

УДК 59.591.9.903

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ТРАНСФОРМАЦИИ ТЕРИОФАУН ПАЛЕАРКТИКИ И НЕАРКТИКИ В КОНЦЕ КАЙНОЗОЯ

© 2015 г. В. Н. Калякин

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ, Москва
E-mail: kalyakiny1939@mail.ru

Рассматриваются изменения на территориях Палеарктики и Неарктики в конце кайнозоя в составе тех видов, совокупная жизнедеятельность которых во взаимодействии с почвенно-растительным покровом определяла саму возможность существования экосистем этого типа на пространствах от тропической Африки до ряда арктических островов. Помимо фауны крупных фитофагов пастбищных экосистем и охотящихся на них хищников, в состав рассматриваемых таксонов включен ряд наиболее крупных грызунов, а для территории Неарктики – неполнозубых, биологические особенности которых делали их легко доступной, а следовательно, и весьма желанной добычей первобытных охотников.

Ключевые слова: наземные крупные фитофаги, хищники, неполнозубые (броненосцы и наземные ленивцы), вымирание, истребление, первобытные охотники, конец плиоцена, плейстоцен, голоцен.

ВВЕДЕНИЕ

Выбор территорий Палеарктики и Неарктики для данного обзора определялся, в первую очередь, расположением этих зоогеографических областей во внетропической полосе Северного полушария, а потому существенные различия динамики развития их фаун за один и тот же период – с верхнего плиоцена до голоцена – не могут быть обусловлены климатическими изменениями, которые происходили совершенно синхронно. Временная протяженность указанного периода представляет интерес по следующим двум причинам: возможности и необходимости рассмотрения состава фаун крупных фитофагов преимущественно пастбищных экосистем и охотящихся на них хищников во времена плейстоцена (по мнению многих авторов ледникового периода, в течение которого имело место развитие от одного до девятнадцати гигантских покровных оледенений (Клиге и др., 1998) и сравнения их с концом доплейстоценового времени, а с другой стороны, возможности сравнения териофаун территорий, которые в существенно различные времена начинали интенсивно осваиваться первобытными людьми. Данная статья является естественным продолжением в развитии наших предыдущих работ (Калякин, 1979, 2014; Смирнова и др., 2001, 2006).

Для достижения намеченных целей была составлена таблица с использованием данных сле-

дующих основных источников: McKenna, Bell, 1998; Wilson, Reeder, 2005; Леви и др., 2010, 2011а,б; а также Гептнер, Слудский, 1972; Гептнер и др., 1967, 1961; Громов и др., 1963а,б; Соколов, 1973, 1977, 1979; Громов, Баранова, 1981; Martin, Klein, 1984; Forsyth, 1985; Кэрролл, 1993; Memorie della societa..., 1993; Kingdon, 1997; Рич и др., 1997; Жегалло и др., 2001; Мамонт и его..., 2001; Павлинов, 2003; Маркова, Т. ван Кольфсхотен, 2008.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Результаты, приведенные в таблице, подытоживают фаунистические изменения Палеарктики и Неарктики за рассматриваемый период и свидетельствуют о сходстве в чем-то этих изменений, но в то же время о существенном их различии. Для того чтобы их представить более наглядно, приведены соответствующие графики (рис. 1), при построении которых были учтены изменения, внесенные в длительность голоцена, плейстоцена и плиоцена и утвержденные Международной комиссией по хроностратиграфии в 2012 г. Для построения графиков использовались данные последней строки таблицы, в которой из суммарных данных по Палеарктике исключены сведения, относящиеся к Северной Африке, хотя в большинстве работ ее териофауну обычно рассматривают как часть палеарктической терио-

фауны. Таковой, однако, она становится в совсем недавние, фактически уже в ранне-исторические времена, т.е. порядка 2–2.5 тыс. л.н. До этого она представляла собой хоть и обедненно-периферийную, но все же вполне естественную часть чисто эфиопской териофауны. Указанные же ее изменения (таблица), как и преобразование в современные пустыни большей части Северной Африки, начало которым было заложено на финальном этапе позднего палеолита и особенно явственные после зарождения скотоводства, зафиксированы как в бесчисленных уникальных изображениях наскальной живописи (Лот, 1973, 1984), обнаруженных еще до войны на древних стоянках во многих районах Центральной Сахары, так и в соответствующих палеонтологических находках (Camps, 1993; Gautier, 1993).

Итак, о чем же свидетельствуют представленные графики, на каждом из которых верхний соответствует палеарктической фауне, а нижний – неарктической?

Во-первых, отметим сходства. Как в Палеарктике, так и в Неарктике фауны рассматриваемых групп позднего плиоцена оказались беднее, чем в раннем и среднем плейстоцене, но современные фауны еще беднее. При этом ни то, ни другое не увязать с изменениями климата.

Во-вторых, о различиях. Большое богатство палеарктической фауны по сравнению с неарктической вполне соответствует и значительно большей площади Палеарктики, и ее более широким связям как в пространстве, так и во времени, с соседствующими зоогеографическими областями (Эфиопской и Индо-Малайской). Непосредственный контакт Неарктики с соседствующей Неотропической областью восстановился скорее всего лишь в позднем плиоцене, т.е. около 3 млн л.н. или несколько более того, после изоляции, длившейся в течение всего предшествовавшего кайнозоя или даже с позднего мела – более 60 млн лет. (Симпсон, 1983; Каландадзе, Раутиан, 1992). Поэтому данное различие вполне естественно. Гораздо существеннее различия позднеплейстоценовой истории палеарктической и неотропической териофаун. Достигнув максимума родового разнообразия в нижнем и среднем плейстоцене (121–132 род), палеарктическая фауна затем резко беднеет: количество родов сокращается до 73–79 в позднем плейстоцене. За тот же период интересующая нас фауна Неарктики возрастает с 59–64 до 65–69 родов. Зато за последние 55 тыс. лет сокращение неарктической фауны происходило интенсивнее, чем в Палеарктике, причем в самые последние тысячелетия плейстоцена в пределах

