

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Л.И. Алексеева

ТЕРИОФАУНА
ВЕРХНЕГО
ПЛЕЙСТОЦЕНА
ВОСТОЧНОЙ
ЕВРОПЫ

(крупные млекопитающие)

Труды, вып. 455

Основаны в 1932 году

Ответственный редактор

доктор геолого-минералогических наук М.Н. АЛЕКСЕЕВ

1-748510



МОСКВА
"НАУКА"
1990

А лек сее в а Л.И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие).-М.: Наука, 1989.-109с.- (Труды ГИН АН СССР. Вып.455). ISBN 5-02-004715-5.

В книге рассмотрена мамонтовая фауна, обитавшая на европейской части СССР в верхнем плейстоцене. Биостратиграфический обзор сделан в рамках двух фаунистических комплексов: шкурлатовского и верхнепалеолитического. Териофауна рассматриваемой территории была существенно степной (первобытные зубры, мамонты, шерстистые носороги и др.). Широкая полоса перигляциальной зоны валдайского оледенения положила начало формированию так называемой "смешанной фауны" (мамонт, лошадь, сайгак, северный олень, песец). Максимального распространения фауна этого типа достигала к середине валдайской эпохи. На уровне 14-13 тыс. лет начинается ее угасание и перегруппировка фаунистического комплекса.

Для геологов, географов, палеонтологов, зоологов, археологов.

Табл. 13. Ил. 17, фото табл. 8. Библиогр. 273 назв.

Рецензенты: Е.В. Девяткин, А.Л. Чепальга, А.К. Маркова

Редакционная коллегия:

член-корреспондент АН СССР А.Л.Книппер (главный редактор),

В.Г.Гербова, В.А.Краменников

Abstract

A l e k s e e v a L.I. Late Pleistocene Theriofauna of East Europe (large Mammals).-M.: Nauka, 1989.-109p.- (Trans. Geol. Inst. USSR Ac. Sci. Vol.455).

The book provides a treatment of the Mammoth fauna distributed in the European part of the USSR during the Upper Pleistocene. A biostratigraphic review has been performed covering two faunistic complexes - Scurlat and Upper Paleolithic ones. The studied area was characterized by essentially steppe Theriofauna (bisons, mammoths, wooly rhinoceroses). The "mixed" fauna (including mammoth, horse, saiga, reindeer and the polar fox) was initially formed within a broad band of periglacial zone of the Valdai glaciation. Maximum distribution of this type of fauna was confined to the mid-Valdai epoch. Its extinction and regrouping of faunistic complex started at the level of 14-13 th.y.

1904000000-098
A 512-90-I
042(02)-90

© Издательство "Наука", 1990

ISBN 5-02-004715-5

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы верхний плейстоцен особенно привлекает внимание ученых различных геологических специальностей. Прежде всего потому, что это - завершающий этап развития последнего плейстоценового оледенения. В отложениях этой эпохи наиболее отчетливо видны следы происходивших климатических и ландшафтных изменений, сохранилась масса палеонтологических остатков, нередко встречаются стяжки человека древнего каменного века, сохранившие большое количество орудий труда. Поздний плейстоцен представляет собой заметное звено в истории становления первобытного общества. В то время человек еще являлся одним из элементов териофауны Земли и был тесно связан с окружающей средой и, в первую очередь, с теми млекопитающими, охота на которых давала ему пищу и одежду.

Верхний плейстоцен - это время существования мамонтовой фауны, время ее повсеместного, широкого распространения на территории Евразии. Основной костяк мамонтовой фауны сформировался еще в среднем плейстоцене в результате серии климатических изменений периода максимального оледенения. К сожалению, об этом раннем этапе развития мамонтовой фауны пока мало сведений. Находки остатков мамонта и шерстистого носорога в среднем плейстоцене дают основание предположительно опустить нижнюю хронологическую грань мамонтовой фауны на уровень 190-230 тыс. лет. Иными словами, промежуток времени существования мамонтовой фауны в Европе равняется примерно 200 тыс. лет.

Настоящая работа представляет собой обзор фауны крупных млекопитающих, обитавшей на территории Восточной Европы в течение верхнего плейстоцена. Для более четкого понимания териофауны последнего отрезка плейстоцена коротко рассматриваются особенности комплексов фауны среднего плейстоцена этой территории. Основное внимание уделено прослеживанию стратиграфической преемственности доминирующих групп позднелеистоценовой фауны. Не все группы животных рассмотрены одинаково подробно. Так, в связи с тем, что материалы по мамонтам освещены в многочисленных работах советских исследователей, здесь не приводится рассмотрение морфологических и метрических особенностей скелета мамонта. Для других групп, например, таких, как быки, носороги, ослы и другие, приведены таблицы измерений основных костей скелета, даны представления об относительных размерах животных и морфологии отдельных частей костей.

Биостратиграфический обзор териофауны сделан в рамках двух фаунистических комплексов: шкурлатовского и верхнепалеолитического. Фауна этих двух комплексов рассмотрена на примере двух местонахождений (Шкурлат и Сунгарь), которые были предложены в качестве типовых местонахождений указанных комплексов. В качестве примера последовательности изменения состава фауны рассмотрены фаунистические материалы стоянок Молодова I и Молодова У на Днестре. Сформирование

так называемой "смешанной фауны" связано с развитием перигляциальной зоны валдайского оледенения. Сокращение площадей оледенения повлекло за собой угасание мамонтовой фауны и перегруппировку фаунистического комплекса. На всем протяжении позднеледниковья шло бурное разрушение существовавших в природе связей. Понять этот процесс можно только с точки зрения изучения как отдельных видов, так и их биоценозов. Это позволит выявить те причины, которые привели к разрушению комплекса и частичному опустошению крупнейших территорий. В этот переходный период не малую роль играл человек. Нередко его вмешательство вело к разрушению природных взаимосвязей. В целом вымирание мамонтовой фауны – процесс длительный и сложный, не завершившийся до настоящего времени. Изучение недавнего прошлого животного мира поможет полнее понять характер современного расселения животных и избежать ряд ошибок при разработке и проведении в жизнь программы по экологической охране современной нам фауны млекопитающих.

Принятые сокращения:

ГИН	- Геологический институт АН СССР
ЗИН	- Зоологический институт АН СССР
ПИН	- Палеонтологический институт АН СССР
ИГАН	- Институт географии АН СССР
МГИ	- Московский геолого-разведочный институт
ВГУ	- Воронежский государственный университет
ГМ ВГУ	- Геологический музей Воронежского государственного университета
СМК	- Саратовский музей краеведения
ХМК	- Хвалынский музей краеведения
ВМК	- Вольский музей краеведения
ОГУ	- Одесский государственный университет
ВСМЗ	- Владимир-Суздальский музей-заповедник
ПМ	- Пугачевский краеведческий музей

НОСОРОГИ

Носорогам уделялось мало внимания при изучении фауны крупных млекопитающих плейстоцена Восточной Европы. Это связано было с рядом причин (фрагментарность материала, отсутствие точных геологических сведений и др.). Поэтому будет полезно начать рассмотрение этой группы с краткого обзора сведений по носорогам второй половины плиоцена, с которыми плейстоценовые носороги связаны близким родством. В позднем плиоцене на территории Европы обитали носороги рода *Diceroshinus*. Они были представлены четырьмя видами: *D.megarhinus*, *D.miguelcrusafonti*, *D.jeanvireti* и *D.etruscus*. Доминирующим видом был *D.megarhinus*, характерный для руссипийской эпохи плиоцена. Одновременно с ним существовал *D.miguelcrusafonti*. По строению зубов и посткраниального скелета эти виды очень похожи друг на друга. Однако К.Герэн [Guérin, 1980] не допускает их близкой родственности. В следующей эпохе плиоцена (нижний виллафранк) известен *D.jeanvireti*. Это был более стройный носорог, чем два предыдущих вида. Этой особенностью он стоит ближе к *D.etruscus*, жившему в Европе в средне-верхневиллафранкское время. На территории европейской части СССР в отложениях верхнего плиоцена встречены только два вида: *D.megarhinus* и *D.etruscus*. Первый присущ молдавскому комплексу, второй — халпровскому. Они как бы сменяют друг друга, но не составляют единой филогенетической ветви. Известны единичные находки этих двух видов совместно в местонахождениях молдавского комплекса. Это показывает, что они не очень близкородственны.

В верхнем плиоцене в период существования халпровского комплекса на территории Восточной Европы появляется другая группа носорогов, представленная

родом *Elastotherium*. В настоящее время установлено, что аласмотерии этого времени относятся к виду *E.rei* [Швырева, 1984 а, б, 1988], известному на территории Китая. В таманском комплексе мы встречаемся с новым видом, который был назван А.А.Борисяком (1914) *E.caucasicum*. Его сменяет *E.sibiricum*. Есть основания думать, что эти три вида составляют единый филогенетический ряд.

Проведенный обзор позднелиоценовых носорогов показывает, что в плейстоцен перешли две ветви носорогов. Продолжила развитие группа носорогов-дипероринов. Получила свое дальнейшее развитие группа аласмотериев.

В раннем плейстоцене диперорины представлены тремя видами: *D.etruscus*, *D.hemitocetus* и *D.mercki*. Два первых вида связаны близким родством. Находки *D.etruscus* известны в ряде местонахождений этого времени на юго-западе европейской части СССР. *D.hemitocetus* в восточных районах Европы встречается чрезвычайно редко (Пивиха на Украине). На западе Средиземноморской области он обычен для отложений среднего и верхнего плейстоцена [Guérin, 1980]. Это вид, вероятно, представляет собой последнюю слепую веточку древа европейских дипероринов. Знаменательным событием раннего плейстоцена можно считать появление носорога Мерка — *D.mercki* Jag. В западноевропейской палеонтологической и геологической литературе этот вид носорога чаще называют кирхбергским (*D.kirchbergensis* Jag). К.Герэн [Guérin, 1980] считает правомерным сохранить видовое название *D.mercki*. Дело в том, что оба эти видовые названия были введены в палеонтологическую литературу одним автором. Совместное нахождение *D.etruscus* и *D.mercki* в тираспольском гравии Молдавии не позволяет допускать их близкое родство. Предполагается, что *D.mercki* азиатского происхождения [Алексеева, 1977]. К сожалению, его находки на территории Восточной Европы очень редки и встречаются здесь в основном в мелледниковых отложениях первой половины плейстоцена. Следует отметить, что отдельные находки известны в составе хазарской фауны в местонахождениях Тунгуз и Коршецкий [Белова, 1939]. Носорог Мерка был обитателем залесенных ландшафтов, видимо, поэтому на территории Восточной Европы он встречался редко и в течение непродолжительного промежутка времени. В лесах массивах Западной Европы *D.mercki* продержался почти весь плейстоцен. Он там наряду с лесным палеолоксодонтиным слоном был одним из основных компонентов мамонтовой фауны. Возможно, что в микулинское время (рисс-вюрмское межледниковье), когда резко возросла залесенность запада Восточной Европы, этот вид по возникшим лесным коридорам заходил далеко на восток Европы. Местонахождение Малютино в Курской области, в котором найден зуб *D.mercki*, отвечает микулинскому времени.

