

УДК 59.591,9.903

О ПРИЧИНАХ И ПОСЛЕДСТВИЯХ РАСПАДА МАМОНТОВЫХ ФАУН

© 2014 г. В. Н. Калякин

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

Рассматриваются причины и последствия вымирания мамонта и разрушения мамонтовой фауны в конце четвертичного периода и на протяжении голоцена. При огромных ареалах мамонтов (почти вся Голарктика) климатические факторы не могли быть исходной причиной их вымирания. Гипотеза о гигантских покровных оледенениях становится все более и более противоречивой и не может быть принята. Поскольку отмеченное вымирание совпадает по времени с расселением по всему миру человека (вместе с собакой – прирученным волком), вероятно их истребление охотниками на мамонтов. Возможно, именно приручение волка способствовало повышению эффективности и безопасности первобытных охот, увеличению продолжительности жизни первобытных охотников и появлению у них свободного времени, что позволило совершенствовать орудия и оружие, мастерство, первобытное искусство и развивать культуру в целом. Поскольку мамонты были главными эдификаторами пастбищных экосистем Голарктики, истребление их и ряда других крупных фитофагов обусловило разрушение пастбищных экосистем на гигантских территориях и формирование вместо них современных “природных” зон к концу голоцена. С приручением волка антропогенный фактор становится основным для дальнейшей судьбы пастбищных экосистем, а климатические флуктуации при регрессиях и трансгрессиях океана либо тормозят, либо усиливают его воздействие. Исчезновение и изменение исходной структуры пастбищных экосистем на большей части их ареала не могло оставаться климатически нейтральным.

Ключевые слова: покровные ледники, регрессии и трансгрессии океана, эдификаторы экосистем пастбищного типа, слоновий ландшафт, приручение волка, вымирание, мамонт, мамонтовая фауна, природные зоны.

Трансформация состава флор и фаун, изменения структуры природных экосистем на громадных территориях, особенно северных материков, произошедшие на рубеже вюрма и голоцена и в голоцене (Громов, 1948; Гричук, 1989), требуют выяснения их причин, что невозможно без адекватного моделирования соответствующих палеогеографических условий.

Природные обстановки плейстоцена реконструируются обычно на основе представлений о катастрофических изменениях климата и гигантских покровных оледенениях (Марков и др., 1965; Флинт, 1967), от формирования и распада которых якобы и зависит уровень океана (Серебрянный, 1980). Однако в мезозое при малококонтрастном климате и отсутствии оледенений амплитуда колебаний уровня океана (до 300–500 м) превышала таковую в плейстоцене, но осуществлялись эти колебания медленнее (Городницкий, 1985). Вероятная причина этих различий – активизация орогенеза и тектоники к концу кайнозоя (Криво-

луцкий, 1977; Чувардинский, 1998), обусловила нарастание похолодания и контрастности климата во внетропических областях. Поскольку в течение более чем 200 млн. лет регрессии и трансгрессии океана не имели связи с оледенениями, можно предположить, что и в конце кайнозоя эти процессы могли не зависеть от оледенений. Существующие в настоящее время мощные ледники на поверхности Гренландии и Антарктиды неизбежно обуславливают вдавливание соответствующих участков литосферы в мантию, что значительно компенсирует изъятие на оледенение вод Мирового океана (в настоящее время – ~1% его объема). Маэно отметил, что Антарктида, включающая в себя ~90% льда Земли (~25.8 млн. км³), вдавлена так глубоко, что “средняя высота самого материка над уровнем моря составляет всего лишь 410 м” (Маэно, 1988, с. 161).

Поздневюрмская максимальная в плейстоцене регрессия (–130 м) опережала поздневюрмское же похолодание. Но развитие первого события отме-

чено 125–22 тыс.л.н. (Клиге и др., 1998), а второго – 22–16 тыс.л.н. (Величко, 1973). В данном случае именно регрессия и существенное увеличение площади материков, особенно в высоких широтах Северного полушария, за счет обнажения значительной части (но не всей, что очень важно иметь в виду) гигантских шельфов, было причиной отмеченных климатических изменений, а не наоборот. Естественно и существенное запаздывание следствия в силу колоссальной инерционности сложной цепи взаимообусловленных природных процессов, происходивших на громадных территориях. Значительного времени требовало и само развитие этих процессов. Показателен порядок величин, характеризующих мегаструктуру Земли. Ее радиус 6371 км. Мощность земной коры в среднем 17.1 км (0.27% ее радиуса). Объем Мирового океана составляет около 0.1% ее объема, а объем всех современных ледников – около 0.002%. Эти соотношения и асинхронность осушения различных участков материкового шельфа (Клиге и др., 1998) дают основание полагать, что колебания уровня океана определяются в основном процессами, происходящими под границей Мохоровичича. О поведении земной мантии мы знаем пока явно недостаточно. Так, применение дистанционной альтиметрии дало весьма неожиданные результаты. Современный нулевой уровень океана оказался, по данным Гаддардского космического центра, усредненной абстракцией. Наибольшие положительные отклонения от него – 66 и 68 м – отмечены в Северной Атлантике, а максимально отрицательное (112 м) – к югу от Цейлона (Клиге и др., 1998), что никак не может быть обусловлено гляциоэвстазией. О вертикальных движениях различных блоков земной коры, асинхронных между собой и независимых от ледников, известно давно (Кукал, 1987), что согласуется и с новейшими данными геофизиков (Хаин, 2002). Отмеченная выше максимальная в плейстоцене позднеюрмская регрессия океана (–130 м) не была общеглобальной. Геологические и геоморфологические сведения свидетельствуют о том, что так называемые ледниковые формы рельефа могут иметь совершенно иной генезис (Пидопличка, 1951, 1954; Линдберг, 1955; Чувардинский, 1998; Кузин, 2004), что также разрушает основание ледниковой гипотезы и привычных, ставших традиционными (Величко, 1973; Зубаков, 1986), реконструкций палеоклиматических условий. Основные противоречия ледниковой гипотезы, само наличие которых делает ее неприемлемой, отмечались раньше (Калякин, 2003; Восточно-европейские леса..., 2004), но отрицание этой гипотезы и катастрофических колебаний климата не раскрывает причин коренных

перестроек живого покрова, произошедших в голоцене. На наш взгляд, для этого необходимо в первую очередь исходить из установленного факта колебаний уровня океана и рассмотреть те последствия, которые были неизбежны для структуры живого покрова на регрессионной фазе юрмы и последовавшей за ней трансгрессии. При этом представляется несомненным следующий сценарий былых событий.

1. Максимальное в плейстоцене снижение уровня Мирового океана и вызванное им изменение соотношения площадей материков и морских акваторий обусловили:

- нарастание изоляции, выхолаживания и континентализации Центральной Арктики, ослабление интенсивности водо- и теплообмена между ней и Северной Атлантикой из-за осушения шельфа, полное прекращение массообмена между ней и Северной Пацификой;

- отепление Северной Атлантики и особенно Северной Пацифики;

- приращение многих островов к Евразии и к Северной Америке за счет осушения материкового шельфа, соединение Азии с Северной Америкой, Балкан с Малой Азией и, вероятно кратковременное, Европы с Африкой на западе и через Апеннинский п-ов, Сицилию и район Киренаики. Однако Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Скандинавия, Новая Земля, Вайгач с Печерской низменностью, Западная Сибирь были частично затоплены, а Гудзонов залив расширялся (Хольтедаль, 1958; Берингия..., 1976; Данилов, 1989; Малясова, Серебрянный, 1993);

- продвижение на север многих растений и животных от Урала до Аляски (Черский, 1891; Павлова, 1906; Кузьмина, 1971, 1989; Верховская, 1986; Назаркин, 1992; Kuznetsova et al., 2000; Лазарев, 2002) обуславливалось сдвигом на север арктических побережий и отеплением Северной Пацифики (Геологическое..., 1968), усилением летних муссонов (Feng et al., 1999) и континентализацией климата в зимний период (Тугаринов, 1929). Для ряда видов это было благоприятно: более теплые и влажные условия летней вегетации и наличие легкодоступных зимних пастбищ для крупных фитофагов вследствие малоснежных зим. Вероятно, именно в период максимальной регрессии аянская ель достигает центра Камчатки, кедровый стланик – Командор, ряд специфических для темнохвойной тайги растений распространяется на восток вплоть до Северной Америки (Толмачев, 1954). Стеллерова корова *Hydrodamalis gigas* осваивает побережья на севере Пацифики, а ряд наземных животных расселяется через Берингию;

– выхолаживание Арктики, отепление Северной Атлантики и возрастание энергии рельефа способствовали росту горных ледников Скандинавии и формированию на месте Балтики пульсирующего бассейна (Пидопличка, 1954; Афанасьев и др., 1979). При его периодических переполнениях сброс воды формировал долину прорыва (Норвежский желоб). Но и ограниченный рост скандинавских ледников (Хольтедаль, 1958; Чувардинский, 1998) становился фактором континентализации в более северных и восточных районах, что вполне согласуется с данными Л.С. Говорухи (Говоруха, 1983) о резко асинхронном образовании ледников на арктических островах, а также с наличием эндемиков и реликтов от Скандинавии до Гренландии и Чукотки (Васильев, 1963; Юрцев, 1976), сохранением современной флоры на Шпицбергене (Троицкий и др., 1985) и на Новой Земле (Малясова, Серебрянный, 1993), продвижением на север многих видов флоры и фауны, в настоящее время более южных, а на запад – ныне более восточных (лиственница, сибирский кедр и другие; степная пищуха *Ochotona pusilla*, желтая пеструшка *Lagurus luteus*, узкочрепная полевка *Microtus gregalis*, соболь *Martes zibellina* и другие).

