

*Известия
Академии наук СССР*

ISSN 0321-170



серия

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ, № 7 • 1989



УДК 569 : 551.782.23

ВАНГЕНГЕЙМ Э. А., СОТНИКОВА М. В.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ В ПОЗДНЕМ ПЛИОЦЕНЕ И АНТРОПОГЕНЕ

Проведен анализ истории развития наиболее важных для биостратиграфии отрядов млекопитающих на протяжении позднего плиоцена и антропогена. У разных отрядов выделяется разное число этапов и границы между этими этапами не всегда совпадают во времени. Наиболее существенные рубежи в истории млекопитающих отмечаются: А — между ранним и поздним плиоценом (нижняя граница виллафранка), Б — на границе между неогеном и антропогеном (нижняя граница верхнего виллафранка), В — между ранним и поздним эоплейстоценом (верхняя граница виллафранка), Г — между ранним и средним плейстоценом (верхняя граница бихария).

Четвертичный период (антропоген), имеющий продолжительность всего лишь одной фораминиферовой зоны, богат событиями как в геологическом, так и в биологическом аспектах. К настоящему времени степень изученности органического мира антропогена и предшествующего ему позднего плиоцена настолько велика, что можно составить достаточно четкое представление о закономерностях развития отдельных групп фауны, в частности млекопитающих.

В настоящей работе проведен анализ развития наиболее важных для биостратиграфии отрядов млекопитающих — грызунов, хищных, хоботных, непарнопалых и парнопалых. Этот анализ проводился на уровне родов и подродов с использованием, с одной стороны, данных по эволюции названных групп, с другой — материалов по динамике их ареалов и особенностей миграций. При таком анализе в развитии отряда грызунов (рассматривается в основном история подсемейства *Microtinae*) намечается три крупных этапа (рисунок) [4].

Первый этап охватывает поздний плиоцен и соответствует раннему и среднему виллафранку западно-европейской континентальной шкалы. На границе между ранним и поздним плиоценом (граница между русцинем и виллафранком) происходит резкое сокращение численности и видового разнообразия мышевидных грызунов, древесных беличьих и соневых [14, 16], что, очевидно, непосредственно связано с сокращением лесных биотопов. Начинается широкая адаптивная радиация корнезубых полевок, которые появились в конце русциния и очень быстро вытеснили специализированных полевкозубых хомякообразных, достигавших значительного разнообразия и численности в русцинии, и заняли их адаптивные зоны. На протяжении всего позднего плиоцена группа мимомисных полевок была доминирующей и отличалась большим видовым разнообразием и большой численностью популяций.

Следующий эоплейстоценовый этап (поздний виллафранк — ранний бихарий)¹ начинается с эволюционного появления и широкого расселения первых некорнезубых микротин. Переход к некорнезубости в этой группе грызунов, вероятно, можно отнести к категории ароморфозов. Зубы с постоянным ростом коронки дали большие преимущества этой группе при прогрессирующей аридизации климата (приспособление к питанию более жесткими растительными кормами). На протяжении

¹ В работе принята стратиграфическая схема К. В. Никифоровой и др. [10] и континентальная шкала Западной Европы [13], по которой нижняя граница бихария проводится вблизи эпизода Харамильо магнитохронологической шкалы. Нижняя граница виллафранка принимается на уровне около 4 млн. лет [7].

эоплейстоценового этапа можно видеть постепенное увеличение численности видов некорнезубых форм и сокращение численности мимомисных полевок. К началу плейстоцена большинство корнезубых микротин эволюционно заместились некорнезубыми формами.

Третий — плейстоценовый этап — время доминирования и широкой адаптивной радиации некорнезубых полевок. В начале плейстоцена сформировались уже все современные надвидовые таксоны микротин [4]. Большинство родов с этого времени отличается значительным видовым разнообразием. В раннем плейстоцене доживали последние полевки мимомисной группы, представленные двумя — тремя видами при очень незначительной численности популяций.

