

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт географии**

**Европейская ассоциация по изучению четвертичных млекопитающих**

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

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

**Коллективная монография**

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

**Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2008**

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

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

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

Для специалистов географов, биологов, палеонтологов.

**Ответственные редакторы:**

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

**Рецензенты:**

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

**Рисунок на обложке:** Мамонт *Mammuthus primigenius*.

Художник *Е.О. Пыленкова*

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





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

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

**Collective monograph**

**Responsible editors**

**Anastasia K. Markova and Thijs van Kolfschoten**

**KMK Scientific Press**

**Moscow ❖ 2008**

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

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

**Editors in chief:**

Dr. of Geographical Sciences *Anastasia K. Markova*  
(Institute of Geography RAS, Moscow)

Prof. *Thijs van Kolfschoten*

(Faculty of Archaeology, Leiden University, The Netherlands)

**Reviewers:**

Dr. of Geographical Sciences, Prof. *A.A. Tishkov*

Dr. of Geographical Sciences, Prof. *A.A. Svitoch*

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

# Введение

*Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова*

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

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

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

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

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

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

# Introduction

*Thijs van Kolfschoten and Anastasia Markova*

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

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

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

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

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

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



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

*А.К. Маркова, И.Б. Головачев*

## Chapter 1. Databases and the geographical distribution of localities

*Anastasia Markova and Ilya Golovachev*

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

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

- информацию о таксономическом составе млекопитающих и растений в местонахождении;
- сведения о географическом положении местонахождений (координаты, страны, приуроченность к бассейнам рек и т.д.);



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

– ссылки на литературные источники.

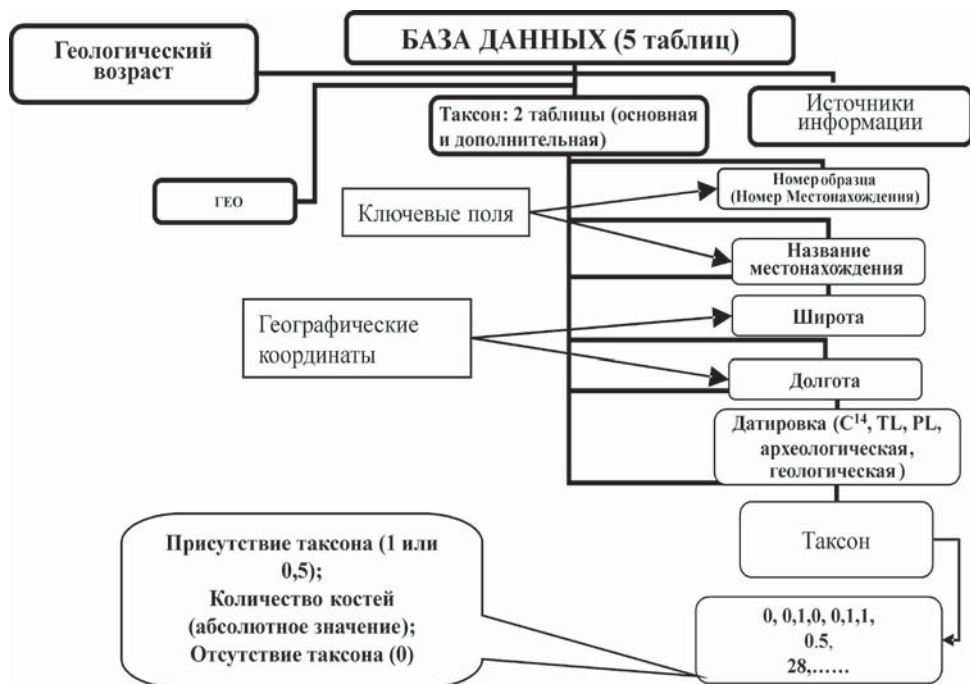


Рис. 1.1. Структура базы данных PALEOFAUNA.

Fig. 1.1. The structure of PALEOFAUNA database.

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

I. Максимальное похолодание последнего оледенения (Last Glacial Maximum) (LGM) ( $\leq 24 - > 17$  тыс. л. н.)

II. Позднеледниковье (Late Glacial transition) (LGT) ( $< 17 - \geq 12,4$  тыс. л. н.)

III. Межстадиальные потепления бёллинг – аллерёд (Bølling – Allerød Interstadial complex) (BAIC) ( $\geq 12,4 - < 10,9$  тыс. л. н.)

IV. Похолодание позднего дриаса (Younger Dryas) (YD) ( $< 10,9 - \geq 10,2$  тыс. л. н.)

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

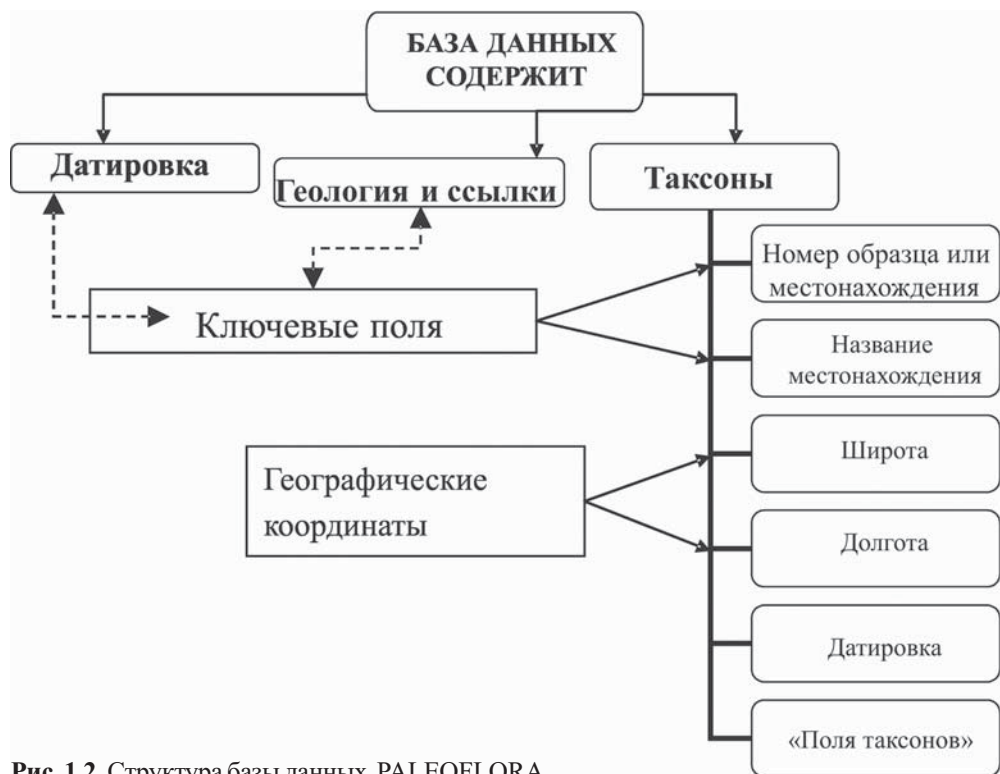


Рис. 1.2. Структура базы данных PALEOFLORA.

Fig. 1.2. The structure of PALEOFLORA database.

### Географическое положение местонахождений

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

### Заключение

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

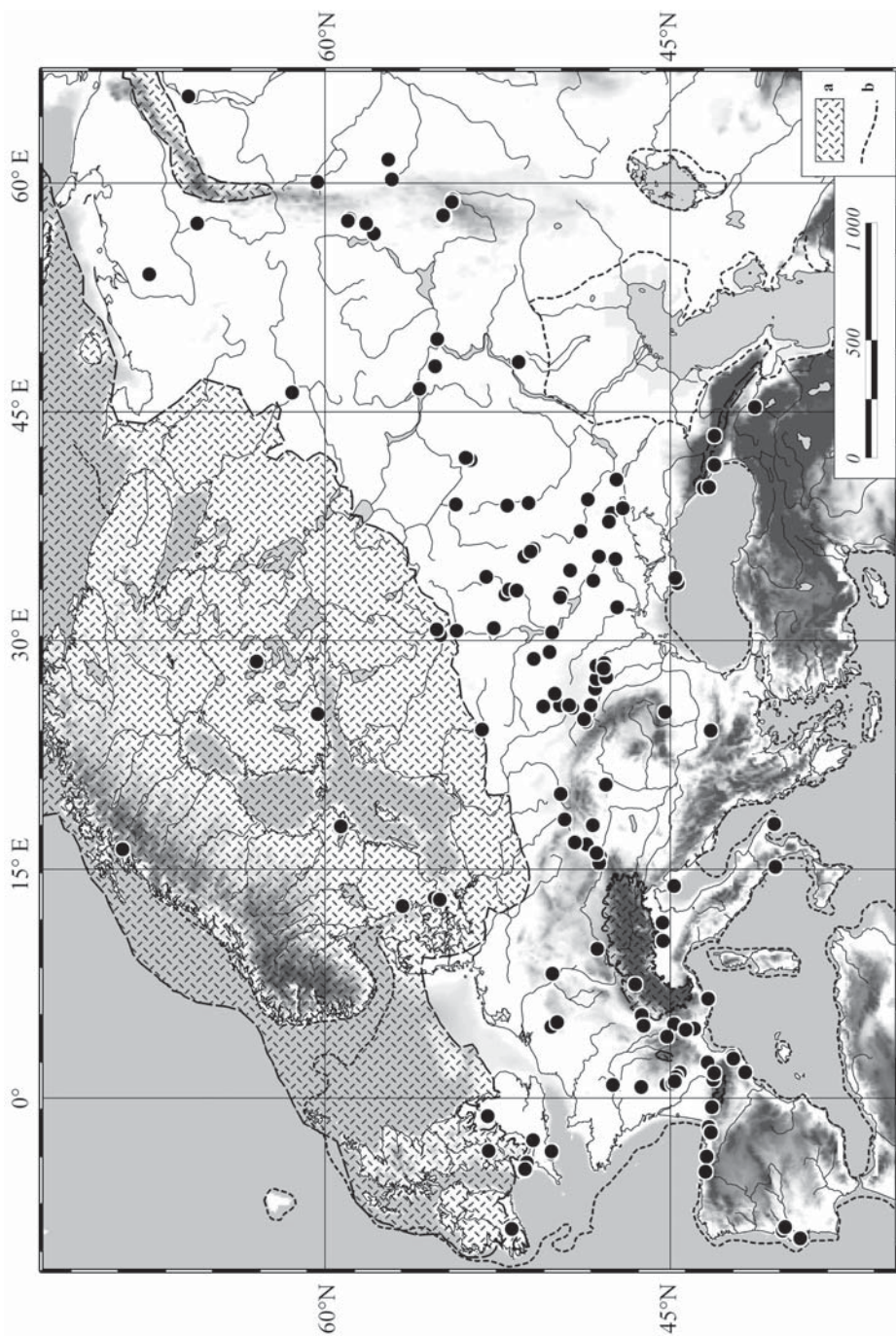
\* Условные обозначения на всех картах: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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

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

## **Summary**

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



**Рис. 1.3.** Местонахождения млекопитающих в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM): а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
**Fig. 1.3.** LGM mammal localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



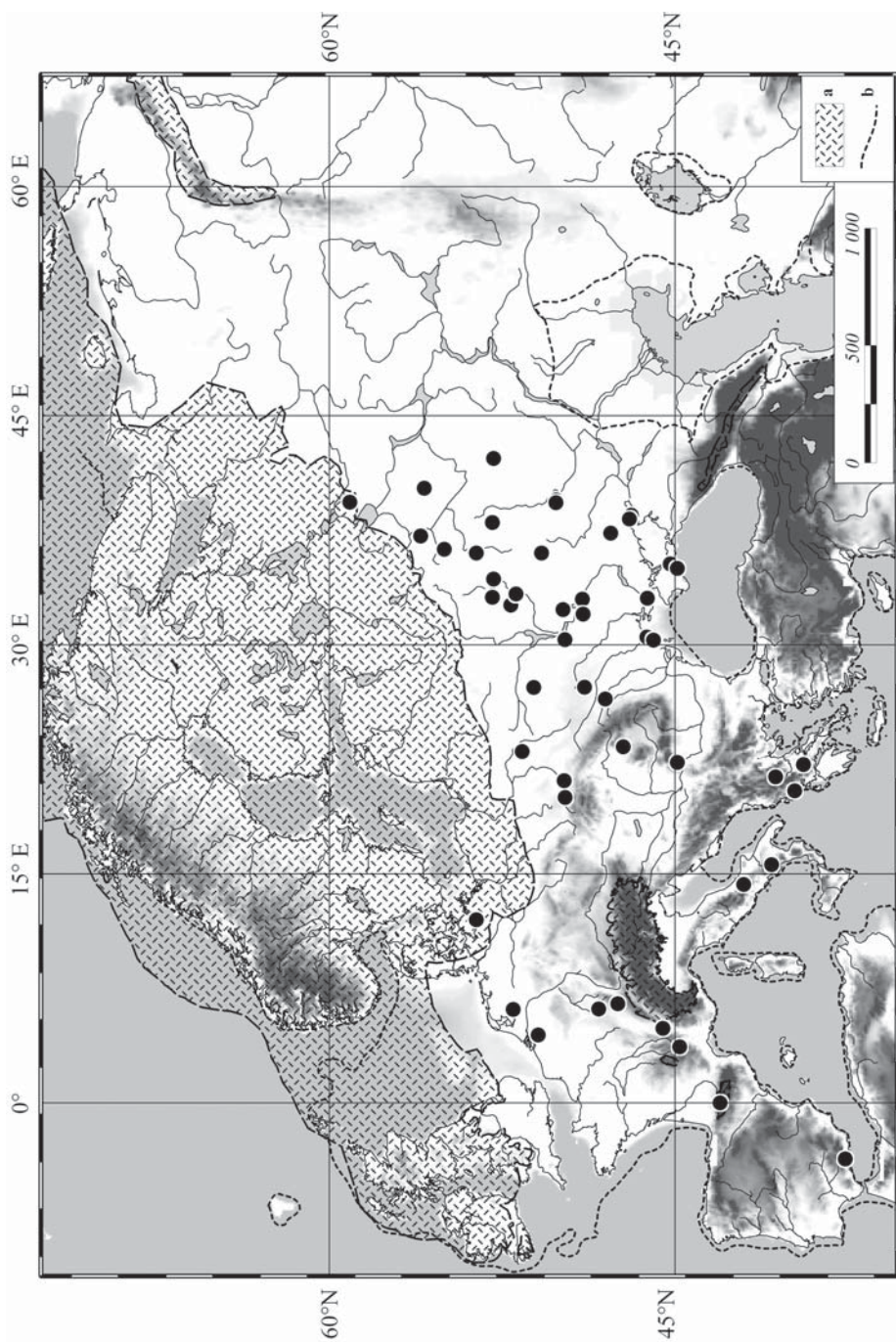


Рис. 1.4. Местонахождения растений в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM).

Fig. 1.4. LGM plant localities.

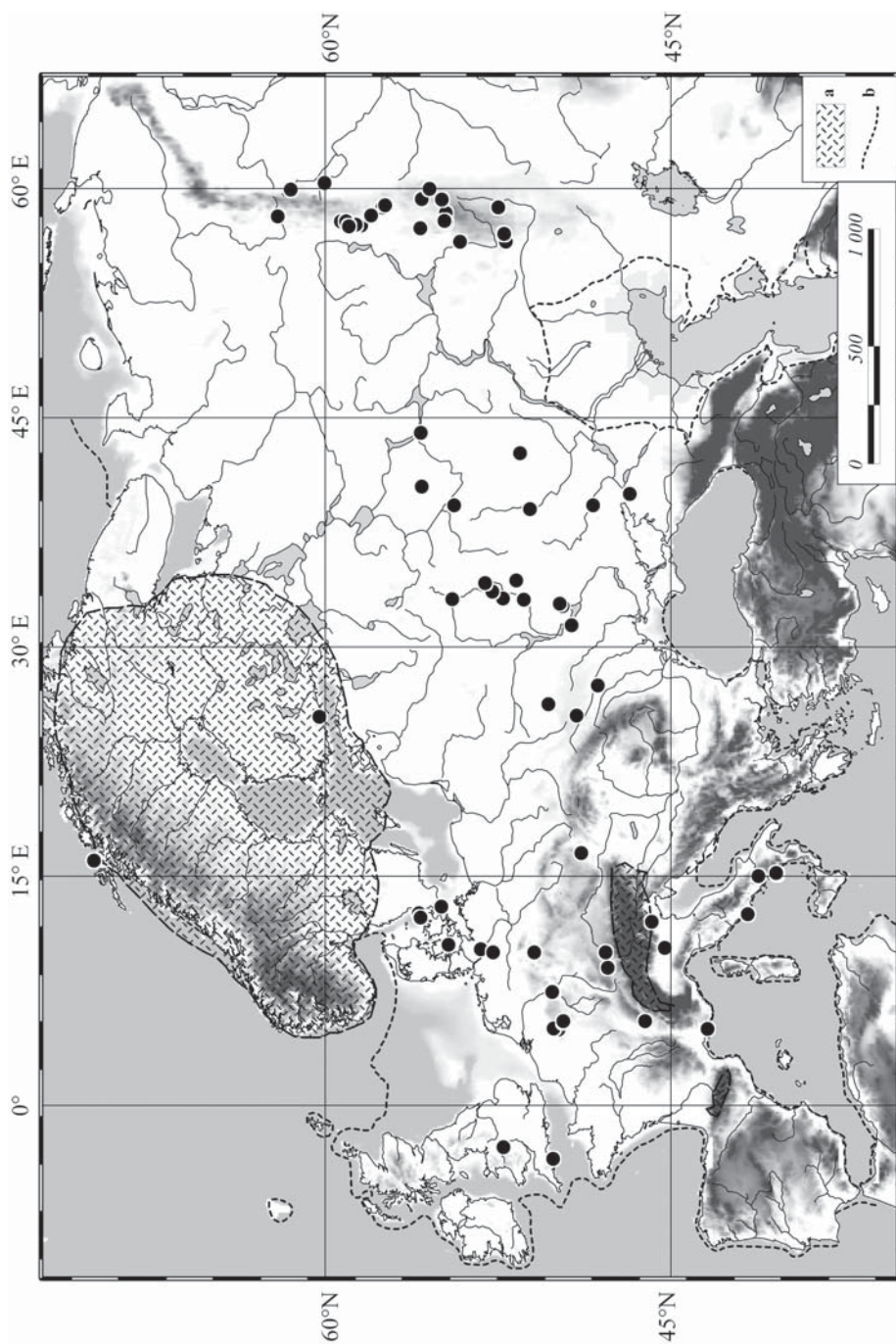


Рис. 1.5. Местонахождения млекопитающих позднеледникового (LGT).

Fig. 1.5. LGT mammal localities.



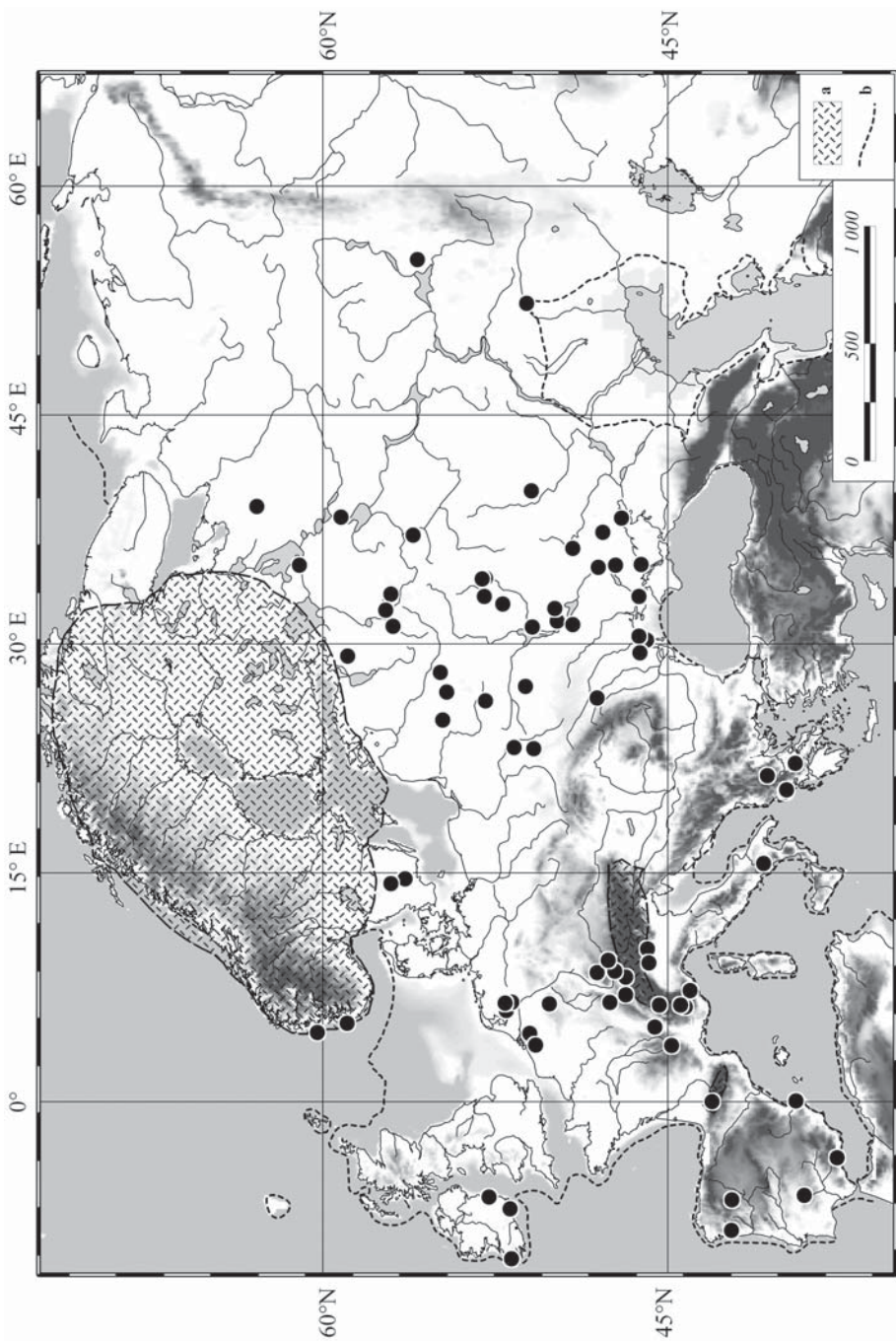


Рис. 1.6. Местонахождения растений позднеледниковья (LGT).

Fig. 1.6. LGT plant localities.

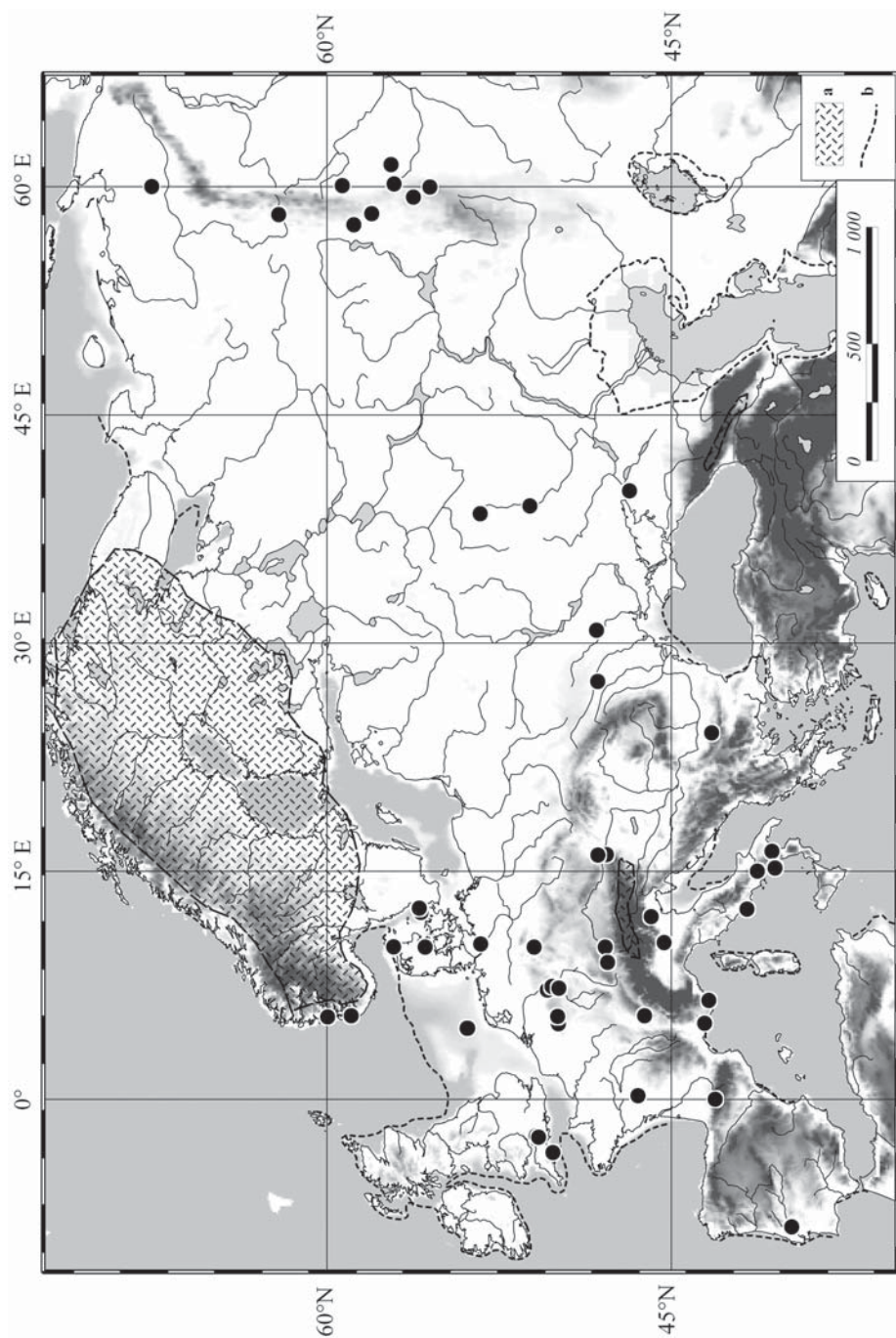


Рис. 1.7. Местонахождения млекопитающих в межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (BAIC).

Fig. 1.7. BAIC mammal localities.



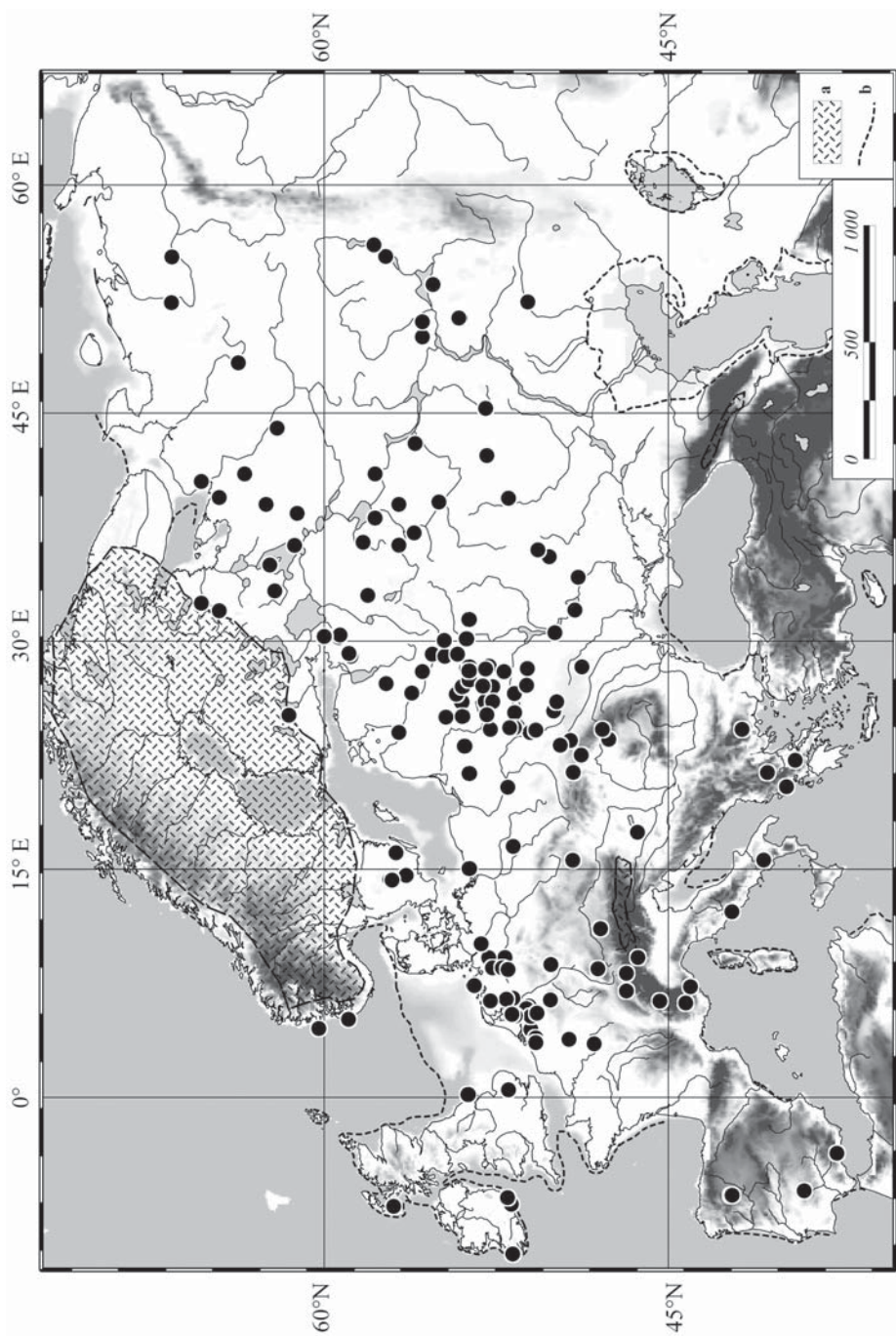


Рис. 1.8. Местонахождение растений в межстадиальные потепления бёлинг-аллерёд (ВАІС).  
Fig. 1.8. BAIC plant localities.

