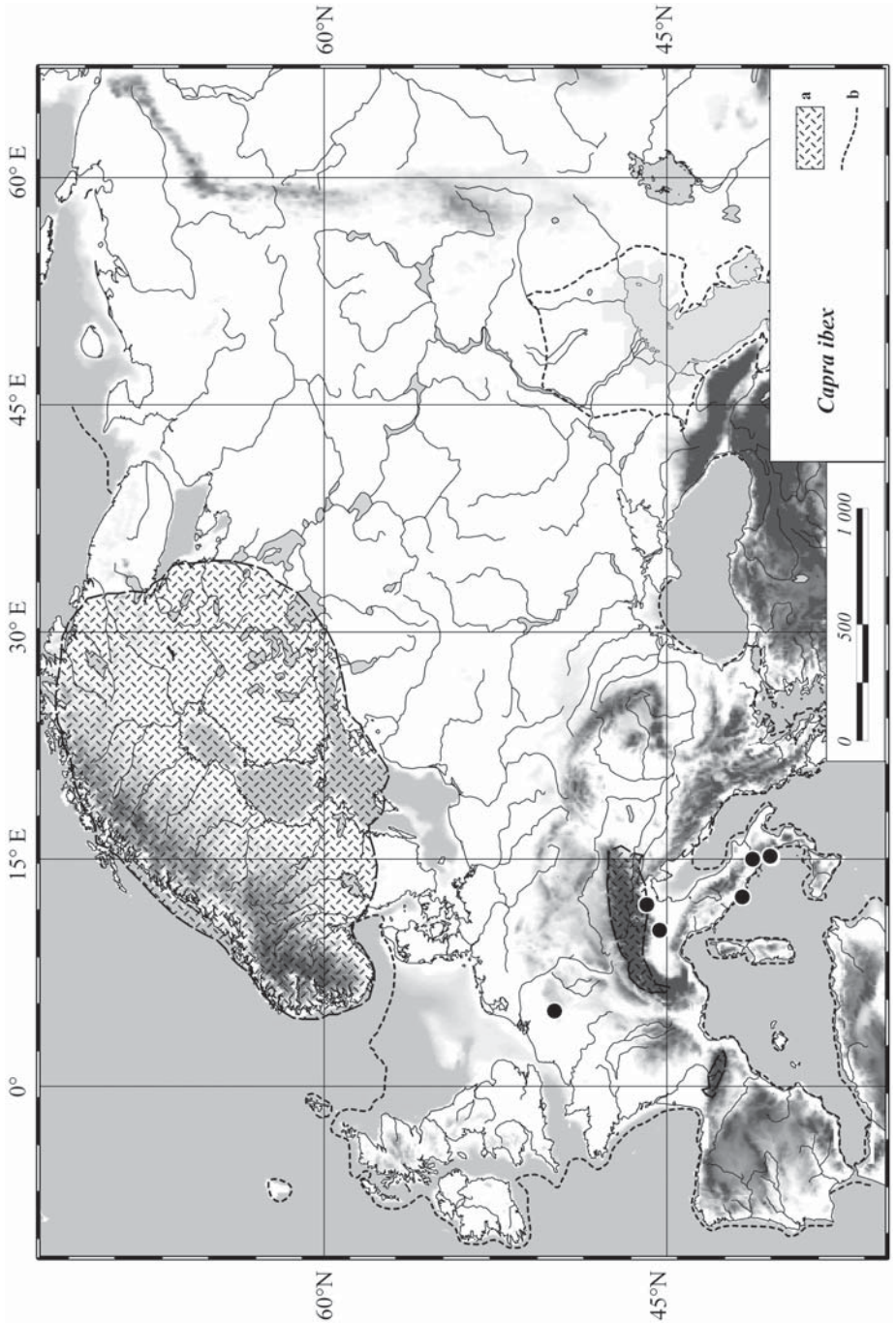


Рис 4.30. Местонахождения альпийского горного козла *Capra ibex* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.30. Mountain goat *Capra ibex* localities (17–12.4 kyr BP).

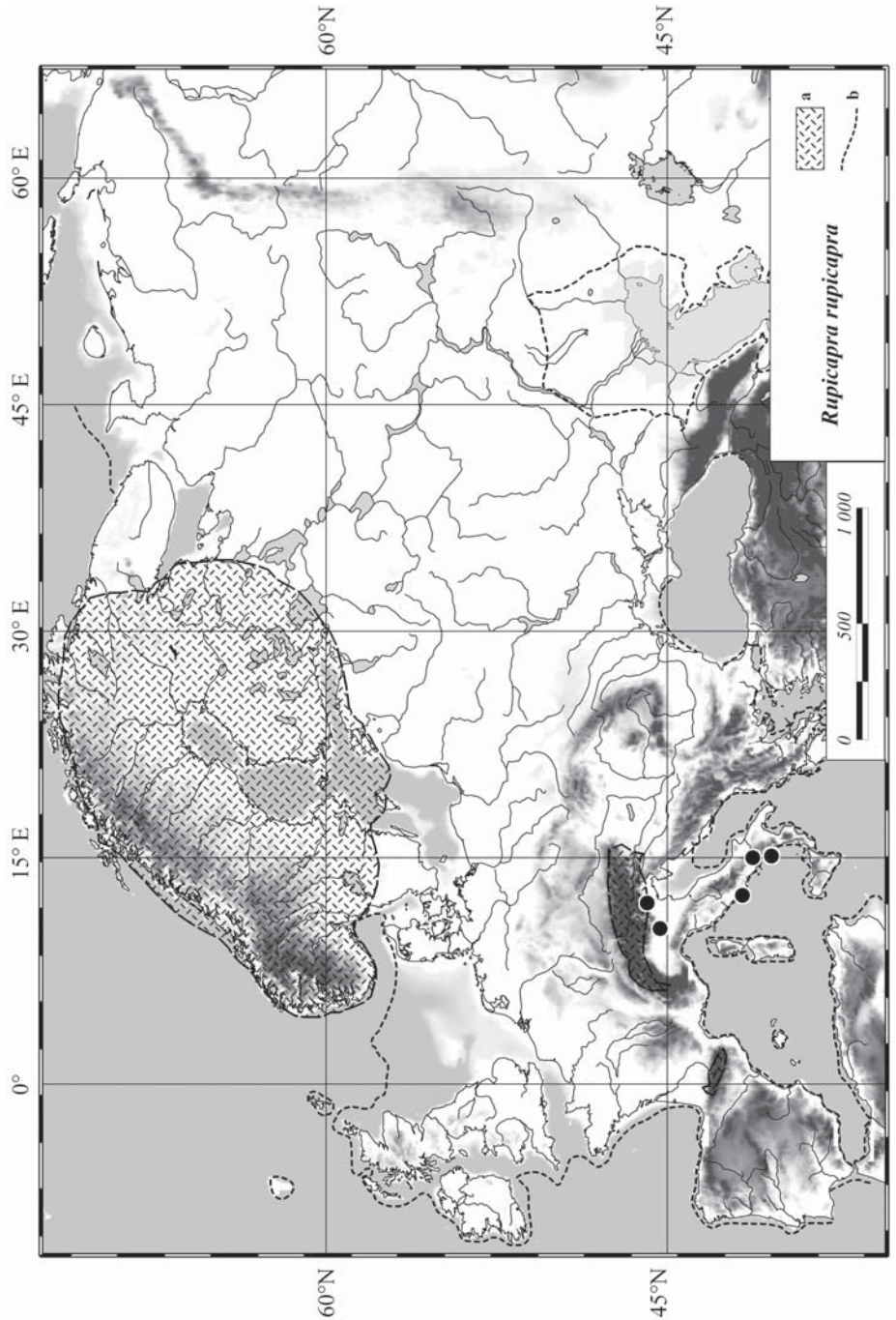


Рис. 4.31. Местонахождения серны *Rupicapra rupicapra* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.31. Chamois *Rupicapra rupicapra* localities (17–12.4 kyr BP).

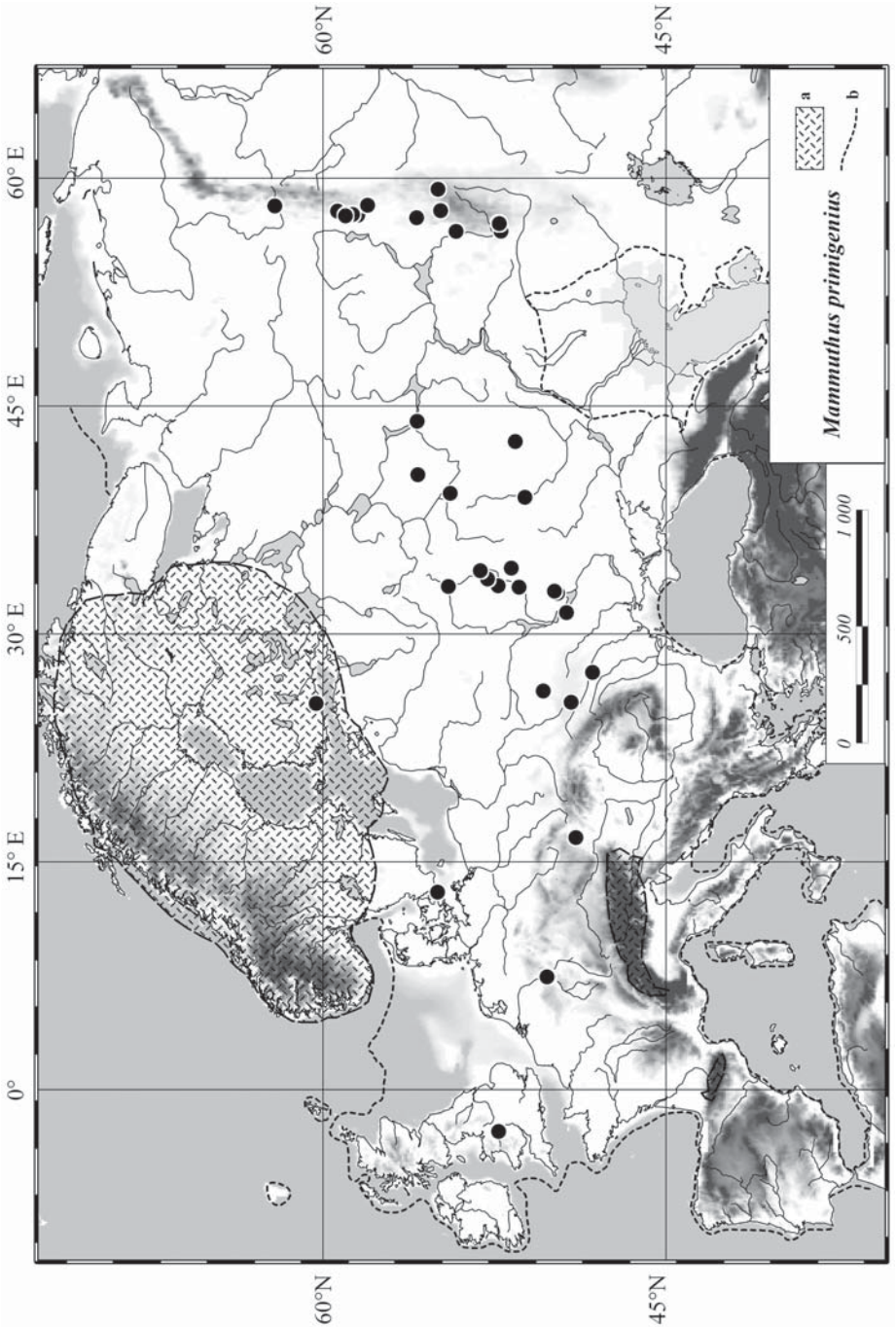


Рис. 4.32. Местонахождения мамонта *Mammuthus primigenius* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.32. Mammoth *Mammuthus primigenius* localities (17–12.4 kyr BP).

дений позднеледниковья. Эти животные были распространены в горных системах Западной Европы (рис. 4.30, 4.31). Их излюбленными местообитаниями являются верхний пояс горных лесов и альпийские луга (в Альпах, Апеннинах и др.). В позднеледниковье альпийский козел *Capra ibex* проникал далее к северу. Его остатки были обнаружены также в местонахождениях, расположенных в провинции Севр.

Млекопитающие «мамонтового» комплекса, вымершие в конце плейстоцена и в голоцене

В местонахождениях позднеледниковья также было обнаружено большое количество остатков млекопитающих, вымерших в конце плейстоцена и в голоцене.

Мамонт *Mammuthus primigenius* типичен для фаун как LGM, так и LGT (рис. 4.32). Его наиболее южные местонахождения были расположены в средних и нижних бассейнах Днестра, Днепра и Дона, а также в Уральских горах. У нас не хватает информации, чтобы уверенно судить о его распространении на севере Европы, но есть данные, свидетельствующие о его обитании в Фенноскандии. Там остатки мамонта были обнаружены в местонахождении Херттониеми (Herttoniemi) и датированы радиоуглеродным методом 15500±200 (Hel-1074), что позволяет говорить о свободных от покровного ледника участках Скандинавии (Ukkonen *et al*., 1999).

Также уникальные находки костей мамонта обнаружены в бассейне Печоры и в северной части Уральских гор. К сожалению, в Западной Европе было открыто лишь небольшое количество местонахождений, относящихся к позднеледниковью, что не позволяет нам достоверно реконструировать ареал мамонта на этих территориях. Интересны находки костей мамонта на Британских островах, что дает возможность установить западную границу ареала этого травоядного.

Огромный ареал мамонта во второй половине последнего оледенения указывает на широкое распространение перигляциальных открытых ландшафтов разных типов, распространенных почти на всей территории Европы (перигляциальные тундра, тундростепь, тундро-лесостепь). Эти экосистемы существовали и в максимум похолодания (LGM). При этом плотность находок остатков мамонта в местонахождениях позднеледниковья, по-видимому, становится ниже, чем в предыдущий интервал. Так, например, в LGM найдено значительное количество местонахождений костей мамонта в Западной Европе (см. предыдущий раздел). В позднеледниковье установлены лишь единичные местонахождения мамонта в Западной Европе. Южная граница ареала мамонта в позднеледниковье, по-видимому, сдвигалась к северу и к западу. Нужно отметить, однако, что количество местонахождений позднеледниковья существенно ниже, чем в LGM, что затрудняет реконструкции.

Ареал шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis,* по-видимому, был меньше, чем ареал мамонта. Плотность находок остатков шерстистого носорога ниже, чем остатков мамонта (рис. 4.33). Не отмечены местонахождения этого вида

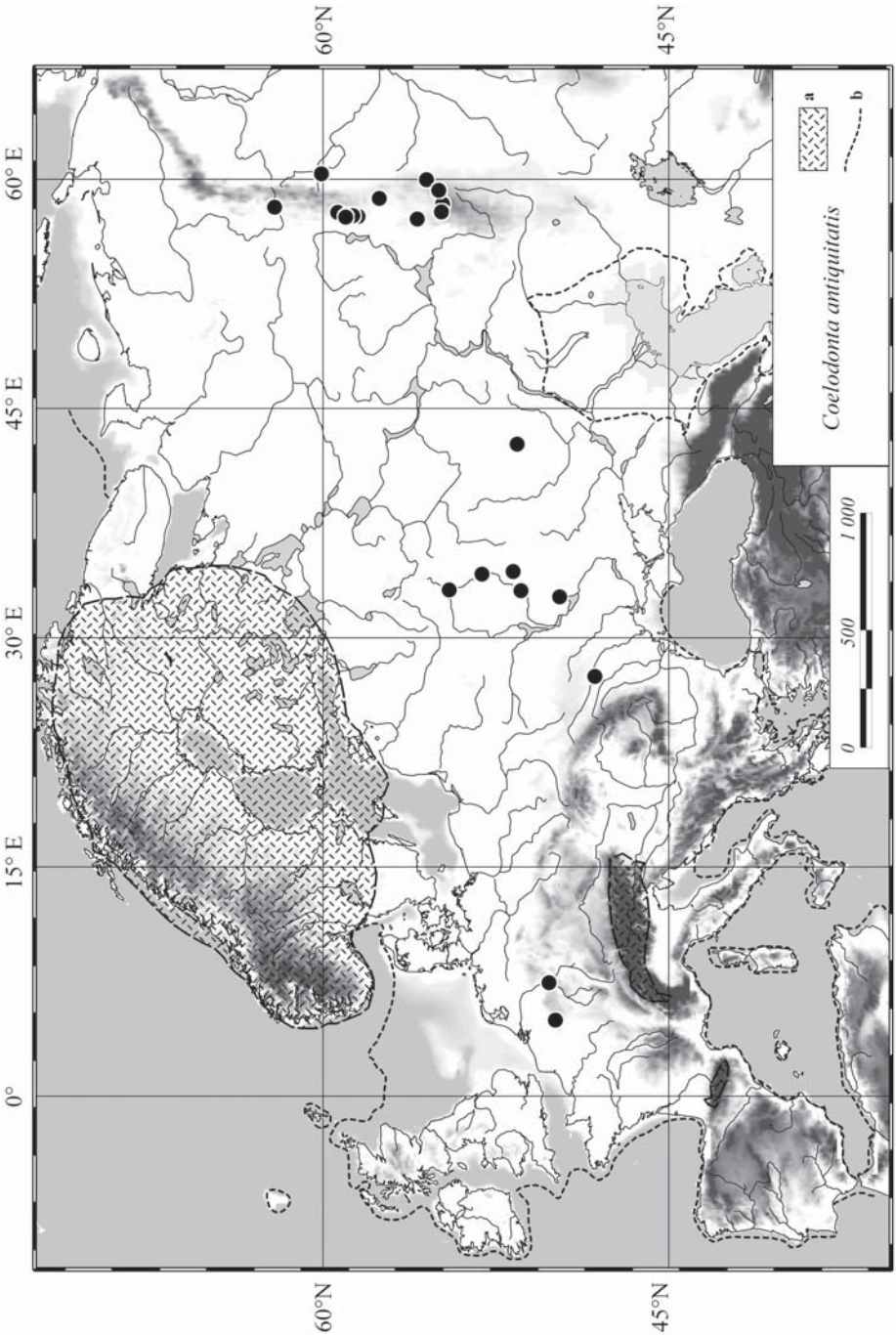


Рис. 4.33. Местонахождения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (17–12,4 тыс. л. н.): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.33. Woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* localities (17–12.4 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

на Британских островах и в Фенноскандии. Большинство местонахождений приурочено к Уралу, к центру Русской равнины и к территории Франции. Нужно отметить, что в предыдущий интервал (LGM) остатки шерстистого носорога были найдены на Британских островах, а также в более северных районах Европы. Возможно, более низкое число находок остатков шерстистого носорога в позднеледниковье связано с меньшим количеством исходных данных. Этот факт можно объяснить также несколько более умеренными условиями позднеледниковья в сравнении с LGM, которые могли вызвать сокращение ареала этого животного, тесно связанного с открытыми ландшафтами.

Такие животные, как первобытный бизон и первобытный бык, были очень характерны для «мамонтового» комплекса и широко распространены в Европе в позднеледниковье. Первобытный бизон был одним из наиболее широко распространенных видов позднеплейстоценовой мегафауны и одним из наиболее важных объектов охоты первобытного человека. Бизон существовал в Европе вплоть до голоцена. Наиболее благоприятными местообитаниями *Bison priscus* являлись открытые ландшафты, в том числе перигляциальные степи (рис. 4.34).

Местонахождения первобытного быка *Bos primigenius* располагались южнее, чем ареал первобытного бизона. Первобытный бык находил оптимальные условия обитания в лесостепи (рис. 4.35). Бык потреблял высокое количество травянистой растительности. Это животное, массой 600–800 кг, продолжало обитать в Европе вплоть до начала XVII столетия. Последний *Bos primigenius* был убит в 1627 г. в Польше в гатях беловежских лесов (Боголюбский, 1959; Цалкин, 1966). Костные остатки первобытного быка, являвшегося важным объектом охот древнего человека, были обнаружены в культурных слоях позднепалеолитических и более молодых стоянок во многих регионах Северной Евразии. Первобытный бизон и первобытный бык входили в бореальный вариант «мамонтового» териокомплекса (Baryshnikov, Markova, 1992).

Было обнаружено несколько местонахождений остатков пещерного льва *Panthera spelaea*, одного из наиболее крупных хищников, с массой тела до 250–300 кг (рис. 4.36). Ареал этого вида в LGM располагался в южных районах Русской равнины (Крым, нижнее и среднее течение Днестра, Днепра и Дона) (Markova *et al*., 1995). Наиболее полные данные об истории, морфологии и распространении пещерного льва содержатся в работе Н.К. Верещагина (1971), который пришел к выводу, что этот хищник был прекрасно приспособлен к условиям холодной лесостепи. Значительное число местонахождений пещерного льва, относящихся к LGM, было обнаружено в Западной Европе (Маркова, Пузаченко, предыдущий раздел). Полученные данные позволяют говорить, что популяция пещерного льва в позднеледниковье стала малочисленней. В это время пещерный лев сохранился лишь в Уральских горах и в среднем течении Днепра.

Информация о распространении около ста видов млекопитающих, обнаруженных в местонахождениях позднеледниковья, позволяет реконструировать основ-

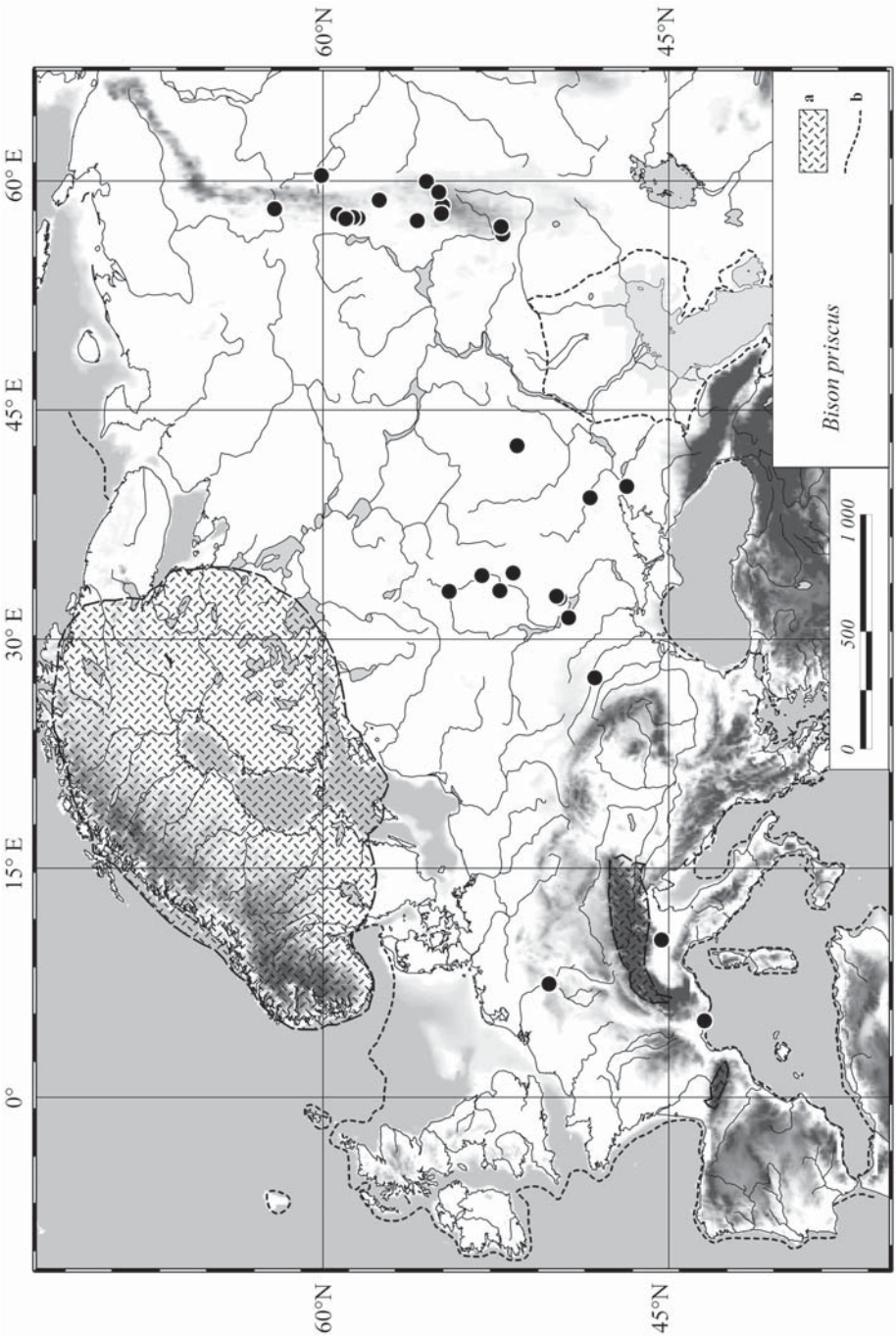


Рис. 4.34. Местонахождения первобытного бизона *Bison priscus* (17–12,4 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.34. Primitive bison *Bison priscus* localities (17–12.4 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

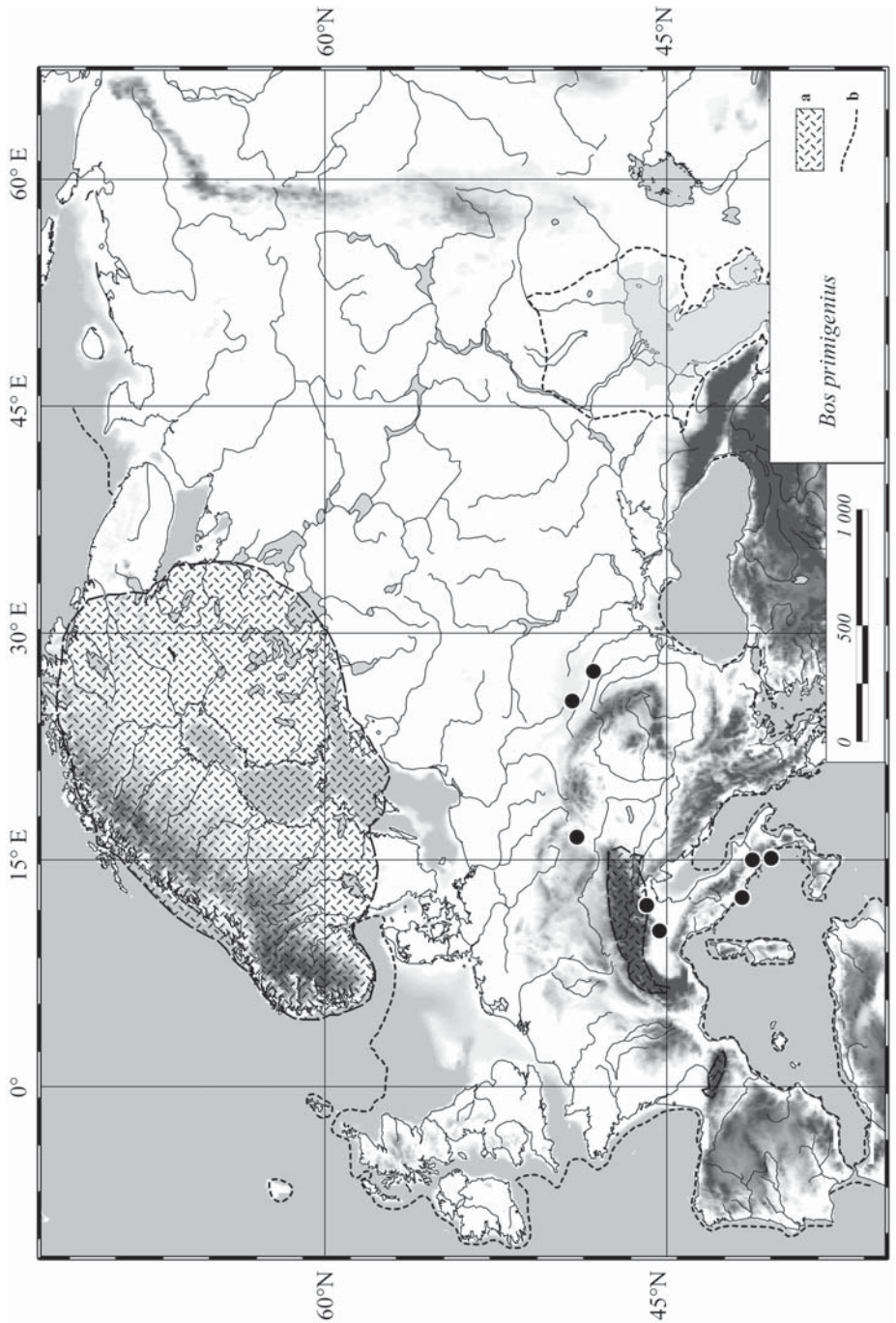


Рис. 4.35. Местонахождения первобытного быка *Bos primigenius* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.35. Primitive ox *Bos primigenius* localities (17–12.4 kyr BP).

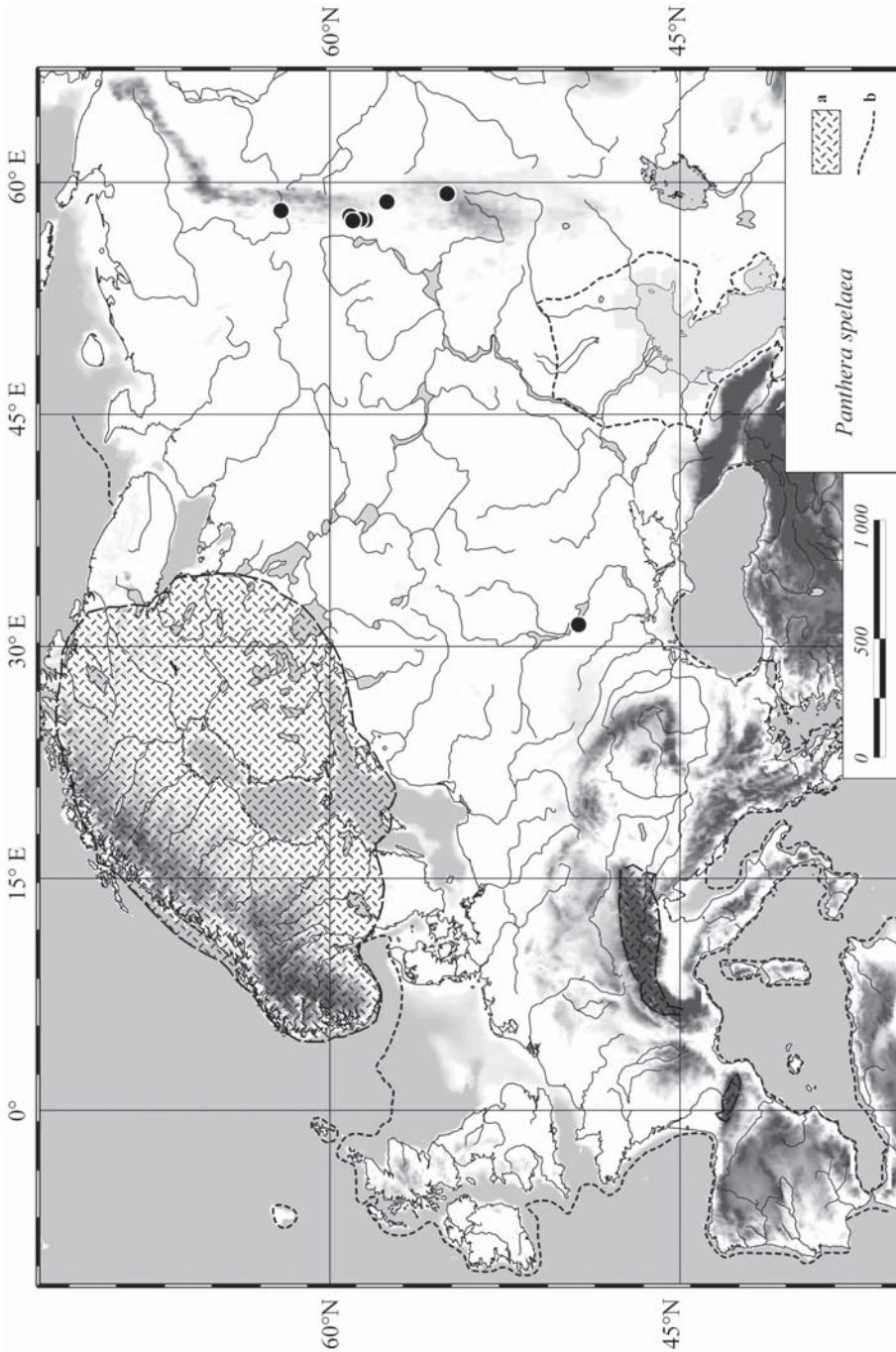
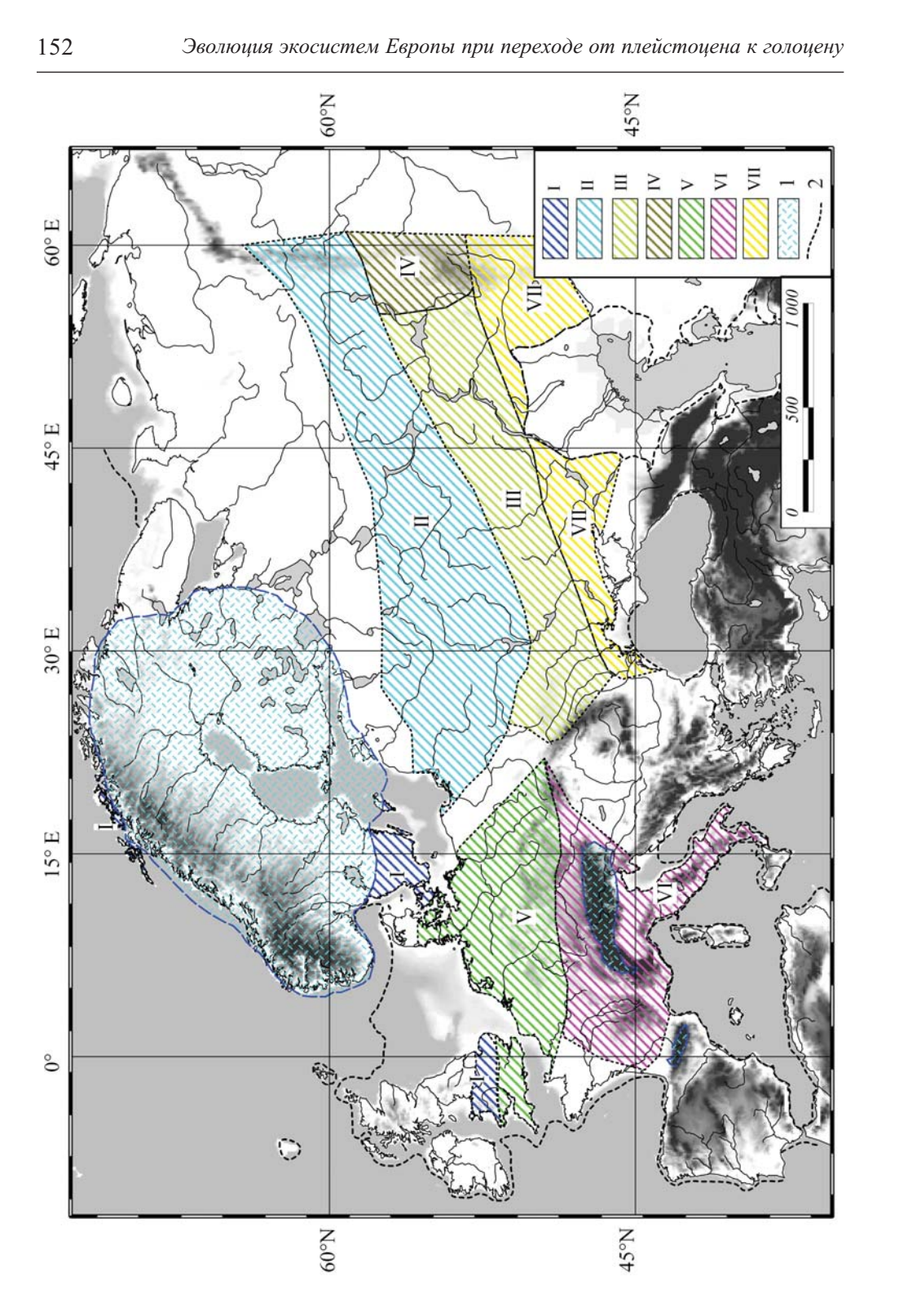


Рис. 4.36. Местонахождения пещерного льва *Panthera spelaea* (17–12,4 тыс. л. н.).
Fig. 4.36. Cave lion *Panthera spelaea* localities (17–12.4 kyr BP).


60°N
45°N
60° E
45° E
30° E
15° E
0°
I
II
III
IV
V
VI
VII
VII2
1
2
0
500
1 000

ные характеристики их ареалов в этот интервал времени. Обобщение и анализ этих данных были проведены с помощью математических методов.

Основные комплексы млекопитающих позднеледниковья (LGT)

Видовой состав и географическое положение основных комплексов млекопитающих были определены с помощью математических методов (см. разд. 2.4). Все выявленные териокомплексы позднеледниковья отображены на карте (рис. 4.37).

I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундры и арктической пустыни

Млекопитающие этого комплекса обитали на побережьях Скандинавского полуострова, в Фенноскандии и на Британских островах (Ukkonen *et al.*, 1999; Hufthammer, 2001). Местонахождения с фаунами этого комплекса выделены в кластер 1 (см. табл. 4.2, рис. 4.15, 4.37). Количество млекопитающих, распространенных на этих территориях, было незначительно. Видовой состав комплекса включал *Mammuthus primigenius*, *Ursus maritimus*, *Mustela erminea* и, возможно, ряд других видов, пока не обнаруженных. Костные остатки горностая *Mustela erminea* были обнаружены на юго-западном побережье Скандинавского полуострова. В позднеледниковье в этих районах была распространена кустарничковая тундровая растительность (гл. 5).

К кластеру 1 были также отнесены два местонахождения, расположенные в бассейне Оки. Однако мы не включили в анализ фауны из этих пунктов, т.к. они содержат крайне незначительное количество костных остатков, по которым был определен очень бедный видовой состав. Мы надеемся, что в дальнейшем, при более детальном исследовании позднеледниковых териофаун этих регионов, будет выявлен более богатый видовой состав млекопитающих, обитающих на этих достаточно южных территориях.

II. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундростепи

Этот комплекс включает высокое число млекопитающих. К нему были отнесены фауны из семнадцати местонахождений (кластер 2) (см. табл. 4.2, рис.

Рис. 4.37. Комплексы млекопитающих позднеледниковья: I — перигляциальной тундры и арктической пустыни; II — перигляциальной тундростепи; III — перигляциальной тундро-лесостепи (восточный вариант); IV — перигляциальной тундро-лесостепи Уральских гор; V — перигляциальной тундро-лесостепи (западный вариант); VI — горный лесной; VII — перигляциальной степи; 1 — ледниковые щиты и горные оледенения; 2 — береговая линия.
Fig. 4.37. LGT mammal assemblages: I — periglacial tundra and arctic desert mammal assemblage; II — periglacial tundra-steppe mammal assemblage; III — periglacial tundra-forest-steppe mammal assemblage (eastern variant); IV — the Ural tundra-forest-steppe mammal assemblage; V — periglacial tundra-forest steppe mammal assemblage (western variant); VI — mountain forest mammal assemblage; VII — periglacial steppe mammal assemblage; 1 — ice sheets; 2 — coast line.

4.15, 4.37). Виды-доминанты этого териокомплекса включают *Mammuthus primigenius, Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Ovibos pallantis*, *Rangifer tarandus*, *Equus* sp., *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus*, *Panthera spelaea*, *Gulo gulo*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos* и *Marmota bobac*. В составе комплекса присутствуют такие адаптированные к тундровым условиям мелкие млекопитающие, как *Dicrostonyx*, *Lemmus*, *Microtus middendorfi* и *Microtus gregalis*. Кроме того, в местонахождениях этого комплекса обнаружено несколько видов степных мелких млекопитающих (*Spermophilus*, *Lagurus*, *Eolagurus*, *Ochotona* и др.). Большинство животных этого комплекса являются типичными представителями арктического варианта «мамонтового» комплекса (Baryshnikov, Markova, 1992; Маркова, 2004). Лишь в нескольких местонахождениях найдены остатки видов, связанных с кустарниковой и лесной растительностью.

Выявленный комплекс млекопитающих позволяет говорить о широком распространении перигляциальной тундростепи. Фауны этого комплекса, включающие 47 млекопитающих, занимали обширные территории перигляциальных тундростепей, расположенных на севере и в центре Русской равнины и на Северном Урале. Териофауны подобного облика не были обнаружены в Западной Европе.

III. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундро-лесостепи (восточный вариант)

Фауны млекопитающих, отнесенные к кластеру 3, определяют состав и географическое положение этого териокомплекса. Доминирующими видами этого комплекса являлись: *Mammuthus primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus*, *Bos primigenius*, *Cervus elaphus* и *Equus* sp. Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis*, *Gulo gulo*, *Ursus arctos*, *U. spelaeus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Lagurus lagurus*, *Lepus timidus*, *Microtus gregalis*, *Ochotona pusilla* и ряд других видов также были характерны для этого териокомплекса (см. табл. 4.2, рис. 4.15, 4.37). Количество холодолюбивых видов ниже в этом комплексе, чем в предыдущих. Здесь не обнаружены остатки овцебыка *Ovibos pallantis* и сибирского лемминга *Lemmus sibiricus*. Количество костей благородного оленя становится выше, чем в предыдущем комплексе, и составляет 38,46%, в то время как в предыдущем комплексе их насчитывается лишь 5,88%. Все полученные данные свидетельствуют о более умеренных климатических условиях.

Большинство местонахождений, отнесенных к кластеру 3, расположены южнее, чем стоянки кластера 2. Однако некоторые из местонахождений кластера 3 локализованы между стоянками кластера 2. Такая ситуация может быть объяснена широким распространением перигляциальных открытых ландшафтов в Восточной Европе, очень постепенно меняющихся с севера на юг, что определяло сходство фаун, отнесенных к кластерам 2 и 3. Некоторое залесение территории фиксируется в поясе 52–48° с.ш. Однако основные черты териофауны изменялись несущественно. По териологическим материалам в этой полосе ре-

конструируются открытые перигляциальные ландшафты, с присутствием незначительного числа «островов» лесной растительности. Рефугиумы лесной растительности были расположены в бассейнах рек и в депрессиях сильно расчлененных возвышенностей. Несомненно, влияние покровного оледенения было очень сильным и на этих широтах.

IV. Комплекс млекопитающих тундро-лесостепи Урала

По материалам кластера 4 был выделен комплекс млекопитающих Среднего Урала. В 15 местонахождениях, отнесенных к этому комплексу, обнаружено высокое число млекопитающих. Список доминирующих видов включает *Mammuthus primigenius*, *Bison priscus*, *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus, Equus* sp., *Saiga tatarica, Alopex lagopus, Martes martes, Mustela erminea* и большое количество мелких млекопитающих различной экологии: степные виды включают *Allactaga pygmaeus, A. major, Allocricetus eversmanni, Apodemus, Arvicola terrestris, Spermophilus* sp., *S. suslicus, S. major, Cricetulus migratorius, Cricetus cricetus, Ellobius talpinus, Eolagurus luteus, Lagurus lagurus, Marmora bobac, Spalax* sp., *Ochotona pusilla* и др.; адаптированные к холодным условиям виды включают *Dicrostonyx, Lemmus sibiricus, Microtus gregalis*; лесные виды представлены *Apodemus, Castor fiber, Clethrionomys glareolus, Cl. rutilis, Cl. rufocanus, Erinaceus* sp., *Microtus agrestis, Myopus* sp. и рядом других.

В этих захоронениях было также определено большое количество интразональных видов (*Arvicola terrestris, Microtus oeconomus* и др.). Эти млекопитающие населяли берега рек и других водоемов.

Экология обнаруженных видов очень разнообразна и отражает сложную структуру сообществ млекопитающих, связанных с разнообразными локальными ландшафтами Уральских гор. Эти условия определялись положением высотных поясов, склонами разной экспозиции, приуроченностью к депрессиям и т.д. Видовое богатство рассматриваемого комплекса очень высоко и достигает более чем 60 видов (см. табл. 4.2). Необходимо отметить, что исследования уральских териофаун позднего плейстоцена, проведенные в последние десятилетия, включали детальное изучение остатков мелких млекопитающих, которые в других регионах обычно изучаются в недостаточной степени (Smirnov, 1993, 1996).

V. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундро-лесостепи (западный вариант)

Местонахождения этого териокомплекса расположены в центральной и северной частях Западной Европы и на юге Британских островов. В этих захоронениях обнаружено высокое число остатков видов, приспособленных к холодным тундровым условиям: *Alopex lagopus, Dicrostonyx torquatus, Lemmus lemmus, Microtus gregalis, Chionomys nivalis, Ovibos pallantis, Rangifer tarandus*. Остатки мамонта в большинстве местонахождений, отнесенных к этому

териокомплексу, обнаружены не были (они были определены лишь в одном пункте), но шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* был очень характерен для этой территории. Доминирующим видом была дикая лошадь *Equus* sp., являвшаяся одним из объектов охот первобытного человека. Ряд других степных видов также обитали в этих областях. Так, например, степная пищуха *Ochotona pusilla* и сайга *Saiga tatarica* отмечены в среднем течении Рейна (см. рис. 4.21).

В этих же районах обитали некоторые лесостепные и лесные млекопитающие: благородный олень *Cervus elaphus*, росомаха *Gulo gulo*, барсук *Meles meles*, желтогорлая мышь *Apodemus flavicollis*, рыжая лесная полевка *Clethrionomys glareolus*. Находки остатков альпийского горного козла *Capra ibex* указывают на распространение горных регионов.

Видовой состав фаун этого комплекса характеризуется «смешением» тундровых, степных и лесных видов, что типично для фаун ледниковых эпох. В отличие от восточноевропейских тундро-лесостепных фаун (комплекс III), в которых отмечен сибирский лемминг *Lemmus sibiricus*, в западноевропейском варианте териокомплекса присутствует норвежский лемминг *Lemmus lemmus.* Мамонт был очень редок в Западной Европе в позднеледниковье и достаточно обычен в Восточной Европе. Остатки лагурид обнаружены лишь в Восточной Европе. На основании специфики видового состава рассмотренных выше фаун мы предлагаем выделить их в перигляциальный тундро-лесостепной комплекс млекопитающих (западный вариант).

VI. Горный лесной комплекс млекопитающих

Местонахождения, отнесенные к кластеру 6, расположены вблизи Альп и на Апеннинском полуострове. Здесь обнаружено 11 локальных фаун. Наиболее характерными видами этих фаун являются: альпийский сурок *Marmota marmota*, первобытный бык *Bos primigenius*, альпийский горный козел *Capra ibex*, косуля *Capreolus capreolus*, благородный олень *Cervus elaphus*, серна *Rupicapra rupicapra* и кабан *Sus scrofa*. Большинство этих видов — обитатели лесных и горных ландшафтов. Кроме того, в местонахождениях комплекса VI отмечены и другие виды, обнаруженные в меньшем количестве захоронений: лось *Alces alces*, каменная куница *Martes foina*, горностай *Mustela erminea*, степной хорек *M. eversmanni*, ласка *M. nivalis*, барсук *Meles meles*, бобр *Castor fiber*, рыжая лесная полевка *Clethrionomys glareolus*, полчок *Glis glis*, садовая соня *Eliomys quercinus*, еж *Erinaceus*, лесной кот *Felis silvestris*, темная полевка *Microtus agrestis*. Большинство этих видов также адаптировано к лесным местообитаниям.

Уникальное местонахождение с костными остатками сайги было обнаружено на побережье Средиземного моря (см. рис. 4.21). Однако степные млекопитающие не были типичны для этого комплекса. По полученным данным можно реконструировать только небольшие изолированные участки открытых ландшафтов. Холодолюбивые млекопитающие не были распространены в этих областях.

Остатки мамонта и шерстистого носорога здесь также не были обнаружены. Таким образом, видовой состав данного териокомплекса позволяет говорить о доминировании горных лесов разных типов и может быть выделен в горный лесной комплекс млекопитающих.

VII. Комплекс млекопитающих перигляциальной степи

К кластеру 7 было отнесено лишь три местонахождения. Они расположены на Южном Урале и в нижнем течении Дона (см. рис. 4.15). В этих местонахождениях обнаружено очень высокое число степных видов, включая *Bison priscus, Equus sp., Ochotona pusilla, Allactaga major, Allocricetus eversmanni, Marmota bobac, Spermophilus major, Cricetulus migratorius, Cricetus cricetus, Ellobius talpinus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus*. Лесные млекопитающие не были определены в этих захоронениях. Остатки мамонта и шерстистого носорога не были встречены в местонахождениях, отнесенных к кластеру 7. Находки костей северного оленя *Rangifer tarandus* дают представление о специфике природных условий позднеледниковья в этих районах. Нужно отметить, однако, что *Rangifer tarandus* хорошо адаптируется к разным типам ландшафтов.

В целом, полученный материал отражает слабое влияние покровного ледника на природу этих регионов и дает возможность реконструировать на юге Русской равнины и на Южном Урале условия перигляциальной степи.

Географические изменения видового богатства млекопитающих

Териологические материалы позднеледниковья территории Европы недостаточны для детальных реконструкций видового богатства, однако наиболее яркие изменения разнообразия млекопитающих удается выявить (рис. 4.38). Наибольшие параметры видового богатства были установлены по материалам западных предгорий Уральских гор. Другие «центры» высокого биоразнообразия были приурочены к бассейну Днепра и к ряду регионов Западной Европы (предгорьям Альп, бассейнам Эльбы и Рейна).

Все «пики» видового богатства приходятся на регионы, характеризующиеся высоким числом локальных местообитаний, значительным количеством экологических ниш, позволяющих видам млекопитающих разной экологии совместно существовать на ограниченных по размерам территориях.

Выводы

Проведенные исследования позволили установить, что основные черты комплексов млекопитающих позднеледниковья (LGT) были сходны с таковыми максимума похолодания последнего оледенения (LGM). Проведенные реконструкции указывают на сохранение в LGT холодных и достаточно аридных климатических условий в северной и средней частях Европы. Комплексы млекопитающих позднеледниковья имели уникальную структуру и включали млекопитаю-

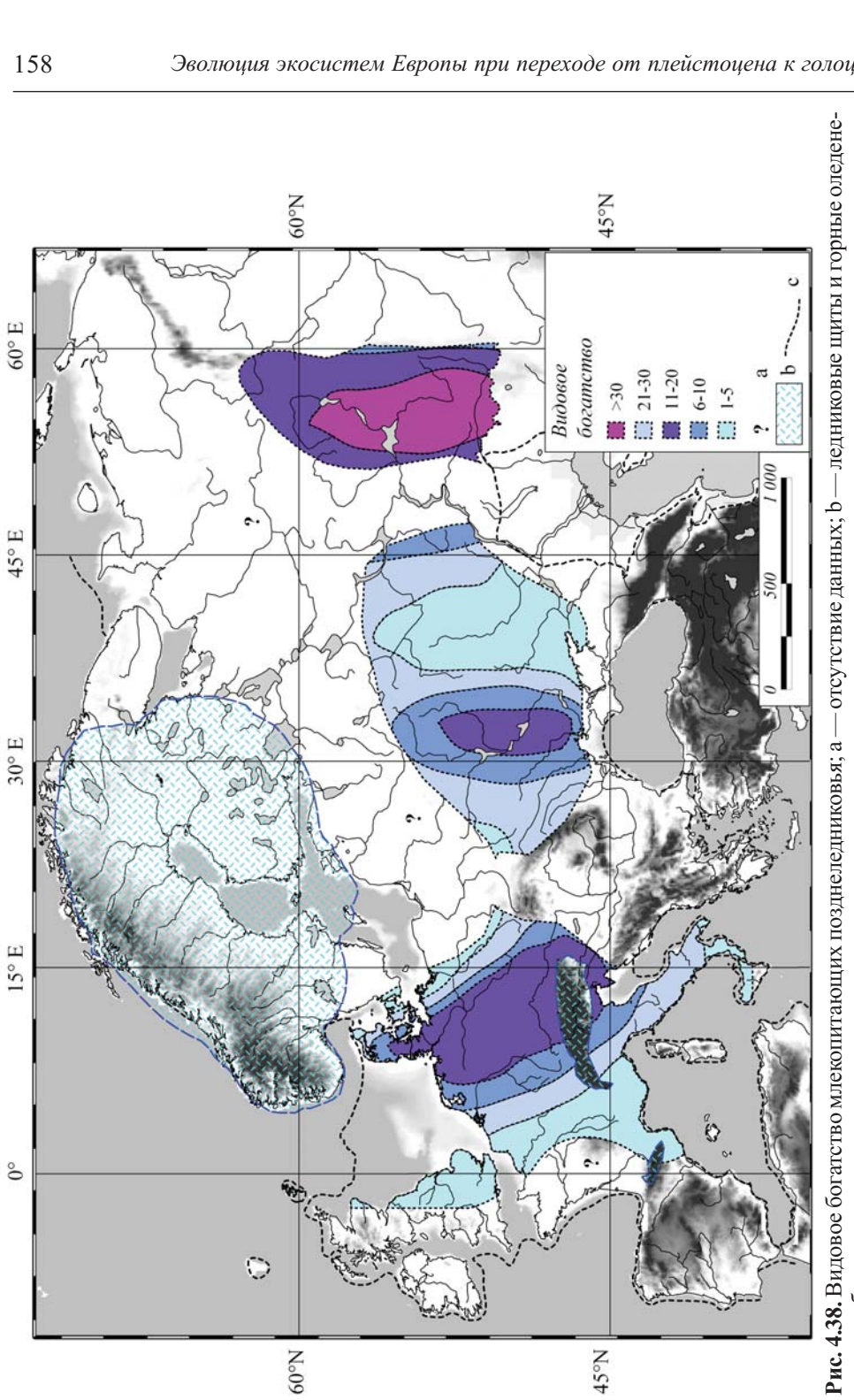


Рис. 4.38. Видовое богатство млекопитающих позднеледниковья; a — отсутствие данных; b — ледниковые щиты и горные оледенения; c — береговая линия.