2. Снижение на большей части суши базиса эрозии и возрастание энергии рельефа привели к следующему:

– расширение и углубление речных долин в районах с низкими гипсометрическими уровнями на водоразделах создали предпосылки к прорыву северных вод при последовавшей трансгрессии в котловину, протянувшуюся от Средиземного моря до Арала и Балхаша, что неоднократно происходило и в более ранние времена (Яхимович, 1962; Клиге и др., 1998). Это обеспечило распространение на юг некоторых северных гидробионтов (Гурьянова, 1939; Линдберг, 1955) и ряда северных наземных форм (лемминги и некоторые растения) (Громов, 1948; Гричук, 1989), а горных видов (Гроссет, 1967; Геологическое..., 1968) на более низкие высотные пояса и равнины по речным долинам. В противном случае темнохвойные фитоценозы полностью вытеснили бы остальную флору, тем более экзоты, эндемики и реликты Кавказа, Японских островов и других горных районов, где темнохвойные леса приурочены сейчас к достаточно высоким горным поясам;

– в позднем вюрме эрозионный врез увеличил на три порядка массу мелкодисперсного материала, дальнейшая эоловая обработка которого в условиях более континентального климата обеспечила формирование лессов между 55° и 24° с.ш. Напомним, что формирование и сохра-

нение лессовых частиц происходят, как правило, в областях со средней январской температурой до –10°C и невозможны в районах, где она ниже –20°C (Кригер, 1965). В периоды активного отложения лессов обеспечивались более благоприятные условия для быстрого захоронения, например, пыльцы дуба, обнаружение или отсутствие которой широко используется при палеогеографических реконструкциях, которые часто оказываются некорректными (Сукачев, Долгая, 1941). К таким же последствиям может вести отсутствие в пробах или крайняя редкость плохо сохраняющейся пыльцы ив *Salix*, лиственницы *Larix* и других видов растений (Филина, Филин, 1980а,б; Коробков, Филин, 1982), поэтому вопрос о северной границе распространения лиственницы в пределах бассейна Колымы в конце плейстоцена остается открытым. Однако лиственница росла и значительно севернее, по крайней мере вплоть до о. Б. Ляховского, о чем свидетельствует находка на нем остатков красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus* (Kuznetsova et al., 2000);

– интенсивность седиментации возрастала не только на северо-западе Атлантики, что обычно связывается с деятельностью Лаврентийского ледника, но и на конусах выноса Амазонки, Конго и Нигера (Бараш и др., 1987). Если бы действительно существовал гигантский Лаврентийский ледник, он несомненно на долгие тысячелетия законсервировал бы постоянно идущие геоморфологические процессы, интенсивность которых многократно возрастала при столь существенном (до 130 м в позднем вюрме) углублении эрозионного вреза и, соответственно, усилении энергии рельефа. При наличии же ледника на п-ове Лабрадор не сохранились бы такие узкоареальные его эндемики, как *Dicrostonyx hudsonicus* и особенно *Sorex gaspensis*, имеющая крошечный ареал у северо-западного побережья конуса выноса р. Св. Лаврентия (Forsyth, 1985), тогда как целый ряд видов птиц – обитателей Крайнего Севера Аляски и Канады – до сих пор не успели освоить прибрежные тундры Лабрадора (Калякин, 2004);

– углубление эрозионного вреза обеспечило формирование массы высоких береговых обрывов, что на фоне пространственного расширения гидросети увеличило вероятность образования глубоких трещин, просадок почвогрунтов, активизации склоновых процессов и т.д. Их дальнейшее развитие при резко континентальных зимних условиях обеспечивало появление ледяных клиньев, что обычно трактуется как свидетельство наличия “вечной” мерзлоты до юга Украины (Величко, 1973). Но и во Владимирской области якобы мерзлотные явления позднего вюрма могли

обеспечиваться сезонными факторами (Гугалинская, Алифанов, 1998), что более соответствует смешанному характеру местных флоры и фауны. Однако “смешанный” отнюдь не синоним “арктического”, “экстремального”, “перигляциального” и т.д. Лемминги (*Lemmus*, *Dicrostonyx*) от Франции до Русской равнины, Алтая и Приамурья (южная граница современного ареала амурского лемминга *Lemmus amurensis* проходит более чем на 2 тыс. км южнее тундры) в позднем вюрме местами сообитали с выхухолью *Desmana moschata*, соней-полчком *Glis glis*, летучими мышами, дикой курицей *Gallus* sp., дикобразом *Histryx vinogradovi*, гималайским медведем *Ursus thibetanus* (Шалин, 1972; Мотузко, 1985; Алексеева, 1998; Агаджанян, 2003; Косинцев, Подопривога, 2003; Оводов, 2003) и многими другими отнюдь не “арктическими” видами. Кстати, дикая курица *Gallus gallus* в Подмоскowie продолжала обитать вплоть до неолита (Карху, 1990), чему скорее всего способствовало сохранение здесь таких стадных копытных, как тур и тарпан. На ряде западноевропейских позднелеолитических стоянок найдены одновозрастные остатки шерстистых носорогов *Coelodonta antiquitatis* и бегемота *Hippopotamus* sp. (Алексеева, 1989). Проникновению далеко на юг таких приарктических видов, как бургомистр *Larus hyperboreus* и морянка *Clangula hyemalis* (вместе с ними обитали виды, распространенные теперь не севернее Прикаспия) (Калякин, 2001), могло способствовать расширению на юг акватории пра-Балтики, о субарктическом гидрорежиме которой свидетельствуют остатки белого медведя *Ursus maritimus* в Дании (Каталог..., 1981). Однако наиболее ранние остатки последнего вида (110–130 тыс.л.н.), найденные на окраине Лондона, свидетельствуют о том, что этот вид существовал тогда не только с типичными представителями мамонтовой фауны, но и с такими видами, как тур (*Bos primigenius*), благородный олень (*Cervus elaphus*) и гиппопотам (Kurten, 1964). *Ursus maritimus* в то время еще не был ни “полярным”, ни “белым”, а был прибрежно-морским дериватом бурого медведя *Ursus arctos*, уже освоившим прибрежную охоту на ластоногих. С этим вполне согласуются данные по Северной Земле, у берегов которой в это же время по данным ЭПР-анализа была еще достаточно богата фауна китообразных, в более поздние времена и вплоть до настоящего времени отсутствовавшая в центральной части Арктики (Большиянов, Макеев, 1995). Весьма показательно в этом плане, что скрещивание белого и бурого медведей продолжает до сих пор давать вполне плодовитое потомство (Верещагин, 1969). Континентализация кли-

мата и уменьшение стока Иртыша, Оби и Енисея способствовали формированию подпрудного бассейна с последующим прорывом накопившихся вод на юг (Тургайская долина) и на север (губы на севере Западной Сибири). Аналогичный водоем мог возникнуть и в бассейне Печоры (Данилов, 1978). Вдоль побережий этих рек происходило глубокое проникновение на юг ряда северных видов, как это и происходит сегодня вдоль берегов Гудзонова залива, где соприкасаются или даже несколько перекрываются ареалы, с одной стороны, таких видов, как северный олень *Rangifer tarandus*, овцебык *Ovibos moschatus*, песец *Alopex lagopus*, белый медведь, гудзонский (с востока) и гренландский (с запада) копытные лемминги (*Dicrostonyx hudsonius*, *D. groenlandicus*), а с другой стороны, более 40 видов наземных млекопитающих (!), распространенных в основном значительно южнее. Среди них наиболее показательно непосредственное соседство (в основном или даже исключительно) с арктическими зверями таких видов, как канадский бобр *Castor canadensis*, ондатра *Ondatra zibethica*, ряда беличьих (включая сурка *Marmota monax*), древесный дикобраз *Erethizon dorsatum*, а также пяти видов летучих мышей, четырех видов землероек и звездорылого крота *Condilura cristata*. Перед нами прекрасный пример так называемой смешанной, но не поздневюрмской (которую называют еще “мамонтовой”, “перигляциальной”, “гиперборейской” или даже “дисгармоничной” и “безаналоговой”, для которой наиболее характерно “смешение” степных и “арктических” видов, трактуемых часто неоправданно широко), а современной фауны. Многие авторы считают вполне корректным называть ряд обитателей вюрмских степей и лесостепей арктическими или субарктическими. К таковым, помимо белого медведя и песца, относят, например, мамонта, шерстистого носорога, северного оленя и леммингов *Lemmus* и *Dicrostonyx*. В свое время наиболее индикаторные виды мамонтовой фауны – мамонт и шерстистый носорог (о белом медведе уже сказано) – сообитали в ряде районов Европы с лесным слоном *Elephas antiquus*, гиппопотамом (Kurten, 1964; Каталог..., 1981; Алексеева, 1989), а в Пиренеях – с эламотерием (Жегалло и др., 2002). Ареал мамонта достигал юга Пиренейского и Апеннинского полуостровов, Леванта, севера Монголии, большой излучины р. Янцзы и о. Хоккайдо, в Северной Америке – низовий Миссисипи и Мексики (Matthes, 1962; Цейнер, 1963; Геологическое..., 1968; Кальке, 1976; Верещагин, Громов, 1977; Каталог..., 1981; Quaternary..., 1984; Дуброво, 2001), а на Крайнем Севере – Северной Земли, Новосибирских о-вов, о. Врангеля