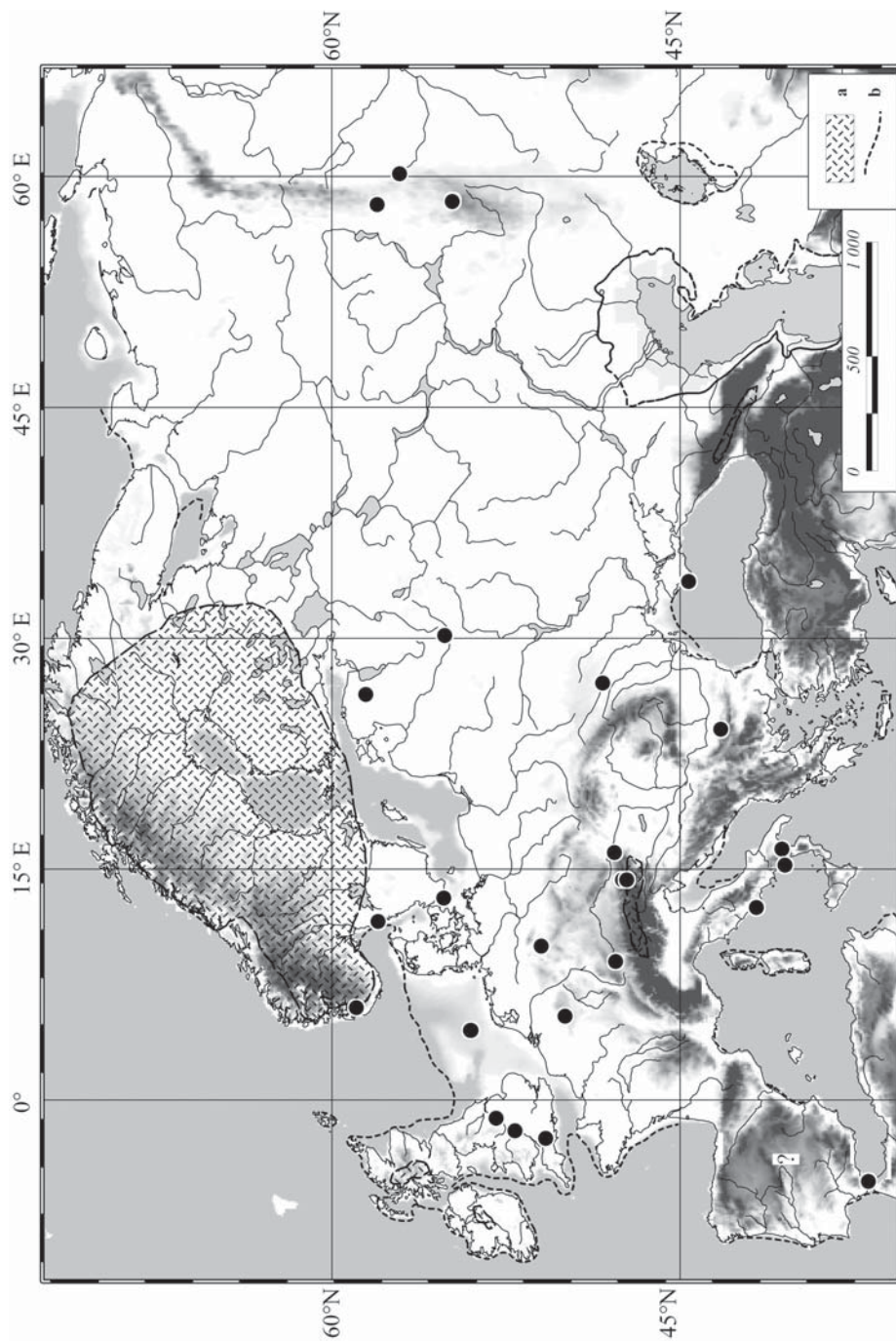


Рис. 1.9. Местонахождения млекопитающих позднего дриаса (YD).

Fig. 1.9. Younger Dryas mammal localities.

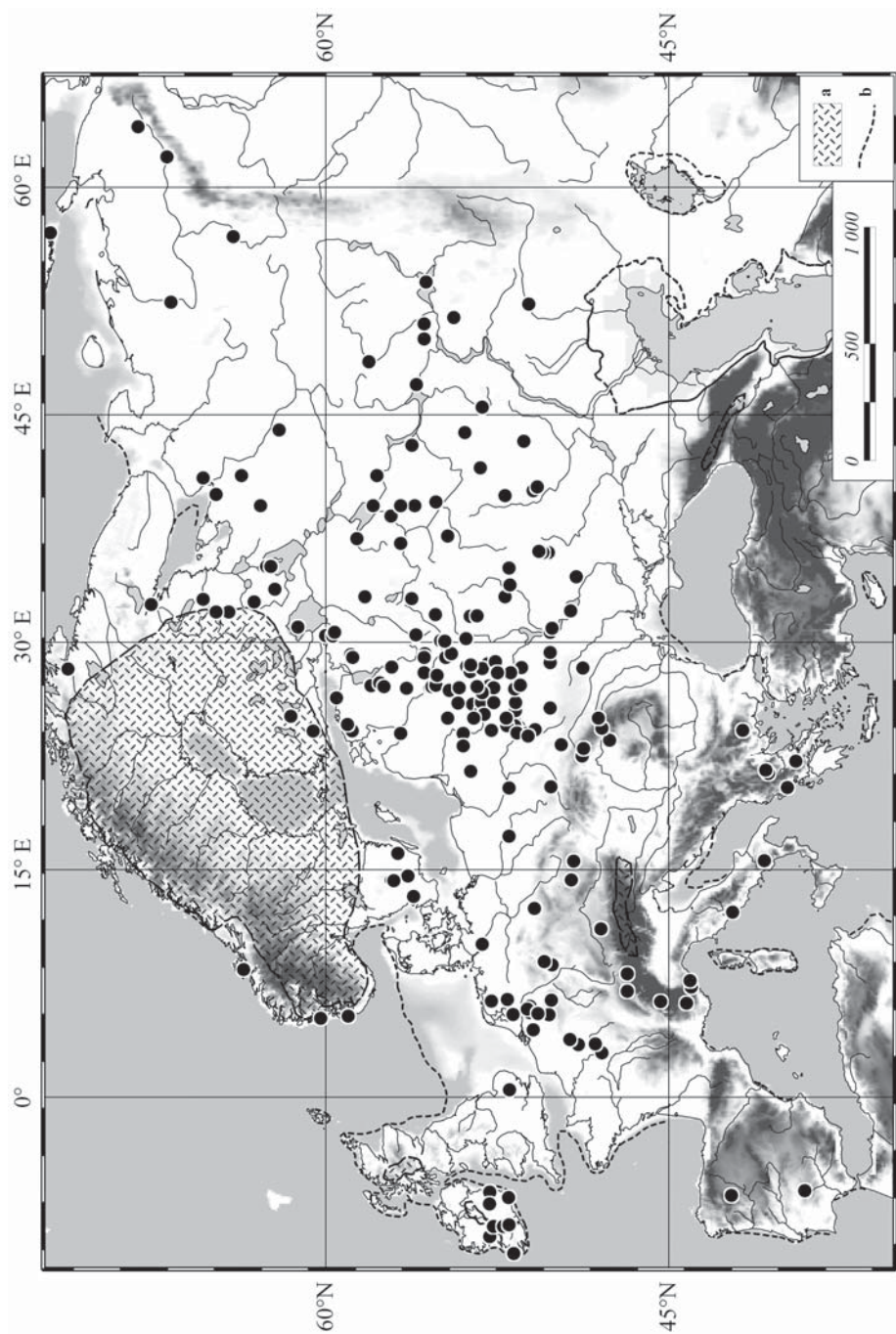


Рис. 1.10. Местонахождения растений позднего дриаса (YD).  
Fig. 1.10. Younger Dryas plant localities.



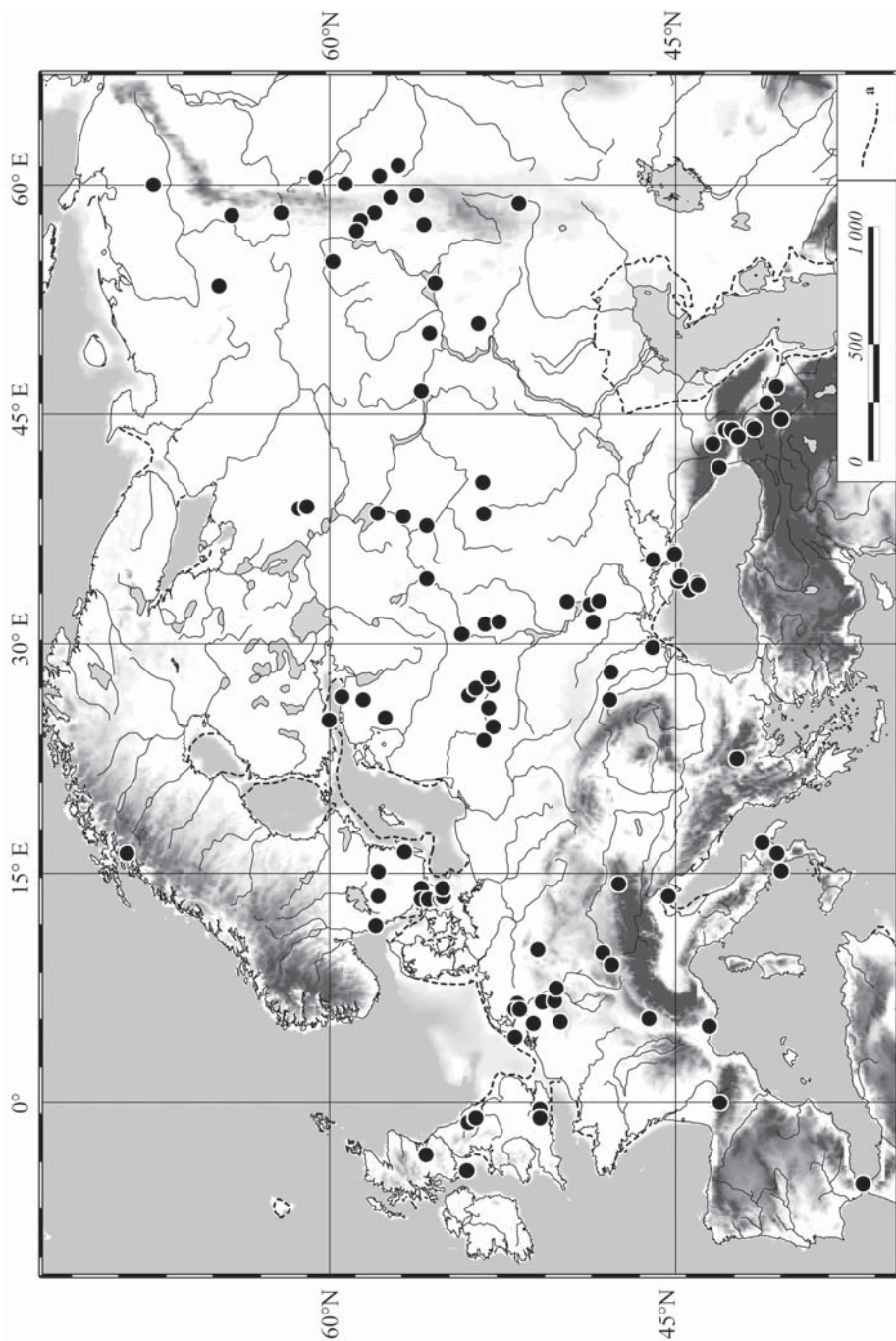
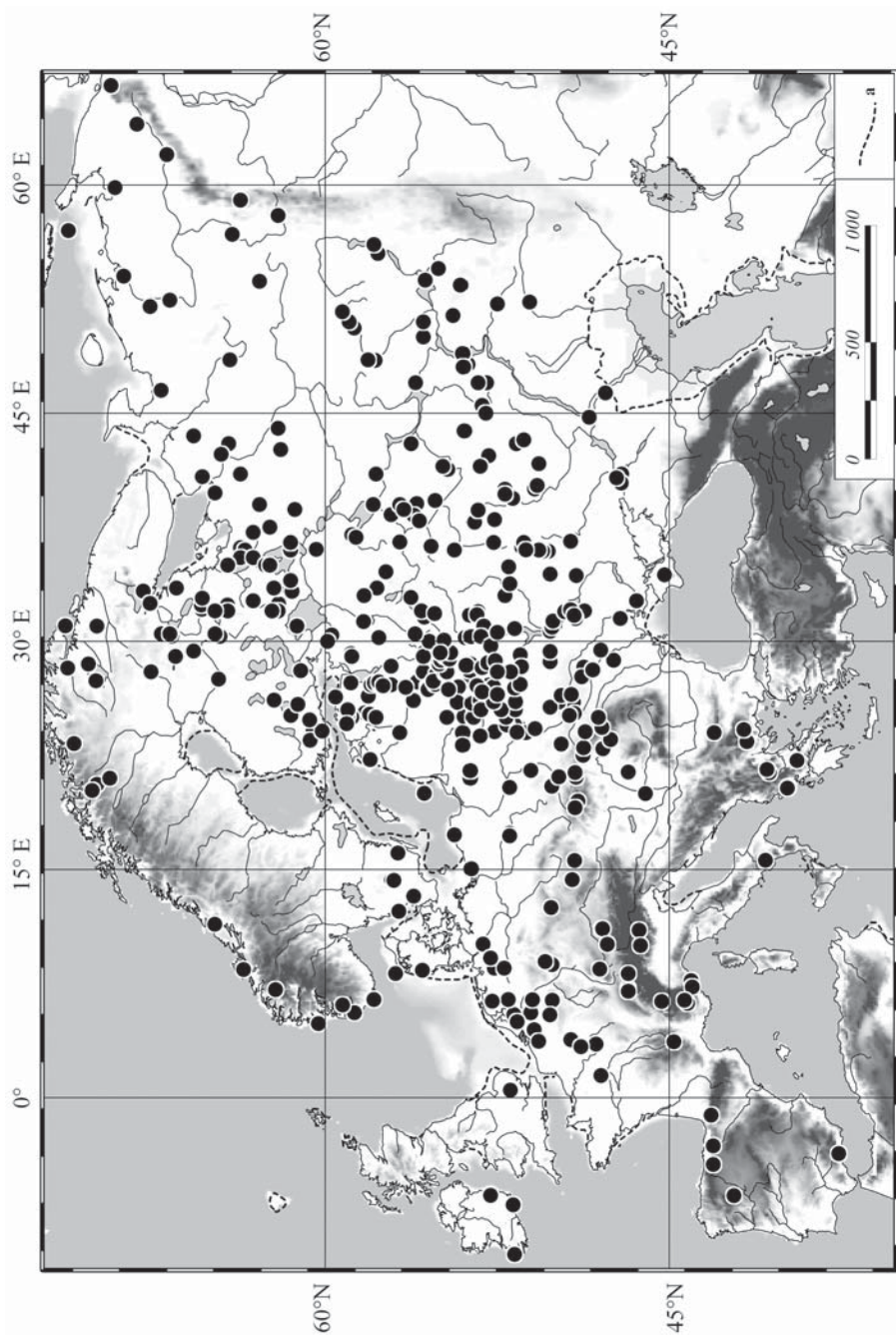


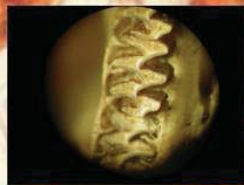
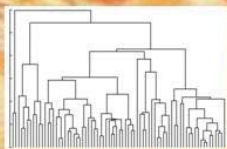
Рис. 1.11. Местонахождения млекопитающих в раннем голоцене (преборсаль и борсаль; РВ–ВО).

Fig. 1.11. PB-BO mammal localities.



**Рис. 1.12.** Местонахождения растений в раннем голоцене (пробореал и бореал; РВ–ВО).  
**Fig. 1.12.** PB–BO plant localities.

$$x_i = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}}$$



$$BC(x_i : x_j) = \frac{\sum_{i=1}^n |x_i - x_j|}{\sum_{i=1}^n |x_i + x_j|}$$

$$S_1 = \sqrt{\frac{\sum_{ij} (d_{ij} - \hat{d}_{ij})^2}{\sum_{ij} d_{ij}^2}}$$



## Глава 2. Методические подходы

### Chapter 2. Analytic approaches

#### 2.1. Методы интерпретации спорово-пыльцевых спектров

*Ш. Бохнке, А.Н. Симакова*

#### 2.1. Methods to interpret spore-pollen assemblages

*Sjoerd Bohncke and Alexandra Simakova*

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

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

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

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



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

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

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

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

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

## Summary

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



## 2.2. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих

А.К. Маркова

## 2.2. Indicator species and ecological groups of mammals

Anastasia Markova

### Морфологическое сходство современных и ископаемых млекопитающих — свидетельство их экологической близости

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

### Основные экологические группы млекопитающих

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

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

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

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

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

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

### **Возможные изменения экологии млекопитающих в течение позднего плейстоцена и голоцена**

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

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

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

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

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

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

**Таблица 2.1.** Экологическая приуроченность современных индикаторных видов млекопитающих

**Table 2.1.** Ecology of modern indicator mammals

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



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

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

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



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

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

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

## Выводы

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

**Summary**

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

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

## 2.3. Проблемы систематики млекопитающих.

### Таксономические замечания

*П.А. Косинцев*

## 2.3. Problems in systematics of mammals.

### Taxonomical remarks

*Pavel Kosintsev*

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

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

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

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

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

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

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

### **Соня-полчок — *Glis glis* L., 1766**

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

### **Группа лесных мышей — *Sylvaemus sylvaticus* s.**

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



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

### Копытные лемминги — род *Dicrostonyx* Gloger, 1841

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### **Барсук — *Meles meles* L., 1758**

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

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

### **Гиена пещерная — *Crocota crocuta spelaea* Goldfuss, 1823**

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

### **Лев пещерный — *Panthera spelaea* Goldfuss, 1810**

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

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

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

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

### **Косули — род *Capreolus* Gray, 1821**

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

### **Бизоны — род *Bison* H. Smith, 1827**

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

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

### **Овцебык — *Ovibos Blainville, 1816***

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

### **Заключение**

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



**Summary**

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

## 2.4. Методика статистического анализа данных

*А.Ю. Пузаченко*

### 2.4. Statistic analysis of database

*Andrei Puzachenko*

#### **Непараметрический многомерный анализ палеоботанических и палеонтологических данных**

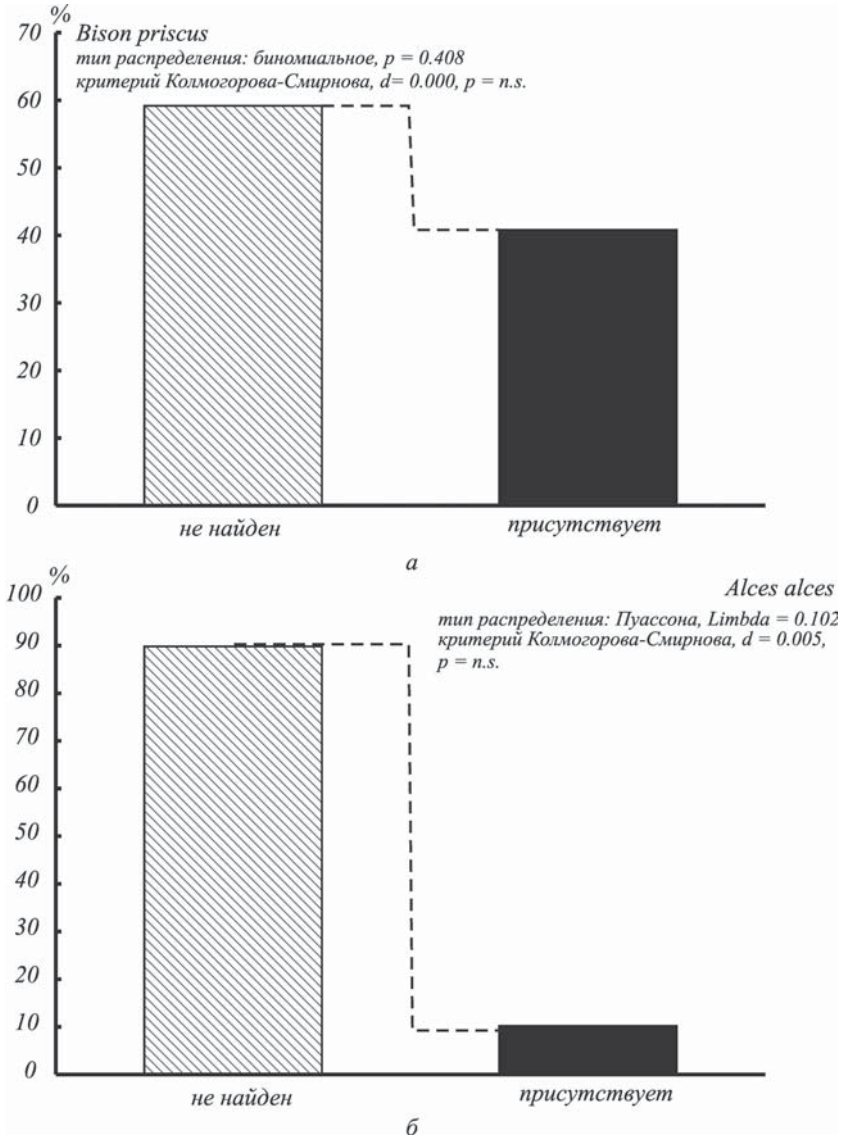
Ключевая методическая задача работы заключалась в обобщении значительных объемов разнородного палеоботанического и палеозоологического материала. При этом промежуточные результаты формального анализа должны были быть понятны «узким» специалистам (палеоботаникам, териологам, геологам и археологам), усилия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

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

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

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

туальных переменных модели МШ<sup>1</sup>; 4) интерпретация виртуальных переменных — осей МШ; 5) классификация палеоместонахождений с использованием кластерного анализа.



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

<sup>1</sup> Традиционно виртуальные переменные в методе МШ называются «осями».

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

### **Исследование распределений палеоданных**

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

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

$$x_i = \frac{x_i - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}} .$$

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

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

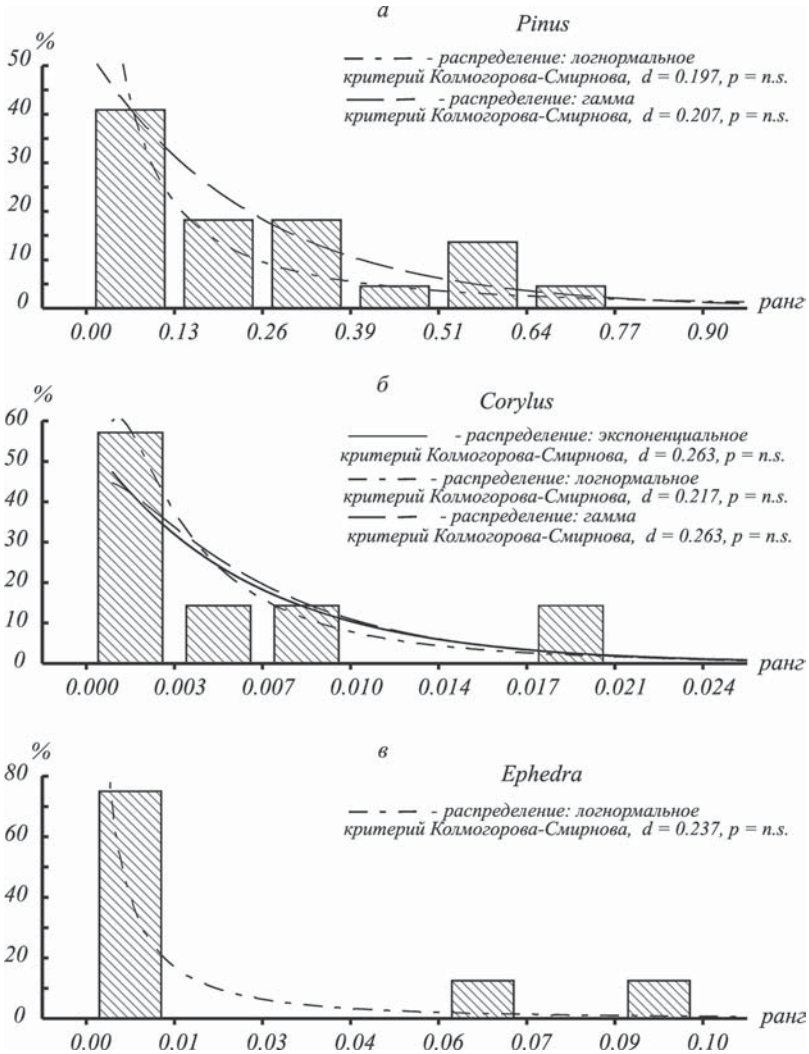
### **Подбор метрики**

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

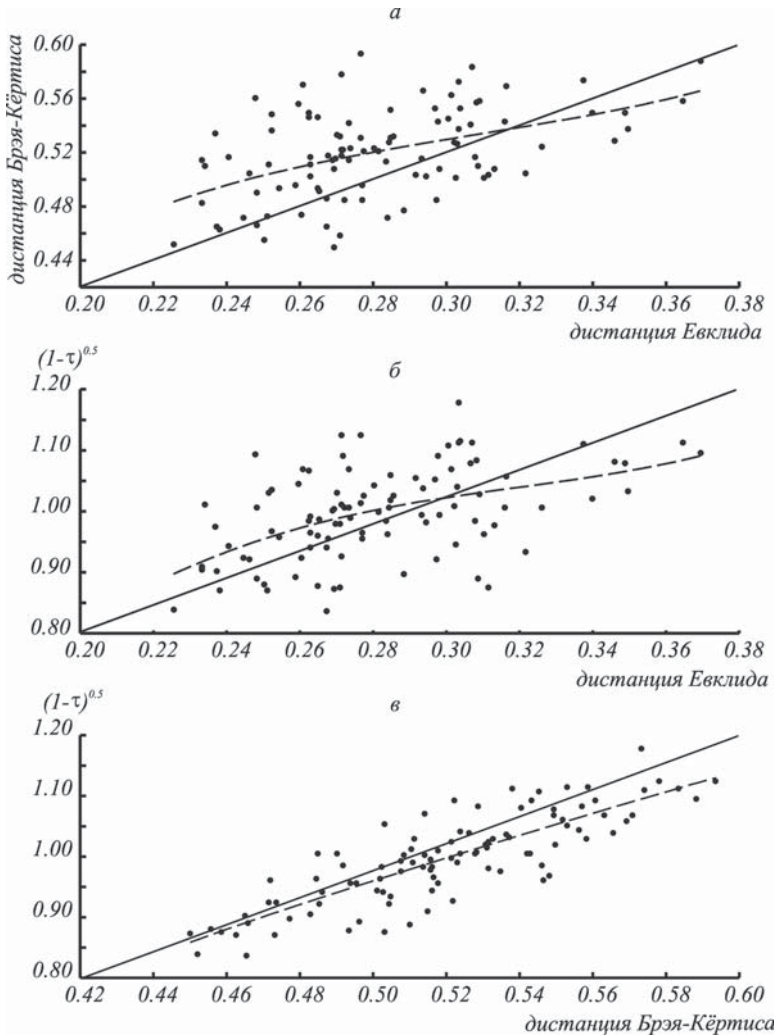
Результаты использования разных метрик представлены на рис. 2.3. Относительно евклидовой дистанции метрика Брэя-Кёртиса увеличивает расстояния между «объектами» в области их низких и средних и занижает в области высоких значений. Аналогичные свойства демонстрирует метрика на основе коэффициента  $\tau$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

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

<sup>2</sup> Метрика на основе коэффициента гамма дает тот же результат.



ку не накладываются. В рамках алгоритма МШ<sup>3</sup> постулируется лишь монотонность функциональной зависимости между исходными и воспроизведенными дистанциями.

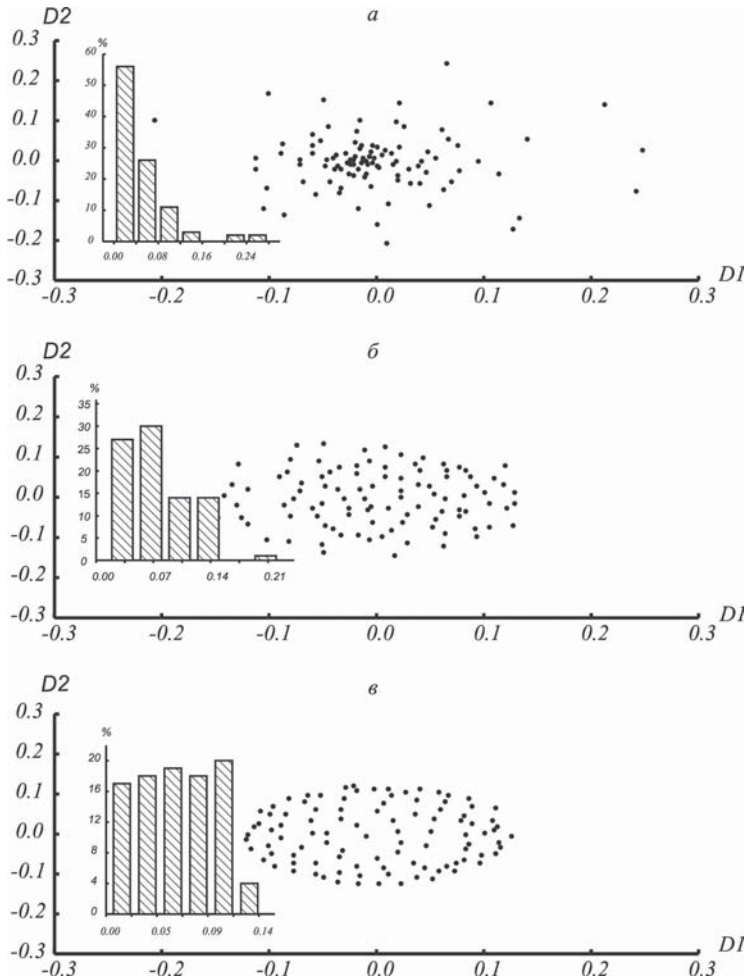


**Рис. 2.3.** Парное сравнение трех метрик: а — дистанция Евклида – дистанция Брэя-Кёртиса; б — дистанция Евклида –  $\tau$  Кендалла; в — дистанция Брэя-Кёртиса –  $\tau$  Кендалла.  
**Fig. 2.3.** Pairwise comparison of three metrics: а — Euclidian distance – Bray-Curtis distance; б — Euclidian distance – Kendall  $\tau$ ; в — Bray-Curtis distance – Kendall  $\tau$ .

<sup>3</sup> Для оценки качества воспроизведения взаимоположения объектов в пространстве осей МШ применяли меру «стресса» Крассела. Начальная конфигурация для неметрического МШ вычислялась в процессе метрического алгоритма МШ (аналог метода главных компонент).

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

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



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

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

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

### **Оптимизация модели многомерного шкалирования**

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

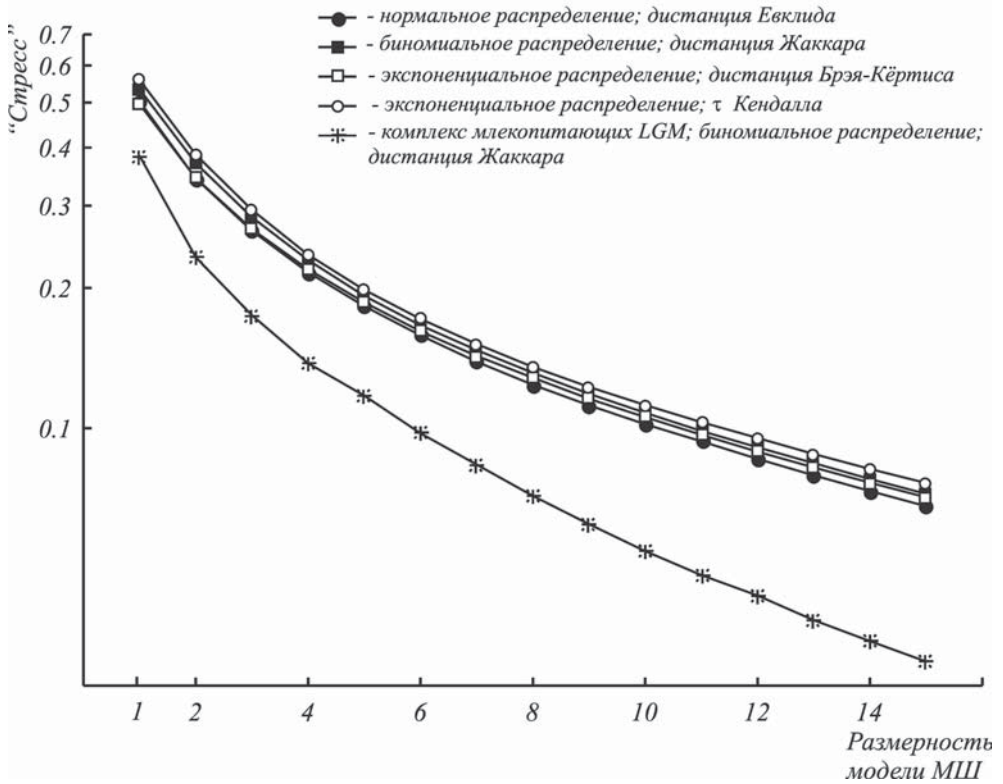
Оценка качества воспроизведения исходных дистанций между объектами в пространстве осей МШ проводится на основе мер «невязки» типа «стресс 1»:

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

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

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

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



**Рис. 2.5.** Изменение значений «стресса» ( $S_i$ ) при разном числе осей МШ (размерность модели МШ) для различных типов распределений и метрик в сравнении с реально наблюдаемыми значениями «стресса» для комплекса млекопитающих LGM.