Fig. 4.38. LGT mammal species richness; a — the gap of data; b — ice sheet and mountain glaciers; c — coast line.

щих разной экологической приуроченности (тундровых, степных и лесных), ныне обитающих в разных природных зонах. Эти перигляциальные териокомплексы разных типов занимали огромные территории Европы. Для них было характерно присутствие значительного числа крупных травоядных и «пещерных» хищных, вымерших в конце позднего плейстоцена – в голоцене. Выявленное широкое распространение степных видов далеко к северу и западу от мест их современного обитания позволяет говорить об отсутствии сплошной лесной зоны. Лесные млекопитающие отмечаются в фаунах позднеледниковья редко. Они сохранялись в рефугиумах в горах и предгорьях с их многообразием местообитаний, а также в долинах рек с участками лесной и кустарниковой растительности.

Многие тундровые виды в позднеледниковье имели огромные ареалы (так же как и в LGM), что указывает на сохранение холодных климатических условий и распространение перигляциальных типов растительности в северной и средней Европе. Степные млекопитающие расширяли свои ареалы на север и на запад. Такое расширение ареалов было связано с преобладанием открытых перигляциальных ландшафтов. Лесные млекопитающие концентрировались главным образом в южных горных системах Европы (на Апеннинах, вблизи Альп и, возможно, на Балканах, в Пиренеях и Карпатах, для которых мы, к сожалению, пока не имеем хорошо датированных местонахождений). Здесь влияние покровного ледника было незначительным, что позволяло выживать многим теплолюбивым лесным видам. Полученные материалы позволяют также реконструировать большой рефугиум, приуроченный к Уральским горам. В этом регионе было выявлено значительное число как тундровых и степных, так и лесных млекопитающих. Несомненно, их существование поддерживалось значительным числом локальных местообитаний Уральских гор.

Очевидно, что каждый вид млекопитающих реагировал на условия оледенения индивидуально. Некоторые виды резко расширили свои ареалы во время оледенения (вероятно, еще в начале последнего оледенения). Ареалы других млекопитающих стали прерывистыми и резко сократились. Эти разнообразные индивидуальные реакции видов на изменения климата привели к образованию абсолютно новых комплексов млекопитающих, не имеющих аналогов в настоящее время. К ним относятся териокомплексы I–V, представляющие собой разнообразные типы перигляциальных комплексов млекопитающих. Лишь фауны териокомплексов, приуроченных к южным регионам Западной и Восточной Европы (комплексы VI и VII), практически не подверглись влиянию покровного ледника.

Нужно отметить, что принципиальная структура перигляциальных фаун, не имеющих аналогов в настоящее время, была описана многими авторами. Териокомплексы ледниковых эпох получили названия «смешанных», безаналоговых (non-analogue), дисгармоничных (disharmonies), гиперборейных (hyperborean). По нашему мнению, термин «дисгармоничные фауны» наименее удачный, т.к. фау-

ны ледниковых эпох были гармоничны для холодных климатических условий и сохраняли стабильную структуру на протяжении продолжительного времени, включая максимум похолодания (LGM) и позднеледниковье (LGT).

Summary

Analysed data from the LGT show that the principal structure of mammal assemblages was similar to those of the LGM. This indicates the persistence of a cold and rather arid climatic condition along northern and central Europe.

The main feature of LGT assemblages consists of huge territories inhibited by mammals nowadays belonging to different natural zones: tundra, forest and steppe ones. A high amount of large herbivores, which became extinct at the end of the Pleistocene, was also very typical to these assemblages. The penetration of steppe animals far to the north indicates the absence of a continuous forest zone. Forest animals were rather rare during the LGT and were mainly concentrated in the southern mountain regions of Europe. Here the influence of the ice-sheet was rather weak and did not effect mammal composition and diversity. The studied materials also permit to reconstruct a large refuge in the northern Ural Mountains. Here a high number of tundra, steppe and forest mammals were recovered.

Tundra animals had huge ranges in the LGT, as well as during the LGM, which indicates a cold climatic condition and the distribution of periglacial vegetation in north and central Europe. Steppe animals also expanded their ranges and penetrated to the north, as well as to the west. Open landscapes were favoured in this expansion. The numerous local environments supported distribution of the animals of different ecology in this region.

It is clear that every mammal reacts to glacial conditions individualistically, some of them changing their range very significantly, other ranges became discontinues and restricted. These different mammal reactions resulted in new mammal assemblages, without modern analogues. LGT mammal assemblages belonging to cluster 1–5 are examples of periglacial assemblages. Assemblages located in the southern regions of West and East Europe, corresponding to clusters 6 and 7, very weakly indicate the influence of glaciation.

Many authors have already mentioned the principal picture of periglacial non-analogue faunas and these faunas were described as mixed, non-analogue, disharmonious and hyperborean. In our opinion the term «disharmonious» is less preferable, because the glacial faunas were harmonious considering the severe environmental conditions, and were stable during a long time, including the LGM and LGT.

4.3. Комплексы млекопитающих межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (Bølling–Allerød Interstadial Complex — BAIC) (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.)

А.К.Маркова, А.Ю. Пузаченко

4.3. Mammal assemblages during the Bølling–Allerød Interstadial Complex (BAIC) (<12.4 – >=10.9 kyr BP)

Anastasia Markova and Andrei Puzachenko

В данном разделе мы анализировали материалы, относящиеся к наиболее поздним межстадиалам последнего оледенения: бёллинг (Bølling), датируемый по ^{14}C <12,4 – >=12,0 тыс. л. н., аллерёд (Allerød), датируемый по ^{14}C<=11,8 – >=10,9 тыс. л. н., а также разделяющее их стадиальное похолодание среднего дриаса (Older Dryas), датируемое по ^{14}C<=12,0 – >=11,8 тыс. л. н. Принимая во внимание, что продолжительность среднего дриаса — очень незначительна и составляет всего ~200 лет, а также то, что похолодание этого стадиала согласно изотопно-кислородным данным (δ^{18} O) было слабым, все данные, относящиеся к этим трем интервалам, были проанализированы совместно (Coope, Lemdahl, 1995).

Материалы и методы

Нами были проанализированы материалы из 53 европейских местонахождений млекопитающих с радиоуглеродными датами в интервале <12,4 – >=10,9 тыс. л. н. Эти местонахождения включают информацию о 76 видах млекопитающих.

Находки остатков млекопитающих этого возраста достаточно редки. Большинство местонахождений приурочено к центральной части Европы. Лишь единичные захоронения костных остатков расположены к северу от 60° с.ш.: Бломва (Blomva) в Скандинавии и Медвежья пещера на Урале. Также далеко к северу находится местонахождение Норре-Лингби Б (Norre Lyngby B), расположенное на полуострове Ютландия на 56,0° с.ш. Найдены также местонахождения на юго-западе Скандинавского полуострова. Наиболее южное положение занимают местонахождение Пикарейро-Кейв (Picareiro Cave), расположенное на Пиренейском полуострове, и стоянки Грот Эрика (Grotte de l'Erica), Серратура (Serratura), Грот Меццоджорно (Grotte du Mezzogiorno) и Грот Пагличчи (Grotte Paglicci), расположенные на Апеннинском полуострове (на ~40° с.ш.) (рис. 4.39).

Уникальное местонахождение расположено на небольшом острове в Северном море — Клоуз-и-Гарей (Close-y-Garey) на 4,67° в.д.

По териологическим материалам BAIC было выделено 6 кластеров (рис. 4.40). Виды-индикаторы из местонахождений BAIC перечислены в табл. 4.3.

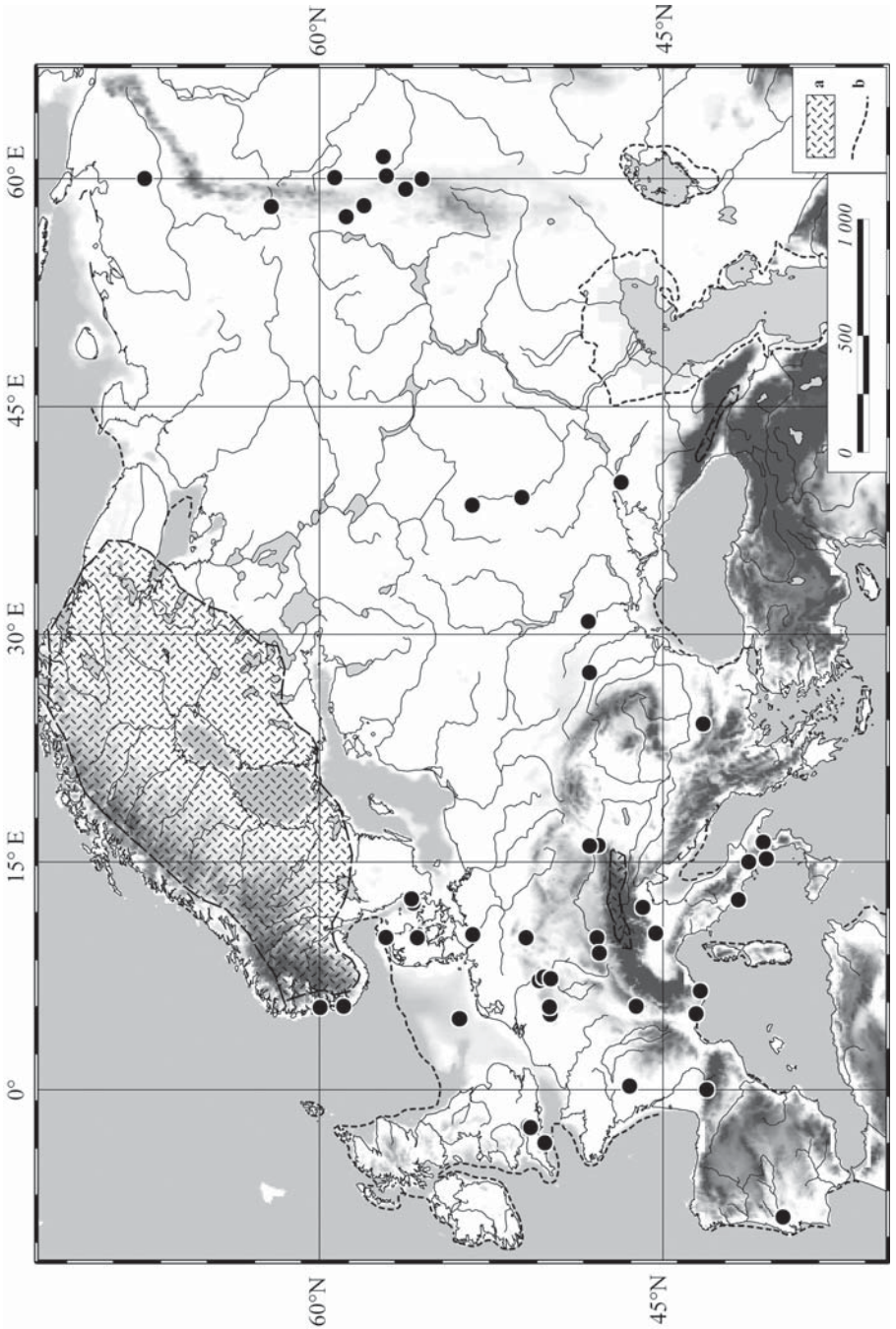


Рис. 4.39. Местонахождения млекопитающих бёллинга – аллерёда (BAIC) (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.39. BAIC mammal localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

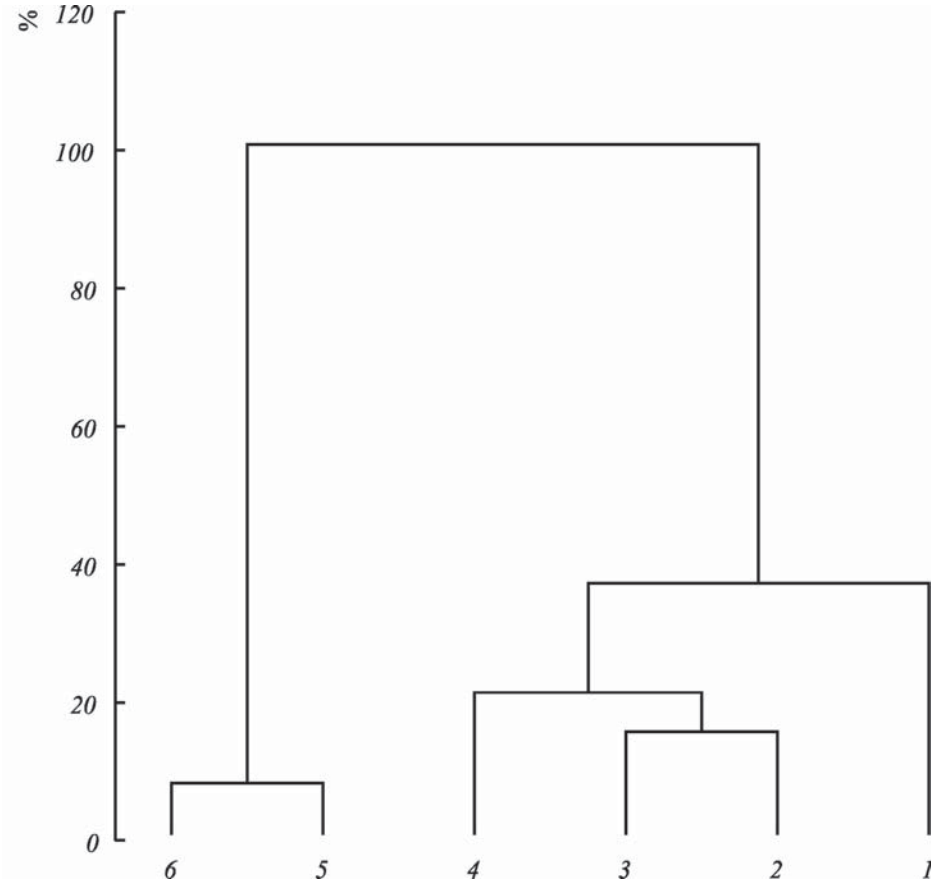


Рис. 4.40. Кластеры, выделенные по данным местонахождений млекопитающих BAIC.
Fig. 4.40. Clusters distinguished by BAIC mammal data.

Ареалы млекопитающих BAIC

Положение местонахождений млекопитающих, относящихся к разным кластерам (комплексам), показано на рис. 4.41. К сожалению, малое количество исходных данных позволяет выявить лишь наиболее характерные черты распространения и видового богатства млекопитающих на территории Европы. Большое количество «белых пятен» затрудняет реконструкцию. Серии карт находок индикаторных видов млекопитающих помогают в понимании структуры и географического положения основных комплексов млекопитающих и их своеобразия.

Субарктические млекопитающие

Остатки песца *Alopex lagopus* были обнаружены главным образом на Урале, на северо-западе Западной Европы и на Британских островах (рис. 4.42).

Таблица 4.3. Индикаторные виды млекопитающих, относящиеся к разным кластерам (комплексам). Встречаемость таксонов в кластере приведена в %. Максимальная достоверность оценена критерием X^2 с $p \leq 0.05$

Table 4.3. Mammal taxa found in the localities belonged to the different clusters (% indicates the finds in the cluster)

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	9	9	9	7	4	15	
Erinaceus sp. – европейский еж	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Desmana moschata– выхухоль	11,11	11,11	0,0	14,29	0,0	0,0	-
Talpa sp. – крот	0,0	0,0	11,11	0,0	25,00	13,33	-
Sorex araneus – обыкновенная бурозобка	11,11	0,0	11,11	0,0	0,0	13,33	-
Sorex minutus – малая бурозубка	0,0	0,0	11,11	0,0	0,0	0,0	-
Crocidura sp. – белозубка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,33	-
Oryctolagus cuniculus – дикий кролик	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,33	-
Lepus timidus – заяц-беляк	0,0	11,11	**44,44**	14,29	0,0	6,67	-
Lepus europaeus – заяц-русак	0,0	22,22	0,0	**42,86**	0,0	13,33	0,04
Ochotona pusilla – степная пищуха	**44,44**	**44,44**	33,33	14,29	0,0	0,0	0,01
Spermophilus superciliosus – суслик «суперцилиозус»	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Spermophilus sp.– суслик	11,11	**55,56**	0,0	0,0	0,0	6,67	0,02
Marmota bobak – байбак	0,0	**33,33**	0,0	14,29	0,0	0,0	0,05
Marmota marmota – альпийский сурок	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**20,0**	-
Castor fiber – бобр	0,0	0,0	11,11	0,0	**50,0**	13,33	-
Eliomys quercinus – садовая соня	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26,67	-
Glis glis – полчок	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,33	-
Allactaga sp. – туø канчик	11,11	11,11	0,0	14,29	0,0	0,0	-
Apodemus sylvaticus – лесная мыø ь	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**20,0**	-
Apodemus flavicollis – желтогорлая мыø ь	0,0	0,0	11,11	0,0	0,0	13,33	-
Apodemus sp. – мыø ь	0,0	11,11	22,22	0,0	25,00	**33,33**	-
Ellobius talpinus – обыкновенная слепуø онка	0,0	11,11	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Cricetulus migratorius – серый хомячок	0,0	**33,33**	11,11	0,0	0,0	0,0	-

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	9	9	9	7	4	15	
Mesocricetus sp. – средний хомяк	0,0	0,0	0,0	14,29	0,0	0,0	-
Cricetus cricetus – обыкновенный хомяк	0,0	0,0	11,11	0,0	0,0	6,67	-
Clethrionomys rufocanus – красно-серая полевка	11,11	11,11	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка	22,22	0,0	22,22	0,0	25,00	13,33	-
Clethrionomys rutilus – красная полевка	**22,22**	0,0	11,11	0,0	0,0	0,0	-
Lagurus lagurus – степная пеструø ка	11,11	33,33	0,0	14,29	0,0	0,0	-
Eolagurus luteus – желтая пеструø ка	11,11	22,22	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Dicrostonyx sp.* – копытный лемминг	**33,33**	**44,44**	**44,44**	0,0	0,0	6,67	0,02
Lemmus lemmus – норвежский лемминг	0,0	11,11	**44,44**	0,0	0,0	0,0	0,01
Lemmus sibiricus – сибирский лемминг	**22,22**	**33,33**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,03
Myopus sp. – лесной лемминг	11,11	11,11	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Arvicola terrestris – водяная полевка	22,22	22,22	**55,56**	0,0	25,00	20,0	-
Microtus (Terricola) sp. – кустарниковая полевка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,33	-
Microtus gregalis – узкочерепная полевка	**33,33**	**33,33**	**33,33**	0,0	0,0	6,67	-
Microtus oeconomus – полевка-экономка	**44,44**	**33,33**	44,44	0,0	25,00	6,67	0,5
Microtus agrestis – темная полевка	11,11	0,0	22,22	0,0	0,0	13,33	-
Microtus arvalis – обыкновенная полевка	0,0	11,11	22,22	0,0	0,0	13,33	-
Microtus savii – западно-европейская полевка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Chionomys nivalis – снеговая полевка	0,0	22,22	22,22	0,0	0,0	20,0	-
Canis lupus – обыкновенный волк	0,0	22,22	22,22	28,57	**50,0**	26,67	-
Alopex lagopus – песец	0,0	**44,44**	**33,33**	14,29	0,0	0,0	0,09
Vulpes vulpes – обыкновенная лисица	0,0	11,11	33,33	14,29	25,00	20,0	-
Ursus arctos – бурый медведь	0,0	0,0	22,22	14,29	**50,0**	6,67	-
Ursus maritimus – белый медведь	**44,44**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,07

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	9	9	9	7	4	15	
Martes sp. – куница	0,0	11,11	0,0	0,0	25,00	20,0	-
Martes martes – лесная куница	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Gulo gulo – росомаха	0,0	11,11	0,0	28,57	0,0	0,0	-
Mustela erminea – горностай	11,11	22,22	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Mustela nivalis – ласка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	-
Meles meles – барсук	0,0	11,11	0,0	14,29	0,0	6,67	-
Lutra lutra – выдра	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Panthera spelaea – пещерный лев	0,0	11,11	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Felis silvestris – лесной кот	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**13,33**	-
Lynx lynx – рысь	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**6,67**	-
Mammuthus primigenius – мамонт	0,0	11,11	11,11	**42,86**	0,0	0,0	0,05
Equus (Equus) sp.** – дикая лоø адь	0,0	44,44	33,33	**71,43**	25,00	40,0	0,03
Equus hydruntinus – плейстоценовый осел	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	-
Equus asinus – дикий осел	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Coelodonta antiquitatis – ø ерстистый носорог	0,0	**33,33**	**22,22**	0,0	0,0	0,0	0,03
Sus scrofa – кабан	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**73,33**	<0,001
Cervus elaphus – благородный олень	0,0	0,0	33,33	14,29	**100,0**	**66,67**	<0,001
Capreolus capreolus – косуля	0,0	0,0	0,0	0,0	**50,0**	**73,33**	<0,001
Megaloceros giganteus – гигантский олень	0,0	22,22	0,0	0,0	0,0	6,67	-
Alces alces – лось	0,0	0,0	11,11	0,0	**50,0**	13,33	-
Rangifer tarandus – северный олень	22,22	**44,44**	33,33	**57,14**	25,00	13,33	-
Bos primigenius – первобытный бык	0,0	0,0	22,22	14,29	**100,0**	**60,0**	<0,001
Bison priscus – первобытный бизон	0,0	22,22	11,11	**57,14**	**50,0**	20,0	0,05
Saiga tatarica – сайга	0,0	22,22	11,11	0,0	0,0	6,67	-
Rupicapra rupicapra – серна	0,0	0,0	11,11	14,29	25,00	**40,0**	0,05
Capra ibex – альпийский горный козел	0,0	0,0	11,11	0,0	0,0	**53,33**	0,007

**Dicrostonyx* sp. объединяет информацию о находках остатков копытных леммингов, описанных как *D. torquatus* и *D. gulielmi.*

***Equus* sp. объединяет информацию о находках остатков диких лошадей, описанных под разными видовыми названиями.

Лишь одно местонахождение с остатками песца было открыто достаточно далеко к югу — в среднем течении Южного Буга на 47° с.ш. Положение этого единственного местонахождения указывает, однако, что в межледниковые потепления бёллинг–аллерёд даже на этих широтах сохранялись участки тундростепных ландшафтов. Вероятно, эти участки имели «островной» характер.

Позднеплейстоценовый копытный лемминг *Dicrostonyx*, описанный в литературе как *D. torquatus* и *D. gulielmi*, несомненно, относится к одному виду, характеризующемуся некоторыми архаичными чертами морфологии зубного аппарата. Копытный лемминг в бёллинге–аллерёде еще был распространен на территории Европы за пределами своего современного ареала (рис. 4.43), однако находки его остатков становятся довольно редкими. Наиболее южное местонахождение костей копытного лемминга обнаружено на 51° с.ш. в бассейне Рейна. Кроме того, остатки копытного лемминга также были найдены на Русской равнине (в верховьях Дона) и на Урале. Небольшое количество местонахождений копытного лемминга отражает начавшееся сокращение типичных перигляциальных ландшафтов, вызванное смягчением климатических условий.

Костные остатки сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* были обнаружены лишь на Урале. Низкое число местонахождений этого тундрового и лесотундрового вида также позволяет говорить о потеплении. Остатки другого вида рода *Lemmus* — норвежского лемминга *Lemmus lemmus* были найдены в среднем течении Рейна, на полуострове Ютландия и на Британских островах (рис. 4.44).

Северный олень *Rangifer tarandus* был по-прежнему широко распространен (рис. 4.45). Он обитал и в Западной, и в Восточной Европе. Южная граница его ареала достигала 43° с.ш. Современные северные олени обладают значительной экологической пластичностью и населяют как тундру, так и лесотундру и тайгу (Флинт и др., 1970). Подобная эврибионтность объясняет широкое распространение северного оленя и в конце последнего оледенения (в интерстадиальные потепления ВАІС).

Узкочерепная полевка *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* была очень характерна для фаун последнего оледенения. Этот вид был широко распространен в разных регионах Европы. Узкочерепная полевка проникала далеко на север и на запад от своего современного ареала (Markova *et al*., 1995). Во время потеплений ВАІС узкочерепная полевка была распространена на Урале, в центральной части Русской равнины, а также в Западной Европе (в бассейне Рейна) (рис. 4.46). Возможно, в это время ареал *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* стал фрагментарным и распался на несколько частей.

Степные млекопитающие

В местонахождениях ВАІС обнаружено значительное количество видов, адаптированных к открытым ландшафтам. Остатки степной пеструшки *Lagurus lagurus* были найдены на Урале, в центре Русской равнины и в низовьях Дуная

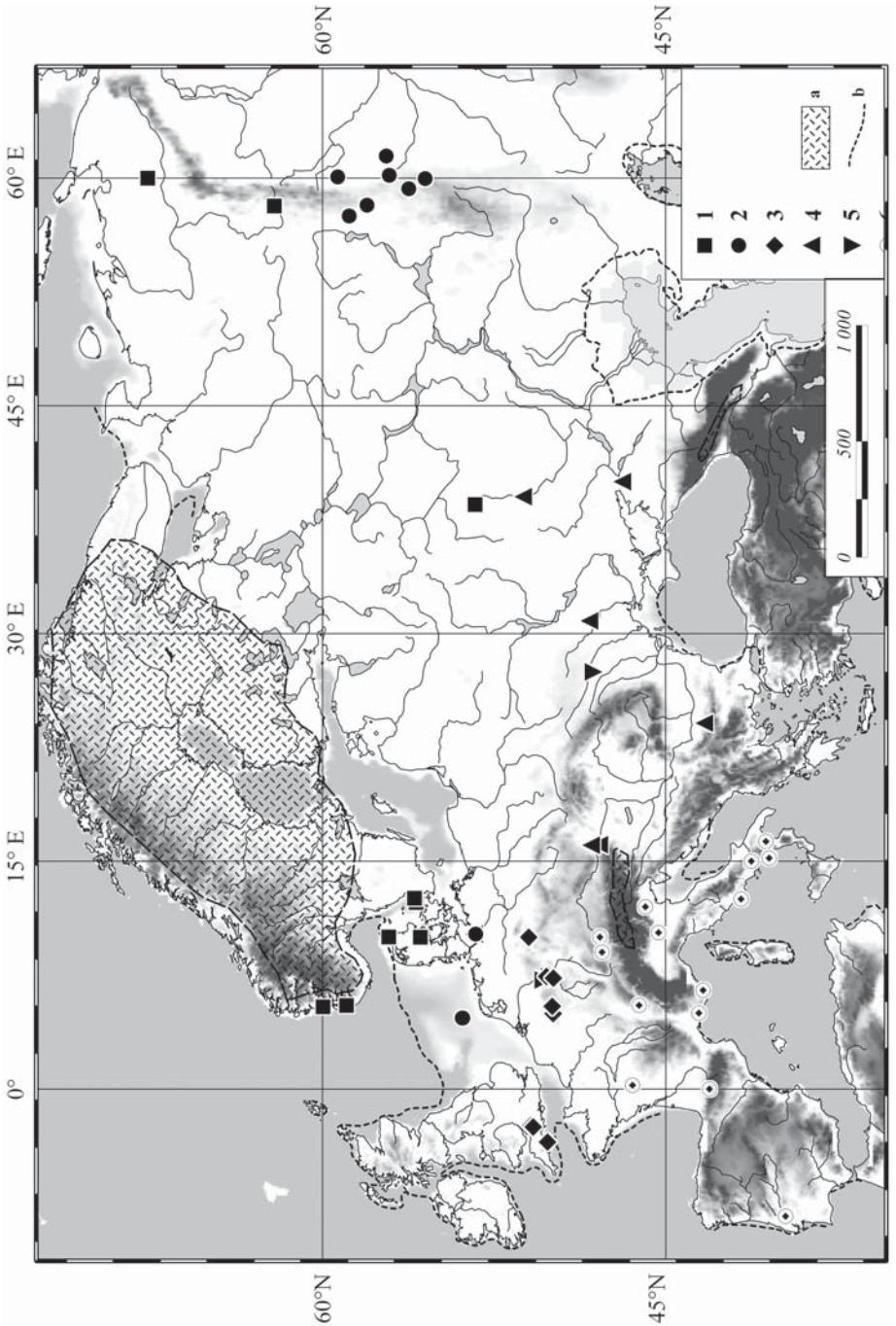


Рис. 4.41. Географическое положение местонахождений млекопитающих BAIC, относящихся к разным кластерам: 1–6 — местонахождения различных кластеров; a — границы ледникового щита и горных оледенений; b — береговая линия.

Fig. 4.41. The distribution of BAIC mammal localities belonged to different clusters: 1–6 — localities of different clusters; a — ice sheet limits; b — the coastlines.

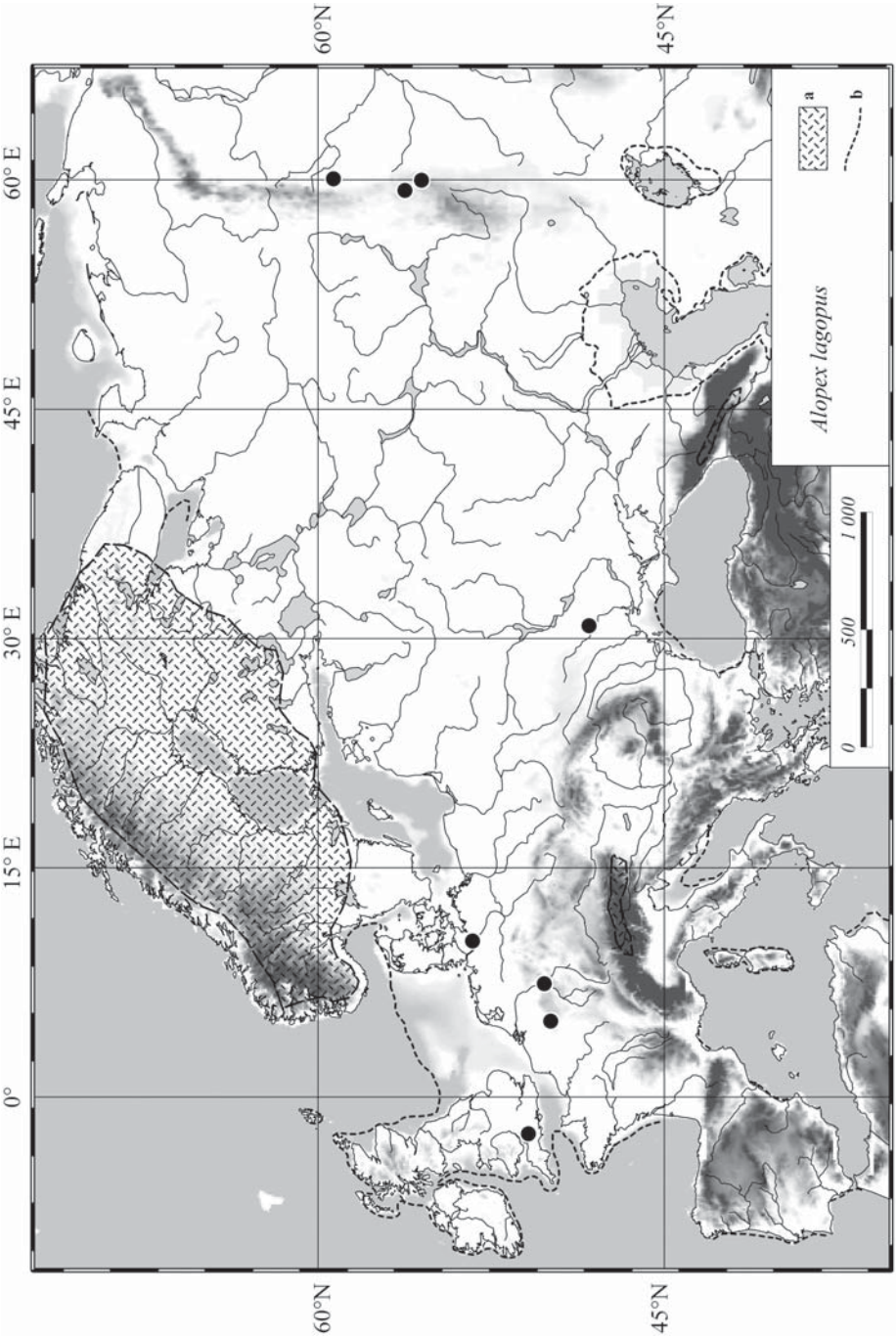


Рис. 4.42. Местонахождения песца *Alopex lagopus* (<12,4–>=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.42. Polar fox *Alopex lagopus* localities (<12.4–>=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

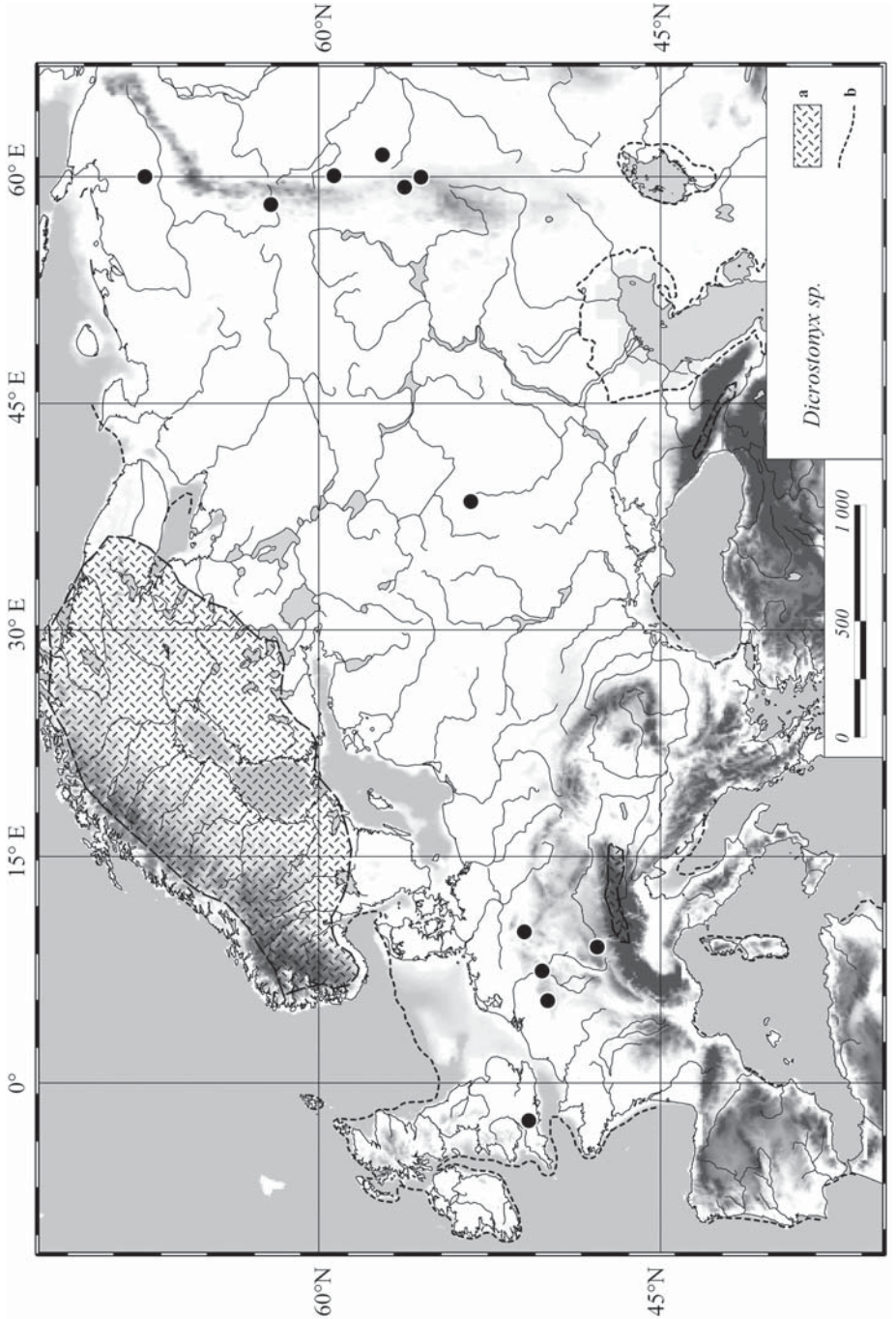


Рис. 4.43. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* sp. (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.43. Collared lemming *Dicrostonyx* sp. localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

Рис. 4.44. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus* (<12,4–>=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.44. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* localities (<12.4–>=10.9 kyr BP).

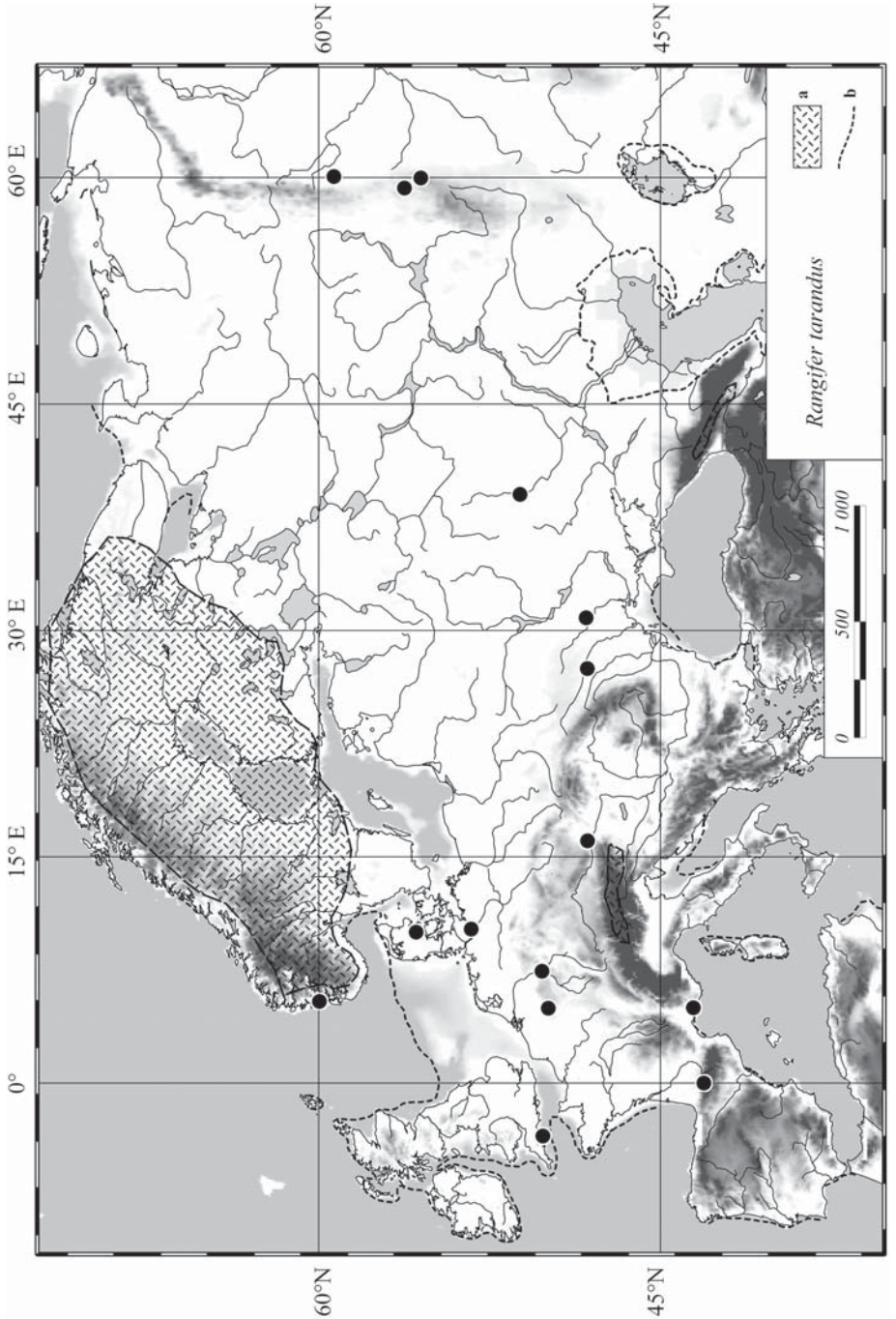


Рис. 4.45. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.45. Reindeer *Rangifer tarandus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

(на ~ 41,5° с.ш.; 23° в.д.) (рис. 4.47). Такое положение местонахождений свидетельствует о достаточно высоком распространении открытых ландшафтов и в интервал BAIC. Нужно отметить, однако, что в сравнении с LGM, когда *Lagurus lagurus* проникала к западу вплоть до 17° в.д., ареал степной пеструшки заметно сдвинулся к востоку. Такое сокращение ареала указывает на смягчение климатических условий, более широкое распространение лесной растительности и определенное сокращение участков открытых ландшафтов, благоприятных для местообитаний степных пеструшек.

Типичное степное и полупустынное животное — желтая пеструшка *Eolagurus luteus* также была широко распространена в период последнего оледенения и была характерным членом «мамонтового» комплекса. В интервал BAIC находки ее остатков становятся редкими, что указывает на сокращение и фрагментацию ее ареала. Кости желтой пеструшки были обнаружены лишь в Восточной Европе (в центре Русской равнины и на Урале) (рис. 4.48).

Ареал сайги *Saiga tatarica* в BAIC также заметно сократился. Остатки этого животного были обнаружены на Урале, в Северном Средиземноморье и на Британских островах (рис. 4.49). Вероятно, ареал сайги в этот временной интервал на территории Западной Европы стал прерывистым и сохранялся в виде «островов».

Смягчение и некоторое увлажнение климата повлияло на сокращение благоприятных для обитания сайги ландшафтов. Это животное очень чувствительно к увеличению мощности снежного покрова, лимитирующего его распространение (Насимович, 1955; Жирнов и др., 1998). При мощности снежного покрова, превышающего 10–15 см и существующего в течение более двух недель, популяция сайги резко сокращается. Это связано с тем, что покров такой мощности препятствует добыванию корма. Настовые корки, формирующиеся в потепления на снежном покрове, вызывают высокую травматичность конечностей сайги и зачастую приводят к смерти этих животных.

Напротив, остатки лошади *Equus* sp. были найдены в большинстве местонахождений, относящихся к интервалу BAIC (рис. 4.50). Это животное также предпочитает селиться в открытых ландшафтах, но лошадь более экологически пластична, чем сайга. Ряд исследователей считают, что в период последнего оледенения в Северной Евразии было распространено несколько видов лошадей. Некоторые из них (*Equus latipes*) были приспособлены к обитанию в лесостепях, другие (*Equus uralensis*) существовали в более континентальных условиях, ленская лошадь *Equus lenensis* населяла перигляциальную тундру (Кузьмина, 1980; 1989). Таким образом, находки остатков лошадей в позднеплейстоценовых местонахождениях Европы могут указывать на распространение как степных и тундростепных условий, так и на условия лесотундры и лесостепи.