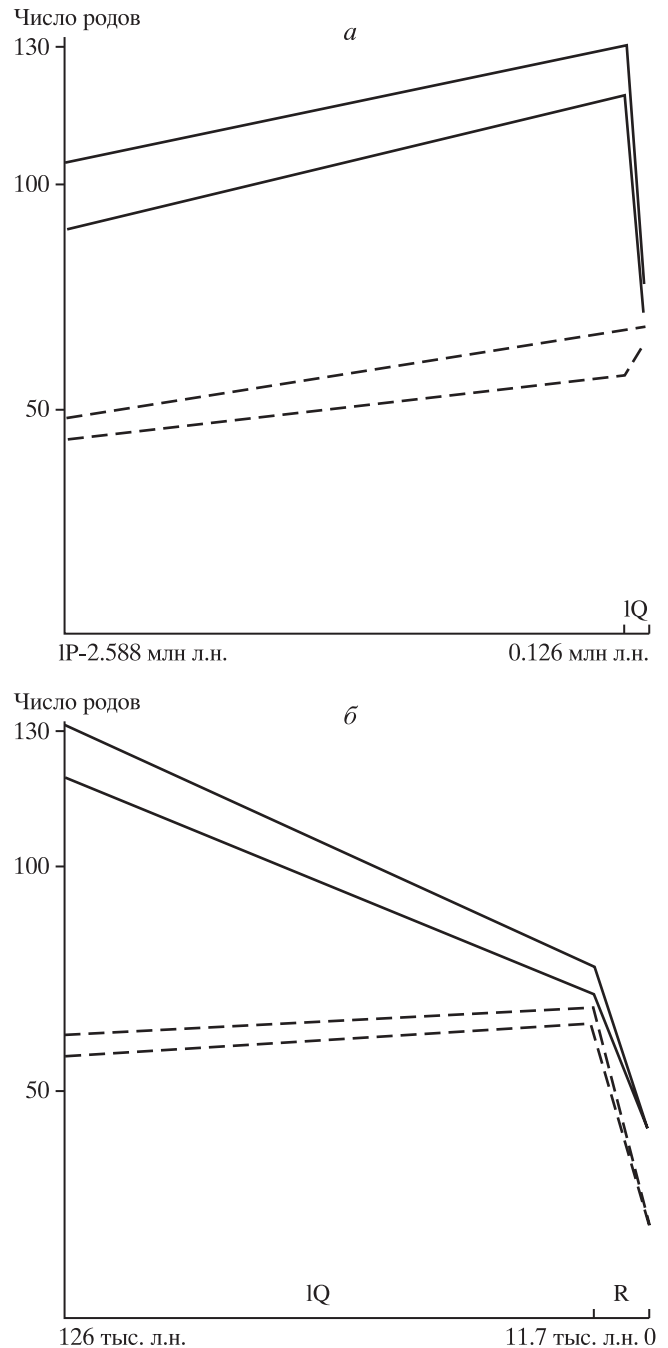


Рис. 1. Динамика изменений фауны крупных фитофагов и хищников Палеарктики, без Северной Африки (сплошные линии) и Неарктики (прерывистые линии) с позднего плиоцена до современности: *а* – динамика изменений териофауны с конца позднего плиоцена (IP) до позднего плейстоцена (IQ) включительно – 2.588 млн л.н., начало позднего плейстоцена – 0.126 млн л.н.; *б* – динамика изменений териофауны на протяжении позднего плейстоцена и голоцена (R) – 11.7 тыс. л.н. Нижние линии в каждой паре – точно известное количество родов, верхние линии – вероятное количество родов (включая и несколько таксонов подродового и видового уровней: см. таблицу).

Структура фаун (в основном на родовом уровне) наземных млекопитающих-фитофагов и хищников средних и крупных размеров (>10 кг) Палеарктики и Неарктики с позднего плиоцена до современности

Таксоны (датировка, л.н.)	Палеарктика					Неарктика				
	IP	eQ	IQ	+R	R	IP	eQ	IQ	+R	R
Cingulata (Dasypodidae)										
<i>Dasyurus</i> (CA; ?IP, eQ-R – SA)						+	+	+		+
<i>Dasyurus bellus</i> (самая поздняя – 7200; из Техаса – 10900 ± 190)								+	+	
<i>Cabassous</i> (mQ-R – SA, CA)										CA
Ramphartheriidae										
<i>Ramphartherium</i> , включая <i>Holmesina</i> (IP-IQ – SA – 9880)						+	+	+	+	
Glyptodontidae										
<i>Rachyarmatherium</i>							?			
<i>Glyptotherium</i> (IQ – CA – 13 970)						+	+	+	?	
Pilosa (Mylodontidae)										
<i>Glossotherium</i> (IM-IQ – SA; возможно с eP, NA; Флорида – 9880 и 10155 ± 270)						+	+	+	+	
<i>Paramylodon</i> (42500 ± 4400)							?	+		
<i>Mylodon</i> (Кентукки – 10600 ± 250; eQ и/или mQ, IQ – SA)								+	+	
Megatheriidae										
<i>Megatherium</i> (IP-Q – SA, в NA от Флориды до Юж. Каролины и Огайо)								+	?	
<i>Eremotherium</i> (10 000; ?eQ, IQ – CA; Q – SA)							+	+	+	
<i>Nothrotheriops</i> (Невада – 8527 ± 250)							+	+	+	
Megalonychidae										
<i>Meizonux</i> (CA)							?			CA
<i>Megalonyx</i> (с IM – NA; IQ – NA до Аляски; ?eQ, IQ – CA; Q – SA; Джорджия – 9460 ± 85)						+	+	+	+	
<i>Choloepus</i> (R – SA)										CA
Bradipodidae										
<i>Bradipus</i> (R – SA)										CA
Rodentia (Castoridae)										
<i>Trogontherium</i> (eM-mQ – Eu; mM, IP-mQ – As; mM – NA)	+	m								
<i>Eucastor</i> (m-IM – NA; IM-P – As)	?									
<i>Dipoides</i> (с IM – Eu, As, NA)	+					+				

Таблица (продолжение)

Таксоны (датировка, л.н.)	Палеарктика					Неарктика				
	IP	eQ	IQ	+R	R	IP	eQ	IQ	+R	R
<i>Rachysoscuta</i> , включая <i>Paralycaena</i> (?IM, eQ-R – Af; e-mQ – OI)	+	+			Af					
<i>Scrota</i> (с IP – Af; Юж. Китай – 11 200 ± 1000; WEu – 22 880 ± 240)	+	+	+	+	Af					
Canidae										
<i>Vorophagus</i>						+				
<i>Vulpes = Alorex</i>	+	+	+		+	+		+		+
<i>Canis</i> (с IM, eQ-R – Af; e/mQ – OI; R – CA; IQ – Med.; о-ва Сардиния, Сицилия)	+	+	+		+	+		+		+
<i>Cuon</i> (e/m, IQ-R – OI)	+	+	+		+			+		
Ursidae										
<i>Arctodus</i> (Канзас – 9630 ± 60; e-IQ – SA)								+		+
<i>Tremarctos</i> (Джорджия – 10940 ± 210; R – SA; ?+R – CA(?Панама))								+		+
<i>Spelearctos</i> (eR – Кавказ)		+	+	+						
<i>Ursus</i> (включая <i>Thalartos</i>)	+	+	+		+	+		+		+
<i>Ailuropoda</i>		m	+		+					
Mustelidae										
<i>Martes flavigula</i> (R – S, EAs)			+		+					
род <i>Martes</i> (с eM – Eu)										
<i>Gulo</i>		m	+		+			e		+
Artiodactyla (Suidae)										
<i>Chleustochoeerus</i> (IM, P – As, China)	?									
<i>Sus</i> (с ?mM – As; M – NAF; IM – Eu; e, IP/eQ – Med.; eQ-R – OI)	+	+	+		+					
<i>Hippopotomon</i> (= <i>Dicoryphochoerus</i>) (с IM)	+	+								
<i>Propotamochoerus</i> (с mM As; ?IM Af)	+									
<i>Potamochoerus</i> (с mM – As; с eP – Af; IQ – NAF; R – Madagascar)	+	e, m	?	+	Af					
<i>Hippohyus</i> (с IM)	+	e								
<i>Phacochoerus</i> (с IP – Af; IQ – NAF)		m	+	+	Af					
<i>Metridiochoerus</i> (IP-mQ – Af)		m								
Tayassuidae										
<i>Platygonus</i> (Огайо – 4370 ± 150; IP-IQ – SA)						+		+		+

Таблица (продолжение)

Таксоны (датировка, л.н.)	Палеарктика					Неарктика				
	IP	eQ	IQ	+R	R	IP	eQ	IQ	+R	R
<i>Cervavitus</i> (с ?m, IM)	+	e								
<i>Pliocervus</i> (с IM)	?									
<i>Arveteros</i> (Eu)	+									
<i>Orchomoceros</i> (EAs)	+									
<i>Sinomegaceros</i> (EAs)	+	+	+							
<i>Psekaproceros</i> (EEu)		e								
<i>Praemegaceros</i> (Eu,As)		+								
<i>Candiacervus</i> (Crete, Kasos, Karpathos)		?m	+							
<i>Megaloceros</i> (As, Eu; Средний Урал – 6816 ± 35)		m	+	+						
<i>Allosaenelaphus</i> (EEu)		m								
<i>Megaceroiides</i> (EEu; IQ – NAF)		e	+	+						
<i>Nesoleiproceros</i> (Корсика, Сицилия)			+							
<i>Cervus</i> (mQ-R – Мальта, Сицилия; R – Af, OI)	+	+	+		+			+		+
<i>Axis</i> (с ?IM – As; Q-R – OI)	+	+			OI					
<i>Eucladoceros</i> (Eu)	+	+								
<i>Croizetoceros</i> (Eu)	+	e								
<i>Elaphurus</i> (EAs, в диком виде нет)		e	+	+						
<i>Dama</i> (?Q NAF; m/IQ – Сицилия)		+	+		+					
<i>Sangamona</i> (9440; Западная Вирджиния – 17 060 ± 220)								+	+	
<i>Procapreolus</i> (с IM)	+	e								
<i>Capreolus</i>	+	+	+		+					
<i>Cervalces</i> (Мичиган – 10020 ± 80)	?	+	+			+		+	+	
<i>Alces</i>		?m	+		+			+		+
<i>Bretzia</i> (IQ/R)								?	?	
<i>Odocoileus</i> (Q – CA, SA)						+		+		+
<i>Blastoceros</i> (eQ, m/IQ – SA)								+		
<i>Mazama</i> (Q, R SA; R CA; R – Мексика)								?		+
<i>Navahoceros</i> (11 500; Нью-Мехико – 12 000 ± 400)								+	+	
<i>Rangifer</i>		+	+		+			+		+
Giraffidae										
<i>Palaeotragus</i> (с ?e, mM; e-IM – Af)	+									
<i>Sogdianotherium</i> (As)	+									
<i>Macedonitherium</i> (Eu)	+	e								