Таким образом, этапность в развитии микротин обусловлена в основном эволюционным замещением. Причем наблюдаются моменты широкой адаптивной радиации в начале каждого этапа: на границе раннего и позднего плиоцена — радиация мимомисных полевок, на границе плиоцена и антропогена — радиация некорнезубых полевок архаичных родов, на границе эоплейстоцена и плейстоцена — радиация современных родов некорнезубых полевок. И только на границе раннего и позднего плиоцена отмечается резкое сокращение видового и родового разнообразия мышеобразных, беличьих и сонь в результате вымирания, обусловленного резкой сменой экологических условий.

В развитии отряда хищных млекопитающих (Carnivora) выделяется также три крупных этапа [8]. Для первого этапа — позднелиоцен — раннеэоплейстоценового (виллафранк) характерно присутствие гиен рода *Chasmaporthetes*, появившегося еще в рущинии, рода *Pachycrocuta*, известного с конца рущинии и, вероятно, расцветшего в это время из Африки. Среди кошачьих в начале этапа эволюционно появляются представители подсемейства *Machairodontinae* — *Nomotherium* и *Megantereon*. Обе эти формы развились из автохтонных линий махайродонтии, эволюция которых четко прослеживается в Евразии на протяжении позднего миоцена [9]. Из Африки в начале этапа расселился гепард *Acinopus*, широко расселился род *Lynx*, возникший, по-видимому, в северной Палеарктике и к середине этапа занявший голарктический ареал. Семейство *Canidae* на этом этапе представлено мелкими формами, не игравшими существенной роли в фаунистических сообществах.

Второй этап охватывает поздний эоплейстоцен и ранний плейстоцен (бихарий, кромерско-миндельские фауны). В начале позднего эоплейстоцена состав ассоциации хищников существенно меняется. Мелкие представители рода *Canis* замещаются волками средних размеров, весьма быстро вытеснившими гиен-охотников рода *Chasmaporthetes*, которые не смогли конкурировать с более подвижными волками, приспособившимися к тому же к более прогрессивному — стайному способу охоты. Появляются роды *Xepusyon* и *Siop*. Среди мелких куньих наблюдается большое разнообразие форм. Наиболее характерным представителем этого семейства становится крупная форма рода *Gulo*. К концу этапа (конец раннего плейстоцена) вымирает род *Pachycrocuta*, по-видимому, не выдержавший конкуренции с родом *Crocuta*, появившимся в северной Евразии в результате инвазии из Индии, родом *Hyaena*, мигрировавшим из Африки. Исчезает род *Xepusyon*. Исчезли саблезубые кошки — сначала *Megantereon*, в конце этапа — *Nomotherium*. Эти махайродонтины наряду с высокоспециализированным на хищничество зубным аппаратом имели несовершенные, плохо приспособленные к бегу и прыжкам конечности (задние лапы гомотерия были полуступоходящие). Саблезубые кошки были вытеснены более конкурентноспособными крупными кошками рода *Panthera*, мигрировавшими, вероятно, из Африки в начале эоплейстоцена. Пантеры принадлежали к тому же размерному классу, что и саблезубые кошки, но имели пальцеходящие конечности, приспособленные к бегу и прыжкам. Появившись практически одновременно в Евразии и Северной Америке, пантеры сразу же занимают ведущую роль в фаунистических ассоциациях эоплейстоцена и раннего плейстоцена. В начале эоплейстоцена этот род в Евразии был представлен всего

лишь одним видом, а в раннем плейстоцене в Европе уже существовало по крайней мере три вида пантер.

Последний этап в развитии хищных млекопитающих охватывает средний и поздний плейстоцен и характеризуется уже всеми родами, живущими ныне. В большинстве родов нижнеплейстоценовые виды замещаются формами, близкими к современным, или даже современными видами. Среди немногих исключений следует назвать *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea* и *Crocota spelaea*, вымершие в конце плейстоцена.