Для плейстоцена Восточной Европы очень характерен другой вид носорога *Coelodonta antiquitatis* Blum., появившийся в Европе в период развития максимального (рисского, днепровского) оледенения.

Шерстистый (или волосатый) носорог — один из характерных компонентов мамонтовой фауны. В литературе он известен под разными названиями (*Rhinoceros tichorhinus* и др.)*. В настоящее время большинство исследователей называют его *Coelodonta antiquitatis* (Blum.).

Это — крупное, мощное животное, несущее на передней части головы два рога и имеющее почти полностью окостеневшую носовую перегородку. Угол наклона

* Подробно о родовой и видовой синонимике см.: Каталог млекопитающих СССР. 1981. С. 339-340.

Длинные кости конечностей *Coeloceros antiquitatis*
(промеры, мм)

Промер	К					большая берцовая	
	лучевая	локтевая	плечевая	бедренная	большая берцовая		
	Томаров- ка ГИН № 900/2	Молодова ГИН № 4364/ 333	Сорокино, ГИН сравн. кол. № 39/5	Хорошев- ский, ХМК № 1600	Фурманов- ва, СМК, С/№	Богова, СМК № 8571	Вольск, ГМК № 2629/19 С/№
1. Полная длина	-	374	412	460	468	378	525
2. Ширина верхнего конца	108	115	100	255	212	-	131
3. Поперечник верхнего конца	73	88	-	145?	-	114	100
4. Ширина нижнего конца	-	120	56	175	173	153?	104
5. Поперечник нижнего конца	-	85	73	135	-	120?	84
6. Наименьшая ширина кости по середине	-	65	74	89	92	76	68
Массивность (6:1), %	-	198	135	192	196	206	190
							196
							409
							135
							148
							115
							89
							73
							178

череп (образованный между горизонтальной плоскостью основания черепа и плоскостью затылка) равен или больше 90°. Этот показатель, а также развитие цемента в долинках наружных частей коронки коренных зубов позволяет считать основным его местообитанием степи с травянистой растительностью. Примерное представление о росте животного и морфологии отдельных частей его скелета дают таблицы промеров (табл. 6-9), сделанные по материалам с территории Восточной Европы. Для зубов характерна довольно значительная высота коронки. Четко выраженные углы коронки придают прямоугольную форму [Громова, 1932; Friant, 1961]. К сожалению, до сих пор не сделано подробное описание костных остатков шерстистого носорога европейской части СССР, как это было сделано для носорога этого вида, обитавшего на территории Польши.

Судя по абсолютным размерам отдельных костей конечностей, шерстистый носорог был близок к поздним представителям вида *Dicerorhinus etruscus*. При этом он заметно отличался от него коротконогостью. Это убедительно показывает индекс массивности берцовой кости (см. табл. 6).

Таблица 7

Череп шерстистых носорогов
(промеры, мм)

Промер	Хорошев- ский (Са- ратовская обл.), СМК № 1599	Тунгус (Ульянов- ская обл.) ЗИН № 23812	Текнино (Тамбов- ская обл.) ЗИН № 31805	Мзай- ловский (Зурьбер обл.), ТАН 6/3	Малый Аноз, ГИН № 659
	1. Полная длина черепа	785	785	780	-
2. Длина черепа от перед- него края челюсти до за- тылочных мыщелков	685	660	705	-	-
3. Ширина затылочной части черепа (в области затылоч- ных бугров)	280	266	309	-	-
4. Ширина черепа в скулах	343	326	355	-	-
5. Длина зубного ряда (P ² -I ³)	262	328	270 ?	-	243
6. Длина ряда премоляров	93	-	130	-	89
7. Длина ряда моляров	170	-	-	-	158
8. Длина/ширина P ²	24/35	-	-	29/37	23/-
9. P ³	36/44	-	57/44	36/44	31/47
10. P ⁴	38/51	-	-	44/52	35/48
11. M ¹	54/60	-	59/60	58/59	50/55
12. M ²	62/57	58/60	-	61/61	54/58
13. M ³	61?/-	58/52	-	61/50	51/41
14. Высота черепа	380	330	320	-	-
15. Толщина эмали на M ¹ -M ²	-	-	-	1,8-2,0	1,8-2,0
Отношение высоты к длине (I4:I), %	48	42	41	-	-

Таблица 8

Нижние челюсти *Coelodonta antiquitatis*
(промеры, мм)

Промер	Корсунь-Шевченковский ГИИ с/№		Тарбагатай-ва (Си-Ояр), ГИИ № 232/ 236		Новый Оскол (Белгородская обл.), ВГУ с/№		Средняя Болга, СМК с/№		Байлова Рипа (Молодова I, мустье), с/№	
	Полная длина нижней челюсти	597	-	-	-	550	-			
Высота нижней челюсти	333	-	-	-	298	-				
Высота горизонтальной ветви:										
у конца M_3	II4	I04	-	-	-	I05				
у начала M_3	III	I04	-	-	-	92				
M_2	I07	-	I09	-	I00	85				
M_1	I06	-	I06	-	-	78				
P_4	94	-	88	-	-	77				
P_3	87	-	-	-	-	-				
Толщина горизонтальной ветви										
у начала M_3	60	58	-	-	64					
M_2	64	63	75	-	65					
M_1	63	63	76	-	57					
P_4	58	58	72	-	-					
Длина зубного ряда										
P_2-M_3	235	235	250	-	220					
Длина ряда P_2-P_3	95	77	I05	-	-					
Длина ряда M_1-M_3	137	I48	-	-	I38					

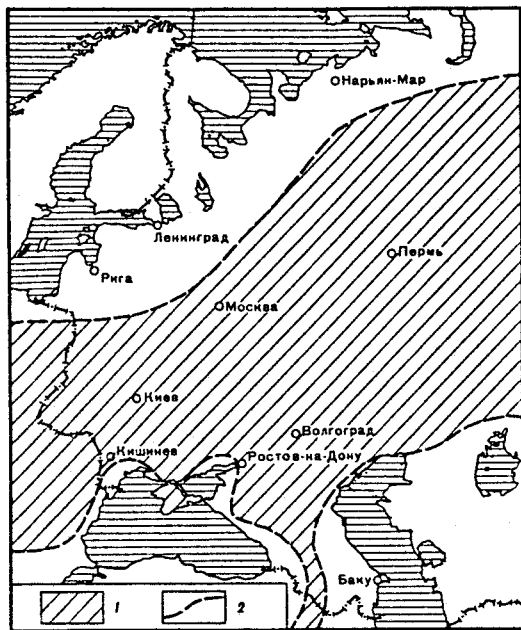
Coelodonta antiquitatis - вид, имевший широкое географическое распространение (от Кореи и Китая до Англии). На территорию Восточной Европы он попадает в период формирования фауны казарского комплекса и уже в начале верхнего плейстоцена встречается в ряде районов этой части Европы. Максимум ареала этого вида относится ко времени второй половины верхнего плейстоцена (рис. 4).

Носороги рода *Coelodonta* Bronn, 1831 известны на территории СССР с нижнего плейстоцена. Самый древний носорог этого рода - *Coelodonta tologojjensis* Velijsaeva [Беляева, 1966]. Но был ли он непосредственным предком шерстистого носорога, пока ответить трудно. Следует также отметить, что ранний период рода *Coelodonta* имеет много неясностей. По одним данным, его появление в Западной Европе фиксируется раньше, чем в Восточной. Присутствие рода *Coelodonta* указывается в миנדельских горизонтах Эссенборна [Bonifay, 1973]. Это рассматривается как первое появление рода в Средней Европе. Находки шерстистого носорога указываются также в дорисских галечниках Франкенхаузена. В Эрингсдорфе он точно установлен в отложениях, соответствующих рисскому оледенению [Voinoid, 1966]. Интересно, что на самом западе уже в рисс-вирге этот вид не встречается. Вновь его появление отмечается в вирге, когда он туда приходит в составе "холодной" (вернее холодоустойчивой) фауны в комплексе вместе с мамонтом и северным оленем.

Таблица 9

Нижние зубы *Coelodonta antiquitatis*
(промеры, мм)

Промер	Скулен (МСОР), ГИИ № 638		Корсунь-Шевченковский ГИИ с/№		Шкурлат I (Навловск), ВГУ с/№		Новый Оскол (Белгородская обл.), ВГУ с/№		Фурманов-ка (Саратов), СМК с/№		Средняя Болга, СМК с/№		Терешка (Вольск), ВМК № 490	
	№ 16	№ 17	№ 18	№ 19	№ 20	№ 21	№ 22	№ 23	№ 24	№ 25	№ 26	№ 27	№ 28	№ 29
Длина/ширина P_2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P_3	-	-	-	-	-	-	31/22	-	28/20	-	21/14	-	-	-
P_4	-	-	-	-	-	-	40/28	33/25	-	-	25/20	-	-	-
M_1	-	-	-	-	-	-	38/31	40/29	-	-	36/27	-	-	-
M_2	-	-	-	-	-	-	48/31	43/36	-	-	41/32	-	-	-
M_3	-	-	-	-	-	-	55/29	50/32	-	-	50/33	-	-	45/31
Толщина эмали на M_2 и M_3	57/30	56/24	-	-	-	-	54/28	54/28	-	-	53/26	-	-	52/29
	2,0-2,5	-	2,5	-	-	-	I,5	I,5	-	-	2	-	-	I,8-2,0



Р и с. 4. Карта максимального распространения *Coelodonta antiquitatis*

1 - площадь распространения; 2 - граница ареала

Признавая, что не все ясно относительно раннего этапа развития шерстистых носорогов на территории Европы, можно отметить, что в начале предпоследнего (рисского) оледенения этот вид уже обитал на западе Европы. К.Геран [Guérin, 1983] впервые отмечает этот вид в зоне № 24. Материалы территории Франции позволили выделить в его развитии две стадии, отвечающие двум подвидам. Более примитивную форму рассматривают в качестве подвида *Coelodonta antiquitatis praecursor* [Guérin, 1980], а более развитую - *C.a.antiquitatis*. Эта последняя форма и представляет собой типичную. В Западной Европе она зафиксирована с рисс-варма, с начала зоны № 25 [Guérin, 1983].