Таблица (продолжение)

Таксоны (датировка, л.н.)	Палеарктика					Неарктика				
	IP	eQ	IQ	+R	R	IP	eQ	IQ	+R	R
<i>Symbos</i> (Юга – 7325 ± 160)							m	+	+	
<i>Soergelia</i> (Eu, NEAs)		m					m			
<i>Voopsis</i> (As)		m								
<i>Euceratherium</i> (Калифорния – 8250 ± 330)							m	+	+	
<i>Gallogoral</i> (Eu)	+	e								
<i>Nesogoral</i> (Сардиния)		e								
<i>Naemorhedus</i> (Q,R – As; IQ – Eu)		+	+		+					
<i>Capricornis</i> (Q,R – As; R – OI: Сумагра)		?	?		+					
<i>Pliororax</i> (P – EEu)	?									
<i>Proboscaphus</i> (eP-IQ – China; Q – OI: Ява)	+	+	+							
<i>Boselaphus</i> (+R до 18 в – NAF; R – SAs)			+	+	SAs					
<i>Leptobos</i> (IM-mQ – Eu, с P – As; ?IM, ?Q – NAF)	+	+	?	?						
<i>Parabos</i> (с IM – Eu)	+	?e								
<i>Synserus</i> (IP-R – Af; IQ – NAF)			+	+	Af					
<i>Yakopsis</i> (Eu)	+									
<i>Hemibos</i> (As; ?IP – EAf)	?	e	+							
<i>Bos</i> , вкл. <i>Vibos</i> , <i>Roerhagus</i> (As, Eu; с IP/eQ, +R – NAF; +R – Eu; IQ – Сицилия; R – Ява, Борнео; Q – Аляска; штат Вашингтон – 610 ± 40)		e	+		+		?	+	+	
<i>Bubalus</i> (IP-R – SAs, OI; IP-mQ – WEu, China)	+	m	+		SAs OI					
<i>Agjiderobos</i> (As)	+									
<i>Bison</i> (+R – As, R – Eu)		+	+		+		m	+		+
<i>Platycerabos</i> (Q; 12 950)							?	+	?	
<i>Tragelaphus</i> (IM-R – Af; IQ, +R – NAF)	+	+	+	+	Af					
<i>Taurotragus</i> (IP-R – Af; IQ, +R – NAF)	+	+	+	+	Af					
<i>Redunca</i> (?IM, IP-R – Af; ?IM – As, N-W Iran; IQ, +R – NAF)			+	+	Af					
<i>Kobus</i> (eP-R – Af; IQ, +R – NAF)			+	+	Af					
<i>Hippotragus</i> (eQ – As; IP-R – Af; ?+R – NAF)	+	e	+	+	Af					
<i>Addax</i> (IQ, ?+R – NAF; R – Af)			+	+	Af					
<i>Oryx</i> (IP-R – Af; +R – NAF, WAs)			+	+	Af					
<i>Alcelaphus</i> (IQ - +R – SWAs, NAF; с IP – Af)	?	e	+	+	Af					
<i>Damalops</i> (Средняя, SAs; ?IP – Af)			+	+	Af					
<i>Connochaeltes</i> (IP-R – Af; IQ, ?+R – NAF)	+	e	+	+	Af					

Таблица (окончание)

Таксоны (датировка, л. н.)	Палеарктика					Неарктика				
	IP	eQ	IQ	+R	R	IP	eQ	IQ	+R	R
<i>Rhynchotherium</i> (с mM, IM SA)						?				
<i>Stegomastodon</i> (с eP)						+	m			
<i>Haplomastodon</i> (Q – CA; P/eQ-IQ – SA)						?	?	?		
? <i>Noitomastodon</i> (SA; в NA пока не найден)						?	e SA			
<i>Cuvieronius</i> (IM-IQ – NA; IQ – CA; ?IP; Q – SA; SA – 11 380)						+	+	+	?	
Elephantidae										
<i>Tetraolophon</i> (с mM; m-IM, ?eP – Af; eP-mQ – NA)		e				+	m			
<i>Anapus</i> (с IM; m-IM – NA; IM-eQ – Af)	+	e								
<i>Stegolophodon</i> (с eM – As, Япония; ?P – Eu)	+	?e								
<i>Stegodon</i> (с IM – As, Япония, Тайвань, с-в Китая; IP, Q – OI)	+	+	+	+						
<i>Mammothus</i> вкл. <i>Archidiscodon</i> (eP-mQ – Af; IP – SA; о. Врангеля – 3685 ± 60; Чжаоюань (Китай) – 3584 ± 104; Оклахома (США) – 2050 ± 580; Вологодская обл. – 9760 ± 40)	+	+	+	+			e	+	+	
<i>Elephas</i> вкл. <i>Palaeoloxodon</i> (As, Япония, Тайвань, Тилос, Родос в голоцене; до голоцена – ?NAf; R – SAs)	+	+	+	+	SAs, OI					
Всего родов	90–105	121–132	85–91	34–40	42–43	43–48	59–64	65–69	32–40	21
Всего родов, но Палеарктика без Северной Африки	90–105	121–132	73–79	20–24	41–42	43–48	59–64	65–69	32–40	21

Примечание. Olig. – олигоцен, M – миоцен, P – плиоцен, Q – плейстоцен (для любого периода I – поздний, e – ранний, m – средний, “?” в столбце eQ – ранний или средний Q, но в других столбцах “?” означает неуверенность автора первоисточника в точности непосредственно следующей за “?” датировки, а к последующим датировкам, если таковые имеются, это не относится; + (в столбце eQ) – и ранний, и средний; +R – вымершие в голоцене или на рубеже позднего плейстоцена и голоцена, R – современные; As – Азия, Eu – Европа, Af – Африка (N – северная, S – южная, W – западная, E – восточная, C – центральная), OI – Ост-Индия, NA – Северная Америка; SA – Центральная Америка; M – Южная Америка, Med – средиземноморские острова.

Неарктики исчезает от 6 до 12 таксонов, включая один вид, и уже в голоцене – 32–40 родов. Всего же из 65–69 родов в пределах Неарктики вымирает 32–40 родов, а ареалы еще восьми родов в настоящее время не идут севернее Центральной Америки. Отметим при этом, что по 42 родам и 2 видам, исчезнувшим из состава фауны Неарктики за последние 55 тыс. лет (т.е. со времени самого раннего, по имеющимся сведениям, появления человека в Северной Америке), имеются радиоуглеродные датировки наиболее поздних встреч их остатков. Весьма показательно при этом, что из них остатки 23 родов имеют возраст, не превышающий 10 тыс. лет, возраст еще шести родов не превышает 11 тыс. лет, возраст четырех – менее 12 тыс. лет, возраст еще четырех – менее 13 тыс. лет и двух – менее 14 тыс. лет, т.е. в голоцене вымирает не менее 34 таксонов (32 рода и 2 вида). Наиболее поздние остатки еще двух родов датируются более ранним временем: 42 500 л. н. (*Paramilodon*) и 25 030 л. н. (*Homotherium*). Из исчезающих неарктических хищников наиболее поздняя датировка имеется по остаткам смилодона (9410 л. н.), а в Палеарктике до позднего плейстоцена доживает только *Homotherium*, распространение которого, кстати, простиралось от Аляски до Явы. Казалось бы, наиболее рано и именно в результате уничтожения первобытными охотниками могли бы исчезнуть легкодоступные для них броненосцы и наземные ленивцы. И действительно, почти все они исчезают к концу плейстоцена или в самом начале голоцена. Но все же по одному представителю этих групп удается продержаться в составе неарктической фауны дольше: наиболее поздняя датировка остатков двухметрового наземного ленивца *Nothrotheriops* из Невады – 8527 л. н., а остатков *Dasybus bellus* из Техаса, который был в два раза крупнее современного девятипоясного броненосца *D. novemcinctus*, – 7200 л. н. Необходимо отметить, что если наземные ленивцы и гигантские броненосцы и в Неарктике, и в Неотропической области исчезают к концу плейстоцена–началу голоцена полностью, то более мелкие броненосцы в количестве 21 вида, представляющих 8–9 родов, продолжают населять Южную и Центральную Америку и некоторые прибрежные острова Карибского моря. Уже упомянутый девятипоясный броненосец заселил и южные районы Неарктики, что произошло, скорее всего, совсем недавно: во всяком случае, расширение его ареала на север отмечено и в XX столетии. Из 20–21 вида современных броненосцев лишь представители одного вида – *Priodontes giganteus*, населяющего центральные и восточные районы Бразилии, до-