**Fig. 2.5.** Changing of values of «stress» ( $S_i$ ) with different number of MDS axes for different types of distributions and metrics in comparison with objectively observed values of «stress» for the LGM mammal assemblage.

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

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

**Рис. 2.6.** Результаты применения регрессионной модели в процессе поиска оптимальной размерности МШ на примере комплекса млекопитающих LGM: а — расчетные в регрессионной модели и наблюдаемые значения «стресса»; б — стандартизованная ошибка регрессионной модели.

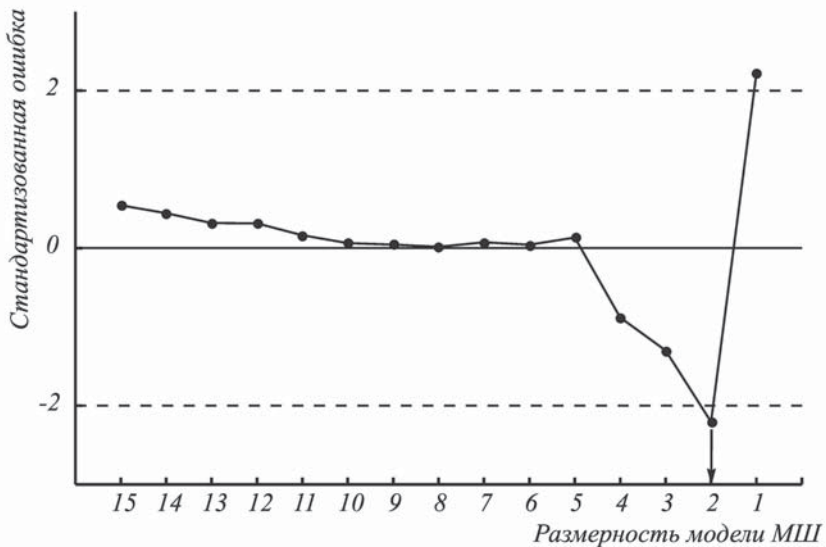
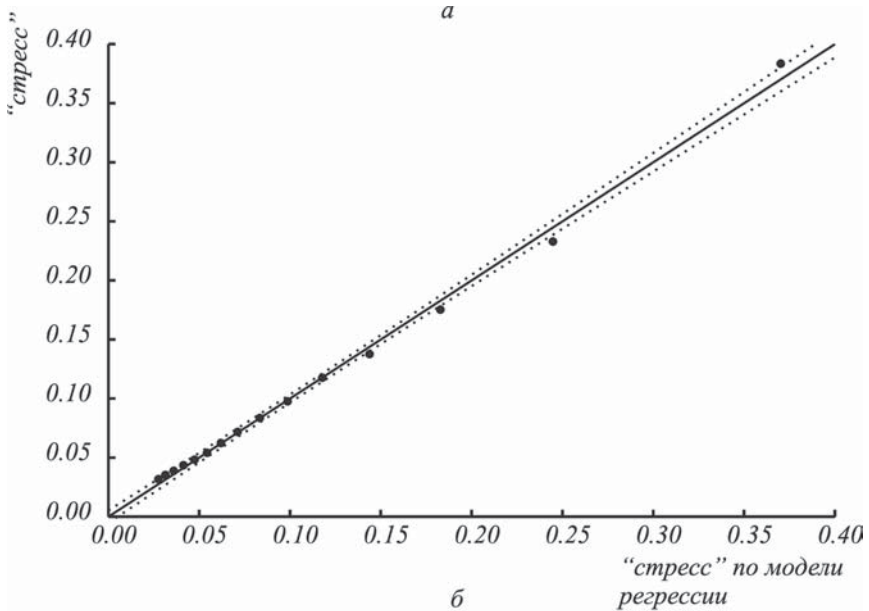
**Fig. 2.6.** The results of using of regression model during the process of optimal MDS dimension search on the example of LGM mammal assemblage: а — calculated values in the regression model, and the observed values of «stress»; б — standardized error of the regression model.

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

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

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

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



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

### **Интерпретация осей МШ**

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

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

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

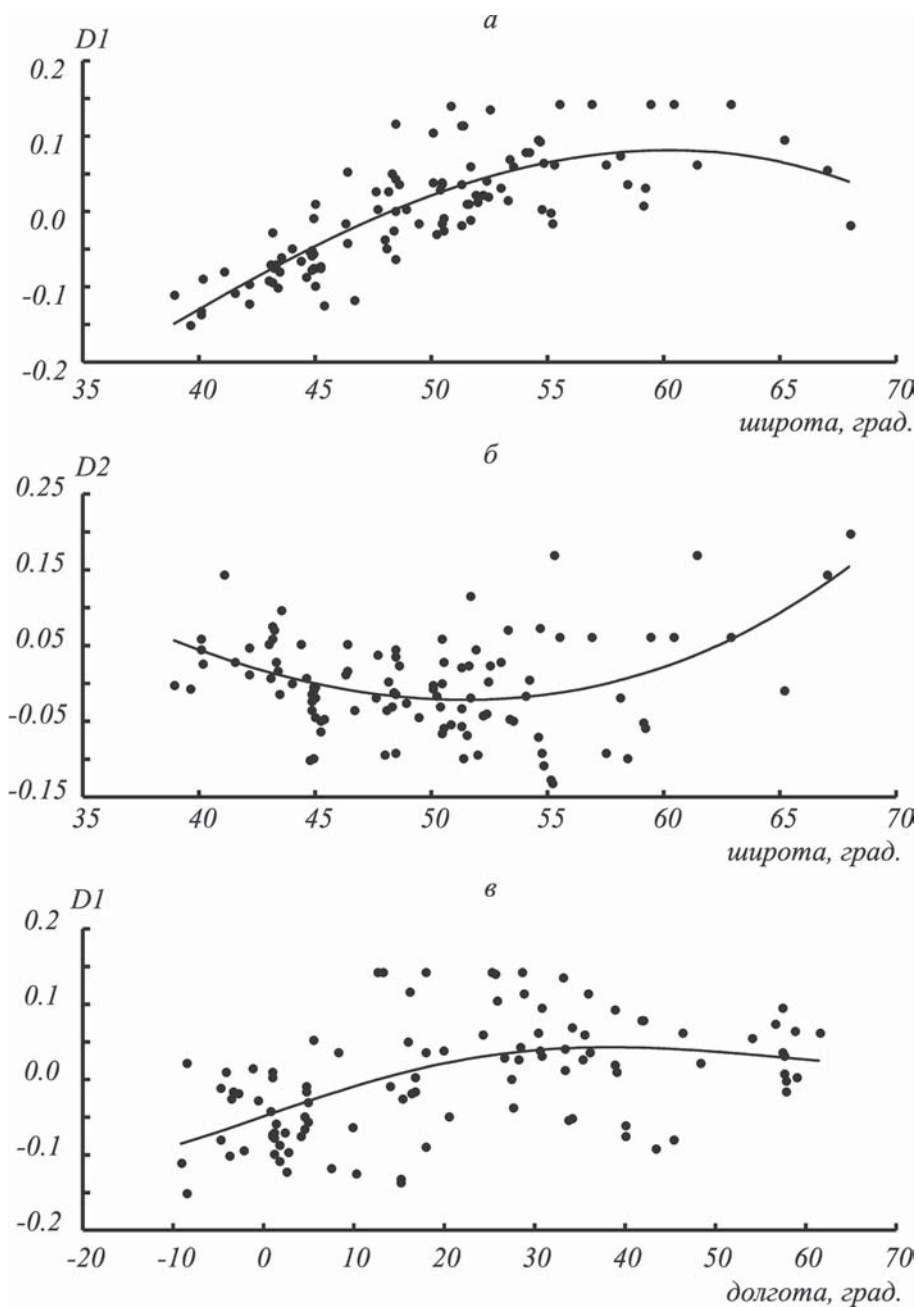
### **Классификация**

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

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

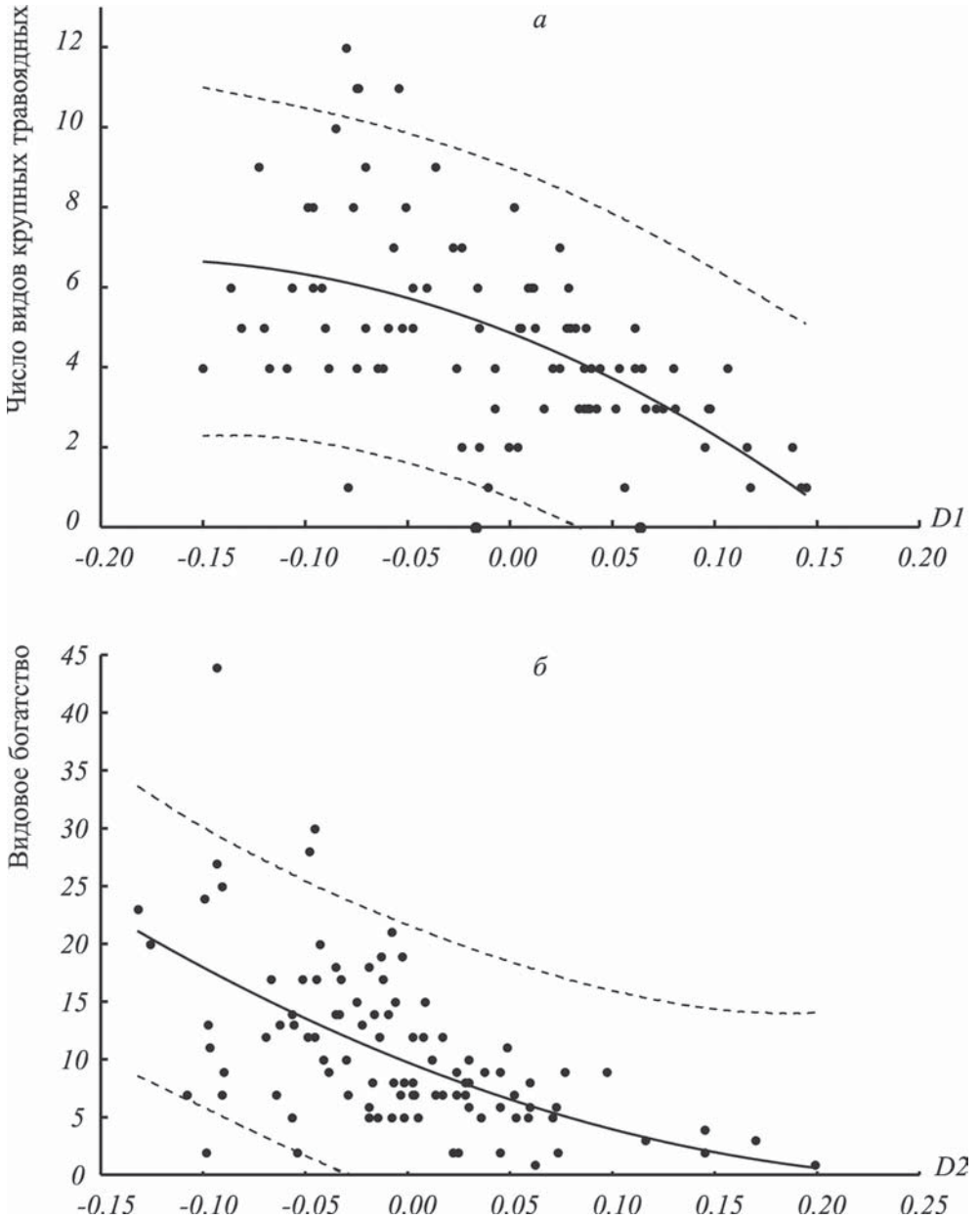
<sup>4</sup>Если распределение дистанций близко к равномерному, при небольшом числе объектов соответствующий график роста межкластерных дистанций приближается к прямой линии.





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

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

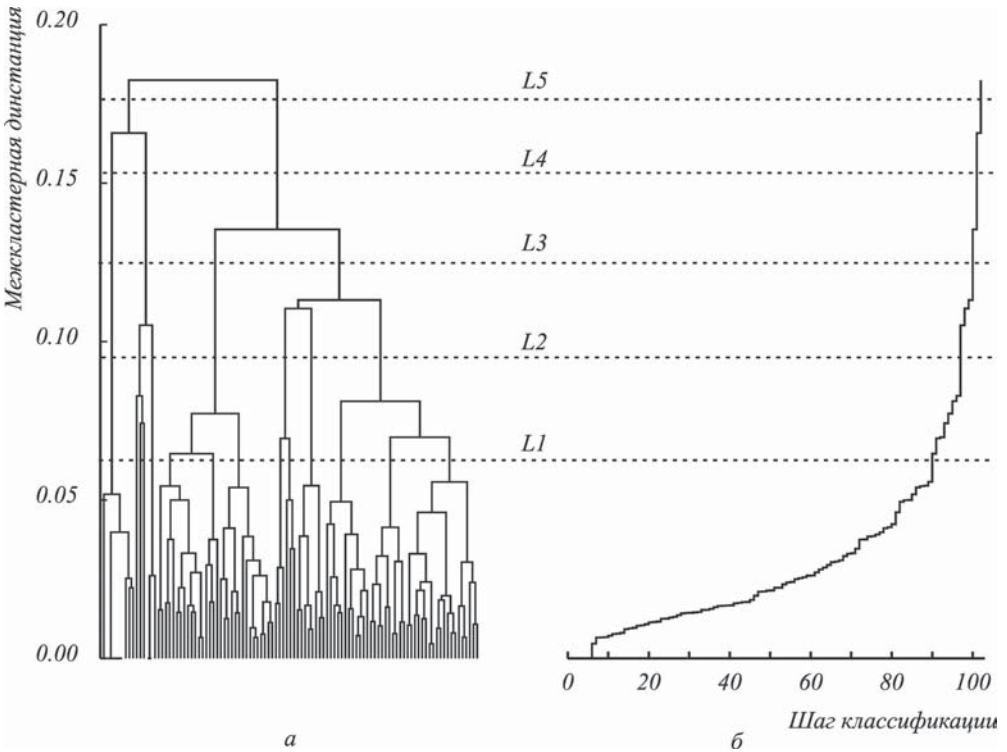


**Рис. 2.8.** Регрессия между показателями видового богатства и осями МШ в LGM: а — число видов травоядных с размерами крупнее сурка; б — видовое богатство.

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

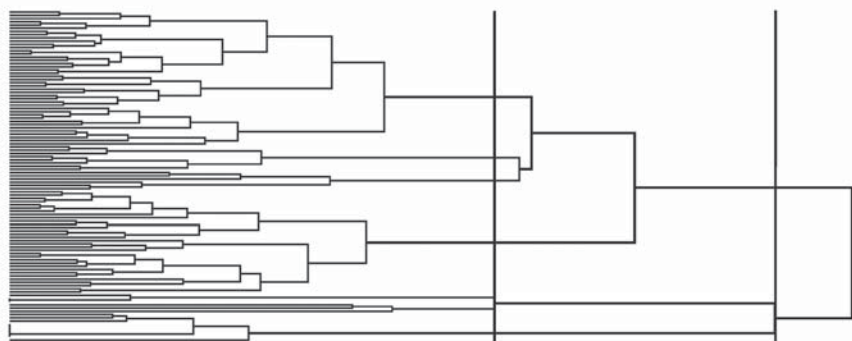
**Рис. 2.10.** Сравнение между наблюдаемыми и расчетными значениями межкластерных дистанций для 103 местонахождений млекопитающих LGM (две оси МШ) и соответствующая дендрограмма (метод UPGMA, метрика Евклида): а — наблюдаемая и расчетная по регрессионной модели ( $y=e^{[A+B\ln(x)]}$ ) межкластерная дистанция;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

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

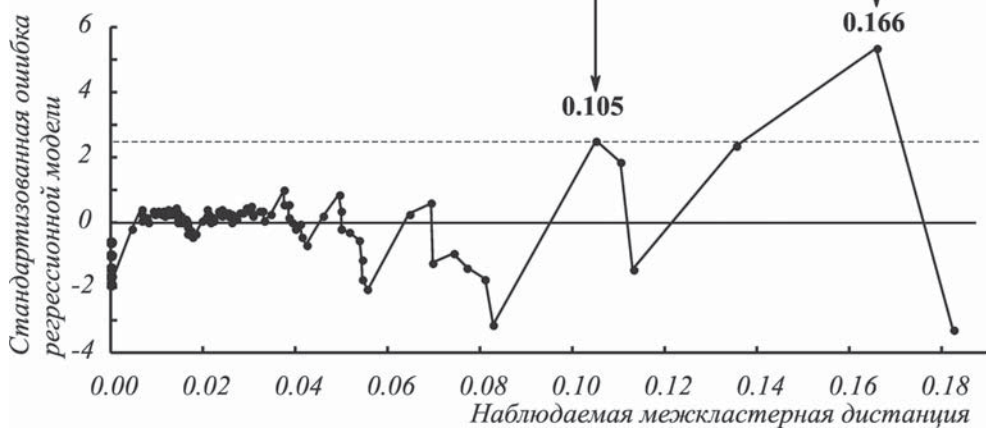
а



б



в



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

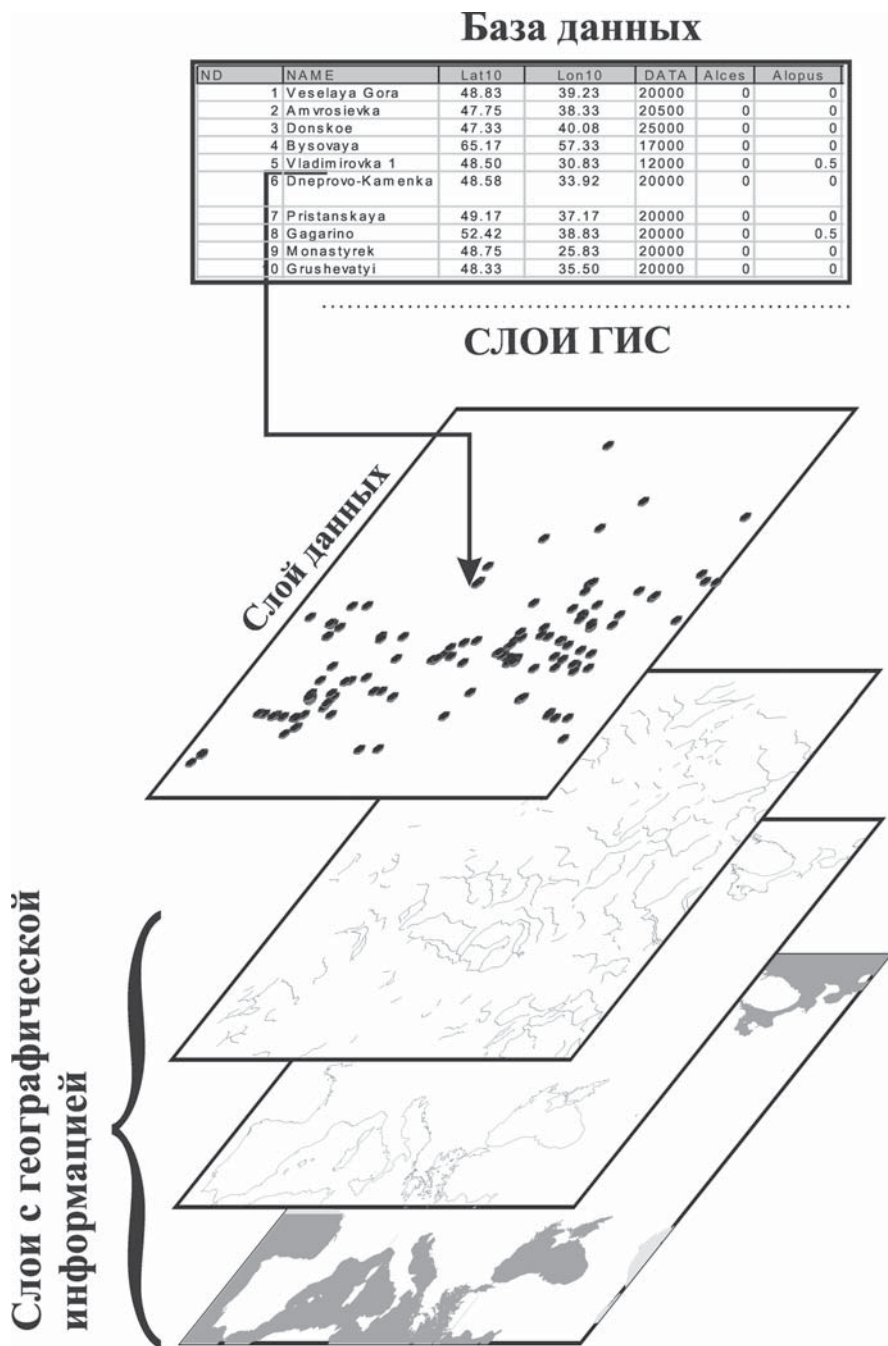
### **Основные источники некорректируемых ошибок**

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

### **Заключение**

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





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

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

## Summary

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

## 2.5. ГИС-технология

А. Ю. Пузаченко

## 2.5. GIS technology

Andrei Puzachenko

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

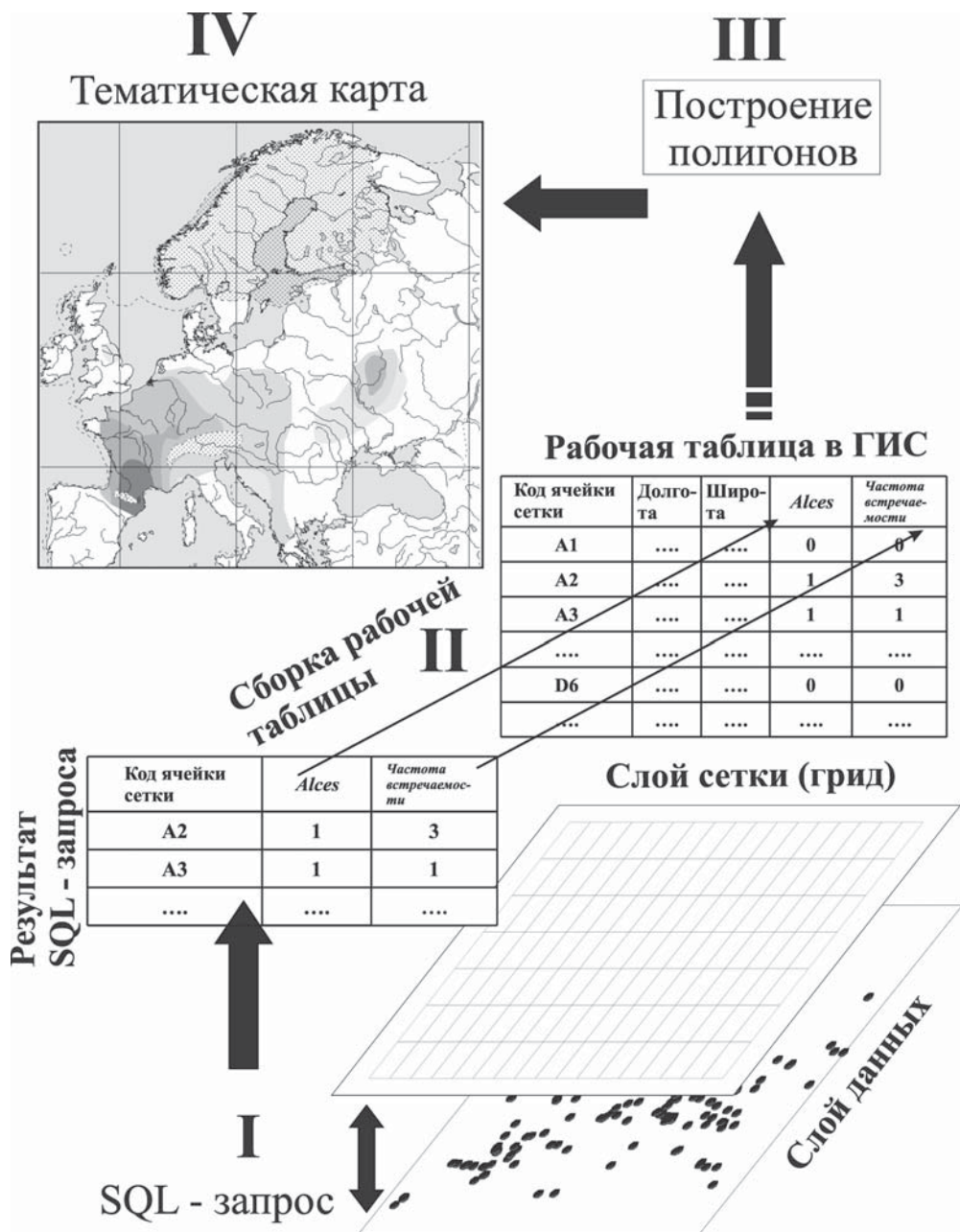
Таблицы баз данных с первичным материалом имели поля с географическими координатами, по которым в среде ГИС каждой строке базы присваивался пространственно локализованный «объект». Кроме слоя с «данными» ГИС включала четыре слоя с «географической информацией», оцифрованные с карт масштаба 1: 20 000 000: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

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

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

Весь картографический материал дан в проекции Голла.

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



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

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

## Summary

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

---

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

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







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

*Иоанна Мол*

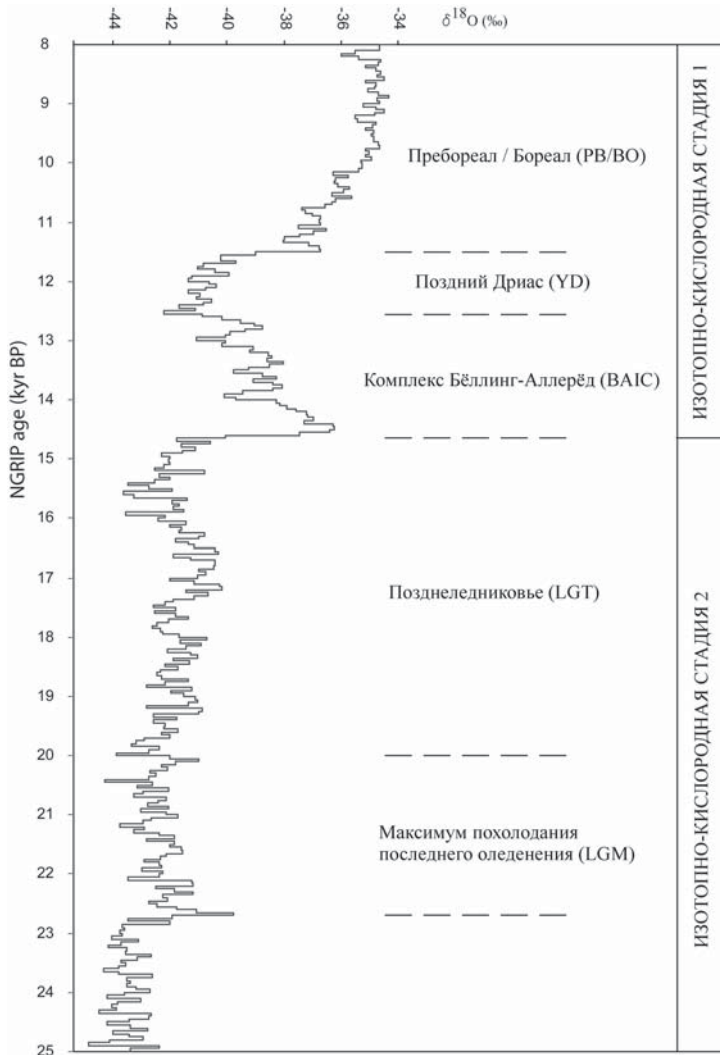
## **Chapter 3. Definition of the time slices. Landscape and climate change during the Last Glaciation in Europe; a review**

*Joanne Mol*

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

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

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



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

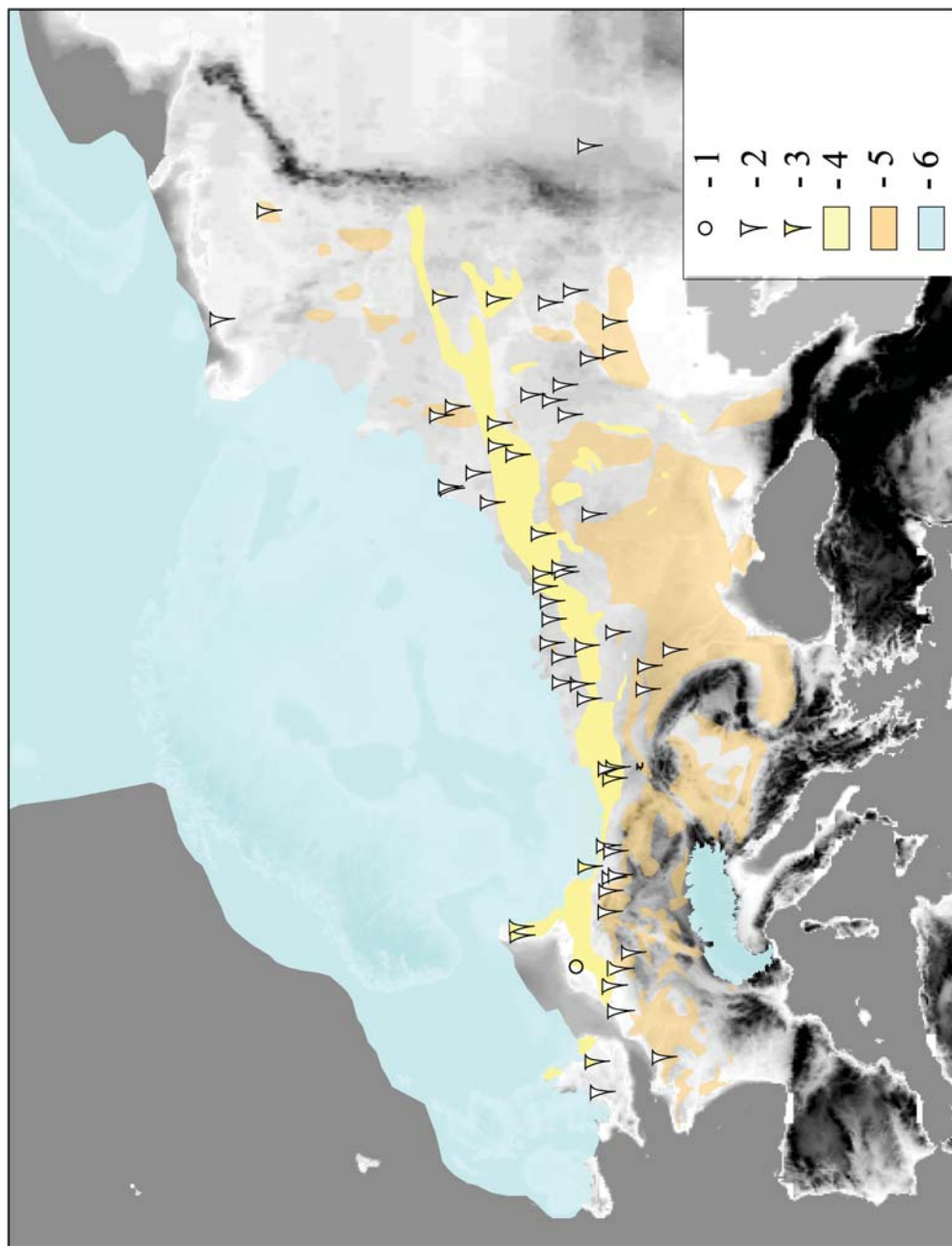
**Fig. 3.1.** General climate trend of the last part of the last glacial according to the NGRIP-ice record (Andersen *et al.*, 2004). The wiggles can be translated into oscillations in the growth and decay of the Greenland ice sheet, as a result of changes in temperature. The time windows that are subject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

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

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

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

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



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

### Временной интервал I: LGM (<=24 – >17тыс. л.н.<sup>5</sup>)

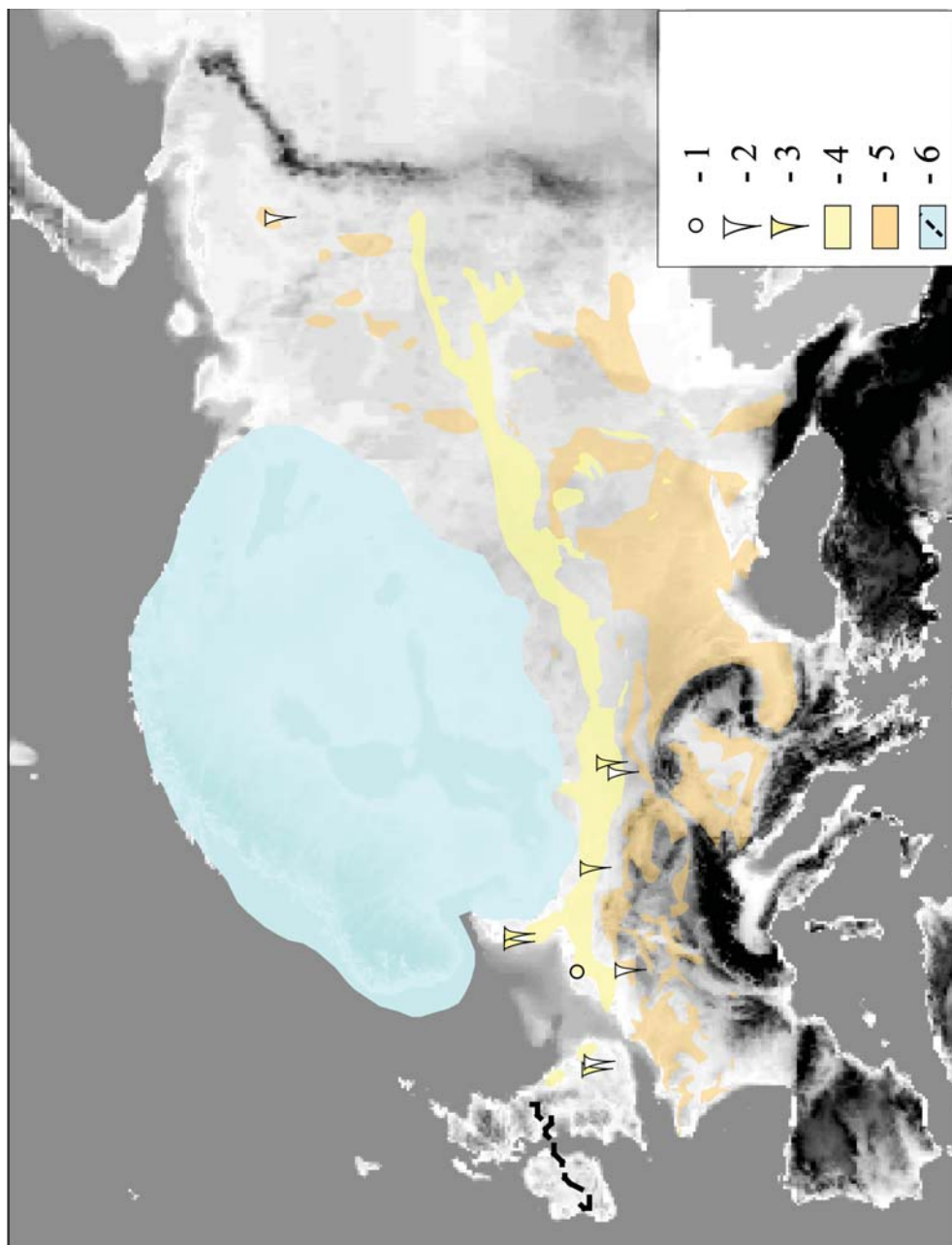
Начало временного интервала I (LGM) четко совпадает с границей между изотопными стадиями 3 и 2 (MIS 2 и 3) (25 тыс. л. н., по Svendsen *et al.*, 1999). Он начинается около 24 тыс. л. н., после периода формирования брянской ископаемой почвы (данные по Восточной Европе), и завершается с началом деградации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

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

<sup>5</sup> Оценка возраста дана радиоуглеродным методом. Даты не калиброваны.