В Восточной Европе этот вид появляется в период максимального (днепровского) оледенения. Но широкое распространение получает в верхнем плейстоцене. Его остатки встречаются как в местонахождениях, связанных с аллювием рек, так и в культурных слоях верхнепалеолитических стоянок. Но встречаемость остатков этого животного значительно более низкая, чем остатков мамонта. Материала недостаточно, чтобы решить вопрос: существовало ли на территории Восточной Европы два подвида, как на западе. Хотя попытки выделить особые подвиды делались. Так, носорог из Старуни (Западная Украина) был выделен в особый подвид *C.a.starunensis* [Stach, 1930]. Может быть, в отдельный подвид заслуживает выделения шерстистый носорог, найденный в Михайловском карьере (окрестности г.Железнодорожка Курской обл.). По утверждению В.П.Ударцева череп с 12 зубами (см.табл. 7) был найден в отложениях, предположительно отнесенных к ниж-

нему плейстоцену *. Для его коренных зубов характерна глубокая рассеченность вертикальных внутренних долиннок, в результате чего на жевательной поверхности они не округло замкнуты, как у настоящих верхнеплейстоценовых *C.antiquitatis*, а долго сохраняют выход в продольную долинку.

На территории азиатской части СССР шерстистый носорог имеет более длительную историю. Многочисленные местонахождения остатков этого вида отмечались как в прошлом веке [Черский, 1893], так и в работах последних лет [Сводов, 1975 и др.]. Обширные материалы по верхнему плейстоцену Северо-Востока позволили Б.С.Русанову (1968, с. 389) утверждать, что на протяжении этого стрезка времени шерстистый носорог, как и мамонт, испытывал процесс мельчания. На территории Якутии этот носорог в форме *Coelodonta antiquitatis pristinus Russ.* уже известен в составе мамонтогорского комплекса, сопоставляемого Б.С.Русановым (1968, с. 383) с тираспольским комплексом европейской части СССР. В следующем, баягинском, комплексе отмечается другая форма этого вида - *C.antiquitatis jacuticus Russ.* В составе верхнеплейстоценового восточно-сибирского комплекса был представлен *C.a.humilis Russ.*, который был мельче современных ему шерстистых носорогов европейской части СССР. Фауна этого комплекса, по мнению Б.С.Русанова (1968), отвечает поздней стадии верхнепалеолитического комплекса. Этот же подвид шерстистого носорога указан им и в составе современного комплекса Якутии, то есть можно полагать, что окончательное вымирание этого вида, по его мнению, произошло уже в голоцене.

Носороги рода *Coelodonta* сменили в Европе носорогов рода *Dicerorhinus* и рода *Elastotherium*. Первый этап, или появление рода *Coelodonta*, как уже отмечалось выше, в Европе несколько туманен. В.И.Громова (1965, с.50, 56) склонна начинать его историю с мидельского времени, то есть с низнего плейстоцена. Отмечая, однако, что на территории Восточной Европы шерстистый носорог появляется и получает широкое распространение со среднего плейстоцена. Это время примерно отвечает казарскому комплексу Восточной Европы [Ажкеева, 1969]. Это - начало рисского (днепровского) оледенения.

В Восточной Европе фиксируют в непосредственной близости к моменту появления шерстистого носорога три вида: *D.werscki*, *D.hemitoechus* и *Elastotherium sibiricum* (рис. 5). *C.antiquitatis* не связан со своими европейскими предшественниками близким родством. Он, несомненно, является иммигрантом из Азии, пришедшим в Европу с волной сильного похолодания. Логически трудно допустить, что в западных районах Европы он появился раньше, чем в восточных. Появление его на этой территории было практически одновременным. Он явился исходным компонентом той новой фауны, которая получила у исследователей название "мамонтная фауна". Одни исследователи рассматривают ее в качестве единого мамонтового комплекса [Верещагин, Барышников, 1977], другие считают возможным выделить в ее развитии несколько стадий, придавая им значение самостоятельных комплексов [Громов, 1948 и др.].

C.antiquitatis (Blum.) занимает примерно те же районы, что и мамонт. В.И.Громова (1965) указывает, что он доходил до 63° с.ш. Его остатки встречаются значительно реже остатков мамонта [Смирнов, 1937]. Есть основания думать, что это было довольно редкое животное в Восточной Европе. Наоборот, в Азии численность этого вида была более значительной. Так, в культурных слоях верхне-

* Описание разреза дано в работе В.П.Ударцева (1980).

Восточная Европа							
Стратигр. подразд.	Абс. возр. млн лет	Горизонт	<i>Diceroshinus etruscus</i>	<i>D. hemitoechus</i>	<i>D. mercki</i>	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	<i>Elasmotherium sibiricum</i>
[Никифорова и др., 1987]							
ПЛЕЙСТОЦЕН	верхний	0,01	Валдайский				
		0,1	Микулинский				
	средний	0,2	Московский				
			Одиповский				
			Днепровский				
		0,3	Лихвинский				
		0,4	Ожский				
			Мучкальский				
		0,5	Донской				
			Колкотовский				
		0,6	Платовский				
			Михайловский				
	0,7						

Западная Европа						
Стратиграфическое подразделение по схеме М N [Guerin, 1980, vol. III, p. 1064]	<i>D. etruscus brachicephalus</i>	<i>D. hemitoechus</i>	<i>D. kirchbergensis</i>	<i>C. antiquitatis praecursor</i>	<i>C. a. antiquitatis</i>	<i>Elasmotherium sp.</i>
ПЛЕЙСТОЦЕН	верхний	№ 26				
		№ 25				
	средний	№ 24				
		№ 23				
		№ 22				
		№ 21				

Р и с. 5. Стратиграфическое распространение носорогов в плейстоцене Европы

палеолитической стоянки Мальта встречено много черепов [Громов, 1948]. Это дает основание думать, что, во всяком случае в Азии, человек позднего палеолита охотился на шерстистого носорога.

На территории Западной и Центральной Европы этот вид не редок в стоянках верхнего палеолита. Но у европейских исследователей нет единого мнения: являлся ли шерстистый носорог предметом охоты? Одни исследователи [Augusta, Burian, 1962] высказываются положительно и даже дают реконструкцию сцен охоты на носорога. Другие [Guerin, Faure, 1983] не могут этого утверждать столь категорически, считая, что известные нам орудия верхнепалеолитического человека были не достаточны для того, чтобы охотиться на такое мощное, очень агрессивное животное, как носорог. Но довольно значительная плотность находок его костей не исключает, что шерстистый носорог был все же предметом охоты. На территории Румынии местонахождения *C. antiquitatis* отмечаются во всех районах страны. Обычен этот вид на территории Польши, Чехословакии, Болгарии. На площади Карпатского бассейна (Словения, Северная Югославия и Трансильвания) зарегистрировано 238 местонахождений остатков мамонтовой фауны [Vrbos, 1983]. Из них в 32 местонахождениях мамонт встречен вместе с шерстистым носорогом. Это дает основания думать, что в этих районах шерстистый носорог был одним из обычных спутников мамонта.

Южнее, на основной территории Югославия, доминирует носорог Мерка, характерный для верхнеплейстоценовой фауны Западной Европы. Самые юго-западные находки *D. mercki* известны на Пиренейском п-ове на территории Португалии. Тем не менее на западе Европы встречается и шерстистый носорог. Известны местонахождения во Франции [Guerin, 1980], ФРГ и другие местонахождения западноевропейского региона. Что же касается *D. mercki*, то он иногда встречался на юго-западе европейской части СССР [Яцко, 1967] и даже заходил в центральные районы Русской равнины (Малотино Курской обл.). До сих пор это самая северная точка ареала *D. mercki* в период последнего межледникового.

Максимальная площадь распространения *C. antiquitatis* в Европе фиксируется в верхнем плейстоцене, в эпоху развития валдайского оледенения. В это время северная граница его ареала доходила почти до полярного круга. На территории Коми АССР в Печорском районе открыта стоянка Бызовая, в культурных слоях которой среди остатков мамонтовой фауны установлен шерстистый носорог [Канн-век, 1976]. Затем его находки [Кузьмина, 1975] прослеживаются по всему Уралу (Медвежья пещера, стоянка Талицкого, Усть-Катав, Капова пещера и др.), по долине Волги (Мясн, Фурмановка и др.), в центральных районах Русской равнины, в Белоруссии, на Украине, в Молдавии. На территории Закавказья находки носорога этого вида единичны. Он определен А.К.Векуа в составе фауны раннемустье-ерского горизонта пещеры Цохи в Грузии [Бурчак-Абрамович, 1969] и в Армении

[Мкртчян, 1958]. Это, вероятно, самый южный участок ареала вида шерстистого носорога. В каталоге старых коллекций ЗИН АН СССР указаны находки остатков шерстистого носорога на территории Ирана, в районе Мараги [Громова, 1965]. Однако имеются утверждения, что шерстистый носорог не обитал на юге: ни в Закавказье, ни в Средней Азии [Верещагин, Кузьмина, 1982]. Находки шерстистого носорога в мустерских слоях стоянок Средней Азии [Ранов, 1977, с. 213] свидетельствуют о том, что этот носорог проникал все-таки и туда.