стигают довольно крупных размеров – 1 м длины и 55 кг веса, тогда как глиптоноты и глиптотерии были длиной 2–2.5 м и могли весить 1 т и более. В Неарктике значительно позже, чем в Палеарктике исчезают самые крупные наземные фитофаги – мамонты. Наиболее поздние датировки остатков мамонтов из Оклахомы – 2050 л. н., из Мичигана – 3310 л. н., из Аризоны – 3320 л. н., с Аляски – 3500 л. н., из Калгари, на юго-западе Канады – 4080 л. н., из Айдахо – 4300 л. н., с Онтарио – 4370 л. н. Это свидетельствует о широком распространении этого вида даже в столь недавнее время. На абсолютно преобладающей части территории Палеарктики мамонт исчезает существенно раньше и наиболее поздние датировки для него в течение раннего голоцена имеются по Эстонии, Вологодской области, Таймыру, Новосибирским островам (Kuznetzova et al., 2001; Орлова, 2004, цит. по Косинцев, 2008). Существенно дольше мамонт сохранялся на о. Врангеля (3685 л. н.), на котором поздние мамонты были уже почти в два раза мельче исходной формы (неизбежное последствие длительного обитания для многих крупных животных на ограниченных по площади островах в арктических условиях), и на северо-востоке Китая (3584 л. н.). На некоторых островах Восточного Средиземноморья до времен фараонов (1445 г. до н. э) доживает карликовая форма азиатского слона (Masseti, 2001), рядом авторов относимого к роду лесных слонов *Palaeoloxodon*. До неолита (до 4100 л. н.) в Юньнани (Китай) доживают стегодонты *Stegodon* (Saegusa, 2001). В Неарктике, по крайней мере до среднего голоцена, сохраняется американский мастодонт *Mammuth americanum* (наиболее поздняя датировка из Нью-Джерси – 5220 л. н.), хотя в Палеарктике этот род исчезает еще в раннем плейстоцене. Значительно дольше, чем еще недавно предполагалось, в Неарктике обитали дикие лошади и яки. Наиболее поздние датировки, имеющиеся по лошади (595 л. н. из штата Вашингтон и 895 л. н. из Онтарио), свидетельствуют о том, что она доживает почти до европейской колонизации и, не исключено даже, что доживает до нее. Еще более позднюю датировку – 410 ± 100 л. н. из Мичигана, не зная подробностей, уже невозможно достоверно отнести к дикой лошади, а не привезенной колонистами. Наиболее поздняя датировка по яку – 610 ± 40 л. н. из штата Вашингтон – свидетельствует о том, что этот вид смог расселиться по скалистым горам от Аляски далеко к югу. Совершенно очевидно, что представленные в таблице наиболее поздние радиоуглеродные датировки на самом деле таковыми не являются и в какой-то степени лишь при-

мерно дают представление о сроках исчезновения различных таксонов, которые на самом деле в подавляющем большинстве случаев были несколько более поздними, поэтому для всех родов, отмеченных в самых последних тысячелетиях позднего плейстоцена, в столбце +R (т.е. вымерших в голоцене), поставлен вопросительный знак. Из приведенных выше примеров возникает ряд вопросов. Первый и самый главный из них – чем объяснить столь разительную разницу в сроках достаточно резкого обеднения интересующих нас териофаун Палеарктики и Неарктики? В Палеарктике вымирание происходит в два этапа: за продолжительный период, с раннего-среднего до позднего плейстоцена, фауна беднеет почти в два раза, затем с позднего плейстоцена до современности обеднение в итоге в 5–6 раз меньше, но интенсивность вымираний существенно выше, возможно, даже на порядок, учитывая гораздо меньшую протяженность второго периода (в 20–30, а, возможно, и более раз). В Неарктике же, за аналогичный по продолжительности первый этап, фауна не только не беднеет, но даже становится несколько богаче. Зато уже на втором этапе обеднение фауны Неарктики происходит в основном за период лишь на одно-два тысячелетия превосходящий по длительности весь голоцен, т.е. “результативность” вымирания в Неарктике за 13–14 последних тысячелетий аналогична таковой в Палеарктике, “достигнутой” за долгие десятки (или даже сотни) тысячелетий. В результате современная фауна интересующих нас таксонов в Палеарктике составляет 31.1–34.7% от максимальной в раннем-среднем плейстоцене (т.е. и за весь рассматриваемый нами период продолжительностью около 3 млн л.), а современная аналогичная фауна Неарктики составляет 30.4–32.3% от максимальной для нее в конце кайнозоя фауны в позднем плейстоцене. О том, что указанные и резко выраженные различия никаким образом не могут быть связаны с климатическими причинами, уже сказано выше и в достаточной степени очевидно, что Палеарктика и Неарктика лежат в одних и тех же климатических поясах, да и сами вымирания, хотя и происходят в Неарктике гораздо стремительнее, чем в Палеарктике, все же растянуты на 13–14 тысячелетий. Поэтому наиболее вероятная причина указанных различий, как, разумеется, и самих вымираний, – деятельность человека. Расселение его прямого предка – *Homo erectus* – из Африки в пределы Палеарктики и в Юго-Восточную Азию происходит более 1 млн л. н. и оно, отнюдь, не было единственным (Любин, 1997). Не менее, чем в 370 тыс. л. оценивается возраст синантропов (Иванова, 1966), имевших монголо-

идные черты. Скорее всего, именно поздними синантропами был впервые приручен волк (Калякин, 2014), который благодаря этому стал спутником и современного человека, расселявшегося из Африки (Уэллс, 2013) на пути от Южной – Юго-Восточной Азии до Австралии. Не менее 200 тыс. л. н. в Палеарктике обитал неандерталец, гены которого (до 4.5%) присутствуют в геноме современного человека, заместившего одного из своих предков – неандертальца – на протяжении 45–27 тыс. л. н. (Марков, 2012). Большое количество данных свидетельствует о том, что в позднем мустье неандерталец уже вполне успешно охотился на мамонтов (Береговая, 1960, 1984), и скорее всего располагал незаменимым четвероногим помощником – прирученным волком, что непосредственно подтверждают данные, полученные Н.Д. Оводовым с соавт. (Ovodov et al., 2011) на Алтае. Таким образом, в условиях Палеарктики воздействие человека, владевшего огнем, насчитывает сотни тысячелетий. В Северную Америку первые люди проникают вряд ли ранее 55 тыс. л.н. По мнению большинства специалистов, основное успешное заселение современным человеком Нового Света через Аляску и дальнейшее расселение его на юг происходит примерно 15 тыс. л.н. или чуть позже (Марков, 2012), что косвенно подтверждают и достаточно многочисленные данные приведенной таблицы, и данные датировок по радиоуглероду с первобытных стоянок в пределах Северной Америки. В дальнейшем нарастание количества более поздних датировок происходит гораздо быстрее, и если с 55 до 45 тыс. л.н. таких датировок 18, с 25 по 15 тыс. л.н. – 65, то за 14-е тысячелетие – 14 дат, за 13-е – 16, за 12-е – 56, за 11-е – 121, за 10-е – 217 и далее возрастает по экспоненте (Леви и др., 2011б). Таким образом, вселившиеся в Америку профессиональные охотники на мамонтов в сопровождении волка-собаки начинают расселяться, и их численность все более возрастает, начиная с 13–12 тыс. л. н. Весьма показательно при этом, что и количество найденных каменных наконечников копий и дротиков первой трети голоцена, использовавшихся при охоте на крупных фитофагов, обитавших на территории Великих равнин, где их численность была наиболее высокой, на порядки превышает количество тех же орудий, найденных на других территориях США (Уильямс, Столтман, 1969; Стефенсон, 1969; Баумхоф, Хейзер, 1969; Мейган, 1969). Уже в голоцене, в итоге, окончательно исчезают почти все основные объекты промысла первобытных охотников, уклад которых на севере континента сохраняется на какое-то время и после начала ко-