и Аляски. Таким образом, ареал мамонта вполне сопоставим с Голарктикой, а ареал шерстистого носорога, не преодолевшего перехода из Азии в Северную Америку через Берингию, сопоставим с Палеарктикой (Гарутт, Боесков, 2001). В вюрме и ареал северного оленя лишь незначительно уступал ареалу мамонта (Каталог..., 1981) и, хотя к настоящему времени он значительно сузился, его нельзя назвать арктическим или даже субарктическим: в Евразии он до сих пор распространен до севера Монголии и севера Приморья, в XVIII в. достигал Украины (Гептнер и др., 1961), Башкирии и севера Калмыкии (Паллас, 1773), а до 1920-х гг. – юга Тверской области (Гептнер и др., 1961);

– углубление эрозионного вреза меняло соотношение площадей плакоров и гидросети в пользу последней, но способствовало осушению многих озер. Ныне равнинные ландшафты приобретали местами полугорный характер, что облегчало расширение ареалов горных видов (сурков, козлов, баранов и др.) в глубь равнинных территорий либо позволяло преодолевать их (скорее всего именно в позднем вюрме) при максимальном развитии эрозионной стадии (серна *Rupicapra rupicapra*, горал *Naemorhedus caudatus* и ряд птиц). По чинку Устюрта среди равнин архары *Ovis ammon* обитают и в настоящее время в сотнях километров от ближайших гор, а вместе с ними – леопард *Panthera pardus*, медоед *Mellivora capensis* и дикообраз *Hystrix indica*. Появление на значительных площадях обнаженных субстратов способствовало широкому их заселению видами-пионерами. Наличие во флоре Зондских о-вов бореальных элементов, обитающих ныне в горах (Второв, Дроздов, 2001), как и некоторых видов воробьиных птиц Палеарктики (Snow, Pegins, 1998), объясняется теми же причинами. Для многих видов это оказалось компенсацией континентализации, так как поймы, в которых могли успешно переживать эндемичные и реликтовые формы, становились для них рефугиумами как в наиболее холодные, так и в наиболее засушливые сезоны. Именно благодаря этому уже в раннем голоцене на юго-западе Скандинавии появляются смешанные дубовые леса (Хольтедааль, 1958), хотя скорость распространения дуба исключительно низка (Удра, 1988; Кожаринов, 1994), а Скандинавия изолирована от Западной и Центральной Европы. По последним данным, и европейская ель произрастала на западе Скандинавии уже более 9 тыс.л.н., а наиболее поздняя находка мамонта на полуострове имеет возраст почти 16 тыс.л. (Ukkonen et al., 1999). Ряд данных, свидетельствующих о несомненном отсутствии ги-

гантского Скандинавского покровного ледника, уже приводились Хольтедааль (1958);

– горно-долинные ледники и постоянный разнос моренного материала селями, оползнями, сезонными и припайными льдами во многих работах расценивались как существование покровных оледенений на громадных территориях и даже как свидетельство их перемещений вместе с моренным материалом, причем по громадным равнинным пространствам! Но модель процессов, интерпретация которых заложила основу гляциолистических представлений Агассиса, продемонстрирована недавно срывом небольшого горного ледника в Кармадонском ущелье на Северном Кавказе. Совершенно естественно, что последствия подобных срывов горно-долинных ледничков за многие тысячелетия в сумме весьма внушительны и могут существенно активизироваться при землетрясениях и извержениях вулканов. И все же в большинстве случаев постоянная работа “обычных” геоморфологических процессов может быть, как показали специальные исследования, значительно более внушительной (Чувардинский, 1998).

3. Итак, регрессия океана, снижение базиса эрозии, увеличение площади материков и, как неизбежные последствия этого, углубления эрозионного вреза, изменение соотношения площадей плакоров и гидросистем, нарастание контрастности и континентальности климата, увеличение площади и массы наземных (но не покровных, а горных) ледников и территорий с “вечной” мерзлотой (особенно последних) – такова последовательность и причинная обусловленность событий на регрессивной стадии, а не наоборот.

На трансгрессивной стадии последних 20 тыс. лет события развивались вспять, но примерно в пять раз быстрее: площадь материков сокращалась, климат на значительных по площади территориях (но не в пределах расширившейся по площади собственно Арктики) становился относительно мягче и менее контрастным. Преобладающими в развитии рельефа на огромных пространствах становились процессы аккумуляции, почвообразования, заболачивания, формирования озер. Площадь плакоров начинала возрастать, а площадь гидросети, занятая поймами, как и ее врез, – уменьшаться, что, казалось бы, для пастбищных экосистем и их эдификаторов было благоприятно или, по крайней мере, компенсировало для них возрастание количества осадков зимой.

Несмотря на это, именно в трансгрессивный период происходит некомпенсированное вымирание мегафауны, преемственно развивавшей-

ся в течение всего плейстоцена и имевшей несоизмеримую с ним по длительности историю предшествовавшей эволюции. Поскольку ядро этой фауны было представлено видами, являвшимися основными эдификаторами пастбищных экосистем и имевшими гигантские по площади ареалы, совершенно очевидно, что те или иные климатические колебания, происходившие на протяжении всей предыдущей истории, не могли быть причиной многочисленных некомпенсированных вымираний. В то же время показательно, что, например, из 22 видов, обитавших в пределах России и вымерших с позднего вюрма, лишь донской заяц *Lepus tanaiticus* и кавказский сурок *Marmota pleistocenicus* имели массу менее 10 кг, тогда как все остальные звери были крупнее. Поскольку этот процесс всесветно начался уже после заселения большинства территорий человеком (Quaternary..., 1984), предполагается, что вымирание в большинстве случаев было антропогенным истреблением именно тех видов, которые представляли для первобытных людей наивысшую ценность (Мартин, Мерингер, 1969).

Выяснение исключительной эдификаторной роли слонов *Loxodonta africana* в африканских саваннах (Гржимек, Гржимек, 1986; Kingdon, 1997) в “слоновьем ландшафте” (Haynes, 2001) породило концепцию антропогенно-биоэкологической трансформации поздневюрмских пастбищных экосистем, обусловленной истреблением мамонта *Mammuthus primigenius* и ряда других крупных фитофагов (Owen-Smith, 1989; Пучков, 1992, 1993; Антипина, Маслов, 1994; Калякин, 1997; Смирнова и др., 2001). Хотя предположение об истреблении мамонта человеком было высказано еще в 1868 г. проф. Давкинсом (Гетчинсон, 1899) и впоследствии разделялось многими, оно до последнего времени было весьма уязвимо. Поскольку мамонт в течение тысячелетий был не просто наиболее желанной, но и жизненно необходимой для первобытных охотников добычей (Пидопличка, 1969; Борисковский, 1980; Елинек, 1985), регулирующие функции обратной связи в системе мамонт–человек должны были быть весьма сильны, на что обратил внимание лишь Грэхем (Graham, 2001). Но механизм взаиморегуляции перестает действовать, когда человек еще в позднем мустье приручает волка *Canis lupus*. Расселяясь 50 тыс. л. н. по полосе морских побережий расширившейся в силу регрессии океана, в сторону Юго-Восточной Азии и Австралии, африканский *Homo sapiens* – прибрежно-морской собиратель (Марков, 2012), в Азии при контактах с аборигенами (поздними синантропами? International..., 2009) приобретает прирученного волка, с кото-

рым и добирается до Австралии. Не будучи еще специализированными охотниками и “собаководами”, поселенцы Австралии его утрачивают и, снова одичав, этот зверь известен сейчас под названием динго. На более северных территориях Евразии тандем человек – прирученный волк (собака) все более укрепляется, поэтому все остальные территории суши они в дальнейшем заселяют и осваивают уже вместе. Именно это дает человеку возможность не только существенно повысить прессинг на мамонтов, но и при подрыве их численности безболезненно переходить на добычу различных стадных копытных, что и фиксируется на многих стоянках позднего палеолита. Анализ обзоров многочисленных археологических материалов по многим сотням стоянок на территории СССР (Береговая, 1960, 1984) показал, что частота встречаемости костных остатков волка на них в позднем мустье и в позднем палеолите практически одинакова, при этом отчетливо видна корреляция между обилием останков волков и костей мамонтов, а также других животных, являвшихся основной добычей первобытных охотников. На ряде хорошо изученных стоянок обычны находки полных скелетов молодых, но уже крупных волков (Soffer, 1985; Gvozdover, 1995), забитых, а не добытых поздней осенью или в начале зимы, когда шкуры их наиболее ценны. Этого умного и осторожного зверя невозможно массово добывать даже с современным оружием и с использованием авиации. О том, что именно собачий мех особенно высоко ценился в XVIII в. камчадалами (гораздо выше, чем мех соболя!), сообщал еще в 1755 г. С.П. Крашенинников (1994). На основании собственных наблюдений на Ямале можно добавить, что здесь до сих пор практикуется жесточайший отбор собак, при этом именно забракованные, в частности за малейшее непослушание, звери безжалостно забиваются, и именно они идут на шкуры. Все это дает основание высказать предположение о приручении волка еще в позднем мустье (Калякин, 1997), что подтверждается и косвенными данными археозоологических исследований по Северной Африке и Ближнему Востоку (Higgs, 1967; L'arte..., 1993), где в позднем палеолите также начинается массовая добыча крупных копытных на периферии естественного ареала волка или даже за его пределами (северо-запад Африки), и напрямую – генетическими исследованиями диких видов рода *Canis* и собак 67 пород (Vila et al., 1997), по результатам которых их авторы предполагают, что приручение волка произошло около 135 тыс. л. н. Учитывая данные из Китая о наиболее раннем приручении волка именно у них, нельзя исключать, что это впервые