Находки костей плейстоценового осла *Equus hydruntinus*, датированные радиоуглеродным методом, были обнаружены лишь на Апеннинах. Осел был приспособлен к обитанию в сухих степях и полупустынях, так же как сайга, сусли-

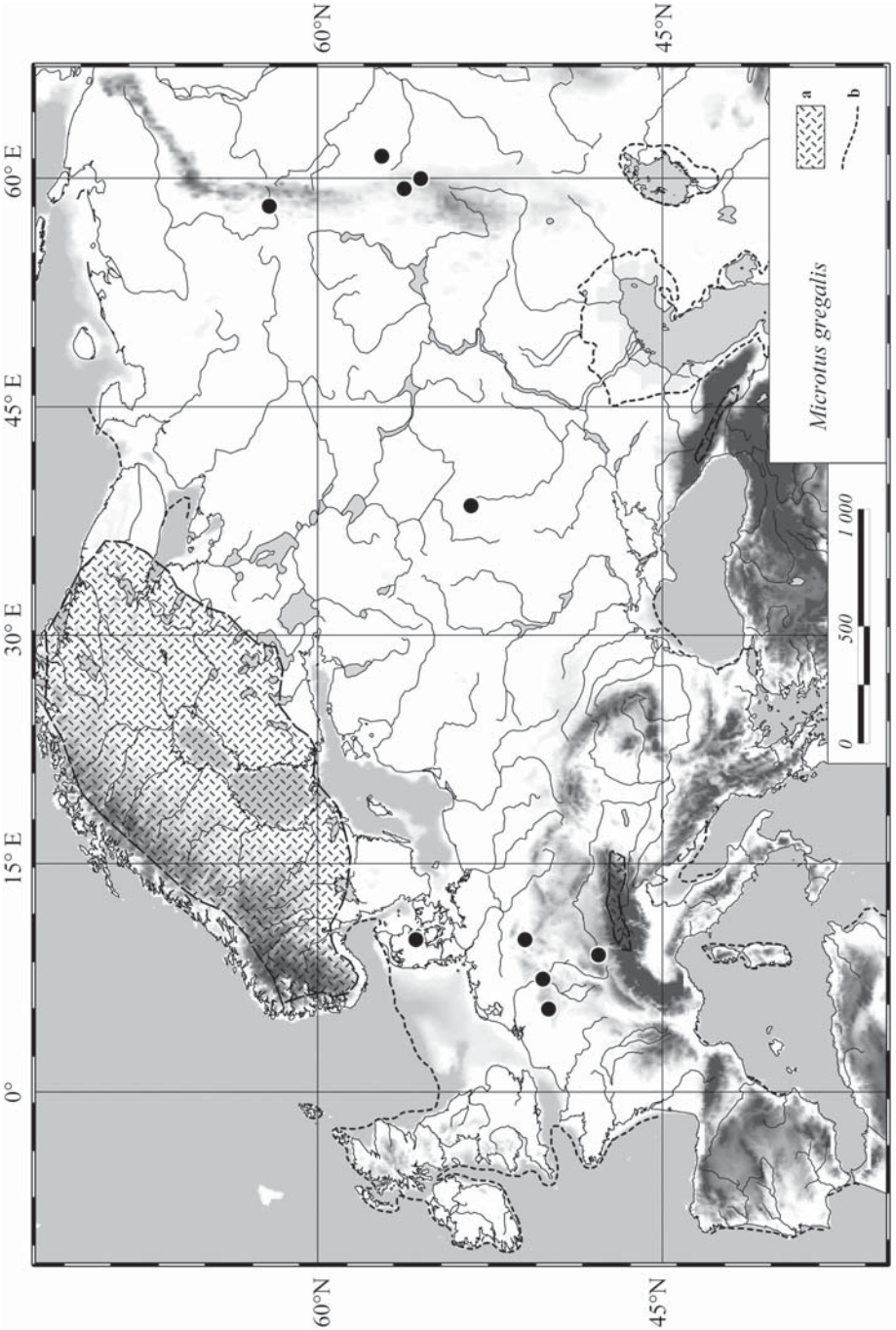


Рис. 4.46. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.46. Narrow-skulled vole *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

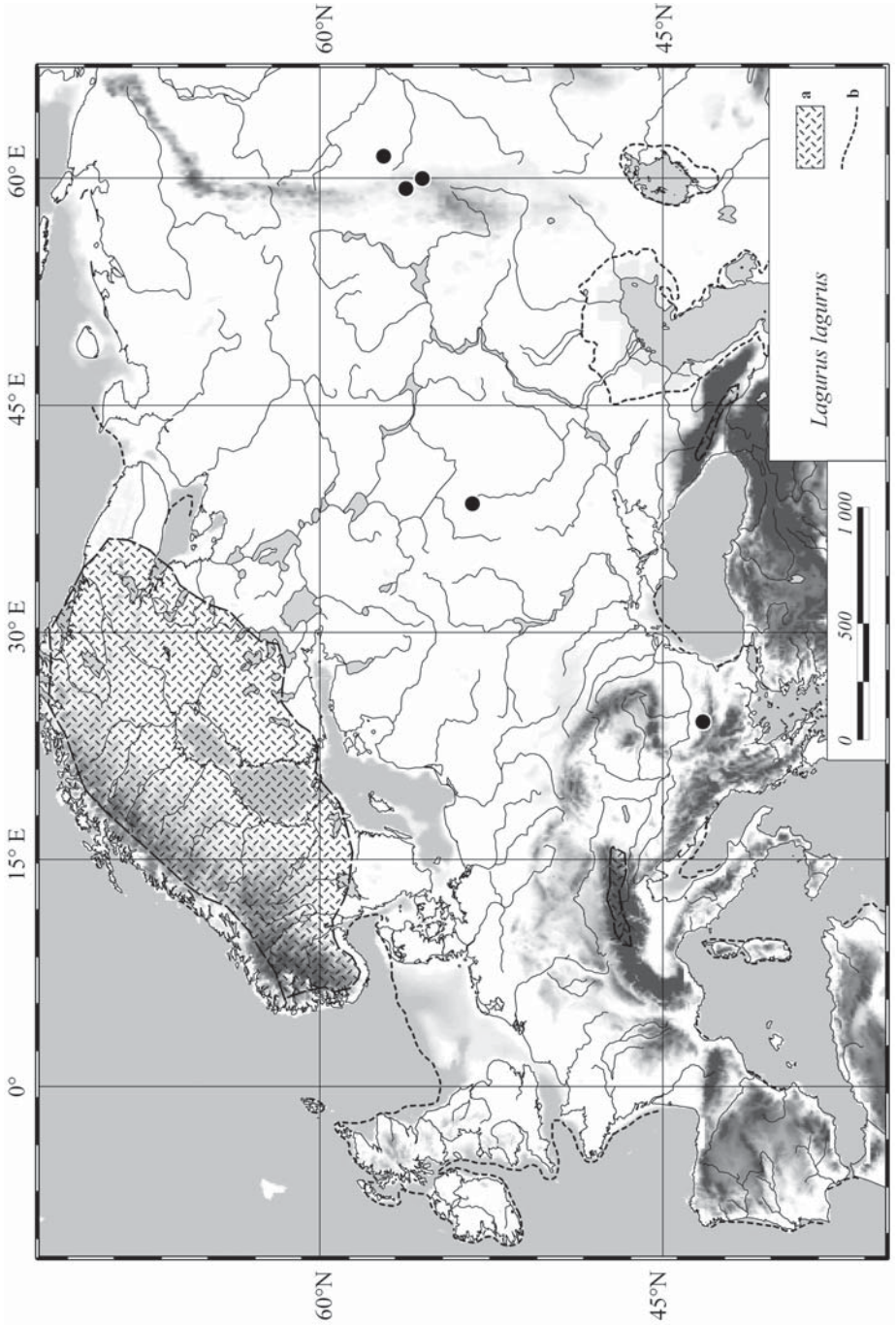


Рис. 4.47. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.47. Steppe lemming *Lagurus lagurus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

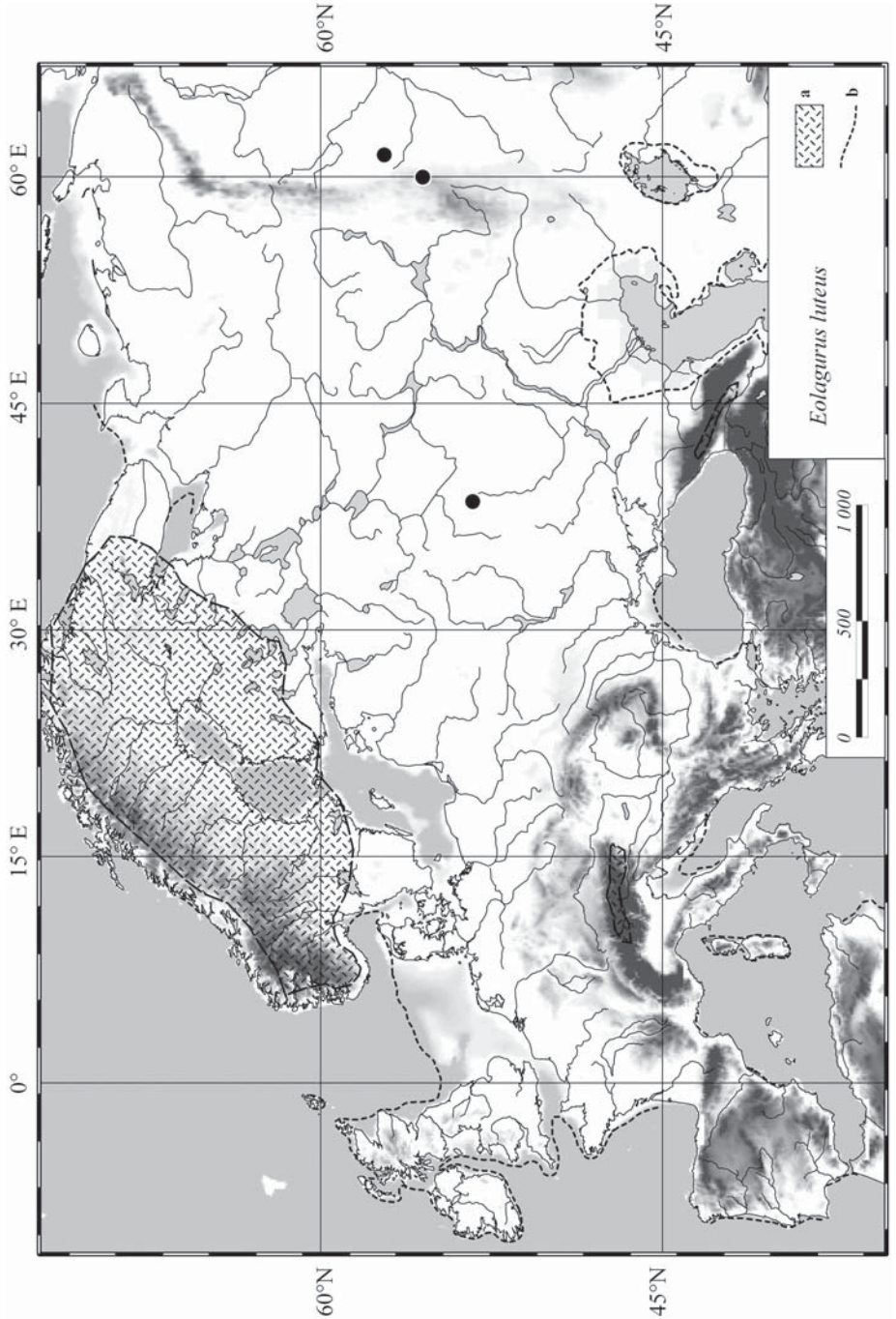


Рис. 4.48. Местонахождения желтой пеструшки *Eolagurus luteus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.48. Yellow lemming *Eolagurus luteus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

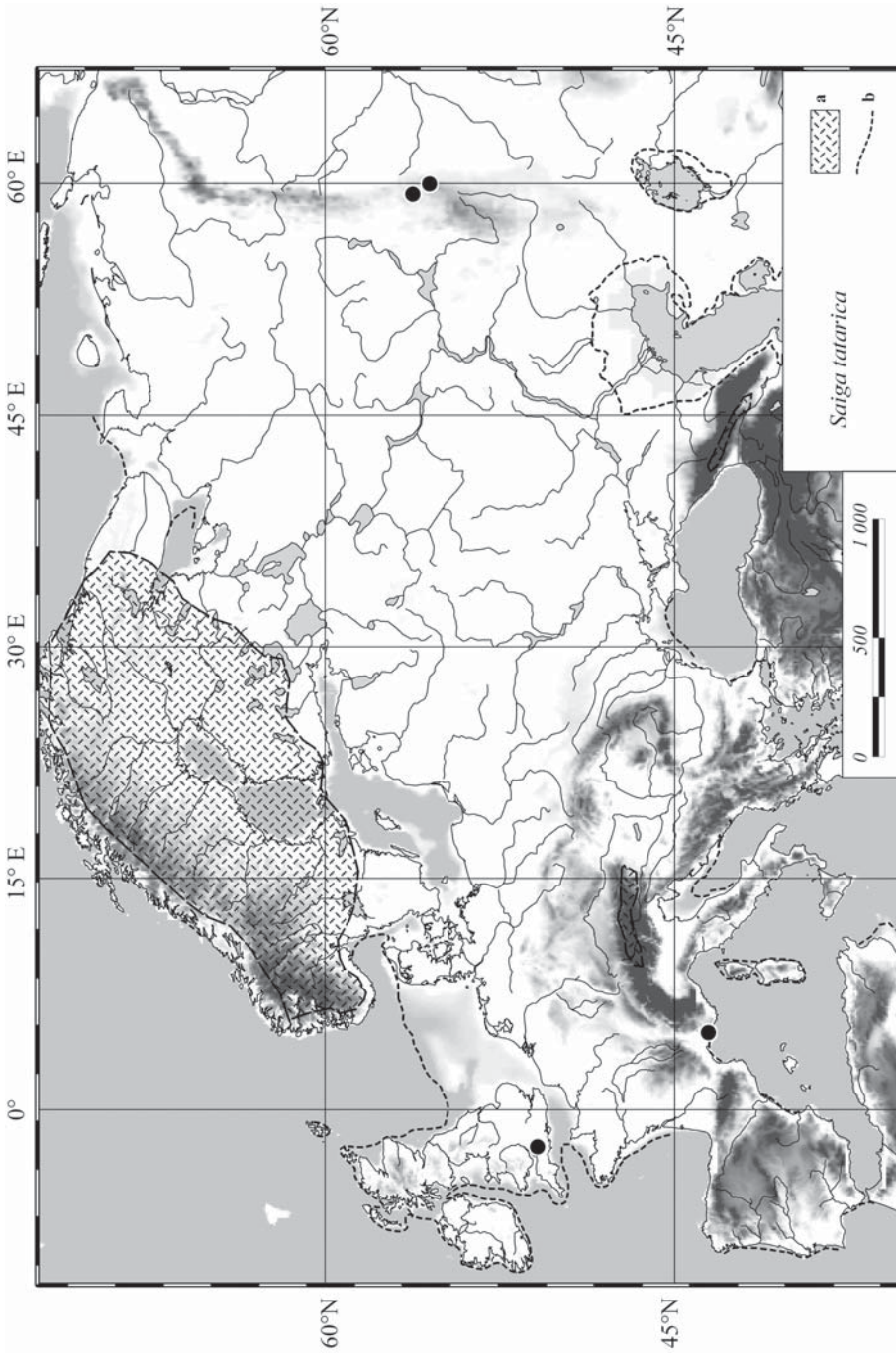


Рис. 4.49. Местонахождения сайги *Saiga tatarica* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.49. Saiga *Saiga tatarica* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

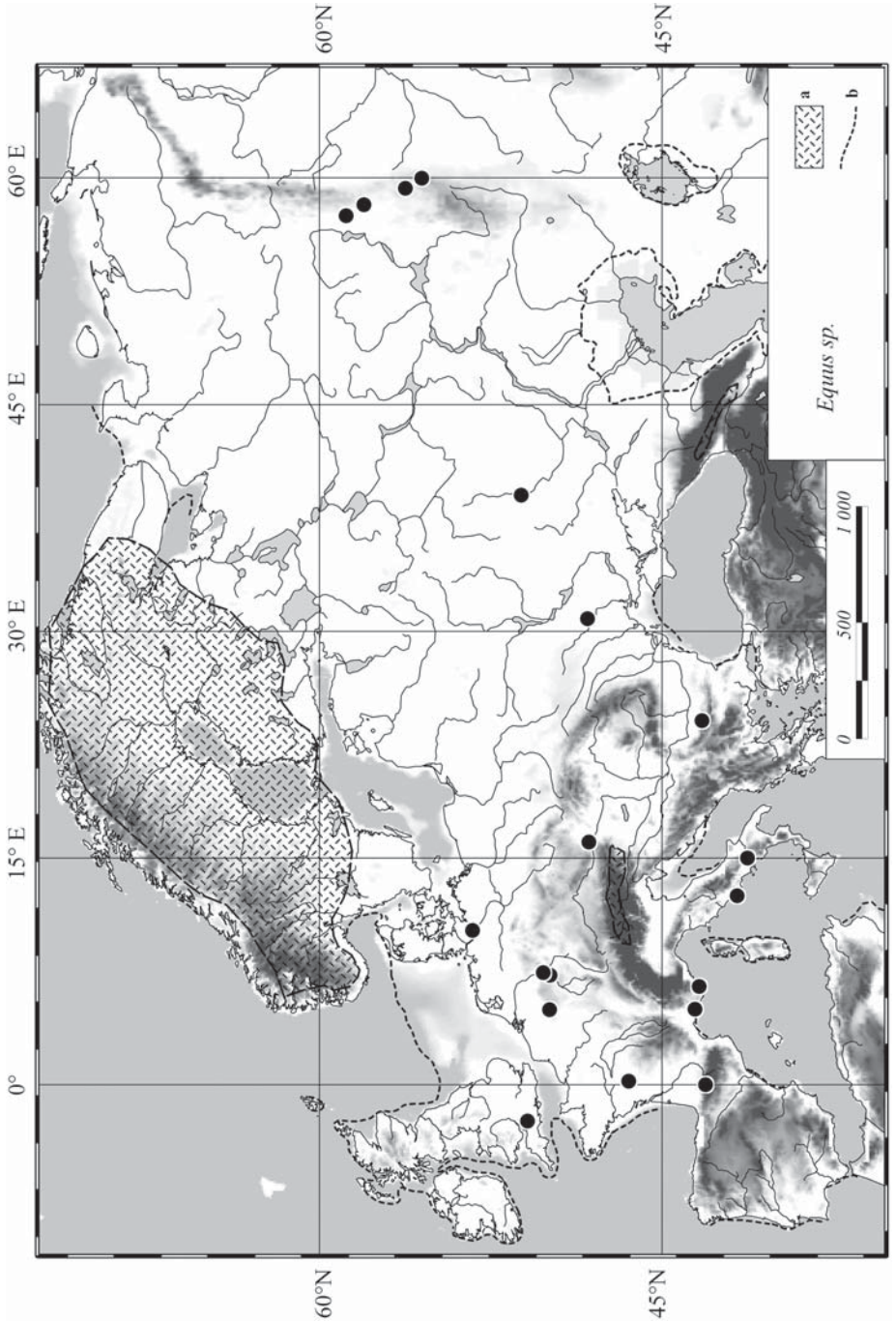


Рис. 4.50. Местонахождения лошади *Equus* sp. (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.50. Horse *Equus* sp. localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

ки, слепушонки, слепыши, степные и желтые пеструшки и многие другие виды открытых аридных ландшафтов. Плейстоценовый осел вымер в Крыму лишь в мезолите (Батыров, Кузьмина, 1991) В Северном Причерноморье он дожил до среднего голоцена (Бибикова, 1975). Таким образом, ограниченное количество местонахождений Европы, датированных интервалом ВАІС, не дает полной картины распространения плейстоценового осла. Несомненно, этот вид населял юг Русской равнины и Крым и в этот интервал времени.

Ареал степной пищухи *Ochotona pusilla* занимал большие пространства и в эти интерстадиальные потепления. Местонахождения пищухи обнаружены и в Западной, и в Восточной Европе (рис. 4.51). Современный ареал степной пищухи локализован на левобережье Волги, на Южном Урале, в северном и центральном Казахстане, где этот вид населяет степные ландшафты (Флинт и др., 1970). Уникальные находки остатков степной пищухи, датированные по ^{14}C интервалом ВАІС, были обнаружены на полуострове Ютландия и в верхнем течении Рейна. Они свидетельствуют о сохранении в этих регионах участков открытых ландшафтов, возможно перигляциальных степей, даже в потепление бёллинг–аллерёд.

Местонахождения сусликов *Spermophilus* sp. были найдены на полуострове Ютландия и на Урале (рис. 4.52). Вероятно, суслики обитали и на юге Русской равнины, и в Северном Причерноморье. Находки остатков этого вида на полуострове Ютландия свидетельствуют об уникальном рефугиуме перигляциальных степей, позволяющем сохраняться типичным видам открытых пространств — представителям «мамонтовой» фауны.

Несколько других видов открытых ландшафтов также были обнаружены в ряде местонахождений бёллинга–аллерёда. Остатки серого хомячка *Cricetulus migratorius* были найдены на Урале. Интересно, что они также были обнаружены и в бассейне Рейна, значительно западнее современного ареала. Остатки обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* были описаны из местонахождений Среднего Урала. Захоронения костей большого тушканчика *Allactaga major* найдены на Урале и на Балканском полуострове. Местонахождения остатков байбака *Marmota bobac* открыты в центре Русской равнины. Единственное местонахождение остатков хомяка Ньютона *Mesocricetus newtoni* было выявлено в бассейне среднего Дуная, вблизи гор Старые Планины. Современный ареал этого вида также приурочен к этому региону.

Таким образом, полученная информация о распространении степных видов млекопитающих в потепления бёллинг–аллерёд указывает на существование открытых ландшафтов как в Восточной, так и в Западной Европе. В Западной Европе они были более ограниченными и выявлены на полуострове Ютландия, в бассейнах Рейна и Луары, на Дунайской низменности, на Пиренейском полуострове. Открытые ландшафты разных типов были более широко распространены в Восточной Европе, что объясняется ее географическим положением и более континентальным климатом.

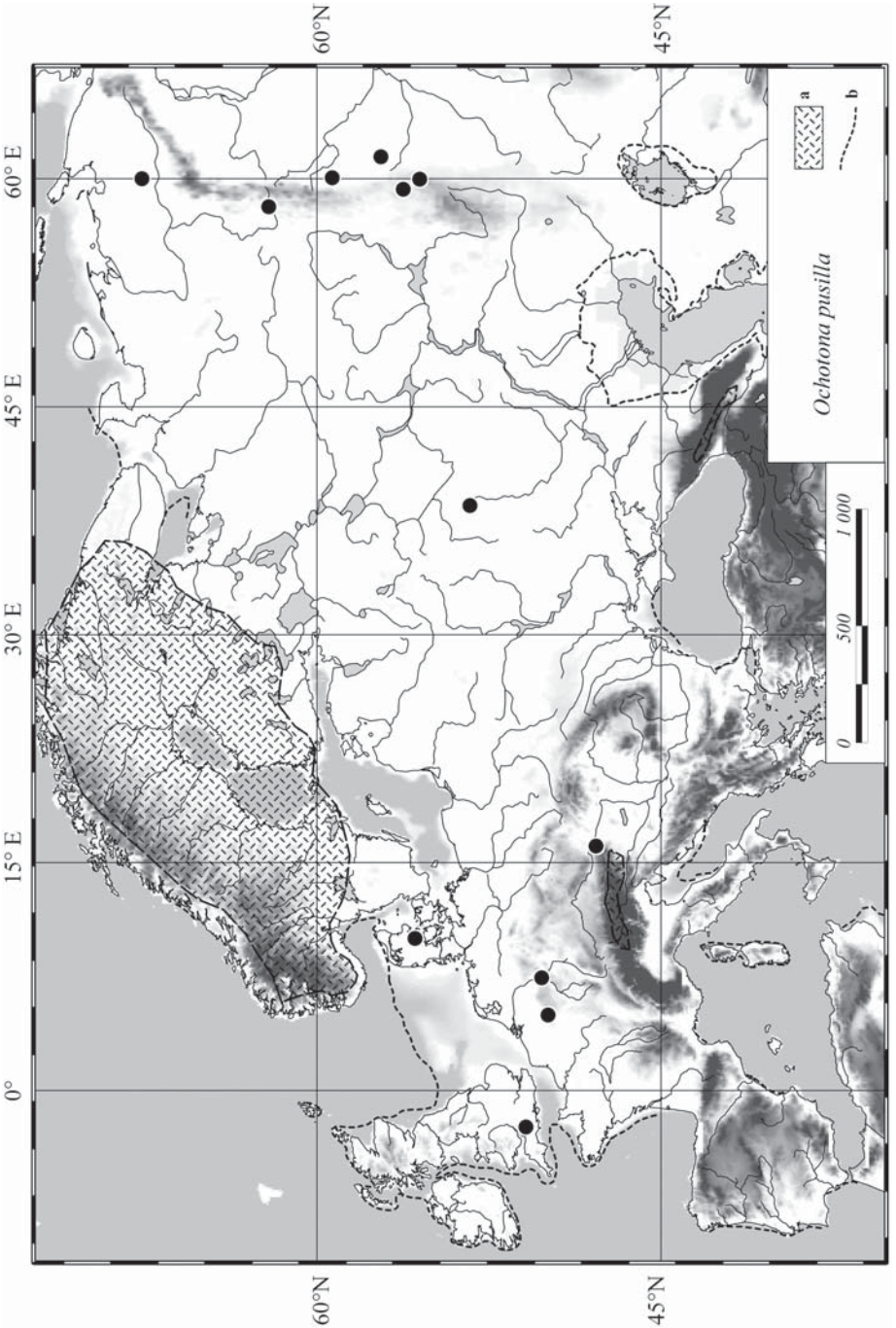


Рис. 4.51. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.51. Steppe pika *Ochotona pusilla* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

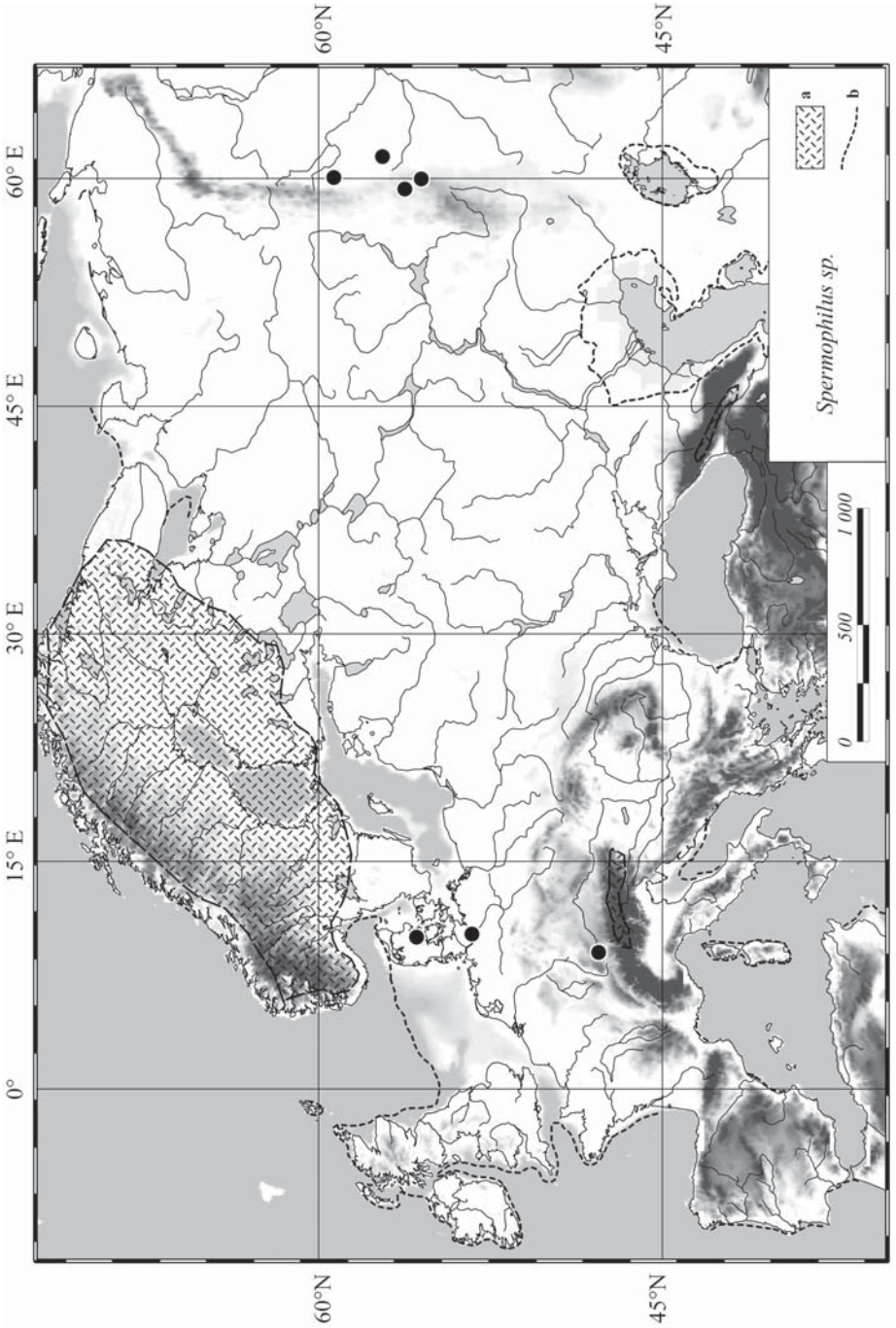


Рис. 4.52. Местонахождения сусликов *Spermophilus* sp. (<12,4 –>=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.52. Ground squirrel *Spermophilus* sp. localities (<12.4 –>=10.9 kyr BP).

Лесные млекопитающие

Костные остатки типичных лесных видов млекопитающих также были обнаружены в местонахождениях ВАІС. Находки костей лося *Alces alces* зарегистрированы в местонахождениях бассейна Рейна, в предгорьях Альп и в бассейне Днестра (рис. 4.53).

В настоящее время ареал лося приурочен к тайге и к смешанным лесам. Лось проникает также в лесотундру и лесостепь. Редкие находки остатков лося в местонахождениях бёллинга–аллерёда дают представление о незначительной облесенности Европы в это время. Хотя возможно, мы не располагаем достаточным количеством данных для этого интервала. Также лишь в нескольких местонахождениях были обнаружены остатки мышей рода *Apodemus*. Эти захоронения приурочены к территории Западной Европы (Пиренейский и Апеннинский полуострова, бассейн Рейна), а также к Уральским горам (рис. 4.54). Род *Apodemus* включает несколько видов, большинство из которых приспособлены к обитанию в неморальных лесах.

Остатки таежных млекопитающих также были выявлены в ряде местонахождений ВАІС. Захоронения лесного лемминга *Myopus schisticolor* обнаружены лишь на Урале. Этот вид в настоящее время обитает в равнинной и горной тайге. Типичный таежный вид — росомаха *Gulo gulo* — в потепление ВАІС обитала на полуострове Ютландия, в среднем течении Рейна и на Урале. Находки этого вида свидетельствуют о наличии участков хвойных лесов на этих территориях. Красно-серая полевка *Clethrionomys rufocanus*, современный ареал которой приурочен к таежным лесам, в ВАІС была распространена на Урале. Рыжая лесная полевка *Clethrionomys glareolus* в настоящее время имеет широкий ареал, включающий леса разных типов. Остатки этого вида обнаружены на Урале и в бассейне Рейна (рис. 4.55).

Ряд млекопитающих, остатки которых были обнаружены в местонахождениях этого интервала, наиболее хорошо приспособлены к лесостепным ландшафтам. Обычны находки остатков благородного оленя *Cervus elaphus*, которые были обнаружены главным образом в Западной Европе (в бассейне Рейна, Дуная, на Британских островах, на Апеннинах), а также на западе Русской равнины, в бассейне Днестра (рис. 4.56). Несомненно, благородный олень обитал и на Русской равнине. Предыдущие исследования показали, что это млекопитающее было прекрасно адаптировано к условиям перигляциальных тундро-лесостепи и лесостепи, широко распространенных в LGM и LGT (Markova *et al*., 1995; Маркова и др., 2003). Остатки косули *Capreolus capreolus* были определены лишь из местонахождений юга Западной Европы (рис. 4.57), что, вероятно, не отражает положение ее реального ареала.

Остатки кабана *Sus scrofa* были обнаружены лишь на юго-западе Европы (рис. 4.58). В настоящее время ареал кабана очень широк и включает леса разных типов, а также лесостепь. Кабан предпочитает селиться в листопадных

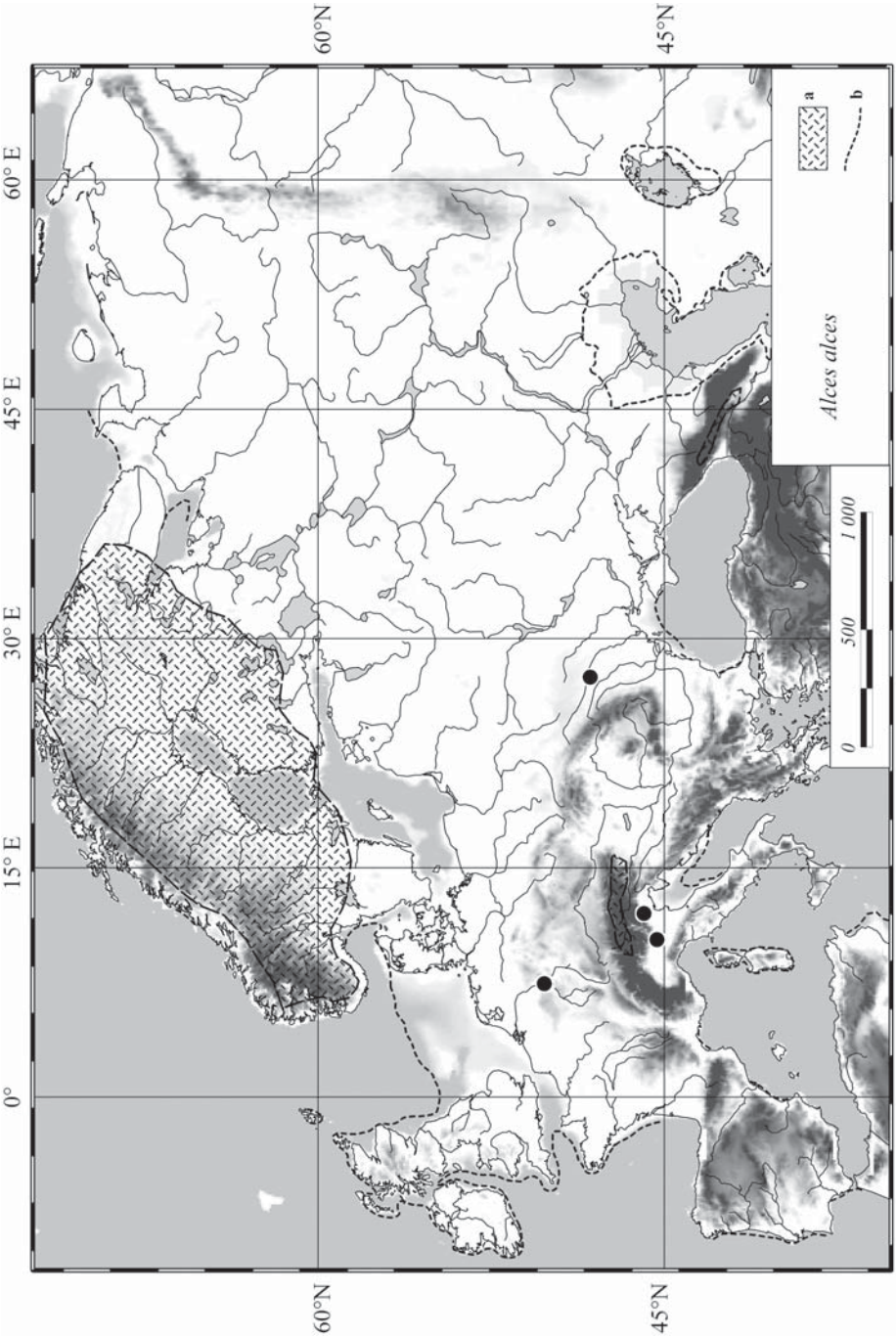


Рис. 4.53. Местонахождения остатков лося *Alces alces* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.53. Elk *Alces alces* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

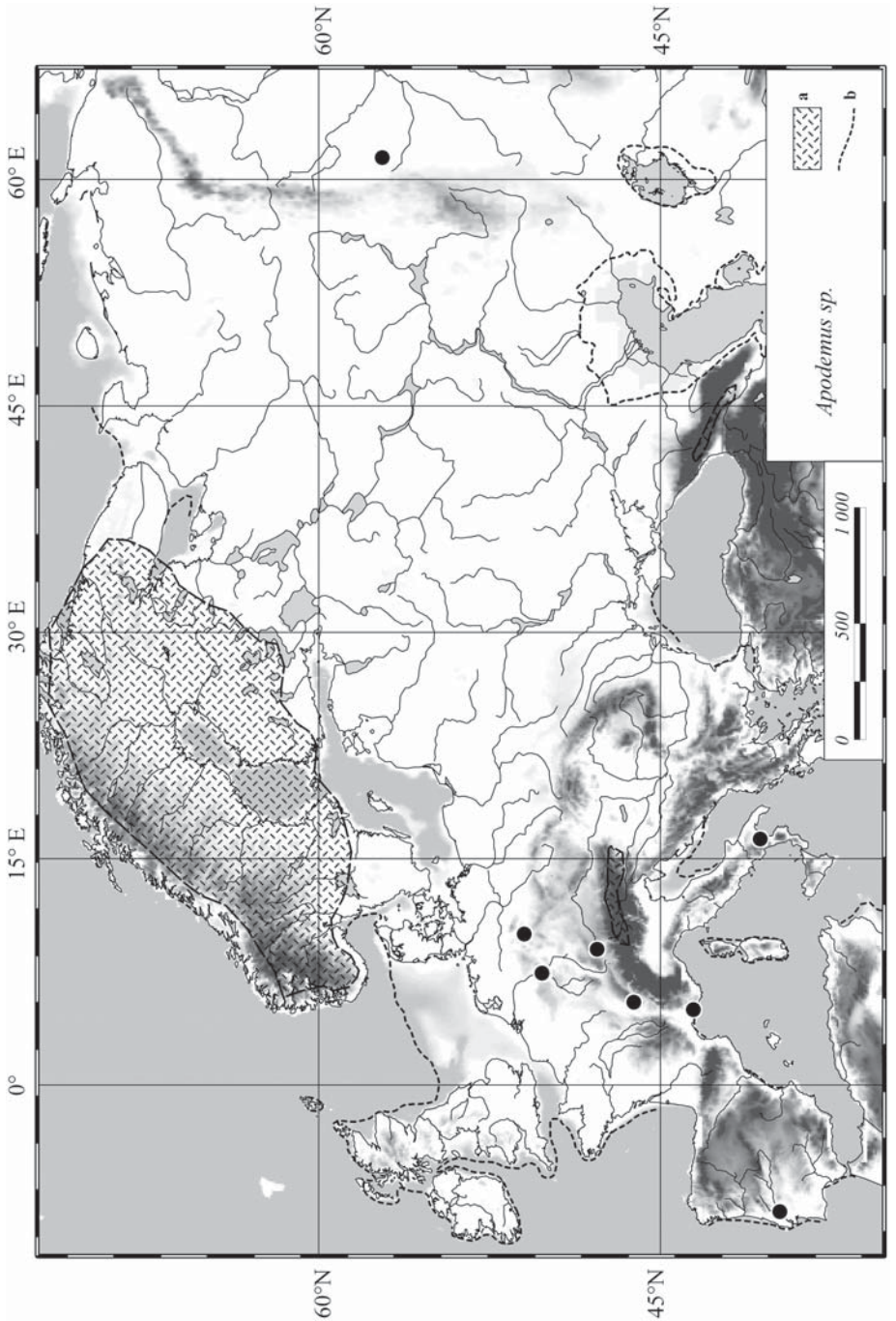


Рис. 4.54. Местонахождения лесных мышей рода *Apodemus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.54. Forest mice *Apodemus* sp. localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

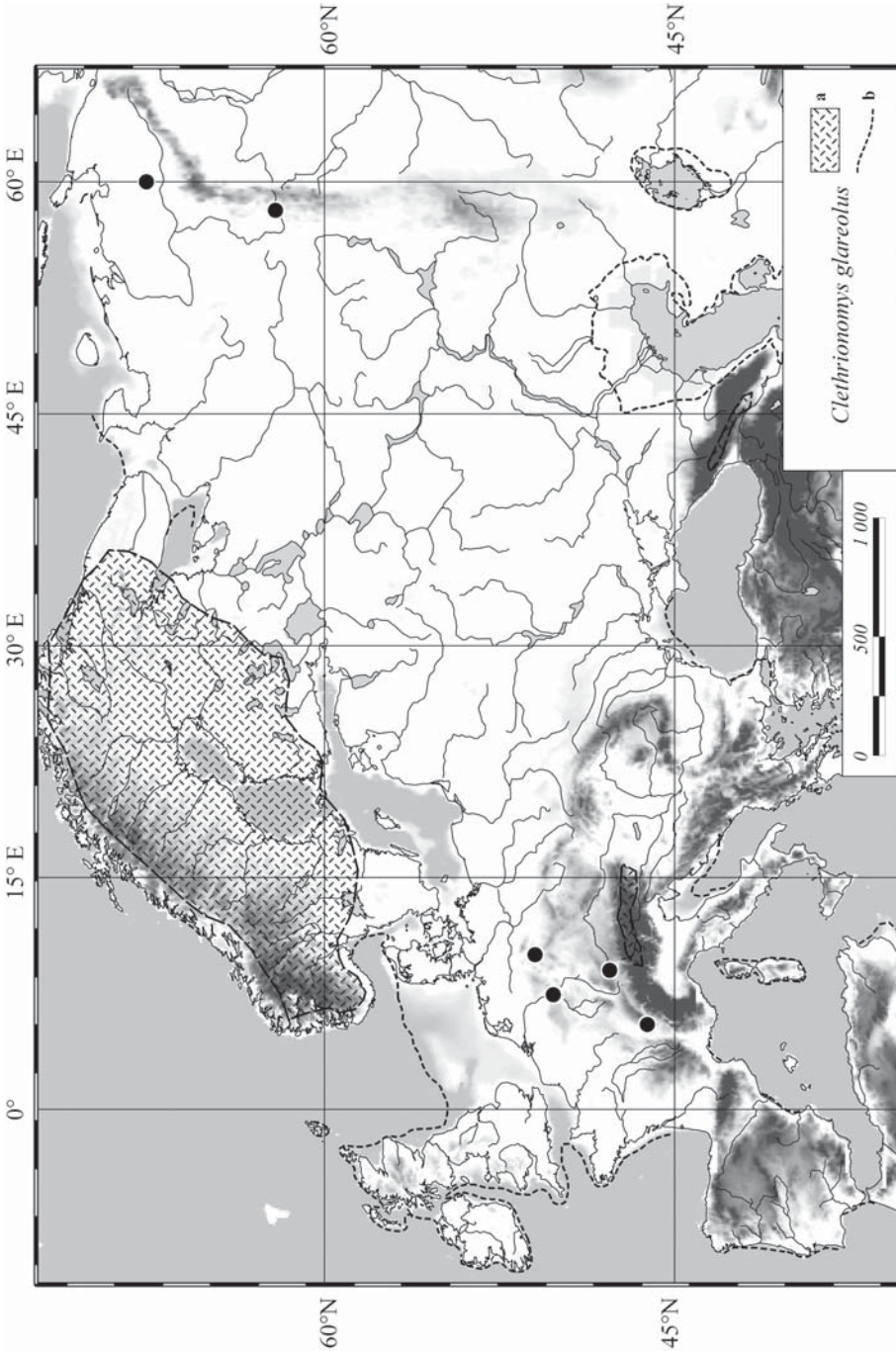


Рис. 4.55. Местонахождения рыжей лесной полевки *Clethrionomys glareolus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.55. Bank vole *Clethrionomys glareolus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

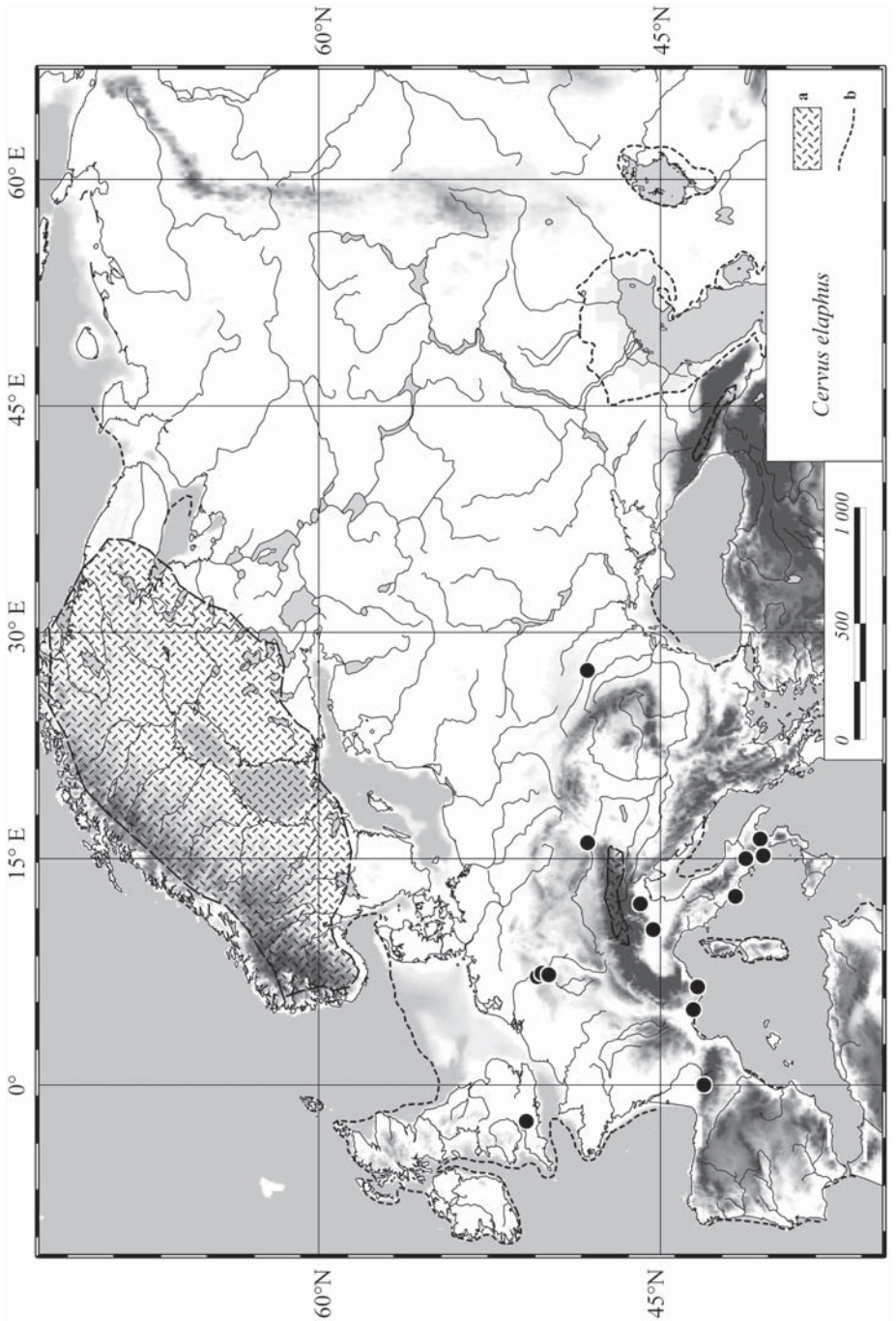


Рис. 4.56. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.56. Red deer *Cervus elaphus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

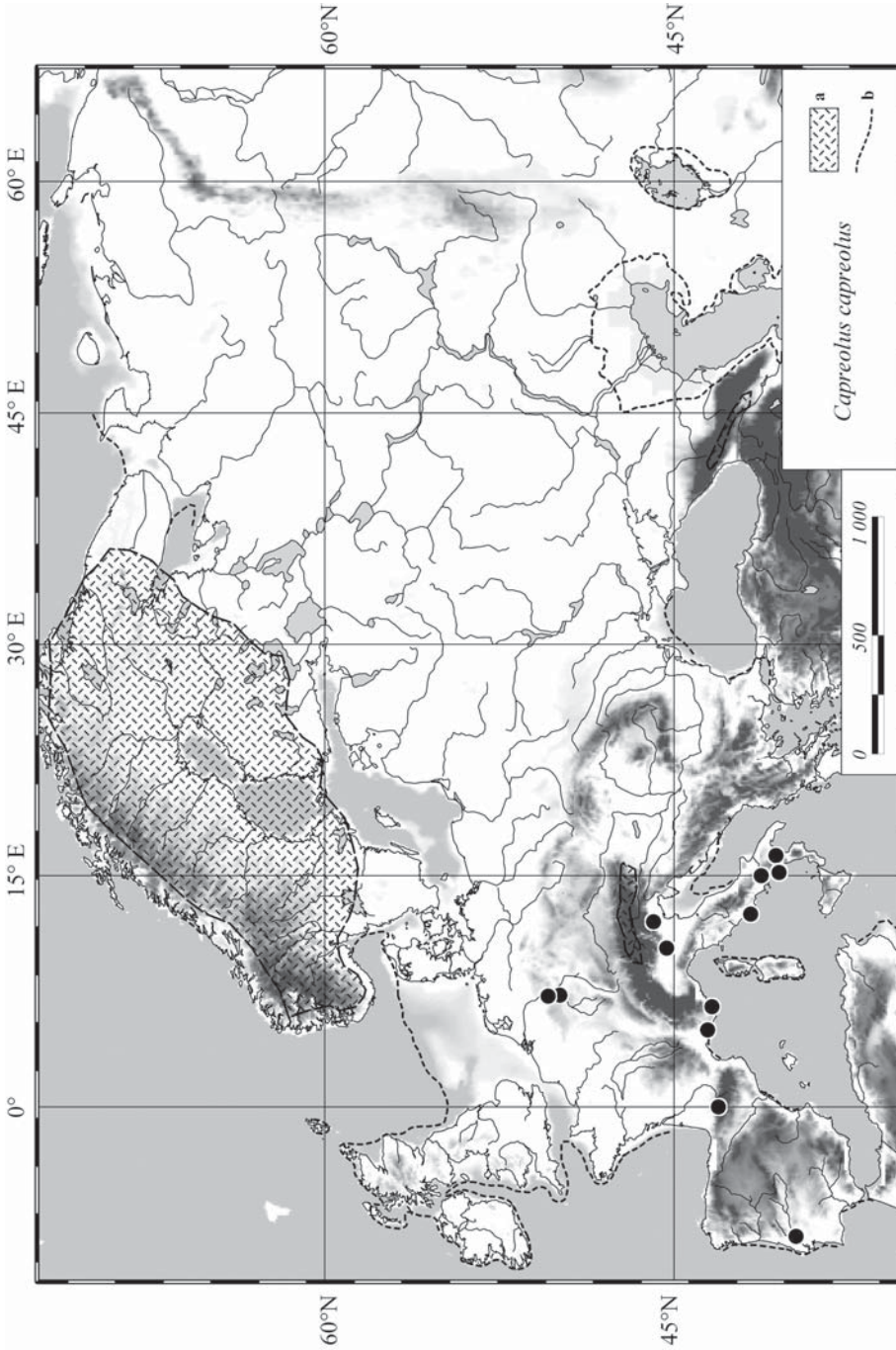


Рис. 4.57. Местонахождения косули *Capreolus capreolus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.57. Roe deer *Capreolus capreolus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

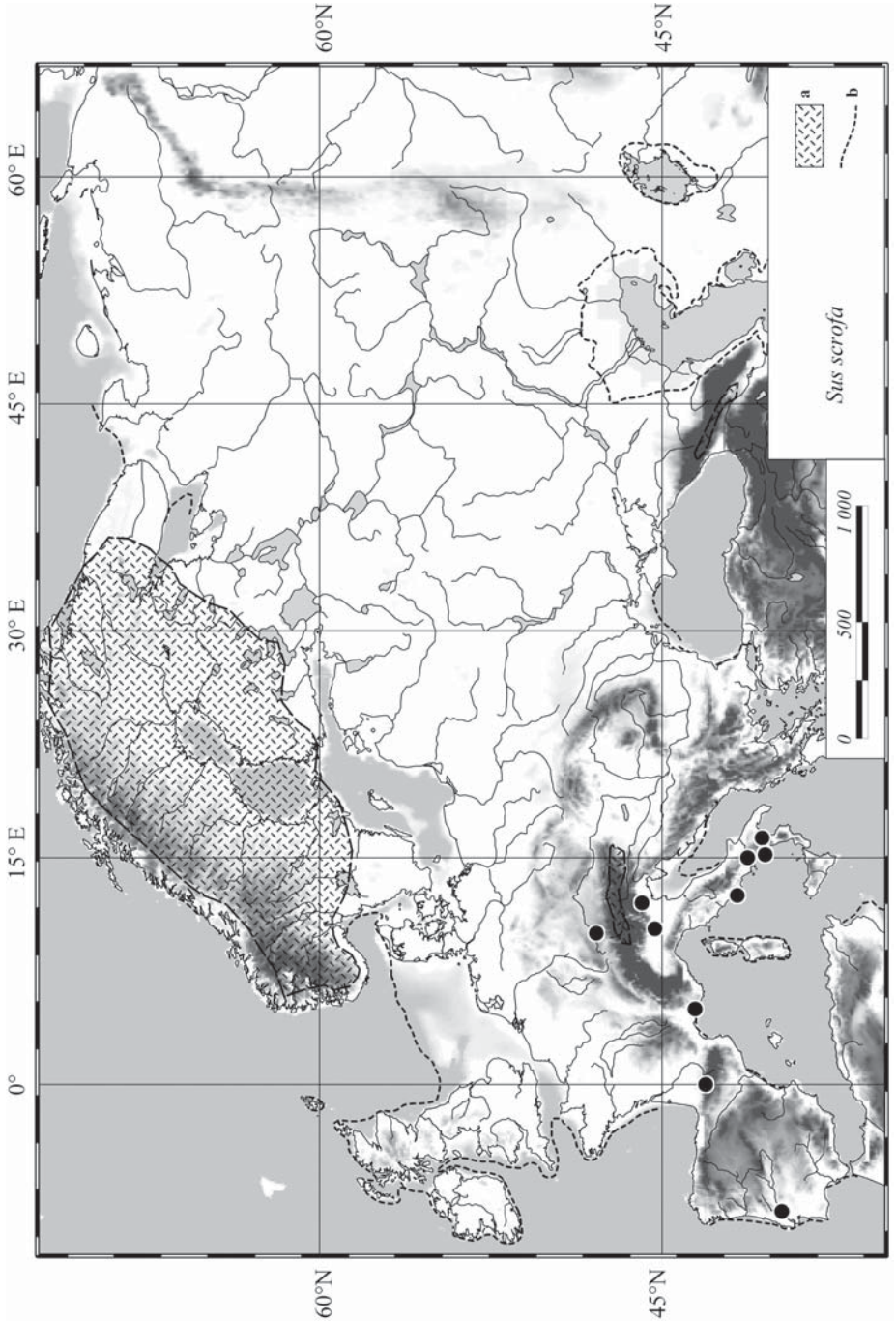


Рис. 4.58. Местонахождения кабана *Sus scrofa* (<12,4–>=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.58. Wild boar *Sus scrofa* localities (<12.4–>=10.9 kyr BP).

лесах, особенно в дубравах и березняках, чередующихся с лугами. В горных областях кабан населяет главным образом лесной пояс. Согласно нашим данным, кабан практически исчез с территории Северной Евразии в период последнего оледенения и сохранялся лишь в южных горных системах (Markova *et al*., 1995). Находки остатков кабана, датируемых BAIC, дают представление, что даже в этот межстадиальный интервал конца плейстоцена распространение лесной растительности на территории Европы было весьма ограниченным.

Количество местонахождений BAIC с остатками лесных видов, несомненно, ниже, чем захоронений с костями степных млекопитающих, и сопоставимо с числом местонахождений тундровых животных. Этот факт позволяет реконструировать довольно широкое распространение открытых ландшафтов разных типов и в интервал BAIC. Участки с лесной растительностью были достаточно ограниченными и были приурочены прежде всего к бассейнам рек, к горным системам и возвышенностям.

Горные виды

В местонахождениях BAIC были также обнаружены остатки двух типичных горных млекопитающих — серны *Rupicapra rupicapra* (рис. 4.59) и альпийского горного козла *Capra ibex* (рис. 4.60).

Эти животные в настоящее время распространены в горах Средиземноморья, включая Пиренеи, Центральный Массив, Альпы, Апеннины, Балканы и Кавказ. Складывается впечатление, что в BAIC ареал серны в Западной Европе был даже шире, т.к. отмечено захоронение ее остатков в бассейне Рейна. Находки остатков альпийского горного козла приурочены к Западной Европе, к горам Средиземноморья.