лонизации Америки европейцами (Шнирельман, 1990). К этому времени из действительно массовых видов крупных фитофагов на территории Неарктики остаются лишь бизон, вилорог и северный олень. Между их численностью и численностью существовавших в основном за их счет первобытных охотников неизбежно возникло необходимое для этой фактически замкнутой системы равновесие. В Палеарктике (в менее выраженной степени в Неотропиках) мезолитический кризис, в немалой степени обусловленный резким сокращением численности основных объектов промысла, являвшихся самой основой существования первобытных охотников, в конце концов, приводит к неолитической революции – зарождению земледелия и скотоводства, изначально узко-региональных, но достаточно быстро распространявшихся все шире и шире (Шнирельман, 1986). Для ряда наиболее промысловых видов именно она отсрочила время их окончательного уничтожения или достижения критически низкой численности. В то же время в условиях Палеарктики деградация исходных пастбищных экосистем началась существенно раньше и зашла гораздо дальше, что в сильнейшей степени усилило риск вымирания для одних их обитателей либо привело к резкому сужению ареалов для других. На громаднейших территориях с наиболее гумидным климатом эти экосистемы теперь полностью замещены сплошными лесами. В новейшие времена лес местами не более чем в течение трех столетий подвергается варварским вырубкам и многим другим антропогенным воздействиям. Характерно, что в Палеарктике уже в течение последних нескольких тысячелетий нет ни одного вида крупного фитофага из состава типичных эдификаторов пастбищных экосистем, у которого сохранялся бы ареал, приближающийся к исходному и подобный современному ареалу американского бизона, простирающийся от Аляски до Мексиканского залива и северо-востока Мексики. Еще более потрясающий ареал имеет североамериканский древесный дикобраз *Erethizon dorsatum* – единственный вид рода *Erethizon* (Erethizontidae), с олигоцена развивавшегося в Южной Америке, и лишь в позднем плиоцене проникшего в Северную Америку, когда закончилась “великолепная изоляция” (Симпсон, 1983) Неотропической области от Неарктики. Из остальных 12 видов: один распространен только в Центральной Америке (от Центральной Мексики до Панамы); ареал еще одного вида охватывает тропические леса Южной и Центральной Америки; один вид был обитателем Больших Антильских островов, но вымер уже в историческое время; распространение всех

остальных видов не выходит за пределы Южной Америки (Павлинов, 2003). В связи с этим представляет безусловный интерес родовой состав фауны Аляски – самой северной материковой территории Северной Америки – в наиболее холодное время плейстоцена (с 17 до 26 тыс. л.н.) и его сравнение с современной фауной этого полуострова. Это стало возможным благодаря обзору 2654 радиоуглеродных датировок остатков фауны наземных млекопитающих Северной Америки, опубликованному К.Г. Леви с соавт. (2010, 2011а,б). Помимо современных родов, обитающих на Аляске, в состав ее териофауны в наиболее холодное время позднего плейстоцена входили следующие роды и виды, которые либо вымерли (в Северной Америке или везде), либо их ареалы теперь расположены южнее: первая группа – *Megalonyx*, *Arctodus*, *Camelops*, *Saiga*, *Bootherium*, *Equus*, *Mammut*, *Mammuthus*; вторая – *Taxidea taxus*, *Puma concolor*, *Cervus elaphus*. Из последних трех видов наиболее существенно сокращение ареала американского барсука *T. taxus*. Но еще более масштабное сокращение ареалов произошло у двух родственных видов степных хорьков: *Mustela evermanni*, распространенного в Евразии, и *M. nigripes* – в Северной Америке; второй из этих видов является подвидом первого (рис. 2, 3; Гептнер, 1967). Более ранние датировки они имеют с территории Аляски: *M. evermanni* – 33 550 ± 350 л.н., а *M. nigripes* – 30 370 ± 560 л.н. К настоящему времени сокращение ареала евразийского степного хорька вполне сопоставимо с масштабом отступления в Евразию и дальнейшего сокращения ареалов сайги и лошади (подрода *Equus*), хотя не исключено, что последней в Евразии в диком виде уже и нет. Весьма показательно также, что в наиболее холодный период гораздо севернее современных ареалов простиралось распространение таких зверей, как тапир и ягуар, не идущих теперь севернее Центральной Америки. Тапир был распространен вплоть до Пенсильвании, а ягуар – до Теннесси, где их ареалы перекрывались с ареалом северного оленя. В то же время копытный лемминг – в настоящее время арктический и субарктический абориген – был распространен на юг вплоть до Айовы.

Аналогичные и достаточно многочисленные примеры можно привести еще и по Неарктике, и по Евразии. Поскольку о позднеплейстоценовой фауне Новосибирских островов уже было сказано в предыдущем сообщении, ограничимся примерами Британских островов и Скандинавии, которые, по мнению очень многих авторов, в наиболее холодное время были покрыты ледниками,

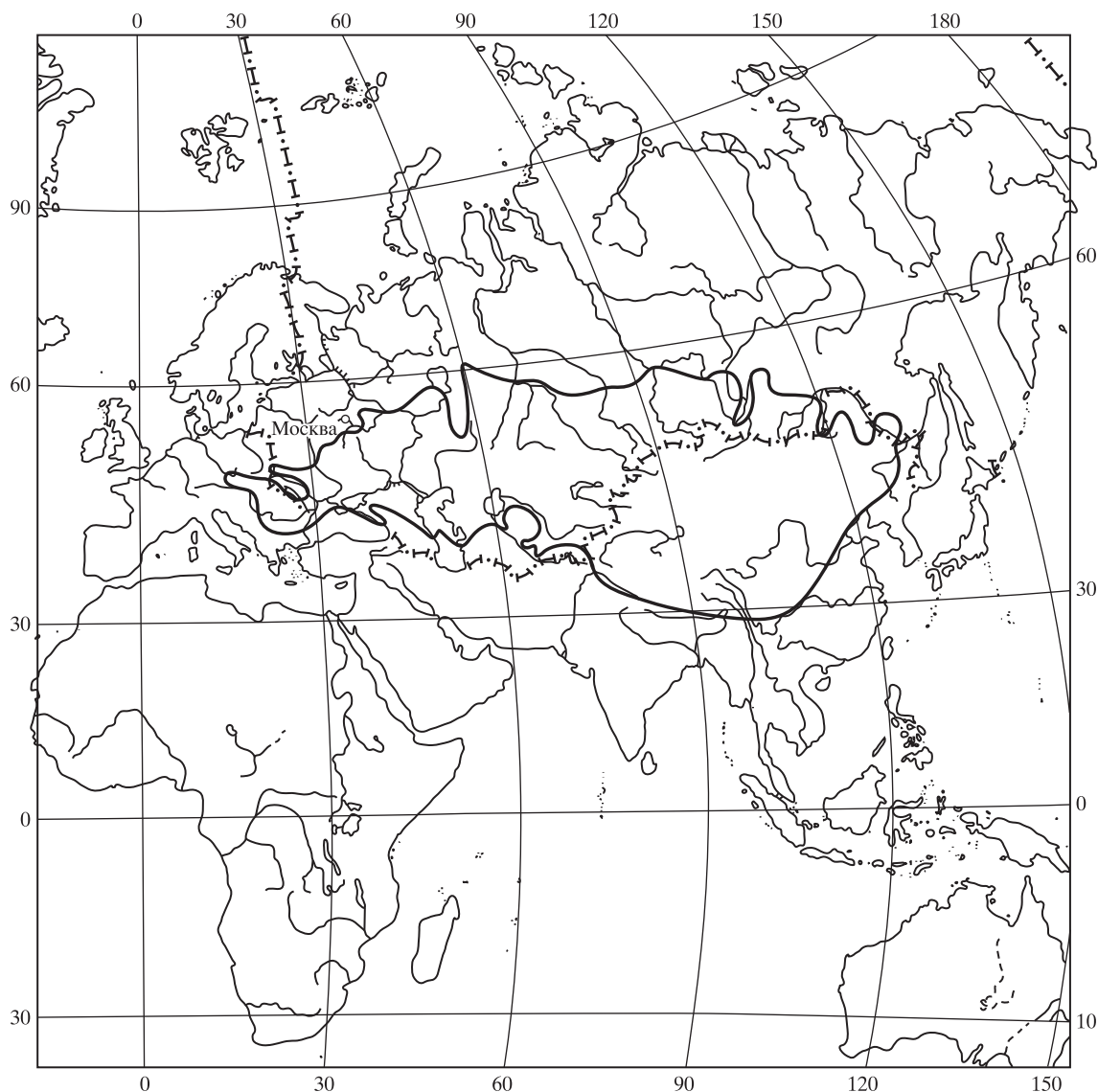


Рис. 2. Видовой ареал белого (степного) хоря, *Mustela (Putorius) eversmanni* Less. Южная и восточная границы в Азии проведены предположительно (из Гептнер, 1967, с. 768).