осуществили поздние синантропы, у потомков которых, вероятно, и были приобретены одомашненные волки, достигшие Австралии вместе с расселявшимся *H. sapiens*. Кости пока наиболее древней (33 тыс. л. н.) собаки обнаружил в Разбойничьей пещере на Алтае Н. Д. Оводов с соавторами (Ovodov et al., 2011). Ряд сведений подобного рода с сибирских стоянок без радиоуглеродных датировок, но с одновременными находками костей мамонтов, известны с начала XX в. (Береговая, 1960). Необходимо учитывать, что в течение тысячелетий прирученные волки также могли сохранять свойственные для них морфологические признаки в силу двух основных причин: 1 – образ жизни таких волков почти не отличался от образа жизни их диких предков; 2 – пополнение их популяций осуществлялось за счет диких волчат. Прилив крови диких волков домашним собакам до сих пор практикуется на Крайнем Севере Северной Америки (Волк, 1985), заселение которой человеком (причем вместе с собакой) по новейшим данным происходит в основном не ранее 15 тыс. л. н. (Марков, 2012). Весьма показательным, что в итоге многие представители мамонтовой фауны (включая хоботных) исчезают в Неарктике в голоцене, то есть значительно позже, чем на материковых частях Палеарктики (Quaternary..., 1984; Жегалло и др., 2001).

4. Именно приручение волка принципиально изменило баланс отношений человека и его жертв, в первую очередь мамонтов. Необходимо учитывать, что лишь наиболее насыщенные пастбищные экосистемы тропической Африки вплоть до недавнего времени сохраняли эффективный иммунитет против чрезмерной экспансии тандема человек–собака. Весьма показательным, что наиболее мощные эдификаторы современных африканских саванн – слоны – составляют лишь незначительную часть их животного населения: на 2 млн. копытных Серенгети их всего лишь около трех тысяч (Гржимек, Гржимек, 1986). Благодаря этому и невысокой численности охотников на мамонтов в позднем палеолите (причем на протяжении долгих тысячелетий) был запущен механизм коренного преобразования исходно пастбищных экосистем в их современное состояние. В дальнейшем оно развивалось в режиме автогенетического процесса. Однако общий фон развития природы на трансгрессивной фазе и нарастающее воздействие антропогенных факторов весьма существенно способствовали этим изменениям, особенно в позднем голоцене. Именно приручение волка имело принципиально важное значение для дальнейшей истории и последующей судьбы

самого человека и развития его отношений с природными экосистемами.

Благодаря приручению волка, результативность древних охот и их безопасность для охотников заметно повысились, поскольку основная тяжесть охот ложилась теперь на прирученных волков. С ними гораздо эффективнее можно было загонять мамонтов в болотные топи, к обрывам, в заранее вырытые ловчие рвы и ямы, в которых зверей оставалось только добить, так как они были лишены возможности эффективно защищаться. Соответственно снижались весьма жесткие требования к возрасту и физическим данным самих охотников (Бадер, 1998). Это могло способствовать более быстрому процессу инфантилизации (своего рода “доместикации”) самого человека, появлению и закреплению его почти современного типажа, увеличению длительности жизни, появлению в большем количестве стариков с богатым жизненным опытом, которым они могли делиться. Параллельно у человека, наконец, появляется свободное время, о чем свидетельствует буквально взрывной характер развития первобытного “искусства”, усовершенствования орудий труда и оружия. Так, у поздних неандертальцев появляется обряд ритуализованного преднамеренного захоронения усопших (Береговая, 1984) – свидетельство появления первых религиозных представлений. Безусловно, все это способствовало развитию собственно человеческой культуры.

Возникает естественный вопрос: какие особенности мамонтов делали их особенно уязвимыми даже для первобытных охотников?

В первую очередь, численность мамонтов была значительно ниже, чем других крупных животных. Плодовитость и скорость воспроизводства были также низкими, а репродуктивный возраст вряд ли наступал ранее 15–20 лет. В современных африканских саваннах численность слонов на три порядка ниже населения копытных, а в регионах с резко выраженным сезонным климатом и более низкой продуктивностью численность и тех и других значительно ниже, чем в тропической Африке. Такие особенности слонов в нормальных условиях компенсируются высокой выживаемостью молодняка, обеспечивающейся структурой слоновьих стад и высокоэффективной защитой слонят от хищников, а также длительностью жизни слонов (55–60 лет). Нет сомнений в том, что мамонты и современные им копытные в условиях Голарктики ежегодно совершали достаточно протяженные и длительные миграции. В силу своего веса мамонты вынуждены были весьма осторожно относиться к различным водным преградам, поскольку

ку выдержать их мог только очень мощный лед. Вероятно, именно поэтому мамонты не проникали на Вайгач и на Новую Землю, отделенные от материка проливами с более тонким слоем льда, которые зимой успешно преодолевались лосями и северными оленями, не говоря о волках, росомачах и более мелких зверях. Хорошо известно, что количество участков на реках, из года в год пересекаемых северными оленями при сезонных миграциях, ограничено и весьма постоянно. Для мамонтов количество подходящих переходов через реки было более ограниченным. Поскольку именно мамонты были основными эдификаторами пастбищных экосистем, снижение их численности на значительных площадях, а затем и самого их ареала обусловило весьма медленную (в течение тысячелетий), но неуклонную деградацию этих экосистем. В условиях современной тропической Африки уничтожение слонов имеет катастрофические последствия, способные проявляться чрезвычайно быстро. При дефиците влаги дальнейшее развитие пастбищных экосистем – через разрастание бушей (сомкнутых кустарниковых зарослей, которые при отсутствии слонов оказываются недоступными даже для носорогов) и накопление все менее потребляемой копытными отмирающей растительной массы, а затем пожары – приводит к устойчивым антициклонам и опустыниванию: Сахара, зона Сахеля и другие области на севере и на юге Африки – нагляднейшие тому свидетельства. При достаточном или избыточном увлажнении (в Южной Америке, Юго-Восточной и частично Южной Азии) уничтожение хоботных ведет к замещению саванн тропическими лесами, в гумидных областях Голарктики – таежными и лиственными лесами, а при дефиците тепла в высоких широтах и высоких горных поясах – различного типа тундрами вплоть до полярных пустынь или гольцов в горах. Во внетропических областях эти процессы идут гораздо медленнее, но несколько активизируются на трансгрессивной фазе по мере смягчения климата. Понятно, что они оказываются неблагоприятными для степных животных и для пастбищных экосистем в целом. В гумидных областях Голарктики по мере истребления мамонтов процесс замещения пастбищных экосистем лесными становится все более автогенетическим; антропогенное обезлесение происходит значительно позднее, уже в историческое время, особенно последние два-три столетия. Замещение открытых ландшафтов лесами на гигантских площадях не могло оставаться климатически нейтральным: зоны антициклонов сокращались, а гумидность возрастала. Когда численность и площади распространения видов,

бывших основой существования их первобытных потребителей, достигают некоего критического уровня, на территории Евразии окончательно уходит в прошлое хозяйственно-бытовой уклад охотников на мамонтов. Мезолитический кризис отмечен резким сокращением численности населения, числа и плотности стоянок (Береговая, 1960, 1984). На территориях с наиболее благоприятными природными условиями он завершается неолитической революцией (Чайлд, 1952). От хозяйства присваивающего типа – охоты, рыбной ловли и собирательства, сохраняющихся и сейчас на значительных площадях, человек переходит к производящему хозяйству – окультуриванию и выращиванию растений, приручению ряда диких животных и скотоводству (последнее без собаки было бы невозможно). Почти везде, куда проникает тандем человек–собака, мегафауна уничтожается полностью (в Южной Америке, Северной Африке, Австралии, на Мадагаскаре и на многих других островах), либо ее численность и ареал резко сокращаются (например индийский слон в Южной и Юго-Восточной Азии и степной бизон в прериях Северной Америки). И лишь в тропической Африке, где местами и сегодня сохраняются территории, занятые исходными флорой и фауной, наиболее насыщенные экосистемы пастбищного типа успешно противостоят такому внедрению. Положение резко меняется лишь с появлением современных транспортных средств и нарезного оружия. Против них естественный “биоценотический иммунитет” уже бессилён. Столь длительное (в течение многих тысячелетий) успешное сопротивление пастбищных экосистем тропической Африки сколько-нибудь заметному и масштабному антропогенному преобразованию вплоть до XIX в. весьма интересно. Оно наглядно демонстрирует, насколько устойчивой оказывается насыщенная экосистема пастбищного типа к внедрению в нее столь агрессивного тандема, как человек–собака, к концу палеолита расселившегося фактически почти всесветно, в том числе и в крайне неблагоприятных климатических условиях части высокой Арктики (эскимосы после изобретения поворотного гарпуна). При этом, вероятно, еще одна особенность этих экосистем имеет исключительно важное значение. Именно в тропических саваннах Африки максимального разнообразия и плотности населения достигают виды, для которых характерны сложно организованные “социумы”, являющиеся территориальными: африканский слон, три вида павианов, шимпанзе, а из крупных хищников – лев, пятнистая гиена и гиеновая собака *Lycaon pictus*. Последними, вместе с леопардом и гепардом, ведущими одиноч-

ный образ жизни, не только плотно укомплектована экологическая ниша охотников на стадных копытных, но и постоянно поддерживается такая пространственная упаковка, при которой индивидуальные территории и территории семейных стай весьма жестко охраняются от чужаков и конкурентов. На территориях, где сообщество крупных хищников было менее разнообразным и многочисленным, распространение человека с собакой – с прирученным волком (в течение тысячелетий) происходило вполне успешно и в более сжатые сроки, в том числе на севере Африки. Тем не менее, эфиопская фауна, менее разнообразная и многочисленная, чем в тропической Африке, сохранялась до начала железного века, а окончательно исчезла уже в историческое время. Понятно, что нарастающая деградация пастбищных экосистем, параллельное вымирание части степных видов и изменения ареалов других – нерасторжимые части единого процесса.