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

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





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

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

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

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

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

---

**Рис. 3.3.** Временной интервал II: свидетельства о размерах ледникового щита и границах вечной мерзлоты 17 тыс. л. н. включают данные об эоловых покровных песках и лессовом покрове: 1 — бугры пучения; 2 — ледяные клинья; 3 — песчаные клинья; 4 — покровные пески; 5 — лёсс; 6 — ледниковый щит (по А.А. Величко, Зеликсон, 2005, и Koster, 2005).

**Fig. 3.3.** Time window II: extent of the ice sheet and permafrost indicators at c. 17 ka including the aeolian coversand and loess belt: 1 — perennial frost mound; 2 — ice wedge cast; 3 — sand wedge cast; 4 — cover sand; 5 — loess; 6 — ice sheet (adapted from Velichko, Zelikson, 2005 and Koster 2005).

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

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

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

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

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

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

Перигляциальные явления включают многочисленные следы морозобойных трещин и песчаных клиньев.

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

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

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

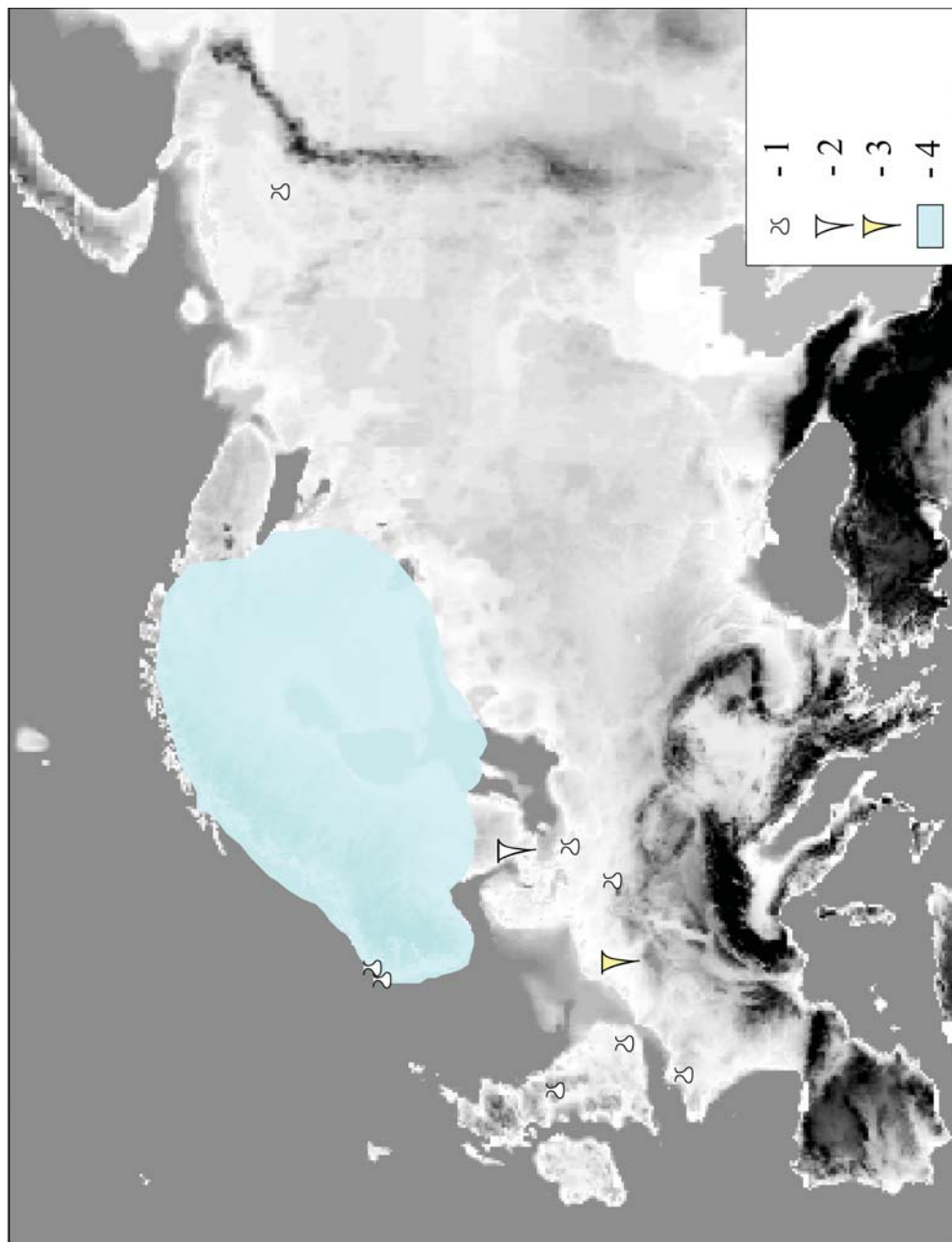
Богато представленные песчаные клинья в глинистых отложениях Польши, возможно, являются индикаторами постепенной аридизации, несмотря на то, что С. Козарский (Kozarski, 1993) рассматривает их как локальный геоморфологический феномен. Предположение о последовательном усилении сухости климата северной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

### **Временной интервал III: межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (BAIC) ( $\leq 12,8 - > 10,9$ тыс. л. н.)**

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

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

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



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

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

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

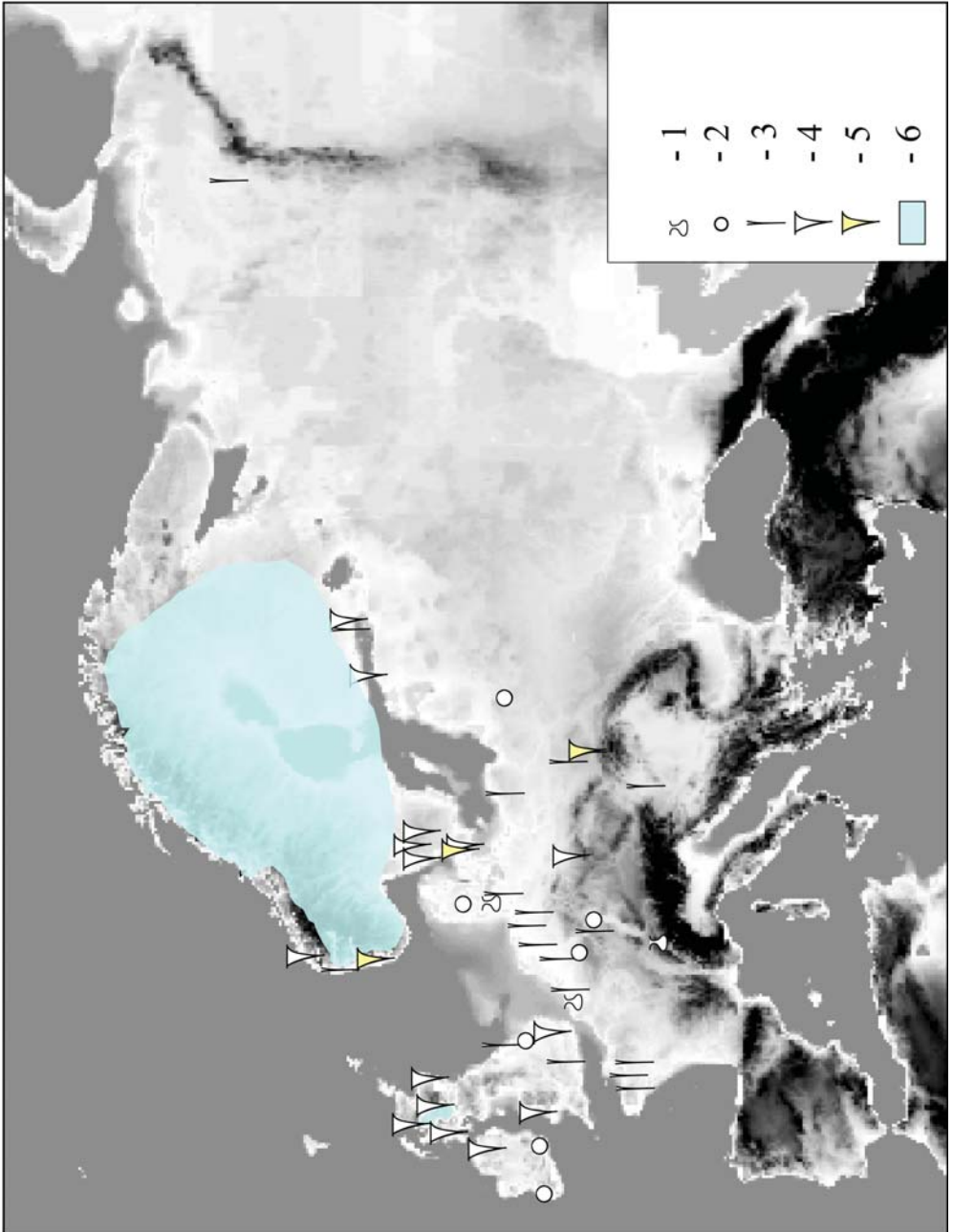
#### **Временной интервал IV: поздний дриас ( $\leq 10,9 - > 10,0$ тыс. л. н.)**

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

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

**Рис. 3.4.** Временной интервал III: размеры ледникового щита в период позднеледниковых межстадиалов (бёллинг–аллерёд). Вечная мерзлота отсутствовала почти на всей территории: 1 — инволюции; 2 — ледяные клинья; 3 — песчаные клинья; 4 — ледниковый щит.

**Fig. 3.4.** Time window III: extent of the ice sheet during the Late glacial interstadial complex. Permafrost was (almost) absent everywhere: 1 — involution; 2 — ice wedge cast; 3 — sand wedge cast; 4 — ice sheet.





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

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

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

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

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

---

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

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

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

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

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

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

### **Заключение**

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

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

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

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

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

---

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

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

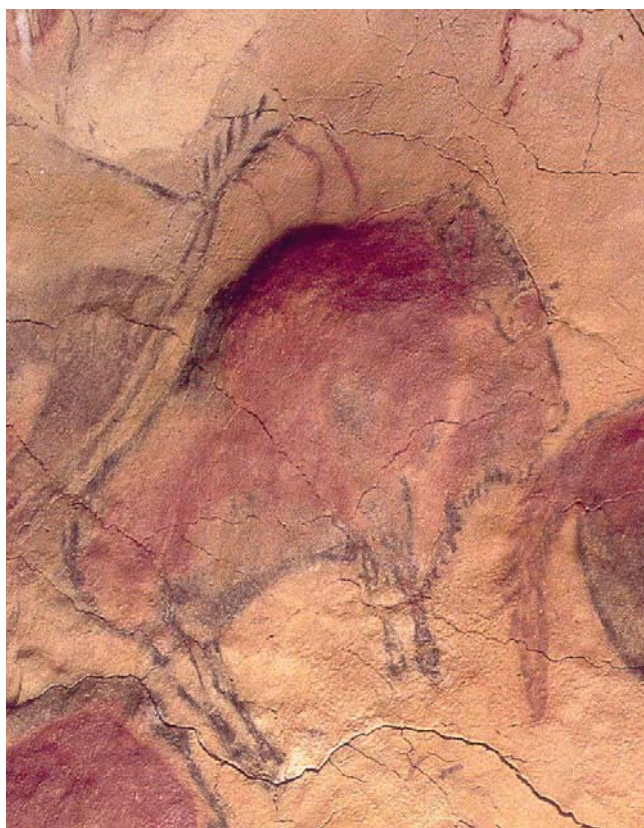
Интервал V (пребореал–бореал: 10,0–8 тыс. л. н.) охватывает начало голоценового межледникового. В это время на территории Европы происходит восстановление растительного покрова (в т.ч. лесов) и постепенное окончательное исчезновение покровного оледенения.

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

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

## Summary

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



## **Глава 4. Комплексы млекопитающих Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене ( $\leq 24 - \geq 8$ тыс. л. н.)**

### **Chapter 4. Mammal assemblages of Europe during the Pleistocene – Holocene transition ( $\leq 24 - \geq 8$ kyr BP)**

#### **4.1. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) ( $\leq 24 - \geq 17$ тыс. л. н.)**

*А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко*

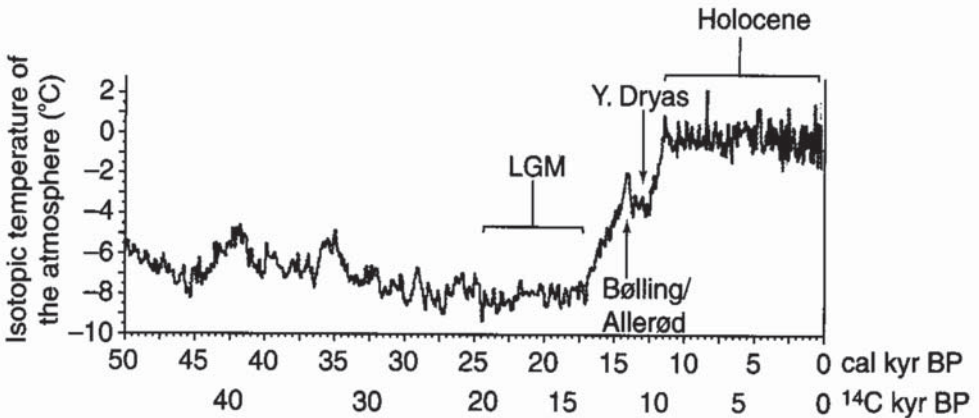
#### **4.1. Mammal assemblages during the Last Glacial Maximum (LGM) ( $\leq 24 - \geq 17$ kyr BP)**

*Anastasia Markova and Andrei Puzachenko*

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

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

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



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

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

<sup>7</sup> Эти данные рассмотрены в гл. 3.



## Материалы и методы

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

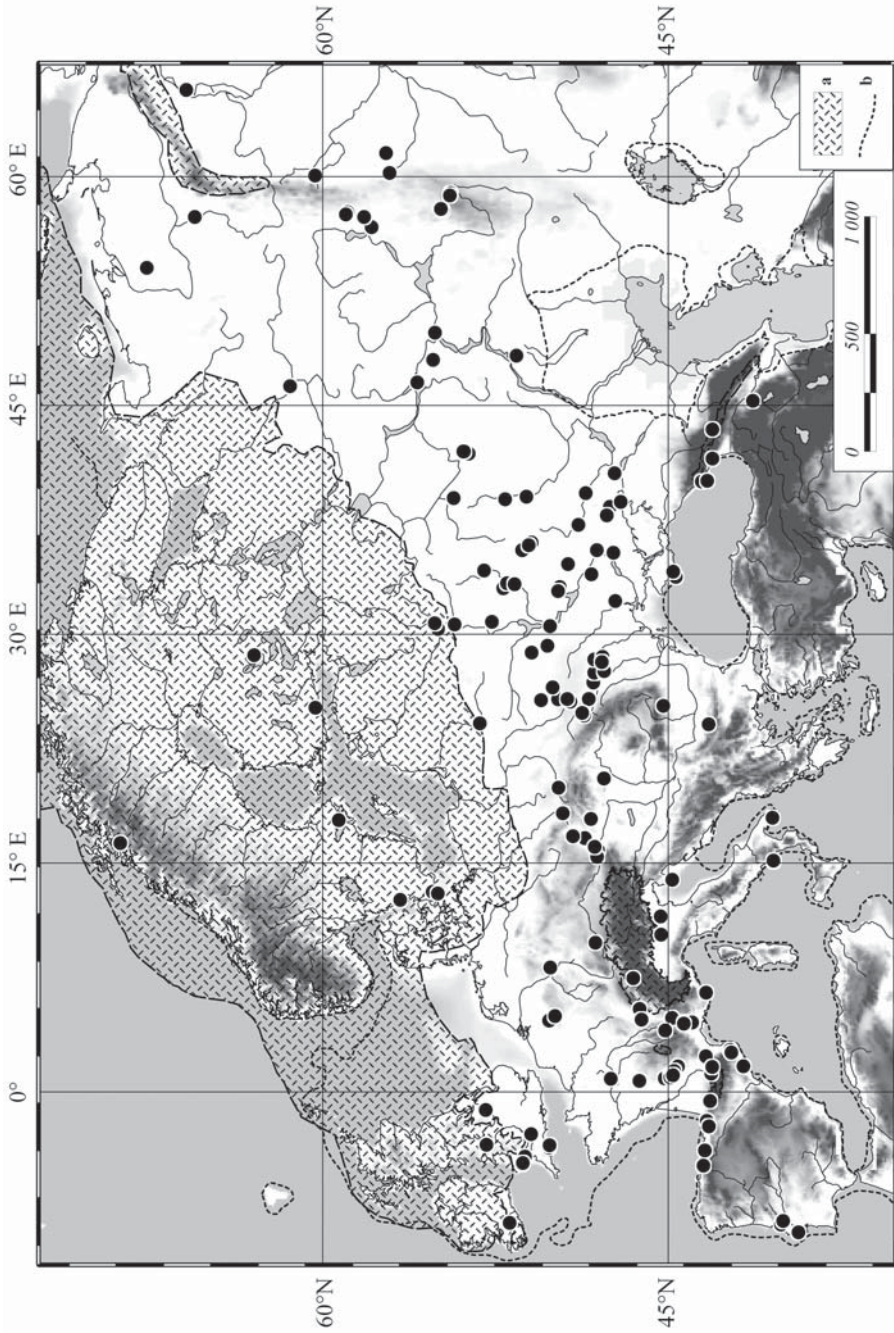
Местонахождения млекопитающих LGM распространены на территории Европы неравномерно. Большинство местонахождений обнаружено на территориях Франции, северной Испании, Германии, Великобритании, Чехии, Венгрии и в Восточной Европе. Север Европы, а также европейский юг плохо обеспечены териологическими данными,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

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

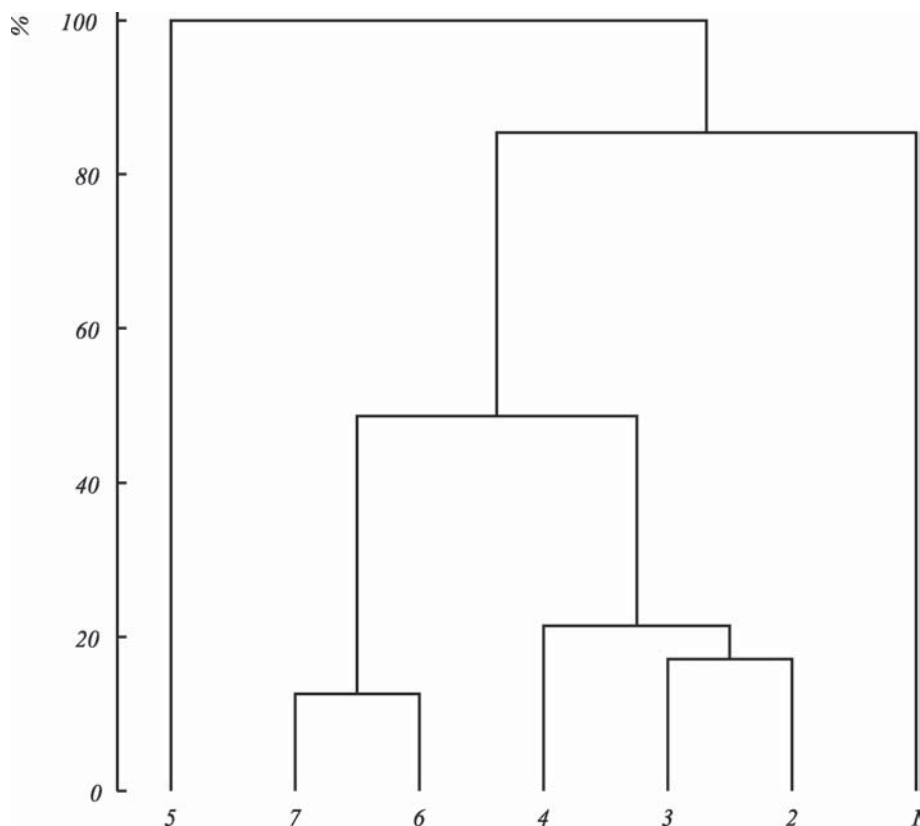
В результате классификации было получено семь кластеров (рис. 4.3), отражающих специфику фаун разных регионов Европы. Особенности видового состава фаун млекопитающих, относящихся к каждому из кластеров, позволяют выделить основные териокомплексы Европы, относящиеся к максимальному похолоданию последнего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

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

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



**Рис. 4.2.** Местонахождения млекопитающих, относящиеся к LGM, датированные радиоуглеродным методом ( $\leq 24 - \geq 17$  тыс. л. н.): а — покровные и горные ледники; б — береговая линия.  
**Fig. 4.2.** Last Glacial Maximum mammal localities dated by  $^{14}\text{C}$  between  $\leq 24$  and  $\geq 17$  kyr BP: a — ice-sheets and mountain glaciers; b — coast line.



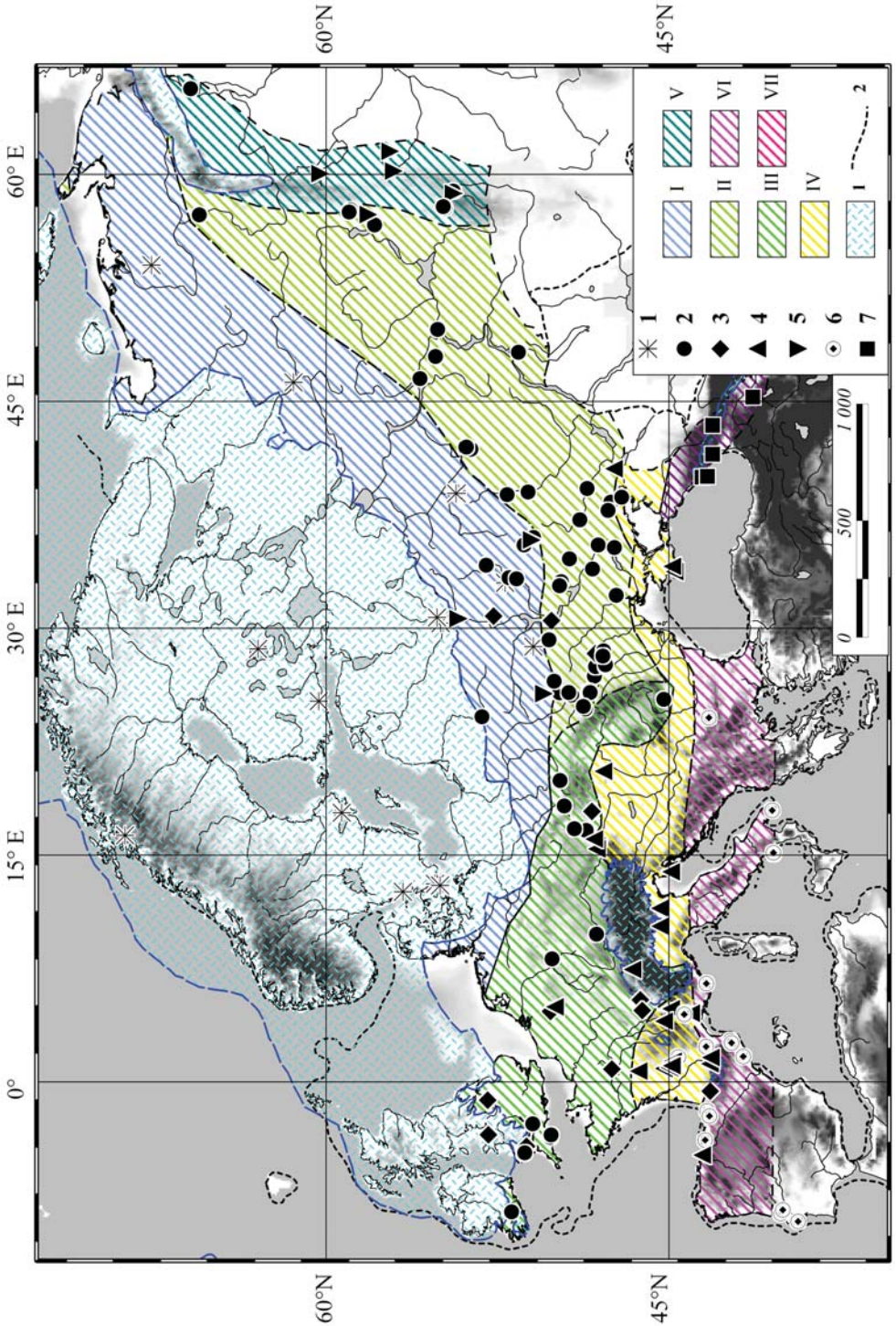
**Рис. 4.3.** Результаты классификации местонахождений млекопитающих (метод UPMGA).  
**Fig. 4.3.** The result of classification of mammal localities (UPMGA method).

### I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундры (кластер 1)

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

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





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

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

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

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

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

**Таблица 4.1.** Индикаторные виды млекопитающих, относящиеся к разным кластерам (комплексам). Встречаемость таксонов в кластере приведена в %.