к тому же ползшими далее на юг по европейским равнинам. С территории Финляндии имеются следующие радиоуглеродные датировки по остаткам мамонтов: 13 133 л.н., 13 134, 13 180, 15 761, 16 120, 16 121, 16 122, 24 450, 43 000 (Ukkonen et al., 1999), $15\ 500 \pm 65$, $22\ 420 \pm 315$, $23\ 340 \pm 350$, $24\ 450 \pm 390$, $25\ 200 \pm 500$, $28\ 740 \pm 670$, $31\ 970 \pm 950$ и $34\ 300 \pm 2\ 000/1450$ л.н. (Ukkonen et al., 2007 цит. по Леви и др. 2011a). С Британских островов за наиболее холодный период плейстоцена имеются датировки по волку, обыкновенной лисице, бурому медведю, росомaxe, лосю, благородному, гигантскому и северному оленям, бизону, овцебыку, шерстистому носорогу и мамонту и, что более показательно, по пещерной гиене *Crocota crocuta spelaea* (нигде в Евразии за плей-

стоцен не идущей далеко на север) и по кроту *Talpa*, который, как и другие выше перечисленные виды, не может обитать не только на леднике или под ледником, но и на глубоко промерзающих почвах. На Британских островах, судя по имеющимся датировкам, доживают: до самого конца плейстоцена – мамонт ($12\ 320 \pm 120$ л.н.), сайга ($12\ 100 \pm 140$); до голоцена – лось ($11\ 190 \pm 100$); обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* ($10\ 370 \pm 90$), не распространенная теперь западнее юга Украины; степная пищуха *Ochotona pusilla* ($10\ 180 \pm 90$), современный ареал которой лежит за Волгой; копытный лемминг *Dicrostonyx torquatus* ($10\ 000 \pm 80$), “отступивший” за Белое море; рысь (8875 ± 70); большерогий олень (6816 ± 35); бурый медведь (6410 ± 110); кабан

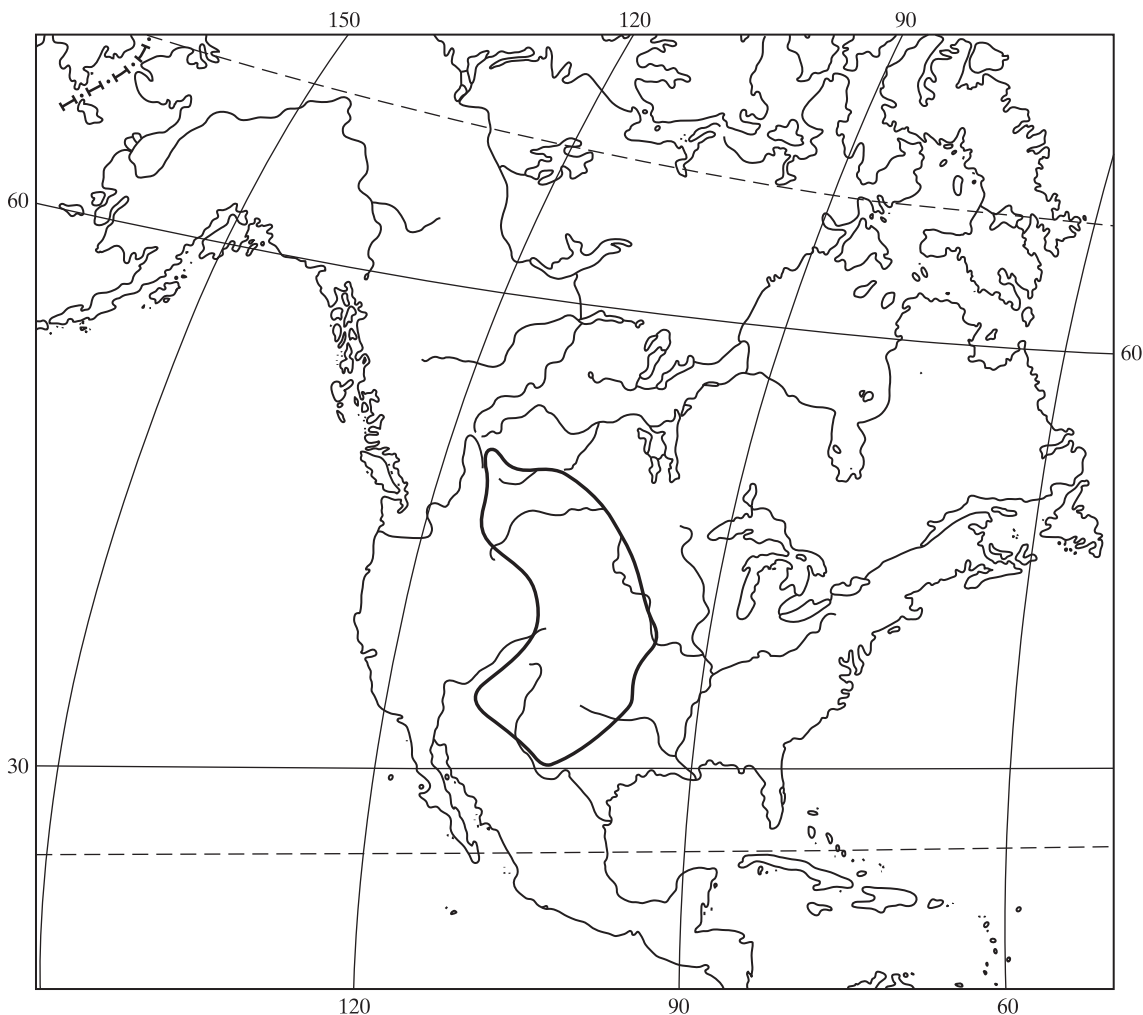


Рис. 3. Ареал американской формы степного хорька, *Mustela (Putorius) nigripes* Aud. Et Bachm. (из Гептнер, 1967, с упрощениями по Холл и Келсон, 1959, с. 769).

(4730 ± 80); тур (4040 ± 60); бизон (3870 ± 60); лошадь (3050 ± 80, есть и более поздние даты); бобр (2900 ± 60). Из видов, которые сопутствовали мамонту в самый холодный период плейстоцена, в составе современной териофауны сохранились: на Британских островах – европейский крот, лисица, благородный олень; в Шотландии – достаточно редкий теперь северный олень (Burton, 1991). Не лишне также напомнить, что и Британские острова, и Скандинавия (включая крайний юг) имеют, хоть и не богатую видами, герпетофауну (к обитателям первых относятся 5 видов амфибий и 6 видов рептилий, а к обитателям второй – 9 видов амфибий и 6 видов рептилий; Engelmann et al., 1985). Ее расселение в эти регионы могло произойти только “по суху”, т.е. в период достаточно выраженной регрессии, совпадающей с наиболее холодным периодом плейстоцена, либо значительно ранее, но тогда их обитание не должно (не могло) было быть прервано оледенением.

Оба возможных сценария никак не сочетаются с ледниковой гипотезой, как и наличие эндемичных растений, распространенных на Север вплоть до Гренландии.