Ursus spelaeus — крайне специализированная форма, последнее звено в линии *U. ruscipensis* — *minimum* — *etruscus*, начавшей свое развитие еще в русцинии (раннем плиоцене). Этот вид чрезвычайно характерен для среднего — позднего плейстоцена в западном секторе Палеарктики, где достигал большой численности. Особенно большая численность популяций пещерного медведя отмечена для интерстадиала W^{1/2}, затем происходит ее спад, и к концу вюрма¹ остаются лишь незначительные популяции (наиболее многочисленные на Кавказе) [17, 18]. Причиной вымирания пещерного медведя могла быть сильная специализация к растительноядности (быстрое снашивание зубов), специфические условия обитания в пещерах (большой процент гибели молодняка и зрелых особей при обвалах, изолированность популяций друг от друга).

Panthera spelaea на протяжении третьего этапа имела голарктическое распространение. Причины исчезновения этого вида остаются непонятными. Б. Куртен [17] допускает доживание *P. spelaea* на Балканах и в Малой Азии до исторического времени. Возможно, этот вид был затем вытеснен уже современными представителями рода — львом и леопардом. Одной из возможных причин вымирания на территории северной Палеарктики могло быть резкое сокращение численности крупных копытных в связи с климатическими изменениями в начале голоцена.

Примечательно, что почти все крупные хищники среднего и позднего плейстоцена (роды *Canis*, *Gulo*, *Ursus*, *Panthera*) отличались чрезвычайно крупными размерами, особенно в холодные фазы, и несколько мельчали в межледниковья. В послеледниковье почти все хищные претерпели значительное измельчание.

Рассматривая развитие хищных млекопитающих позднего плиоцена и антропогена в целом, можно констатировать, что существенные изменения в составе отряда происходили главным образом за счет вытеснения специализированных форм более конкурентноспособными, мигрировавшими с других территорий. Характерно, что за редким исключением роды хищников не испытывали широкой адаптивной радиации, и на всех уровнях геологической истории рассматриваемого интервала времени были представлены немногими видами, а часто даже одним видом с небольшими географическими вариантами. Это объясняется, вероятно, большой экологической пластичностью этой группы и чрезвычайно большой скоростью расселения.

Основные миграции были следующие: *Pachycrocuta* в конце русцинии (раннем плиоцене) из Африки; *Acinopus* в начале виллафранка (позднего плиоцена) из Африки; койотоподобные собаки в начале виллафранка (позднего плиоцена) из Северной Америки; шакалоподобные собаки в раннем виллафранке (позднем плиоцене) из Африки или Центральной Азии; *Panthera* из Африки в начале эоплейстоцена; *Xenocyon* в начале позднего эоплейстоцена из Центральной Азии; в конце позднего эоплейстоцена или начале плейстоцена *Crocota* из Индии, а *Cyon* из Центральной Азии.

Стратиграфическое распространение наиболее важных родов и этапы развития основных отрядов млекопитающих северной Палеарктики
Сплошная линия — установленное распространение при значительной плотности популяций; пунктирная линия — предполагаемое распространение; прерывистая линия — установленное распространение при незначительной плотности популяций; I—IV — этапы развития отряда; 0 — русцинийский этап развития отряда грызунов; стрелки — миграции (прохорезы); черная — из Африки, белая — из Северной Америки, заштрихованная — из Южной и Центральной Азии

На границе второго и третьего этапов (граница между ранним и средним плейстоценом) изменения были обусловлены эволюционными замещениями в автохтонных (по крайней мере с начала позднего плиоцена) линиях и вымиранием последних специализированных форм плиоцена и раннего антропогена. По всей вероятности последнее миндельское похолодание оказалось мощным стимулом для эволюционного прогресса наиболее стойких бореальных форм. Оно явилось неким фильтром, через который смогли пройти эти формы и отсеялись специализированные виды, не выдержавшие конкуренции.

Отряд хоботных (Proboscidea) в антропогене северной Палеарктики представлен слонами, и только в самом начале антропогена в качестве реликтов еще присутствовали мастодонты. В истории отряда на протяжении плиоцена и антропогена выделяется три этапа. Раннеплиоценовый — начала позднего плиоцена (русциний — начало раннего виллафранка) этап характеризуется присутствием двух родов мастодонтов *Zygalophodon* и *Anapcus*. Расцвет и доминирование эти роды испытали в русцинии. В первой половине позднего плиоцена (раннем виллафранке) вымер *Zygalophodon*. *Anapcus* просуществовал до позднего эоплейстоцена.