Характерна разнонаправленность изменений ареалов многих видов. Так, отчетлива тенденция к сокращению на юг ареалов у тех видов степной биоты, которые особенно нуждаются в значительных площадях открытых и полуоткрытых ландшафтов. Для наиболее крупных зверей эта тенденция проявилась уже в раннем голоцене, но овцебык и лошадь просуществовали здесь до позднего голоцена и не исключено, что были истреблены в позднее средневековье. Некоторые крупные представители мамонтовой фауны достаточно долго продержались на крайней северной периферии своих ареалов: мамонт на о. Врангеля – до времен фараонов (Вартанян и др., 1992), овцебык и лошадь на о. Б. Ляховский (Kuznetsova et al., 2001), лошадь на севере Якутии – до исторического времени (Окладников, Береговая, 1971; Лазарев, 2002). Берингийский суслик *Citellus parryi*, черношапочный сурок *Marmota kamchatica*, снежный баран *Ovis nivicola* до сих пор почти доходят до арктического побережья. Еще в XVII–XVIII вв. по р. Оленек почти доходили до него белка *Sciurus vulgaris*, барсук *Meles meles*, кабарга *Moschus moschiferus* (Калякин и др., 2001), причем северная граница распространения барсука, относящегося к подвиду *M. t. amurensis*, отступила к настоящему времени на юг более чем на тысячу километров (Гептнер и др., 1967). С конца вюрма также сократился ареал благородного оленя и ареалы яка, сайги, пещерных льва и гиены (если считать их подвиды и ныне существующие виды: *Panthera leo spelaea* и *Crocota crocuta spelaea*, соответственно), а с голоцена – овцебыка, лошади, желтой пеструшки и ряда других видов. Много новых данных такого

рода, особенно по Уралу, появилось в последнее время (Смирнов, 2001; Териофауна., 2003, 2007, 2011). В пределах Москвы в начале железного века наряду с лосем и медведем обитали тарпан, северный и благородный олени, косуля, кабан, соня-полчок *Glis glis* и желтогорлая мышь *Sylvaemus flavicollis* (Алексеева и др., 1996), в настоящее время крайне редкая для Москвы (Карасева и др., 1999); на крайнем юге Подмоскovie еще сохранялся тур (Кузнецова и др., 2004), а большой тушканчик *Allactaga major* обитал западнее Звенигорода еще в раннее средневековье, но теперь он, как и соня-полчок, не обитают севернее Оки (Громов, Ербаева, 1995).

К сожалению, палеонтологические материалы по птицам несопоставимо скромнее, чем по млекопитающим. Тем не менее, данные, имеющиеся по двум северным регионам, весьма интересны. Костные остатки нескольких десятков видов птиц, добывавшихся почти 18 тыс. л. н. в самый холодный период плейстоцена пернатými хищниками, обитавшими в Медвежьей пещере в верховьях Печоры, исследованы О.Р. Потаповой (1990). Вся местная орнитофауна была представлена тогда современными видами, причем такие птицы, как черношейная поганка *Podiceps auritus*, серый гусь *Anser anser*, серая утка *Anas strepera*, луговой *Circus pygargus* и болотный *C. aeruginosus* луни, серая куропатка *Perdix perdix*, камышница *Gallinula chloropus* и юла *Lullula arborea*, в настоящее время гнездятся южнее, а гага-гребенушка *Somateria spectabilis*, морянка *Clangula hyemalis* и короткохвостый поморник *Stercorarius parasiticus* – севернее, в довольно ограниченной полосе вдоль побережья Северного Ледовитого океана, что согласуется с данными о ингрессии в бассейн Печоры (Данилов, 1989) и о затоплении Вайгача в конце вюрма примерно до 50-метровой изогипсы. С этими данными согласуется палеонтологический материал конца плейстоцена, собранный у западной оконечности оз. Онтарио (Wetmore, 1958): из четырех видов птиц, обитавших там, *Aix sponsa* и в настоящее время не распространена севернее (Sibley, 2001), из десяти современных видов млекопитающих серая белка *Sciurus carolinensis* и сегодня не идет севернее оз. Онтарио, сосновая мышь *Pitymys pinetorum* распространена теперь даже несколько южнее, а распространение по крайней мере четырех видов млекопитающих жестко связано с древесной растительностью (Forsyth, 1985). Приведенные примеры четко показывают, что в обоих случаях представленные виды никак не могли существовать вплотную с громадными (по мнению многих авторов) покровными ледниками при

климатических условиях, характерных для современной Антарктиды. Подобных примеров, прямо противоречащих гипотезе гигантских покровных оледенений, очень много.

Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена на большей части земной суши была представлена комплексами, совокупная жизнедеятельность которых (особенно хоботных) во взаимодействии с растительностью и почвенным покровом через выедание, вытаптывание, изменение термики и влажности, состава сопутствующей флоры и фауны формировала экосистемы пастбищного типа. Эти экосистемы успешно существовали на протяжении так называемых стадиялов и межстадиялов. Степи, саванны, лесостепи, луговые степи были преобладающими ландшафтами плакоров на громадных просторах и сочетались с лесными формациями в поймах глубоких речных долин, что было весьма благоприятно для “смешанной” фауны, основу которой составляли степные виды. Относительное выравнивание рельефа на трансгрессивной (аккумулятивной) стадии, смягчение климата и, главное, все нарастающее в голоцене уничтожение крупных фитофагов – основных эдификаторов пастбищных экосистем, имеющих даже на Крайнем Севере достаточно насыщенную структуру (Черский, 1891; Лазарев, 1998; Kuznetsova et al., 2000, 2001 и др.), явились комплексной причиной исчезновения этих экосистем на большей части их бывшего гигантского ареала. В силу этого к концу голоцена, в основном в историческое время, а местами – в самые последние столетия, формируется современная так называемая “природная” зональность, но изначально антропогенно индуцированная и испытывающая нарастающий антропогенный прессинг. И географически, и исторически совершенно понятно, почему в наиболее полном и завершенном виде зональность выражена на просторах внетропической Евразии. При этом в наиболее гумидных областях сформировался лесной пояс. Там, где он представлен сплошными густыми древостоями (например сомкнутой тайгой), наиболее бедны и фауна, и флора, и население наземных животных, что отмечено ранее Н.П. Наумовым (1963), а сами формирующие лес породы теряют возможность нормального воспроизводства, поскольку предшествующая эволюция их к этому не подготовила: для его осуществления необходима либо естественная гибель отдельных деревьев, либо вмешательство внешних факторов – ветровалов, пожаров, вырубок (Смирнова и др., 2001, 2006; Восточно-Европейские леса..., 2004). На тех территориях бывшего распространения пастбищных экосистем, где имеется дефицит

увлажнения, и экспансия лесной растительности невозможна, появились современные зоны лесостепей, степей, полупустынь и пустынь, лишь физиономично сходные с их естественными пастбищными аналогами. Структурно же они существенно различаются. Вместо крупных фитофагов в них остаются лишь грызуны и зайцеобразные, исчезают крупные хищники и падальщики, то есть место насыщенных экосистем пастбищного типа занимают явно ненасыщенные экосистемы, в том числе в районах, где развито пастбищное скотоводство. В конечном итоге формирование современной “природной” зональности не могло оставаться климатически нейтральным (Восточно-Европейские..., 2004; Калякин, 2011).