Млекопитающие «мамонтового» комплекса, вымершие в конце плейстоцена и в голоцене

Находки остатков мамонта *Mammuthus primigenius* сконцентрированы в центральной части Европы между 56 и 47° с.ш. (рис. 4.61). Ареал мамонта сузился в бёллинге–аллерёде в сравнении с его ареалом в LGM и LGT. Отношение количества местонахождений мамонта к общему количеству всех местонахождений в BAIC стало ниже, чем такое отношение в LGM и LGT. Это указывает на смягчение климатических условий в период 12,4–10,8 тыс. л. н. и на сокращение открытых ландшафтов. Южная граница ареала мамонта в позднеледниковье сдвинулась к северу, и эта тенденция продолжалась и в BAIC. Сходный тренд был выявлен и по материалам, полученным для территории бывшего СССР (Markova *et al*., 1995). Несомненно, значительное сокращение ареала мамонта было вызвано прежде всего деградацией в конце плейстоцена перигляциального биома («гиперзоны», по Величко, 1972). Этот биом характеризовался распространением открытых ландшафтов с высокопродуктивной травянистой раститель-

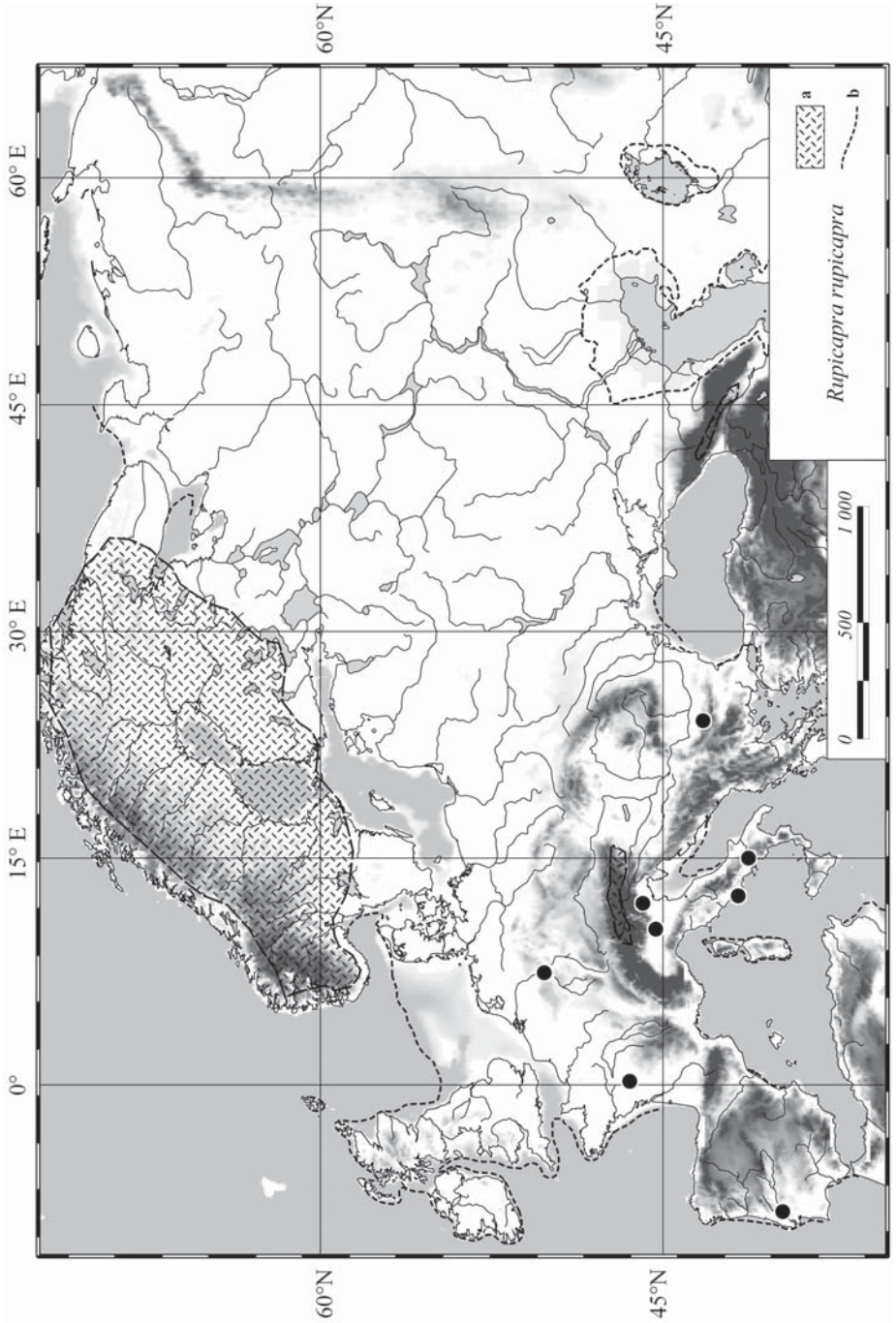


Рис. 4.59. Местонахождения серны *Rupicapra rupicapra* (<12,4–>=10,9 тыс. л. н.): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.59. *Rupicapra rupicapra* localities (<12.4–>=10.9 kyr BP): a — ice sheet and mountain glaciers, b — coast line.

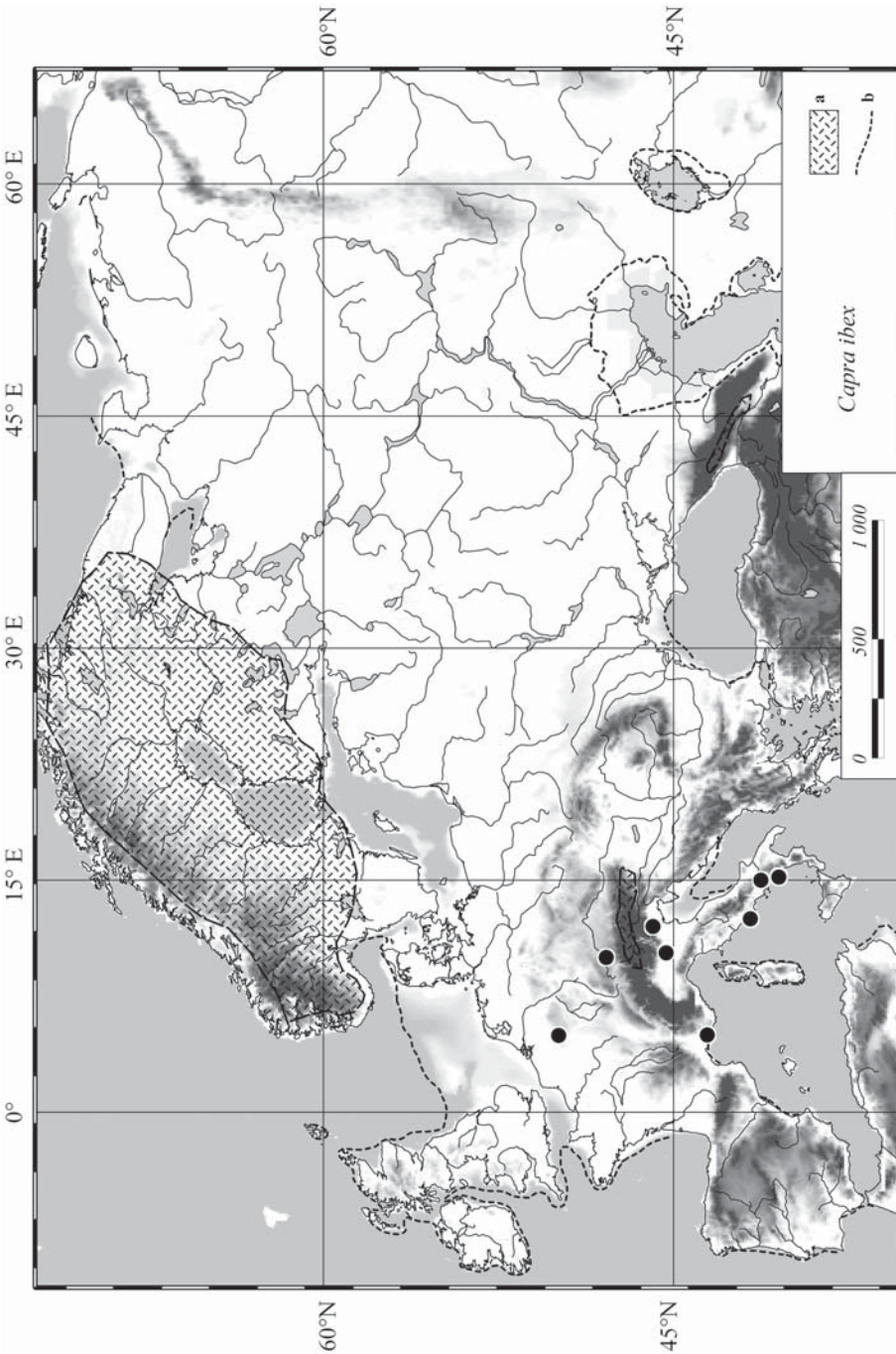


Рис. 4.60. Местонахождения альпийского горного козла *Capra ibex* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.60. *Capra ibex* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice sheet and mountain glaciers, b — coast line.

ностью. В конце плейстоцена отмечаются серьезные изменения в растительном покрове Северной Евразии. Мамонт вынужден был питаться растениями более влажных биотопов, в которых содержание питательных веществ и минеральный состав были ниже, чем у растений сухих биотопов (Украинцева, 1991). Изменение состава кормовой базы сказалось неблагоприятным образом на существовании мамонта. Этот фактор являлся одним из решающих в сокращении ареала этого крупного травоядного и повлиял на вымирание мамонта на огромных территориях в конце плейстоцена – раннем голоцене.

Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* отмечен в пяти местонахождениях ВАІС. Они приурочены к Уралу и к бассейну Рейна (рис. 4.62). Наиболее благоприятными условиями для обитания шерстистого носорога являлись условия аридных перигляциальных степей (Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1980а, 1985; Markova *et al*., 1995, 2002). Это животное, являющееся типичным представителем «мамонтового» комплекса, становится редким в бёллинге–аллерёде, что свидетельствует о сокращении участков перигляциальной степи. Нужно учитывать также, что невысокое число обнаруженных местонахождений ВАІС препятствует реконструкции достоверных ареалов млекопитающих этого времени.

Остатки гигантского оленя *Megaloceros giganteus* найдены в нескольких регионах: на Урале, на Британских островах, на полуострове Ютландия (рис. 4.63). Это млекопитающее в позднем плейстоцене не было широко распространено и обитало главным образом в центральных и южных районах Северной Евразии. Распространение гигантского оленя, вероятно, лимитировалось наличием высокопродуктивных перигляциальных лесостепей и лугов. Вымирание гигантского оленя связано с исчезновением формаций этого типа, а также с низкой репродуктивной способностью этого вида. Кроме того, вымирание *Megaloceros giganteus* было вызвано и охотничьей активностью древнего человека. Сохранение популяций гигантского оленя лишь на севере его позднеплейстоценового ареала свидетельствует о деградации благоприятных для его существования биоценозов.

Пещерный лев *Panthera spelaea* был одним из наиболее крупных пещерных хищников, с массой тела до 250–300 кг. Это млекопитающее было прекрасно адаптировано к перигляциальной лесостепи и в период последнего оледенения было широко распространено в Северной Евразии (Верещагин, 1971). Остатки пещерного льва были обнаружены лишь на Урале, что говорит о резком сокращении его ареала в потепление бёллинг–аллерёд (рис. 4.64).

Наиболее благоприятными условиями для первобытного быка *Bos* (*Bos*) *primigenius* являлись лесостепные и, возможно, степные ландшафты (см. предыдущие разделы). Материалы базы данных PALEOFAUNA выявляют распространение первобытного быка в центральных и южных районах Западной Европы, а также в центре Русской равнины (рис. 4.65). Первобытный бизон *Bison priscus* был распространен на территории Европы более широко и более равномерно (рис. 4.66).

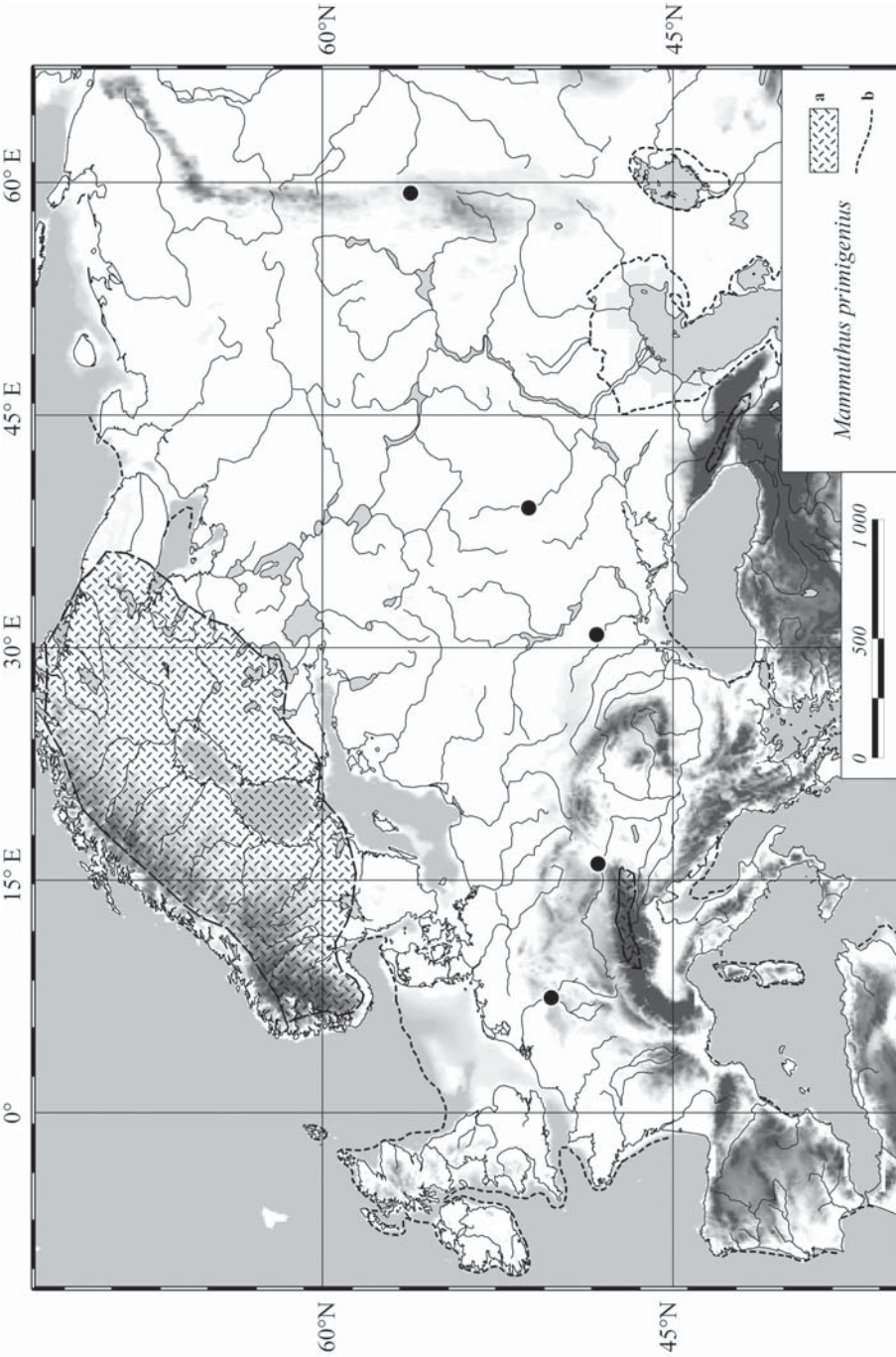


Рис. 4.61. Местонахождения мамонта *Mammuthus primigenius* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.61. Mammoth *Mammuthus primigenius* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

Рис. 4.62. Местонахождения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.62. Woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

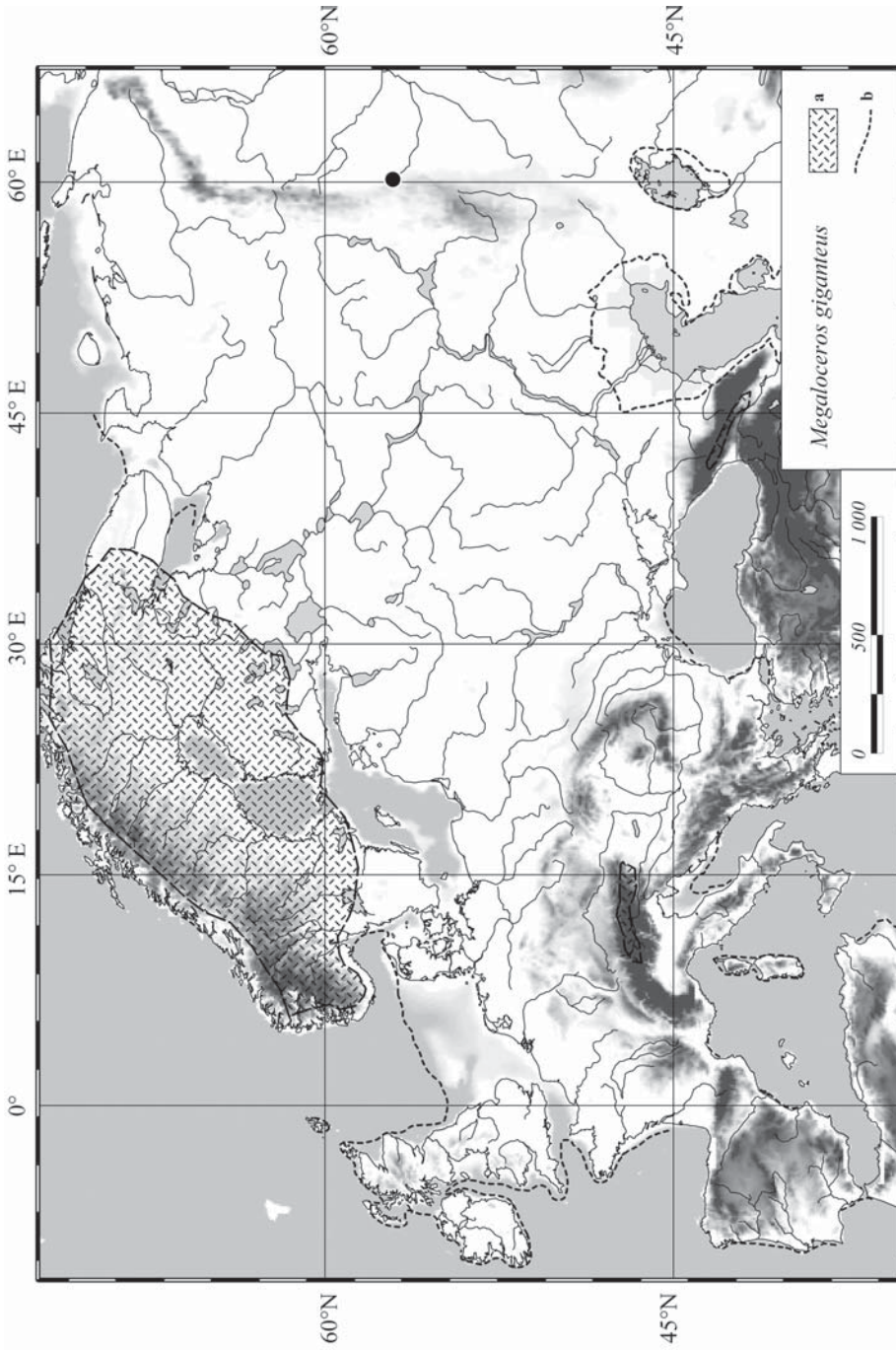


Рис. 4.63. Местонахождения гигантского оленя *Megaloceros giganteus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.63. Giant deer *Megaloceros giganteus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

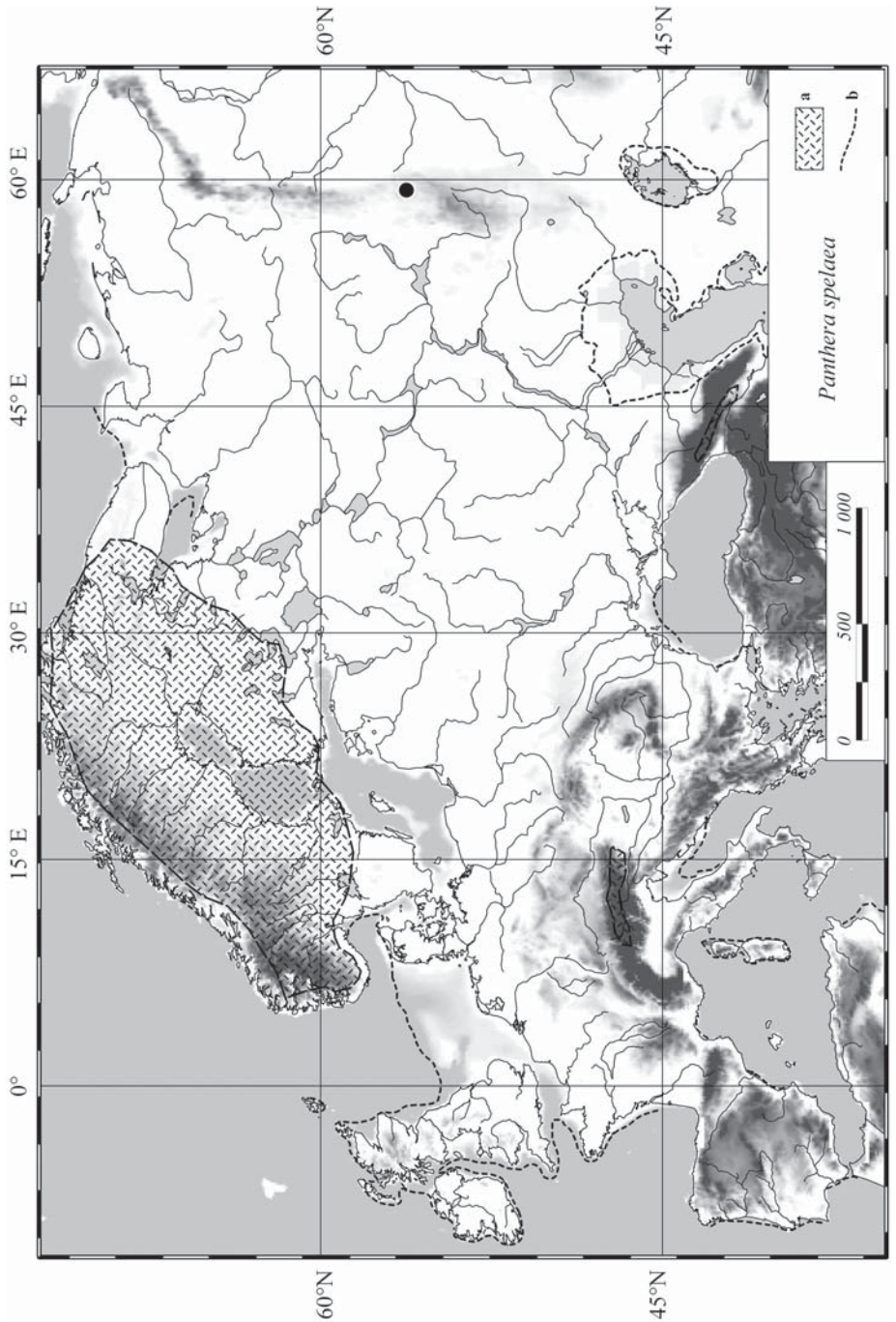


Рис. 4.64. Местонахождения пещерного льва *Panthera spelaea* (<12,4 –>=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.64. Cave lion *Panthera spelaea* localities (<12.4 –>=10.9 kyr BP).

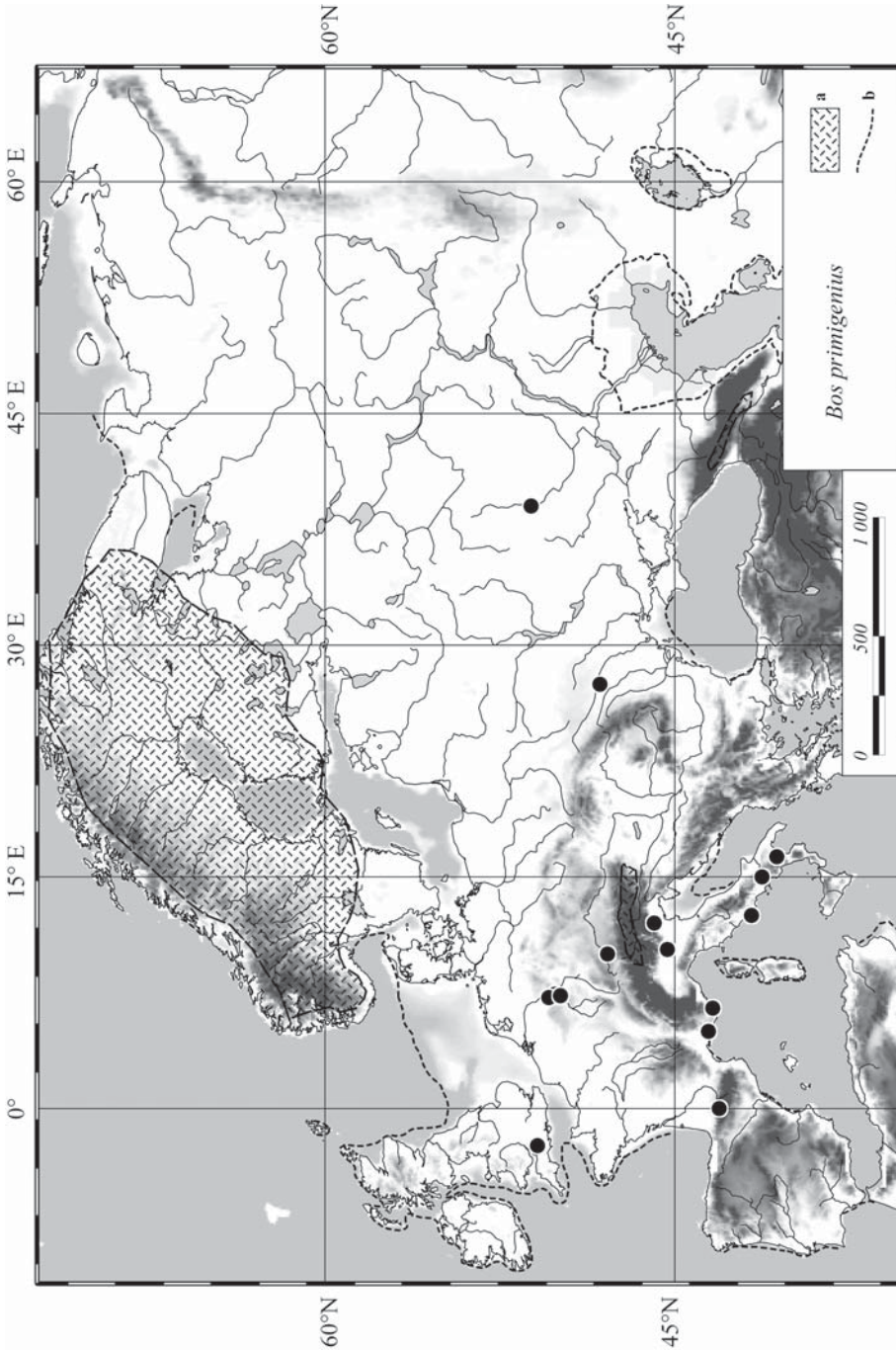


Рис. 4.65. Местонахождения первобытного быка *Bos (Bos) primigenius* (<12,4–>=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.65. Wild ox *Bos (Bos) primigenius* localities (<12.4–>=10.9 kyr BP).

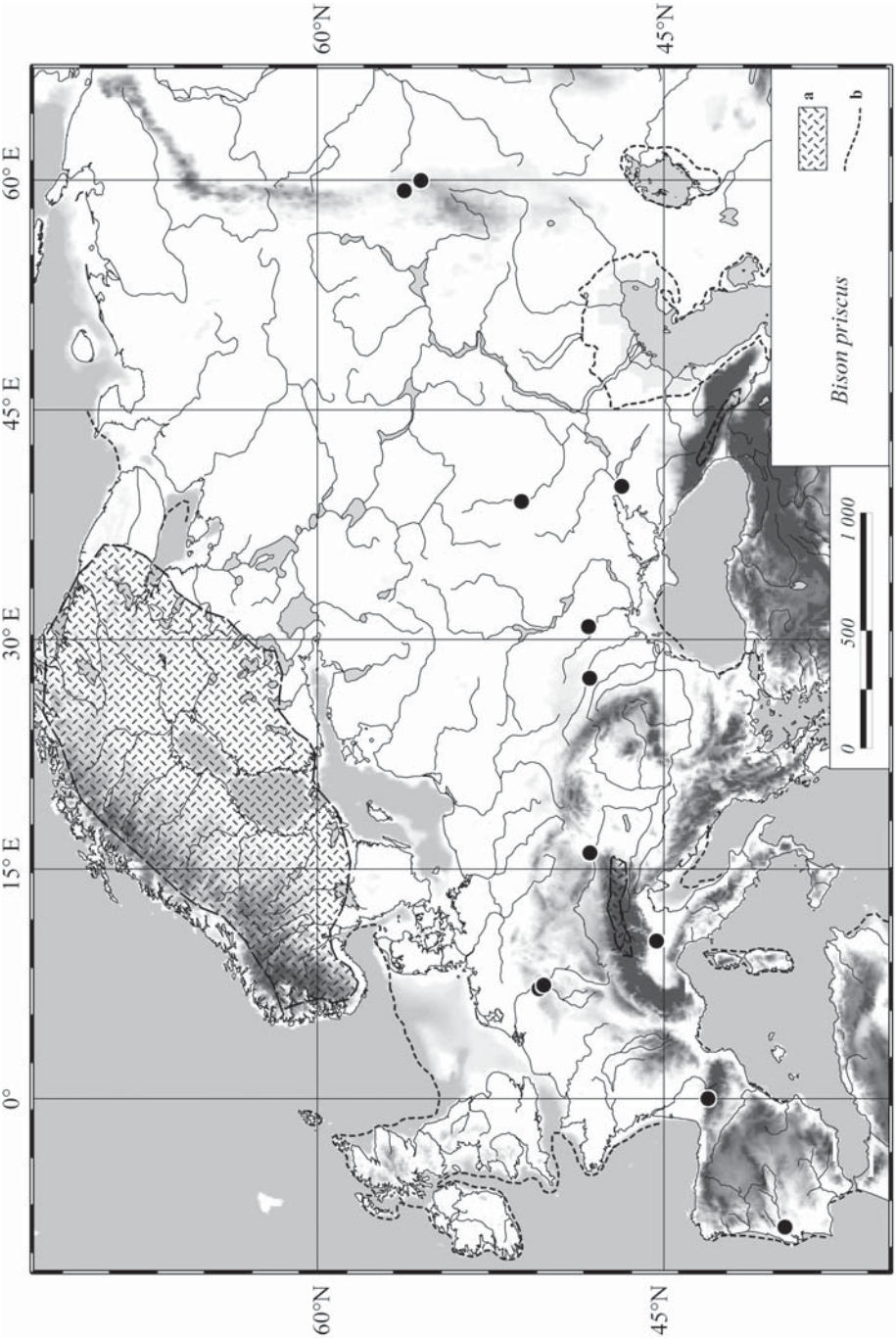


Рис. 4.66. Местонахождения первобытного бизона *Bison priscus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).
Fig. 4.66. The primitive bison *Bison priscus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

Комплексы млекопитающих ВАІС

Относительно низкое число местонахождений млекопитающих, относящихся к потеплениям бёллинг-аллерёд, ограничивает возможности достоверных реконструкций комплексов млекопитающих Европы. Однако даже по этим материалам все-таки удается выявить основные черты видового состава и распространения млекопитающих, структуру териокомплексов Проведенный кластерный анализ, а также карты ареалов видов помогают в проведении этих реконструкций. По материалам ВАІС удалось выделить пять основных комплексов млекопитающих (рис. 4.67).

I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундростепи

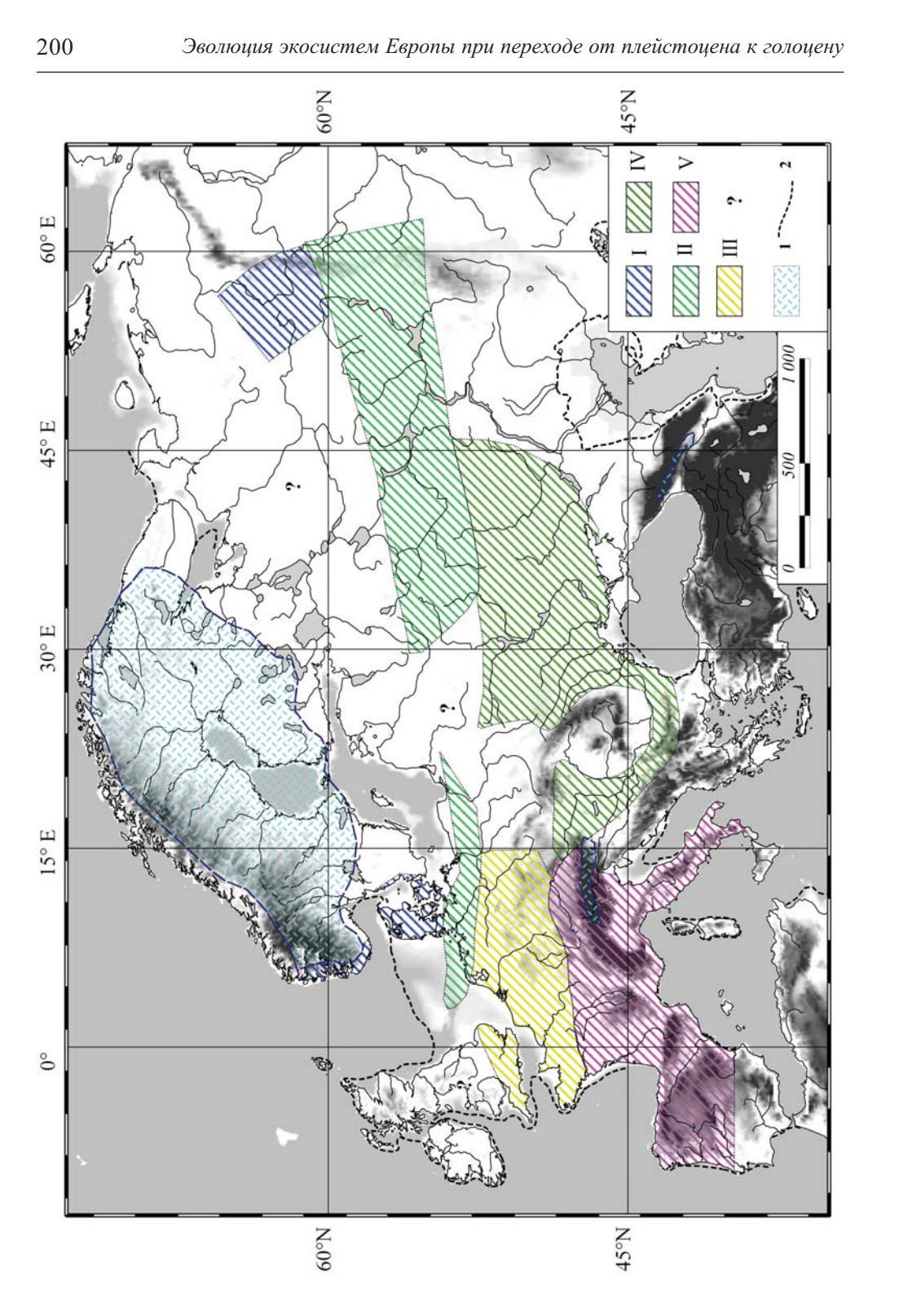
Этот комплекс выделен на основании кластера 1. Он занимал юго-западное побережье Скандинавского полуострова, полуостров Ютландия, Полярный и Северный Урал. Одно местонахождение, которое тоже было отнесено к кластеру 1, обнаружено в верховьях Дона (см. рис. 4.41), однако его, скорее всего, следует отнести к другому комплексу. В нем отсутствуют остатки крупных млекопитающих, что определено тафономией этого местонахождения (захоронение костей было обнаружено в тонкой фракции русловых песков) (Маркова, 2000) и затрудняет отнесение его к тому или иному комплексу ВАІС.

Наиболее характерными видами этого комплекса являлись типичные тундровые виды: копытный и сибирский лемминги, узкочерепная полевка, белый медведь, северный олень. Млекопитающие, приспособленные к обитанию в открытых ландшафтах, также были характерны для этого комплекса и включали степную и желтую пеструшек, остатки которых были найдены на Урале. Там же были обнаружены остатки сайги. Кости дикой лошади и степной пищухи выявлены на полуострове Ютландия и на Урале. В местонахождениях, относящихся к этому комплексу, не обнаружены остатки мамонта, шерстистого носорога, первобытного быка и первобытного бизона. Возможно, незначительное количество местонахождений на севере Европы не позволило выявить захоронения этих крупных травоядных.

Лесные млекопитающие были малочисленны и представлены лесотундровыми и таежными видами. Низкое видовое богатство фаун указывает на суровые климатические условия. Таким образом, материалы, относящиеся к кластеру 1, позволяют реконструировать распространение тундростепного териокомплекса. Положение южной границы ареала этого комплекса неопределенно из-за недостаточного количества исходных данных.

II. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундро-лесостепи (северный вариант)

Этот комплекс близок по структуре и видовому составу к предыдущему (см. табл. 4.3). Видовой состав включает, прежде всего, субарктические и степные


60°N
45°N
60° E
45° E
30° E
15° E
0°
60°N
45°N
IV
V
I
II
III
?
1
2
0
500
1 000
?
?

виды. Соотношение видов разной экологии этого комплекса отличается от этих соотношений в предыдущем комплексе. Видовое богатство степных млекопитающих в комплексе II существенно выше, чем в комплексе I, и включает 37 видов, в то время как в перигляциальном тундростепном комплексе их около двадцати.

Высокое видовое богатство указывает на более благоприятные мягкие климатические условия на территории обитания видов этого комплекса. Крупные млекопитающие (мамонт, шерстистый носорог, первобытный бык, первобытный бизон, дикая лошадь, северный олень) обитали в этих регионах совместно со значительным числом степных и субарктических видов. Интересны находки захоронений с костями гигантского оленя *Megaloceros*: наиболее западное местонахождение обнаружено на острове Клоуз-и-Гарей (Close-y-Garey) в Северном море на 4,67° в.д. В бёллинге–аллерёде этот остров являлся частью континента.

Лесные виды, характерные для широколиственных лесов (кабан, кустарниковая полевка, желтогорлая мышь и др.), в этом комплексе отсутствуют. Типичные лесостепные виды (благородный олень и косуля) обычны в фаунах этого комплекса. Эти виды были широко распространены и в перигляциальных лесостепях (см. предыдущие разделы). Выявленный комплекс млекопитающих также относится к перигляциальным (безаналоговым), т.к. в него входят виды тундровых, степных и лесных млекопитающих, одновременно обитавших на этих территориях.

III. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундро-лесостепи (западноевропейский вариант)

К западноевропейскому варианту перигляциальной тундро-лесостепи были отнесены всего семь местонахождений, выделенных в кластер 3. Они расположены на Британских островах, в бассейне Рейна, в Арденнах и в Рейнских Скалистых горах (рис. 4.68). В этих местонахождениях обнаружены остатки 36 видов млекопитающих (см. табл. 4.3). Индикаторными видами комплекса были шерстистый носорог, северный олень, песец, норвежский лемминг, узкочерепная полевка, водяная полевка, полевка-экономка, заяц-беляк. Крупные травоядные

Рис. 4.67. Комплексы млекопитающих BAIC: I — перигляциальной тундростепи; II — перигляциальной тундро-лесостепи (северный вариант); III — перигляциальной тундро-лесостепи (западноевропейский вариант); IV — перигляциальной лесостепи; V — горных лесов и горной лесостепи; 1 — ледниковый щит; 2 — береговая линия; ? — отсутствие териологических материалов.

Fig. 4.67. Mammal assemblages during BAIC: I — periglacial tundra-steppe assemblage; II — periglacial tundra-forest-steppe assemblage (north variant); III — periglacial tundra-forest-steppe assemblage (West European variant); IV — periglacial forest-steppe assemblage; V — mountain forest and forest-steppe assemblage; 1 — ice sheet; 2 — coastlines; ? — the gaps in the mammalian data.

(первобытный бизон, первобытный бык, благородный олень и дикая лошадь) также были характерны для этого комплекса. Остатки мамонта были обнаружены лишь в бассейне Рейна.

Костные остатки лесных млекопитающих (лося, желтогорлой мыши, рыжей лесной полевки, темной полевки, бобра и некоторых других) указывают на присутствие лесных биотопов. Мозаичная структура ландшафтов подтверждается также находками остатков типичных степных видов (сайги, дикой лошади, степной пищухи). Первобытный бизон предпочитал селиться в открытых ландшафтах, поэтому это животное также можно отнести в группу степных видов. Влияние оледенения на териофауну по-прежнему было достаточно сильным, на что указывают находки остатков копытного и норвежского леммингов, узкочерепной полевки, песца и северного оленя.

Специфика этого комплекса — в присутствии норвежского лемминга, распространенного лишь в Западной Европе, а также серны, альпийского горного козла, захоронения которых обнаружены в Арденнах. Этот териокомплекс, включающий тундровые, степные, лесные и горные виды, также может быть отнесен к «безаналоговым» комплексам.

IV. Комплекс млекопитающих перигляциальной лесостепи

Этот териокомплекс был реконструирован по материалам кластеров 4 и 5 (см. табл. 4.3). Местонахождения, относящиеся к этим кластерам, расположены в центре и на юге Восточной Европы и в Центральной Европе (см. рис. 4.67). Мамонт, первобытный бизон, первобытный бык, северный олень, благородный олень, косуля, дикая лошадь, пещерная гиена и заяц-русак были наиболее характерны для этого комплекса. Остатки холодолюбивых видов (песца, северного оленя) в местонахождениях комплекса IV редки. Кости леммингов не встречены. Установлено высокое видовое разнообразие млекопитающих, обитающих на этих территориях. В местонахождениях обнаружены остатки дикой лошади, степной пищухи, байбака, тушканчиков, среднего хомяка (в бассейне Дуная), степной пеструшки и других животных. Лесные и лесостепные виды (благородный олень, косуля, лось, бобр и др.) обитали главным образом в бассейне Днестра, в условиях сильно расчлененного рельефа и многообразия локальных местообитаний. Отсутствие в этом комплексе типичных холодолюбивых видов и, напротив, присутствие многочисленных степных и лесных животных позволяет реконструировать перигляциальный лесостепной комплекс млекопитающих. Находки остатков мамонта, пещерных хищных, первобытных бизона и быка обусловливают уникальность этого комплекса и его отличие от териокомплекса современной лесостепи.

V. Комплекс млекопитающих горных лесов и горной лесостепи

Наиболее типичными видами этого комплекса (кластер 6) являются лесная мышь *A. sylvaticus*, первобытный бык, горный альпийский козел, благородный

олень, косуля, альпийский сурок, лесной кот, рысь, серна и кабан (см. табл. 4.3). Ареал этого териокомплекса был приурочен к предгорьям Альп, Центральному Массиву, Пиренейскому и Апеннинскому полуостровам (см. рис. 4.67). Возможно, сходные сообщества млекопитающих обитали и на большей части Балканского полуострова. К сожалению, мы не располагаем данными для этого региона. Этот комплекс охарактеризован материалами 15 местонахождений.

Холодолюбивые виды на этих территориях не обитали. Лишь в северных предгорьях Альп было обнаружено единственное захоронение остатков *Dicrostonyx*. Северный олень отмечен в двух местонахождениях, расположенных в Пиренеях и в северном Средиземноморье. Как уже отмечалось выше, *Rangifer tarandus* обладает высокой экологической пластичностью и может существовать в разных типах ландшафтов.

Такие крупные травоядные, как мамонт и волосатый носорог, не были обнаружены в местонахождениях этого комплекса. Остатки гигантского оленя были определены в местонахождении, расположенном на побережье Средиземного моря. Кости первобытного быка найдены в большинстве захоронений. В меньшем количестве местонахождений встречены остатки первобытного бизона. Ареал дикой лошади был приурочен к Средиземноморью, где также было открыто уникальное захоронение остатков сайги.

Список лесных видов очень велик и включает лесную мышь, благородного оленя, косулю, лесного кота, куницу, горностая, полевку подрода *Terricola*, рыжую лесную полевку, соню-полчка, садовую соню. Особенно типичен для этого комплекса кабан, который в других териокомплексах бёллинга–аллерёда не отмечен. В группу лесных видов входили млекопитающие широколиственных лесов (соня-полчок, садовая соня, кустарниковая полевка, кабан и др.). Присутствие этих видов позволяет реконструировать распространение широколиственных пород в горах Центрального Массива, Альп, Апеннин и Пиренейского полуострова. Очень характерны для этого комплекса серна *Rupicapra rupicapra* и горный альпийский козел *Capra ibex*, что естественно для этих горных районов. В горной лесостепи и степи находили благоприятные условия обитания дикая лошадь, первобытный бизон, альпийский сурок и даже сайга. Исходя из всех полученных материалов, мы определили эти фауны как териокомплекс горных лесов и горных лесостепей. Нужно отметить, что этот комплекс очень близок к териокомплексу, реконструированному для этих же регионов по материалам LGT (см. предыдущий раздел). Таким образом, ядро фауны млекопитающих юга Европы было достаточно стабильным, что отражает слабое влияние покровного ледника на биоту этих территорий во второй половине последнего оледенения.

Географические вариации видового богатства млекопитающих

Териологических данных, относящихся к BAIC, не много. Однако на основании даже этих материалов удается выделить по меньшей мере три большие

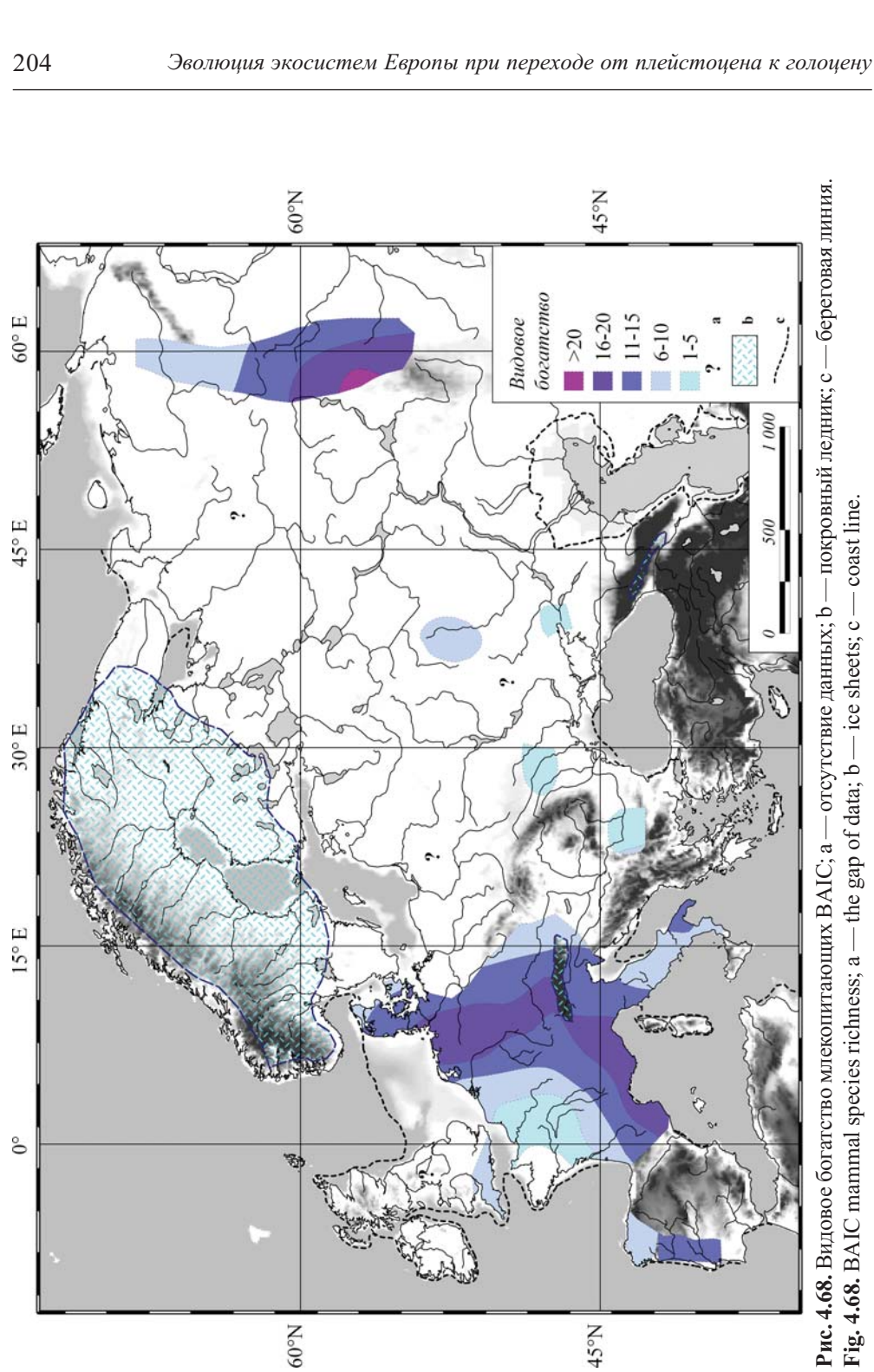


Рис. 4.68. Видовое богатство млекопитающих BAIC; a — отсутствие данных; b — покровный ледник; c — береговая линия.
Fig. 4.68. BAIC mammal species richness; a — the gap of data; b — ice sheets; c — coast line.

области с высокими параметрами видового богатства (рис. 4.68): Средний и Южный Урал, среднюю и южную области Европы (предгорья Альп) и, вероятно, северо-западную часть Пиренейского полуострова. Эти «центры» видового богатства ВАІС были сходны с таковыми, существовавшими в интервале LGT.

Выводы

Реконструированная картина структуры и географического положения комплексов млекопитающих Европы в бёллинге–аллерёде свидетельствует о начале распада в интервале 12,4–10,9 тыс. л. н. перигляциальной гиперзоны, что явилось результатом глобального потепления климата.

Млекопитающие, адаптированные к суровым условиям Субарктики, проникали в это время вплоть до 52–54° с.ш., однако плотность их местонахождений становится значительно ниже в сравнении с LGM и LGT. Появление лесных видов на севере Европы позволяет говорить об увеличении участков лесной растительности даже в этих регионах, где лесные биотопы перемежались с открытыми участками тундростепной растительности.

Степные млекопитающие в бёллинге–аллерёде были распространены далеко к западу от современных мест обитания, что указывает на сохранение ландшафтов перигляциальных тундро-лесостепей, лесостепей и степей даже в Западной Европе. Однако ареалы видов открытых пространств, вероятно, имели прерывистый характер.

Типичные представители «мамонтового» комплекса (мамонт, шерстистый носорог, *Bison priscus, Bos primigenius, Megaloceros giganteus* и др.) по-прежнему были распространены в Европе, но их находки становятся редкими. Некоторые из них сохранились лишь в горных регионах (например, пещерный лев).

Исследование фаун бёллинга–аллерёда позволило выявить существование «безаналоговых» фаун в центре и на севере Европы и в этот интервал времени. Структура этих сообществ млекопитающих сформировалась ранее, еще в первой половине оледенения. В это время они возникли в результате трансформаций ареалов млекопитающих, происходивших в разных направлениях и с разной интенсивностью под влиянием климатических изменений, в данном случае похолодания. Многообразие разнонаправленных реакций млекопитающих, выразившихся в изменениях их ареалов, подтверждает представления об индивидуальном «отклике» видов на изменения климата. Такие реакции, приведшие к образованию принципиально новых териокомплексов, были установлены и по материалам Северной Америки (FAUNMAP Working Group, 1996; Webb *et al*., 2003).

Влияние Скандинавского ледникового щита было слабо выражено на юге Европы, в Средиземноморье. Фауны млекопитающих бёллинга–аллерёда, реконструированные по материалам Центрального Массива, Апеннинского и Пиренейского полуостровов практически, не отражают похолодание.

Summary

The reconstructed picture of BAIC mammal assemblages indicates the very beginning of «mammoth» steppes (or periglacial hyper-zone) destruction during 12.4–10.9 kyr BP, associated with climatic warming.

The density and ranges of typical tundra-adapted animals decreased considerably compared to the LGM and LGT ones. The presence of forest species even in northern regions of Europe confirms an increase in forested areas.

Steppe animals were distributed far to the west during 12.4–10.9 kyr BP, indicating the existence of open periglacial tundra-forest-steppe, forest-steppe and steppe even in West Europe, however these areas reduced at the beginning of the Bшlling Interstadial and probable had an «island» character.

Until the BAIC, Mammoth, woolly rhinoceros, *Bison priscus, Bos primigenius* and *Megaloceros giganteus,* which are typical representatives of the «mammoth» complex, were widely distributed across Europe. However, during the BAIC their finds became rather rare and some species survived only in mountain regions (cave lion).

BAIC mammal assemblages demonstrate that the faunas originating from earlier periods continued to exist in the central and northern regions of Europe. These assemblages were the result of the range rearrangement of mammal species in different directions and in different scales, which indicates an individualistically reaction of each species concerning climatic and environmental changes. Late Pleistocene materials from North America have also showed such rearrangements (FAUNMAP Working Group, 1996; Webb *et al*., 2003).

4.4. Комплексы млекопитающих позднего дриаса (Younger Dryas — YD) (<=10,9 – >10,2 тыс. л. н.)