В середине раннего виллафранка северная Палеарктика стала ареной инвазии из Африки слонов мамонтовой линии. С этого момента выделяется второй этап развития хоботных. К этому времени мастодонты находились уже в стадии биологического регресса — ареал их постепенно сокращался, численность популяций уменьшалась, причиной его скорее всего явилась прогрессирующая аридизация климата, приведшая к резкому сокращению благоприятных стадий (лесов и влажных приречных биотопов).

Род *Archidiskodon* к концу плиоцена (среднему виллафранку) стал доминирующим среди хоботных и сохранял эту роль до конца раннего плейстоцена. В конце эоплейстоцена также из Африки в северную Европу проник род *Palaeoloxodon*. Однако значительной роли в фаунах антропогена он не имел и появлялся в Европе в составе миграционных фаун в межледниковья вплоть до ресс-вюрма. Основная эволюция его происходила на территории южной Европы и, вероятно, в северной Африке.

Третий, средне-позднеплейстоценовый этап в развитии хоботных начинается с эволюционного перехода от рода *Archidiskodon* к роду *Mammuthus*, который оставался доминирующим до конца плейстоцена. Наиболее молодая радиоуглеродная дата (ГИН 1828 9670±60) получена для мамонта с п-ова Таймыр. Причиной вымирания мамонта на границе плейстоцена и голоцена (или в начале голоцена), очевидно, послужило возобновление лесной зоны после последнего оледенения с одновременным затоплением северного шельфа и увеличением снежного покрова зимой, что привело к сильному сокращению или даже уничтожению стадий обитания мамонта.

В развитии отряда непарнопалых (*Perissodactyla*) можно выделить два крупных этапа. Начало более древнего из них относится еще к позднему плиоцену (началу виллафранка) — к моменту широкого расселения и адаптивной радиации однопалых лошадей, мигрировавших из Северной Америки в начале позднего плиоцена. С конца плиоцена вплоть до голоцена они становятся доминирующей группой на территории всей северной Палеарктики.

Появление в Старом Свете однопалых лошадей явилось событием чрезвычайной важности. Оно повлияло не только на судьбу гиппарнионов, которые испытали широчайшую адаптивную радиацию в конце миоцена, но уже к началу антропогена почти повсеместно были вытеснены лошадьми. Появление лошадей привело и к резкому обеднению фауны полорогих, занимавших сходные стадии отличавшихся большим родовым и видовым разнообразием на протяжении позднего миоцена и раннего плиоцена (туролия и русциния). Лошади раннего этапа пред-

ставлены архаичными формами группы *Equus* (*Allohippus*) *stenonis*, *E.* (*Subgen?*) *sanmeniensis* и др.

Второй этап развития непарнопалых начинается с раннего плейстоцена и характеризуется широкой адаптивной радиацией группы кабаллоидных лошадей (подрод *Equus*). Не ясно, является ли эта группа новой волной миграции из Северной Америки, или она эволюционировала из архаичных форм, ставших уже автохтонными в Евразии. В это же время в азиатском секторе Палеарктики появляется и подрод *Hemionus*, который, по всей вероятности, произошел в Центральной Азии из какой-то линии архаичных лошадей. Среди носорогов в конце эоплейстоцена в Северной Азии появляется род *Coelodonta* (мигрант из Центральной Азии), хотя до середины плейстоцена он не играл существенной роли в фаунистических сообществах, за исключением районов, прилежащих к Центральной Азии. Доминирующей формой носорогов до конца раннего плейстоцена был род *Dicerorhinus*, существовавший еще с миоцена. Со среднего плейстоцена род *Coelodonta* с единственным видом *S. antiquitatis* получает чрезвычайно широкое распространение по всей северной Евразии и достигает в средних широтах перигляциальной зоны весьма значительной численности, особенно в холодные фазы. К концу плейстоцена шерстистый носорог вымирает. Причина его вымирания кроется, видимо, в изменении ландшафтной обстановки к концу плейстоцена, когда сократились сухие открытые пространства перигляциальной зоны. Вероятно, эта же причина привела к тому, что в конце плейстоцена и в голоцене лошади претерпели сильное измельчание, и в голоцене — резкое сокращение ареала. К историческому времени сохранились лишь небольшие островные ареалы [5].