5. И, наконец, еще об одной уникальной особенности исходно пастбищных экосистем и их основных эдификаторов. В отличие от любого типа лесных экосистем, в которых сукцессионные смены обеспечиваются в основном фитоценоотическими взаимоотношениями, в экосистемах пастбищного типа главную эдификаторную роль играют весьма немногие виды. На протяжении позднего кайнозоя в условиях тропического климата и в гумидных внетропических областях эти виды были представлены преимущественно хоботными. Именно с ними было связано не только существование самих пастбищных экосистем в течение многих миллионов лет, но и непрерывная эволюция многочисленных (в том числе и высоко специализированных, и глубоко адаптированных к их условиям) компонентов: ряда непарно- и многих парнокопытных, мозолоногих, ряда хищных, приматов и многих других животных, включая и непосредственных предков человека. Поэтому роль основных эдификаторов пастбищных экосистем как стабилизаторов их типовой структуры в пространстве через постоянный массо-энергетический обмен и во времени, через морфо-физиологическое и информационно-поведенческое усовершенствование (то есть через эволюционное развитие) – совершенно уникальна и не имеет аналогов. Нет сомнений в том, что на громадных территориях разрушение и преобразование естественных экосистем имело весьма существенные климатические последствия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краткий обзор палеогеографических условий позднего вюрма и произошедших с этого времени изменений в составе фауны внетропических областей Северного полушария достаточен для следующих основных выводов:

1) выдвинутая в 1837 г. Агассисом гляциалистическая гипотеза, призванная объяснить разнос на значительные расстояния эрратических (блуждающих, чужеродных) валунов, сталкивается с возрастающим числом неразрешимых в ее рамках противоречий. Большое количество последних успешно снимается в рамках дрифтовой гипотезы, выдвинутой Ляйелем еще в 1833 г. (Имбри, Имбри, 1988), основная суть которой изложена выше (Пидопличка, 1951, 1954; Линдберг, 1955; Васильев, 1963; Афанасьев и др., 1979; Данилов, 1998а,б; Чувардинский, 1998; Калякин, 2003, 2011; Восточно-Европейские..., 2004; Кузин, 2004);

2) вполне разделяя взгляды последователей дрифтовой гипотезы, необходимо дополнить ее рассмотрением тех геоморфологических последствий, которые были неизбежны при колебаниях уровня Мирового океана, многократно происходивших в истории Земли и, в частности, на рубеже среднего и позднего плейстоцена (начало регрессивной) и на рубеже плейстоцена и голоцена (начало трансгрессивной стадии), которые, в отличие от гляциалистических представлений, не вызывают сомнений. Их использование позволяет объяснить множество событий плейстоцена и голоцена. Из-за ограниченности объема в статье упомянуты лишь основные последствия колебания уровня океана на протяжении позднего плейстоцена и голоцена (Калякин, 2003; Восточно-Европейские..., 2004);

3) неизбежные климатические последствия были не столь катастрофичны, как это утверждается в рамках гляциалистической гипотезы. Например, допущение, что вся Новая Зеландия была под покровным оледенением (Монин, Шишков, 1979) никак не согласуется с тем, что на ней сохранился до наших дней единственный реликтовый представитель отряда клювоголовых рептилий *Rhynchoccephalia*, вымерший везде, кроме Новой Зеландии, еще в мезозое, – гаттерия *Sphenodon punctatus*, а также эндемичные представители хвойных, многие виды птиц (в том числе нелетающие киви *Apterix haasti*) и не менее 10–13 видов моа (*Dinornithiformes*), уже в историческое время истребленных маори. Также невероятно предположение о существовании в конце плейстоцена покровного ледника, якобы покрывавшего всю Арктику (Гросвальд, 1999), чему противоречат приведенные выше данные о богатейшей фауне Новосибирских о-вов, Якутии и Северного Урала, материалы по изучению палеопочв на Крайнем Севере Якутии, в которых отмечено, что “такое соотношение состава гумуса наблюдается в черноземных почвах степной

зоны” (Юкагирский мамонт, 2007, с. 46), и множество других фактов, которых становится все больше с каждым годом по мере дальнейших исследований территорий, якобы покрывавшихся Лаврентийским, Скандинавским и Новоземельским ледниками;

4) в связи с предыдущим выводом представляются неуместными, искусственными и по сути неверными такие термины, как “перигляциальные тундры”, “перигляциальные тундро-лесостепи”, “перигляциальные лесостепи” и “перигляциальные степи”, тогда как в настоящее время реально существуют лишь перигляциальные полярные пустыни. Гиперзоне четвертичных степей, протянувшихся на максимуме регрессивной стадии от Африки до Индостана, от арктического шельфа и через Берингию до Америки, соответствовали гигантские ареалы не только отряда Хоботных Proboscidae, семейств Лошадиных Equidae, Верблюдовых Camelidae, Оленьих Cervidae и Полорогих Bovidae, но и родов *Panthera*, *Equus*, *Canis*, *Vulpes*, *Cervus*, *Martes*, *Bison*, *Microtus*, *Mustela*, *Lynx*, *Lepus*, *Castor*, *Citellus*, *Marmota*, *Ovis*, и даже отдельных видов: льва, гепарда, волка, мамонта, благородного и северного оленей, лося, бизона, лошади, бурого и белого медведей, обыкновенной лисицы, песца, горностая и ласки. Распространение еще многих видов приближалось к палеарктическому или неарктическому. Основными особенностями всех пастбищных экосистем Голарктики являлись: а) общность главного их эдификатора (мамонта) и многих из перечисленных основных представителей сопутствующей фауны, ареалы которых заметно изменились на протяжении голоцена, сократившись у чисто (или облигатно) степных форм в пределах Палеарктики к югу или юго-востоку; б) широтная непрерывность их общего ареала в пределах почти всей Голарктики позволяла проникнуть далеко на юг и тем видам, которые в настоящее время могут обитать и севернее лесотундры (лемминги, овцебык и песец), в силу чего многие авторы считали и считают “арктическими” не только их. Однако на большей части их эволюционной истории эти виды таковыми не являлись. Еще в позднем вюрме они широко заселяли криогенные степи (Калякин, 1979), от которых к настоящему времени сохранились лишь ограниченные по площади реликты (Юрцев и др., 1978). Арктическими они становятся уже в голоцене, по мере формирования в средних широтах Палеарктики лесного пояса;

5) давая определение термину “экосистема”, Тенсли в 1935 г. отметил: “Единица растительности, рассматриваемая в качестве такой системы,

включает не только составляющие ее растения, но и связанных с ними животных, а также все физические и химические компоненты непосредственного окружения (местообитания)” (Разумовский, 1981, с. 57). Однако в дальнейшем это определение подверглось редукции, чему подтверждением служит заглавие книги самого С.М. Разумовского – “Закономерности развития биоценозов”, хотя фактически речь в ней идет исключительно о фитоценозах как о совершенно самодостаточных для существования и развития системах. Поэтому приводимые им схемы экогенетических смен растительного покрова не включают ни орнитогенных лугов под птичьими базарами с их интенсивным обменом веществом и энергией на границе суши и моря, ни пастбищных экосистем с их гиперзональным масштабом распространения не только в пространстве, но и во времени, поскольку изначально формирование аналогичных систем начинается в палеозое, после выхода позвоночных на сушу;

б) на большей части земной суши, занятой в позднем плейстоцене пастбищными экосистемами, последующая автогенетическая деградация их эдификаторов закладывается во времена активного и всесветного распространения человека современного типа, происходившего с позднего мустье (около 50 тыс.л.н.) до конца позднего палеолита (15–12 тыс.л.н.), причем уже всюду в сопровождении волка-собаки. Параллельное уничтожение основных эдификаторов пастбищных экосистем (хоботных и позднее ряда крупных копытных; в Австралии – наиболее крупных сумчатых) – основная причина последующей деградации их исходной структуры, на скорость которой (впоследствии безусловное, но не решающее) оказывали влияние и другие факторы: ландшафтные, климатические, антропогенные. Однако усиление последних в дальнейшем стало нарастать по экспоненте, что в конечном итоге угрожало не только сохранности последних остатков пастбищных экосистем в тропической Африке, но и общеглобальному механизму обеспечения самой возможности современной земной жизни в целом;

7) окончательно преобразованная в современное состояние земная суша, с почти полностью утраченной исходной структурой пастбищных экосистем (поскольку уже истреблены полностью или в значительной степени их основные эдификаторы) во многих научных исследованиях принимается за некую норму. Эта “норма” постоянно укрепляется в сознании не только научных работников, но и остального населения через ставшую уже традиционной терми-

нологию. Современные “природные зоны” в качестве таковых и воспринимаются, хотя не являются ими по сути, поскольку имеют весьма недавнее антропогенное (не полностью, но изначально антропогенно индуцированное) происхождение, а их неизбежная перспектива – все более усиливающееся “заантропоганивание”. В рамках этой же “философии”, благодаря развернувшейся в 1934 г. на страницах журнала “Природа” дискуссии, в которой приняли участие И.Г. Пидопличка (1934; с его статьи и началась дискуссия), Н. Кузнецов-Угамский, А. Браунер и Н. Шарлемань, окончательно утверждается термин “смешанная фауна”. Появляются и более экстравагантные термины: “дисгармоничные”, “безальтернативные” фауны (Graham, Lundelius, 1984; Смирнов, 2001), хотя именно мамонтовые фауны существовали в течение многих десятков тысяч лет как итог естественной и сопряженной эволюции различных видов и природных экосистем пастбищного типа, длившейся неизмеримо дольше. Однако за норму принимается недавно возникший антропогенный и уродливый “эфмероид”. Отсюда понятна и смысловая редукция, постигшая определение термина “экосистема”, которое сформулировал Тенсли, и чему мы все, к сожалению, являемся свидетелями.