Максимальная достоверность оценена критерием  $\chi^2$  с  $p \leq 0,05$

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

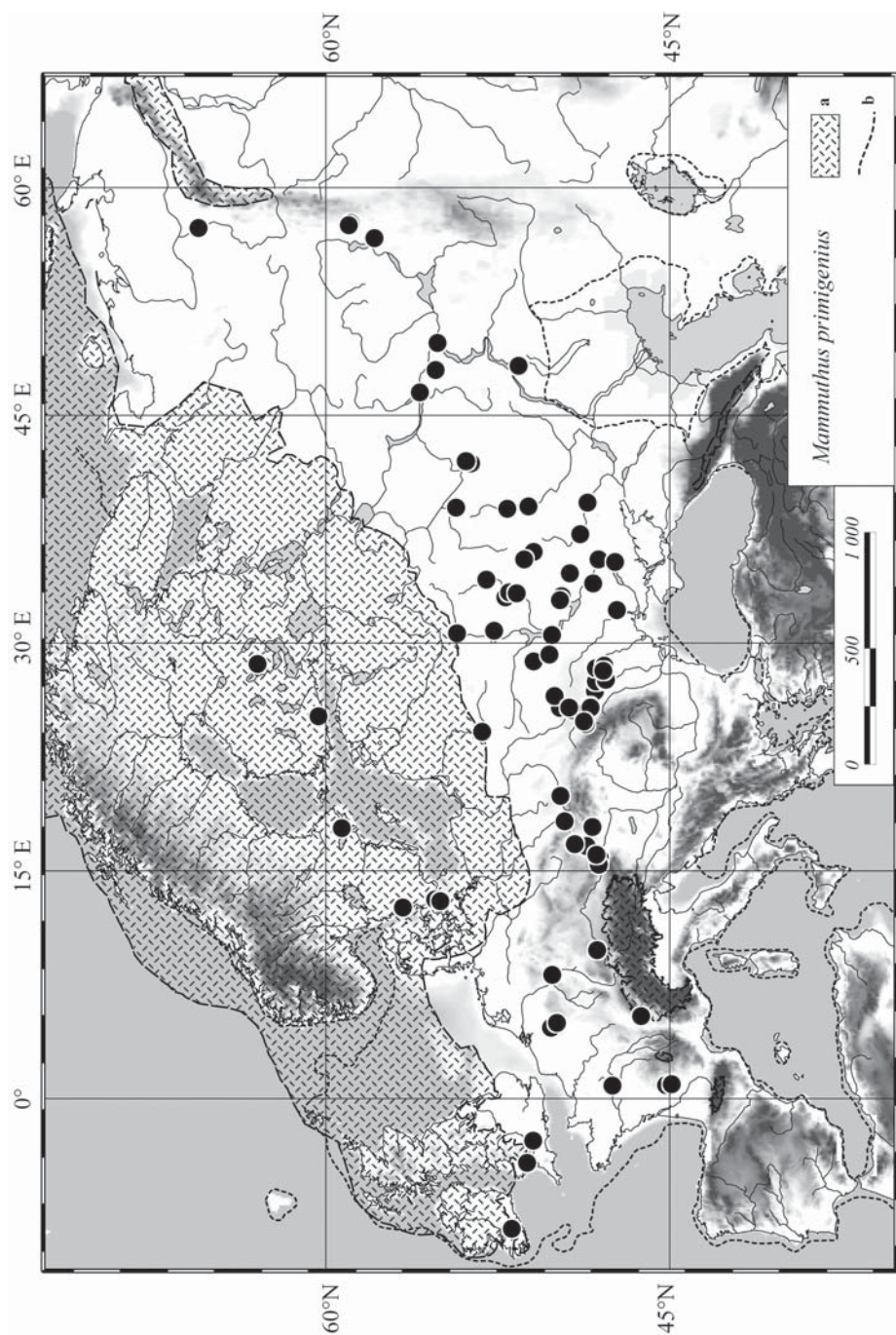


Рис. 4.5. Местонахождения мамонта *Mammuthus primigenius*, относящиеся к LGM. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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



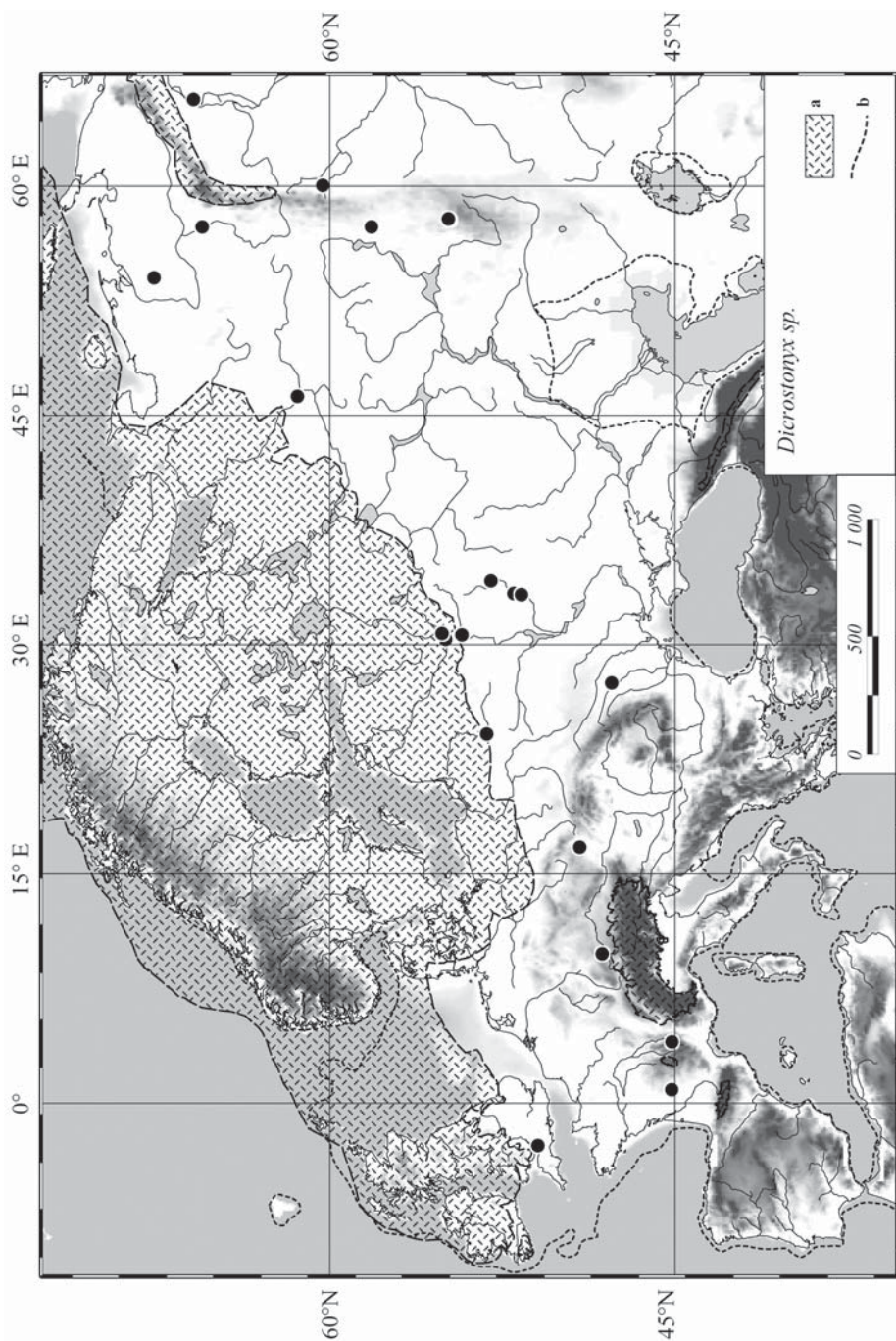


Рис 4.6. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostopyx* sp., относящиеся к LGM.  
Fig. 4.6. Collar lemming *Dicrostopyx* sp. in LGM localities.

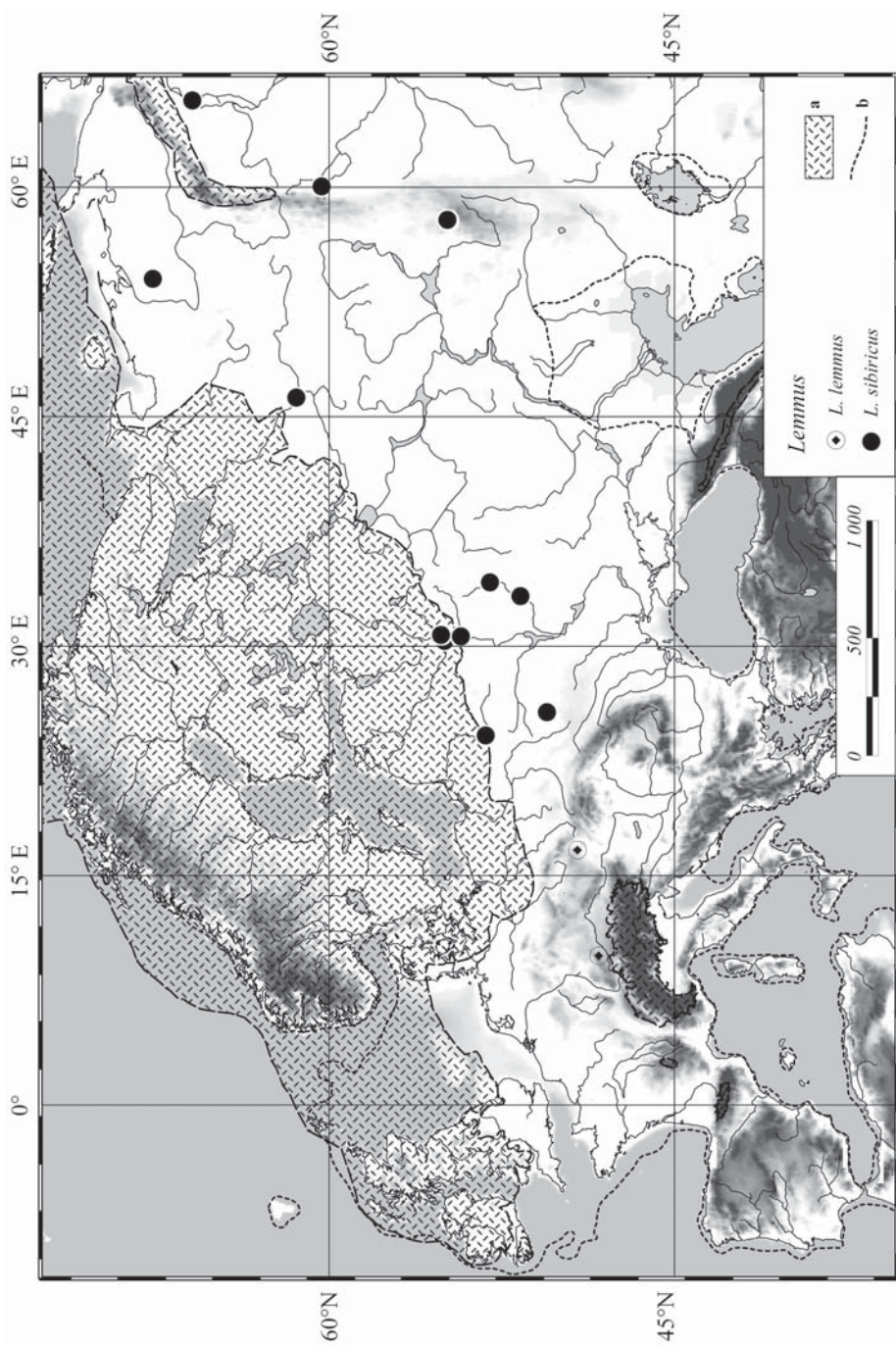


Рис. 4.7. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus*, относящиеся к LGM.  
 Fig. 4.7. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* in LGM localities.



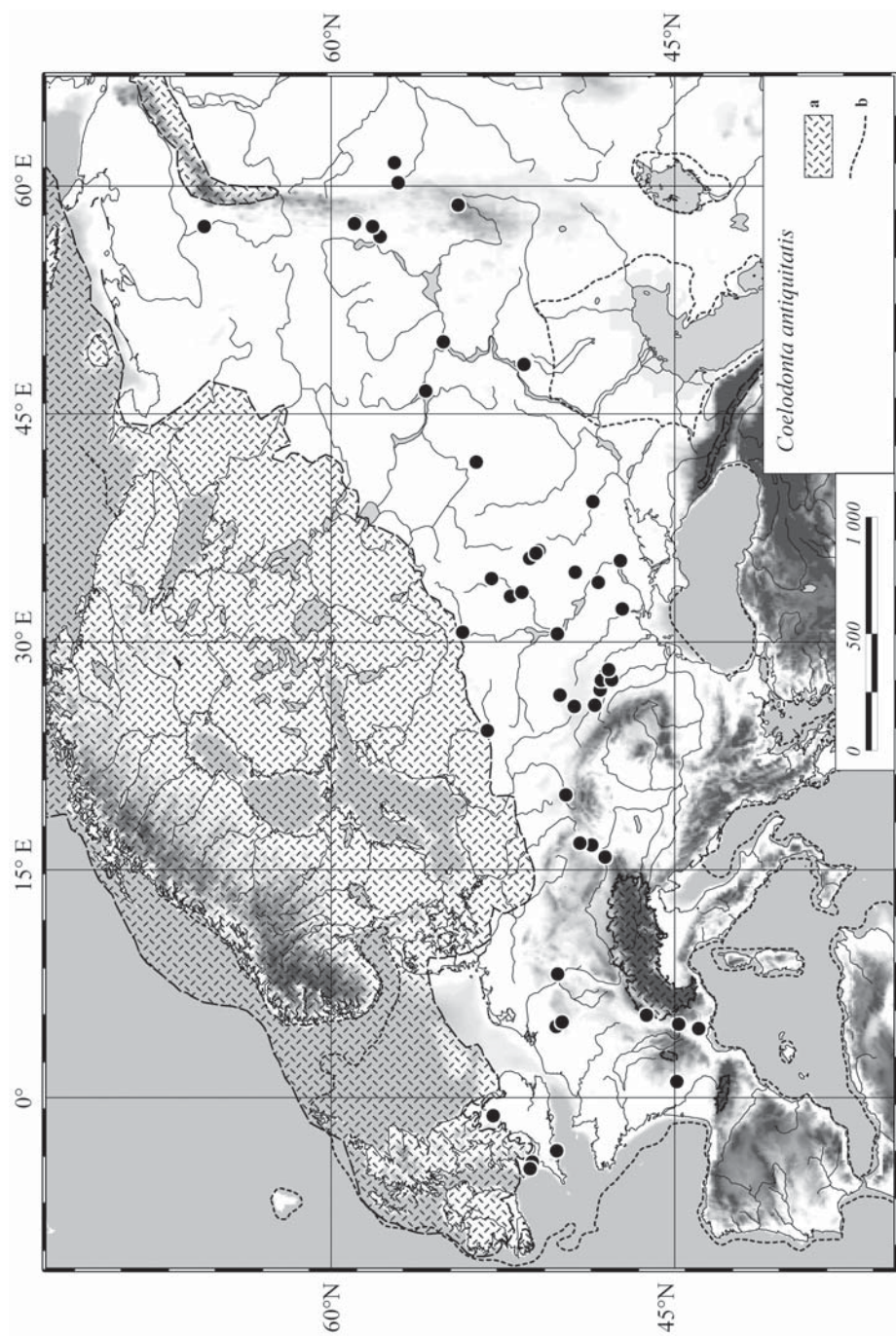


Рис. 4.8. Местонахождения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis*, относящиеся к ЛГМ.  
Fig. 4.8. *Coelodonta antiquitatis* in LGM localities.

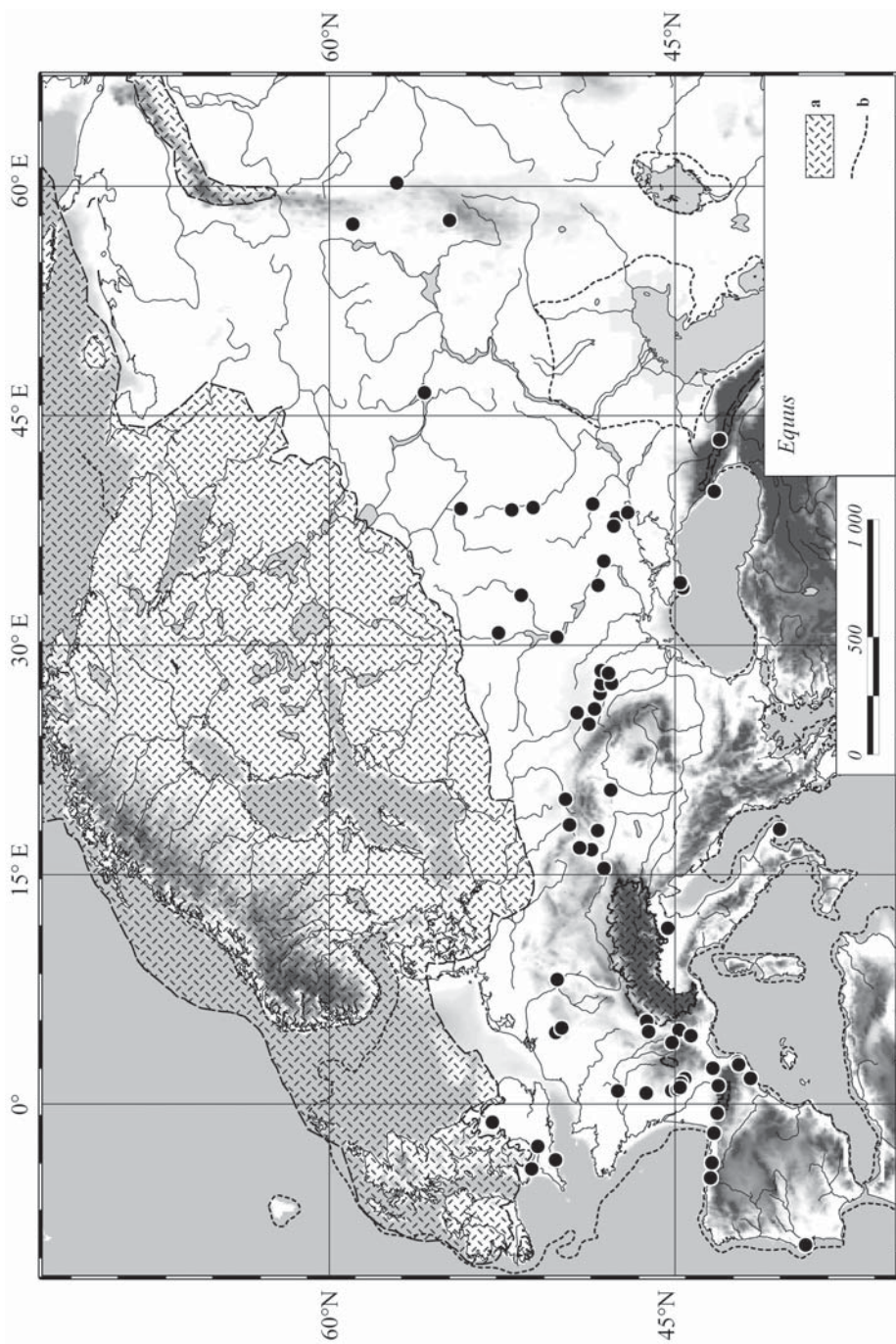


Рис. 4.9. Местонахождения лошади *Equus*, относящиеся к LGM  
 Fig. 4.9. Horse *Equus* in LGM localities.



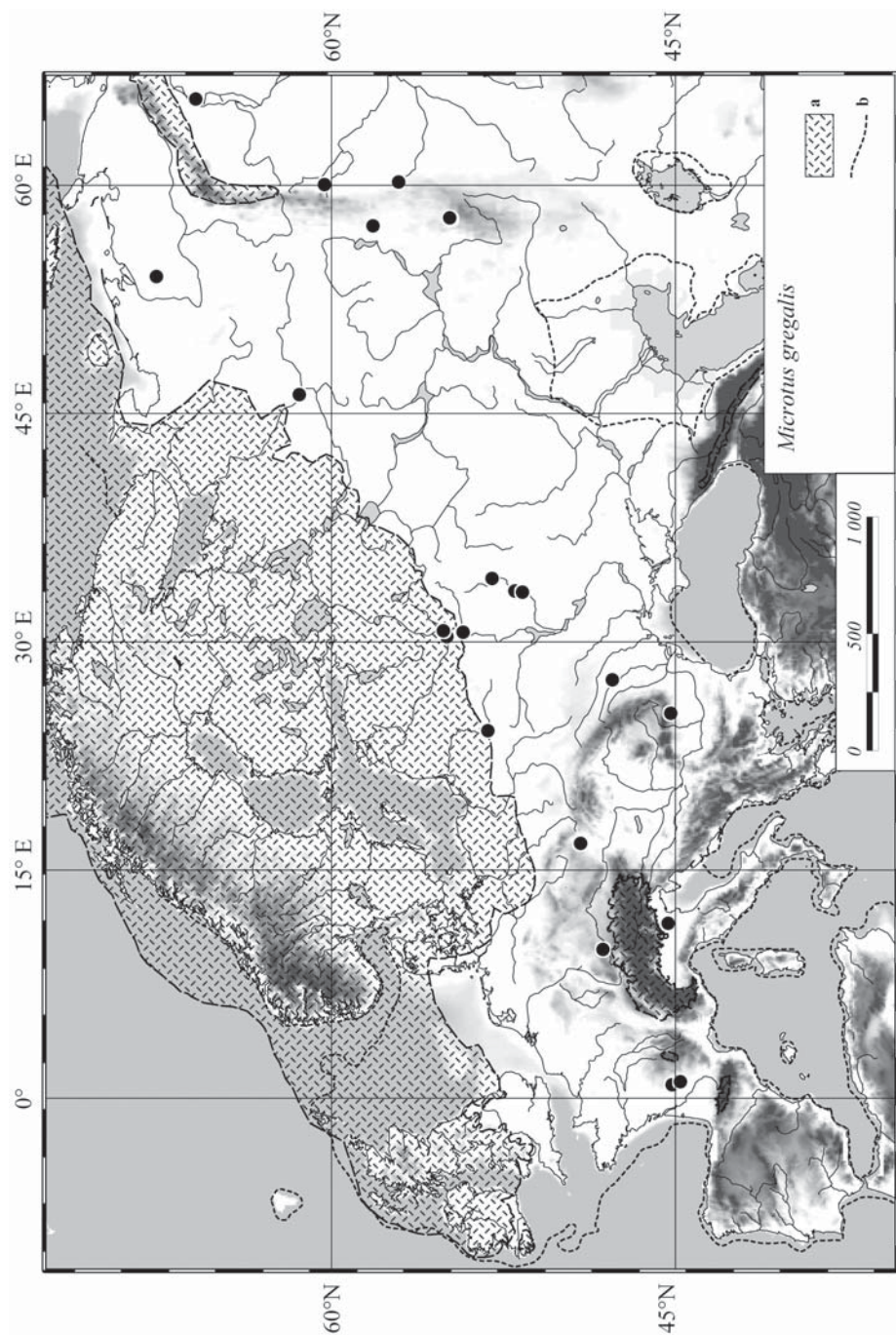


Рис. 4.10. Местонахождения узкозачерпной полевки *Microtus gregalis* в местонахождениях, относящихся к LGM.

Fig. 4.10. *Microtus gregalis* in LGM localities.

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

### III. Комплекс млекопитающих перигляциальной лесостепи (кластер 3)

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

### IV. Южный вариант перигляциальной лесостепи (кластер 4)

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## VI. Средиземноморский горный лесостепной комплекс (кластер 6)

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

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

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

## VII. Кавказский лесной горный комплекс (кластер 7)

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

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

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

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

### Географические вариации видового богатства млекопитающих

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

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

### Выводы

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

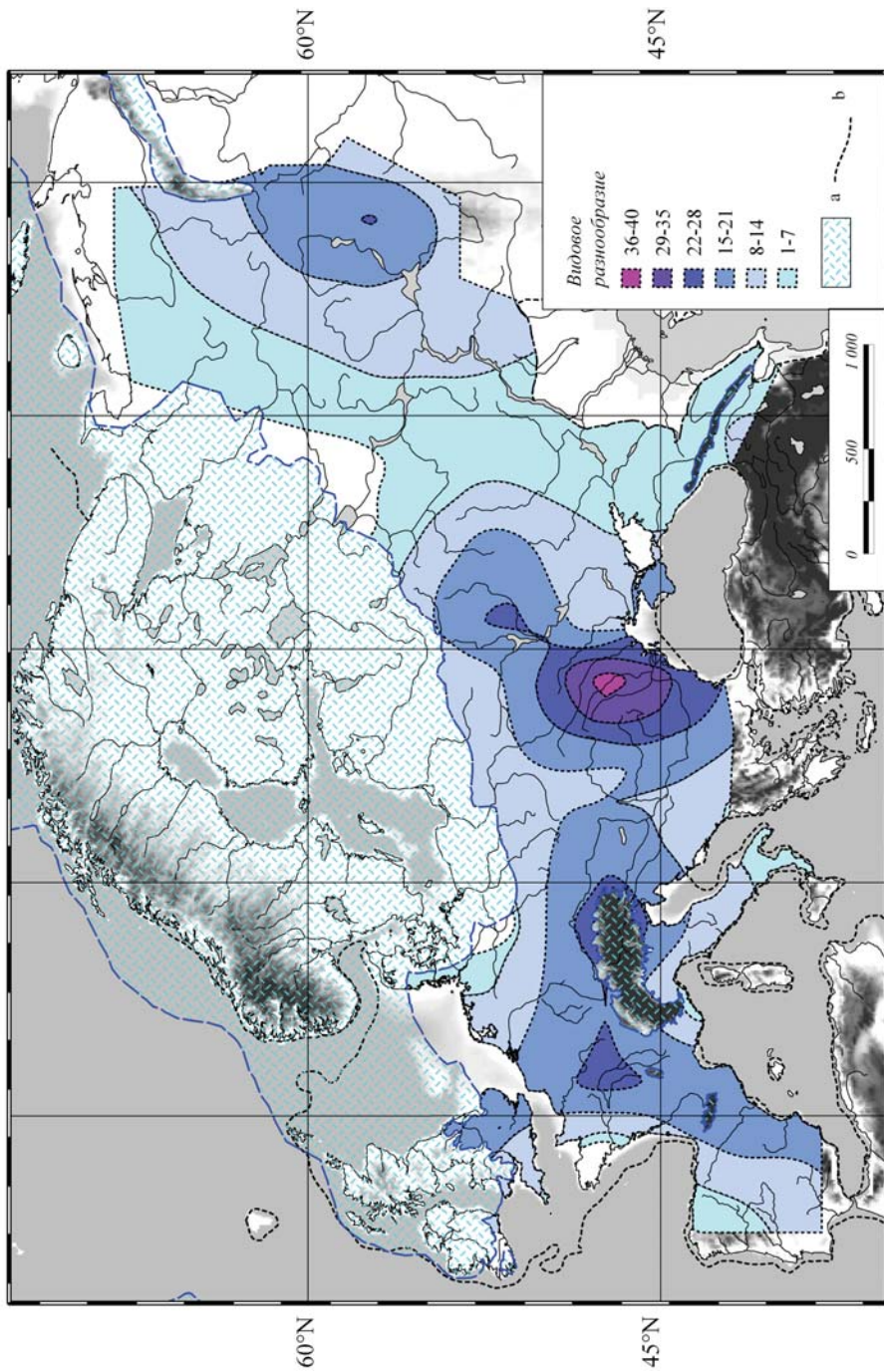


Рис. 4.11. Видовое богатство млекопитающих в LGM.

Fig. 4.11. LGM mammal species richness.



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

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

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

## Summary

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

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

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



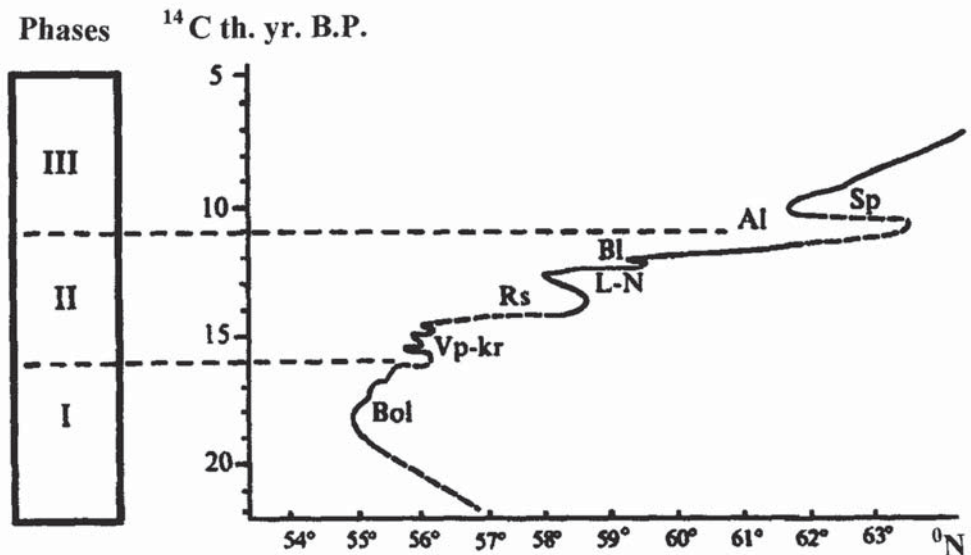
## 4.2. Комплексы млекопитающих позднеледниковья (Late Glacial transition — LGT) (<17 – >=12,4 тыс. л. н.)

*А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко*

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

*Anastasia Markova and Andrei Puzachenko*

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



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

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

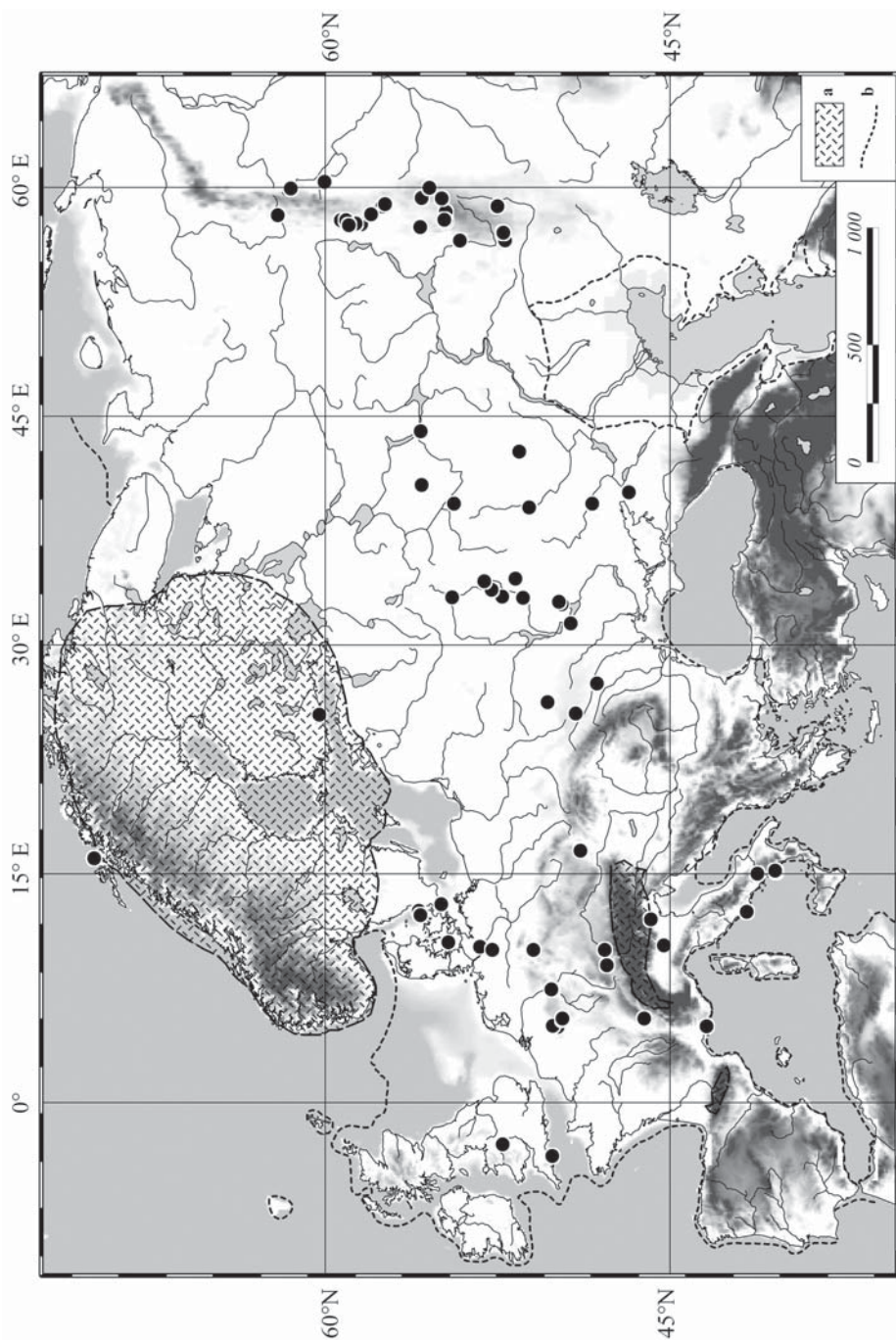


Рис. 4.13. Местонахождения позднеледникового (LGT); а — ледниковый щит и горные оледенения; б — береговая линия.  
 Fig. 4.13. LGT localities; a — ice-sheet and mountain glaciers; b — coast line.