Громадный ареал шерстистого носорога, протягивающийся от западных районов Европы* до Китая, позволяет думать, что существовали формы, отличные друг от друга. Известно, что виды, широко распространенные в пространстве или во времени, в концевых частях ареала могут иметь некоторые различия в морфологии в связи с выработкой приспособлений к обитанию в иных экологических условиях, существенно отличных от среды центральной части ареала [Майр, 1968]. Принято считать, что шерстистый носорог обитал в условиях открытых ландшафтов типа степи. Подтверждение этого находят в наклоне головы животного [Цейнер, 1936]. Развитие цемента в долинах зубов подкрепляет этот вывод. Действительно, он был обычным спутником мамонта и сопровождающей его фауны. Так, на Северном Урале (Медвежья пещера) остатки шерстистого носорога найдены вместе с фауной открытого ландшафта. Здесь были развиты тундростепи и лесостепи с пойменными лесами [Кузьмина, 1966].

Когда точно исчезает шерстистый носорог, не установлено. А.И. Давид (1973, с. 22) указывает, что на территории юго-запада европейской части СССР самые поздние находки датируются азийским временем. Хотя в той же статье этого автора, в таблице на с. 39 четко указывается, что шерстистый носорог исчез в конце верхнего плейстоцена. Далее А.И. Давид (1973, с. 22) отмечает, что на востоке страны, в частности в Сибири, он, очевидно, продержался дольше, чем на западе.

В стоянках европейской части СССР самые поздние находки *S. antiquitatis* известны в культурных слоях стоянок типа мадлен (Старые Дуруиторы и др.). В работе 1982 г. А.И. Давид в таблице 44 (с. 137) указывает последний раз на остатки носорога только в конце позднего палеолита, в мадлене. Начиная с неолита это животное не отмечалось. Тем не менее А.Н. Сормозов (1969), делая общий обзор фауны стоянок европейской части СССР, отмечает, что мамонты и носороги начали мельчать и вымирать в раннем голоцене (т.е. около 10 тыс. лет). Интересен отмеченный им факт, что мамонт исчезает несколько раньше, чем шерстистый носорог. Таким образом, исчезновение мамонта предшествует исчезновению носорога. Это также подтверждается наблюдениями П.П. Черныша (1953), сделанными на стоянке Владимировка (Подвисоцкий р-н Кировоградской обл.), отвечающей концу мадлена.

В литературе бытует мнение, что *S. antiquitatis* на территории Сибири жил дольше, чем в Европе. Но вот в монографии Ю.А. Мочанова (1977), где в таблице сведены все сведения по археологическим стоянкам с рядом абсолютных датировок, шерстистый носорог присутствует в фауне стоянок территории Якутии, начиная с 35 тыс. лет до 17 тыс. лет. Он уже отсутствует в фауне Джугайской пещеры (близко к 13 тыс. лет). Его в то же время он известен в этот период в

**S. antiquitatis* не встречается на севере Европы (Кольский п-ов и т.д.) и на Британских о-вах [Верещагин, Кузьмина, 1982].

самом северном местонахождении Берелех на Индигирке (71° с.ш.). Правда, основная масса остатков (более 98%), собранных на этом местонахождении, принадлежит мамонту [Мочанов, 1977]. Возраст этой стоянки — 13–12,5 тыс. лет. Более поздних находок шерстистого носорога в Сибири нет, если не считать до-садных недоразумений, вероятно, находивших объяснение в перетолнении. Так, в книге Ю.А. Мочанова (1977, с. 56, № 83 стоянка Нижне-Троицкая на р. Алдан) указано нахождение костей носорога вместе с фрагментами керамики (сетчатой). К выводу о том, что в Сибири шерстистый носорог вымер раньше, чем в Европе, пришла также Н.М. Ермолова (1978, с. 92).

В широком плане истории носорогообразных на территории Восточной Европы шерстистые носороги сменяли эласмотериев и предшествующих дипероринов. Во всяком случае, заметно потеснили последних. Эта перегруппировка здесь произошла в среднем плейстоцене. В период существования казарской фауны в Поволжье (Мысы и др.) одновременно обитали сибирские эласмотерии (рис. 6) и шерстистые носороги. По всей видимости, суровые условия днепровского оледенения ускорили исчезновение эласмотериев. Эта группа животных, как уже отмечалось, появилась на территории Восточной Европы еще в плиоцене. В нижнем плейстоцене она была представлена здесь сибирским эласмотерием. На территории южных окраин Восточной Европы находился только самый крайний западный участок ареала этого вида. Основная площадь ареала покрывала Китай, Среднюю Азию и Казахстан до Поволжья [Алексеева, 1977, рис. 20]. Это было крупное животное, высоконогое, приспособленное к обитанию в степных засушливых условиях. Высокая степень специализации зубного аппарата [Швырева, 1984] резко ограничивала его экологическую нишу. Общее развитие скелета конечностей приводило к тяжеловесности, делало эласмотериев неспособными конкурировать с другими обитателями степей за места обитания. А.К. Швырева (1984б) считает, что основной причиной вымирания эласмотериев является утрата жизнестойкости. Эта невозможность адаптироваться в условиях наступающего рисского похолодания привела к окончательному вымиранию этих травоядных гигантов.

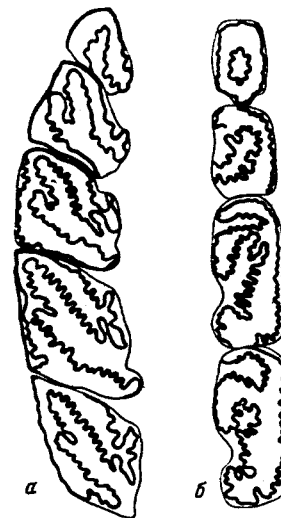


Рис. 6. Эстампы жевательной поверхности зубов эласмотериев

а — правый ряд верхних зубов (P³, P⁴, M¹, M², M³). Саратовское заволжье, СМК, б/н, вид снизу, 4/9 нат. вел.; б — правый ряд нижних зубов (P³, P⁴, M¹ и M²). Пугачев (Саратовская обл.), ПКМ (экспозиция), вид сверху, 4/9 нат. вел.

На территории Западной Европы элasmотерии достоверно не известны. В музеях Западной Европы хранятся редкие остатки элasmотериев [Guérin, 1980]. Отсутствие точной документации позволяет думать, что это результат завоза остатков ископаемых экзотических животных. Это дало основание отметить в таблице (см. рис. 5) их присутствие в районах Западной Европы только условно (пунктиром).

БЫКИ

Палеонтологический материал по плейстоценовым быкам, известным с территории европейской части СССР, богато представлен в коллекциях различных музеев, институтов и университетов. Основной недостаток этих материалов – отсутствие точной документации. Остатки быков из плейстоценовых местонахождений принадлежат двум родам *Bison* и *Bos*. Находки ранних форм быков, близкородственных этим плейстоценовым родам, фиксируются в первый раз в отложениях второй половины плиоцена (верхний плиоцен схемы МСК 1964 г.). Следует отметить, что в это же время встречаются редкие находки остатков лептобозов, фрагментарность которых не позволяет пока определить их видовую принадлежность. В период существования одесского комплекса на западе этого района уже обитал ранний зубр – *Bison suchovi* [Алексеева, 1967]. Строение его роговых стержней свидетельствует о родстве с быками широко распространенного на западе Европы рода Лертовова. Начиная с этого времени зубры уже не покидали территорию Европы в течение всего плейстоцена [Заболотский, 1982]. Историю рода *Bison* заканчивает вид *Bison bonasus* L., широко распространенный на территории Европы в голоцене.

Род *Bison* достаточно полно освещен в литературе. Недавно вышла из печати монография "Зубр" [Флеров и др., 1979], содержащая массу сведений о морфологии и экологии быков рода *Bison*. Тем не менее в истории становления вида *Bison priscus* Woj., являвшегося одним из самых характерных элементов мамонтовой фауны, имеется много невыясненных моментов. В процессе полевых работ, проводимых Лабораторией четвертичного периода ГИН АН СССР, получены материалы, позволяющие несколько осветить переход от *B. schoetensacki* к *B. priscus*. Именно поэтому в данной работе дается довольно подробное описание этих палеонтологических остатков, найденных в Поволжье (Райгород) и в Приазовье (Обиточное).

Второй вид плейстоценовых быков Европы – *Bos primigenius* Woj. – охарактеризован значительно хуже, чем *Bison priscus*. К числу самых ранних находок быков рода *Bos*, вероятно, следует отнести форму *Bos volgensis*, описанную В.И. Громовой (1931) из косских слоев Поволжья. Затем быки рода *Bos* фиксируются в материалах палеолитических стоянок (верхний палеолит). Но остатки первобытного тура там представлены всегда в меньшем количестве, чем зубра. Не исключено, что некоторые кости первобытного тура в виду их редкой встречаемости ошибочно относят к быкам рода *Bison*. Вид *B. primigenius*, явившийся предком крупного рогатого скота [Бибикова, 1958], заслуживает пристального внимания. Последние представители вида *B. primigenius* дожили, вероятно, до середины XIX в. в лесных областях запада Европы. Очень широко был распространен этот вид в первой половине голоцена.

Одним из интереснейших местонахождений казарской фауны является скопление костных остатков в местах размывания четвертичных песков на п-ове Тунгуз (левобережье Волги близ впадения в нее р.Черемшан). Там установлен следующий состав фауны [Павлова, 1933; Беляева, 1939]: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rhinoceros mercki*, *Elasmotherium sibiricum*, *Equus* sp. (ex gr. *caballus*), *Bison priscus longicornis*, *Bos primigenius*, *Megaloceros euryceros*, *Cervus elaphus*, *Alces* sp., *Camelus knoblochi*, *Saiga tatarica*, *Felis spelaea*, *Ursus spelaeus*, *Canis lupus*, *Vulpes* sp., *Castor fiber*.