И еще об одной особенности произошедших фаунистических трансформаций, наглядно и в весьма сжатые сроки происходивших в Неварктике. Казалось бы естественным, если бы из достаточно обширного числа таксонов, вымерших здесь на стыке конца плейстоцена и голоцена, первыми исчезли бы представители неполнозубых (наиболее крупные броненосцы и наземные ленивцы), которые, как и гигантские наземные черепахи, были прекрасно защищены от любых хищников, но оказались беззащитными перед лицом первобытных охотников. Тем не менее первыми вымирают наиболее крупные хищники, специализированные на добычу либо наиболее крупных фитофагов (саблезубые гомотериум и смилодон, а также лев), либо некрупных, но наи-

более массовых фитофагов (гепард), типичных для пастбищных экосистем. Казалось бы, невысокий, как и у неполнозубых, уровень численности (особенно по сравнению с наиболее массовыми видами ряда копытных и с исключительной ценностью хоботных, даже добываемых в ограниченном количестве), но и чрезвычайно высокая опасность охоты на крупных хищников, могли бы надежно защитить их от раннего вымирания. Однако не защитили. Почему же именно они оказались наиболее уязвимы и вымерли в Неарктике на тысячелетия раньше ряда фитофагов, включая мастодонта и мамонта, тогда как бизоны вплоть до XIX в. оставались массовым видом, а северный олень до сих пор достаточно многочислен на значительных территориях Северной Америки? Крупные хищники “стратегически” проигрывают крупным фитофагам не только в силу своей более узкой специализации и положения на самой вершине пищевой пирамиды. Не менее существенно, что их потомство, в отличие от детенышей копытных, хоботных и неполнозубых, родится совершенно беспомощным. Для достижения детенышами даже частичной самостоятельности (сопровождать свою мать или прайд) требуется весьма продолжительное время. Теленка же северного оленя уже через несколько часов после рождения не может догнать одиночный волк (Моуэт, 1968). Поэтому в результате разнообразной деятельности первобытных охотников, даже специально не направленной на прямое уничтожение своих основных конкурентов, сама возможность их нормального воспроизводства все более и более сужалась.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе фактов, приведенных здесь и в предыдущей статье (Калякин, 2014), можно достаточно уверенно утверждать, что гипотетических гигантских покровных оледенений площадью в миллионы кв. км на самом деле не было, как и не было на территориях их предполагаемого распространения и необходимого для их появления и существования в течение тысячелетий аналогичного антарктическому климата. Это утверждение вовсе не означает отрицания вообще климатических колебаний, которые происходили, однако, в значительно более умеренных и “разумных” масштабах. О причинах же появления и утверждения ледниковой гипотезы прекрасно высказалась в свое время Н.Г. Загорская (1965) в том плане, что литологический образ морены давным-давно и достаточно прочно утрачен. Катастрофические же климатические потрясения, вызывавшие мас-

совые вымирания многих групп в планетарном масштабе, скорее всего, были связаны с “приземлением” гигантских астероидов на границе перми и триаса, а также на рубеже мела и кайнозоя (Jankс, 2007), но это предмет для дальнейшего обсуждения не в данной статье.

Явные и весьма существенные различия в сроках, направленности и масштабах изменений состава териофаун, преимущественно крупных обитателей пастбищных экосистем, в пределах Палеарктики и Неарктики (как и за их пределами в подавляющем большинстве случаев) были исходно обусловлены и глубокими различиями в сроках, длительности, и ряде других особенностей освоения этих территорий человеком. При этом, безусловно, нельзя сводить вымирание тех или иных таксонов лишь к следствию непосредственного их истребления. Все было гораздо сложнее, а в пределах Евразии, где наш предок *Homo erectus* появляется более 1 млн л.н., а, соответственно, и его воздействие на природные экосистемы и их составляющие проявлялось неизмеримо дольше, чем в Северной Америке, где интересующие нас события начали разворачиваться по-настоящему в пределах не более последних 14–15 тыс. лет, но уже на фоне высшего либо близкого к нему “профессионального” уровня вселившихся первобытных охотников в “союзе” с прирученным волком-собакой. Причем этот исходный для переселенцев Америки “хозяйственный” уклад в пределах Неарктики по сути принципиально не менялся вплоть до европейской колонизации, и на большей части внетропических территорий Северной Америки индейцы оставались охотниками-собираателями.

Необходимо учитывать, что в пределах значительно большей по площади Палеарктики, заселявшие ее с раннего плейстоцена люди, в течение сотен тысяч лет владели огнем, и его использование с самыми различными целями в течение столь длительного времени не могло оставаться экологически нейтральным.

В предыдущей статье (Калякин, 2014) было сказано о причинах особой уязвимости мамонтов, как и современных слонов, и о первостепенной ценности их для первобытных охотников. Серьезное снижение их численности, а вслед за ними и других основных эдификаторов экосистем пастбищного типа неизбежно вело к важнейшим последствиям: 1) нарастающей деградации экосистем этого типа на все расширяющихся площадях, в первую очередь, на территориях с наиболее гумидным климатом. В итоге именно по ним гигантская зона пастбищных экосистем Палеарктики как бы

“разрезается” все более формирующимся лесным поясом надвое, так что к северу от него теперь распространена полоса от лесотундр до полярных пустынь, а к югу – полоса от лесостепей до пустынь, что и ведет к вымиранию одних таксонов либо кардинальным изменениям ареалов других; 2) нараставшему кризису хозяйственно-бытового уклада первобытных охотников, который в пределах Палеарктики совершенно явственно достиг максимума уже в мезолите, на стыке позднего плейстоцена с голоценом, тогда как на большей части Неварктики его явного проявления не было вплоть до европейской колонизации.

Географические различия основных материков Старого и Нового Света скорее всего в очень существенной степени определили и дальнейший (после мезолита) ход событий в пределах Палеарктики и Неварктики. В первом случае колоссальнейшая по протяженности зона неизбежных контактов между очагами “неолитической революции” и более северными территориями обусловила весьма широкое и быстрое распространение земледелия и особенно скотоводства, вплоть до двух существенно различных оленеводческих укладов (Помишин, 1990). Надо заметить, что в ее пределах отнюдь не на всех территориях исчезли первобытные уклады охотников-рыболовов-собираателей (Шнирельман, 1986). Менее выраженные неолитические очаги (скорее очажки) Южной и Центральной Америки, к тому же достаточно изолированные, в дальнейшей судьбе индейского населения вплоть до европейской колонизации на большей части Неварктики практически никакого принципиального воздействия не оказали.

В условиях же многих территорий Палеарктики, а в дальнейшем и на подавляющем большинстве других территорий колоссальное значение имело приручение лошади и изобретение (изначально скифами) седла, с которым, например, Александр Македонский знаком еще не был. В дальнейшем же судьба териофаун и земной биосферы в целом все более и более определяется техническим развитием человеческой цивилизации, хотя последний термин, к сожалению, далеко не всегда оказывается оправданным даже в XXI столетии.

Из всего выше сказанного, включая и предыдущую статью, можно сделать вывод, что отмеченные изменения состава териофаун Палеарктики и Неварктики, проходившие по существенно различным “сценариям” в конце кайнозоя, включая голоцен, а также значительные изменения ареалов у ныне существующих видов и родов (их круг гораздо шире рассмотренного выше) не могут

быть связаны с климатическими переменами, происходившими синхронно во внетропических широтах Северного полушария. Первопричиной этих изменений была деятельность человека, последовательно обуславливающая снижение численности (плотности населения), а затем и полное вымирание основных эдификаторов пастбищных экосистем и, как неизбежное следствие этого, все нарастающие (особенно в пределах Палеарктики) деградацию и коренное преобразование экосистем пастбищного типа также с чередой неизбежных последствий, требующих специального широкого обзора. Именно нарастающая деградация пастбищных экосистем и их исчезновение на громадных пространствах способствовали в дальнейшем не только вымиранию ряда таксонов, и принципиальным изменениям ареалов многих других, но и обусловили коренное преобразование на громадных территориях растительного покрова, что, в свою очередь, не могло оставаться климатически нейтральным.