Н.Г. Смирнов

4.4. Mammal assemblages of the Younger Dryas (YD) (<=10.9 – >10.2 kyr BP)

Nikolai Smirnov

Поздний дриас (Younger Dryas) — короткий период продолжительностью всего 700 лет, но он весьма важен для понимания процесса динамики состава и структуры сообществ млекопитающих в процессе плейстоцен–голоценового перехода. Это последняя существенная климатическая осцилляция, приведшая к возврату холода. Состояние биоты в эти 700 лет, вероятно, правильнее рассматривать не только само по себе, но как результат реакции видов на предшествующие резкие переходы от тепла к холоду, приводившие к распаду биоты, характерной для длительного периода позднего плейстоцена. Знание о природе позднего дриаса также важно и как точка отсчета для сравнения с природой начала голоцена.

Характеристика фаун млекопитающих позднего дриаса проводилась по 26 местонахождениям для всей территории Европы (рис. 4.69). Только пять из них содержат сведения о более чем 15 видах, три — об 11 видах, десять местонахождений — сведения от восьми до двух видов, а остальные восемь — только об одном виде. Чем вызвана такая бедность материалов этого периода? Возможно несколько ответов на этот вопрос, но, наиболее вероятно, дело заключается просто в очень короткой продолжительности позднего дриаса. Сравним обилие местонахождений для LGM, который длился 7 тыс. лет. Для этого времени в базе — 145 местонахождений. Значит, на каждые семьсот лет LGM приходится по 14,5 местонахождения. Аналогичная величина для LGT составляет 7,7. Таким образом, относительное обилие местонахождений фауны млекопитающих в позднем дриасе даже несколько выше, чем в LGM и LGT. Так что не существует никакой особой специфики в относительном обилии местонахождений этого периода, а все легко объясняется просто малой продолжительностью исследуемого хроносреза.

Во всех местонахождениях обнаружено 60 видов млекопитающих. По отрядам они распределяются следующим образом: 2 вида насекомоядных (*Talpa europaea, Sorex araneus*), 3 вида зайцеобразных (*Ochotona pusilla, Lepus timidus, Lepus europaeus*). Грызунов было найдено 29 видов: S*ciurus vulgaris, Marmota bobak, Spermophilus superciliosus, Castor fiber, Glis glis, Eliomys quercinus, Apodemus sylvaticus, A. flavicollis, Mus mus, Ellobius talpinus, Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius, Allocricetulus eversmanni, Dicrostonyx torquatus, Lemmus lemmus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Clethrionomys glareolus, Cl. rufocanus, Cl. rutilus, Arvicola*

terrestris, Microtus agrestis, M. (Terricola) savini, M. oeconomus, M. nivalis, M. gregalis, M. arvalis, Allactaga major, Nannospalax leucodon. Остатки хищных принадлежали 13 видам: *Canis lupus, Alopex lagopus, Vulpes corsac, V. vulpes, Ursus arctos, U. maritimus, Mustela erminea, M. nivalis, Meles meles, Crocuta spelaea, Panthera spelaea, Felis silvestris, Lynx lynx*, но существование двух из них (*Crocuta spelaea и Panthera spelaea*) нуждается в подтверждении. Один вид, *Mammuthus primigenius*, представлял хоботных, два — непарнокопытных (*Equus hydruntinus, Equus* sp.). К парнокопытным отнесены 10 видов: *Sus scrofa, Megaloceros giganteus, Cervus elaphus, Rangifer tarandus, Capreolus capreolus, Bos primigenius, Bison priscus, Capra sibirica, Rupicarpa rupicarpa, Saiga tatarica.*

Тем не менее полученных материалов явно недостаточно для полноценной характеристики фаун даже основных регионов Европы. Нет возможности использовать и кластерный анализ, так как попытки сделать это показали, что образующиеся кластеры демонстрируют группировки по тафономическому типу местонахождений, а не характеризуют естественные сообщества млекопитающих (рис. 4.70). В один кластер объединились пещерные местонахождения, с обилием остатков грызунов, в другой кластер — местонахождения с обилием остатков копытных, хищников и небольшим количеством грызунов, а в третий — с остатками копытных и мамонта. В таких условиях приходится интерпретировать списки видов, суммируя их по местонахождениям, расположенным в относительной близости друг от друга. Главный вопрос заключается в следующем: сохраняют ли фауны облик плейстоценовых сообществ или близки к голоценовым?

Виды, характерные для плейстоцена и вымирающие в голоцене

Остатки *Mammuthus primigenius* — вида, наиболее характерного для позднего плейстоцена, обнаружены всего в двух точках. Обе они расположены в северной части исследуемой территории: одна на полуострове Ямал, вторая — в Прибалтике (рис. 4.71).

Среди других видов, характерных для позднего плейстоцена и вымирающих позднее, в местонахождениях позднего дриаса были обнаружены *Bison priscus* и *Megaloceros giganteus* (рис. 4.71). Последний вид найден в трех точках, три расположенных на Урале и в Западной Европе. *Bison priscus* известен всего из одной точки в горах Южного Урала. Пещерная гиена (*Crocuta* cf. *spelaea*) указана в местонахождении в предгорьях Альп (стоянка Allander Tropfsteinhohle), а пещерный лев (*Panthera spelaea*) — в местонахождении Сюрень II в Крыму (Benecke, 1999). Однако их датировки нуждаются в подтверждении.

Тундровые виды

Млекопитающие, потомки которых обитают ныне в тундровой зоне, в позднем дриасе продолжали встречаться существенно южнее современных ареалов. Таких видов было четыре. Так, остатки копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*

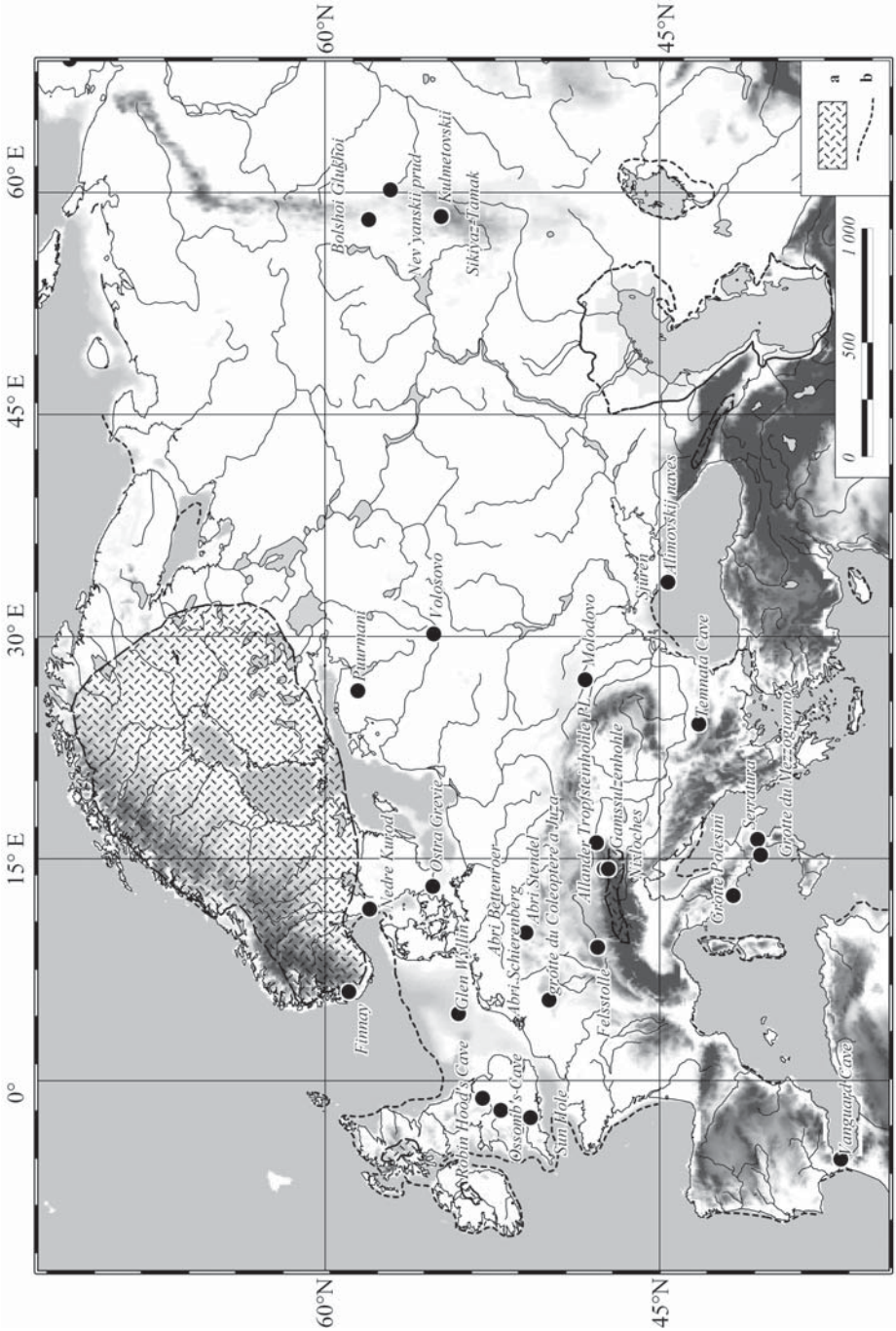


Рис. 4.69. Местонахождения остатков млекопитающих позднего дриаса (стоянка Сыкияз-Томак не показана на карте): a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.69. Mammal localities of Younger Dryas (the Sikiyaz-Tamak site is not marked on the map): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

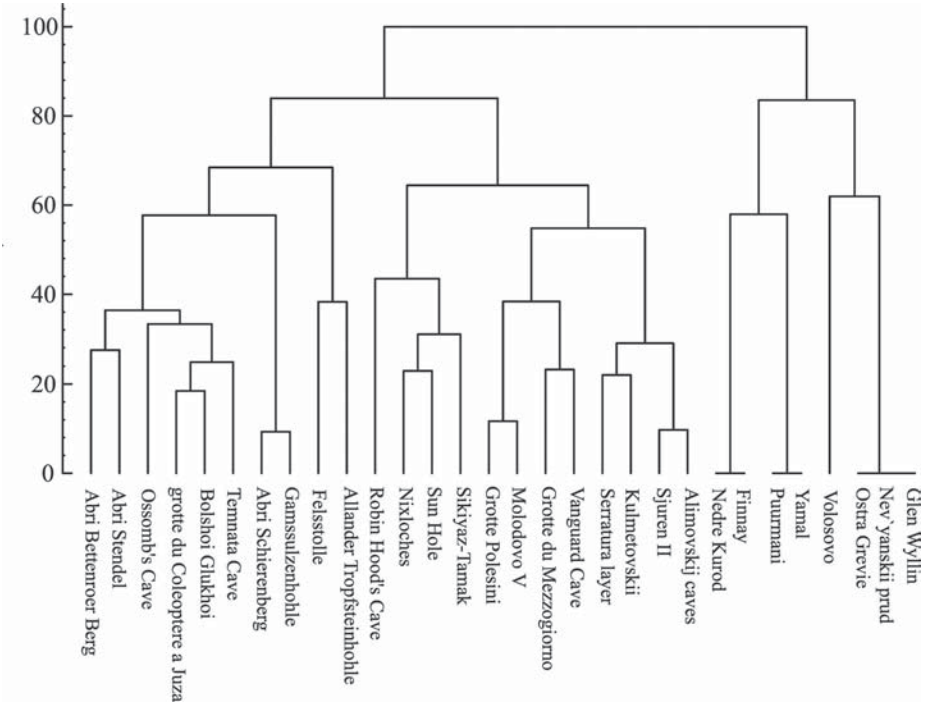


Рис. 4.70. Результаты кластерного анализа по местонахождениям фаун млекопитающих позднего дриаса.
Fig. 4.70. The results of cluster analysis of mammal localities of Younger Dryas.

обнаружены на Среднем Урале, на Британских островах, а также на территории современных Бельгии (в Арденнах) и Германии (Швабский Альб) (рис. 4.72).

Находки *Lemmus* обнаружены на Среднем Урале (там же, где и копытный лемминг), а также в местонахождении Волосово на 55° с.ш., на севере Русской равнины, где найдены остатки мелких млекопитающих изучаемого периода (рис. 4.73).

Остатки *Rangifer tarandus* известны с этой же широты и еще южнее. Одна из точек находится на Южном Урале, на 55° с.ш., другая существенно западнее и южнее — между Карпатами и Днепром, на широте 49° с.ш. (рис. 4.74). В Западной Европе остатки северного оленя были обнаружены на юге Англии.

Единичные местонахождения остатков песца *Alopex lagopus* в позднем дриасе приурочены к восточной окраине Европы, к горам Южного Урала, а также к территории Австрии (рис. 4.75).

Таким образом, виды, потомки которых обитают ныне в тундровой зоне, в местонахождениях позднего дриаса обнаружены на Британских островах, в северной части Западной и Центральной Европы. В средней полосе Восточной Европы они редки. Чаще, чем на других территориях, они встречались на ее восточной окраине, в местонахождениях Урала.

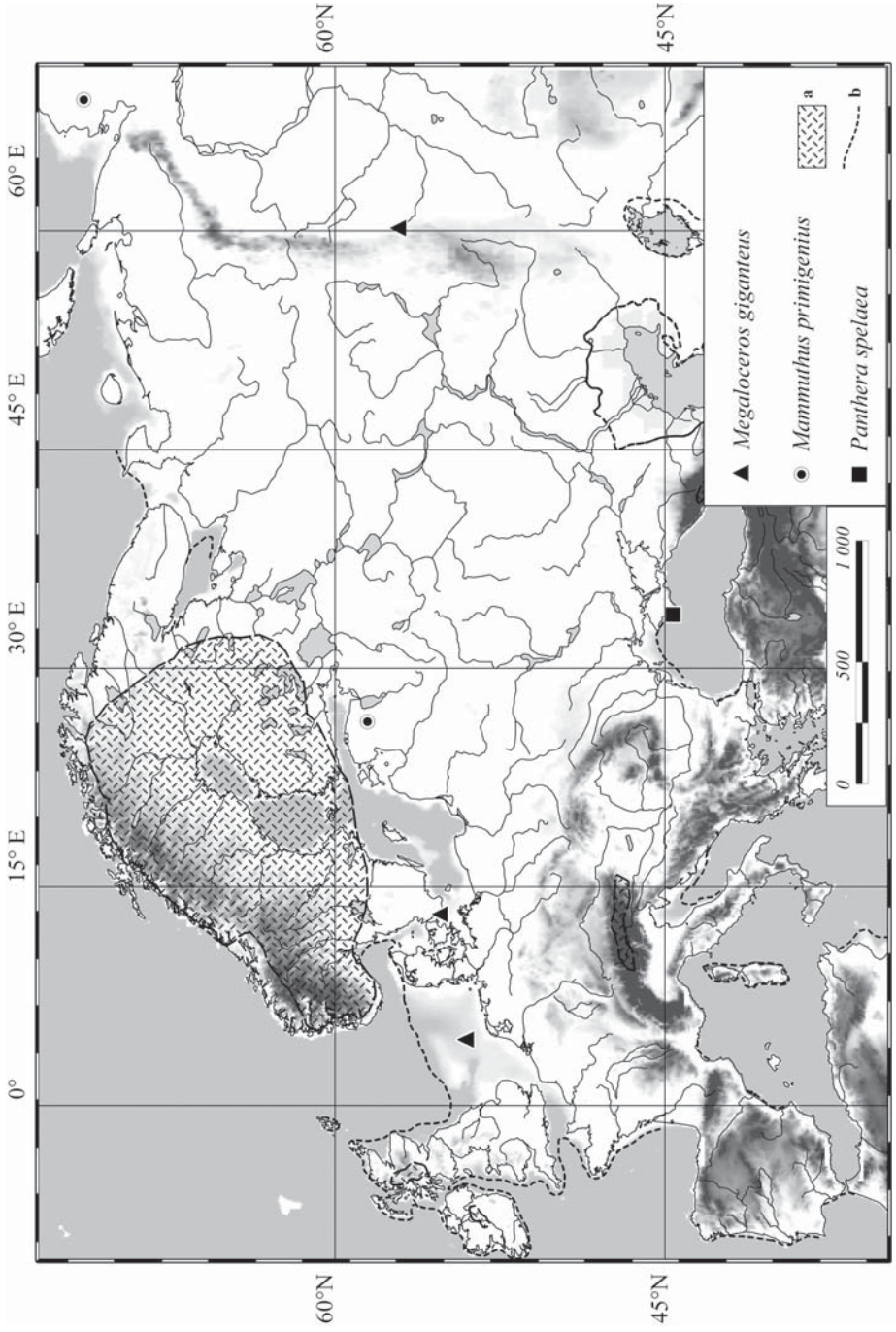


Рис. 4.71. Местонахождения *Mammuthus primigenius, Panthera spelaea, Megaloceros giganteus* в позднем дриасе. Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.71. *Mammuthus primigenius, Panthera spelaea, Megaloceros giganteus* localities of Younger Dryas: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

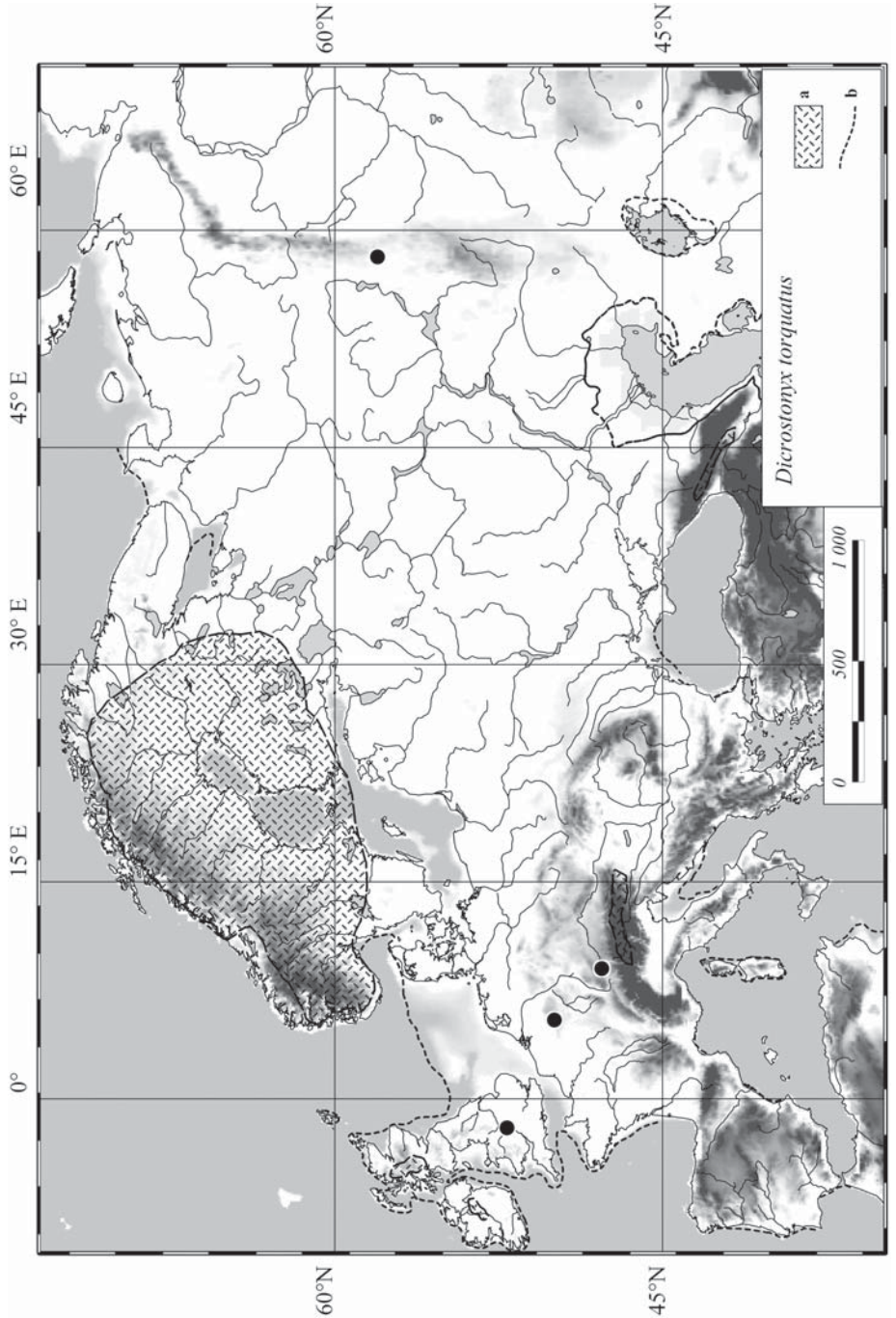


Рис. 4.72. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* sp. в позднем дриасе.
Fig. 4.72. Collared lemming *Dicrostonyx* sp. localities in Younger Dryas.

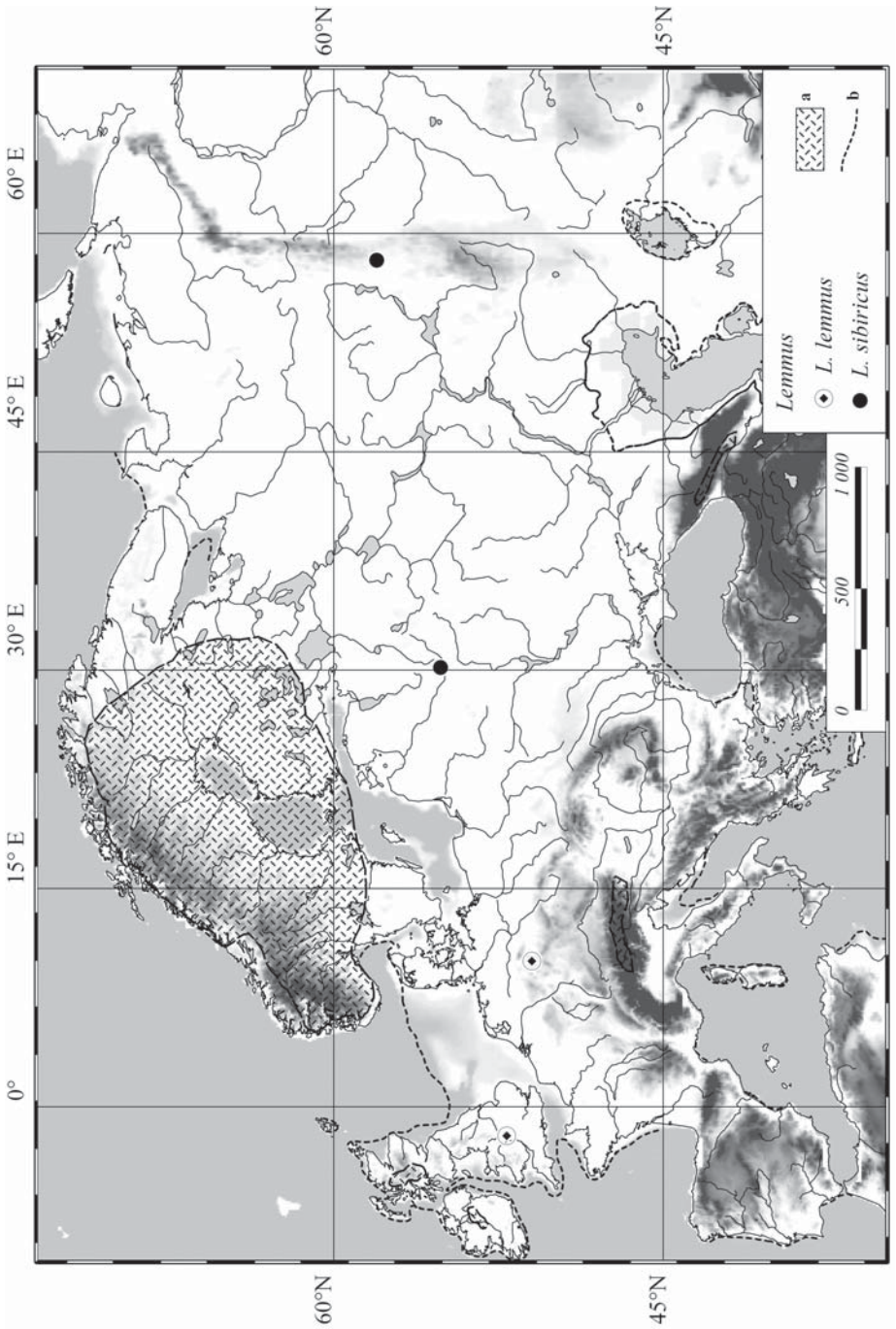


Рис. 4.73. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus* в позднем дриасе.
Fig. 4.73. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* localities in Younger Dryas.

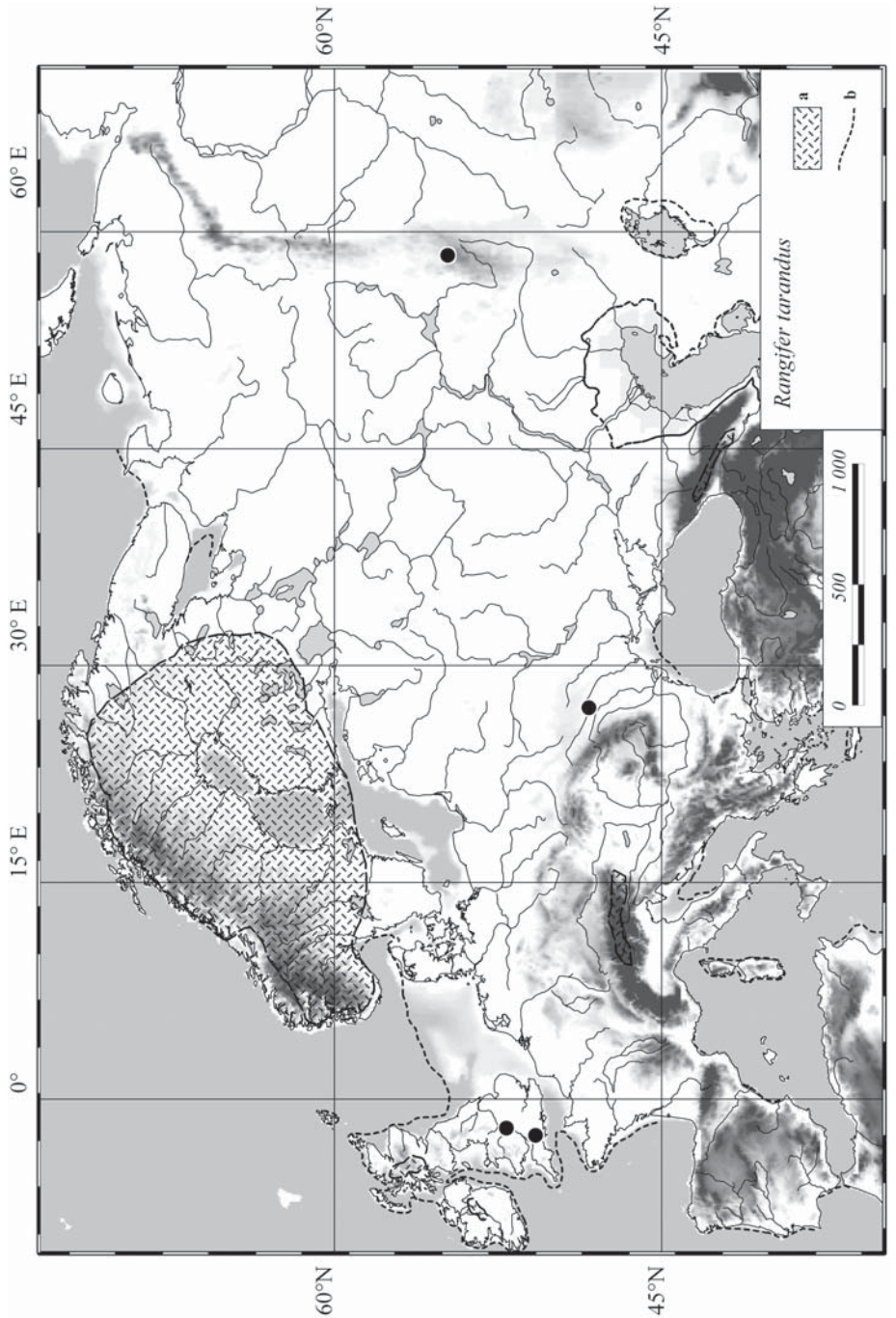


Рис. 4.74. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* в позднем дриасе.
Fig. 4.74. Reindeer *Rangifer tarandus* localities in Younger Dryas.

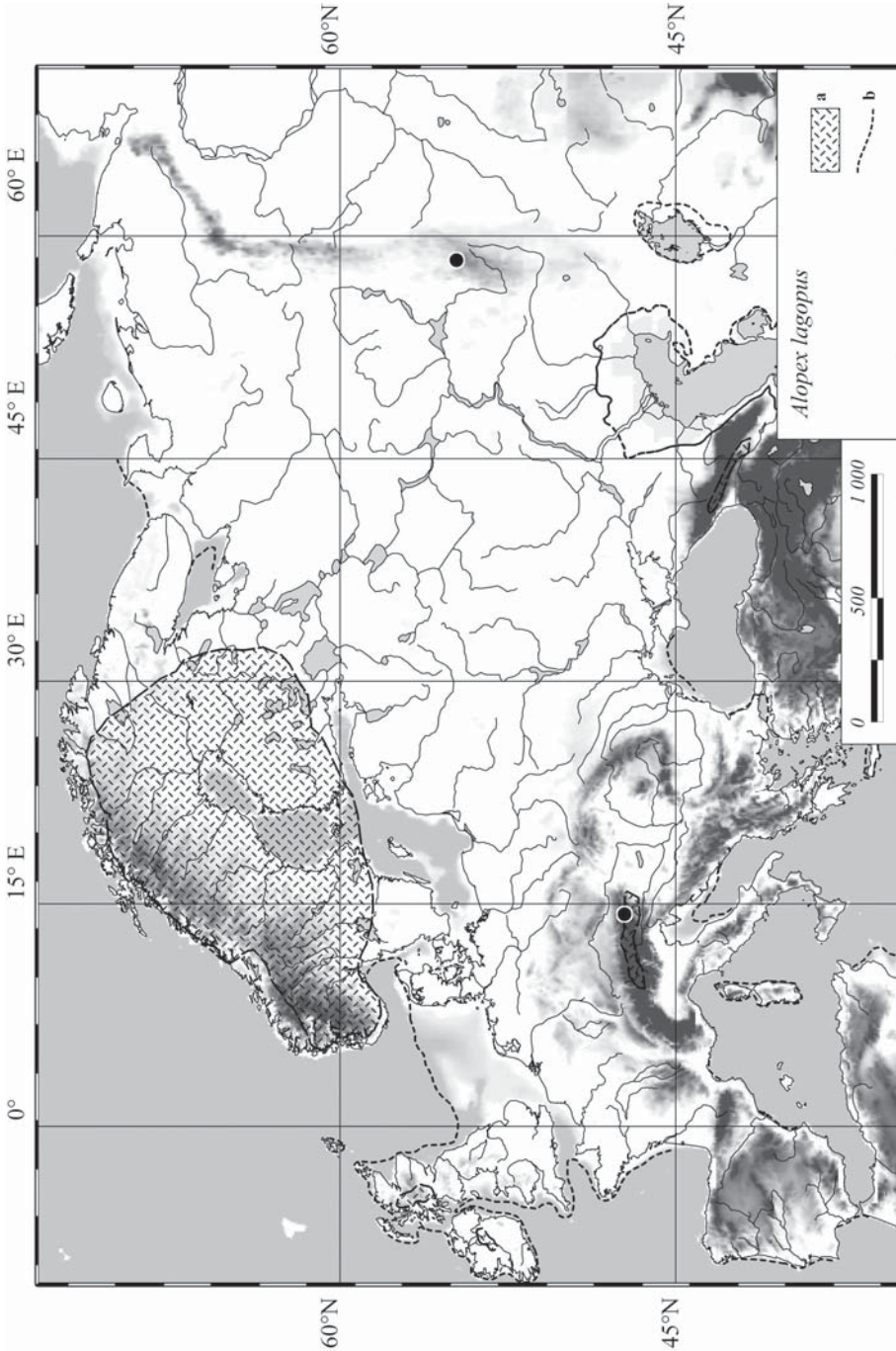


Рис. 4.75. Местонахождения песца *Alopex lagopus* в позднем дриасе.
Fig. 4.75. Polar fox *Alopex lagopus* localities in Younger Dryas.

Степные виды

Степные виды за пределами современных ареалов обнаружены как к северу, так и к западу. К таким видам относятся: *Ochotona pusilla, Microtus gregalis, Marmota bobak, Spermophilus superciliosus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Cricetulus migratorius, Allocricetulus eversmanni, Allactaga major, Vulpes corsac, Equus hydruntinus, Equus* sp., *Saiga tatarica* (рис. 4.76). Всего таких видов для позднего дриаса обнаружено тринадцать.

Степная пищуха *Ochotona pusilla* — вид с очень обширным ареалом в позднем плейстоцене. В отложениях позднего дриаса она была обнаружена во всех местонахождениях, откуда был собран массовый материал по мелким млекопитающим: на Британских островах, в Бельгии, Австрийских Альпах, на Балканах, в Крыму, на Среднем Урале (рис. 4.77).

Сурок-байбак *Marmota bobac* для обсуждаемого периода найден только на Южном Урале и в Крыму.

Пеструшка *Lagurus lagurus* — один из наиболее характерных видов степных зональных комплексов, найден в отложениях позднего дриаса на Балканах и на Среднем Урале. Можно с уверенностью утверждать, что степная пеструшка спорадически обитала и на промежуточных территориях, в частности на Урале и в Зауралье, на всем пространстве к югу от упомянутой находки на Среднем Урале (рис. 4.78).

Серый хомячок *Cricetulus migratorius*, как и степная пеструшка, найден на Балканах и Среднем Урале. Эти точки можно считать реликтовыми участками обширного плейстоценового ареала. В позднем дриасе этот вид, вероятно, спорадически еще встречался и на промежуточных территориях, но пространство между Балканами и Уралом столь обширно и разнообразно, что без дополнительных материалов провести реконструкцию ареалов для этого времени невозможно.

Microtus gregalis — вид, отличавшийся очень широким распространением на протяжении LGM и LGT. В местонахождениях позднего дриаса он отмечен только в нескольких точках Западной Европы (юг Англии, Бельгия, Германия) и на Среднем Урале, но это явно вызвано отсутствием материалов и местонахождений этого возраста на Южном Урале и в Зауралье. В этих районах он был массовым как в LGM, так и позднее, а в степях Зауралья обитает и в настоящее время. В Крыму же во время позднего дриаса он исчезает, хотя встречался в местонахождениях более раннего времени (рис. 4.79).

Остатки *Ellobius talpinus, Allocricetulus eversmanni, Allactaga major, Eolagurus luteus, Saiga tatarica, Equus hydruntinus, Equus* sp., *Vulpes corsac* — найдены для обсуждаемого хроносреза только в Крыму. Судя по тому, что остатки *Ellobius talpinus, Allocricetulus eversmanni, Allactaga major, Eolagurus luteus* были найдены в южном Зауралье в слоях, имеющих датировки непосредственно до и после интервала позднего дриаса, эти виды, вероятнее всего, обитали там и в это время.

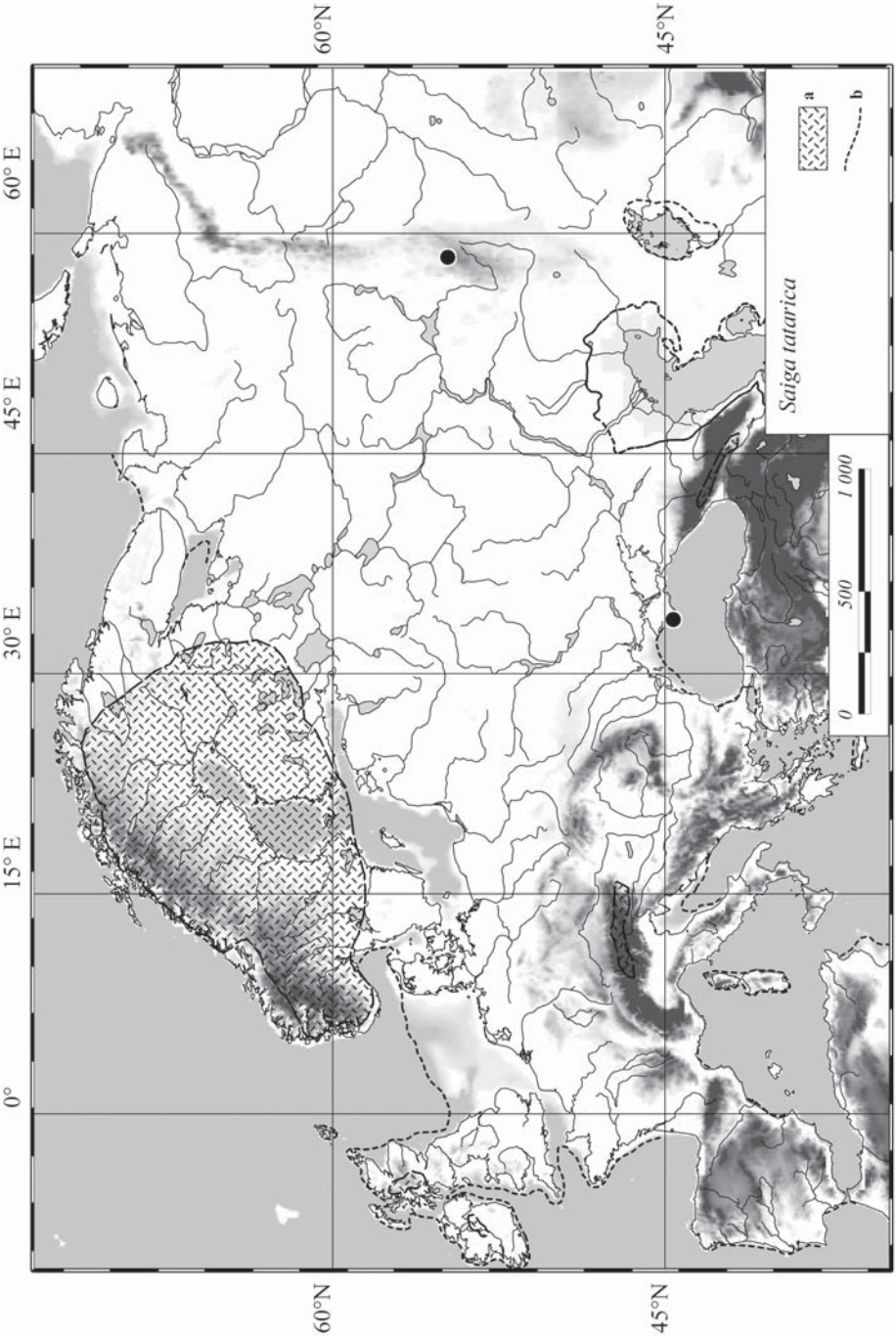


Рис. 4.76. Местонахождения сайги *Saiga tatarica* в позднем дриасе. Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.76. *Saiga tatarica* localities in Younger Dryas: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

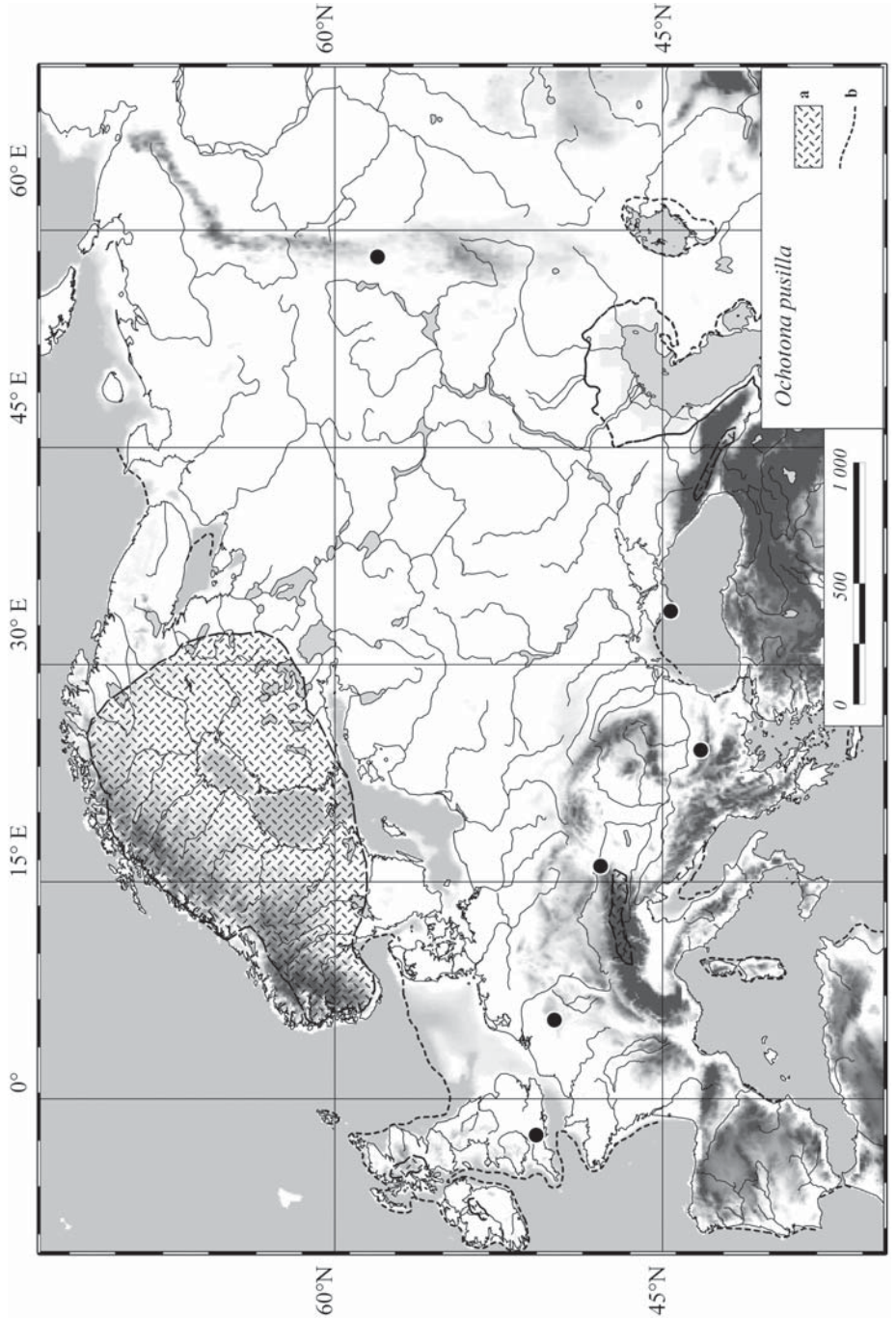


Рис. 4.77. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* в позднем дриасе.
Fig. 4.77. Steppe pika *Ochotona pusilla* localities in Younger Dryas.

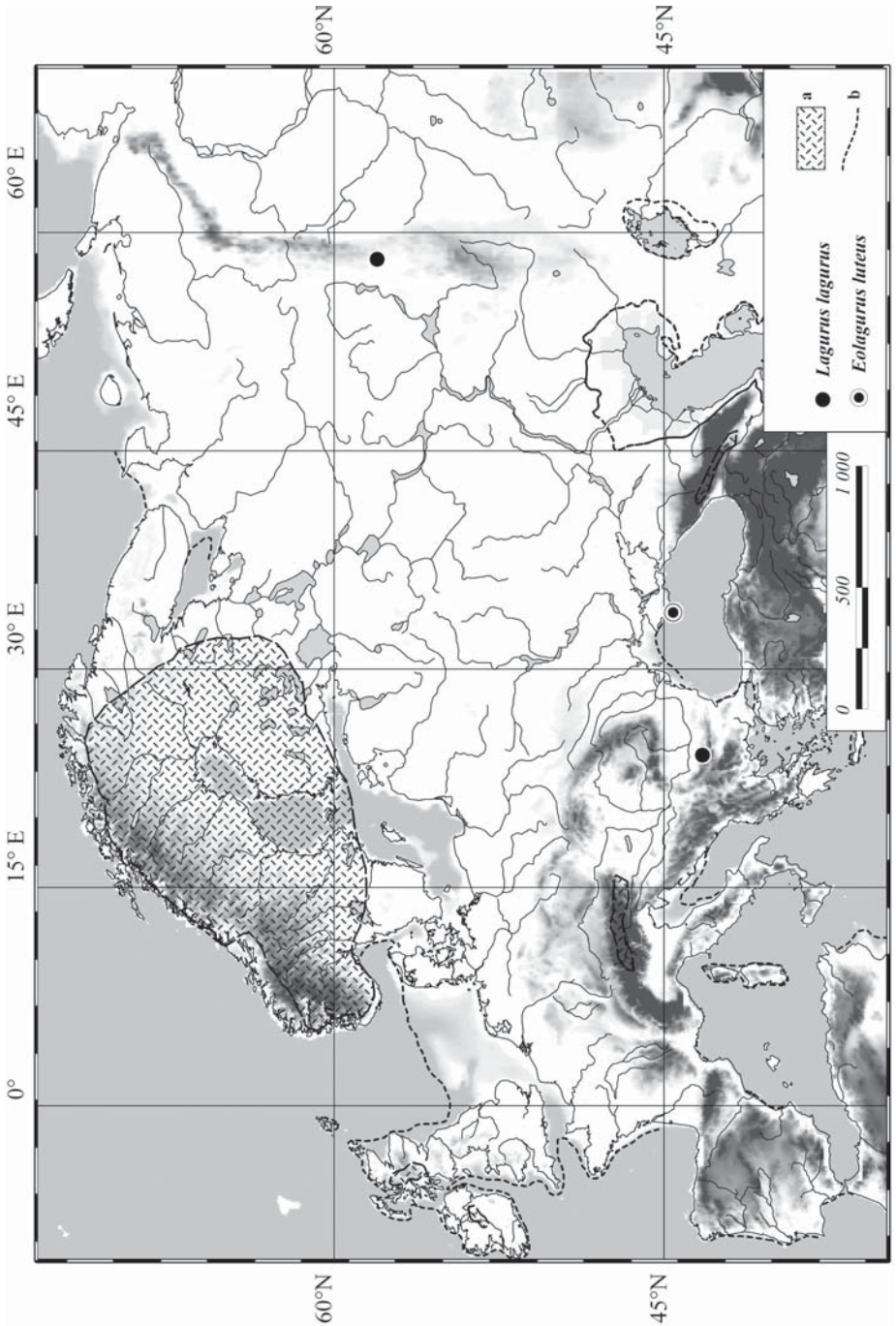


Рис. 4.78. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* в позднем дриасе.
Fig. 4.78. Steppe lemming *Lagurus lagurus* localities in Younger Dryas.

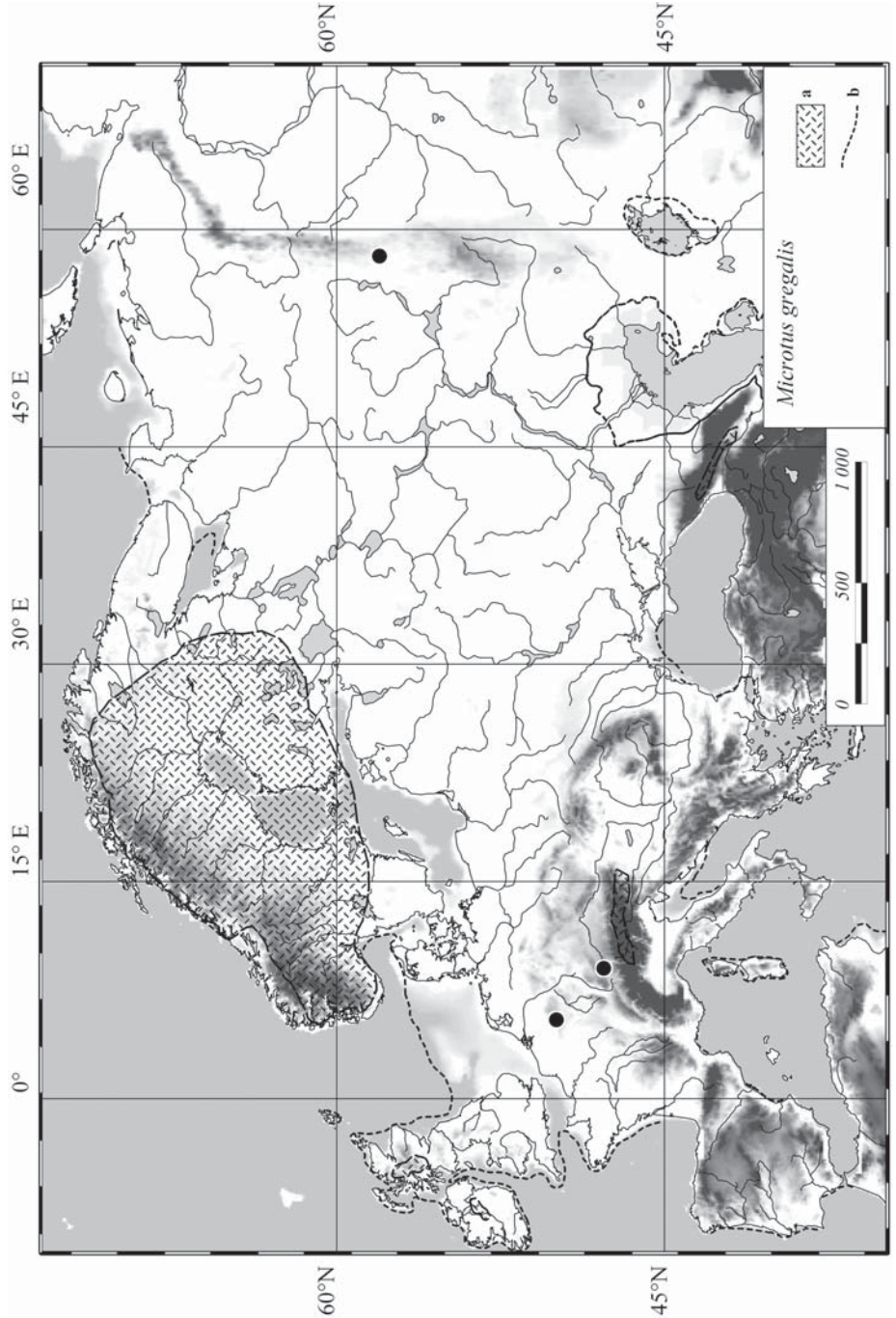


Рис. 4.79. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus gregalis* в позднем дриасе.
Fig. 4.79. Narrow-skulled vole *Microtus gregalis* localities in Younger Dryas.

Находки *Mesocricetus newtoni, Nannospalax leucodon* известны только для Балкан. На Балканах, кроме этих видов, известны также находки *Cricetulus migratorius, Allactaga major, Lagurus lagurus, Ochotona pusilla*. Там, судя по данным из пещеры Темната (слой 3с) (Temnata Cave), они составляли основу сообщества, хотя в нем присутствовали и лесные виды.

В местонахождениях Крыма, соответствующих данному периоду времени, были зарегистрированы остатки *Ochotona pusilla, Spermophilus superciliosus, Ellobius talpinus, Marmota bobac, Allocricetulus eversmanni, Allactaga major, Eolagurus luteus, Vulpes corsac, Equus hydruntinus, Equus* sp., *Saiga tatarica.*

На Среднем Урале отмечено присутствие *Ochotona pusilla, Cricetulus migratorius, Lagurus lagurus, Microtus gregalis*, на Южном Урале — *Marmota bobak, Spermophilus superciliosus.*

Таким образом, виды, ныне характерные для степной биоты, в позднем дриасе были распространены очень широко, значительно шире, чем в настоящее время, однако по сравнению с предшествующими периодами LGM и LGT их распространение сократилось. В тех регионах, где они продолжали существовать, их относительное обилие в составе сообществ сокращается и они начинают уступать место видам мезофитных (луговых) и лесных местообитаний. В позднем дриасе далее других на север и запад распространялся ареал *Ochotona pusilla.*

Лесные виды

К лесным видам, остатки которых обнаружены в отложениях позднего дриаса, следует отнести *Talpa europaea, Sciurus vulgaris, Eliomys quercinus, Glis glis, Apodemus flavicollis, Apodemus sylvaticus, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis, Lynx* sp., *Felis silvestris, Cervus elaphus* (рис. 4.80–4.83).