Анализ этого списка наводит на размышления. Во-первых, одновременно присутствуют три вида носорогов. Особенно интересно одновременное нахождение *S. antiquitatis* и *D. mercki*. Это единственное их совместное нахождение на территории Восточной Европы. И здесь же мамонт. Вероятно, речь идет о ранней форме мамонта или даже о мамонте казарского типа (*Mammuthus* cf. *chosaricus*), остатки которого встречены в ряде соседних местонахождений (о.Хорошевский и др.). Е.И.Беляева (1939) указывает, что кости конечностей носорога из коллекции с о.Хорошевского принадлежат стройному носорогу типа D. mercki. Это местонахождение по составу фауны несколько отличается от Черного Яра. По всей видимости, мы здесь сталкиваемся с зональными различиями: в районах Нижнего Поволжья господствовали степи (зона степей), а в Среднем Поволжье ландшафт был заметно более залесенным (зона лесостепей и начало зоны лесов).

Кроме указанных выше местонахождений в долине Волги известно еще довольно много точек находок казарской фауны. Так, толща среднечетвертичного аллювия в районе г.Сызрани содержит в своей части фауну млекопитающих казарского типа [Востряков, 1967]. Среднечетвертичный аллювий в котловинах у г.Балаково богат находками остатков крупных млекопитающих. В Краеведческом музее г.Балаково хранятся отдельные зубы слонов типа *Mammuthus chosaricus* и многочисленные костные остатки зубов *Bison priscus* (череп, рога, кости конечностей). Большая серия зубов слонов типа *chosaricus* и обломков черепков с рогами первобытных зубров получена из среднечетвертичных галечников, вскрытых в котловине канала Волго-Дон в районе Волгограда (более точные указания о геологических условиях этих находок отсутствуют).

Много местонахождений казарской фауны связано с аллювием IV надпойменной террасы Волги, широко развитой на территории Заволжья (Бурмановка, Липовка и др.). В Пугачевском краеведческом музее хранятся много остатков животных, относящихся к казарскому комплексу. Среди них особенно богато представлены коренные зубы слона *Mammuthus* cf. *chosaricus*, остатки быков (зубов) и эласмотериев. Находки эласмотериев в этом районе нередки (см. рис. 6). Отсюда были описаны кости конечности этого животного [Теряев, 1948]. Все остатки эласмотериев, собранные в местонахождениях казарской фауны, принадлежат *Elasmotherium sibiricum*.

Фауна времени одинцовского межледникового и московского оледенения

Эпоха одинцовского межледникового достаточно подробно освещена в работах А.И.Москвитина (1976 и др.). Отложения этого времени охарактеризованы палинологически. На территории Белоруссии по пыльце установлено три максимума одинцовского межледникового. Сведений о фауне млекопитающих этого времени очень мало. Возможно, это связано с трудностями датировки местонахождений.

В г.Одинцово под Москвой были обнаружены костные остатки млекопитающих: *Mammuthus primigenius*, *Equus caballus*, *Ovibos* sp. [Сукачев и др., 1969]. Зу-

бы мамонта раннего типа найдены у станции Перерва (по-восточная окраина Москвы). Здесь же в базальном валунном слое карьера Курской железной дороги были собраны И.А.Дуброво [Москвитин, 1961] кости следующих животных: *Coelodonta antiquitatis*, *Equus* sp., *Megaloceros* sp., *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Bison (Bos)* sp., *Marmota bobac*. Из песчаной породы, заполнившей полости костей, была получена пыльца сосны, березы, ели с небольшой примесью орешника и ольхи. По мнению А.И.Москвитина (1976, с. 104), это местонахождение геологически связано с третьей надпойменной террасой р.Москвы. Возможно, к одинцовской фауне можно отнести находку остатков мамонта (см.табл. II, фиг. I) и волка в суглинках у с.Межевахино в Воронежской области [Алексеева, Большакова, Сычев, 1984]. По особенностям строения коренных зубов межевихинский мамонт принадлежит раннему типу мамонтов.

Отдельные зубы ранней формы *M. primigenius*, происходящие из отложений, синхронных одинцовскому времени [Якимович, 1976, с. 24], встречаются на территории Южного Урала (Худолоз, Бело-Катай и др.).

Сведения о териофауне одинцовского времени недавно получены из двух местонахождений Башкирии. У дер. Горнова (левый берег р.Белой, Уфимский р-н) выделен горновский горизонт (аналог одинцовского горизонта). По остаткам, собранным в его отложениях, установлено присутствие следующих животных [Якимович и др., 1987, с. 34 и 103]: *Mammuthus primigenius* Blum., *Bison priscus longicornis* V.Grom., *B.p.deminutus* V.Grom., *Bos primigenius* Woj., *Coelodonta antiquitatis* Blum., *Equus caballus fossilis*, *Equus* cf. *hemionus* Pall., *Ovis* cf. *azmon* L., *Alces alces* L., *Megaloceros giganteus* (Blum.), *Cervus elaphus* L., *Camelus* sp. В отличие от фауны центральных районов европейской части СССР, в фаунистическом сообществе Башкирского Предуралья чувствуется азиатское влияние (кулан, верблюд).

Второе местонахождение, содержащее фауну одинцовского времени, связано с Гремячевскими слоями, развитыми на Верхней Каме (Северное Предуралье). Там, в карьере кирпичного завода Гремячий (третья надпойменная терраса) собраны костные остатки [Якимович и др., 1987, с. 104]: *Mammuthus primigenius* Blum. (ранний тип), *Coelodonta antiquitatis* Blum., *Equus caballus* L., *Equus* sp., *Bison priscus* Woj., *Bison* sp., *Rangifer tarandus* L., *Saiga tatarica* L., *Canis lupus* L. В составе фауны долины Верхней Камы отмечается северный олень. Факт нахождения его остатков в этих районах, вероятно, может быть объяснен заходом северных оленей в районы Предуралья с севера во время сезонных миграций.

В литературе почти отсутствуют сведения о находках фауны времени московской стадии* среднеплейстоценового оледенения. Не исключено, что этому времени отвечает Старунское местонахождение в долине р.Быстрица (Ивано-Франковская обл.), раскопки которого проводились в 1908 и 1929 гг. Полный список литературы по фауне этого местонахождения имеется в статье Я.О.Кульчицкого (1982). Старуна - это озеротовое местонахождение, где был найден скелет шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis starunensis* Stach. В Старуне найдены также костные остатки *Mammuthus primigenius*, *Cervus euryceros* Aldr., *Felis sylvestris* Schr., *Vulpes* sp., *Ochotona* sp., *Lepus timidus* L. Кроме того, обнаружены остатки белой совы *Nyctea scandiaca* L.

* А.И.Москвитин (1976) признает самостоятельность московского оледенения.

Эти леса тяготели к склонам балок и оврагов, так как степная растительность, образованная разнотравно-злаковыми сообществами, также играла существенную роль. Не исключено, что в состав байрачных лесов входила и ель. Затем, в результате изменения климата в сторону его потепления и иссушения, лесная растительность полностью исчезла. Широкое распространение получили опустыненные степи. В более благоприятных в отношении влаги условиях существовали польно-злаковые сообщества, тогда как значительную роль в растительном покрове играли маревые. Сообщества с преобладанием маревых господствовали на расширяемой территории в период оптимума микулинского межледникового. Далее с увеличением тепла и сухости климата на смену доминирующим группировкам из маревых пришли злаково-полянны, а затем - и разнотравные сообщества. Завершающий этап микулинского межледникового характеризовался развитием широколиственно-сосновых и широколиственных лесов, образованных дубом, реже липой и вязом. Менее благоприятные для леса территории были заняты злаково-разнотравными степными сообществами. В конце межледникового и начале вацдайского оледенения новая аридизация климата привела к почти полному уничтожению лесной растительности и становлению злаково-разнотравных группировок.

Суммируя все имеющиеся сведения о микулинской териофауне (известно уже более 10 местонахождений), можно сказать, что территория Русской равнины была значительно менее залесена, чем запад Европы. Основными компонентами фауны являлись зубры, кабанолодные лошади, мамонты (ранний тип), шерстистые носороги, пещерные халчники, сурки-байбаки, пеструшки, шишуки. Западные окраины Русской равнины населяли лесные ассоциации. Примером фауны такого типа может служить местонахождение Тимашковичи в Белоруссии [Калиновский, 1983]. Юго-западные районы европейской части были населены фауной, содержащей в своем составе большой процент лесных животных. Так, в местонахождении Карагаш в Молдавии встречается типичное западноевропейское сочетание видов: *Diceroshinus mercki* и *Palaeoloxodon antiquus*. Здесь же найден: ранняя форма *Mammuthus primigenius*, *Bos trossoceros* и два вида оленей [Дуброво, Чепалыга, 1967; Давид, Лунгу, 1972].

Для зоны северного Предкавказья в период микулинского межледникового также характерна фауна с *P. antiquus* (поздняя форма). Находки этой фауны связаны с галечниками карьера Гирей [Алехеева, 1980]. Там найдены, кроме *P. antiquus* *Mammuthus primigenius* (ранний тип), *Bison prisus longicornis*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus ex gr. caballus*, *Megaloceros* sp. [Громов, 1948].

Среди новых местонахождений заслуживает интерес Малотино (30 км к западу от Курска). Там найдены зубы *Diceroshinus mercki* и кости *Bison prisus*. Этот вид носорога обычен для ринс-вирмской фауны Западной Европы. Найденные здесь остатки грызунов подтверждают этот возраст для местонахождения фауны Малотино. Значительный комплекс грызунов выявлен из микулинских отложений у с. Черемошник [Агаджаян, 1971]. К мезьянскому почвенному комплексу приурочено местонахождение у г. Гадяч [Маркова, 1982], где найдены следующие виды мелких млекопитающих: *Ochotona pusilla*, *Citellus* sp., *Cricetus microtorius*, *Lagurus aff. lagurus*, *Microtus gregalis*, *Microtus aff. agrestes*, *Microtus* sp. Наибольшее число определенных остатков принадлежит сусликам. Фауна мелких млекопитающих Гадяча является аналогом шкурлатовской фауны. Общий облик фауны показывает развитие широких открытых ландшафтов.

Что же касается среднеплейстоценового оледенения (рисского, днепровского), то пока трудно подобрать местонахождение "смешанной фауны", равно хорошо охарактеризованное как крупной, так и мелкой фауной, хотя местонахождений этого времени известно достаточно.