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

### **Материалы и методы**

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

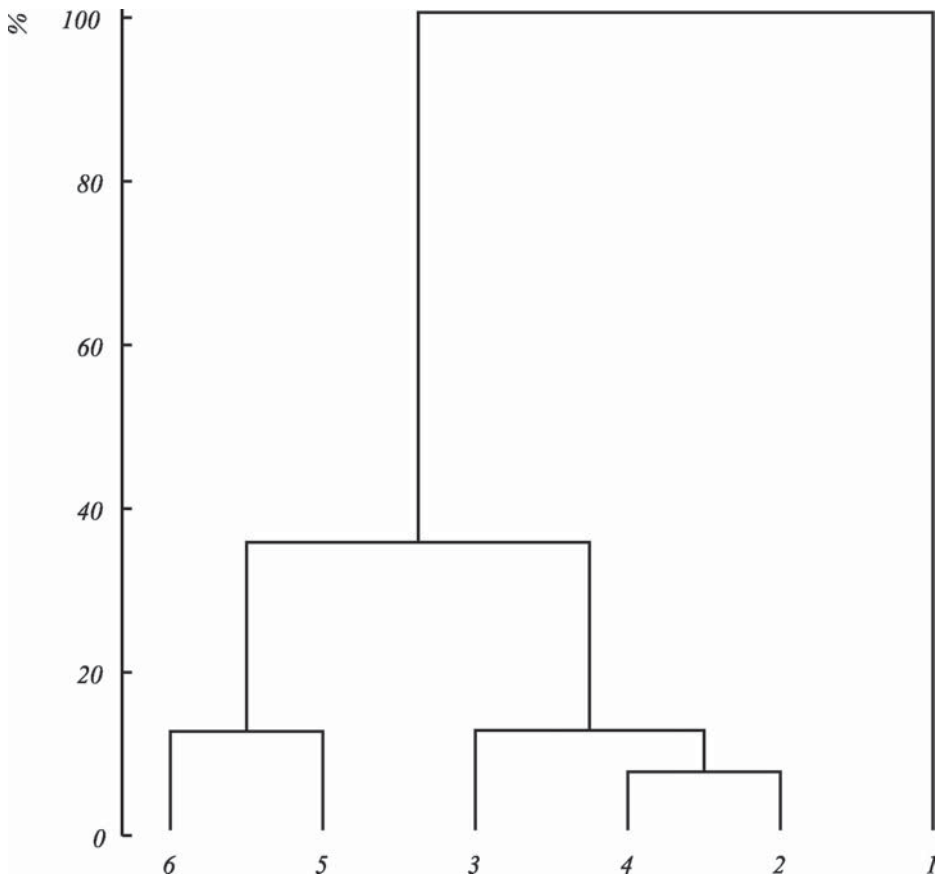
Местонахождения позднеледниковья более редки, чем местонахождения предыдущего интервала (LGM). Нужно отметить, однако, что позднеледниковье (LGT) продолжалось ~4,6 тыс. лет, в то время как LGM ~7 тыс. лет, т.е. LGT было короче более чем в полтора раза. На карте местонахождений видно, что большинство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

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

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

### **Ареалы и комплексы млекопитающих позднеледниковья (LGT)**

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



**Рис. 4.14.** Шесть основных кластеров, полученных по териологическим материалам позднеледниковья (LGT). Седьмой кластер включает лишь 3 местонахождения и не показан на рисунке.

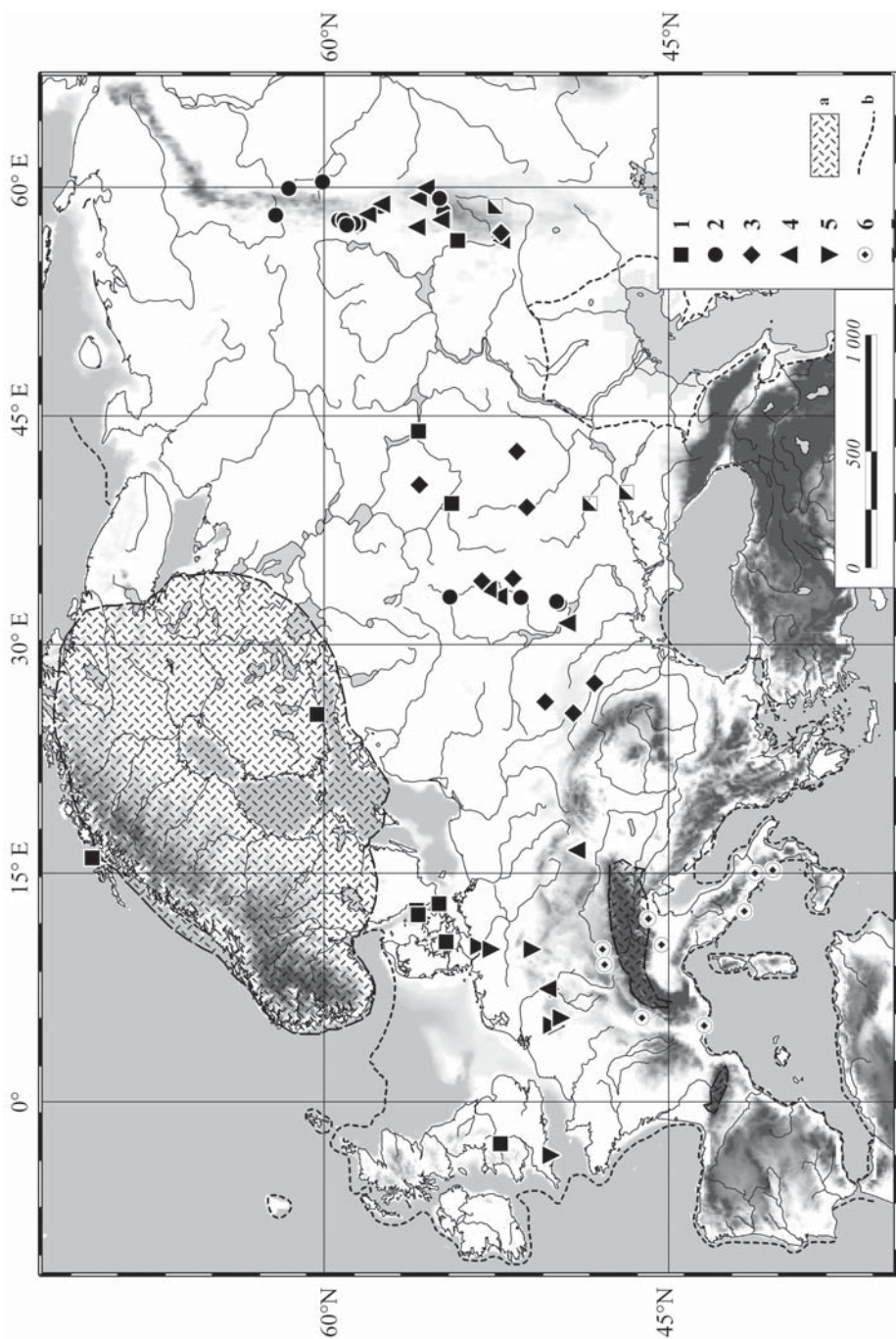
**Fig. 4.14.** Six principal clusters, obtained by LGT mammal materials. The seventh cluster includes one 3 locality and doesn't shown in the figure.

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

### Субарктические млекопитающие

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





**Рис. 4.15.** 1-7 — местонахождения млекопитающих LGT, относящиеся к различным кластерам; а — покровный ледник и горные ледники; б — береговая линия.

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



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

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

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

Таксоны	Кластеры (комплексы млекопитающих)							M-L Chi-sq, p
	1	2	3	4	5	6	7	
	Количество местонахождений							
	11	17	13	16	8	11	3	
<i>Eliomys quercinus</i> – садовая соя	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,09	0,0	-
<i>Glis glis</i> – полчок	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,18	0,0	-
<i>Sicista betulina</i> – лесная мышь овка	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	33,33	-
<i>Allactaga major</i> – большой ой тушканчик	0,0	17,65	0,0	18,75	0,0	0,0	<b>33,33</b>	-
<i>Allactaga pygmaeus</i> – малый тушканчик	0,0	0,0	0,0	6,3	0,0	0,0	0,0	-
<i>Spalax</i> sp. – слепыш	0,0	11,76	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
<i>Apodemus sylvaticus</i> – лесная мышь	0,0	0,0	0,0	6,25	0,0	0,0	0,0	-
<i>Apodemus flavi- collis</i> – желто- горлая мышь	0,0	0,0	0,0	6,25	12,50	9,09	0,0	-
<i>Apodemus</i> sp. – мышь	0,0	0,0	0,0	18,8	0,0	9,09	0,0	-
<i>Ellobius talpinus</i> – обыкновенная слепушка	0,0	0,0	0,0	<b>25,0</b>	0,0	0,0	<b>33,33</b>	0,02
<i>Allocricetulus eversmanni</i> – хомячок Эверсманна	0,0	0,0	0,0	<b>31,25</b>	0,0	0,0	<b>33,33</b>	0,06
<i>Cricetulus migratorius</i> – серый хомячок	0,0	0,0	0,0	<b>62,50</b>	0,0	0,0	<b>33,33</b>	< 0,001
<i>Cricetus cricetus</i> – обыкновенный хомяк	0,0	5,88	0,0	25,0	0,0	0,0	<b>33,33</b>	0,04
<i>Clethrionomys rufocanus</i> – красно-серая полевка	0,0	0,0	0,0	<b>37,50</b>	12,50	0,0	0,0	0,03
<i>Clethrionomys glareolus</i> – рыжая лесная полевка	0,0	0,0	0,0	<b>50,0</b>	12,50	18,18	0,0	0,003
<i>Clethrionomys rutilus</i> – красная полевка	0,0	5,88	0,0	<b>50,0</b>	0,0	0,0	0,0	0,002
<i>Lagurus lagurus</i> – степная пеструшка	0,0	5,88	23,08	<b>62,50</b>	0,0	0,0	<b>33,33</b>	< 0,001

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

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

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

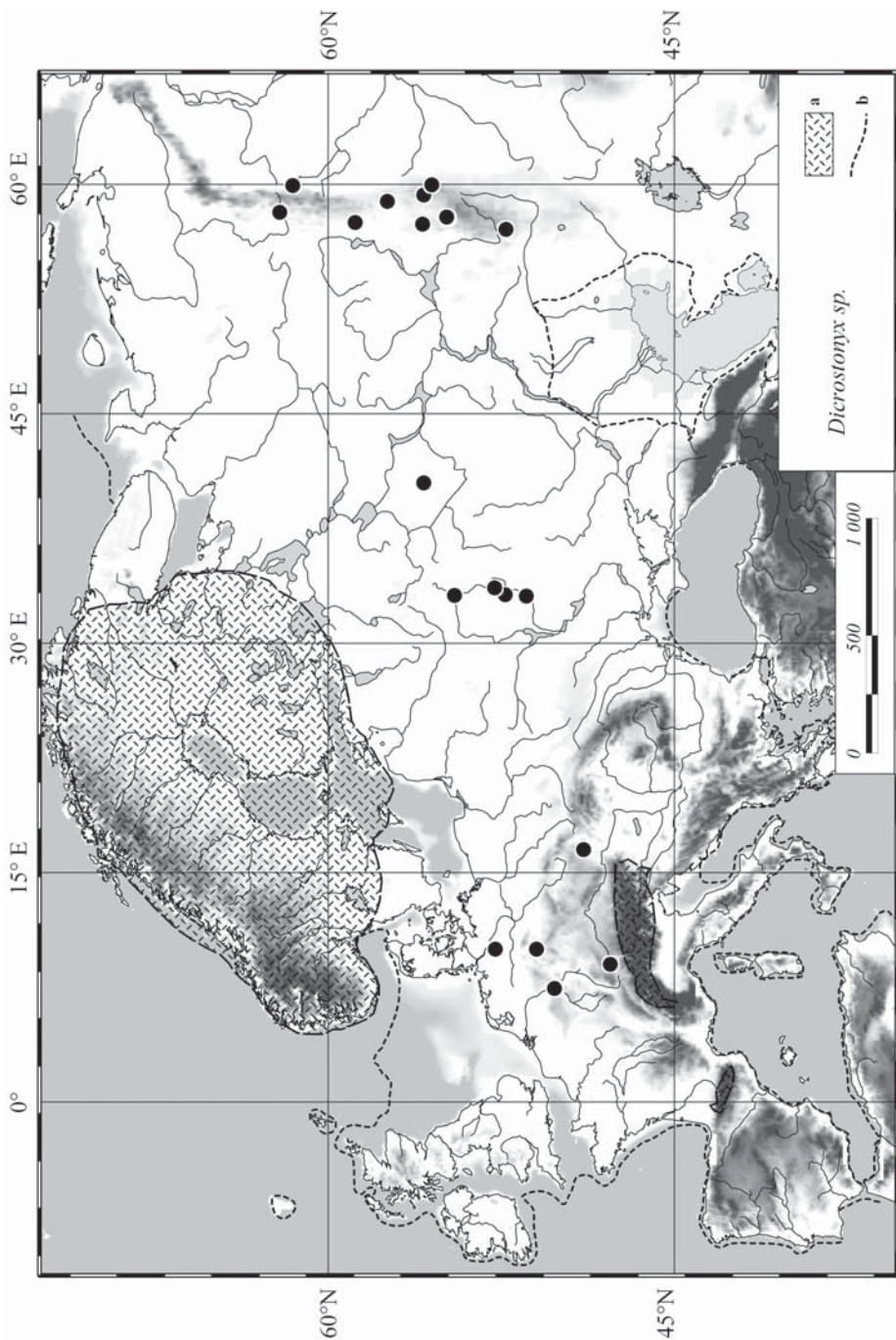
ния леммингов были обнаружены на ~50° с.ш. (рис. 4.16, 4.17). Таким образом, южная граница их ареалов находилась значительно южнее современной их границы.

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

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

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





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

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

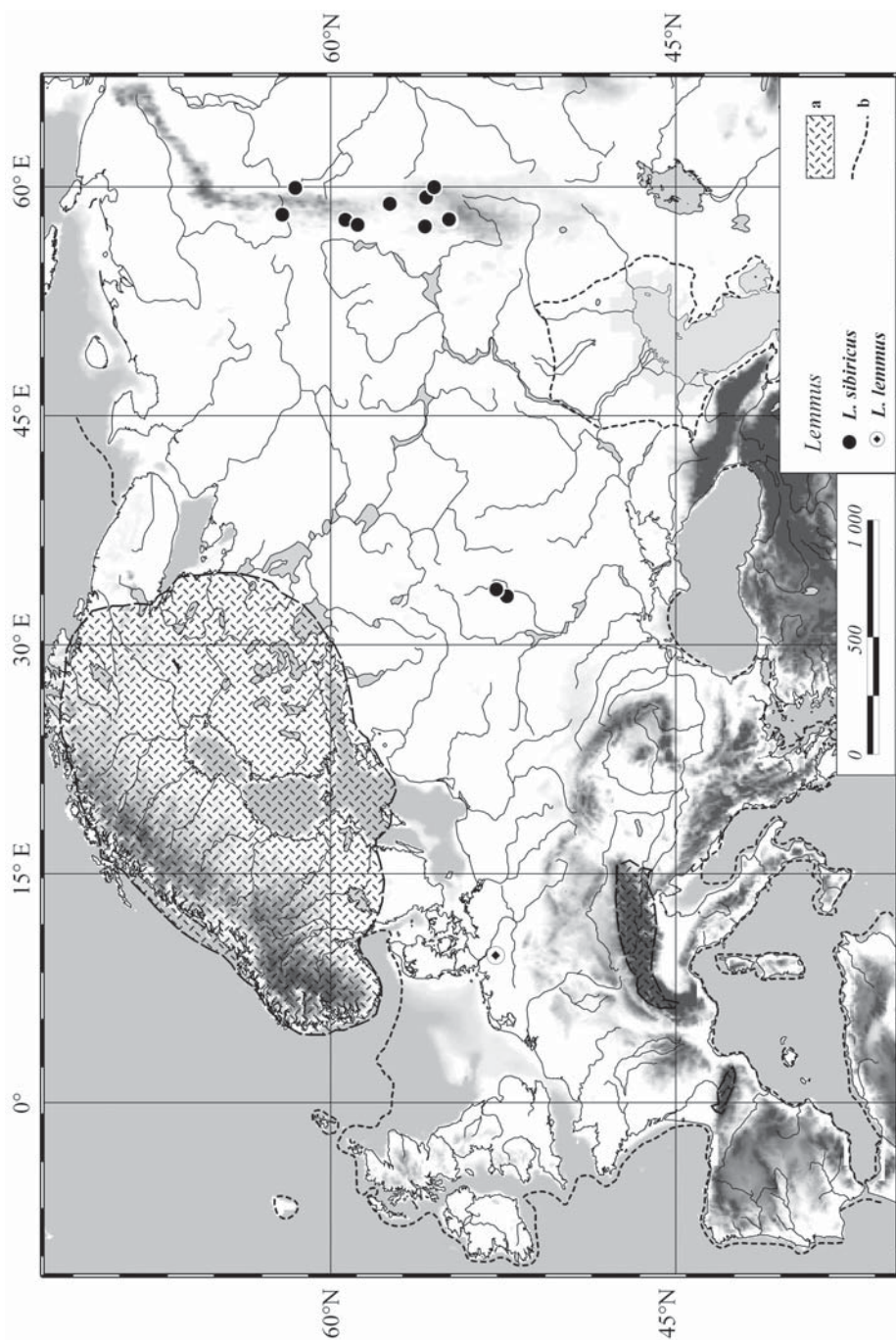


Рис. 4.17. Местонахождения сибирского и норвежского леммингов рода *Lemmus* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.17. Localities of Siberian and Norway lemmings of genus *Lemmus* (17–12.4 kyr BP).

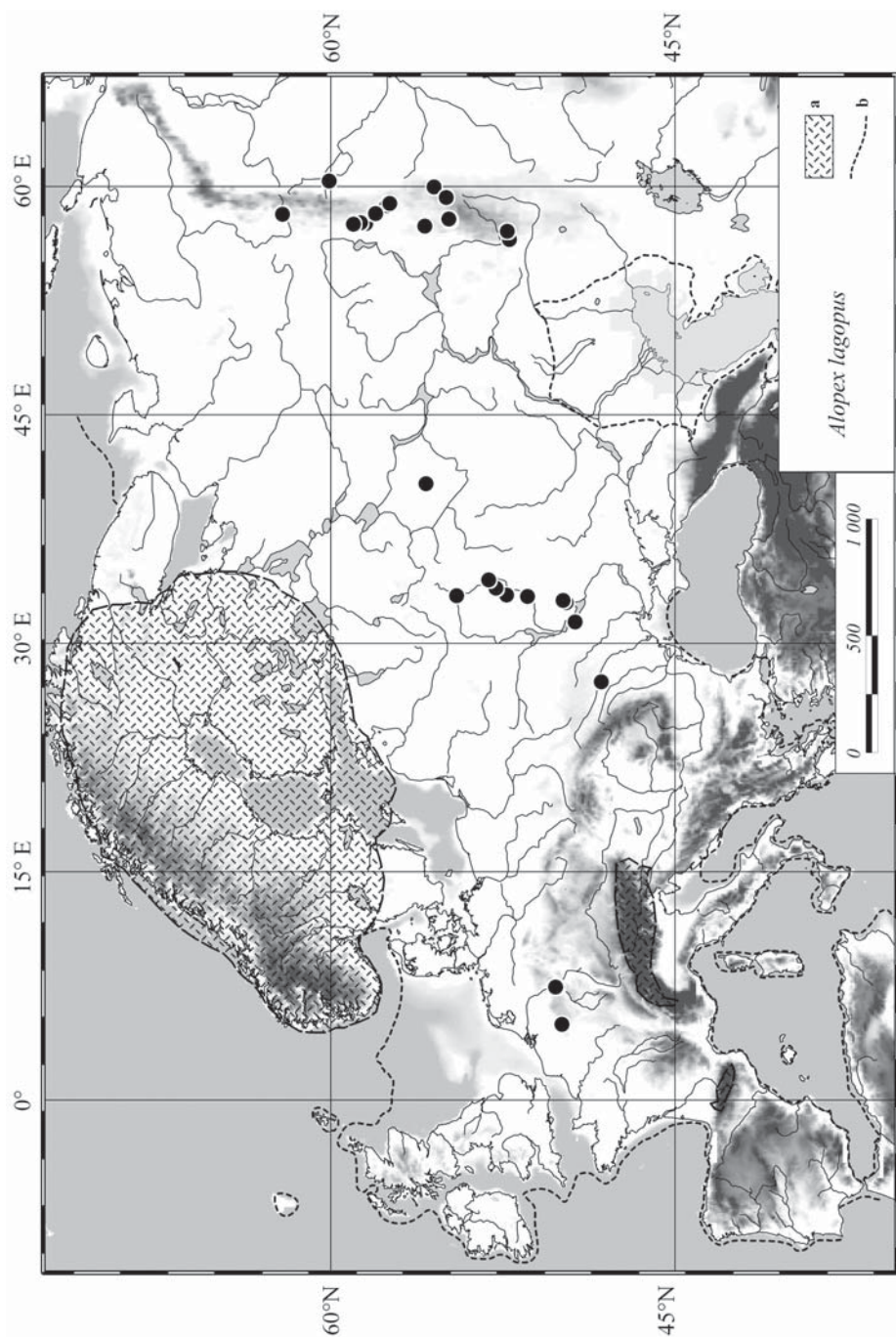


Рис. 4.18. Местонахождения песка *Alopex lagopus* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.18. Polar fox *Alopex lagopus* localities (17–12.4 kyr BP).



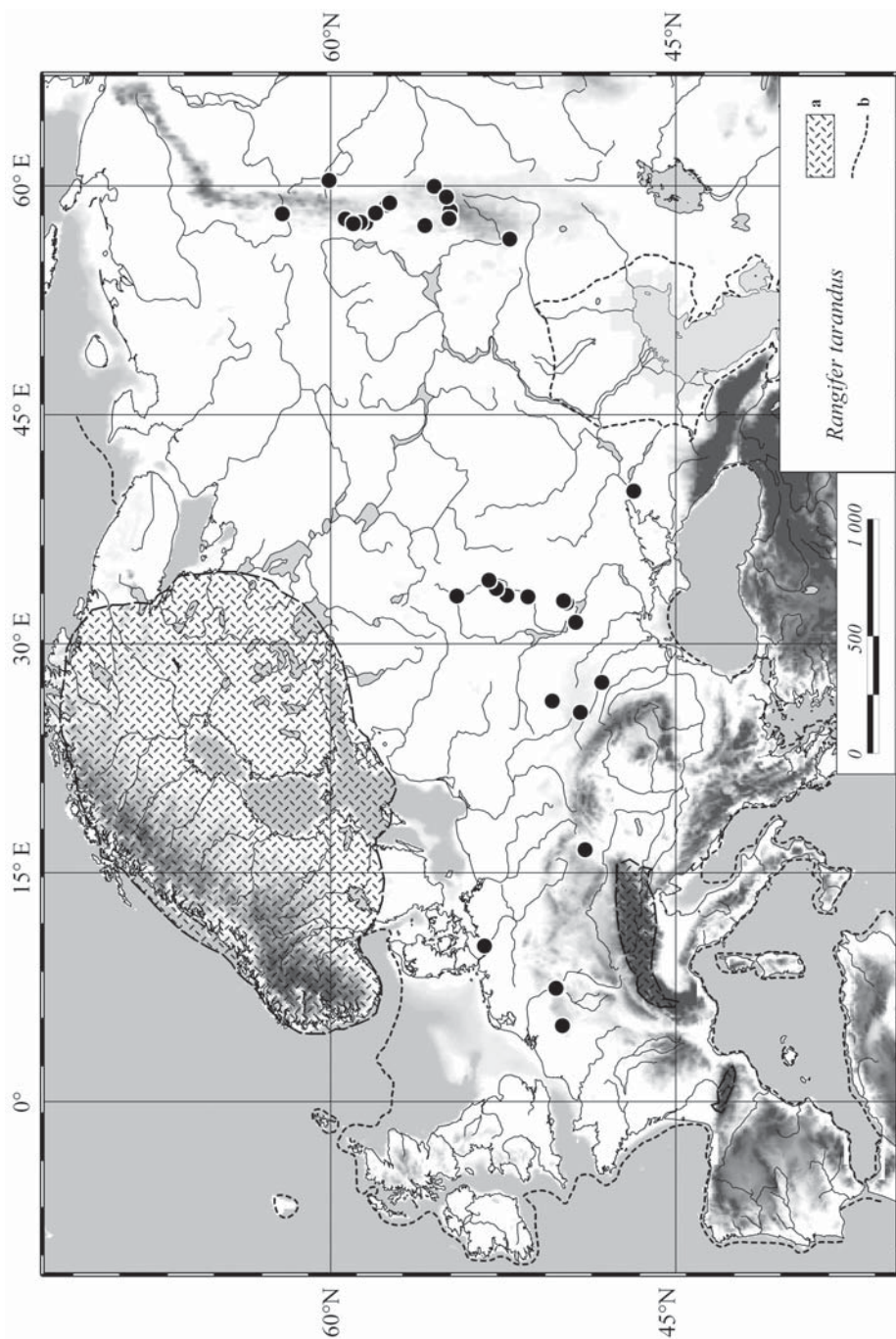


Рис. 4.19. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* в позднеледниковье (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.19. Reindeer *Rangifer tarandus* localities (17–12.4 kyr BP).

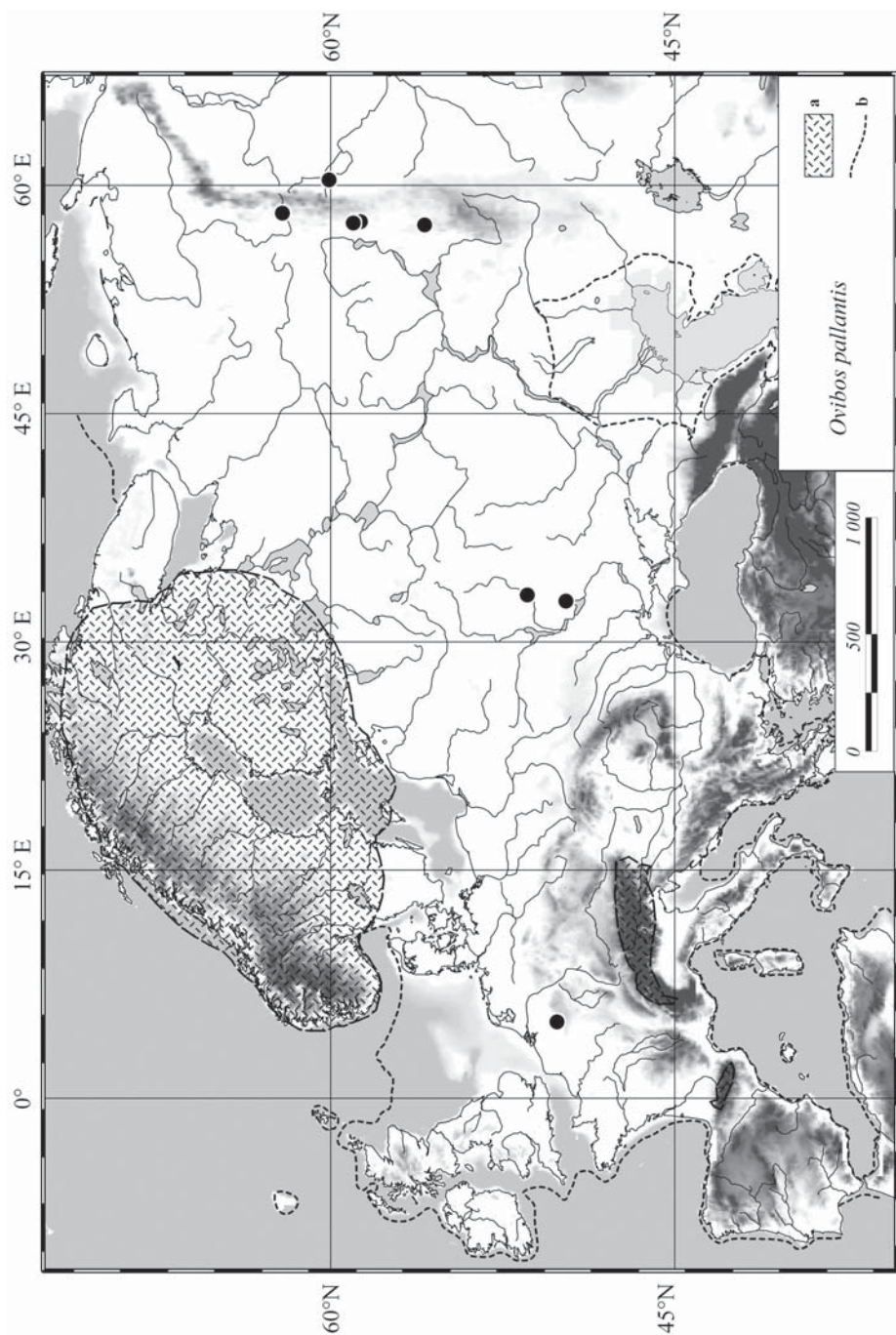


Рис. 4.20. Местонахождения овцебыка *Ovibos pallantis* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.20. Musk ox *Ovibos pallantis* localities (17–12.4 kyr BP).



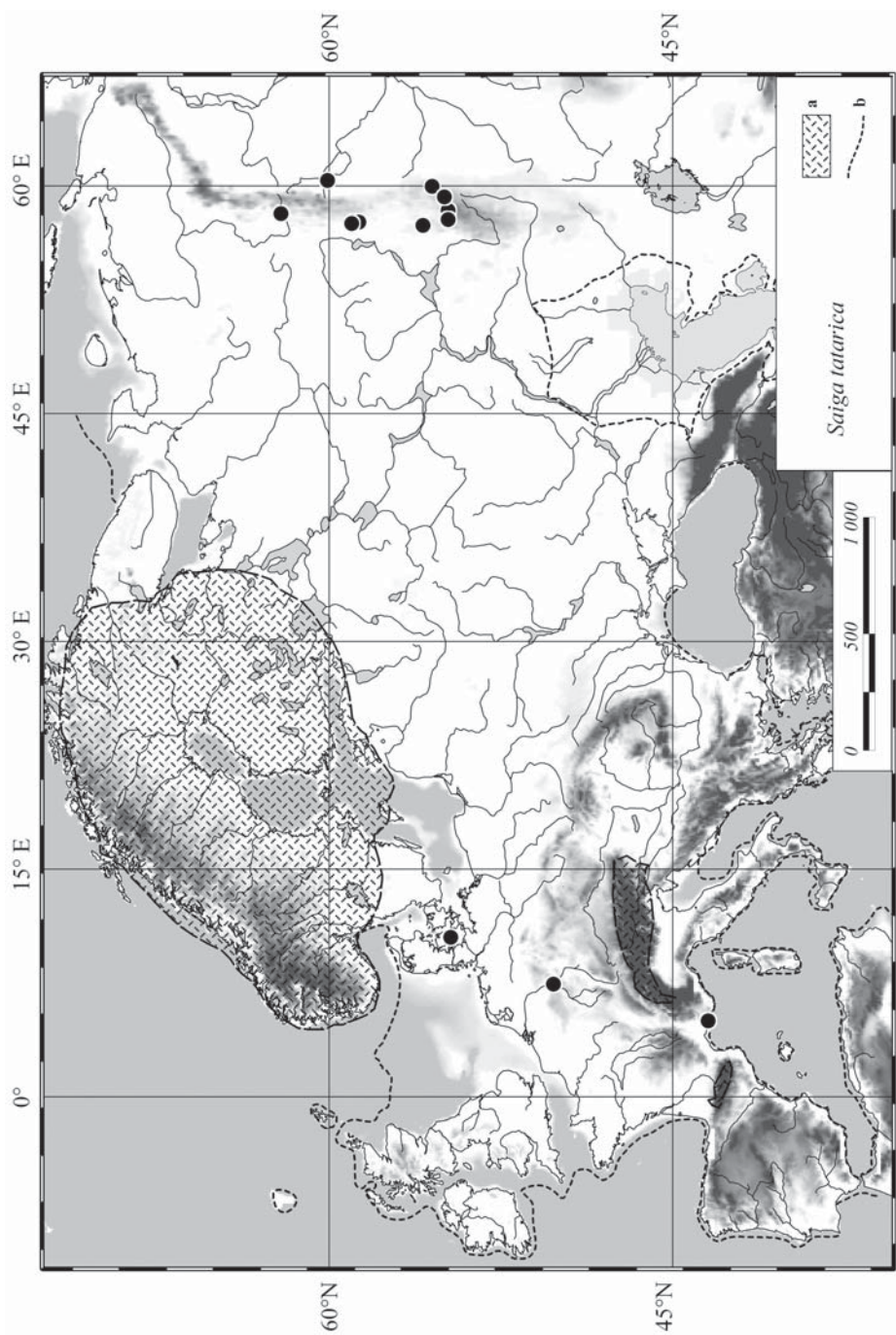


Рис. 4.21. Местонахождения сайги *Saiga tatarica* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.21. *Saiga tatarica* localities (17–12.4 kyr BP).