Анализ их распространения особенно важен, так как помогает рассмотреть вопрос о рефугиумах лесной биоты в позднем плейстоцене. В это время лесные комплексы, как таежные, так и листопадные леса не существовали в качестве зонального элемента биоты, но образующие их виды где-то находили убежища и откуда-то расселялись во время постгляциального потепления. Именно в позднем дриасе это расселение становится заметным. На основе имеющихся данных можно уверенно утверждать, что виды лесных местообитаний в заметных количествах, как по числу видов, так и по доле остатков в ориктоценозах, были характерны для горных районов Апеннинского полуострова, Крыма и Среднего Урала. В горных районах современной Италии были найдены остатки E*liomys quercinus, Glis glis, Apodemus sylvaticus, Lynx* sp., *Felis silvestris, Cervus elaphus* (Sala, 1983). В Крыму обнаружены *Talpa europea, Apodemus flavicollis, Apodemus sylvaticus, Clethrionomys glareolus, Lynx* sp., *Cervus elaphus*, на Урале — *Sciurus vulgaris, Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys glareolus.* На Балканах лесные виды (*Talpa europea, Clethrionomys*

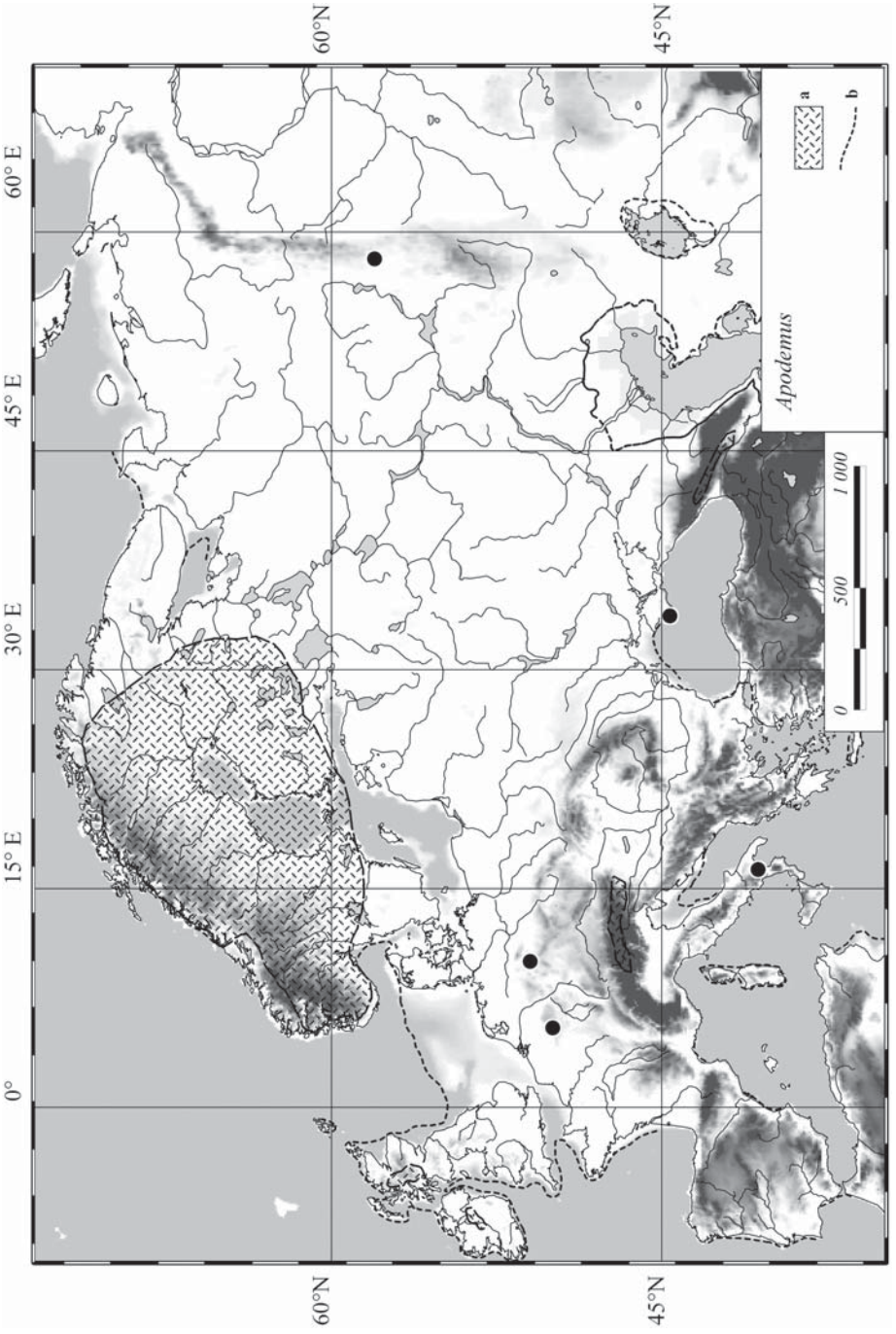


Рис. 4.80. Местонахождения лесных мышей *Apodemus* sp. в позднем дриасе. Здесь и далее: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.80. Forest mice *Apodemus* sp. localities in Younger Dryas: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

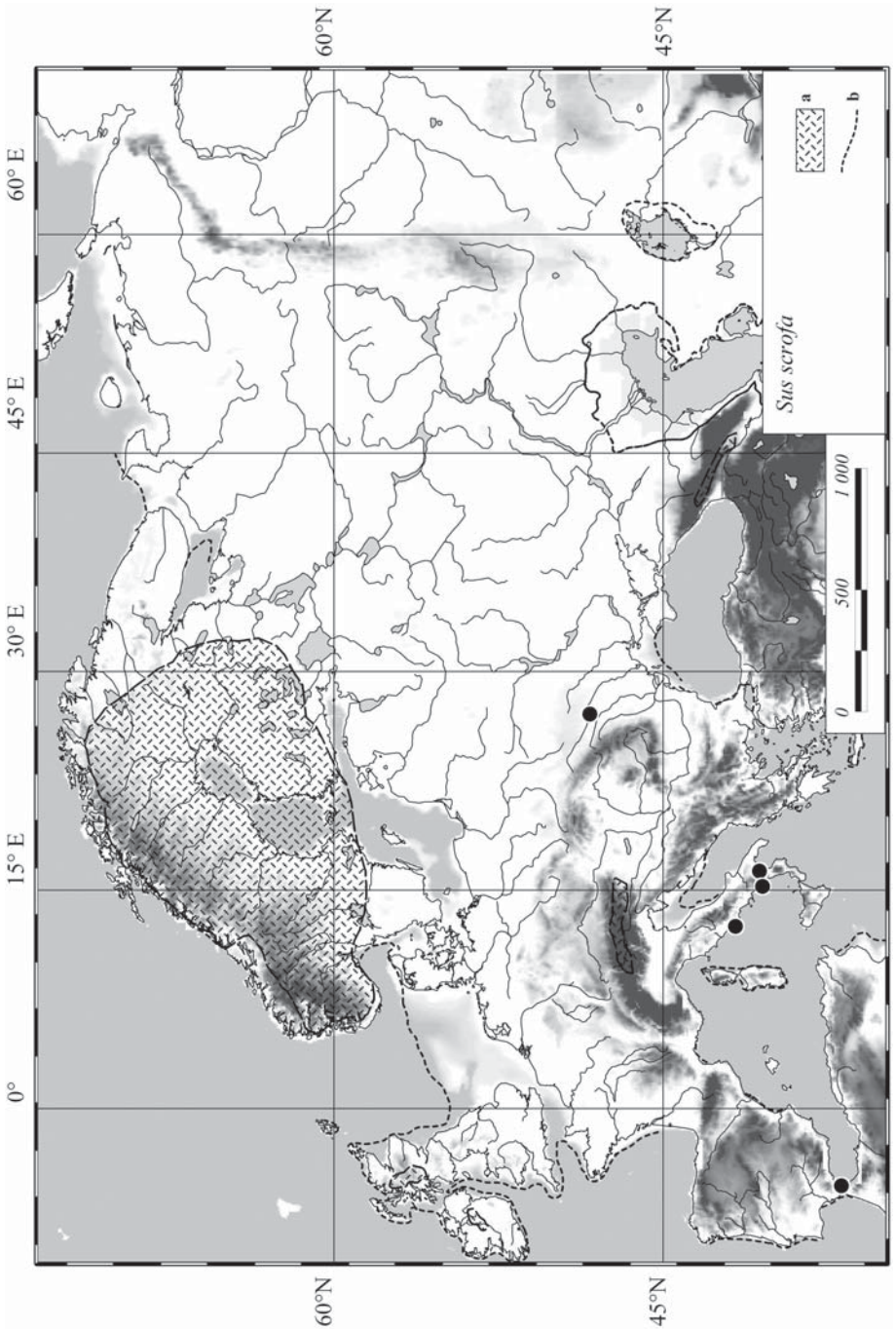


Рис. 4.81. Местонахождения кабана *Sus scrofa* в позднем дриасе.
Fig. 4.81. Wild boar *Sus scrofa* localities in Younger Dryas.

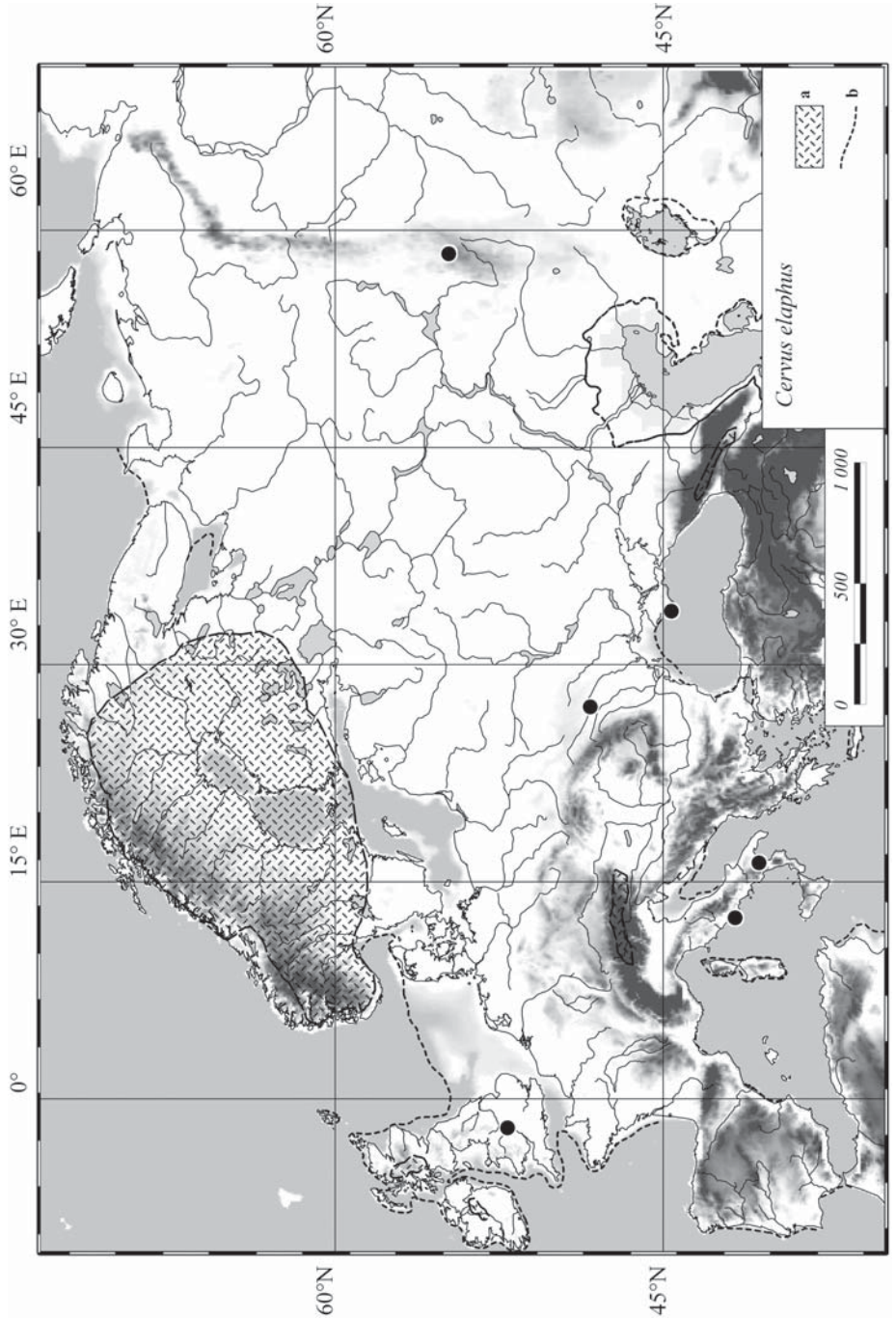


Рис. 4.82. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* в позднем дриасе.
Fig. 4.82. Red deer *Cervus elaphus* localities in Younger Dryas.

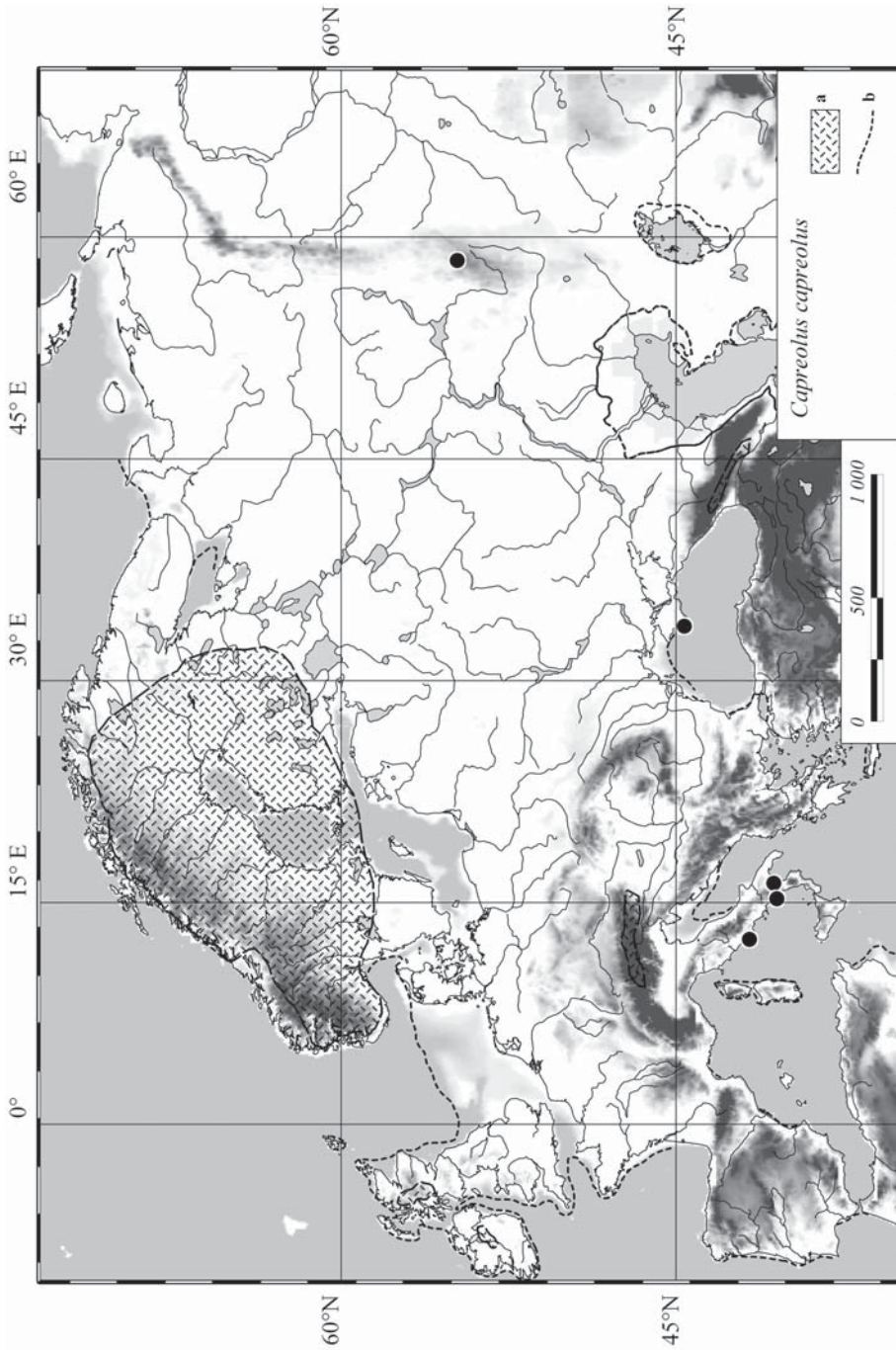


Рис. 4.83. Местонахождения косули *Capreolus capreolus* в позднем дриасе.
Fig. 4.83. Roe deer *Capreolus capreolus* localities in Younger Dryas.

glareolus) также присутствовали (Popov, 1994). В Западной Европе лесные виды также были отмечены и вне горных районов.

Региональные особенности состава териофаун и структуры населения млекопитающих

Региональные особенности не только состава фаун, но и структуры населения млекопитающих позднего дриаса можно охарактеризовать для территорий юга Англии, Бельгии, Германии, Среднего Урала, Крыма и в меньшей степени – Балкан.

В местонахождениях остатков млекопитающих Западной Европы, для которых имеются сведения об относительном количестве остатков разных видов, наблюдается сходный облик структуры населения грызунов. Повсеместно присутствуют лесные, степные и тундровые элементы, но количество остатков лесных видов еще мало. Лемминги еще занимают заметное положение, но сразу после окончания дриаса они исчезают.

Наиболее подробные сведения о фауне этой эпохи приведены для грота Жуков в Арденнах (Cordy, 1974). Там наиболее многочисленны остатки полевок из группы *Microtus arvalis-agrestis* (43,8%). На втором месте остатки копытных леммингов (19,5%). От 5 до 9% составляют доли остатков водяной полевки, узкочерепной и лесной рыжей полевок, а также полевки-экономки. Заметно меньшую долю составляют остатки *Sorex araneus, Talpa europaea,Ochotona pusilla, Apodemus sylvaticus, Cricetus cricetus, Terricola subterraneus, Microtus nivalis, Mustela erminea, Mustela nivalis*. В других местонахождениях Центральной Европы в стадиал YD, где количество обнаруженных остатков меньше (например, Felsställe в Швабском Альбе), соотношение долей остатков массовых видов примерно такое же.

На западном склоне Среднего Урала из горизонта 13 грота Большой Глухой было определено 7295 зубов мелких млекопитающих (Смирнов, 1993). Они принадлежали 17 видам (*Desmana mochata, Ochotona pusilla, Sciurus vulgaris, Sicista* sp., *Dicrostonyx torquatus, Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius, Lagurus lagurus, Lemmus sibiricus, Apodemus sylvaticus, Clethrionomys rutilus, Clethrionomys glareolus, Clethrionomys rufocanus, Arvicola terrestris, Microtus agrestis, M. gregalis, M. oeconomus*). Эти виды, или их потомки, ныне встречаются в разных зонах: тундровой, лесной и степной. Если реконструировать зональный облик животного населения не по списку таксонов, а с учетом обилия остатков каждого вида, при этом подразделяя виды на зональные, интразональные и экстразональные, то интерпретация этих же материалов будет иной. Ядро населения составляют только три вида — *Microtus gregalis, M. agrestis, M. oeconomus*, доля остатков которых составляет 81%. От 1 до 9% составляют остатки каждого из следующих 6 видов — *Ochotona pusilla, Cricetus cricetus, Clethrionomys glareolus, Cl. rufocanus, Cl. rutilus, Arvicola terrestris*. Все вместе они составляют 17% остатков. Менее двух процентов остатков приходится на все восемь видов вместе взятых — *Sciurus vulgaris, Cricetulus migratorius, Dicrostonyx torquatus, Lemmus*

sibiricus, Sicista sp., *Lagurus lagurus, Apodemus sylvaticus, Desmana moschata*. Ясно, что вероятность обнаружения этих малочисленных видов была бы ничтожна, если бы количество зубов в сборах было обычным, а не столь большим, как из обсуждаемого местонахождения. Скорее всего, редкость их остатков соответствует их малой доле в составе населения и, соответственно, небольшой площади предпочитаемых ими биотопов. Эти редкие виды, как правило, не характеризуют зональный комплекс, а заселяют биотопы, проникающие в зональный ландшафт из других зон. В данном случае в перечень таких видов попадают все тундровые элементы, а также часть степных и лесных. Наиболее массовые виды (*Microtus gregalis, M. agrestis, M. oeconomus*) не одинаковы по принадлежности к зональным комплексам. Полевка-экономка — полизональный вид, заселяющий интразональные околоводные увлажненные биотопы. Темная полевка наибольшее распространение имеет в лесной зоне. Узкочерепная полевка — ныне полизональный вид с адаптациями к криоаридным условиям, которые позволяют ей заселять тундровые, степные, лесотундровые, лесостепные ландшафты по открытым биотопам.

Таким образом, структура населения мелких млекопитающих Среднего Урала, характерная для позднего дриаса, отражает криоаридные условия с преобладанием открытых (не лесных) биотопов с примесью элементов лесной биоты (при сохранении редких, по-видимому уже реликтовых, элементов тундр) и не соответствует ни одному из существующих ныне зональных комплексов. Для таких комплексов нет прямых аналогов и в плейстоценовой биоте.

Такое сообщество является переходным. При изучении пространственного распределения животного населения такие смешанные, а точнее сказать — переходные, сообщества называют экотонами. При исследовании временной динамики используется термин экотон во времени.

Низкогорный участок Крыма охарактеризован фауной млекопитающих из отложений позднего дриаса стоянок Сюрень II и Алимовский Навес (Benecke, 1999). Объединенный список видов млекопитающих для этого региона состоит из 28 видов: *Ochotona pusilla, Lepus europaeus, Spermophilus superciliosus, Marmota bobac, Allactaga major, Ellobius talpinus, Apodemus sylvaticus, Apodemus flavicollis, Mus mus, Allocricetulus eversmanni, Cricetus cricetus, Clethrionomys glareolus, Arvicola terrestris, Eolagurus luteus, Microtus arvalis, Vulpes corsac, Vulpes vulpes, Canis lupus, Lynx lynx, Meles meles, Panthera spelaea, Ursus arctos, Capra capra, Cervus elaphus, Sus scrofa, Equus hydruntinus, Equus* sp., *Saiga tatarica*. Из них 11 видов следует отнести к категории степных, 6 — лесных, 10 — луговых и эвритопных видов, а один вид — *Panthera spelaea* — можно считать реликтом плейстоценового комплекса.

По количеству видов преобладает степная группа, но если учитывать доминантов, то картина получается другой. Доминантами в этом сообществе среди мелких млекопитающих являются луговой вид *Cricetus cricetus* и лесной *Apodemus sylvaticus*, а среди крупных — S*aiga tatarica, Cervus elaphus, Sus scrofa*.

Анализ состава фауны и структуры населения млекопитающих предгорного Крыма показывает, что, как и на Среднем Урале, здесь в позднем дриасе (Younger Dryas) существовало сообщество, прямых аналогов которому найти невозможно ни в плейстоцене, ни в голоцене. Такое сообщество являлось переходным между плейстоценовыми и голоценовыми комплексами и несет в себе черты экотона, в котором сосуществовали элементы разных современных зональных комплексов, преимущественно степных и лесных.

Таблица 4.4. Характеристики основных групп местонахождений (1, 2, 3). Частота встречаемости в кластере индикаторных видов показана в %
Table 4.4. Characteristics of the basic site groups (1, 2, 3). Frequency of occurrence of claster indicators shown in %

Таксоны	Кластеры			M-L Хи-кваарат	p
	1	2	3		
Ochotona pusilla – степная пищуха	0	0	100	18,2	0,0001
Lepus europaeus – заяц-беляк	0	0	60	7,8	0,02
Spermophilus superciliosus – суслик «суперцилиозус»	0	0	40	4,8	0,09
Allactaga major – большой тушканчик	0	0	60	7,8	0,02
Cricetus cricetus – обыкновенный хомяк	0	40	80	7,4	0,02
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	0	0	40	4,8	0,09
Apodemus sylvaticus – лесная мышь	0	0	60	7,8	0,02
Ellobius talpinus – обыкновенная слепушонка	0	0	40	4,8	0,09
Cricetulus migratorius – серый хомячок	0	0	40	6,3	0,09
Lagurus lagurus – степная пеструшка	0	0	40	4,8	0,09
Eolagurus luteus – желтая пеструшка	0	0	40	4,8	0,09
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка	0	0	60	7,8	0,02
Arvicola terrestris – воаяная полевка	0	0	60	7,8	0,02
Microtus arvalis – обыкновенная полевка	0	0	60	7,8	0,02
Vulpes vulpes – обыкновенная лисица	0	0	40	4,8	0,09
Ursus arctos – бурый меаве́аь	0	0	40	4,8	0,09
Megaloceros – гигантский олень	0	80	0	11,7	0,002

Для всех таксонов млекопитающих (% - встречаемость в кластере)			
Таксоны	Комплексы		
	1 (4 место-нахожäения)	2 (5 место-нахожäений)	3 (5 место-нахожäений)
Sorex sp. – бурозубка	0	20	0
Talpa sp. – крот	0	0	20
Homo sapiens – человек современного типа	0	20	0
Ochotona pusilla – степная пищуха	0	0	100
Lepus tanaiticus – äонской заяц	0	20	0
Lepus europaeus– заяц-русак	0	0	60
Sciurus vulgaris – белка	0	0	20
Marmota bobak – байбак	0	20	20
Spermophilus superciliosus – суслик «суперцилиозус»	0	0	40
Spermophilus major – большой суслик	0	20	0
Castor fiber – бобр	0	20	0
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	0	0	40
Apodemus flavicollis – желтогорлая мышь	0	0	20
Apodemus sylvaticus – лесная мышь	0	0	60
Mus musculus – äомовая мышь	0	0	20
Ellobius talpinus–- обыкновенная слепушонка	0	0	40
Cricetus cricetus – обыкновенный хомяк	0	40	80
Cricetulus migratorius – серый хомячок	0	0	40
Mesocricetus newtoni – хомяк Ньютона	0	0	20
Dicrostonyx torquatus–- копытный лемминг	0	0	20
Lemmus sibiricus – сибирский лемминг	25	0	20
Lagurus lagurus – степная пеструшка	0	0	40
Eolagurus luteus – желтая пеструшка	0	0	40
Chionomys nivalis – европейская снеговая полевка	0	0	20
Clethrionomys glareolus – рыжая лесная полевка	0	0	60

Clethrionomys rutilus – красная полевка	0	0	25
Clethrionomys rufocanus – красно-серая полевка	0	0	20
Arvicola terrestris – воаяная полевка	0	0	60
Microtus agrestis – узкочерепная полевка	0	0	20
Microtus arvalis – обыкновенная полевка	0	0	60
Microtus oeconomus – полевка-экономка	0	0	20
Sicista betulina – лесная мышовка	0	0	20
Sicista subtilis – степная мышовка	0	0	20
Allactaga major – большой тушканчик	0	0	60
Nannospalax leucodon – белозубый слепыш	0	0	20
Canis lupus– волк	25	0	20
Alopex lagopus – песец	0	20	0
Vulpes vulpes – лисица	0	0	40
Vulpes corsac – лисица-корсак	0	0	20
Ursus arctos– бурый меаведь	0	0	40
Mustela erminea– горностай	0	20	0
Meles meles – барсук	0	0	20
Crocuta crocuta spelaea – пещерная гиена	0	0	20
Lynx sp. – рысь	0	0	20
Panthera spelaea – пещерный лев	0	0	20
Mammuthus primigenius – мамонт	50	0	0
Equus sp. – лошадь	50	20	40
Equus hydruntinus – плейстоценовый осел	0	0	20
Sus scrofa – кабан	50	0	0
Megaloceros giganteus – гигантский олень	0	80	0
Cervus elaphus – благородный олень	25	0	40
Rangifer tarandus – северный олень	25	20	0
Capreolus capreolus – косуля	0	20	40
Bison priscus – первобытный бизон	0	20	0

Capra sp. – козел	25	0	20
Rupicapra sp. – серна	0	0	20
Saiga tatarica – сайга	0	20	40

Заключение

В заключение необходимо вернуться к главному вопросу, обсуждаемому для млекопитающих позднего дриаса: насколько те фауны, которые известны для отдельных регионов, сохраняют облик плейстоценовых сообществ или же они близки к голоценовым — и как из этого показателя, варьирующего в разных регионах, складывается общая для Европы картина.

Анализ приведенных данных показывает, что своеобразная черта плейстоценовых сообществ — одновременное присутствие трех групп элементов: 1) видов, характерных только для плейстоцена *(Mammuthus primigenius, Panthera spelaea, Bison priscus*), 2) ныне тундровых и 3) ныне степных видов — для времени позднего дриаса (Younger Dryas) не выявлена на территории Европы нигде. Таким образом, если признавать, что здесь в позднем плейстоцене существовал своеобразный зональный комплекс, то в это время он уже распался окончательно. В отдельных районах сохраняются реликтовые популяции плейстоценовых видов. Так, на севере и востоке Восточной Европы имеются единичные датированные находки *Mammuthus primigenius*, для Южного Урала — *Bison priscus*, для Крыма — *Panthera spelaea*. Гигантский олень *Megaloceros giganteus* продолжал обитать на севере Европы, на Среднем и Южном Урале. Сочетание тундровых и степных элементов встречается только на севере, в горах Западной Европы и на Среднем Урале, но тундровые виды и там теряют положение доминантов, переходя в категорию редких или даже очень редких видов. Степные виды продолжали обитать значительно севернее границ их современного распространения. Лесные компоненты фаунистических комплексов еще не оформились в зональный элемент, но постепенно начинают играть заметную роль в горных районах. Криоаридный плейстоценовый комплекс по видовому составу преобразовался в преимущественно степной, с вкраплением лесных элементов и реликтовых популяций плейстоценовых и арктических элементов. Все эти особенности териокомплексов Европы позднего дриаса позволяют считать их принадлежащими к категории экотонов во времени и не дают основания отнести их ни к одному из современных зональных.

Summary

To conclude, we should return to the main question arising at the studies of mammals aged to the Younger Dryas time: whether the mammal communities known from different regions mainly retain the features of the Late-Pleistocene faunas, or they reveal more similarity to the later Holocene faunas, and how should we reconstruct

the picture that might seem general for Europe, based on peculiar features of the different regions.

It is acknowledged, that originality of the Pleistocene communities is due to simultaneous presence of three elements [groups of species], namely: 1) the species that were characteristic only of the Pleistocene time (*Mammuthus primigenius, Panthera spelaea, Bison priscus*, etc.); 2) species now inhabiting tundra zone; 3) those which now occupy the steppes. Analysis of the available data has shown that neither associations of the Younger Dryas time found all over Europe demonstrate this complex of features. Thus, if we admit that peculiar biota complex existed during the Pleistocene time, we should propose, that it had collapsed by the period we discuss here. However, in some regions, relic populations of the Pleistocene species were found to retain. In the north and east of the Eastern Europe, there have been registered unique finds (with ^{14}C dates) of *Mammuthus primigenius* bones, in the South Urals — *Bison priscus* remains, in the Crimea — those of *Panthera spelaea. Megaloceros giganteus* was found to retain in the north of Europe, in the Middle and South Urals. Combination of tundra and steppe elements in the faunas was registered only in the north and mountains of Western Europe, and in sites of the Middle Urals, but the tundra species there also showed failing their dominance, turning to become rare and very rare. The steppe forms were still found further northwards from their modern ranges. Forest elements had not formed the zonal complex yet, but their role already turned noticeable in the elevated regions.

By the species composition, the cryo-arid complex turned to look similar to the steppe one, but added with some forest elements, some relic populations of the Pleistocene time, and few arctic elements. All these features of the Younger Dryas mammal communities in Europe make to regard them to the category of temporal ecotones, finding neither analogs among modern zonal associations.

4.5. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал–бореал) (Preboreal–Boreal — PB–BO) (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.)

П.А. Косинцев

4.5. Mammal assemblages during the Early Holocene (Preboreal–Boreal — PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP)

Pavel Kosintsev

Согласно стратиграфической шкале четвертичной системы Европы голоцен начинается с пребореала. Его нижнюю границу с поздним дриасом мы проводим на уровне 10,2 тыс. л. н. Пребореал является первым периодом голоцена и характеризуется неустойчивым климатом. Он состоит из двух фаз — раннепребореального потепления (10,2–10,0 тыс. л. н.) и позднепребореального похолодания (10,0–9,2 тыс. л. н.). Граница между пребореалом и бореалом датируется ~9,2 тыс. л. н. Бореал характеризуется более теплым и стабильным климатом по сравнению с пребореалом. Но и он был неоднороден в климатическом отношении. В бореальном периоде выделяют раннебореальное потепление (9,2–8,9 тыс. л. н.), среднебореальный термический максимум (8,9–8,3 тыс. л. н.) и позднебореальное похолодание (8,3–8,0 тыс. л. н.). Граница между бореалом и атлантиком находится ~8,0 тыс. л. н.

Основные современные природные зоны сформировались в пребореале и бореале. Климат в течение пребореала и бореала испытывал заметные колебания. Однако, в сравнении с предыдущим интервалом — поздним дриасом и следующим интервалом — атлантиком, он был относительно однородным. Природный процесс в это время имел одно направление — перестройки плейстоценовых ландшафтов в голоценовые. Часто оба периода (пребореал и бореал) объединяют в один, называя его ранним голоценом. Именно поэтому фаунистические комплексы из местонахождений пребореала и бореала в данном исследовании рассматриваются вместе. Всего нами были проанализированы данные о видовом составе фаун из 142 местонахождений PB–BO.

В результате проведенной классификации материалов из раннеголоценовых местонахождений млекопитающих Европы было выделено шесть кластеров (рис. 4.84). Анализ географического положения местонахождений показывает следующее: местонахождения, образовавшие первые три кластера, расположены в северной половине Европы; местонахождения, образовавшие четвертый кластер, находятся в центральных и южных районах Европы, к западу от Волги; местонахождения, образовавшие пятый и шестой кластеры, расположены в южной половине Европы и на Кавказе (рис. 4.85). Таким образом, можно выделить ареалы «северных» фаун, фаун средней части Европы и «южных» фаун, включая фауны гор юга Европы.

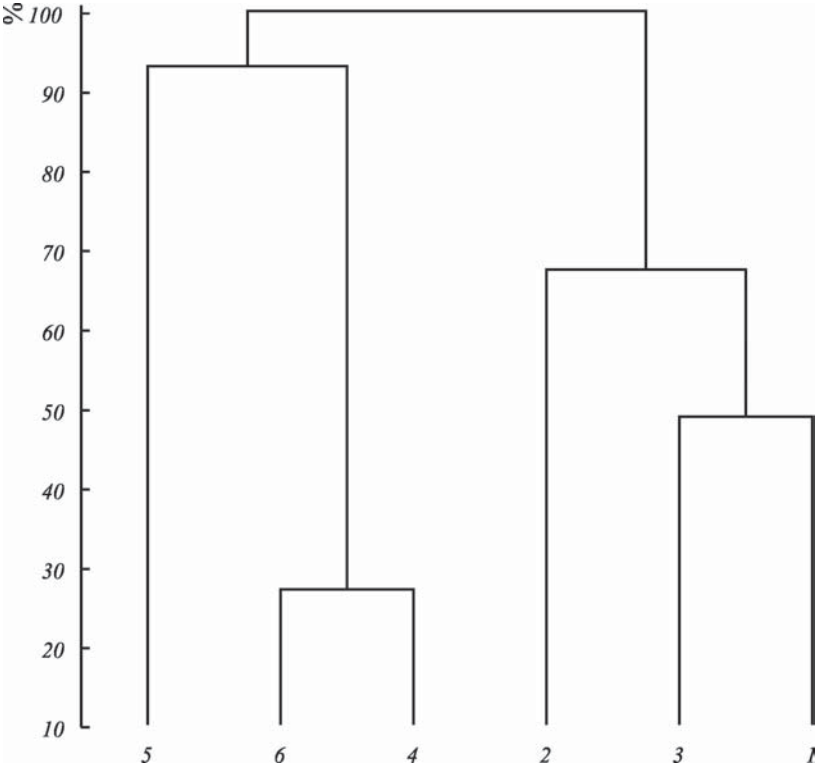


Рис. 4.84. Дендрограмма кластеров фаун млекопитающих пребореала–бореала.
Fig. 4.84. Dendrogram of clusters of Preboreal–Boreal mammal faunas.

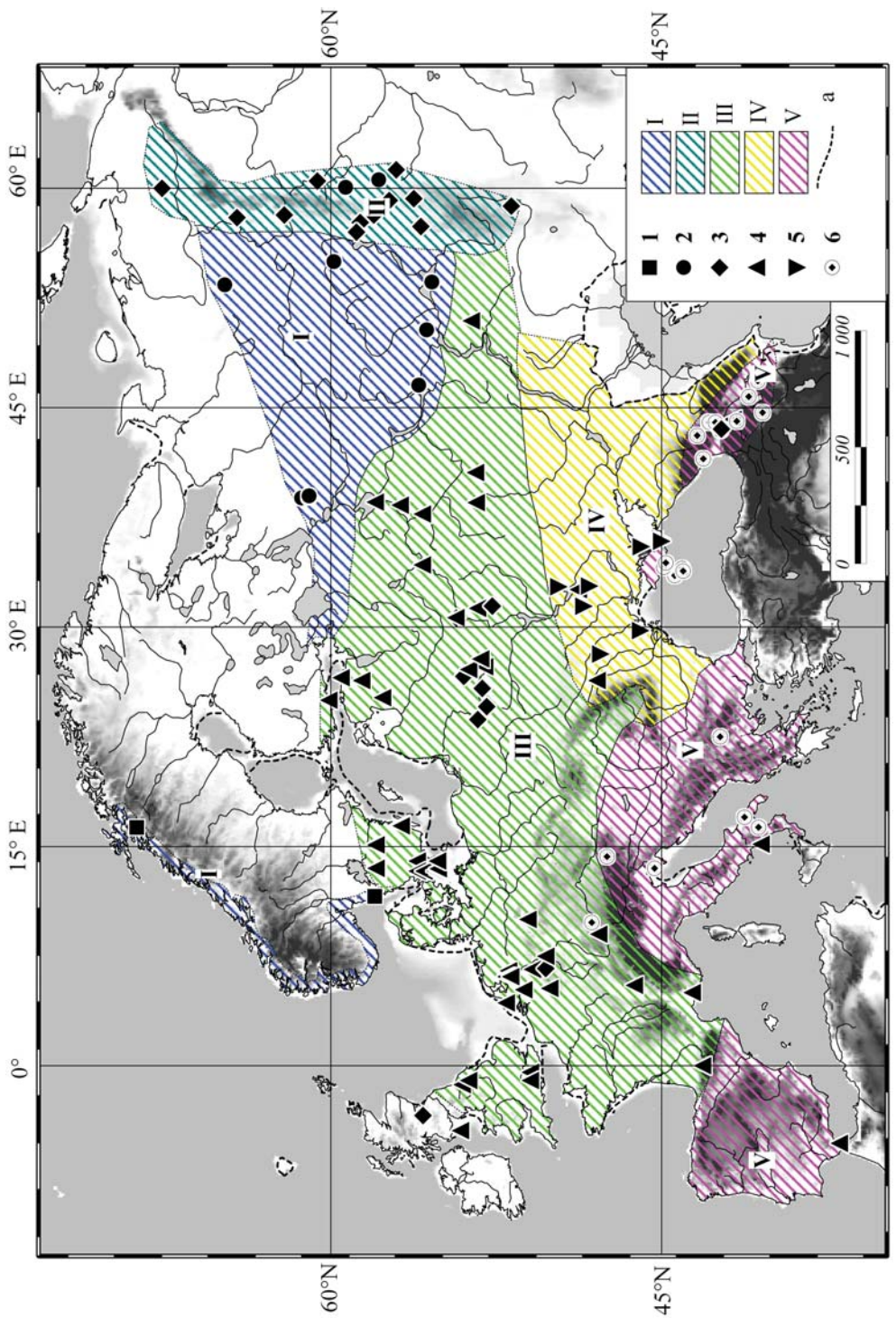
Был проведен анализ фаунистических сообществ (комплексов), образовавших каждый кластер. Для каждой группы рассматривалось два параметра — видовой состав (табл. 4.5) и ареал (рис. 4.85). В видовом составе выделялось три группы видов: *виды-индикаторы* — это виды, которые внесли наибольший вклад в формирование данного кластера; *типичные виды* — виды, остатки которых найдены во многих местонахождениях; *другие виды* — виды, остатки которых найдены в единичных местонахождениях. Основой для анализа групп фаун были первые две группы видов (табл. 4.6). Характеристика и интерпретация групп фаун проводилась на основе ландшафтной и биотопической приуроченности видов-индикаторов и типичных видов. Только в анализ четвертой группы фаун (кластер 4) из-за малочисленности этих видов были включены другие виды.

В первый кластер вошли два местонахождения из Скандинавии (рис. 4.85). Видом-индикатором этой группы является белый медведь — *Ursus maritimus*. Кроме медведя в составе кластера присутствуют всего 5 видов (табл. 4.6), среди которых были представители тундрового, лесного комплексов и интразональные виды. Объем имеющегося материала не позволяет обосновать выделение указанных местонахождений в самостоятельный фаунистический комплекс.

Ко второму кластеру относятся 11 местонахождений. Видами-индикаторами здесь были представители фауны бореальных лесов. Необычным может показаться наличие среди них песца. Однако, учитывая переходный характер фаун и растительности этого времени, присутствие песца вполне объяснимо. Следует отметить, что в число типичных видов входит лисица, которая позднее заменит песца в составе данного териокомплекса. Местонахождения с локальными фаунами второго кластера занимают достаточно четко очерченную территорию на северо-востоке Европы (рис. 4.85), а их состав отражает ранний этап формирования современного фаунистического комплекса таежных хвойных и хвойно-мелколиственных лесов Европы.

Третья группа локальных фаун (кластер 3) включает 21 местонахождение. Для нее характерно большое количество видов-индикаторов (табл. 4.5), относящихся к разным экологическим группам. Они включают: группу видов сухих открытых ландшафтов (с *Ochotona pusilla, Lagurus lagurus, Cricetulus migratorius*); холодовыносливых видов открытых ландшафтов (с *Lemmus, Dicrostonyx torquatus, Microtus gregalis, Alopex lagopus*) (рис. 4.86–4.91); виды мезофитных биотопов лесостепи и степи — с *Cricetus cricetus*; группу видов тайги и смешанных лесов (с *Clethrionomys, Myopus schisticolor, Sicista betulina*); группу интразональных видов (с *Arvicola terrestris, Microtus oeconomus, M. agrestis*). Местонахождения этого кластера встречаются по всей Европе между 50 и 55° с.ш., но наиболее типичным местом распространения данного комплекса является Урал. В целом, эти локальные и региональные фауны характеризуются как переходные от териокомплексов позднего плейстоцена к териокомплексам голоцена. В их составе еще сохраняются позднеплейстоценовые реликтовые виды, один из которых вымрет (*Megaloceros giganteus*), а ареалы остальных позднее сократятся и сдвинутся в разных направлениях: 1) к северу (*Dicrostonyx torquatus, Lemmus, Microtus gregalis, Alopex lagopus*) и 2) к югу (*Ochotona pusilla, Lagurus lagurus, Cricetulus migratorius, Microtus gregalis*). Вместе с этими млекопитающими в состав фаун уже входили виды, характерные для голоценового фаунистического комплекса (полевки рода *Clethrionomys, Cricetus cricetus, Arvicola terrestris, Sicista betulina*). Кроме них, в составе этих фаун присутствовала большая группа млекопитающих лесостепных и лесных ландшафтов: *Sciurus vulgaris, Apodemus, Lynx, Gulo gulo, Martes zibellina, Sus scrofa, Cervus elaphus, Alces alces* (табл. 4.6, рис. 4.92–4.94), которые были характерны и для голоценового комплекса.

Четвертая группа (кластер 4) образована 77 местонахождениями. Видом-индикатором этой группы является *Bos primigenius*. Местонахождения с *Mammuthus primigenius* — единичны. Типичных видов также немного: *Castor fiber, Sus scrofa, Cervus elaphus*. Однако общее число видов весьма велико, и среди них доминируют млекопитающие, характерные для лесостепи и широколиственных лесов: *Lepus europaeus, Apodemus, Glis glis, Eliomys quercinus, Martes martes, Meles meles,*


0°
15° E
30° E
45° E
60° E
60°N
45°N
I
II
III
IV
V
a
1
2
3
4
5
6
0
500
1 000

Felis sylvestris, Lynx, Capreolus capreolus, Bison bonasus, Equus (Equus) sp. (табл. 4.6). Данный фаунистический комплекс занимал среднюю часть всей Европы (см. рис. 4.85). Необычным для этой группы фаун является присутствие мамонта в группе видов-индикаторов. Это объясняется тем, что на территории Европы имеется только 2 местонахождения остатков мамонта голоценового возраста — на севере Русской равнины и в Прибалтике (Яшина, 2002; Stuart *et al*., 2002). Именно такое малое число находок этого вида в голоцене и обусловило включение его в состав видов-индикаторов.

На основании видового состава фаун этой группы (табл. 4.6) можно полагать, что они отражают ранние этапы формирования териокомплексов широколиственных лесов и лесостепи. Эти териокомплексы различаются главным образом не качественным, а количественным составом. Поэтому анализ только видового состава фаун не мог выявить их внутреннюю структуру. Отметим, что в локальных фаунах присутствуют реликты плейстоценового комплекса, большая часть которых связана с перигляциальными открытыми ландшафтами, — *Microtus gregalis, Megaloceros giganteus, Rangifer tarandus, Saiga tatarica, Equus hydruntinus, E. hemionus*. Но остатки этих видов малочисленны и найдены в единичных местонахождениях.

Пятая группа локальных фаун (кластер 5) включает 8 местонахождений. Она характеризуется следующими видами-индикаторами: *Bison bonasus, Bos primigenius, Equus (Equus)* sp. и *Equus hydruntinus.* В группу типичных видов входят: *Castor fiber, Sus scrofa, Cervus elaphus, Saiga tatarica* (табл. 4.5). Ареал этой группы локальных фаун занимал южную часть Восточной Европы. Здесь были представлены виды, характерные для степных ландшафтов (*Bos primigenius, Equus (Equus)* sp., *E. hydruntinus, Saiga tatarica*), а также для широколиственных и пойменных лесов (*Castor fiber, Bison bonasus, Cervus elaphus*). Таким образом, речь идет о териокомплексе европейских степей, сложившемся в основных чертах уже в начале голоцена.

Шестая группа фаун (кластер 6) образована 23 местонахождениями. Для нее характерен многочисленный и разнообразный состав видов-индикаторов и типичных видов (табл. 4.5). Местонахождения с фаунами этой группы находятся в горных районах юга Европы: на Кавказе, в Крыму, на Балканах, в Альпах, на

Рис. 4.85. Комплексы млекопитающих пребореала–бореала (<10,2 – >=8,0 тыс. л.н.): I — бореальных лесов с участками тундровой растительности; II — тундро-лесостепи Уральских гор; III — лесостепи с участками тундровой растительности; IV — степи и лесостепи; V — средиземноморский горно-лесной комплекс; 1–6 — местонахождения различных кластеров; а — береговая линия.

Fig. 4.85. Mammal assemblages of Preboreal–Boreal (<10.2 – >=8.0 kyr BP): I — boreal forest and tundra assemblage; II — tundra – forest-steppe assemblage of the Urals; III — assemblage of forest-steppe with «islands» of tundra communities; IV — forest-steppe and steppe assemblage; V — Mediterranean mountain forest assemblage; 1–6 — the localities related to the different clusters; a — coast line.

Рис. 4.86. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* в пребореале–бореале. Здесь и далее: а — береговая линия.
Fig. 4.86. Steppe pika *Ochotona pusilla* localities in Preboreal–Boreal: a — coast line.

Рис. 4.87. Местонахождения серого хомячка *Cricetulus migratorius* в пребореале–бореале.
Fig. 4.87. Grey hamster *Cricetulus migratorius* localities in Preboreal–Boreal.

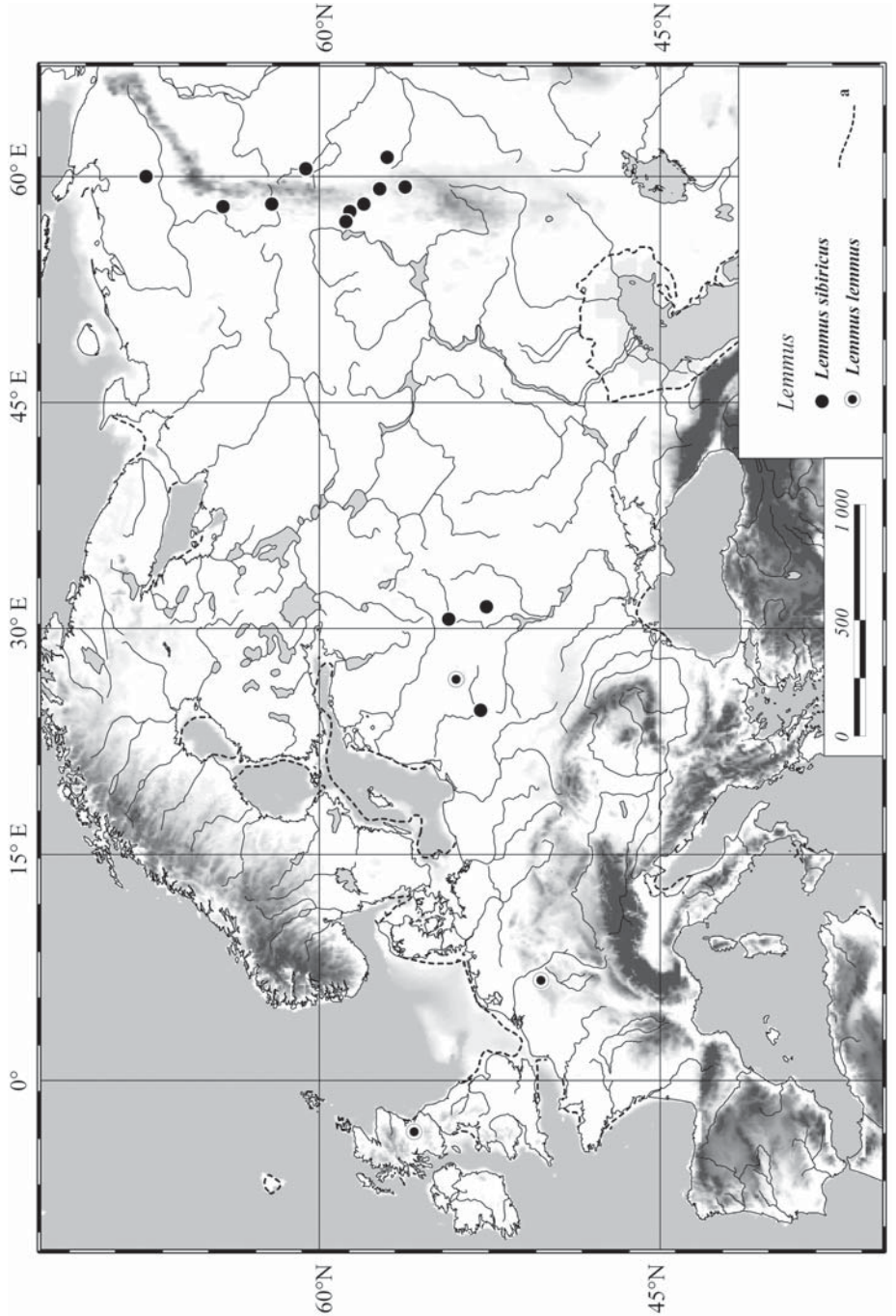


Рис. 4.88. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus* в пребореале–бореале.
Fig. 4.88. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* localities in Preboreal–Boreal.