Особенно хорошо известны местонахождения "смешанной фауны" в верхнем плейстоцена [Громов, 1948, 1961 и др.]. В каждом конкретном случае рассмотрение вопроса о смешанности фауны осложняется расхождениями относительно геологического возраста палеолитических памятников, культурные слои которых и дают основные материалы по териофауне второй половины плейстоцена. Новые факты вносят необходимые коррективы. В каждом конкретном случае "смешанность" фауны находит свое объяснение. Так, например, в Карагаше (МССР, долина Днестра) в захоронении аллювиального типа были найдены вместе остатки слона мамонтовой группы и *P. antiquus*. Сейчас есть основания полагать, что это местонахождение не представляет смешения двух фаун, а относится к микулинскому времени. Именно в эпоху последнего межледникового создались такие условия, когда на территории южной зоны Восточной Европы проникли лесные элементы западно-европейской фауны. Таким образом, находку зубов *P. antiquus* в микулинских отложениях не следует рассматривать как факт смешения двух фаун или как случай перемещения из более древнего горизонта.

Следует отметить, что в микулинское время все же не было сильного влияния западноевропейской фауны на фауну Русской равнины. Основное ядро микулинской фауны - это комплекс, сформированный во время эпохи среднеплейстоценового оледенения (так называемого максимального). В целом фауна сохраняла существенно степной облик. В начале и в конце микулинской эпохи (особенно в ее конце) в юго-западных районах европейской части СССР отмечаются находки северных оленей. Примером такого местонахождения являются Выхватинцы. По археологической датировке памятник относится ко времени последнего межледникового.

Териофауна времени рисс-виурского (микулинского) межледникового таит в себе массу невыясненного. Есть основания думать, что это время не было ни особенно влажным, ни особенно жарким. Только в таких климатических условиях смогла приспособиться и пережить межледниковая фауна, сформировавшаяся к концу периода развития максимального оледенения.

В последнее время появляются работы, ломающие традиционные представления об основных крупных млекопитающих как показателях холодных и теплых эпох. Считалось твердо установленным, что существование западноевропейской ассоциации с древним лесным слоном, носорогом Мерка и бегемотом - это показатель теплолюбивой фауны, обязательно указывающей на межледниковье. Анализ материалов по бегемотам Западной Европы показал [Fauré, 1981], что по присутствию бегемота нельзя установить температурные рамки. Его находки указывают только на значительную влажность окружающей обстановки. К.Герен [Guérin, 1980] выяснил экологию плио-плейстоценовых носорогов, установил интересные факты: в I8 местонахождениях бегемот найден вместе с *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*, в I6 - с *D. mercki*, в I9 - с *D. hemitoechus*, в IO - с *Coelodonta antiquitatis*. Последний факт показывает, что нельзя рассматривать *C. antiquitatis* в качестве характерного животного тундры. Шерстистый носорог, как и ряд других животных мамонтовой фауны, был, видимо, экологически очень пластичным, способным обитать в весьма различных условиях окружающей среды. Состав фауны, к сожалению, нам известен в основном по материалам культурных слоев верхне-

палеолитических стоянок. При этом всегда имеет место некоторая выборочность. Кости стоянок, как правило, принадлежали промысловым животным. Кости других животных, живших в окрестностях поселений или вблизи них, заносились на стоянку случайно. Поэтому об этих животных сведений значительно меньше, хотя их могло быть и не меньше, чем промысловых.

По сути дела в настоящее время имеются достаточные сведения только о перигляциальной фауне последнего оледенения. В данной работе разбор особенностей перигляциальной фауны будет сделан на примере фауны последней ледниковой эпохи.

Основной состав фауны перигляциальной зоны ваддайского оледенения одинаков на всем ее протяжении (рис. 15). Начало этой фауны можно видеть в позднемустьебских слоях палеолитических стоянок. На территории европейской части СССР их много. На юге - это белая группа стоянок, содержащих культуру развитого мустье (Староселье, Заскальная VI, Волчий Грот, Чокуча и др.).

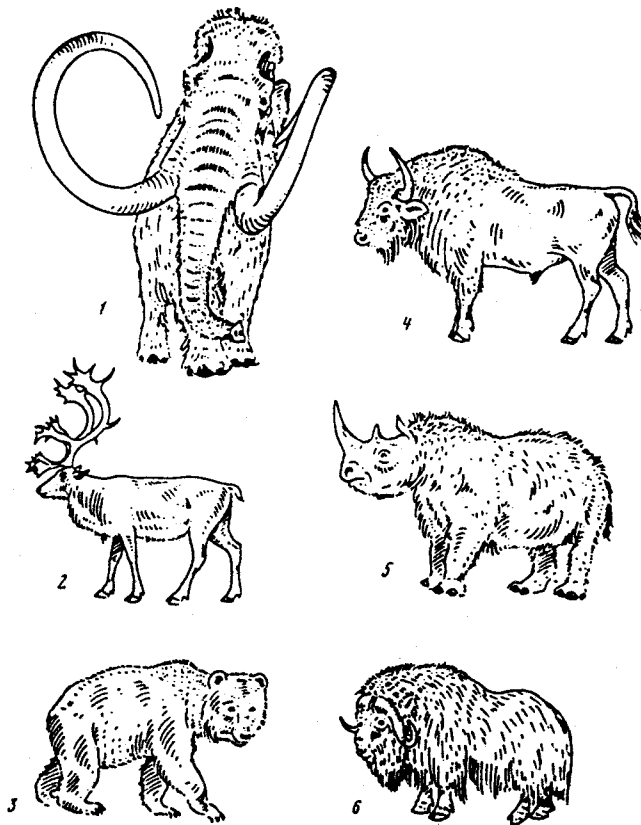


Рис. 15. Наиболее типичные представители фауны второй половины плейстоцена (изображения из работы Е.Тениуса, 1962 г.)

I - мамонт, 2 - северный олень, 3 - пещерный медведь, 4 - зубр, 5 - шерстистый носорог, 6 - овцебык

ВЫМИРАНИЕ МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ

Анализируя процессы вымирания мамонтовой фауны, пытаются найти одну, главную причину вымирания доминирующих видов мамонтовой фауны (или просто мамонтовой фауны), имевшее место где-то близко к 10 тыс. лет тому назад, на грани плейстоцена и голоцена. На первый взгляд, все было именно тогда. А если рассмотреть это событие повнимательнее, то станет очевидным, что процесс вымирания начался задолго до того времени и, что самое интересное, тогда не закончился. Палеонтологи считают [Верещагин, 1971 и др.], что рубеж 10 тыс. лет в этом отношении не был одновременен. Основная волна вымирания крупных млекопитающих фиксируется где-то близко к интервалу 13-12 тыс. лет.

Вымирание мамонтовой фауны, вернее, разрушение комплекса видов, глубоко адаптированных к условиям суровых биотопов плейстоцена, связано, в основном, с концом плейстоцена или, точнее, с верхним плейстоценом. Оно обусловлено событиями, представлявшими собой цепь резких климатических чередований. Возникавшие ландшафтные изменения сдвигали сложившиеся ареалы, нередко вызвали изоляцию популяций. Животные вынуждены были приспосабливаться жить в новых, часто, казалось бы, более благоприятных условиях.

Начало формирования мамонтовой фауны следует искать, вероятнее всего, в нижнем или в начале среднего плейстоцена*. Градиозное покровное оледенение (серия оледенений или стадий одного оледенения) нижнеплейстоценовой эпохи сформировало в Евразии комплекс, который в дальнейшем задал тон всей крупной териофауне плейстоцена. Начавшееся мидель-рисское межледниковье, чаще называемое в Восточной Европе лихвинским, получило сложившийся комплекс териофауны, которая постепенно приспосабливалась жить на освобождавшихся территориях. Сюда же стали проникать и другие виды, ранее сохранившиеся в рефугиумах своих сокращенных ареалов. Еще далеко до воссоздания более или менее полной картины комплекса этого межледниковья. Нам известны, главным образом, южно-

европейские местонахождения. В это время на территории юго-восточных районов Восточной Европы и Закавказья получил широкое распространение слон мамонтовой группы. Нет единого мнения относительно его названия**. В нашем представлении, его правильнее всего называть казарским мамонтом *Mammuthus chosaricus* Dubrovo. Вероятно, большое количество зубов этого слона, найденное в галечниках, вскрытых котлованами в районе Волгограда, принадлежит именно этому слону времени лихвинского межледниковья. Это тем более вероятно в связи с тем, что находки этой формы слона, сделанные в ряде местонахождений Армении, связаны с галечниками мидель-рисского межледниковья. Не исключено, что находки зубов слона, сделанные в прошлом столетии в районе Эрзерума (Турция) и описанные как *Elephas armeniacus* Falc. et Sautl., также принадлежат этому слону. Интересно отметить, что в Закавказье очень редко встречаются остатки слонов в средне- и верхнеплейстоценовых отложениях. В Закавказье достоверно зафиксированы слоны мамонтовой линии только на территории Армении. Остатки принадлежат двум видам: *Palaeoloxodon antiquus* (близкому к типичной форме) и *Mammuthus trogontherii*. Систематическое положение второго вида требует уточнения. Слоны этого вида имеют зубы мамонтового типа (в строении МЗ принимают участие 22 пластины). Это мало для мамонта, но много для настоящего трогонтериевого слона или его современника - слона Вюста [Алексеева, 1977, с. 102]. Ближе всего слон из Ленинаканского комплекса Армении стоит к *Mammuthus chosaricus*.

Свою ценность армянским находкам придает их точное стратиграфическое положение. Они обнаружены только в галечниках, синхронных сингильскому горизонту европейской части СССР [Саядян, 1970]. В Армении в Памбакской долине (Лермонтово) несколько лет назад был найден скелет крупного слона. Отсутствие черепа и зубов очень затруднило его определение. По строению костей скелета и, особенно, по расположению пясных костей передней лапы он обнаруживает большое сходство со скелетом, выставленным в Геологическом музее Академии наук АзССР. Правда, выставленный скелет в большой мере собран из костей, найденных в галечниках у г. Ленинакан, с которыми связан ленинаканский комплекс [Авакян, 1959; Саядян, 1970]: *Mammuthus trogontherii*, (по моему мнению, это *M. chosaricus*), *Samelus knoblochi*, *Vos trochseger* и др.