Таким образом, этапность развития непарнопалых определяется, с одной стороны, прохорезом форм с других территорий и широкой адаптивной радиацией некоторых из них (прохорез *Equus* s. l. в начале виллафранка, широкая адаптивная радиация этого рода на двух уровнях — в середине виллафранка — конце плиоцена и в конце эоплейстоцена — начале плейстоцена), с другой — широким расселением форм в связи с распространением благоприятных для обитания ландшафтов (*Coelodonta*).

В истории развития парнопалых (*Artiodactyla*) выделяется четыре этапа. Широкая адаптивная радиация оленей приходится на конец позднего миоцена [2]. В раннем плиоцене отмечается большое родовое разнообразие этой группы. К позднему плиоцену количество форм сокращается, что, вероятно, связано с сокращением лесных стадий, к которым было приурочено большинство из них.

Первый этап в рассматриваемом нами интервале времени охватывает поздний плиоцен. В северной Евразии он характеризуется архаичными формами оленеобразных: в западном секторе Палеарктики — *Arvegoceros*, *Croizetoceros* и др. [15], в восточном — *Axis*, *Sinomegaceros* и др. [2]. В начале позднего плиоцена (начале виллафранка) происходит инвазия из южной Азии настоящих быков — род *Leptobos*. Среди антилоп для этого этапа характерны *Gazellospira* на западе, *Antilospira* — на востоке.

Второй этап, охватывающий конец плиоцена — ранний эоплейстоцен, характеризуется появлением таких родов, как *Eucladoceros*, *Praemegaceros*, *Libralces*, несколько позднее из южной Азии расселяется род *Bison*, который на первых порах играет подчиненную роль в фаунистических сообществах.

Третий этап — поздний эоплейстоцен — ранний плейстоцен — отличается доминированием родов *Eucladoceros*, *Praemegaceros* и появлением *Rangifer* и *Cervus* среди оленей. Среди полорогих появляются и широко распространяются, по-видимому, аркто-бореальные формы *Praeovibos*, *Soergelia*. В фаунах этого времени род *Bison* играет уже весьма существенную роль.

И наконец, четвертый этап (средний — поздний плейстоцен) характеризуется доминированием родов *Bison*, *Rangifer*, *Ovibos*, которые за-

няли в это время голарктические ареалы. Широкое распространение получает сайга, которая в холодные фазы расширяла свой ареал от Аляски до юга Франции [11, 18]. Роды *Rangifer*, *Alces*, *Cervus* с этого времени представлены уже современными видами. Линия *Megacrinip* представлена конечной формой — родом *Megaloceros*.

В целом можно отметить, что в своем большинстве парнопалые на протяжении всего рассматриваемого интервала времени развивались автохтонно. Ни одна из групп не дала широкой адаптивной радиации. Из существенных прохорезов можно отметить прохорез из южной Азии *Leptobos* в начале виллафранка, *Bison* — конце виллафранка.

Исчезновение различных форм парнопалых на протяжении позднего плиоцена и антропогена, вероятно, в основном объясняется экологическими причинами: увеличением континентальности климата, иссушением и прогрессирующим похолоданием. В конце плейстоцена из парнопалых вымер род *Megaloceros*. В Ирландии он просуществовал почти до конца аллерода (10 600 лет назад). А. Барноски [12] считает, что основная причина вымирания большегого оленя — усиление суровости зим в начале позднего дриаса. К концу плейстоцена и в голоцене представители всех родов парнопалых (за исключением *Alces* и *Rangifer*) сильно сократили свои ареалы, что также связано с деградацией ландшафта перигляциальной зоны.