В заключение автор выражает глубокую благодарность А.К. Агаджаняну, Т.В. Кузнецовой и О.В. Смирновой, любезно предоставившим ему очень ценные литературные источники.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К.* Млекопитающие позднего плейстоцена Северо-Западного Алтая в условиях активности древнего человека // Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Языки славянской культуры, 2003. С. 81–115.
- Алексеева Л.И.* Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). М.: Наука, 1989. 109 с.
- Алексеева Л.И.* Охотничья фауна стоянки Сунгирь. Позднепалеолитическое поселение Сунгирь. М.: Научный мир, 1998. С. 240–257.
- Алексеева Л.И., Калякин В.Н., Кренке Н.А.* Археозоологическая коллекция из раскопок Дьякова городища в Москве // Археологические памятники Москвы и Подмосковья. Тр. музея истории г. Москвы. М., 1996. С. 24–44.
- Антипина Е.Е., Маслов С.П.* Некоторые проблемы изучения истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека с природными биоценозами // Эволюционная и историческая антропоэкология. М.: Наука, 1994. С. 111–120.

- Афанасьев Б.Д., Данилов И.Д., Недешева Г.Н.* и др. История геологического развития Прибалтики в плейстоцен-четвертичное время. Рига: Зинатне, 1979. 69 с.
- Бадер О.Н.* Сунгирь. Палеолитические погребения. Позднепалеолитическое поселение Сунгирь. М.: Научный мир, 1998. С. 5–164.
- Бараиш М.С., Купцов В.М., Оськина Н.С.* Атлантический океан: новые данные по хронологии событий позднего плейстоцена и голоцена // Бюлл. КИЧП. № 56. М.: Наука, 1987. С. 3–16.
- 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.
- Берингия в кайнозой. Владивосток, 1976. 712 с.
- Большаинов Д.Ю., Макеев В.М.* Архипелаг Северная Земля. СПб.: Гидрометеоздат, 1995. 216 с.
- Борисковский П.И.* Древнейшее прошлое человечества. М.: Наука, 1980. 240 с.
- Вартанян С.Л., Арсланов Х.А., Тертычная Т.В.* и др. Радиоуглеродный возраст голоценовых мамонтов острова Врангеля. Вековая динамика биогеоценозов. М.: Наука, 1992. С. 52–53.
- Васильев В.Н.* // Реликты и эндемы Северо-Западной Европы. Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 239–284.
- Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.
- Верещагин Н.К.* Происхождение и эволюция белого медведя. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике. Л.: Гидрометеоздат, 1969. С. 25–53.
- Верещагин Н.К., Громов И.М.* Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде // Успехи соврем. териологии. М.: Наука, 1977. С. 32–45.
- Верховская Н.Б.* Условия обитания мамонтовой фауны на северо-востоке Сибири (по палеоботаническим данным). Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 194–203.
- Восточно-Европейские леса // История в голоцене и современность / Книга 1 (Отв. ред. О.В. Смирнова). М.: Наука, 2004. 479 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н.* Биогеография. М.: Высшая школа, 2001. 303 с.
- Волк // Происхождение, систематика, морфология, экология / Отв. ред. Д.И. Бибииков. М.: Наука, 1985. 606 с.
- Гарутт Н.В., Боескоров Г.Г.* Шерстистые носороги: к истории рода. Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 157–167.
- Геологическое развитие Японских островов. М.: Мир, 1968. 719 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.
- Гётчинсон Г.* Вымершие чудовища и животные прошлых геологических эпох. М., 1899. 568 с.
- Говоруха Л.С.* Комплексные исследования ледников Арктики как индикаторов фонового состояния и изменчивости природной среды. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 12 с.
- Городницкий А.М.* Строение геологической литосферы и формирование подводных гор. М.: Наука, 1985. 166 с.
- Гржимек Б., Гржимек М.* Серенгети не должен умереть. М.: Мысль, 1986. 249 с.
- Гричук В.П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 180 с.
- 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.
- Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука, 1995. 521 с.
- Гросвальд М.Г.* Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Научный мир, 1999. 117 с.
- Гроссет Г.Э.* Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 5. С. 47–76.
- Гугалинская Л.А., Алифанов В.М.* Ископаемые почвы позднего плейстоцена. Особенности почвообразовательного процесса по материалам поселения Сунгирь. Позднепалеолитическое поселение Сунгирь: Погребения и окружающая среда. М.: Научный мир, 1998. С. 219–239.
- Гурьянова Е.Ф.* К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна // Изв. АН СССР. Отд. биол. 1939. № 5. С. 679–704.
- Данилов И.Д.* Плейстоцен морских субарктических равнин. М.: МГУ, 1978. 198 с.
- Данилов И.Д.* Плейстоцен-голоценовая история арктических морей. Геология континентальной террасы окраинных и внутренних морей. М.: МГУ, 1989. С. 66–74.
- Данилов И.Д.* Льды Земли как составная часть гидросферы // История гидросферы. М.: Научный мир, 1998а. С. 21–26.
- Данилов И.Д.* Льды как индикаторы развития гидросферы // История гидросферы. М.: Научный мир, 1998б. С. 155–206.
- Дуброво И.А.* Ископаемые слоны Монголии // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 145–156.
- Елинек Я.* Большой иллюстрированный атлас первобытного человека. Прага: Артня, 1985. 560 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.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Шаповалов А.В. и др. Об ископаемых носорогах эласмотериях // Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 9. С. 1–47.
- Зубаков В.А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 288 с.
- Имбри Д., Имбри К.П. Тайны ледниковых эпох. М.: Прогресс, 1988. 263 с.
- Кальке Х.Д. Южная граница позднеплейстоценового европейско-сибирского фаунистического комплекса в Восточной Азии // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 263–272.
- Калякин В.Н. Структура орнитофауны Арктики: VII Всес. зоогеогр. конф. М.: Наука, 1979. С. 27–30.
- Калякин В.Н. Слово о верном друге // Энергия. 1997. № 5. С. 49–53.
- Калякин В.Н. Палеоэкологическая интерпретация находок птиц позднепалеолитической стоянки Авдеево (Курская область) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 22–30.
- Калякин В.Н. Альтернатива гипотезе гигантских покровных оледенений // Биогеография. Вып. 11. М.: Материалы Моск. центра Русского Геогр. общ-ва, 2003. С. 63–73.
- Калякин В.Н. О формировании и географическом распространении арктических авифаун. Деп. Рукопись ВИНТИ. № 495-В2004. М., 2004. 50 с.
- Калякин В.Н. Речной бассейн как структурная единица биосферы и проблема природной зональности. Биосфера-почвы-человечество: устойчивость и развитие // Материалы Всеросс. науч. конф., посвященной 80-летию проф. А.Н. Тюрюканова. М., 2011. С. 167–176.
- Калякин В.Н., Старков В.Ф., Черношвитов П.Ю. О результатах изучения состава териофауны устья р. Оленек в 17–18 вв. по археологическим материалам // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: Первая науч. конф. Иркутск, 2001. С. 38–40.
- Карасева Е.В., Телицын А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Карху А.А. Среднеголоценовые птицы из археологических памятников Подмосковья // Орнитология. Вып. 24. 1990. С. 67–71.
- Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен – современность. Л.: Наука, 1981. 456 с.
- Клиге Р.К., Данилов И.Д., Коницев В.Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.
- Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене. Дис. ...докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1994. 453 с.
- Коробков А.А., Филлин В.Р. Анализ растительных остатков из пищеварительного тракта бизона, найденного в верхнеплейстоценовых отложениях р. Крестовки (бассейн Колымы) // Бот. журн. Т. 67. № 10. 1982. С. 1351–1361.
- Косицев П.А., Подопригора И.Н. Находки дикобраза *Hystrix vinogradovi* и гималайского медведя *Ursus thibetanus* в позднем плейстоцене Среднего Урала // Териофауна России и сопредельных территорий / 7 съезд Териологического общества. М.: Научный мир, 2003. С. 175.
- Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки. СПб.: Наука, 1994 (изд. 1755 г.). Т. 1. 438 с. Т. 2. 319 с.
- Криволуцкий А.Е. Рельеф и недра Земли. М.: Мысль, 1977. 300 с.
- Кригер Н.И. Лесс. Его свойства и связь с географической средой. М.: Наука, 1965. 296 с.
- Кузин И.Л. Геоморфологические уровни северо-запада Русской равнины // Изв. РГО. Вып. 6. 2004. С. 9–30.
- Кузнецова Т.В., Носкова Н.Г., Калякин В.Н., Усин Д.Н. Результаты исследований остеологического материала из раскопок городища Ростиславль (1998–2001 гг.) // Археология Подмосковья. М., 2004. С. 34–41.
- Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.
- Кузьмина И.Е. Динамика состава териофауны Восточно-Европейской равнины в позднем плейстоцене и начале голоцена: Совмест. сов.-амер.: Семинар археологов. Л., 1989. С. 37–40.
- Кукал З. Скорость геологических процессов. М.: Мир, 1987. 246 с.
- Лазарев П.А. Кадастр местонахождений фауны млекопитающих позднего кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 2002. 54 с.
- Линдберг Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.: Изд. АН СССР, 1955. 335 с.
- Малясова Е.С., Серебрянный Л.Р. Естественная история Новой Земли. Тр. Морск. Аркт. Экспедиции. 1993. Вып. III. Новая Земля. Т. 2. С. 10–22.
- Марков А. Эволюция человека. I. Обезьяны, кости и гены. М.: Астрель, 2012. 464 с.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период. М.: МГУ, 1965. Т. 2. 436 с.
- Мартин П., Мерингер П. Пыльцевой анализ плейстоценовых отложений и биогеография юго-запада США. М.: Мир, 1969. Т. 2. С. 57–84.
- Маэно Н. Наука о льде. М.: Мир, 1988. 229 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 407 с.
- Мотузко А.Н. Грызуны антропогена Белоруссии и сопредельных территорий. Проблемы плейстоцена. Минск: Наука и техника, 1985. С. 173–188.
- Назаркин М.В. Пресноводные рыбы из позднечетвертичных отложений побережья Восточно-Сибирского моря // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 48–56.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.