В настоящий момент неясно, с какой ветвью ранних представителей рода *Mammuthus* следует связывать происхождение настоящих мамонтов, относящихся к виду *M. primigenius*. Вероятнее всего, корни следует искать в фаунах Азии. А.Н. Мотузко (1971) отмечал в нижнеплейстоценовых отложениях Западной Сибири находки зубов слонов раннемамонтового типа. Этот вопрос еще ждет своего разрешения. Во всяком случае, выяснилось, что уже в лихвинское время на территории Восточной Европы** получила широкое распространение линия мамонтов, развитие которой привело через посредство *M. chosaricus* (или *M. armeniacus*) к формированию вида *M. primigenius*, ставшего фоновым видом плейстоценовой фауны Евразии. Первые находки мамонтов зафиксированы в одиновское время. В строении зубов мамонтов раннего типа наблюдается ряд примитивных черт [Алексеева, 1981], подтверждающих их близкородственную связь с казарским слонком. Стратиграфически эта ранняя форма *M. primigenius* протягивается довольно далеко. К ней относятся находки зубов мамонтов, обнаруженные в культурных слоях раз-

* Имеется в виду поздняя форма трогонтериевого слона [Громов, 1948 и др.].

** В Западной Европе это слоны типа *Elephas fraasi*.

* В схемах плейстоцена Средней Европы [Adam, 1964; Müller-Beck, 1967] отмечаются вместе слоны-трогонтерии и ранние формы мамонта [Величко, 1973, с. 9].

витого мустье, отвечающих раннему валдау (раннему вурму). В то же время, мамонт был одним из главных промысловых животных, что свидетельствует о высокой плотности популяций вида на территории Восточной Европы.

Очень мало данных о мамонтах времени микулинского (рисс-вирмского) межледниковья. В Шкурлате I (Воронежская обл.) мамонт найден вместе с зашедшим туда западноевропейским *P. antiquus*. Затем слоны в шкурлатской фауне исчезают. В фауне, отвечающей максимуму межледниковья, преобладают животные опустыненных степей (тушканчики, суслики, земляные зайчики). Видимо, в максимуме развития последнего межледниковья произошел разрыв ареала *M. primigenius*, повлекший за собой изоляцию популяций. Может быть, в этом найдет свое объяснение некоторое различие, отмечаемое у южно-русских мамонтов валдайского времени от их современников, мамонтов более северных районов Восточной Европы. Дело в том, что, как правило, число пластин, слагающих МЗ, у поздних форм мамонтов Украины ниже*, чем у их северных современников. Все это позволяет думать, что разрыв ареала (хотя бы частичный), происшедший в микулинское время, ознаменовал начало угасания вида. Поздняя форма *M. primigenius*, которая представляет собой настоящих мамонтов (типом вида является зуб мамонта из Сибири, найденный в отложениях конца плейстоцена), отвечает интервалу 40–10 тыс. лет. Имеющиеся радиоуглеродные датировки показывают, что в Европе этот вид вымер несколько раньше, чем в Сибири [Мочанов, 1977; Ермолова, 1978]. Самые поздние находки в Сибири имеют даты в 10 тыс. лет [Арсланов и др., 1982].

Иногда признают еще одну, третью форму мамонта. Это – карликовый мамонт. Вероятнее всего, возникновение карликовых форм связано с изоляцией популяции на последнем этапе существования вида. Находки зубов карликовых мамонтов всегда связаны с концом позднего плейстоцена (в основном с районами северо-востока Сибири).

Второй основной компонент мамонтовой фауны – шерстистый носорог, исчезает примерно тогда же, когда и мамонт. Он переживает максимально холодное время, приходящееся, по мнению большинства исследователей, на 16–17 тыс. лет, и после 14–13 тыс. лет он исчезает не только с территории Восточной Европы, но и вообще в Евразии. Его исчезновение, столь одновременное на всем ареале, позволяет рассматривать его как репер. В фауне гаврильских слоев, датируемой временем 12–11 тыс. лет, уже нет ни мамонта, ни носорога. В культурных слоях стоянок конца верхнего палеолита этих видов тоже нет. На территории Башкирии самая поздняя находка шерстистого носорога отвечает времени 12 тыс. лет тому назад [Латыпова, 1989].

Значительно сложнее идет процесс вымирания в группе лошадей. До самого конца верхнего плейстоцена продолжала существовать в Восточной Европе широкопалая лошадь, которую советские исследователи именуют *Equus latipes Grom*. На западе существовал близкий вид *Equus germanicus Nahring*. Следует отметить, что систематика плейстоценовых лошадей требует еще раз специального исследования. В Европе описано более 15 ископаемых форм. Их основные параметры** очень изменчивы. Определить или различить эти подвиды и даже виды трудно. В.И. Громова (1965) предложила рассматривать эти формы подвидами одного вида *Equus caballus L.* Исследования остатков лошадей центра Русской равни-

ны, Украины и Молдавии [Лавид, 1980; Кузьмина, 1977] позволили отнести позднелепистоценовых лошадей к виду *E. latipes*, выделенному В.И. Громовой (1949) в качестве особого подвида *E. s. latipes* по материалам костенковских местонахождений. По материалам из Павловского карьера *E. latipes* еще продолжала обитать в центральных районах в раннем голоцене. Пока затруднительно сказать, когда этот вид исчез. Вообще, в голоцене остатки данной лошади встречаются нечасто. По отдельным находкам зафиксировано появление в нижнем голоцене мелкой лошади – тарпана *Equus gmelini Ant.* [Бибикова, Белан, 1981]. Этот вид был установлен по остаткам из позднего голоцена и по описаниям очевидцев. Видимо, эта лошадь была предметом охоты, что и ускорило ее исчезновение (рис. 16).

Несколько слов следует сказать о лошадях групп ослов и полуослов. Общеизвестно, что для второй половины плейстоцена Европы характерен *Equus (Asinus) hydruntinus Reg.* Его остатки в большой массе известны из ранневалдайских отложений зоны северного Причерноморья. Это животное было одним из основных элементов охотничьей добычи мустьерского человека. На западе Европы этот вид особенно многочислен в верхнем палеолите вместе с такими типичными представителями мамонтовой фауны, как мамонт, шерстистый носорог и северный олень. В центральной части России в это время он почти не известен, в Крыму же он встречается до самого конца верхнего плейстоцена, до азия [Громова, 1949]. По всей видимости, основным районом обитания этого животного были степные просторы Крыма и Северного Кавказа. Когда исчезает *E. hydruntinus* с территории Восточной Европы, точно не установлено. В.И. Громова (1965) предположительно считает таким временем мезолит*. В сопредельных с СССР областях на территории Венгрии и Румынии он продолжал встречаться еще в раннем и среднем неолите [Necrasov, Naumovichi, 1959]. По-видимому, в начале голоцена ареал вида *E. hydruntinus* стал резко сокращаться, отодвигая восточную границу к западу.

Надежных указаний об обитании полуослов на территории Европы в плейстоцене нет. Судя по литературным данным, только в голоцене (неолит, средневековье) отмечаются находки остатков куланов в древних поселениях Украины и Нижнего Дона [Журавлев, 1981]. Не исключено, что мелкие лошади из группы полуослов, основной ареал которых находился на территории Казахстана и Средней Азии, в голоцене заходили в Восточную Европу.

Вымирание парнокопытных плейстоцена тоже не представляет единой картины. На фоне плейстоценовых изменений климата они оказались в целом более жизнеспособными, чем непарнокопытные. Особенно это касается жвачных животных [Габуния, 1969].

В течение раннего плейстоцена имела место радиация группы быков рода *Bison*, давшая ряд ветвей. В конце вурма начинается разрыв ареала *Bison*. Этот процесс заканчивается к началу голоцена. В Европе остались три самостоятельных популяции, представлявшие европейскокавказскую ветвь [Флеров, 1979]: беловежский или литовский зубр – *Bison bonavia bonavia L.*, кавказский зубр – *B. b. caucasicus Satunin* и трансильванско-карпатский горный зубр – *B. b. hungarorum Kretzoi*.

* Число пластин на МЗ мамонта из Мезина не превышает 24–25.

** Пропорции костей конечностей и черепа, детали складок зубной эмали.

* В статье В.И. Бибиковой (1973, с. 57) есть указание на присутствии *E. (A.) hydruntinus* в коллекции костей из позднетрипольского (энеолитического) поселения Маяки (Одесская обл.).

Стратигр. подразд.	Абс. возраст, тыс. лет	Фаунистич. комплекс	Хищные				Хоботные	Непарноногие	Парноногие
Голоцен	0	Голоценовый							
ПЛЕЙСТОЦЕН			Верхне-палеолитический	Верхне-палеолитический	Верхне-палеолитический	Верхне-палеолитический			
	10								
	15								
	20								
	30								
	40								
	50								
	60								
	70								
	80								
	90								
	100								
	110								
	120								
	130								
		Санта-лупус							
		Алорех лагopus							
		Урпус аттоус							
		Урпус спелетус							
		Урпус рокиктус							
		Матес матес							
		Сило гило							
		Мустела ертманес							
		Мустела путолтис							
		Мустела евертманн							
		Мелес мелес							
		Лупа нута							
		Срокта спелес							
		Пантера спелес							
		Пантера лео							
		Фелис тывестис							
		Лупх лупх							
		Палеолеходон антиквус							
		Мамтитиус примигениус							
		Еквус латипес							
		Еквус урвалентис							
		Еквус гмелин							
		Еквус гидронтинус							
		Еквус гемптотис							
		Дисцеротиниус мерки							
		Колодонта антикватис							
		Сус скрофа							
		Сервус елархус							
		Сареполус сареполус							
		Мегаилоцеротус грантениус							
		Алеус алеус							
		Кангилет тарандус							
		Вос примигениус							
		Висон притус							
		Висон боневус							
		Саяга татариса							
		Отбос москхатис							

Р и с. 16. Стратиграфическая преемственность основных видов крупных млекопитающих мамонтовой фауны в верхнем плейстоцене и голоцене на территории Восточной Европы

История *Bos primigenius* на материалах Восточной Европы прослеживается менее четко, чем история рода *Bison*. Но именно *B. primigenius* заслуживает пристального внимания, так как с ним связано появление форм *Bos taurus* L., представляющих сейчас наш домашний крупный рогатый скот. Самая ранняя находка остатков быка типа *B. primigenius* связана с косожскими слоями Нижнего Поволжья [Громова, 1932, 1965]. В Восточной Европе *B. primigenius* характерен для последнего межледникового и хорошо представлен в фауне вюрма Западной и Центральной Европы. Представление о быках-турах дают наскальные рисунки из палеолитических пещер Испании и Франции. Это позволяет думать, что они являются предметом охоты [Боголюбовский, 1959]. На территории Восточной Европы в валдае преобладали быки-зубры, а *B. primigenius* начинает встречаться массово в этих районах начиная с неолита [Бибикова, 1963]. Но уже в неолите замечается мельчание туров [Громова, 1965]. Последними убежищами диких быков-зубров и туров были лесные чащи, где эти животные дожили почти до наших дней.