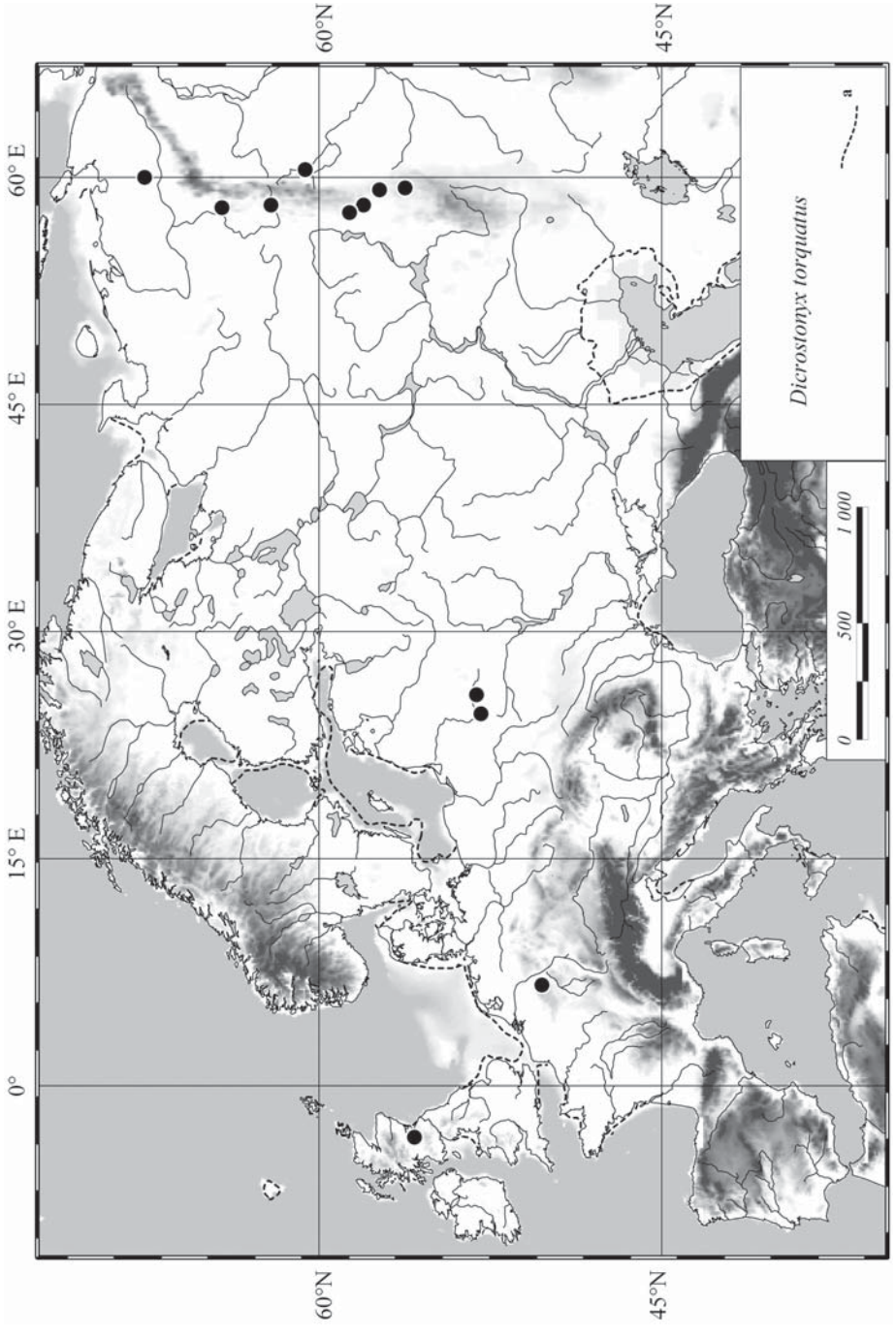


Рис. 4.89. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* в пребореале–бореале.
Fig. 4.89. Collar lemming *Dicrostonyx torquatus* localities in Preboreal–Boreal.

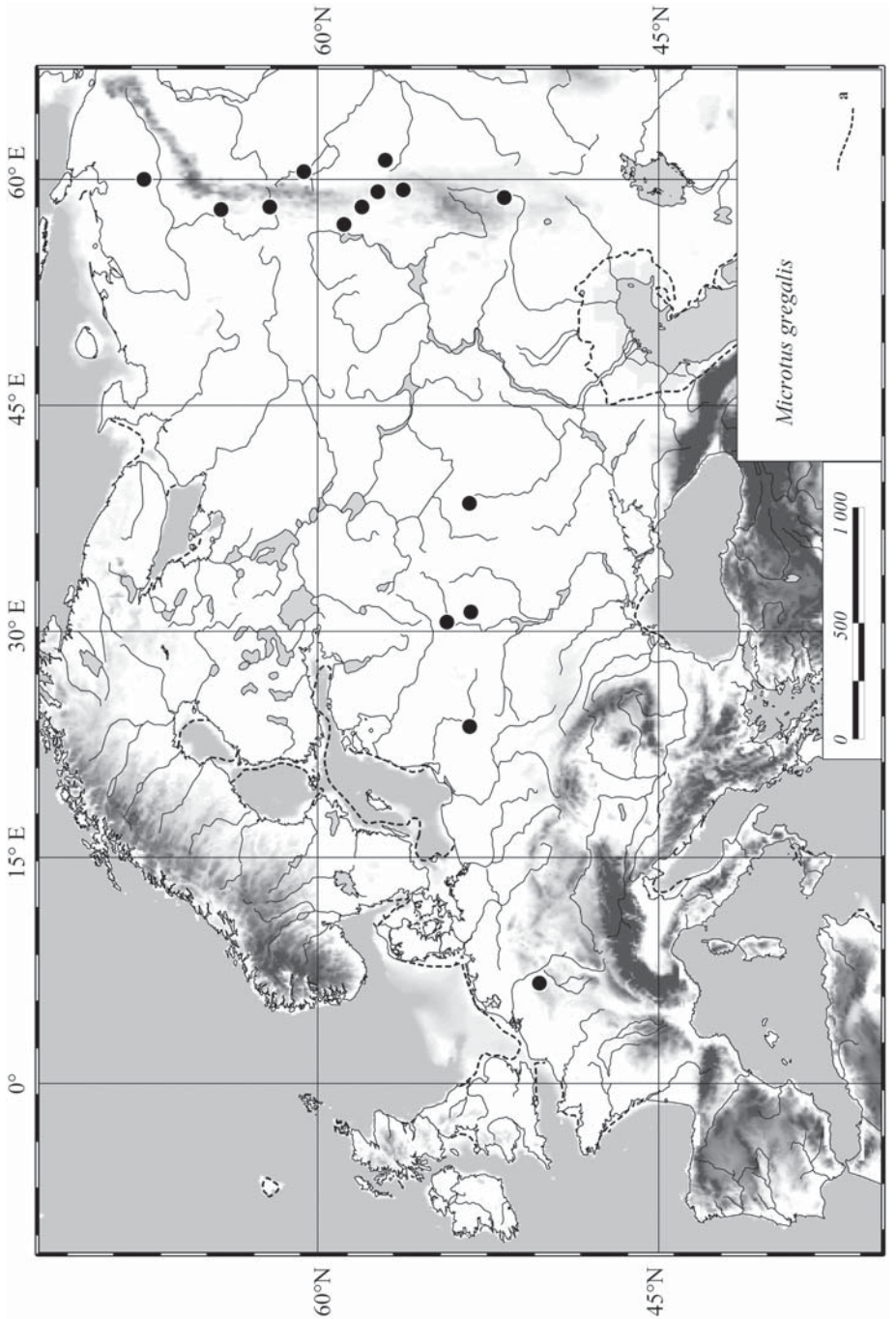


Рис. 4.90. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus gregalis* в пребореале–бореале.
Fig. 4.90. Narrow-skulled vole *Microtus gregalis* localities in Preboreal–Boreal.

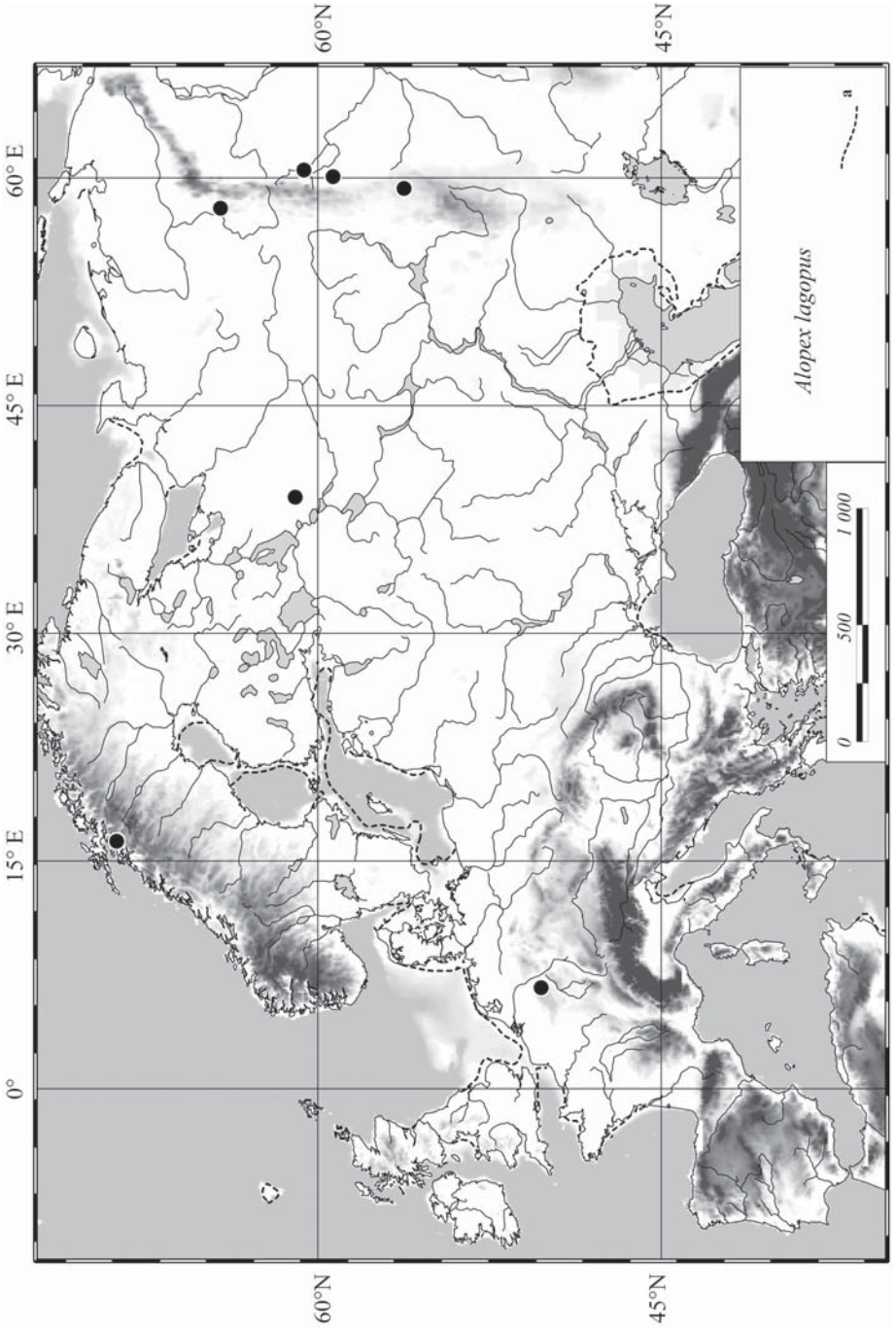


Рис. 4.91. Местонахождения песца *Alopex lagopus* в пребореале–бореале.
Fig. 4.91. Polar fox *Alopex lagopus* localities in Preboreal–Boreal.

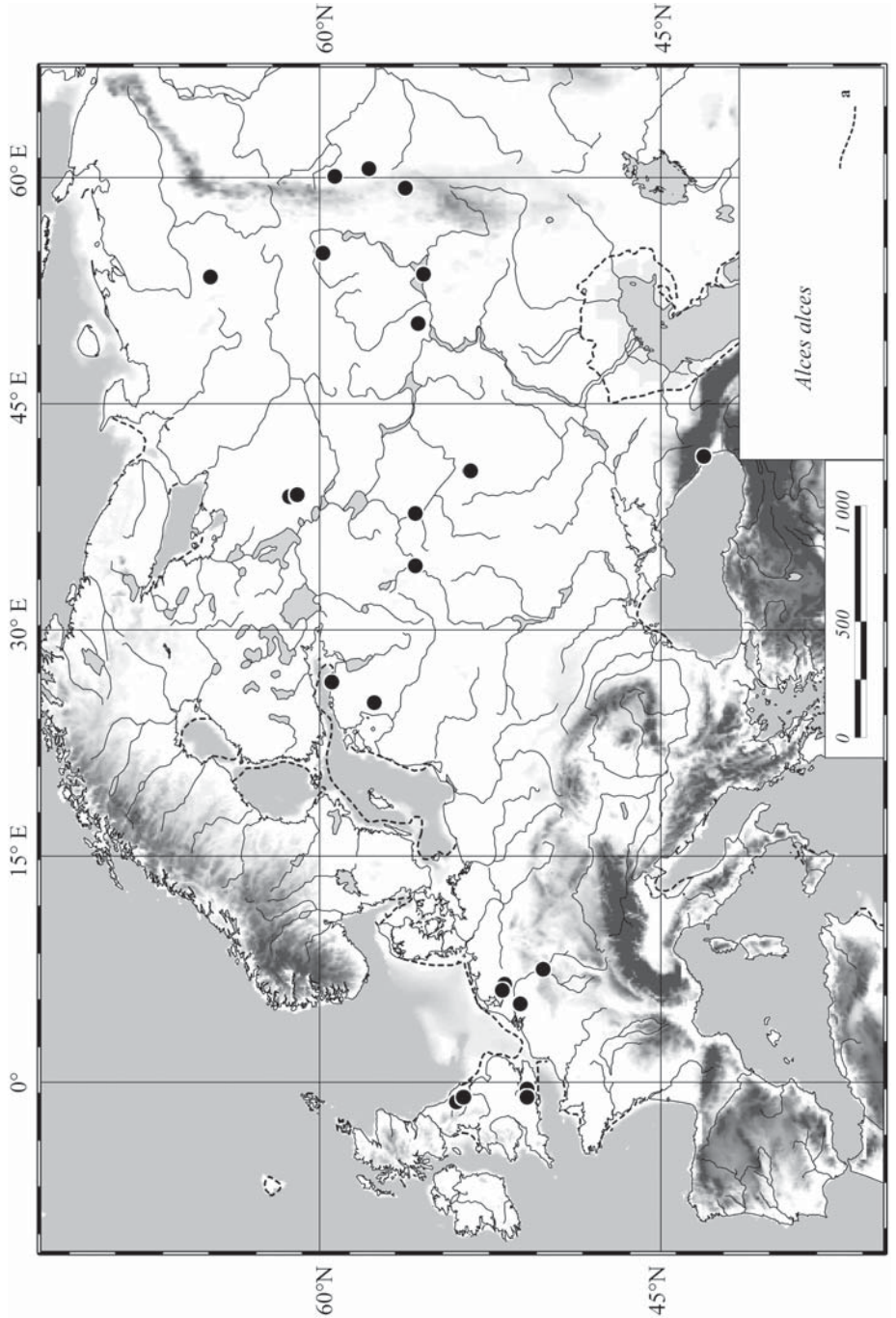


Рис. 4.92. Местонахождения лося *Alces alces* в пребореале–бореале.
Fig. 4.92. Elk *Alces alces* localities in Preboreal–Boreal.

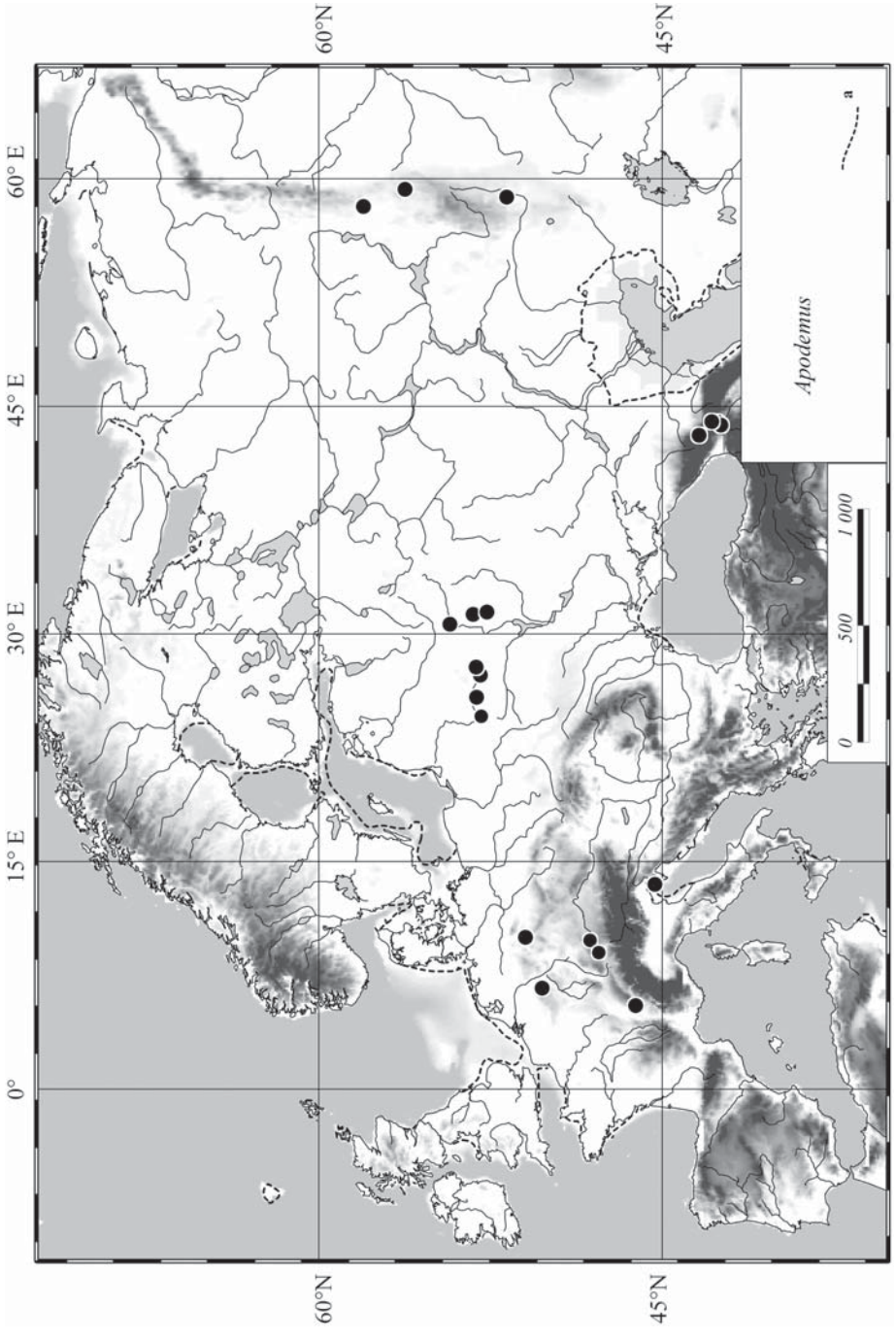


Рис. 4.93. Местонахождения лесной мыши *Apodemus* в пребореале–бореале.
Fig. 4.93. Forest mice *Apodemus* localities in Preboreal–Boreal.

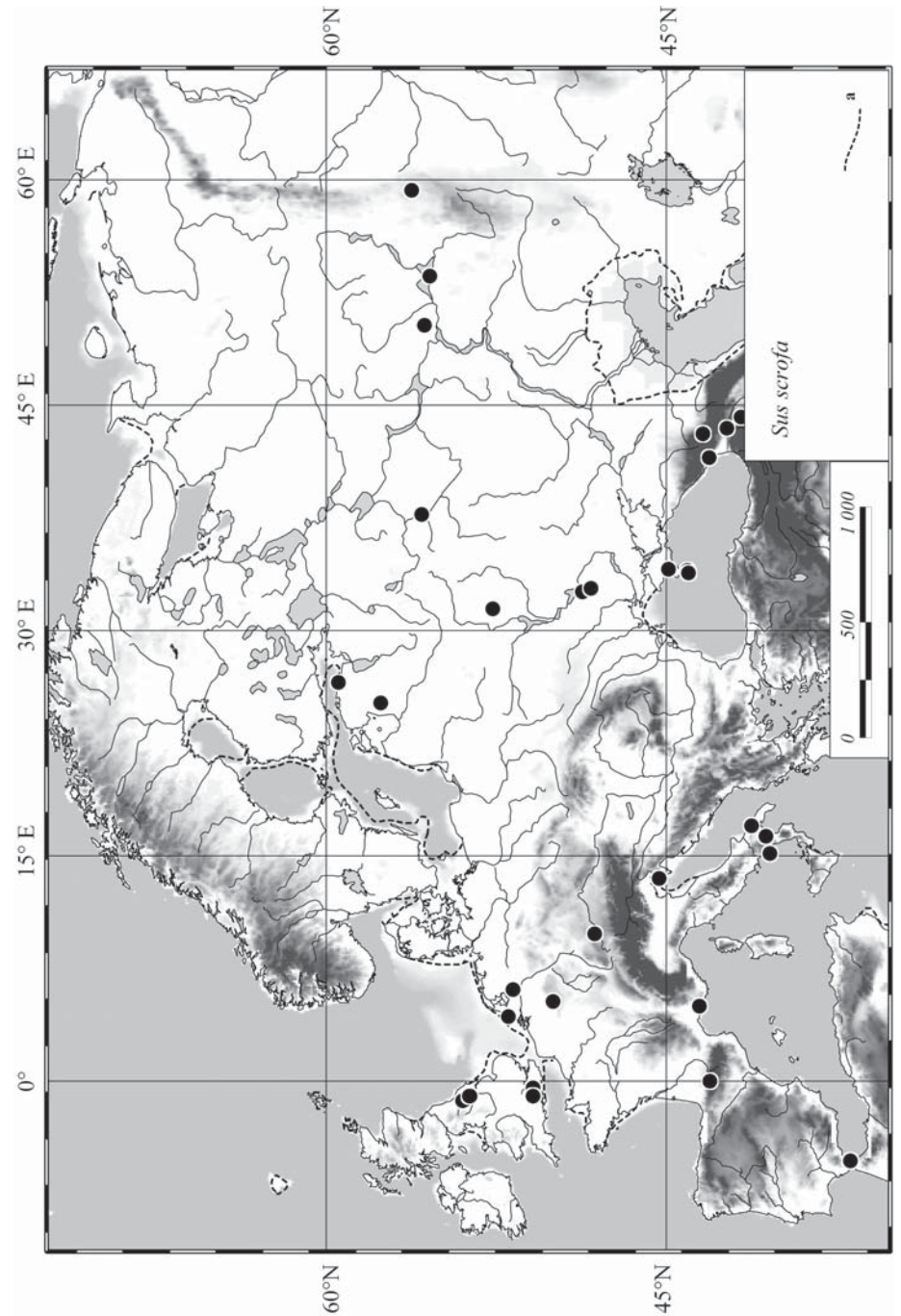


Рис. 4.94. Местонахождения кабана *Sus scrofa* в пребореале–бореале.
Fig. 4.94. Wild boar *Sus scrofa* localities in Preboreal–Boreal.

Апеннинах. В состав фаун входят виды самых разных ландшафтных и биотопических групп. Среди видов-индикаторов есть млекопитающие лесных и лесостепных ландшафтов — *Ursus arctos, Martes martes, Sus scrofa*; животные лесостепных ландшафтов — *Lepus europaeus, Cricetus cricetus, Meles meles, Cervus elaphus, Capreolus capreolus*; степных ландшафтов — *Marmota paleocaucasica, Cricetulus migratorius, Mesocricetus raddei*; интразональные виды — *Arvicola terrestris, Canis lupus, Vulpes vulpes* и, конечно, млекопитающие, связанные с горными ландшафтами, — *Prometheomys schaposchnikovi, Chionomys nivalis, Microtus major, Rupicapra rupicapra, Ovis*. Среди них часть видов являются эндемиками. Из плейстоценовых реликтов в составе фаун этой группы можно отметить только *Marmota paleocaucasica* на Кавказе и *Equus hydruntinus* на Балканах, Апеннинах и в Крыму. Такое разнообразие видов связано с мозаичностью ландшафтов горных районов. Таким образом, шестая группа фаун характеризует териокомплексы гор юга Европы.

Анализ видового состава региональных фаун пребореала–бореала показал существование в это время на территории Европы пяти териокомплексов (см. рис. 4.85). Три из них представляют собой ранние этапы формирования основных зональных териокомплексов Европы в голоцене: степного, бореальных лесов и еще не дифференцировавшихся комплексов широколиственных лесов и лесостепей. Четвертый териокомплекс, связанный с горами юга Европы и Кавказом, сформировавшись в начале голоцена, оставался почти неизменным на всем его протяжении. Пятый териокомплекс (третья группа фаун) имеет ярко выраженный переходный характер между плейстоценовыми и голоценовыми фаунами и существовал относительно короткое время. Только в горных районах Урала он сохранялся достаточно продолжительное время.

Плейстоценовые реликты

Общим признаком для рассмотренных териокомплексов является наличие в их составе плейстоценовых реликтов (рис. 4.95). К этой группе отнесены виды, которые в конце плейстоцена обитали на значительной части территории Европы, пережили переход от позднего дриаса к пребореалу. Позднее они значительно сократили свои ареалы, вымерли или трансформировались в другие виды. Эти виды представлены несколькими ландшафтными группировками. Это в основном млекопитающие степных ландшафтов: *Ochotona pusilla, Marmota bobak, Marmota paleocaucasica, Spermophilus, Allactaga major, Allocricetulus eversmanni, Cricetulus migratorius, Mesocricetus planicola, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Vulpes corsac, Mustela eversmanni, Equus hydruntinus, E. hemionus, Saiga tatarica, Gazella subgutturosa, вероятно, Bison priscus.* Значительно меньше «тундровых» видов: *Dicrostonyx torquatus, Lemmus, Microtus middendorfi, Alopex lagopus, Rangifer tarandus, Ovibos pallantis*. Мало видов лесостепных ландшафтов — *Lepus tanaiticus, Megaloceros giganteus*. Отдельную группу образуют реликты: *Ursus deningeri, Microtus gregalis, Mammuthus primigenius.* В составе разных терио-

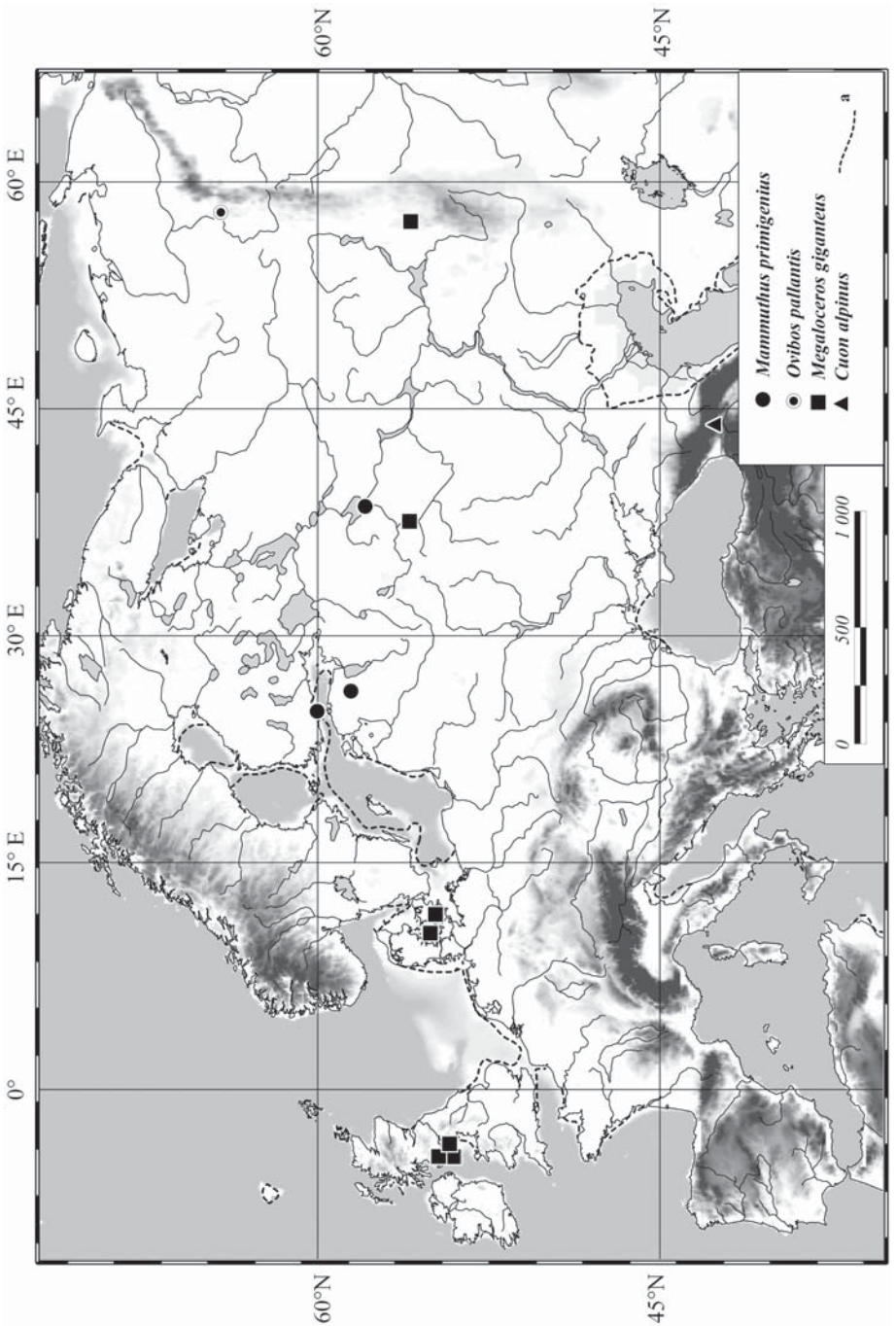


Рис. 4.95. Местонахождения мамонта *Mammuthus primigenius*, овцебыка *Ovibos pallantis*, гигантского оленя *Megaloceros giganteus* и красной собаки *Cuon alpinus* в пребореале–бореале: а — береговая линия.

Fig. 4.95. Mammoth *Mammuthus primigenius*, musk ox *Ovibos pallantis*, giant deer *Megaloceros giganteus*, and red dog *Cuon alpinus* localities in Preboreal–Boreal: a — coast line.

комплексов количество реликтовых видов было различным. Больше всего их, естественно, было в составе переходного териокомплекса (группа фаун 3) — двадцать видов. В недифференцированном териокомплексе широколиственных лесов и лесостепи (группа фаун 4) — семь реликтовых видов; в териокомплексе бореальных лесов (группа фаун 2) — четыре вида; в степном териокомплексе (группа фаун 5) — два вида и в териокомплексе гор юга Европы (группа фаун 6) — восемь видов.

Историческая судьба отдельных реликтовых видов была различной. У подавляющего большинства этих млекопитающих произошло сокращение ареалов. У части видов ареалы сократились и сместились к северу и северо-востоку (*Dicrostonyx torquatus, Lemmus lemmus, L. sibiricus, Microtus gregalis, M. middendorfi, Alopex lagopus, Rangifer tarandus, Mammuthus primigenius*); у других видов — к югу и юго-востоку (*Ochotona pusilla, Marmota bobak, Allactaga major, Allocricetulus eversmanni, Cricetulus migratorius, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Vulpes corsac, Mustela eversmanni, Saiga tatarica, Gazella subgutturosa, Equus hydruntinus, E. hemionus*); у некоторых млекопитающих — к востоку (*Lepus tanaiticus, Megaloceros giganteus*). Ареал *Microtus gregalis* оказался разорванным на северную и южную части. При этом ареалы некоторых видов сократились и оказались за пределами Европы (*Microtus middendorfi, Mammuthus primigenius, Gazella subgutturosa, Equus hemionus*). Вымерли в течение раннего голоцена, вероятно, и три млекопитающих из входивших в состав териофауны Европы этого периода — *Marmota paleocaucasica, Ovibos pallantis* и *Mammuthus primigenius.* В этот же период, вероятно, преобразовались в другие виды *Spermophilus superciliosus, Mesocricetus planicola и Bison priscus*.

В некоторых районах Европы в раннем голоцене сохранялся комплекс реликтовых видов. Одним из таких районов был Урал (Кузьмина и др., 2001; Косинцев, 2003; Тетерина, 2003; Фадеева, 2003; Яковлев, 2003; Смирнов, Кузьмина, 2005). На Северном Урале этот комплекс включал четырнадцать видов, на Среднем Урале — тринадцать, на Южном Урале — шесть видов (табл. 4.7). Это тундростепные виды, характерные для мамонтовой фауны позднего плейстоцена. В конце раннего – в среднем голоцене ареалы этих млекопитающих будут «раздвинуты» формирующейся лесной зоной: ареалы *Dicrostonyx torquatus, Lemmus sibiricus, Microtus middendorfi, Alopex lagopus* сдвинулись на север; ареалы *Ochotona pusilla, Spermophilus, Marmota bobak, Cricetulus migratorius, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Mustela eversmanni, Equus (Equus), Bison, Saiga tatarica* сместились на юг; ареал *Microtus gregalis* распался и в результате появились два подвида — северный (*M. g. major*) и южный (*M. g. gregalis*). Шесть видов — *Lepus tanaiticus*, *Spermophilus superciliosus*, *Coleodonta antiquitatis*, *Megaloceros giganteus, Bison priscus* и *Ovibos pallantis* исчезнут (вымрут) в течение пребореала–бореала или позднее.

В других областях Европы в пребореале также сохранятся некоторые плейстоценовые реликты: *Ochotona pusilla, Lepus timidus, Dicrostonyx torquatus,*

Lemmus lemmus, Rangifer tarandus — на территории Англии и Ирландии (Coard, Chamberlain, 1999; Stuart, 1982); *Ochotona pusilla, Spermophilus, Dicrostonyx, Lemmus* — в Белоруссии (Motuzko, Ivanov, 1996). *Rangifer tarandus* сохранялся в пребореале на севере Пиренейского полуострова (Altuna, 1999), в Карпатах продолжал обитать *Equus hydruntinus* (Bartosiewicz, 1999), а в Крыму — *Ochotona pusilla, Equus hydruntinus* и *Saiga tatarica* (Benecke, 1999).

Таблица 4.5. Индикаторные виды млекопитающих, относящиеся к разным териокомплексам (кластерам). Встречаемость таксонов приведена в %
Table 4.5. Indicator mammal taxa related to the different mammal assemblages (clusters) (% indicates the occurrence in the cluster)

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	2	11	21	77	8	23	
Erinaceus sp. – ёж	0,0	0,0	0,0	3,90	0,0	17,39	-
Desmana moschata – выхухоль русская	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Talpa sp. – крот	0,0	9,09	4,76	9,09	0,0	21,74	-
Sorex araneus – бурозубка обыкновенная	0,0	0,0	0,0	6,49	0,0	4,35	-
Sorex minutus – бурозубка малая	0,0	0,0	0,0	3,90	0,0	4,35	
Sorex sp. – бурозубки	0,0	0,0	19,05	6,49	0,0	8,70	-
Crocidura suaveolens – белозубка малая	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	0,0	-
Crocidura leucodon – белозубка белобрюхая	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	4,35	-
Neomys fodiens – кутора	0,0	0,0	4,76	2,60	0,0	8,70	-
Oryctolagus cuniculus – кролик	0,0	0,0	0,0	2,60	0,0	0,0	-
Lepus timidus – заяц-беляк	0,0	**54,55**	14,29	2,60	0,0	13,04	0,0004
Lepus europaeus – заяц-русак	0,0	9,09	0,0	10,39	0,0	**47,83**	0,0001
Ochotona alpina – пищуха алтайская	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	0,0	-
Ochotona pusilla – пищуха степная	0,0	0,0	**38,10**	0,0	0,0	0,0	<0,00001
Sciurus vulgaris – белка обыкновенная	0,0	18,18	19,05	7,79	0,0	0,0	-
Spermophilus pygmaeus – суслик малый	0,0	0,0	14,29	0,0	0,0	4,35	-
Spermophilus superciliosus– суслик «суперцилиозус»	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	0,0	-
Spermophilus major – суслик большой	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	0,0	-

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	2	11	21	77	8	23	
Marmota bobak – сурок степной	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	0,0	-
Marmota paleocaucasica – сурок кавказский	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	26,09	0,0003
Castor fiber – бобр	0,0	**72,73**	4,76	22,08	12,50	4,35	0,0002
Muscardinus sp. – соня орешниковая	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	8,70	-
Dryomys nitedula – соня лесная	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,70	
Eliomys quercinus – соня садовая	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	4,35	-
Glis glis – соня-полчок	0,0	0,0	0,0	5,19	0,0	13,04	
Sicista subtilis – мышовка степная	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Sicista betulina – мышовка лесная	0,0	0,0	**14,29**	0,0	0,0	8,70	0,03
Allactaga major – тушканчик большой	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	8,70	-
Pygerethmus platyurus – тушканчик приаральский	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Spalax microphthalmus – слепыш обыкновенный	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	0,0	-
Apodemus sylvaticus – мышь лесная	0,0	0,0	23,81	7,79	0,0	21,74	-
Apodemus agrarius – мышь полевая	0,0	0,0	4,76	1,30	0,0	0,0	-
Apodemus flavicollis – мышь желтогорлая	0,0	0,0	4,76	7,79	0,0	4,35	-
Mus musculus – мышь домовая	0,0	0,0	4,76	5,19	0,0	4,35	-
Micromys minutus – мышь-малютка	0,0	0,0	4,76	1,30	0,0	0,0	-
Rattus sp. – крыса	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Ellobius talpinus – слепушонка обыкновенная	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	8,70	-
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Cricetulus migratorius – хомячок серый	0,0	0,0	**23,81**	0,0	0,0	**13,04**	0,0009
Mesocricetus brandti – хомяк закавказский	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,35	-
Mesocricetus raddei – хомяк Радде	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**21,74**	0,002
Cricetus cricetus – хомяк обыкновенный	0,0	0,0	**28,57**	5,19	0,0	**13,04**	0,03

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	2	11	21	77	8	23	
Prometheomys schaposchnikovi – прометеева полевка	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**26,09**	0,0003
Clethrionomys rufocanus – полевка красно-серая	0,0	0,0	**42,86**	0,0	0,0	0,0	<0,00001
Clethrionomys glareolus – полевка рыжая	0,0	0,0	**61,90**	11,69	0,0	13,04	0,00001
Clethrionomys rutilus – полевка красная	0,0	0,0	**23,81**	0,0	0,0	0,0	0,001
Lagurus lagurus – пеструшка степная	0,0	0,0	**19,05**	0,0	0,0	0,0	0,007
Eolagurus luteus – пеструшка желтая	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Dicrostonyx torquatus – лемминг копытный	0,0	0,0	**61,90**	0,0	0,0	0,0	<0,00001
Lemmus lemmus – лемминг норвежский	0,0	0,0	**14,29**	0,0	0,0	0,0	0,04
Lemmus sibiricus – лемминг сибирский	0,0	0,0	**61,90**	0,0	0,0	0,0	<0,00001
Myopus schisticolor – лемминг лесной	0,0	0,0	**19,05**	0,0	0,0	0,0	0,007
Arvicola terrestris – полевка водяная	0,0	0,0	**80,95**	18,18	0,0	**30,43**	<0,00001
Microtus (Terricola) majori – полевка кустарниковая	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	**21,74**	0,002
Microtus (Terricola) daghestanicus – полевка дагестанская	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,04	
Microtus (Terricola) subterraneus – полевка подземная	0,0	0,0	0,0	5,19	0,0	8,70	-
Microtus gregalis – полевка узкочерепная	0,0	0,0	**61,90**	2,60	0,0	0,0	<0,00001
Microtus oeconomus – полевка-экономка	0,0	0,0	**80,95**	10,39	0,0	4,35	<0,00001
Microtus agrestis – полевка темная	50,0	0,0	**66,67**	6,49	0,0	4,35	<0,00001
Microtus arvalis – полевка обыкновенная	0,0	0,0	9,52	5,19	0,0	21,74	-
Microtus middendorfi – полевка Миддендорфа	0,0	0,0	14,29	0,0	0,0	0,0	0,04
Chionomys nivalis – полевка снеговая	0,0	0,0	0,0	2,60	0,0	**17,39**	0,05
Canis lupus – волк серый	50,0	**54,55**	23,81	14,29	12,50	**39,13**	0,02
Canis aureus – шакал	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,35	-
Alopex lagopus – песец	50,0	**18,18**	**19,05**	0,0	0,0	0,0	0,0005

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	2	11	21	77	8	23	
Vulpes vulpes – лисица	50,0	18,18	23,81	12,99	0,0	**47,83**	0,006
Vulpes corsac – корсак	0,0	0,0	9,52	0,0	0,0	0,0	-
Cuon alpinus – волк красный	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,35	-
Ursus arctos – медведь бурый	0,0	**63,64**	0,0	7,79	0,0	**21,74**	0,00005
Ursus maritimus – медведь белый	**100,0**	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0008
Ursus deningeri – медведь Денингера	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,70	-
Martes zibellina– соболь	0,0	0,0	4,76	1,30	0,0	0,0	-
Martes martes – куница обыкновенная	50,0	**36,36**	0,0	5,19	0,0	**26,09**	0,0009
Martes foina – куница каменная	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,70	-
Gulo gulo – росомаха	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	4,35	-
Mustela erminea – горностай	0,0	9,09	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Mustela nivalis – ласка	0,0	9,09	4,76	0,0	0,0	8,70	-
Mustela sibirica– колонок	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	-
Mustela putorius – хорь лесной	0,0	9,09	4,76	0,0	0,0	4,35	-
Mustela eversmanni – хорь степной	0,0	9,09	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Meles meles – барсук	0,0	18,18	0,0	11,69	0,0	**30,43**	0,02
Lutra lutra – выдра	0,0	9,09	14,29	3,90	0,0	0,0	-
Panthera pardus – леопард	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,70	-
Felis silvestris – кот лесной	0,0	0,0	0,0	3,90	0,0	17,39	-
Lynx sp. – рысь	0,0	0,0	4,76	2,60	12,50	4,35	-
Mammuthus primigenius – мамонт	0,0	0,0	0,0	**3,90**	0,0	0,0	-
Equus (Equus) sp. – лошадь дикая	0,0	0,0	14,29	9,09	**87,50**	21,74	0,00003
Equus hydruntinus – осел плейстоценовый	0,0	0,0	0,0	1,30	50,0	8,70	0,001
Equus hemionus – кулан	0,0	0,0	0,0	1,30	0,0	8,70	-
Sus scrofa - кабан	0,0	18,18	9,52	20,78	12,50	**47,83**	0,05
Cervus elaphus – олень благородный	0,0	0,0	9,52	24,68	12,50	**73,91**	<0,00001
Capreolus capreolus – косуля	0,0	0,0	0,0	14,29	0,0	**47,83**	0,00005
Megaloceros – олень гигантский	0,0	0,0	4,76	1,30	0,0	0,0	-

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)						M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	
	Количество местонахождений						
	2	11	21	77	8	23	
Alces alces – лось	0.0	90,91	4,76	16,88	0,0	4,35	<0,00001
Bos primigenius – тур	0,0	0,0	4,76	53,25	75,00	13,04	<0,00001
Bison bonasus – зубр	0,0	0,0	0,0	10,39	50,0	26,09	0,002
Gazella subgutturosa – джейран	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	8,70	–
Saiga tatarica – сайгак	0,0	0,0	0,0	2,60	12,50	8,70	–
Ovibos pallantis – овцебык	0,0	0,0	4,76	0,0	0,0	0,0	–
Rupicapra rupicapra – серна	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	21,74	0,002
Capra sp. – козлы	0,0	0,0	14,29	2,60	0,0	34,78	0,0007
Ovis sp. – бараны	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	13,04	0,05

Таблица 4.6. Индикаторные и типичные виды сообществ млекопитающих
Table 4.6. Indicator species and typical species composition of mammal assemblages

Сообщества млекопитающих	Индикаторные виды	Типичные виды
1	*Ursus maritimus*	*Microtus agrestis, Canis lupus, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Martes martes*
2	*Lepus timidus, Castor fiber, Canis lupus, Alopex lagopus, Ursus arctos, Martes martes, Alces alces, Rangifer tarandus*	*Sciurus vulgaris, Vulpes vulpes, Meles meles*
3	*Ochotona pusilla, Sicista betulina, Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius, Clethrionomys glareolus, Cl. rutilus, Cl. rufocanus, Lagurus lagurus, Dicrostonyx torquatus, Lemmus* sp., *Myopus schisticolor, Arvicola terrestris, Microtus gregalis, M. oeconomus, M. agrestis, Alopex lagopus*	*Apodemus sylvaticus, A. uralensis*
4	*Bos primigenius, Mammuthus primigenius*	*Castor fiber, Sus scrofa, Cervus elaphus*
5	*Bison bonasus, Bos primigenius, Equus (Equus)* sp., *Equus hydruntinus*	*Castor fiber, Lynx* sp., *Cervus elaphus, Saiga tatarica*
6	*Lepus europaeus, Cricetulus migratorius, Mesocricetus raddei, Cricetus cricetus, Prometheomys nivalis, Microtus majori, Canis lupus, Vulpes vulpes, Ursus arctos, Martes martes, Meles meles, Sus scrofa, Cervus elaphus, Capreolus capreolus, Rupicarpa rupicarpa, Ovis* sp.	*Marmota paleocaucasica, Glis glis, Apodemus, Microtus arvalis, Bison bonasus, Equus (Equus)* sp.

Таблица 4.7. Видовой состав фауны млекопитающих Урала в раннем голоцене (пребореал–бореал)
Table 4.7. Mammals species composition in the Urals during the Early Holocene (Preboreal–Boreal)

Виды	Северный Урал	Средний Урал	Южный Урал
Sorex sp. - землеройки	+	+	+
Ochotona pusilla – пищуха степная	+*	+*	+
Lepus tanaiticus – заяц донской	+*	+*	+*
Sciurus vulgaris – белка обыкновенная	+	+	+
Spermophilus sp. - суслик	+*	+*	+
Spermophilus major – суслик большой	-	-	+
Spermophilus pygmaeus – суслик малый	-	-	+
Marmota bobak – сурок степной	-	+*	+
Castor fiber – бобр	+	+	+
Sicista sp. – мышовка	+	+	+
Allactaga major – тушканчик большой	-	-	+
Alactagulus pumilio - тарбаганчик	-	-	+
Apodemus sylvaticus - *uralensis* – мышь лесная - мышь малая	-	+	+
Apodemus flavicollis – мышь желтогорлая	-	-	+
Ellobius talpinus – слепушонка	-	-	+
Allocricetulus eversmanni – хомячок Эверсманна	-	-	+
Cricetulus migratorius – хомячок серый	+*	+*	+*
Cricetus cricetus - хомяк	-	+	+
Clethrionomys ex gr. *rutilus-glareolus* – полевки лесные	+	+	+
Clethrionomys rufocanus – полевка красно-серая	+	+	+
Lagurus lagurus – пеструшка степная	+*	+*	+
Eolagurus luteus – пеструшка желтая	+*	-	+
Dicrostonyx torquatus – лемминг копытный	+*	+*	+*
Lemmus sibiricus – лемминг сибирский	+*	+*	-
Myopus schisticolor – лемминг лесной	+	+	-
Arvicola terrestris – полевка водяная	+	+	+
Microtus gregalis – полевка узкочерепная	+*	+*	+
Microtus oeconomus – полевка-экономка	+	+	+
Microtus agrestis – полевка темная	+	+	+
Microtus middendorfi – полевка Миддендорфа	+*	-	-
Microtus arvalis – полевка обыкновенная	-	-	+
Canis lupus – волк	+	+	+
Alopex lagopus – песец	+*	+*	+*
Vulpes vulpes – лисица	+	+	+
Vulpes corsac – корсак	-	-	+
Ursus arctos – медведь бурый	+	+	+
Martes zibellina – соболь	+	+	-
Martes martes – куница	-	+	+

Виды	Северный Урал	Средний Урал	Южный Урал
Gulo gulo – росомаха	+	+	+
Mustela erminea – горностай	+	+	+
Mustela nivalis – ласка	+	+	+
Mustela lutreola – норка европейская	+	+	+
Mustela eversmanni – хорь степной	+*	+*	+
Mustela putorius – хорь лесной	-	+	-
Meles sp. – барсук	-	+	+
Lutra lutra – выдра	+	+	+
Lynx lynx – рысь	+	+	+
Equus (*Equus*) *gmelini* – тарпан	+*	+*	+
Coelodonta antiquitatis – носорог шерстистый	+*	-	-
Camelus ferus – верблюд дикий	-	-	+
Cervus elaphus – олень благородный	-	+	+
Capreolus pygargus – косуля сибирская	-	+	+
Megaloceros giganteus – олень гигантский	-	+*	+*
Alces alces – лось	+	+	+
Rangifer tarandus – олень северный	+	+	+
Bos primigenius – тур	-	-	+
Bison sp. - бизон	+*	+*	+*
Saiga tatarica - сайгак	-	+*	+
Ovibos pallantis - овцебык	+*	-	-

* Плейстоценовые реликты.

Проведенный анализ позволяет предположить, что в течение бореального периода голоцена голоценовые териокомплексы сформировались почти по всей территории Европы. Исключением были лишь самые восточные области Европы (Урал), где до середины голоцена в составе сообществ млекопитающих еще сохранялись реликтовые виды. Формирование голоценовых териокомплексов на этой территории закончилось в атлантическом периоде.

Географическое изменение биоразнообразия млекопитающих в пребореале–бореале[8]

В раннем голоцене выделяется три наиболее важных центра разнообразия млекопитающих (рис. 4.96). Первый центр локализован на юго-востоке Европы, на западе Кавказа. Наиболее вероятно, что он существовал в течение всего позднего плейстоцена. Согласно нашим данным, максимальное богатство видов наблюдалось на востоке Европы (Южный Урал и сопредельные территории). Западные Альпы также характеризовались высоким уровнем биоразнообразия. К сожалению, мы не имеем достаточно данных для территории Карпатской горной области и ее предгорий. Однако можно предположить, что еще один

[8] Реконструкции видового богатства млекопитающих пребореала–бореала выполнены А.Ю. Пузаченко.