- Оводов Н.Д.* Медведи Алтае-Саянской горной страны // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териологического общества) М., 2003. С. 175.
- Окладников А.П., Береговая Н.А.* Древние поселения Баранова мыса. Новосибирск: Наука, 1971. 78 с.
- Павлова М.* Описание ископаемых млекопитающих, собранных Русской полярной экспедицией в 1900–1903 гг. // Записки Импер. АН. Отд. С: геология и палеонтология. 1906. 8 серия. Т. 21. Вып. 1. 41 с.
- Пидопличка И.Г.* Нахождение “смешанной” – тундровой и степной – фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северского // Природа. № 5. 1934. С. 80–82.
- Пидопличка И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 2. Киев: АН УССР, 1951. 264 с.
- Пидопличка И.Г.* О ледниковом периоде. Вып. 3. Киев: Изд-во АН УССР, 1954. 220 с.
- Пидопличка И.Г.* Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине. Киев: Наукова думка, 1969. 164 с.
- Потапова О.Р.* Остатки птиц из плейстоценовых отложений Медвежьей пещеры на Северном Урале // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 212. 1990. С. 135–152.
- Пучков П.В.* Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестник зоол. 1992. № 1. С. 58–66.
- Пучков П.В.* Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 5. Кризис в Палеарктике // Вестник зоол. 1993. № 4. С. 59–66.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Серебрянный Л.Р.* Древнее оледенение и жизнь. М.: Наука, 1980. 127 с.
- Смирнов Н.Г.* Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 209–219.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А.* и др. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового 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.
- Сукачев В., Долгая З.* Микрофитопалеонтологическое исследование лесса и лессовидных суглинков в связи с их происхождением // Тр. Сов. секции Международной ассоциации по изучению четвертичного периода (INQUA). Вып. V. М.-Л.: Госиздат. геол. лит., 1941. С. 3–27.
- Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2003. 400 с.
- Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2007. 581 с.
- Териофауна России и сопредельных территорий. М., 2011. 558 с.
- Толмачев А.И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1954. 155 с.
- Троицкий Л.С., Пуннинг Я.-М.К., Сурова Т.Г.* Оледенение архипелага в плейстоцене и голоцене. Гляциология Шпицбергена. М.: Наука, 1985. С. 160–175.
- Тугаринов А.Я.* О происхождении арктической фауны // Природа. 1929. № 7–8. С. 654–680.
- Удра И.Ф.* Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 200 с.
- Филина Н.И., Филин В.Р.* Определение возраста костных остатков и реконструкция растительного покрова времени гибели бизона, найденного близ Якутска // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 1. 1980а. С. 59–72.
- Филина Н.И., Филин В.Р.* Анализ растительных остатков из желудка бизона, найденного близ Якутска, и некоторые соображения по экологии вида // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 2. 1980б. С. 57–67.
- Флинт Р.Ф.* Ледники и палеогеография плейстоцена. М.: ИЛ, 1967. 575 с.
- Хаин В.Е.* Современная геодинамика: достижения и проблемы // Природа. 2002. № 1. С. 51–59.
- Хольтедаль У.* Геология Норвегии. Т. II. М.: ИЛ, 1958. 395 с.
- Цейнер Ф.* Плейстоцен. М.: ИЛ, 1963. 502 с.
- Чайлд Г.* У истоков человеческой цивилизации. М.: Мир, 1952. 468 с.
- Черский И.Д.* Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных новосибирской экспедицией 1885–86 гг. Приложение к 45-му тому Записок Импер. АН. № 1. СПб., 1891. 706 с.
- Чувардинский В.Г.* О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации. Апатиты, 1998. 302 с.
- Шалин Ж.* Грызуны среднего и верхнего плейстоцена Франции // Бюлл. КИЧП. 1972. № 38. С. 56–71.
- Юкагирский мамонт / Отв. ред. Г.Г. Боескорков, А.Н. Тихонов, Н. Сузуки. СПб., 2007. 251 с.
- Юрцев Б.А.* Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 202–212.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
- Яхимович В.Л.* Геохронологические данные по кинельской свите долин Палео-Уфы и Палео-Белой // Материалы по геоморфологии и новейшей тектонике Урала и Поволжья. Уфа, 1962. С. 95–101.
- Feng X., Cui H., Tang K., Conkey L.E.* Tree-ring SD as an indicator of Asian monsoon intensity // Quatern. Res. 1999. V. 51. P. 262–266.

- Forsyth A.* Mammals of the Canadian wild Camden House. 1985. 351 p.
- Graham R.W.* Late Quaternary biogeography and extinction of Proboscideans in North America. *The World of Elephants*. Roma, 2001. P. 707–709.
- Graham R.W., Lundelius E.L.* Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene Extinctions // *Quaternary Extinctions*. Tucson, 1984. P. 223–249.
- Gvozdover M.* Art of the mammoth hunters: the finds from avdevo. Oxford, 1995. 186 p.
- Haynes G.* Elephant landscape: human foragers in the world of mammoths, mastodonts, and elephants // *The World of Elephants*, Roma, 2001. P. 571–576.
- Higgs E.S.* Chapter II. Environment and chronology – the evidence from mammalian fauna. *The Hama Fteah (Cyrenaica) and the stone age of the South-East Mediterranean*. McBurney C.B.M. Cambridge Univ. Press, 1967. P. 16–44.
- International Symposium on Paleoanthropology in Commemoration of the 80th Anniversary of the Discovery of the First Skull of Peking Man and the First Asian Conference on Quaternary Research. 2009. 244 p.
- Kingdon J.* The Kingdon Field Guide to African Mammals. Nat. World Acad. Press. Harcourt Drace & Cjmpany Publishers, 1997. XVIII. 465 p.
- Kurten B.* The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps // *Acta Zool. Fenn.* 1964. V. 108. P. 1–30.
- Kuznetsova T.V., Kuz'mina S.A., Tumskey V.E.* New evidence of the quaternary fauna of the Bol'shoy Lyakhovskiy island: mammals and insects (preliminary results) // *Quaternary environment of the Eurasian North*. Sweden, 2000. P. 28.
- Kuznetsova T.V., Sulerzhitsky L.D., Siegert Ch.* New data on the "Mammoth" fauna of the Laptev Shelf Land (East Siberian Arctic) // *The World of Elephants*. Roma, 2001. P. 289–292.
- L'arte e l'ambiente del Sahara pleiotorico; dati e interpretazioni a cura di Giulio Calegari // *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*. Milano, 1993. 556 p.
- Matthes H.W.* Verbreitung der Saugetiere in der Vorzeit // *Handbuch der Zoologie*. Berlin, 1962. 198 p.
- Ovodov N.D., Crockford S.J., Kuzmin Y.V.* et al. A 33 000-Year-Old Incipient Dog from the Altai Mountains of Siberia: Evidence of the Earliest Domestication Disrupter by the Last Glacial Maximum // *PloS One*. V. 6. Iss. 7. 2011. P. 1–7.
- Owen-Smith N.* Megafaunal extinctions: the conservation message from 11 000 Years B.P. // *Conserv. Biology*. 1989. V. 3. № 4. P. 405–412.
- Quaternary Extinctions*. Tucson, 1984. 634 p.
- Sibley D.A.* The Sibley Guide to Birds. National Audubon Soc. Alfred A. Knopf, N.Y., 2001. 545 p.
- Snow D.W., Perrins C.M.* The birds of the Western Palearctic. Oxford – N.Y.: Oxford University Press, 1998. V. 2. P. 1009–1697.
- Soffer O.* The Upper Paleolithic of the Central Russia Plain. N.Y., 1985. 539 p.
- 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*. V. 14. № 7. P. 711–714.
- Vila C., Savolainen P., Maldonado T.E.* et al. Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog // *Science*. 1997. V. 276. P. 1687–1689.
- Wetmore A.* Miscellaneous notes on fossil birds. Smithsonian Miscellaneous Collections. V. 135. № 8. 1958. P. 1–11

Causes and Consequences of Destroying the Mammoth Faunas

V. N. Kalyakin

Zoological Museum, Moscow State University, Moscow, Russia

Causes and consequences of the extinction of mammoths and disappearance of the mammoth fauna in the late Quaternary period and during the Holocene are considered. With the vast range of the animals (almost the whole Golarctic), climatic factors could not be the initial reason for the extinction of mammoths. The hypothesis of huge ice sheets is getting more and more contradictory and cannot be accepted. Since the extinction of mammoth coincides with the time of the resettlement of *Homo sapiens* around the world (together with dog – domesticated wolf), their elimination by people is probable. Probably, just the domestication of wolf promoted increasing the efficiency and safety of hunts, the life duration of hunters and the development of ancient arts and culture due to the appearance of free time in hunters. Mammoths were the main edificators of pasture ecosystems of the Holarctic; elimination of them and other large phytophages was responsible for the destruction of pasture over vast areas and the formation of the current natural zones by the end of the Holocene. With the domestication of wolf, the anthropogenic factor becomes the main one for the further fate of pasture ecosystems, and climatic fluctuations when regressions and transgressions of the ocean inhibited or intensified their impact. The disappearance and changes in the initial structure of pasture ecosystems over the most part of their range could not be climatically neutral.