Группа оленей была широко и однообразно представлена на протяжении всего плейстоцена и голоцена. В конце верхнего плейстоцена ареал северного оленя был разорван и сократился. Основная его часть сохранилась в высоких широтах. Что касается благородных оленей, то они практически не ощутили переход от верхнего плейстоцена к голоцену. В неолите эти животные в виде громадных стад паслись на просторах Русской равнины и были основным элементом охотничьей добычи. Группа большерогих, или гигантских, оленей в верхнем плейстоцене не занимала заметного места в фауне Восточной Европы. Остатков этих оленей почти нет в позднепалеолитических стоянках Украины и центра европейской части СССР. Их находки в это время отмечаются в северном Предкавказье. Когда исчезли гигантские олени с рассматриваемой территории, сказать трудно из-за редкости их находок. Можно предполагать, что в голоцене в связи с развитием заболоченности гигантские олени часто заходили в центральные районы Восточной Европы. Может быть, этому времени принадлежит скелет большерогого оленя из Сапожка в Рязанской области, выставленный в Палеонтологическом музее АН СССР. Во всяком случае, эти животные с их громадными рогами являли собой пример типичного переразвития, крайней специализации рогов, что затрудняло борьбу с конкурентными гармонично развивающимися формами.

В голоцене в фауне копытных стали преобладать животные, связанные в своем обитании с лесом (кабаны, лоси, благородные олени, косули). Эта смена доминирующих группировок отмечается на всей площади, которую занимала мамонтовая фауна, в основном представлявшая степную группировку.

Рассмотрение видов хищников верхнего плейстоцена и голоцена (см. рис. 16) показало, что на их составе грань в 10 тыс. лет не проявляется или проявляется очень слабо. Ареалы волков, лисиц, бурых медведей, выдр и других почти не изменились. Сократился несколько ареал россомахи. Однако этот хищник еще встречался в Закавказье в мезолите [Бурчак-Абрамович, Бендукидзе, 1971]. Н.К. Верещагин (1959, с. 267) считает, что россомаха вымерла на Кавказе позже, чем на юге Европы, в верхнем голоцене (предположительно в бронзовом веке).

В верхнем плейстоцене основные изменения коснулись группы пещерных хищников. Пещерный лев продолжал встречаться в течение почти всего позднего плейстоцена. Его находки есть в позднепалеолитических стоянках как Украины, так и центра Русской равнины. Он исчезает примерно вместе с мамонтом, т.е. после эпохи максимального холода. С чем связано его исчезновение, сказать трудно. В.И. Бибик-

кова (1973) описала остатки льва из энеолитических поселений * территория Украины (Маяки и Болград, Одесская обл.). Видимо, в Нижнем Приднестровье львы продолжали сохраняться до 4-го тыс. до н.э. Возможно, эти остатки принадлежали животным, продолжавшим линию крупных тигро-львов, получивших название пещерные львы. Местом их обитания не были непременно пещеры в прямом понимании слова. Это же предположение касается и пещерных гиен, получивших свое название от того, что их кости иногда встречали в пещерах, где чаще всего находили костные остатки и даже скелеты крупных медведей.

История пещерных медведей посвящено много работ. Их морфология достаточно четко показывает, что это был, в основном, растительноядный хищник, обитавший в пещерах или в укрытиях типа пещер.

Известны две формы пещерных медведей: мелкая *Ursus (Spelaeoarcctos) rossicus Borissiak* и крупная *Ursus (S.) spelaeus Rosenmuller et Heinroth*. Мелкий пещерный медведь был обитателем степей. Этот вид встречается довольно редко, хотя ареал его простирался от южных районов Восточной Европы до Казахстана и юга Западной Сибири. Настоящим пещерным медведем считается *Ursus spelaeus* (верный плейстоцен). Это был крупный растительноядный зверь, обитавший в областях горного и равнинного карста. Описано несколько разновидностей пещерных медведей, показывающих широту изменчивости. Наибольшая плотность пещерных медведей отмечается для мустьерских слоев кавказских пещерных стоянок [Бурчак-Абрамович, 1969]. К концу плейстоцена наблюдается мельчание вида. На Кавказе пещерные медведи дожили до мезолита. Обилие их остатков в поселениях мезолита Абхазии позволяет предполагать, что они были главной добычей человека того времени [Бурчак-Абрамович, 1961].

Итак, на переходе от плейстоцена к голоцену фиксируется распад мамонтовой фауны, особенно ярко проявившийся среди крупных млекопитающих. О вымирании фауны на этом этапе имеется обширная литература [Павлова, 1924; Громов, 1946; Пидопличко, 1951; Корнцев, 1962; Габуния, 1969; Паавер, 1965; Мусил, 1980 и др.].

Приведенный выше краткий разбор по группам показывает, что вымирание не было катастрофичным и даже кратковременным. Этот процесс длился около 4-5 тыс. лет. Каковы причины, вызвавшие угасание основных видов мамонтовой фауны? Основной причиной, вне сомнения, являются геологические события, повлекшие за собой изменение климатической обстановки, выразившейся в общем потеплении.

Основные компоненты мамонтовой фауны уходят, по всей видимости, своими корнями к концу нижнего и среднего плейстоцену. И если верны представления о многократности наступления эпох покровных оледенений на территории Европы, то фауна должна была окончание этих оледенений воспринять примерно так же, как это имело место на переходе к голоцену. Однако этого не происходило. Так, послеминдельский (последокский) териокомплекс продолжал обитать на территории Европы в течение длительного времени. Это - зубры, лошади, носороги, эласмотерии, различные олени, слоны мамонтовой группы и палеолексодонты, крупные верблюды-каamelы. Эта фауна существовала около 200 тыс. лет. Наступившее рисское (днепровское) оледенение не очень резко сказалось на ее составе. Основной костяк этой фауны не только пережил это событие, но и испытал дальнейшее прогрессивное развитие. Окончательно исчезнувшими на территории Европы мож-

но считать эласмотериев и верблюдов. Суровые условия эпохи максимального оледенения перенесли только верблюды Центральной Азии, с которыми связаны близким родством современные дикие верблюды. Их потомки обитают сейчас в полупустынных районах Гоби, находясь на пути к полному исчезновению (ареал разорван на две части).

В эпоху днепровского (рисского) оледенения сформировался и получил широкое распространение вид *Mammuthus primigenius*. Представление об этом времени нам сохранила волжская фауна [Громов, 1932]. Ее состав установлен по местонахождениям Нижнего и Среднего Поволжья. В.И.Громовым (1948) было предложено назвать ее казарским комплексом (типичное местонахождение Черный Яр). Но казарский комплекс представляет собой только часть волжской фауны. По сути дела волжская фауна отвечает длительному интервалу существования териофауны, обитавшей в условиях степных просторов Среднего и Нижнего Поволжья. Она обитала там и в периоды, отвечающие оледенениям и межледниковьям. Усиление залесенности (развитие перелесков и зарослей по оврагам) позволило в межледниковые эпохи заходить и обитать там животным лесной зоны (палеолексодонным слонам и оленям). А наступление холодной эпохи привело в Европу шерстистого носорога.

Развитие второй половины среднеледникового оледенения шло медленно. Видимо, этот процесс был значительно медленнее, чем на переходе плейстоцен - голоцен. К этому переходу, возможно, относится вся вторая половина максимального оледенения с его одицовской и московской стадиями. Длительность этого перехода дала возможность фауне приспособиться и продолжать обитать в прежних районах. На примере фауны шкурлатовского комплекса мы видим, что в составе фауны Русской равнины не произошло заметных изменений в основном ядре фауны. Это - мамонты, шерстистые носороги, крупные широкопалые лошади, крупные зубры, пещерные хищники. Наступившее потепление заставило часть фауны мигрировать. В результате этого ареалы некоторых животных оказались частично разорванными (мамонты, пещерные медведи, рыси и др.). Но все-таки климатические события этого межледниковья не были губительны для крупных животных мамонтовой фауны.

Начавшееся вадальское (вюрмское) оледенение по своим масштабам было менее обширным, чем днепровское. Его эпоха - это период максимального развития мамонтовой фауны и в то же время ее заключительный этап. На протяжении примерно 40 тыс. лет эта фауна получила широчайшее распространение в Евразии. Данному вопросу посвящено большое количество работ ведущих палеонтологов (В.И.Громов, В.И.Громова, Н.К.Верещагин, К.К.Флоров и др.). Это - эпоха среднего и, особенно, верхнего палеолита. За стадами крупных травоядных животных древний человек проник и начал заселять центральные районы Восточной Европы и даже заходил в ее северные области. Здесь история древнего человека и дикой фауны тесно переплетается. Мамонтовая фауна (мамонты, носороги, лошади, олени, зайцы, песцы и др.) становятся объектами охоты и, следовательно, основой пищи человека позднего палеолита. В силу этого появились предположения, что именно палеолитический человек являлся основной причиной вымирания костяка мамонтовой фауны [Пидопличко, 1951 и др.]. Но данный процесс имел место повсеместно, что выбивает основу из-под такой гипотезы. Эту причину нельзя считать основной. Влияние человека на исчезновение ряда животных дикой фауны особенно сказалось в неолите и позже.

Возможно, основная причина поздневадальского вымирания лежит в области времени. Довольно короткий период перехода от эпохи высшего холода к быстро на-

* Трипольская культура.