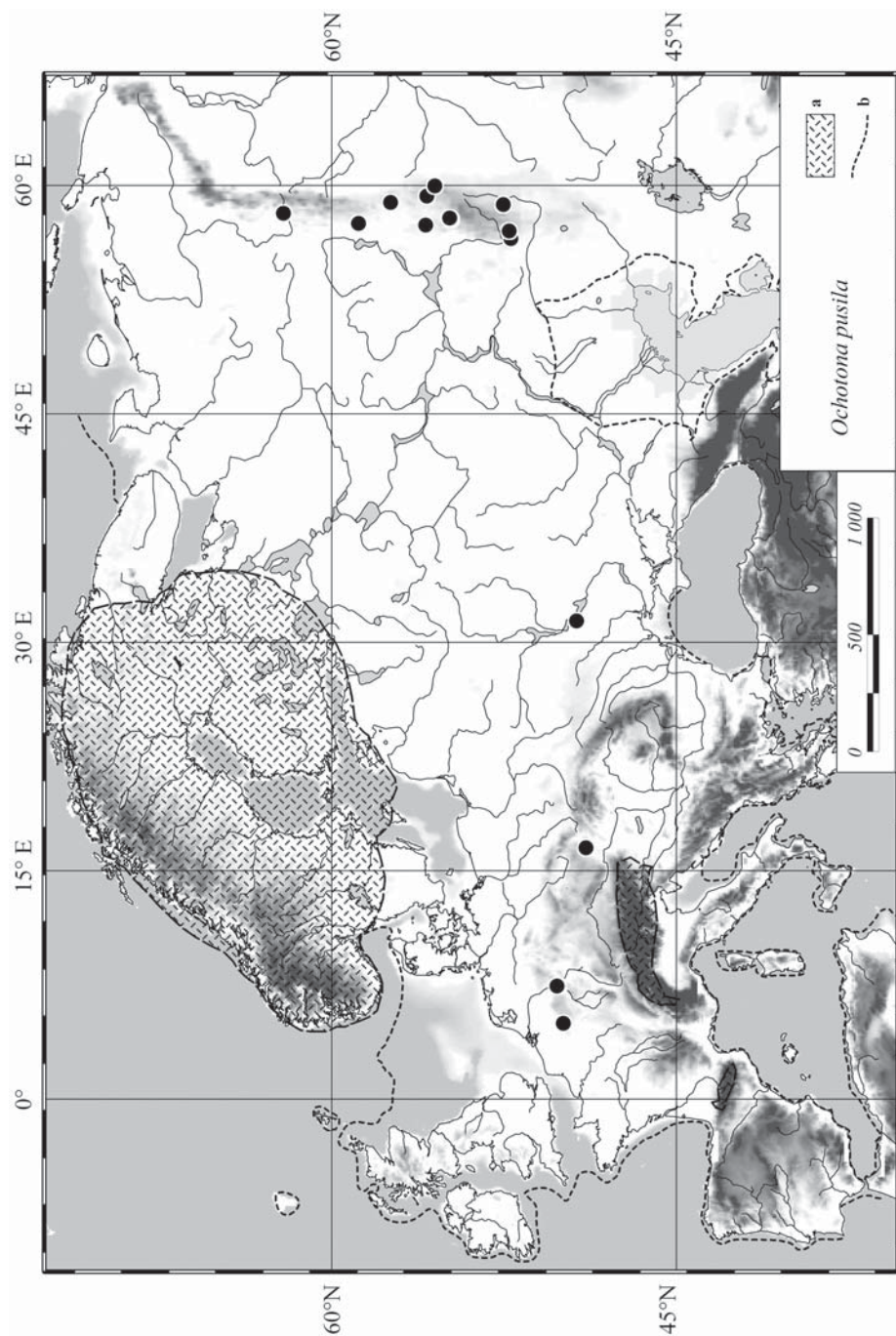


Рис. 4.22. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.22. Steppes pikas *Ochotona pusilla* localities (17–12.4 kyr BP).

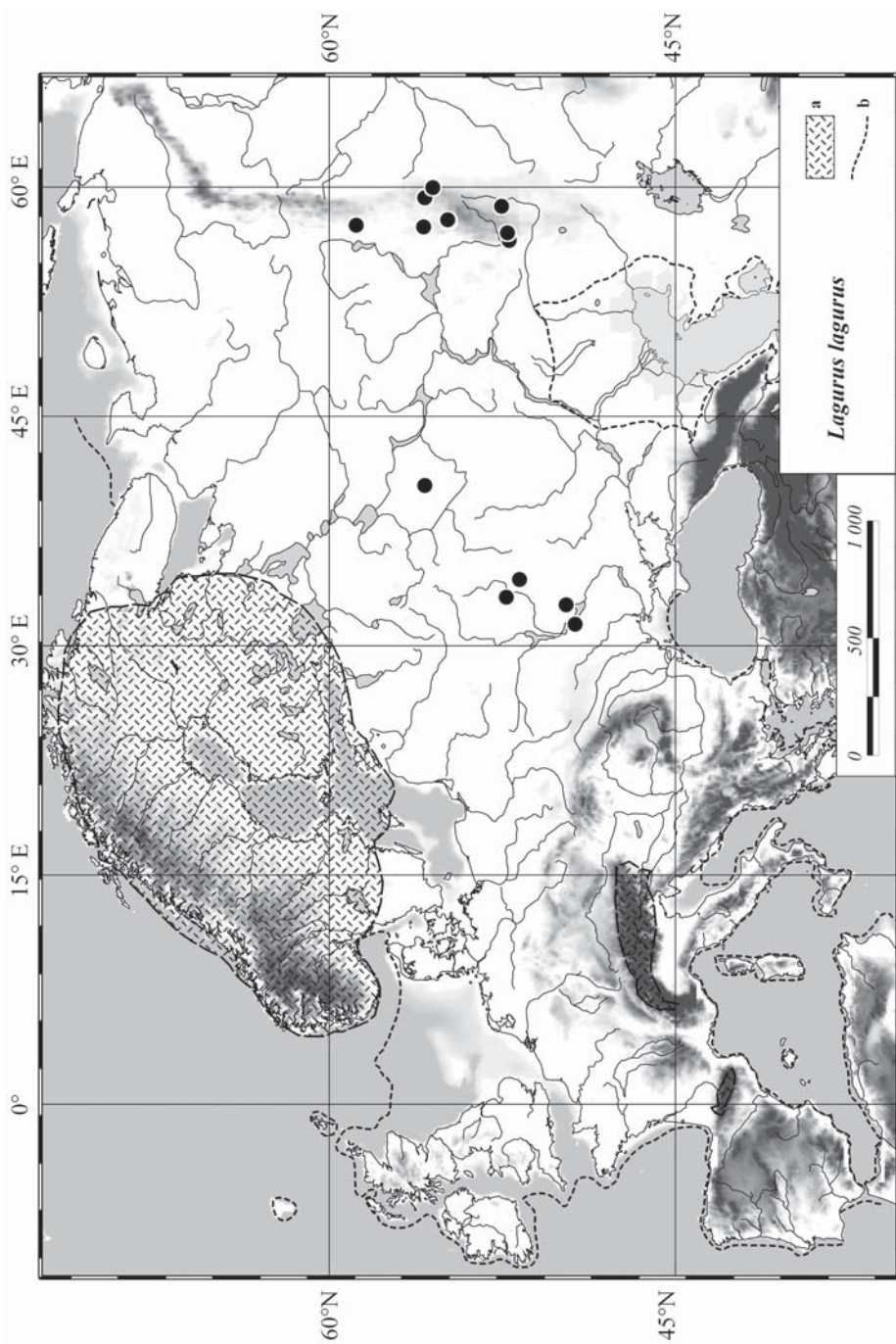


Рис. 4.23. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.23. Steppe lemming *Lagurus lagurus* localities (17–12.4 kyr BP).



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

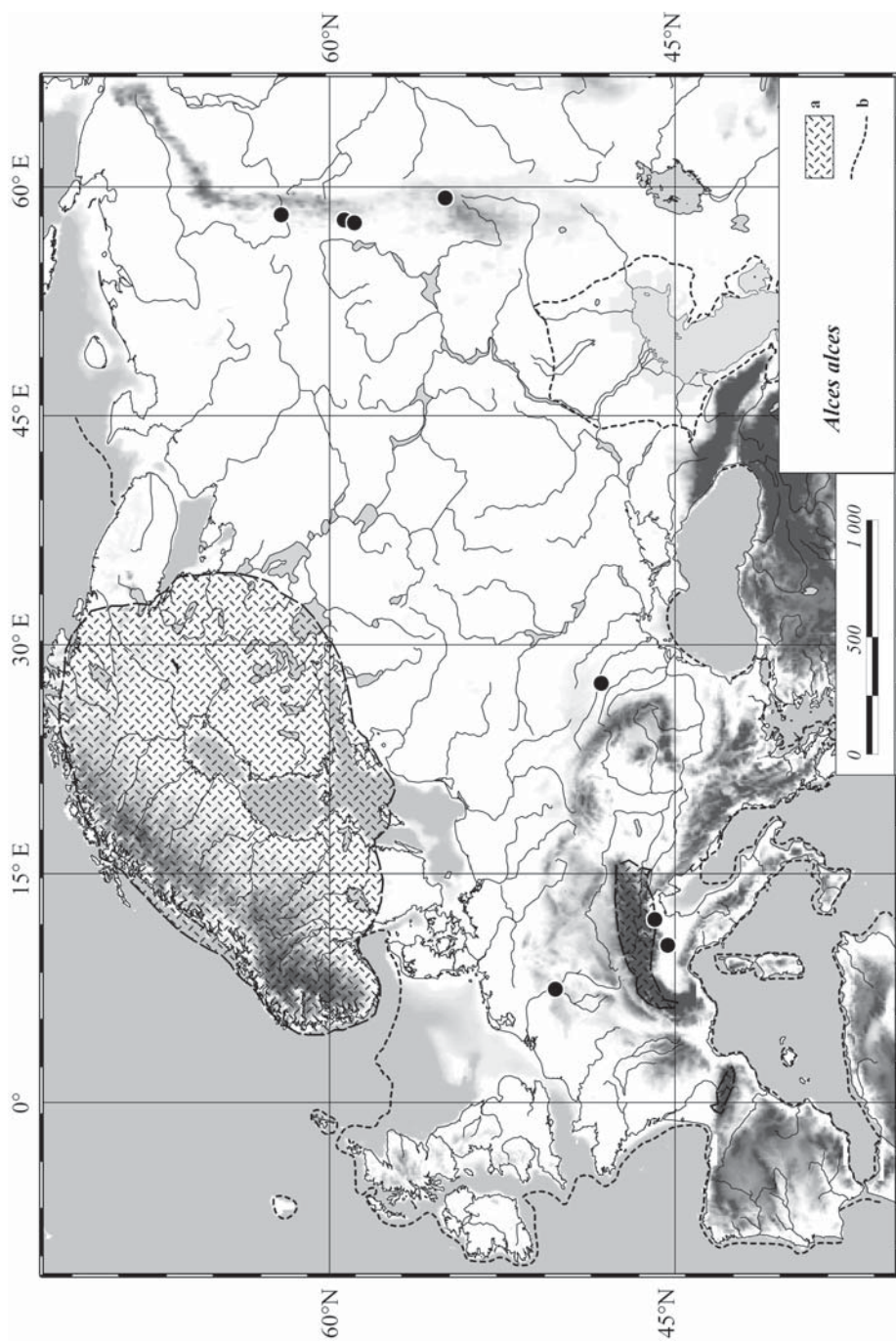
### Степные млекопитающие

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

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

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

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



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



## Лесные виды

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

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

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

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

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

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

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

## Горные виды

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

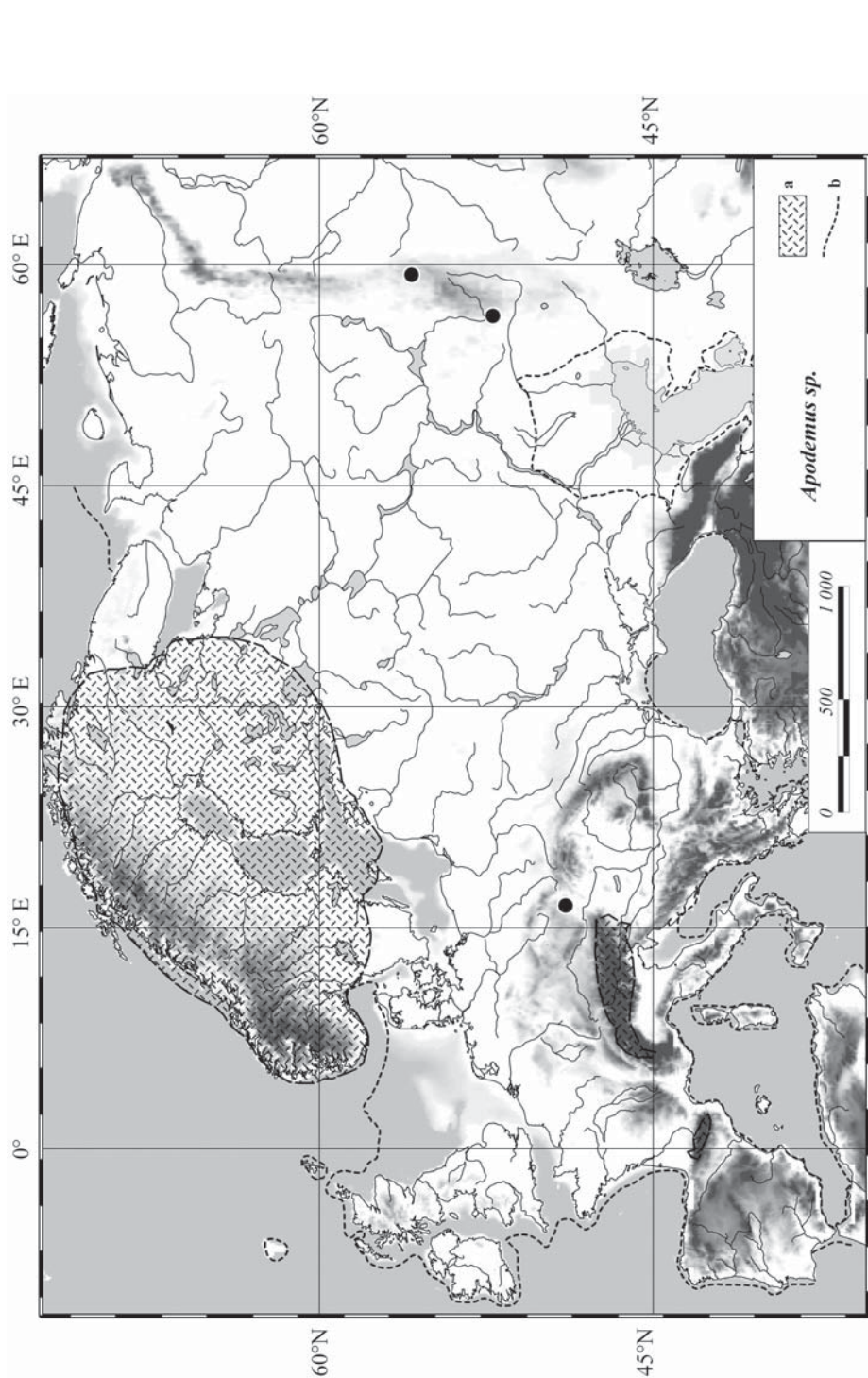


Рис. 4.25. Местонахождения мышей рода *Arodemus* (17–12,4 тыс. л. н.). Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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

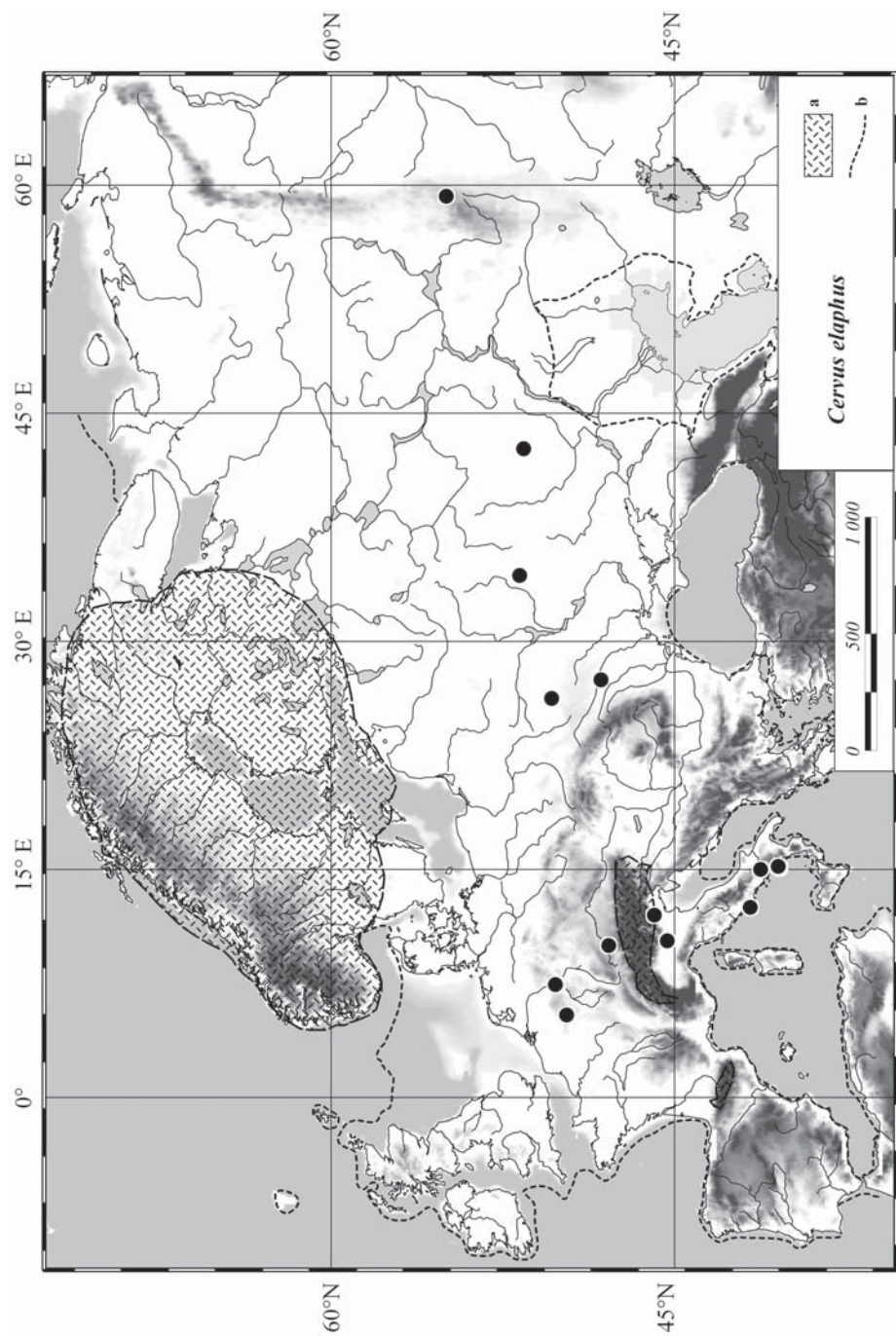


Рис. 4.26. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.26. Red deer *Cervus elaphus* localities (17–12.4 kyr BP).



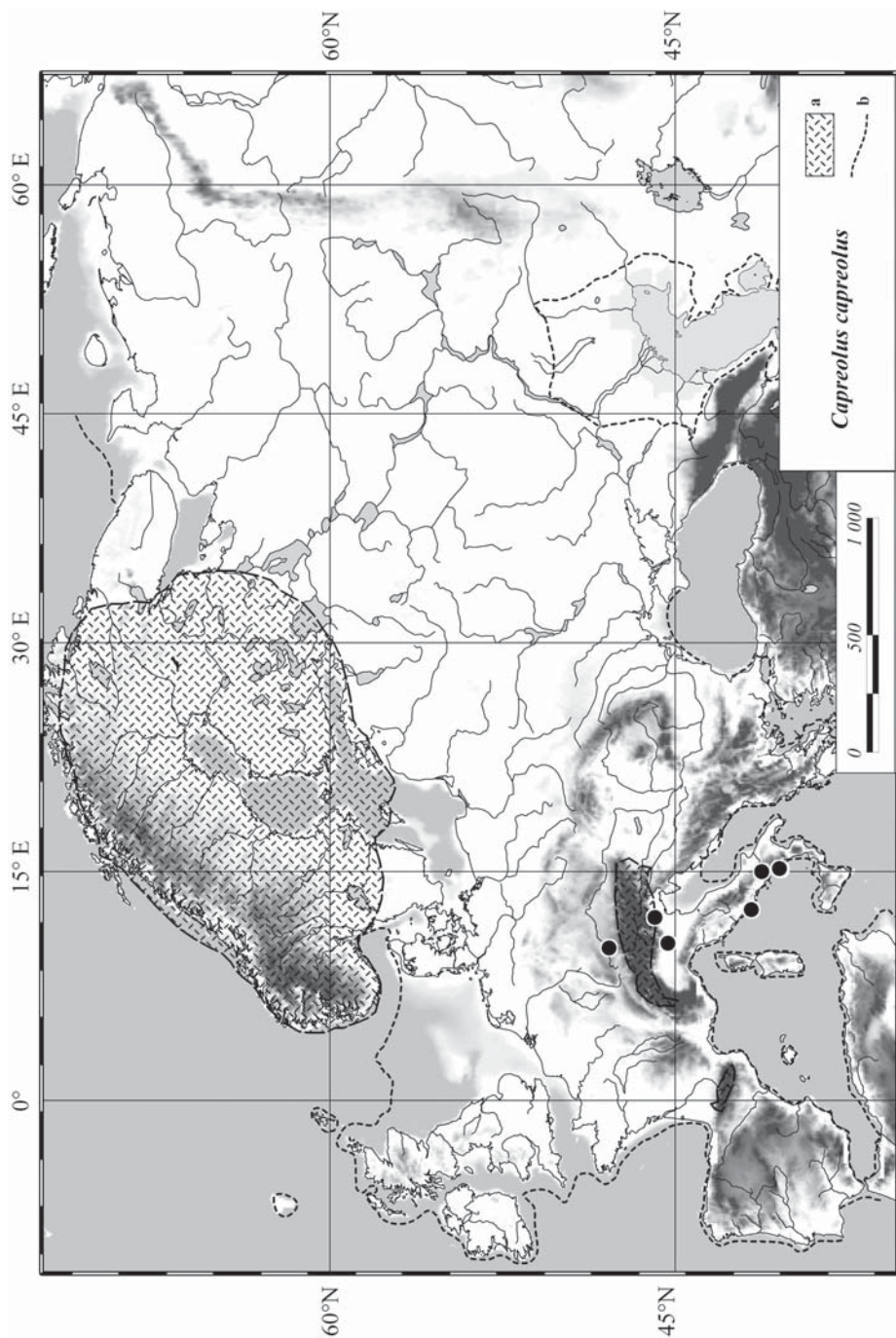


Рис. 4.27. Местонахождения косули *Capreolus capreolus* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.27. Roe deer *Capreolus capreolus* localities (17–12.4 kyr BP).

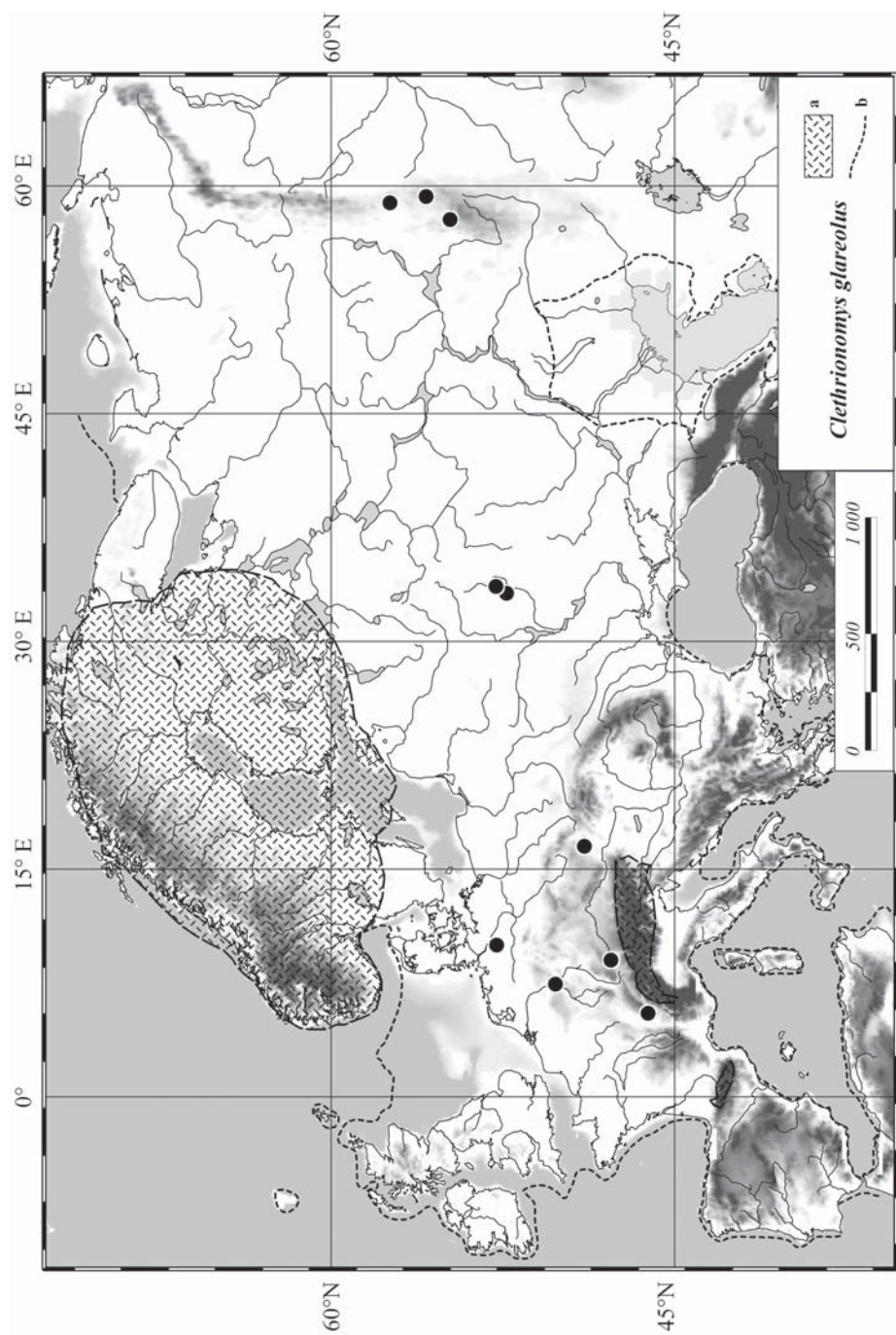
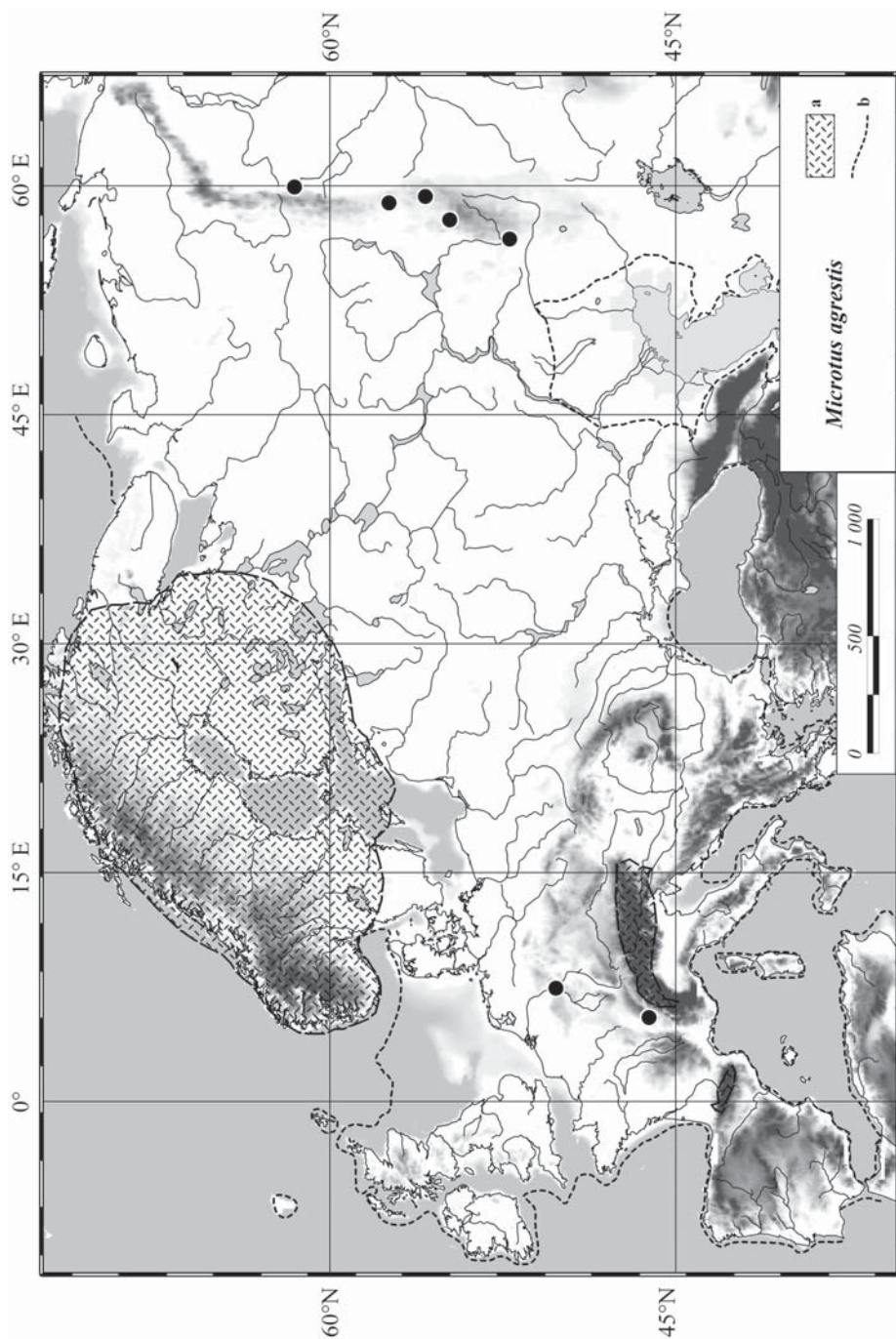


Рис. 4.28. Местонахождения рыжей лесной полевки *Clethrionomys glareolus* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.28. Red-backed voles *Clethrionomys glareolus* localities (17–12.4 kyr BP).