Как показывает анализ истории развития основных отрядов млекопитающих на протяжении позднего плиоцена и антропогена, у разных отрядов выделяется разное число этапов, каждый из которых имеет свои характерные черты. Границы между этапами не резкие и у разных отрядов они не всегда совпадают во времени.

Этапность в развитии каждого отряда подчеркивается главным образом сменой доминирующих групп. Основная причина этой смены — появление более конкурентноспособных форм в результате как филетической эволюции, так и миграции (прохореза) отдельных форм с других территорий. Как правило, мигранты очень быстро становятся доминирующими, поскольку прохорез испытывают именно формы, находящиеся на первоначальной территории в стадии биологического прогресса, в понимании А. Н. Северцова, т. е. доминирующие.

Несовпадение этапов в развитии отрядов объясняется особенностями развития каждой группы — прохорезы у них происходили не одновременно, а в случае эволюционной смены — адаптивная радиация или филетический переход были обусловлены разными причинами.

Вымирание млекопитающих было обусловлено двумя основными причинами: конкуренцией и ландшафтно-климатическими изменениями. Вымирали, с одной стороны, специализированные формы, неспособные конкурировать с более жизнеспособными видами, мигрировавшими с других территорий, с другой — в результате сокращения или полного исчезновения стадий их обитания. И только последние небольшие разрозненные популяции видов, находившихся на грани вымирания, в конечном итоге могли быть уничтожены человеком. Следует отметить, что в конце плейстоцена — начале голоцена из геологической летописи в северной Палеарктике исчезло всего несколько форм крупных млекопитающих (три монотипических рода — *Mammuthus*, *Megaloceros*, *Coelodonta* и три вида хищных — *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea*, *Crocuta spelaea*). Вымирание не затронуло мелких хищников, зайцеобразных и грызунов. В Северной Америке в то же самое время вымерло 24 рода.

Суммируя данные, изложенные выше, можно наметить наиболее яркие рубежи, на которых происходили существенные изменения в развитии рассмотренных отрядов. Эти рубежи совпадают со следующими стратиграфическими границами:

А. Граница между ранним и поздним плиоценом (нижняя граница виллафранка): появление (эволюционное или миграционное) ряда родов во всех рассмотренных отрядах (исключая хоботных); начало широкой адаптивной радиации групп мимомисных полевок в отряде грызунов; исчезновение (главным образом в результате вытеснения более жизне-

способными формами) ряда родов грызунов, хищных, парнопалых, характерных для туrolийских и русцинских фаун.

Б. Граница между неогеном и антропогеном (нижняя граница верхнего виллафранка): появление (ароморфоз) и широкое расселение некорнезубых полевок в отряде грызунов; прохорез рода *Vison* в отряде парнопалых; появление волков средних размеров и прохорез рода *Rapthosa* в отряде хищных.

В. Граница между ранним и поздним эоплейстоценом (верхняя граница виллафранка): начало широкой адаптивной радиации некорнезубых полевок в отряде грызунов; появление (миграционное?) ряда родов хищников и парнопалых; исчезновение ряда родов во всех отрядах.

Г. Граница между ранним и средним плейстоценом (верхняя граница бихария): эволюционное замещение родов в отряде хоботных, парнопалых, видов — в отряде хищных; исчезновение последних плиоценовых реликтов и специализированных форм раннего антропогена. С этого рубежа фиксируется резкая пульсация ареалов почти у всех представителей различных отрядов, связанная с циклами «ледниковье/межледниковье».

Граница А близка к нижней границе этапа бланко Северной Америки, согласно датировке Э. Линдсея [6], или нижней границе бланко II, согласно датировке Ч. Репеннинга [19]; граница Б практически совпадает с нижней границей ирвингтона Северной Америки; граница Г совпадает с нижней границей этапа ранчолабреа [6, 19]. Такое совпадение не случайно и свидетельствует о синхронности перестройки природной среды по крайней мере в масштабах Северного полушария.