Автор выражает глубокую благодарность А.К. Агаджаняну, Н.Н. Каландадзе, М.В. Калякину, Т.В. Кузнецовой, А.П. Расницыну и О.В. Смирновой, любезно предоставившим ряд очень ценных литературных источников и сведений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баумхоф М., Хейзер Р.* Послеледниковый климат и археология Пустынного Запада / Четвертичный период с США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 327–344.
- Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 210 с.
- Береговая Н.А.* Палеолитические местонахождения СССР. Л.: Наука, 1984. 171 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза // Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа. 1961. Т. 1. 776 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б.* и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2 (часть первая). М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
- Гептнер В.Г., Слудский А.А.* Млекопитающие Советского Союза. Т. 2 (часть вторая). М.: Высшая школа, 1972. 551 с.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А.* и др. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963а. 639 с.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А.* и др. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963б. С. 640–1101.
- Громов И.М., Баранова Г.И.* (ред). Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.

- Загорская Н.Г., Яшина З.И., Слободин В.Я. и др. Морские неоген-четвертичные отложения нижнего течения реки Енисей: Тр. Ин-та геологии Арктики. М.: Недра, 1965. 92 с.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене / Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 287–306.
- Иванова И.К. О геологическом возрасте ископаемых гоминид в свете данных абсолютного летоисчисления / Ископаемые гоминиды и происхождение человека. М.: Наука, 1966. С. 5–42.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и историческая зоогеография / Филогенетика млекопитающих. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. С. 44–152.
- Калякин В.Н. Структура орнитофауны Арктики. Мат-лы VII Всес. зоогеогр. конф. М.: Наука, 1979. С. 27–30.
- Калякин В.Н. О причинах и последствиях распада мамонтовых фаун // Успехи соврем. биол. 2014. Т. 134. № 1. С. 81–96.
- Клиге Р.К., Данилов И.Д., Конищев В.Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.
- Косинцев П.А. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал-бореал). Вымирание млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена-голоцене/Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс.л.н.) / Отв. ред. А.К. Маркова, Т. ван Колфсхотен. М.: КМК, 2008. С. 233–270.
- Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 3. М.: Мир, 1993. 310 с.
- Леви К.Г., Задонина Н.В., Язев С.А. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария. Т. 1. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. 715 с.
- Леви К.Г., Задонина Н.В., Язев С.А. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария. Т. 2. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2011а. 527 с.
- Леви К.Г., Задонина Н.В., Язев С.А. Радиоуглеродная хронология природных и социальных феноменов Северного полушария. Т. 3. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2011б. 847 с.
- Лот А. В поисках фресок Тассилин-Аджера. Л.: Искусство, 1973. 111 с.
- Лот А. К другим Тассили. Новые открытия в Сахаре. Л.: Искусство, 1984. 215 с.
- Любин В.П. *Homo erectus* – первооткрыватель Евразии // Природа. № 11. 1997. С. 3–12.
- Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. Отв. ред. А.Ю. Розанов. М.: ГЕОС, 2001. 361 с.
- Марков А. Эволюция человека. I. Обезьяны, кости и гены. М.: Астрель, 2012. 464 с.
- Маркова А.К., Т. ван Колфсхотен. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс.л.н.). М.: КМК, 2008. 556 с.
- Мейган К. Археология Тихоокеанского побережья США // Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 345–364.
- Моуэт Ф. Не кричи, волки! М.: Мир, 1968. 149 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. 297 с.
- Помишин С.Б. Происхождение оленеводства и доместикация северного оленя. М.: Наука, 1990. 141 с.
- Рич П.В., Рич Т.Х., Фентон М.А. Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М.: Наука, 1997. 623 с.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А. и др. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов / Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 200–208.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бакун Е.Ю. Генезис восточноевропейской тайги в голоцене: Чтения памяти В.Н. Сукачева. XXI. Закономерности вековой динамики биогеоценозов. М.: РАН, 2006. С. 18–65.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, шерстокрылов, рукокрылых, приматов, неполнозубых, ящеров. М.: Высшая школа, 1973. 432 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: китообразных, хищных, ластоногих, трубкозубых, хоботных, даманы, сирен, парнокопытных, мозоленогих, непарнокопытных. М.: Высшая школа, 1979. 528 с.
- Стефенсон Р. Заселение человеком Великих равнин в четвертичном периоде / Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 308–326.
- Уильямс С., Столтман Дж. Доисторическая эпоха на юго-востоке Соединенных Штатов Америки / Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969. С. 283–307.
- Уэллс С. Генетическая одиссея человека. М.: Альпина нон-фикшн, 2013. 276 с.
- Шнирельман В.А. Позднепервобытная община земледельцев-скотоводов и высших охотников, рыболовов и собирателей / История первобытного общества. Эпоха первобытной родовой общины. М.: Наука, 1986. С. 236–426.
- Шнирельман В.А. Древние культуры и цивилизации / Коренное население Северной Америки в современном мире. М.: Наука, 1990. С. 28–44.

- Четвертичный период в США. Т. II / Под ред. Г. Райта и Д. Фрея. М.: Мир, 1969. 345 с.
- Burton J.A. Field Guide to the Mammals of Britain & Europe. London: Kingfisher Books, 1991. 191 p.
- Camps G. Herodote et l'art rupestre Recherches sur la faune des temps neolitiques et protohistoriques de l'Afrique du Nord / см. ниже Memorie della Soc. Ital. di Sci..., 1993. P. 125–134.
- Engelmann W.E., Fritzsche J., Gunter R., Obst F.J. Lurche und Kriechtiere Europas. Neumann Verlag Leipzig: Radedeul, 1985. 420 p.
- Forsyth A. Mammals of the Canadian wild Camden House. 1985. 351 p.
- Gautier A. Mammiferes Holocenes du Sahara d'apres l'art rupestre et l'archeologie / см. ниже: Memorie della Soc. Ital. di Sci..., 1993. P. 261–267.
- International Commission on Stratigraphy August 2012. www.stratigraphy.org.
- Janke P.R. 2007. Correlated History of Earth.
- Kingdon J. The Kingdon field guide to african mammals. Nat. World Acad. Press. Harcourt Drace & Company Publishers, 1997. XVIII. 465 p.
- Kuznetzova T.V., Sulerzhitsky L.D., Siebert Ch. New data on the "Mammoth" fauna of the Laptev Shelf Land (East Siberian Arctic) / The world of elephants. Roma: 2001. P. 289–292.
- Martin P.S., Klein R.G. (Eds.) Quaternary Extinction. A prehistoric Revolution. Tucson, Arizona: Univ. Arizona Press, 1984. 867 p.
- Masseti M. Did endemic dwarf elephants survive on Mediterranean islands up to protohistorical times? // The world of elephants. Roma: 2001. P. 402–406.
- McKenna M.C., Bell S.K. Classification of Mammals Above the Species Level. N. Y.: Columbia University Press, 1998. 631 p.
- Memorie della societa italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano, XXVI, Fascicolo II. L'arte e l'ambiente del Sahara preistorico: dati e interpretazioni. Milano: 1993. 556 p.
- Ovodov N.D., Crockford S.J., Kuzmin Y.V. et al. A 33000-year-old incipient dog from the Altai mountains of Siberia: evidence of the earliest domestication disrupted by the last glacial maximum // PloS One. V. 6. Iss. 7. 2011. P. 1–7.
- Roset J.-P. La periode des chars et les series de gravures ulterieures dans l'Air, au Niger // см. выше: Memorie della Soc. Ital. di Sci..., 1993. P. 431–446.
- Saegusa H. Compariscus of stegodon and elephantid abundances in the date Pleistocene of southern China / The World of Elephants. Roma, 2001. P. 345–349.
- Ukkonen P., Pekka J., Jangner H., Donner J. New radiocarbon dates from Finnish mammoths indicating large ice-free areas in Fennoscandia during the Middle Weichselian // J. Quaternary Science. 1999. V. 14. № 7. P. 711–714.
- Wilson D.E., Reeder D.M. (ed.). Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. V. 1. XXXIV. 743 p., V. 2. XVI. P. 744–2142.

Some Features of Transformations in Mammalian Faunas in Palearctic and Nearctic at the End of Cenozoic Period

V. N. Kalyakin

Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
E-mail: kalyakiny1939@mail.ru

The analysis of historical changes in the mammalian faunas of Palearctic and Nearctic pasture ecosystems allowed us to make two main conclusions. Serious differences in times and speed of the transformation in the mammalian faunas in both regions from the Late Pleistocene to the present time could not be determined only by climatic changes that were synchronous in all non-tropical areas of the Northern Hemisphere in that time period. At the same time, the mentioned changes in the mammalian faunas well correlate with the distribution of human and anthropogenic transformations of these areas.