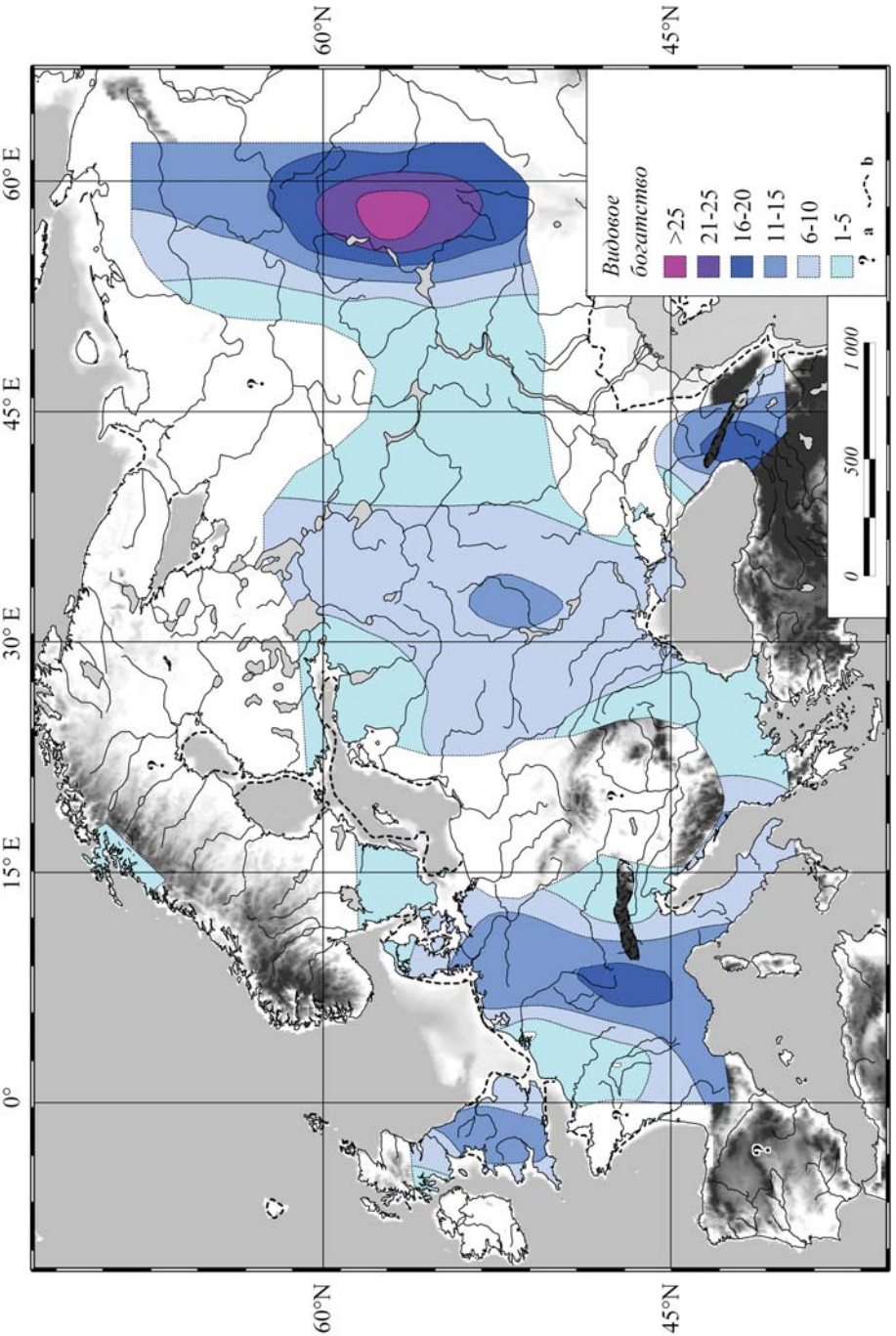


Рис. 4.96. Разнообразие видов в пребореале–бореале: a — отсутствие данных, b — береговая линия.
Fig. 4.96. Species richness during Preboreal–Boreal periods: a — the absence of data, b — coast line.

центр биоразнообразия млекопитающих был расположен в Карпатах, так же как и в настоящее время.

Заключение

Проведенный анализ показал, что скорости формирования голоценовых зональных фаунистических комплексов в разных регионах Европы были различными. В бореале закончилось формирование степного и средиземноморского териокомплексов, фаунистического комплекса гор юга Европы, включая Кавказ, и, вероятно, комплекса смешанных лесов Восточной Европы. Фаунистические комплексы, характерные для современных тайги, широколиственных лесов и лесостепи, вероятно, в бореале окончательно еще не сформировались. В состав фаун этих районов еще входили реликтовые виды мамонтового комплекса, представленные популяциями ныне живущих видов (степная пищуха, песец, северный олень и др.). Характер териофауны тундровой зоны в это время из-за отсутствия данных практически неизвестен. В отдельных районах (например, на Урале) реликтовые популяции видов мамонтового комплекса сохранялись до конца бореала, но на территории почти всей Европы они к этому времени уже исчезают. Окончательное формирование всех основных современных зональных комплексов Европы происходит, вероятно, в конце бореала или начале атлантика.

Summary

The analysis of Preboreal–Boreal fauna species composition has revealed existence of five theriocomplexes in Europe in this time. Three of them are early stages of main zonal theriocomplexes of Europe in the Holocene: steppe, boreal forest and complex of broad-leaved forest and forest-steppe, which will differentiate later into two complexes. It is also possible to include in this group the theriocomplex of South Europe Mountains, which is azonal. Faunas of different mountain systems, notwithstanding presence of endemic species, were united in the same theriocomplex due to large number of species in common. The fifth theriocomplex has a pronounced transitional character between Pleistocene and Holocene faunas and existed during a relatively short time span. Only in the mountain areas of the Urals its existence was relatively long.

The analysis performed allows supposing that formation of the Holocene theriocomplexes took place over nearly whole territory of Europe during Boreal period. The exception was far east of Europe, where mammal assemblage of transitional character still persisted at the Urals. The Holocene theriocomplex formed here in Atlantic period.

4.6. Вымирания млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена – голоцене

П.А. Косинцев

4.6. Mammals extinctions during the Pleistocene – Holocene transition in Europe

Pavel Kosintsev

Вымирание млекопитающих в конце плейстоцена и начале голоцена имело некомпенсированный характер, то есть экологические ниши вымерших видов остались свободными (Пучков, 1989а, б). Мы не будем анализировать здесь возможные причины, механизмы и протекание процесса вымирания, так как эти проблемы уже рассматривались достаточно подробно (Pleistocene extinctions, 1967; Quaternary Extinctions, 1984; Верещагин, Барышников, 1985; Пучков, 1989а, б; Stuart, 1991, 1993, 2005; Putshkov, 1997; Extinction in Near Time, 1999; Жегалло и др., 2001; Stuart *et al*., 2002). Остановимся только на времени вымирания млекопитающих на территории Европы в рассматриваемый период времени.

Время вымирания конкретного вида определяется по дате самой поздней находки его остатков. Определение этой даты связано с рядом методических трудностей.

Прежде всего, сам процесс вымирания заключается в уменьшении численности популяций вида. В результате, чем ближе ко времени вымирания, тем меньше вероятность найти кости вымирающего вида. Остатки последних особей найти почти невероятно. Поэтому возможно определить не реальное время вымирания, а время, когда еще существовало какое-то количество особей вида, остатки которых могут быть найдены с определенной долей вероятности.

Наиболее надежное определение этого времени может быть сделано на основе анализа большой серии радиоуглеродных дат, полученных по кости данного млекопитающего. Но такие серии дат получены для очень небольшого количества видов. Дата находки кости рассматриваемого животного может быть так же определена по дате, полученной для всей элементарной фауны, в составе которой этот вид найден. Но здесь возможна существенная ошибка в дате, связанная со смешением разновременных остатков. Примером такого смешения может служить местонахождение Устиново (Смирнов и др., 1990). Здесь, по костям грызунов из слоя 3, получена ^{14}C дата 12400±300, ИЭРиЖ-49 л. н., а по зубу шерстистого носорога из вышележащего слоя 2 получена ^{14}C дата 50100±2300, OxA-10930 л. н. Есть и другие примеры подобного несовпадения дат, полученных по костям разных видов из одной элементарной фауны (Смирнов, Садыкова, 2003). Как представляется, для определения возраста остатков конкретного вида можно использовать дату всей элементарной фауны, в которой найдены его кости, только в том случае, если есть непротиворечивые даты для элемен-

тарных фаун из выше- и нижележащих отложений. То есть, если имеется серия непротиворечивых дат для элементарных фаун, происходящих из одного местонахождения с ясной последовательностью отложений. Таким образом, определение времени вымирания большей части особей какого-либо вида может быть проведено на основании радиоуглеродных дат, полученных по его костям, а также по серии дат для элементарных фаун (в состав которых входит этот вид), полученных из стратифицированных местонахождений. Последнее условие является необходимым при использовании всех датировок, полученных относительными методами.

Как дополнительные были использованы даты, полученные на основании сопутствующих археологических материалов. Для определения времени существования вида можно также использовать его изображения, выполненные древним человеком. Очевидно, что древний художник мог реалистично изобразить только то животное, которое он сам видел. Поэтому даты, полученные для таких рисунков, пригодны для определения времени существования изображенных видов.

Проблема определения времени вымирания возникает в случае возможной филетической эволюции видов — считать ли вид, эволюционировавший в другой, вымершим или нет? Тем более что не всегда существует полная уверенность в филетическом преобразовании вида. Так, например, почти с полной уверенностью можно говорить о филетическом преобразовании позднеплейстоценового вида *Dicrostonyx gulielmi* Sanford в современный вид *D. torquatus* Pallas (Смирнов и др., 1999; Смирнов, 2002). В то же время историческая судьба другого позднеплейстоценового вида *Spermophilus superciliosus* Kaup менее ясна. Вероятно, он дал начало современному *S. major* Pallas (Громов, 1981). Ниже мы приводим такие случаи возможной филетической эволюции без подробного обсуждения. Для предковых видов также указываются только самые поздние находки их остатков.

В данном разделе рассмотрены только те виды, которые вымерли на территории Европы и Кавказа в конце плейстоцена – первой половине голоцена. В работе использованы опубликованные радиоуглеродные даты и неопубликованные даты из архива автора. Все приводимые радиоуглеродные даты не калиброваны.

Заяц донской — *Lepus tanaiticus* Gureev, 1964

Ареал донского зайца в позднем плейстоцене занимал Восточную Европу и Северную Азию (Markova *et al*., 1995). В раннем голоцене, вероятно на всем ареале, его заменил заяц-беляк (*L. timidus* L., 1758). Его реликтовые популяции известны только на Урале (Косинцев, 2003а). На Южном Урале он доживает до конца раннего голоцена. Из местонахождения Байсланташ в верховьях реки Уфы по его костям получена ^{14}C дата 8216±344, ИЭМЭЖ-1369 л. н. На Среднем Урале его остатки найдены в гроте Бобылёк, в слоях, датированных по археологическому материалу атлантическим периодом и началом суббореального перио-

да. На Среднем Урале его остатки происходят из местонахождений, имеющих ^{14}C даты 7213±60, ИЭМЭЖ-1338; 5073±173, ИЭМЭЖ-1339 л. н. и датированных по археологическим материалам 4000–5000 л. н. Таким образом, донской заяц на Урале вымирает в середине суббореального периода.

Пищуха пещерная — *Ochotona spelaea* Owen, 1846

Этот вид в настоящее время не признается валидным и рассматривается в качестве подвида *O. pusilla* Pallas, 1768 (Ербаева, 1988). Но в ряде публикаций он указан как самостоятельный вид в составе фаун местонахождений конца позднего плейстоцена (Рековец, 1985; Топачевский и др., 2000).

Суслик плейстоценовый — *Spermophilus superciliosus* Kaup, 1839

Дат, полученных по костям этого вида, нет. Самые поздние его находки с Восточно-Европейской равнины по геологическим и стратиграфическим данным датируются ранним голоценом (Громов, 1981). *Spermophilus superciliosus* Kaup является вероятным предковым видом *S. major* Pallas, 1778 (Громов, 1981).

Сурок кавказский — *Marmota paleocaucasica* Baryshnikov, 1980

Остатки этого вида происходят из местонахождений, датированных по археологическим материалам. Самые поздние его находки датируются второй половиной голоцена (Барышников, 1979; Барышников и др., 1986).

Бинагадинский хомяк — *Mesocricetus planicola* Argiropulo, 1939

Датированных остатков этого вида нет. Самые поздние находки известны из раннеголоценовых местонахождений Северного Кавказа — Талынг-Легет и Сары-Легет, отнесенных по археологическому материалу к эпохе мезолита (Барышников и др., 1986). Этот вид считается вероятным предком *M. raddei* Nehring, 1894 (Громов, Ербаева, 1995), в который он, вероятно, трансформировался в течение раннего голоцена.

Бинагадинский хомяк — *Mesocricetus planicola* Argiropulo, 1939

Датированных остатков этого вида нет. Самые поздние находки известны из раннеголоценовых местонахождений Северного Кавказа — Талынг-Легет и Сары-Легет, отнесенных по археологическому материалу к эпохе мезолита (Барышников и др., 1986). Этот вид считается вероятным предком *M. raddei* Nehring, 1894 (Громов, Ербаева, 1995), в который он, вероятно, трансформировался в течение раннего голоцена.

Лемминг копытный — *Dicrostonyx gulielmi* Sanford, 1870

Этот вид эволюционирует в *D. torquatus* Pallas, 1779, вероятно, 14000–13000 л. н. (Смирнов и др., 1999; Смирнов, 2002). Эта датировка обоснована серией из шести дат, полученных для элементарных фаун, в состав которых уже входила

ранняя форма *D. torquatus* (Смирнов и др., 1997). Причем две даты получены непосредственно по нижним челюстям этой формы (Stafford *et al*., 1999).

Волжский волк — *Canis volgensis* M. Pavlova, 1930–1931

Временем вымирания этого вида считается ранний голоцен (Барышников, Верещагин, 1981; Верещагин, 1985). Остатки его найдены только в районе Средней Волги из аллювиальных местонахождений с неясной датировкой. Поэтому до получения новых, надежно датированных материалов рассматривать его как вид, вымерший в начале голоцена, представляется преждевременным. Кроме того, следует подчеркнуть единичность его находки. До появления новых материалов валидность этого вида под вопросом.

Красный волк — *Cuon alpinus* Pallas, 1811

Время вымирания красного волка в Европе Б. Куртен определяет как конец позднего плейстоцена (Kurten, 1968). Более точно определить время его вымирания в Европе не удалось. Наиболее вероятно, что он вымер в период последнего максимального похолодания или даже ранее. На Кавказе красный волк доживает до раннего голоцена (Верещагин, Барышников, 1980б, в; Барышников, Чистяков, 1985).

Медведь Денингера — *Ursus (Spelaearctos) deningeri* von Reichenau, 1904

Прямые датировки костей этого вида отсутствуют, но его остатки найдены в четырех раннеголоценовых местонахождениях на Северном Кавказе: в мезолитических слоях пещер Кударо 1 (Верещагин, Барышников, 1980б) и Кударо 3 (Верещагин, Барышников, 1980в) и в местонахождениях Талынг-Легет (Барышников и др., 1986) и Шагат-Хох-Легет (Барышников, Чистяков, 1985), датированных по археологическим материалам эпохой мезолита. Все это позволяет с большой долей вероятности полагать, что кавказский подвид медведя Денингера — *U. d. kudarensis* Baryshnikov, 1980, вымер на Северном Кавказе в начале голоцена.

Большой пещерный медведь — *Ursus (Spelaearctos) spelaeus* Rosenmüller et Heinroth, 1794

Около 130 радиоуглеродных дат было получено по костям этого вида из местонахождений, расположенных в Пиренеях (8 дат), в Альпах (93 даты), на Балканах (12 дат), в Карпатах (1 дата), в Северном Причерноморье (1 дата) и на Урале (14 дат) (Kurten, 1969; Stuart, 1991; Hänni *et al*., 1994; Fladerer, 1995; Spassov, Raychev, 1997; Rabeder, 1999; Vila *et al.*, 1999; Kühn *et al.*, 2001; Danukalova *et al*., 2002; Hofreiter *et al*., 2002, 2004; Косинцев и др., 2003; Germonpre, 2004). Также имеется 30 абсолютных дат, полученных уран-ториевым методом и методом неравновесного урана по костям из местонахождений в Альпах (Rabeder, 1999). Таким образом, всего имеется не менее 159 абсолютных дат, полученных по

костям большого пещерного медведя. Кроме того, известно несколько десятков надежно датированных элементарных фаун из местонахождений на территории всей Европы, в состав которых входил большой пещерный медведь. Наиболее поздние датировки костей большого пещерного медведя следующие: в Пиренеях — 18720±350, Ly-2856 л. н. (Stuart, 1991); в Альпах — 18130±580, VRI-1030 л. н. (Rabeder, 1999); на Балканах — 15570±310 л. н. (Spassov, Raychev, 1997); на Урале — 16470±560, СОАН-4516 л. н. (Косинцев и др., 2003). Рисунки в пещере Шове, на которых изображен пещерный медведь, датированы радиоуглеродным методом от 30000 до 20000 л. н. (Clottes, 1999).

Таким образом, вымирание большого пещерного медведя произошло на рубеже последнего максимального похолодания и позднеледниковья, около 15000–16000 л. н. Возможно, в северных Пиренеях он дожил до конца плейстоцена. Здесь его кости обнаружены в слое, содержавшем артефакты позднего мадлена (Altuna, 1999). Ранее мы указывали на более позднее время вымирания большого пещерного медведя на Урале — 14240–10400 л. н. (Косинцев, Воробьев, 2001). Однако в этой работе были использованы радиоуглеродные даты, полученные по костям других видов. Кости медведя в составе этих фаун оказались переотложенными из более древних слоев.

Малый пещерный медведь — *Ursus (Spelaearctos) savini* Andrews, 1922

По костям этого вида получены четыре радиоуглеродные даты (Синицын и др., 1997; Косинцев и др., 2003). Самая поздняя из них 18800±340, ИГАН-340 л. н. была получена по костям из Кизеловской пещеры на западном склоне Среднего Урала (Верещагин, 1982). Недатированные находки остатков этого вида в Европе происходят из местонахождений, возраст которых не моложе местонахождения в Кизеловской пещере (Барышников и др., 1991). Это позволяет полагать, что *U. savini* вымер в Европе в период последнего максимума похолодания.

Гиена пещерная — *Crocuta crocuta spelaea* Goldfuss, 1823

Пещерная гиена является подвидом пятнистой гиены (*C. crocuta* Erxleben, 1777) и потому, строго говоря, ее нельзя считать вымершим видом. Но традиционно ее исчезновение с территории Европы рассматривают как вымирание (Stuart, 1993; Stuart, Lister, 2001). По костям пещерной гиены получено 24 радиоуглеродные даты (Stuart, 1991; Currant, Jacobi, 2001; Germonpre, 2004; Hofreiter *et al*., 2004). Самая поздняя из них — 22880±240, OxA-6115 л. н. получена по кости из пещеры Робин Гуда в Великобритании (Currant, Jacobi, 2001). Все надежно датированные элементарные фауны, в состав которых входит пещерная гиена, относятся к интервалу древнее 20000 лет. В обзоре находок гиен на территории бывшего СССР и Западной Европы не указаны местонахождения позднее 25000 лет (Барышников, Верещагин, 1996; Baryshnikov, 1999). Нет достоверных находок пещерной гиены моложе 18000 лет на Пиренейском полуострове в фаунах (Altuna, 1994, 1999); в Ирландии (McCormic, 1999); Великобритании (Stuart,

1983); на северо-западе Европы (Street, Baales, 1999); в Молдавии (David, 1999); в Крыму (Benecke, 1999). На Урале все надежно датированные фауны с пещерной гиеной имеют возраст древнее 25000 л. н. (Косинцев, 2003; Кузьмина, 2000; Кузьмина и др., 1999). Таким образом, имеющиеся данные по находкам пещерной гиены позволяют считать, что *Crocuta c. spelaea* вымерла в Европе в период последнего максимального похолодания 25000–18000 л. н. В связи с этим укажем, что рисунки в пещере Шове, где есть изображение животного, очень похожего на гиену, имеют радиоуглеродные даты между 30000 и 20000 л. н. (Clottes, 1999).

Следует также отметить, что, как и в случае с большим пещерным медведем, остатки пещерной гиены приведены в составе ряда поздних фаун, например из местонахождения позднего дриаса Allander Tropfsteinhohle в предгорьях Альп. Все такие случаи, как представляется, нуждаются в дополнительном подтверждении.

Лев пещерный — *Panthera (Leo) spelaea* Goldfuss, 1810

Радиоуглеродных датировок по костям этого вида сделано не много (Housley, 1991; Stuart, 1991; Burger *et al.*, 2004). Самая поздняя из них получена для материалов из местонахождения Латум (Lathum) в Нидерландах — 10670±160, OxA-729 л. н. Эта дата отвечает середине позднего дриаса (DR-3). Примерно такой же возраст имеют остатки пещерного льва из местонахождений в Крыму (Benecke, 1999). На Урале четыре самые поздние находки его остатков имеют даты в интервале от 13757±250, ИЭМЭЖ-1140 л. н., до 12610±60, CAMS-38896 л. н. Достоверные находки остатков пещерного льва из местонахождений раннего голоцена неизвестны. Это позволяет предполагать вымирание его популяций в течение позднего дриаса. Однако во второй половине среднего голоцена (суббореальный период) и в начале позднего голоцена (субатлантический период) остатки львов отмечены в материалах из поселений в Юго-Восточной Европе, Северном Причерноморье и на нижнем Днепре (Громова, 1928; Бибикова, 1973; Журавлев, 1973; Vörös, 1983; Krakhmalnaya, 1999; Ninov, 1999; Zuravlev, 1999). Исследователи относят их к современному виду *Panthera leo* L., 1758, но специальные сравнительные исследования этих остатков с костями пещерного льва не проводились. Поэтому не исключено, что они принадлежат пещерному льву, реликтовая популяция которого сохранилась на юге Балканского полуострова и затем расселилась к северу и северо-востоку. Таким образом, до уточнения видовой принадлежности голоценовых остатков львов Европы вопрос о времени вымирания пещерного льва остается открытым.

Мамонт — *Mammuthus primigenius* Blümenbach, 1799

Процесс вымирания мамонта в Европе подробно описан (Stuart *et al.*, 2002; Stuart, 2005), и нет необходимости его дублировать. Укажем только самые поздние даты для остатков мамонтов Европы: по двум зубам из Пуурмани (Эстония) получены даты 10100±100, Hela-423 и 10200±200, Hela-425 л. н. (Lõugas *et*

al., 2002); по костям части скелета из Жидихинского болота (Череповецкий район Вологодской области) получены даты 9760±40, ГИН-8885с; 9810±100, ГИН-867а; 9840±50, ГИН-8885в л. н. (Яшина, 2002; Stuart *et al.*, 2002) и из карьера в деревне Большая Сельменга (Нюксенский район Вологодской области) — 10000±800, ЛЕ-5521 л. н. (Яшина, 2002). Таким образом, последняя популяция мамонтов в Европе существовала в начале пребореального периода. В связи с этим нужно отметить, что по кости мамонта из слоя бурого суглинка в Медвежьей пещере, в верховьях реки Печоры на Северном Урале, была получена дата 8480±100, ТА-218 л. н. (Кузьмина, 1971). Правда, сам автор статьи сомневается в достоверности этой даты и пишет: «...дата требует, по-видимому, повторных анализов» (Кузьмина, 1971, с. 63). Повторное датирование костей северного оленя из этого слоя дало самую позднюю дату — 11840±50, ГИН-8400 л. н. (Синицын и др., 1997). Вероятно, дата кости мамонта из мезолитического поселения Кунда в Эстонии — 9780±260, ТА-12 л. н. (Лийва и др., 1966) также омоложена (Сулержицкий, 1997).

Носорог шерстистый — *Coelodonta antiquitatis* Blümenbach, 1799

По костям шерстистого носорога из местонахождений Европы и Урала получено не менее 68 радиоуглеродных дат (Currant, 1986; Stuart, 1991; Ерохин, Чаиркин, 1995; Danukalova *et al.*, 2002; Косинцев и др., 2005). Наиболее поздние его остатки были найдены на востоке Европы. По лопатке носорога из Лобвинской пещеры на Среднем Урале получена дата 9510±260, ИРиЖ-93 л. н. (Ерохин, Чаиркин, 1995). По зубам носорога из местонахождения Златоустовка в бассейне реки Белой на Южном Урале получена дата 12330±120, ЛУ-1668 л. н. (Danukalova *et al.*, 2002). На большей части Южной, Центральной и Западной Европы носорог вымер, вероятно, ранее 13000 л. н. (Stuart, 1983, 1991; Altuna, 1999; David, 1999; Street, Baales, 1999). Однако в некоторых районах Европы он еще встречается в период между 13000 и 12000 л. н. Остатки носорога найдены в фаунах из местонахождений Verlaine и Goget в Бельгии, датируемых 12870±110, OxA-4014; 12770±90, GrA-3237; 12620±90, GrA-3238 л. н. (Germonpre, 1997), и в палеолитической стоянке Гоннерсдорф в центральной Германии, имеющей дату около 12500 л. н. (Bosinski, 1981). Вероятно, в Европе, исключая, может быть, Средний Урал, шерстистый носорог вымирает около 12000 л. н.

Олень гигантский — *Megaloceros giganteus* Blümenbach, 1803

По костям этого вида получено более 40 радиоуглеродных дат (Gonzales *et al.*, 2000; Косинцев, 2003б; Aaris-Sørensen, Liljegren, 2004; Stuart *et al.*, 2004), которые достаточно полно отражают процесс его вымирания (Stuart *et al.*, 2004). Большая часть популяций вымерла к концу позднего дриаса. Но в западной и восточной частях ареала гигантский олень пережил плейстоцен–голоценовый рубеж. По костям оленя из двух местонахождений в Ирландии получены радиоуглеродные даты 9430±65, AA-18513 и 9225±85, AA-29744 л. н. (Gonzales *et al.*,

2004), что соответствует пребореальному – началу бореального периода. Из пяти местонахождений Среднего Урала получены даты 10260±55, OxA-10676; 9960±55, OxA-11063; 7990±45, OxA-11064; 7034±34, OxA-13014; 6968±33, KJA-5668; 6881±38, OxA-13015; 6816±35, KJA-5669 л. н. (Stuart *et al*., 2004). Они отражают процесс постепенного вымирания на Среднем Урале популяций гигантского оленя. Вероятно, этот вид окончательно вымер в середине атлантического периода.

Бизоны — *Bison priscus* Bojanus, 1827; *Bison schoetensacki* Freudenberg, 1910; *Bison bonasus* L., 1758

Существует две гипотезы об истории бизонов в Европе в плейстоцене. Согласно первой гипотезе, существовали две параллельные линии развития бизонов (Hilrhaimer, 1918; Флеров, 1979). Первая линия развития лесных бизонов — от *B. schoetensacki* до современного *B. bonasus*. Вторая линия развития степных бизонов — *B. priscus*. Последние существовали до начала голоцена и вымерли. Только в степях юга Русской равнины они дожили, по мнению Н.К. Верещагина, до позднего голоцена (Верещагин, Барышников, 1985). Вторая гипотеза предполагает только одну линию развития в истории бизонов *B. schoetensacki – B. priscus – B. bonasus* (Громова, 1965). Таким образом, если верна первая гипотеза, то костные остатки бизонов из позднеплейстоценовых местонахождений должны определяться как принадлежащие двум видам: *B. bonasus* и *B. priscus*. Однако во всех публикациях позднеплейстоценовые остатки бизонов описаны как B. priscus. Очевидно, что, даже если эта гипотеза верна, разделить на основании морфологических признаков эти два вида крайне сложно. Возможно, только анализ палео-ДНК позволит внести ясность в эту проблему.

Вместе с тем независимо от того, какая из гипотез эволюции бизона верна (см. выше), этот вид практически исчезает из состава фауны Европы в начале голоцена (Громова, 1965; Флеров, 1979; Барышников, 1981).

Для территории Урала имеется 42 радиоуглеродные даты, полученные по костям бизона. Все они древнее рубежа плейстоцен–голоцен. Вероятно, самая поздняя находка остатков *B. priscus* в Европе происходит из грота Большой Дроватницкий, который находится в среднем течении реки Печоры (Пономарев, 2001). Кость найдена в слое с большим количеством зубов *Dicrostonyx torquatus*, форма 2 (Смирнов, 1999). Эта форма имеет более сложное строение зубов, чем лемминги предшествующей формы 1, которые происходят из местонахождений с радиоуглеродным возрастом в пределах 13000–6000 л. н. (Смирнов и др., 1997; Смирнов, 2002). Данная форма характерна для современных леммингов Европы и полуострова Ямал (Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999).

Таким образом, на основании эволюционного уровня строения зубов копытного лемминга слой, в котором найдены остатки бизона, может быть датирован ранним–средним голоценом. Этим периодом можно датировать и время вымирания бизона на северо-востоке Европы. На юге Русской равнины он, возможно, вымер еще позднее (Верещагин, Барышников, 1985).

Овцебык сибирский — *Ovibos pallantis* H. Smith, 1827

Как уже отмечалось выше, мы полагаем, что евразийский и американский овцебыки — разные виды. Однако независимо от того, разные это виды или это один вид, популяции овцебыка на территории Европы вымерли. По его костям из местонахождений на территории Европы получено три даты (Stuart, 1991; Germonpre, 1996). Все они относятся к позднеледниковью. После конца периода максимального похолодания, когда овцебык был наиболее широко распространен в Европе (Cregut-Bonoure, 1984; Altuna, 1994), его ареал начал сокращаться к северу и северо-востоку. Наиболее поздней находкой его остатков в Европе считался череп из местонахождения Ostersund, провинция Jamtland в центральной Швеции, который на основании стратиграфических данных датировался 9000 л. н. (Borgen, 1979). Однако радиоуглеродное датирование показало, что его возраст 13200±1900–1500 л. н. (Stuart, 1991). Остатки овцебыка были также найдены в гроте Большой Дроватницкий в верховьях реки Печоры (Пономарев, 2001), в слое, который на основании эволюционного уровня строения зубов копытного лемминга из него может быть датирован ранним–средним голоценом (см. выше). На этом основании так же можно датировать время вымирания овцебыка в Европе.

Рассмотренные выше процессы вымирания млекопитающих Европы в период от последнего максимума холода в позднем плейстоцене (LGM) до бореального периода голоцена показывают существование сложных, не решенных проблем в изучении этого процесса. Эти проблемы связаны не только с отмеченной в начале методической трудностью определения времени вымирания последних особей каждого вида. Имеются и другие методические трудности. Прежде всего, как уже отмечалось, можно ли считать в случае филетического видообразования вымиранием исчезновение предкового вида? С одной стороны, генофонд предкового вида не исчезает полностью, но, с другой стороны, генофонд нового вида не идентичен предковому, так как в результате видообразования происходит разрыв генетической непрерывности и формирование новой генетической (точнее, эколого-генетической) целостности. В связи с этим мы считаем, что в случае филетического видообразования происходит, конечно не в строгом смысле, вымирание предкового вида. Такое понимание этого явления имеет и содержательный смысл. С одной стороны, филетическое видообразование приводит к изменению состава фауны, а с другой стороны, оно связано и отражает какие-то значительные изменения в природной среде или/и эколого-генетической структуре предкового вида. Эта проблема является частью общей проблемы определения таксономического статуса ископаемых форм.

В связи с перечисленными проблемами, мы не рассматриваем формы, видовой статус которых вызывает большие сомнения. Такие виды, как *Talpa magna, Cricetus major, Arvicola antiquus*, приводимые Г. Шторхом (1974), вряд ли являются валидными (Stuart, 1991). То же касается волжского волка — *Canis volgensis*, M. Pavlova, 1930–1931 и пещерной пищухи — *Ochotona spelaea* Owen, 1846. Не

окончательно решен вопрос о видовой самостоятельности донского зайца (*Lepus tanaiticus*), бинагадинского хомяка (*Mesocricetus planicola*), сибирского овцебыка (*Ovobos pallantis*) и голоценового льва Европы (*Panthera leo* или *P. spelaea*). Не ясен вопрос о количестве видов первобытного бизона. Среди рассмотренных видов большинством исследователей признается видовая самостоятельность позднеплейстоценовых суслика (*Spermophilus superciliosus*) и копытного лемминга (*Dicrostonyx gulielmi*) и их филетическое преобразование в большого суслика (*S. major*) и современного копытного лемминга (*D. torquatus*).

Заключение

В итоге, для каждого из вымерших видов можно выделить два «времени вымирания» (табл. 4.8). Первое время определяется самой поздней надежно датированной находкой его достоверно определенных остатков. Вопрос о надежности датировок уже рассматривался выше. О достоверности определения отметим, что только в отношении остатков голоценового льва есть сомнения в их видовой принадлежности. Второе время определяется по совокупности абсолютных датировок сопутствующих элементарных фаун и вмещающих отложений, геологических, стратиграфических, палеогеографических данных и других относительных датировок. Эти два времени приведены в таблице. Ее анализ показывает, что вымирание видов на рубеже плейстоцена и голоцена происходило в течение длительного периода — от максимума последнего похолодания до атлантического периода, а вероятно, и даже до суббореального периода голоцена. В этом процессе можно выделить два пика. Первый приходится на максимум похолодания — 24,0–17,0 тыс. л. н., когда в Европе вымерло 3 вида — большой и малый пещерные медведи и пещерная гиена. Второй пик приходится на ранний голоцен — 10,2–8,0 тыс. л. н. За этот небольшой отрезок времени вымерло до семи видов и эволюционировали в другие виды два–три вида. Точное количество вымерших видов в настоящее время указать не представляется возможным из-за методических сложностей, рассмотренных выше. Вероятно, в раннем голоцене вымирают мамонт и многие кавказские виды — кавказский сурок, медведь Денингера, красный волк; очень возможно, что вымирают овцебык, шерстистый носорог и бизон; эволюционируют плейстоценовый суслик, бинагадинский хомячок и, возможно, бизон. Между этими двумя периодами позднеплейстоценовый копытный лемминг эволюционирует в современного копытного лемминга и, возможно, вымирает пещерный лев. Позднее, в атлантический–суббореальный периоды, вымирают гигантский олень и донской заяц. Таким образом, очевидно, что основные изменения в составе фауны млекопитающих Европы произошли в голоцене, а не в конце плейстоцена.

Таблица 4.8. Время вымирания млекопитающих в Европе в конце плейстоцена – голоцене

Table 4.8. Time of mammal extinctions in Europe in the end of Pleistocene – Holocene

Виä	Дата* ^{14}C	Вероятный периоä вымирания	Возможный периоä вымирания
Заяö äонской – *Lepus tanaiticus*	5073±173 ИЭМЭЖ-1339	Суббореалüный периоä	Суббореалüный периоä
Плейстоöеновый суслик – *Spermophilus superciliosus*		Пребореалüный – бореалüный периоäы	Пребореалüный – бореалüный периоäы
Сурок кавказский – *Marmota paleocaucasica*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä
Бинагаäинский ðомячок – *Mesocricetus planicola*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä
Копытный лемминг – *Dicrostonyx gulielmi*	14200±400 ИЭРЖ-164	Вепсовская стаäия	Вепсовская стаäия
Красный волк – *Cuon alpinus*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä
Меäвеäü Денингера – *Ursus deningeri*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä
Болüø ой пещерный меäвеäü – *Ursus spelaeus*	15570±310 ?**	Конеö максимума поðолоäания	Позäний äриас
Малый пещерный меäвеäü – *Ursus savini*	18800±340 ИГАН-340**	Максимум поðолоäания	Конеö максимума поðолоäания
Гиена пещерная – *Crocuta crocuta spelaea*	22880±240 OxA-6115**	Максимум поðолоäания	Максимум поðолоäания
Лев пещерный – *Panthera spelaea*	10670±160 OxA-729	Позäний äриас	Субатлантический периоä
Мамонт – *Mammuthus primigenius*	9760±40 ГИН-8885**	Пребореалüный периоä	Пребореалüный периоä
Носорог ø ерстистый – *Coelodonta antiquitatis*	9510±260 ИЭРЖ-93*	Пребореалüный периоä	Пребореалüный периоä
Оленü гигантский – *Megaloceros giganteus*	6816±35 KIA-5669**	Атлантический периоä	Атлантический периоä
Бизон первобытный – *Bison priscus*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä
Овöебык сибирский – *Ovibos pallantis*		Пребореалüный периоä	Бореалüный периоä

* Приведены «надежные» даты.

** Даты получены по кости этого вида.

Summary

Analysis of considered above data allows characterizing general tendencies of process of mammoth fauna complex species extinctions in Europe. First of all, it is non-simultaneity. Three species groups can be distinguished. The first group includes the species, which become extinct during Late Glacial Maximum period or immediately after it. These are cave hyena and cave bears (*Ursus spelaeus* and *U. deningeri*) can also be attributed to this group. The second group are the species became extinct at the Pleistocene–Holocene border. These are woolly mammoth, woolly rhinoceros and musk ox. The third group are the species became extinct mainly during the first half of the Holocene. These are European ass, cave lion, giant deer and Don Hare. Thus, process of extinction of the species of mammoth complex lased 16.0–18.0 kyr BP.

Areas of one set of species (cave bear, cave lion, cave hyena, European ass) retreated to the south; areas of other set — to the north and north-east (woolly rhinoceros, woolly mammoth, musk ox); and areas of the third group — to the east (giant deer and Don Hare). The characteristic which processes of each species extinction share is duration in time: at first a considerable reduction of the area and its fragmentation takes place while separate populations persist in refugia, and than these populations become extinct.

4.7. Одомашнивание млекопитающих

П.А. Косинцев

4.7. Domestication of mammals

Pavel Kosintsev

Появление и распространение домашних животных в Европе рассматривается в ряде обобщающих работ (Шнирельман, 1980, 1989; Davis, 1987; Benecke, 1993, 1999), поэтому приведем только общее заключение об этом процессе.

Первым домашним животным, появившимся в Европе, была собака. Значительно позднее, в конце рассматриваемого периода, практически одновременно появляются крупный рогатый скот, мелкий рогатый скот и свинья.

Собака — *Canis lupus* f. *familiaris* L., 1758

Дикий предок собаки — волк (*Canis lupus* L., 1758) имеет очень большой ареал — Европа и почти вся Азия, а также Северная Америка (Гептнер и др., 1967). Поэтому на таком большом ареале существовало, вероятно, несколько центров доместикации волка. Один из них был в Европе. Вполне вероятно, что в Европе волк мог быть одомашнен в разных районах и в разное время.

Наиболее древние костные остатки собак найдены на позднепалеолитических стоянках Елисеевичи и Авдеево (Гвоздовер, 2001; Sablin, Khlopachev, 2002). Культурный слой Елисеевичей датирован радиоуглеродным методом по костям мамонта и по углю. Получено одиннадцать радиоуглеродных дат: четыре даты находятся в промежутке от 20570 до 15600 л. н.; пять дат — в промежутке от 14590 до 14080 и две даты — 12970, 12630 л. н. (Лисицын и др., 1997). Прямое датирование черепа собаки из Елисеевичей AMS-методом дало дату 13905±55 л. н., KIA-18760 (Sablin, Khlopachev, 2003). Кроме этого, остатки собак найдены еще на шести стоянках позднего палеолита (рис. 4.97).

Все они имеют возраст менее 13000 лет (Benecke, 1993). На памятниках мезолита (пребореал–бореал) количество находок костей собак значительно больше (Сериков, Кузьмина, 1985; Benecke, 1993; Ошибкина, 2000). Они найдены на всей территории Европы (рис. 4.98).

Крупный рогатый скот — *Bos primigenius* f. *taurus* L., 1758;
Овца — *Ovis ammon* f. *aries* L., 1758;
Коза — *Capra aegagrus* f. *hircus* L., 1758;
Свинья — *Sus scrofa* f. *domestica* L., 1758.

Наиболее ранние находки костей домашних копытных в Европе относятся к концу бореального периода. На поселениях докерамического и раннекерамического неолита (Неа-Никомедия, Аргисса, Ахиллейон, Сескло) в южной части Балканского полуострова найдены кости крупного рогатого скота, овцы и свиньи (Benecke, 1999; Bokony 1974; Clutton-Brock, 1981; Uerpmann, 1990). Некоторые

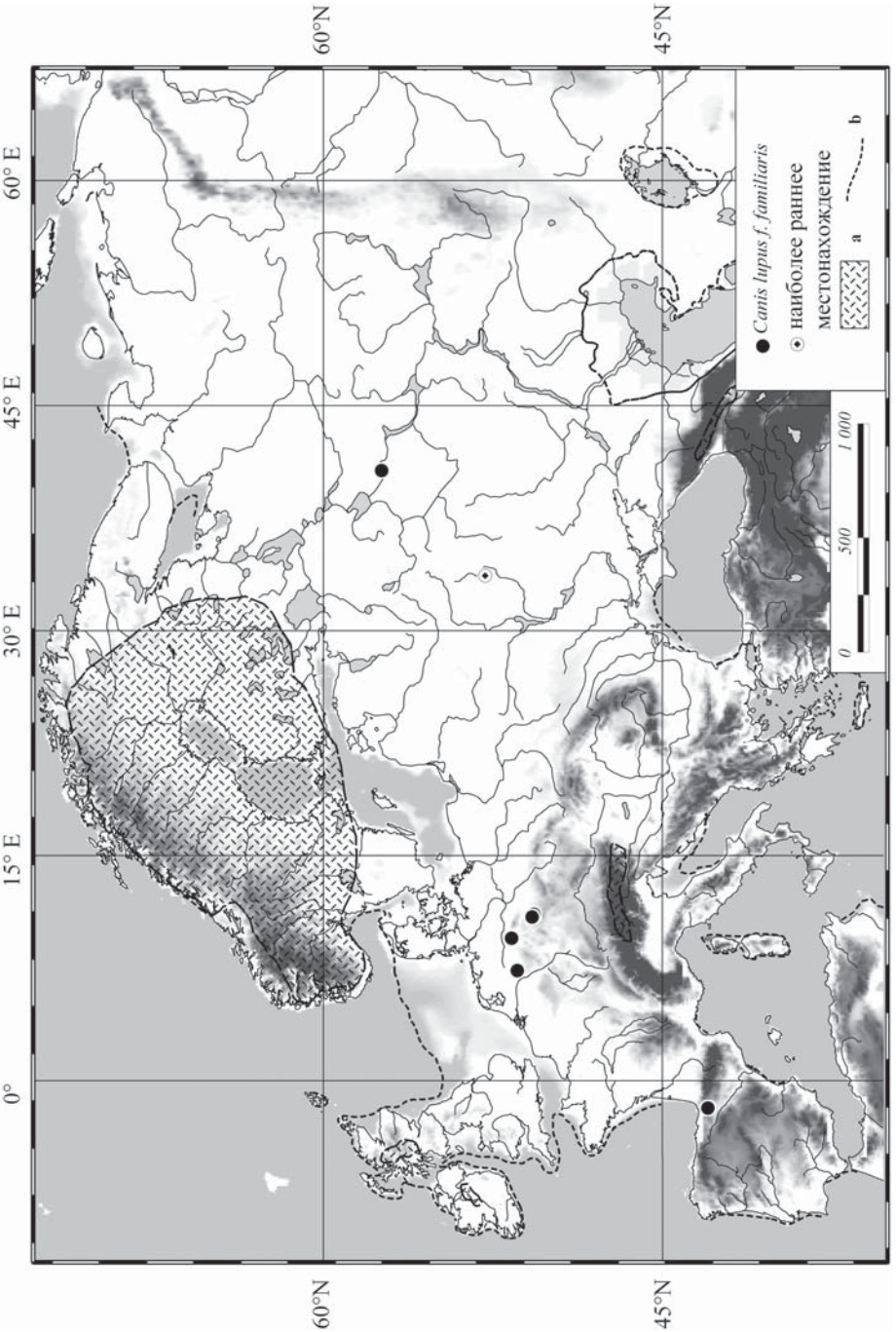


Рис. 4.97. Местонахождения остатков собаки *Canis lupus* f. *familiaris* на стоянках позднего палеолита: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.

Fig. 4.97. Dog *Canis lupus* f. *familiaris* localities in the Upper Paleolithic sites: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

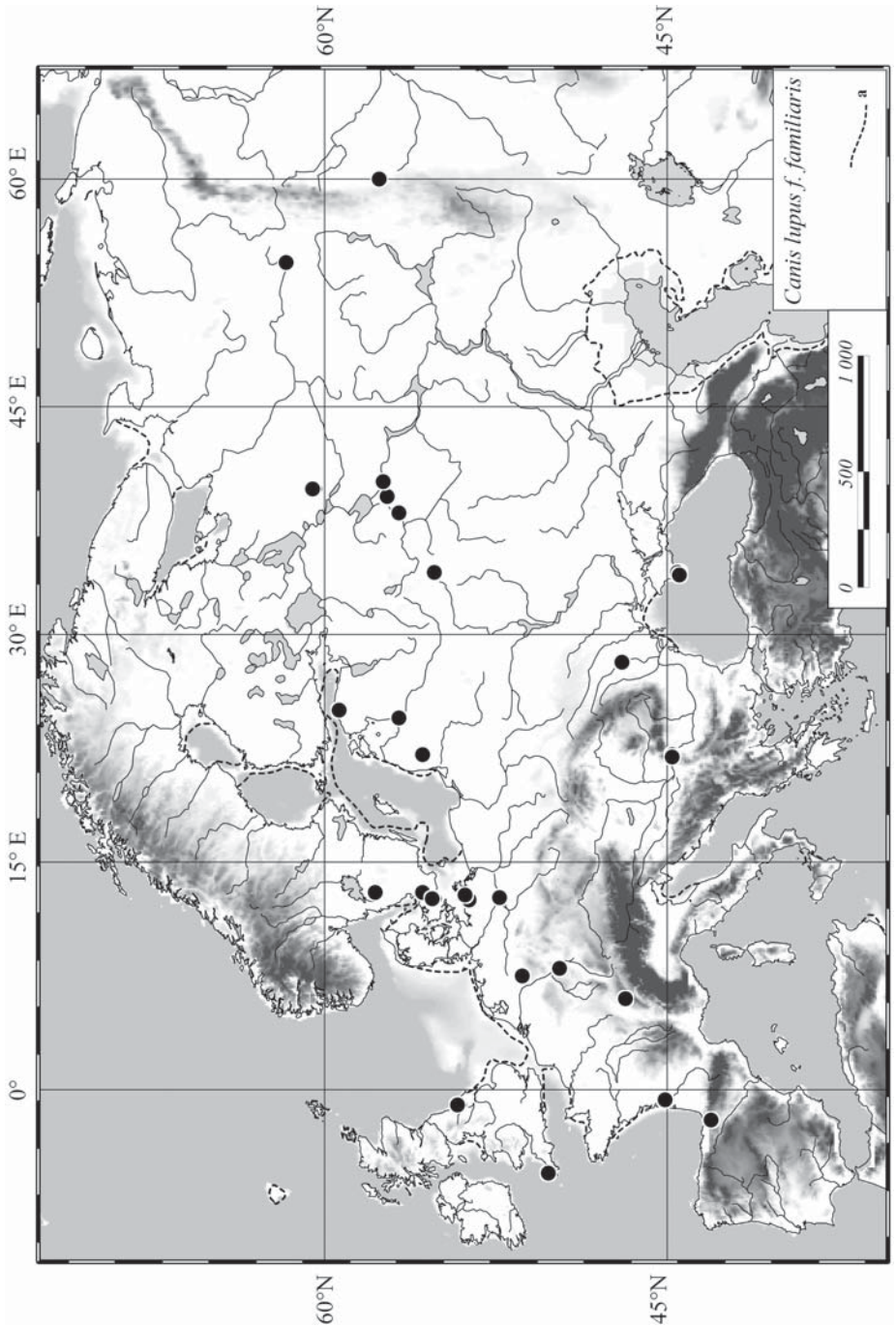


Рис. 4.98. Местонахождения собаки *Canis lupus* f. *familiaris* в поселениях мезолита: а — береговая линия.
Fig. 4.98. Dog *Canis lupus* f. *familiaris* localities in the Mesolithic settlements: a — coast line.

исследователи считают, что в бореале крупный рогатый скот, овцы и козы появляются и на Северном Кавказе (Davis, 1987). К концу бореала крупный рогатый скот, овца, коза и свинья появляются у населения среднего Дуная (Uerpmann, 1990).

Первые домашние копытные были приведены земельческо-скотоводческими группами населения, мигрировавшими в Европу из Анатолии (Tringham, 1971; Титов, 1984). Однако следует отметить, что в Европе также обитали дикие предки крупного рогатого скота (*Bos primigenius* Bojanus, 1827), свиньи (*Sus scrofa* L., 1758) и овцы (*Ovis ammon* L., 1758). Поэтому была возможна автохтонная доместикация этих видов. Эту возможность допускает ряд исследователей для тура и дикого кабана (Boessneck, 1961; Rodden, 1962).

В итоге, в конце бореала на юго-востоке Европы и, возможно, на Северном Кавказе сформировались устойчивые ареалы почти всех основных домашних копытных — крупного рогатого скота, овцы, козы и свиньи. Ареал собаки к этому времени занимал всю территорию Европы.

Summary

In the period under consideration pioneer domestic mammals appear in Europe: the dog in the end of the Pleistocene, cattle, sheep, goat and pig in the early Holocene.

The wild ancestor of a dog — wolf (*Canis lupus* L., 1758) has a very extensive area — Europe and almost whole Asia and North America. So, on such a large area there probably were several domestication centres of wolf. One of them was in Europe. It is highly probable that in Europe wolf could have been domesticated in different regions and different times. The most ancient bone remains belonging to a dog is not younger than 14000 yrs BP In Mesolithic period (Preboreal–Boreal) number of sites containing dog bones is substantially greater. Such sites are situated over the whole territory of Europe.

Cattle — *Bos primigenius* f. *taurus* L., 1758; sheep — *Ovis ammon* f. *aries* L., 1758; pig — *Sus scrofa* f. *domestica* L., 1758; goat — *Capra aegagrus* f. *hircus* L., 1758. The earliest findings of these animals in Europe belong to the beginning of Boreal period. In the Pre-pottery Neolithic settlements in the south part of Balkans peninsula bones of cattle, sheep and pig were found. Some researchers suppose that in Boreal time cattle, sheep and goats appeared also in the North Caucasus. By the Boreal terminal cattle, sheep, goat and pig appear at the Middle Danube.

The first domestic ungulates were brought by farming and cattle-breeding groups of people migrating to Europe from Anatolia. But, it should be noted that wild ancestors of cattle (*Bos primigenius* Bojanus, 1827), pig (*Sus scrofa* L., 1758) and sheep (*Ovis ammon* L., 1758) inhabited Europe so autochthonous domestication of these species was possible. Some researchers admit the possibility of domestication for aurochs and wild boar.

As a result, by the terminal Boreal in the south-east of Europe and, probably, in the North Caucasus, stable areas of nearly all main domestic animals — cattle, sheep, goat and pig, had formed. Dog by that time had already ranged the whole Europe.

4.8. Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен – ранний голоцен)

А.Ю. Пузаченко, А.К. Маркова

4.8. Space-time dynamycs of European mammal diversity (Late Pleistocene – Holocene)

Andrei Puzachenko and Anastasia Markova

Анализ закономерностей изменений видового состава, распространения млекопитающих, а также структуры их сообществ под влиянием динамики климата в последние 25–8 тыс. лет дает важную информацию для прогнозирования вероятных направлений эволюции разнообразия и распространения млекопитающих в будущем, при различных сценариях изменений климата (потеплении, похолодании).

Сведения о разнообразии и распространении млекопитающих Европы в период перехода от плейстоцена к голоцену актуальны также в контексте сохранения генофонда млекопитающих, подвергающихся в настоящее время антропогенному прессингу.

В эпоху поздневалдайского (=поздней фазы вислинского) оледенения (24–10 тыс. л. н.) произошло образование мощного (но не самого значительного в плейстоцене) покровного оледенения в Скандинавии, развитие горных ледников и широкое распространение своеобразных перигляциальных ландшафтов. В период от 17 до 10 тыс. л. н. происходило постепенное потепление климата, прерывающееся периодами понижения температуры (рис. 4.99). Согласно имеющимся данным, амплитуда между среднегодовой температурой голоцена (современности) и температурой поздневалдайского оледенения составляла около восьми градусов.

Для эпохи поздневалдайского оледенения и переходного периода от плейстоцена к голоцену существуют многочисленные реконструкции природных компонентов Европы: климата, растительного покрова, фауны млекопитающих, криогенных явлений, лессового покрова и др. (Марков и др., 1965; Величко, 1973, 1989; Палеогеография Европы… 1982; Гричук, 1989; Климанов, 1989; Atlas of paleoclimates and paleoenvironments… 1992; Зеликсон, 1994; Кожаринов, 1994; Markova *et al*., 1995; Petit *et al.,* 1999; Барышников, Маркова, 2002; Динамика ландшафтных компонентов… 2002; Маркова и др., 2002, 2003; Davis *et al.*, 2003; Маркова, 2004; Barnosky *et al*., 2004; Симакова, Пузаченко, 2005; Simakova, Puzachenko, 2005; и др.).

В этот период на территории Европы был широко представлен так называемый «мамонтовый» комплекс млекопитающих, включающий мамонта (*Mammuthus primigenuis*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), северного оленя