Граница В (между ранним и поздним эоплейстоценом) хорошо совпадает с верхней границей виллафранка Европы, но не имеет эквивалента такого же ранга в Северной Америке, где она попадает в верхнюю часть ирвингтонского этапа.

Если проанализировать фаунистические изменения на уровне таксонов более низкого ранга, то внутри выделенных этапов в различных отрядах можно наметить более мелкие подразделения, основанные на эволюционных изменениях видового и подвидового рангов. Примечательно, что эволюционируют как прогрессивные доминирующие формы, так и представители реликтовых линий [1]. Эти более мелкие подразделения соответствуют фаунистическим комплексам в понимании В. И. Громова [3], которые легли в основу детальной биостратиграфии антропогена. Характерно, что рубежи между фаунистическими комплексами фиксируются практически во всех отрядах млекопитающих на одинаковых хронологических уровнях, но ранг изменений на этих рубежах в разных отрядах различен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 170 с.
2. Вислобокова И. А. Ископаемые олени Монголии // Тр. совместн. Советско-монгольской палеонтол. эксп. М., 1983. Вып. 32. 75 с.
3. Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. М., 1948. Вып. 64. Геол. серия № 17. 521 с.
4. Захитин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири // Тр. ГИН АН СССР. М., 1980. Вып. 339. 156 с.
5. Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек: М.: Наука, 1966. 347 с.
6. Линдсей Э. Плиоцен-плейстоценовая граница в континентальных отложениях юго-запада США // Докл. 27 Междунар. геол. конгресса. Т. 3. М.: Наука, 1984. С. 16—21.
7. Певзнер М. А., Вангенгейм Э. А. Соотношение континентальной шкалы плиоцена Западной Европы со стратиграфическими шкалами Средиземноморья и Восточного Паратетиса // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1986. № 3. С. 3—17.
8. Сотникова М. В. Этапы развития хищных млекопитающих в позднем кайнозое Евразии // Тез. докл. XI конгресса ИНКВА. Т. 1. М.: ВИНТИ, 1982. С. 241—242.
9. Сотникова М. В. Развитие подсемейства *Machairodontinae* в позднем кайнозое Евразии // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териолог. об-ва. Т. 1. М.: Наука, 1986. С. 30.
10. Стратиграфия СССР. Четвертичная систем. Полутом I. М.: Недра, 1982. 400 с.

11. Шер А. В. Ископаемая сайга на севере Восточной Сибири и Аляске//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода. 1967, № 33. С. 97—112.
12. Barnosky A. D. Taphonomy, paleoecology and extinction of irish elk (*Megaloceros giganteus*)//XII Internat. congr. INQUA Abstracts, Canada, 1987. P. 125.
13. Berggren W. A., van Couvering J. A. The Late Neogene/Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Amsterdam: Elsevier, 1974. V. 16. № 1/2. 216 p.
14. Chaline J., Michaux J. An account of Plio-Pleistocene Rodent fauna of Central and Western Europe, and the question of the Plio—Pleistocene boundary//Международный коллоквиум по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой». Сб. докл. Т. III. М., Наука, 1972. С. 46—57.
15. Heintz E. Les Cervides villafranchiens de France et d'Espagne//Mem. Mus. nat. hist. nat. Sér. C. 1970. T. XXII. Fasc. 1. 303 p.
16. Kretzoi M., Pesti M. Pliocene and Quaternary chronostratigraphy and continental surface development of the Pannonian basin//Quaternary studies in Hungary. Budapest, INQUA Hungarian National Committee. 1982. P. 11—42.
17. Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe London: Weidenfeld and Nicolson, 1968. 317 p.
18. Musil R. Paleobiography of terrestrial communities in Europe during the last Glacial//Sbornik narodního muzea v Praze. S. b. 1986. T. XLI. № 1—2. 83 p.
19. Repenning Ch. A. Faunal exchanges between Siberia and North America//Schriftenr. geol. Wiss. Berlin, 1983. № 19/20. S. 333—346.

ГИН АН СССР
Москва

Поступила в редакцию
11.XII.1987