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

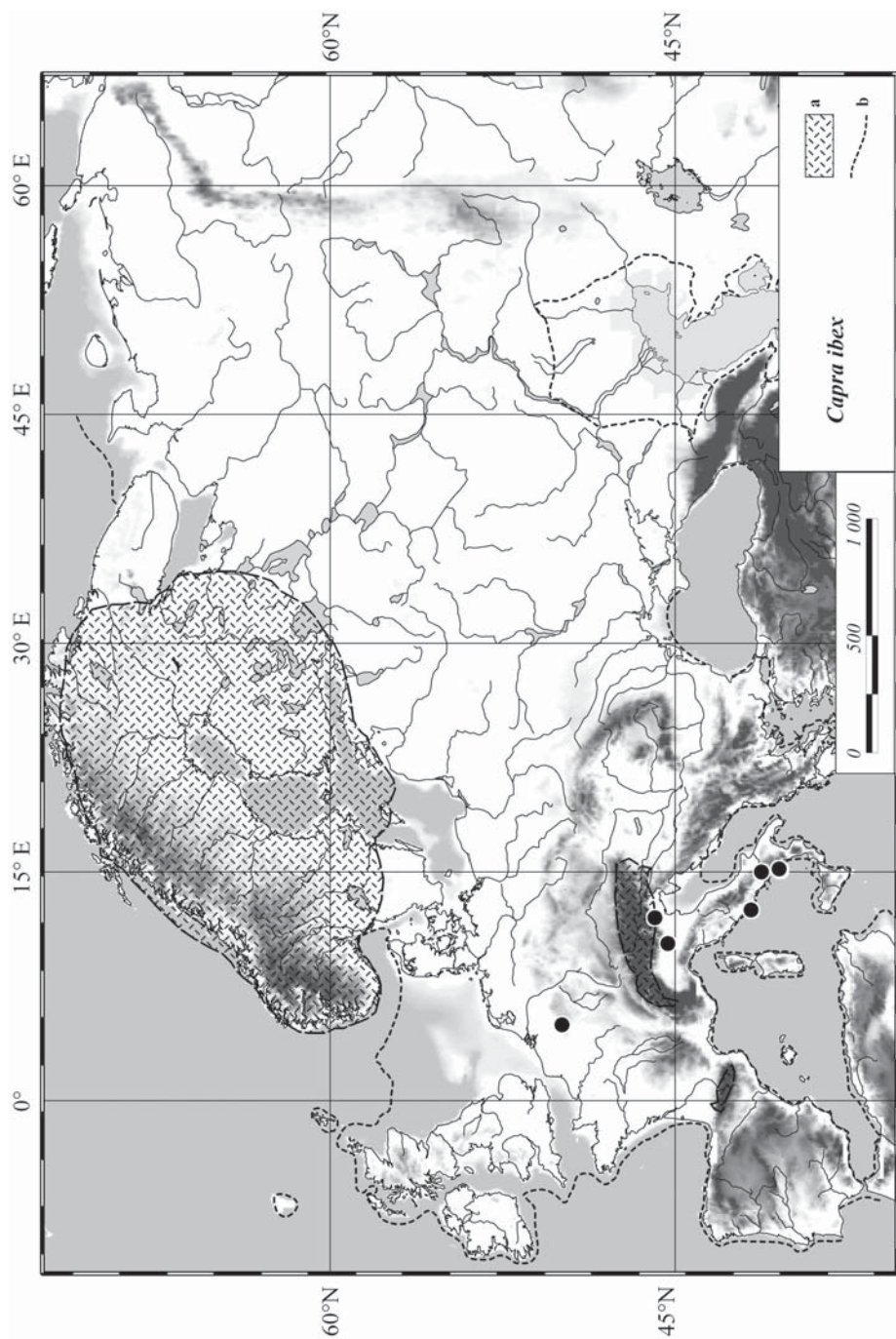


Рис 4.30. Местонахождения альпийского горного козла *Capra ibex* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.30. Mountain goat *Capra ibex* localities (17–12.4 kyr BP).

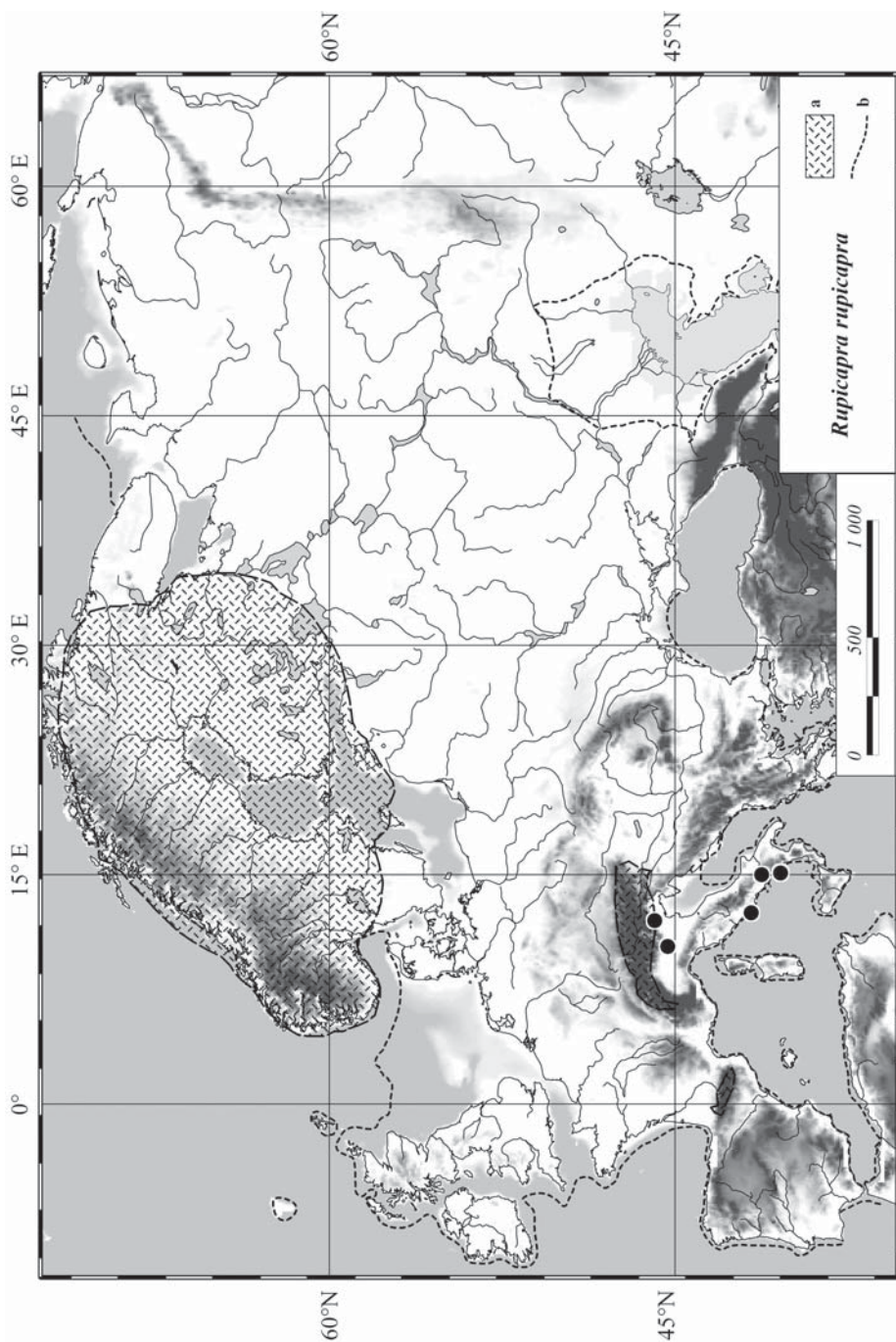


Рис. 4.31. Местонахождения серны *Rupicapra rupicapra* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.31. Chamois *Rupicapra rupicapra* localities (17–12.4 kyr BP).



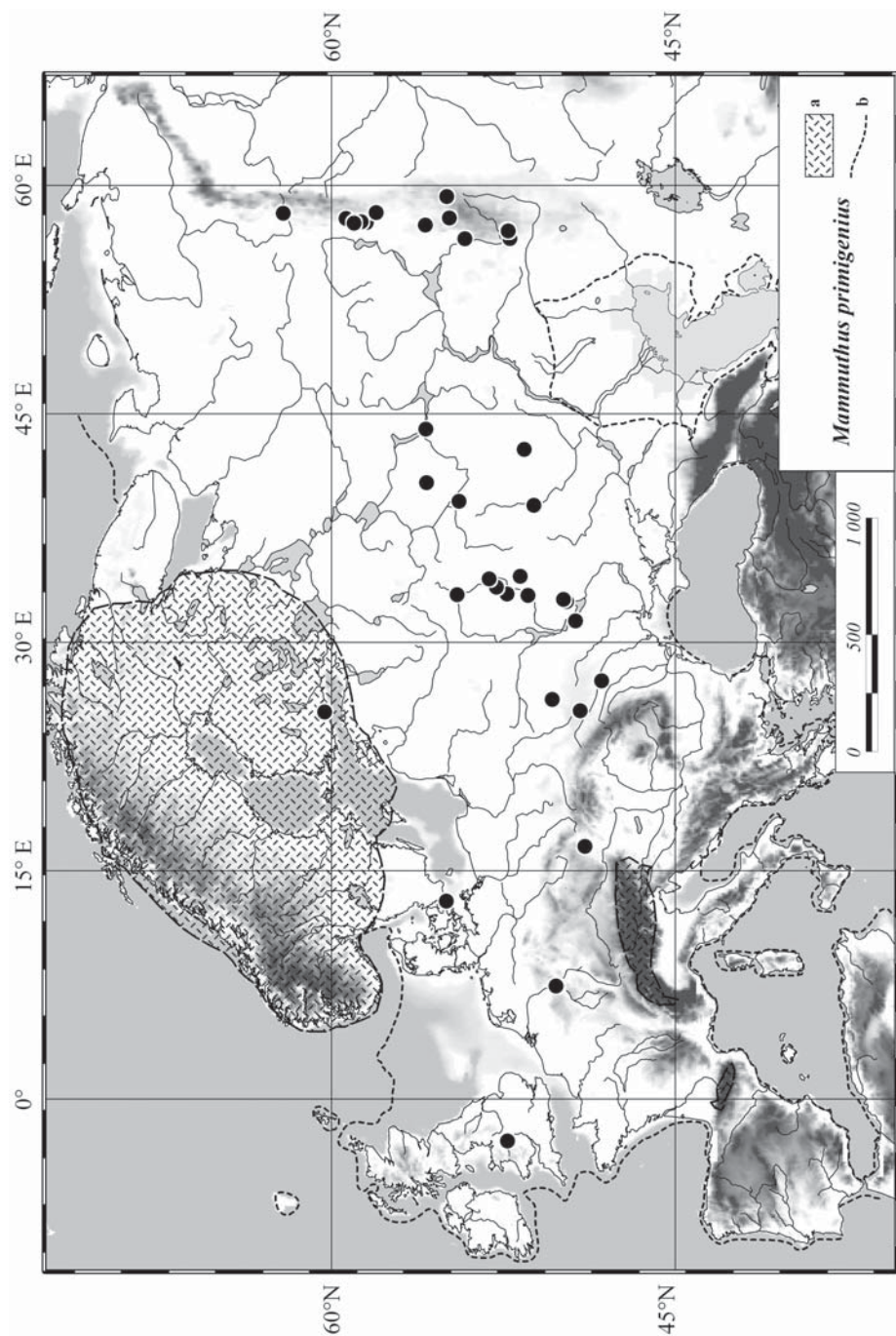


Рис. 4.32. Местонахождения мамонта *Mammoth primigenius* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.32. Mammoth *Mammoth primigenius* localities (17–12.4 kyr BP).

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

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

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

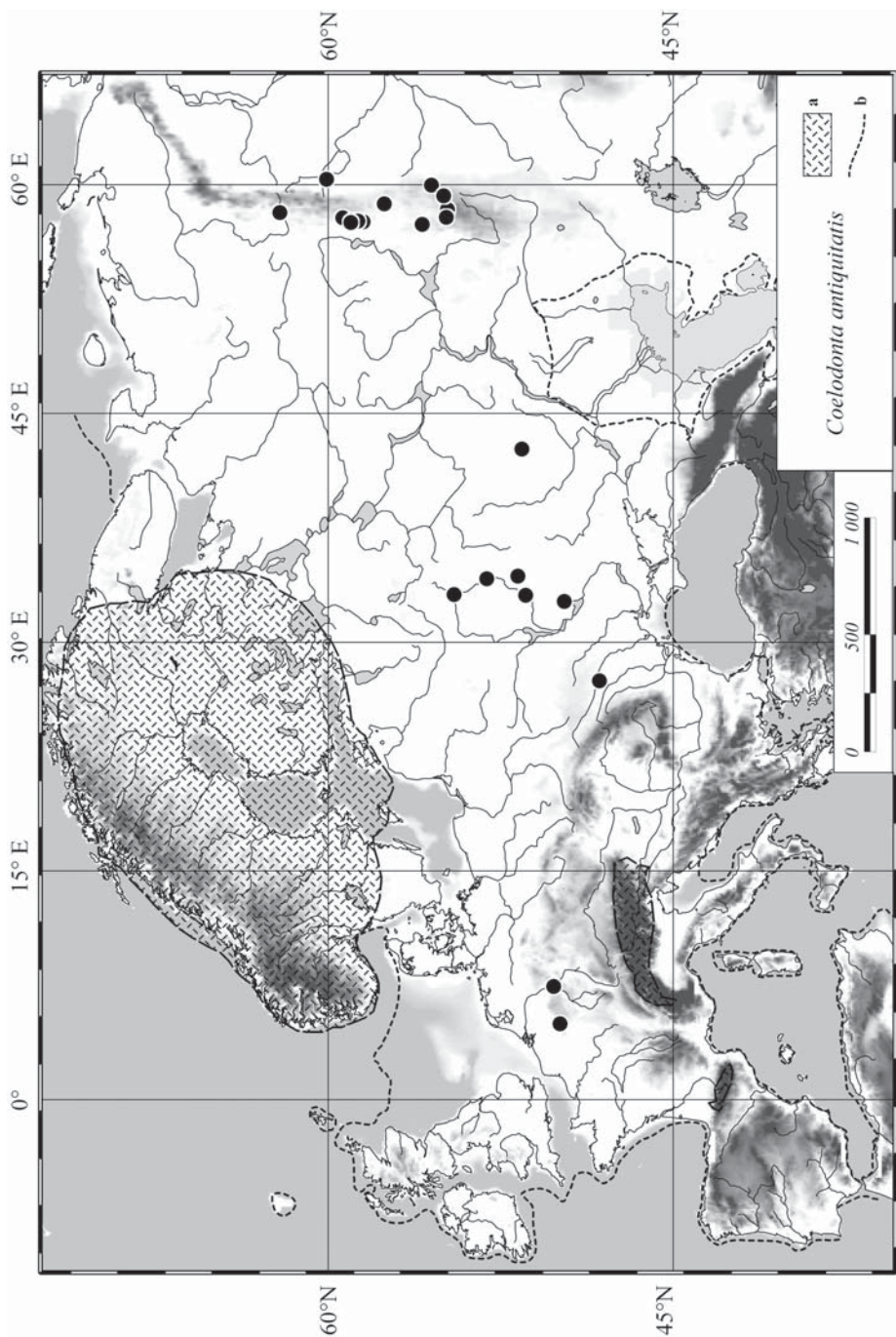
Мамонт *Mammuthus primigenius* типичен для фаун как LGM, так и LGT (рис. 4.32). Его наиболее южные местонахождения были расположены в средних и нижних бассейнах Днестра, Днепра и Дона, а также в Уральских горах. У нас не хватает информации, чтобы уверенно судить о его распространении на севере Европы,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

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

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

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





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

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

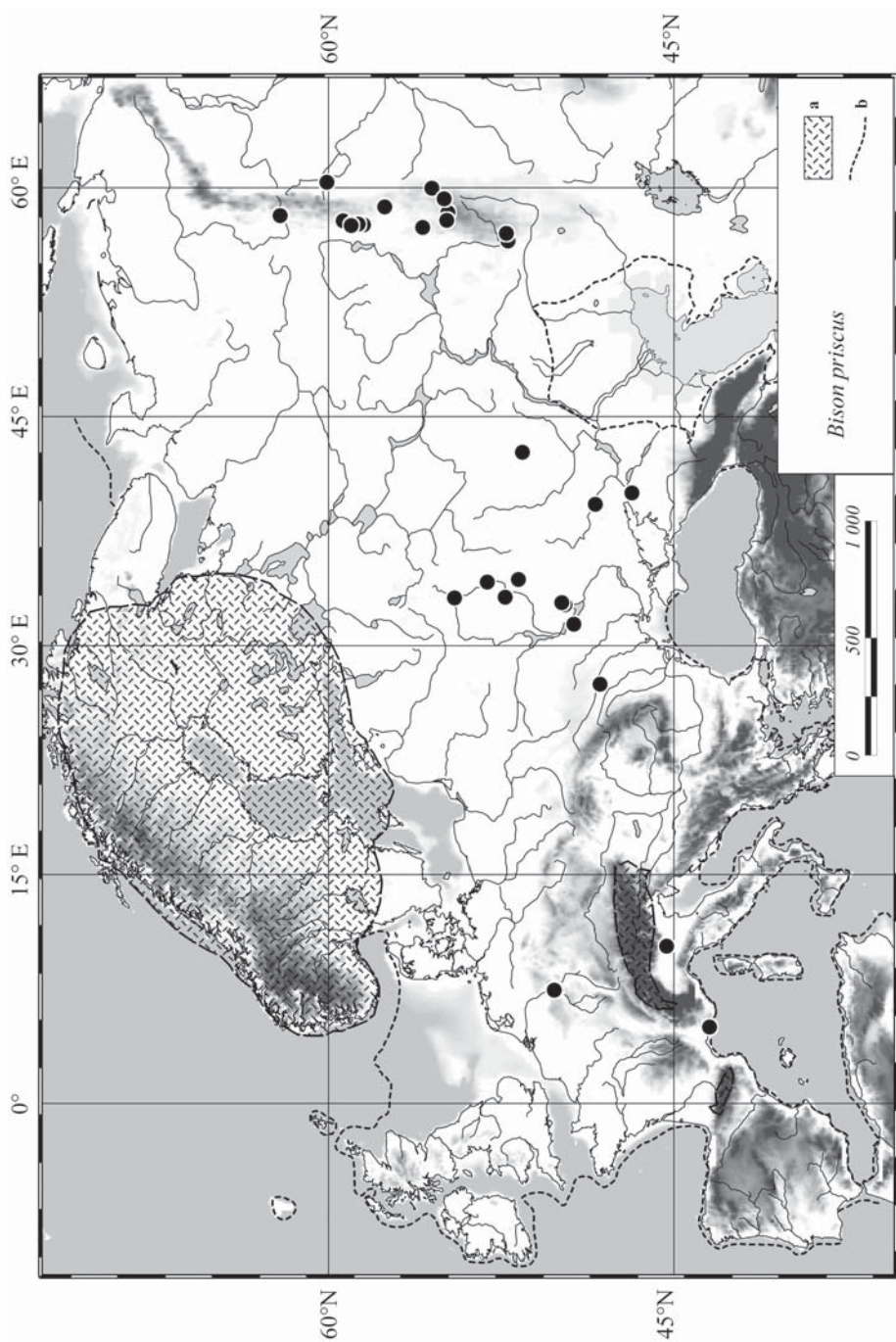
на Британских островах и в Фенноскандии. Большинство местонахождений приурочено к Уралу, к центру Русской равнины и к территории Франции. Нужно отметить, что в предыдущий интервал (LGM) остатки шерстистого носорога были найдены на Британских островах, а также в более северных районах Европы. Возможно,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

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

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

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

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



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

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



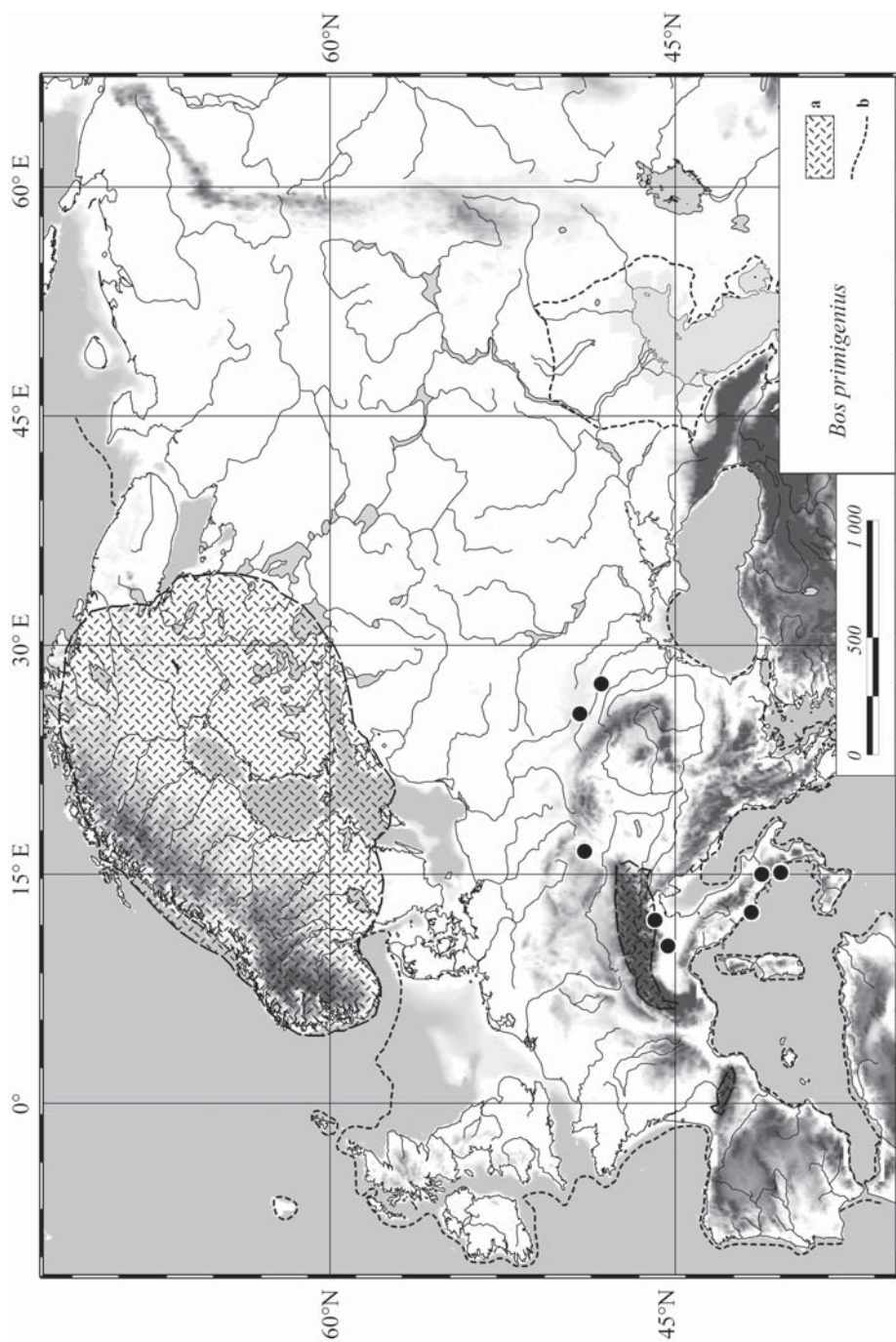


Рис. 4.35. Местонахождения первобытного быка *Bos primigenius* (17–12,4 тыс. л. н.).

Fig. 4.35. Primitive ox *Bos primigenius* localities (17–12.4 kyr BP).

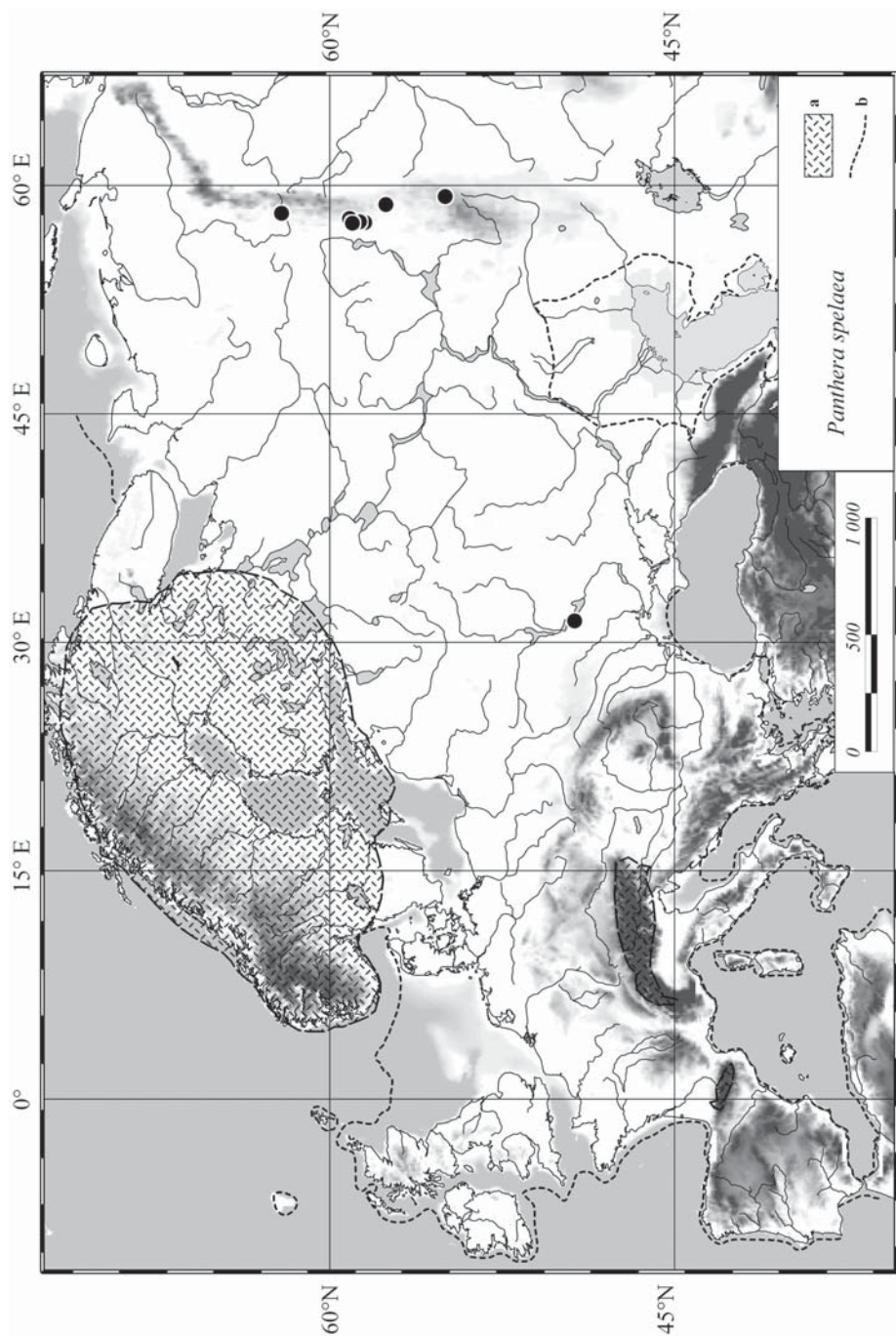
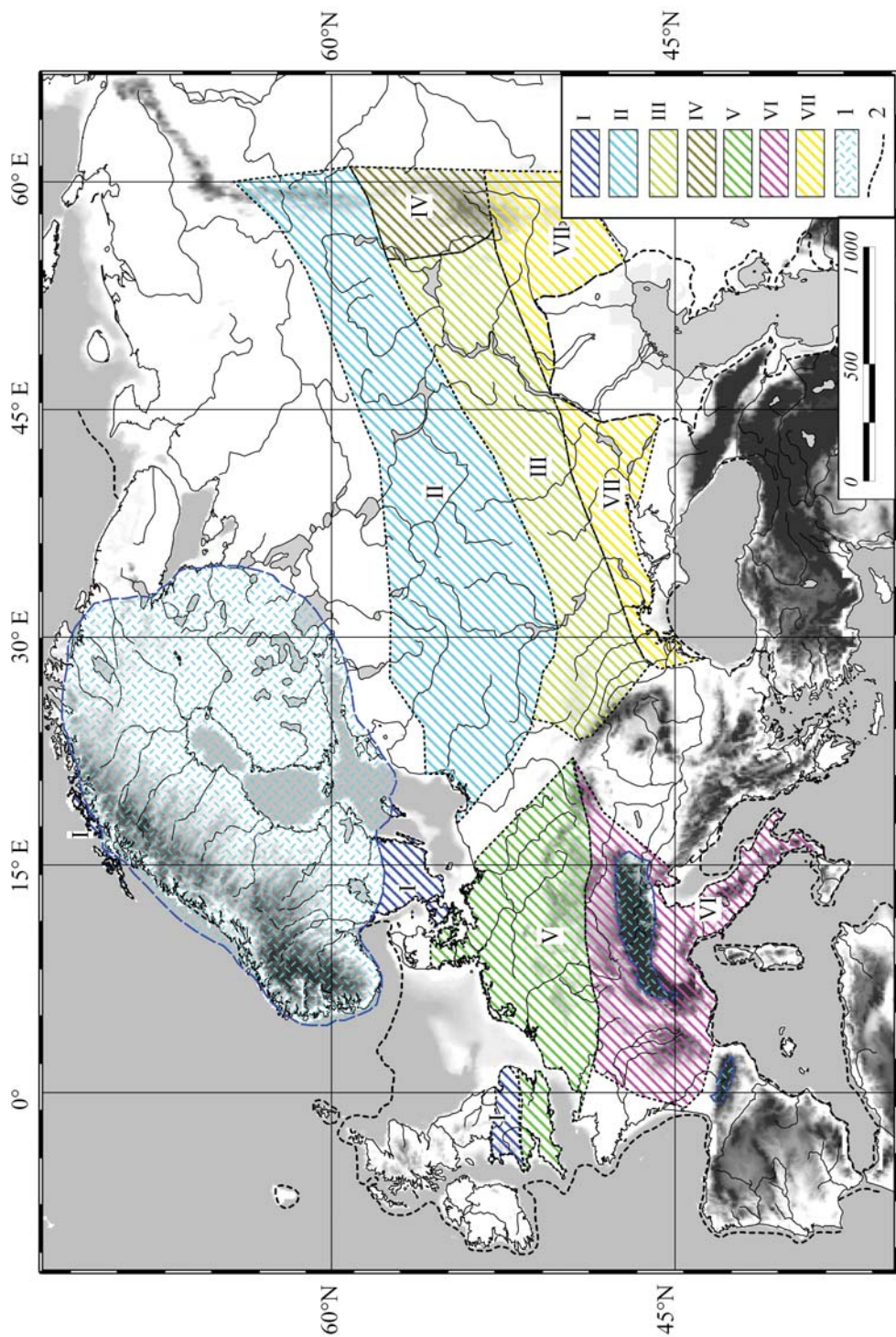


Рис. 4.36. Местонахождения пещерного льва *Panthera spelaea* (17–12,4 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.36. Cave lion *Panthera spelaea* localities (17–12.4 kyr BP).





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

## Основные комплексы млекопитающих позднеледниковогоя (LGT)

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

### I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундры и арктической пустыни

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

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

### II. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундростепи

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

**Рис. 4.37.** Комплексы млекопитающих позднеледниковогоя: I — перигляциальной тундры и арктической пустыни; II — перигляциальной тундростепи; III — перигляциальной тундролесостепи (восточный вариант); IV — перигляциальной тундролесостепи Уральских гор; V — перигляциальной тундролесостепи (западный вариант); VI — горный лесной; VII — перигляциальной степи; 1 — ледниковые щиты и горные оледенения; 2 — береговая линия.

**Fig. 4.37.** LGT mammal assemblages: I — periglacial tundra and arctic desert mammal assemblage; II — periglacial tundra-steppe mammal assemblage; III — periglacial tundra-forest-steppe mammal assemblage (eastern variant); IV — the Ural tundra-forest-steppe mammal assemblage; V — periglacial tundra-forest steppe mammal assemblage (western variant); VI — mountain forest mammal assemblage; VII — periglacial steppe mammal assemblage; 1 — ice sheets; 2 — coast line.

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

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

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

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

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

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

#### IV. Комплекс млекопитающих тундро-лесостепи Урала

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

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

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

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

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



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

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

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

## VI. Горный лесной комплекс млекопитающих

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

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



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

## **VII. Комплекс млекопитающих перигляциальной степи**

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

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

## **Географические изменения видового богатства млекопитающих**

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

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

## **Выводы**

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

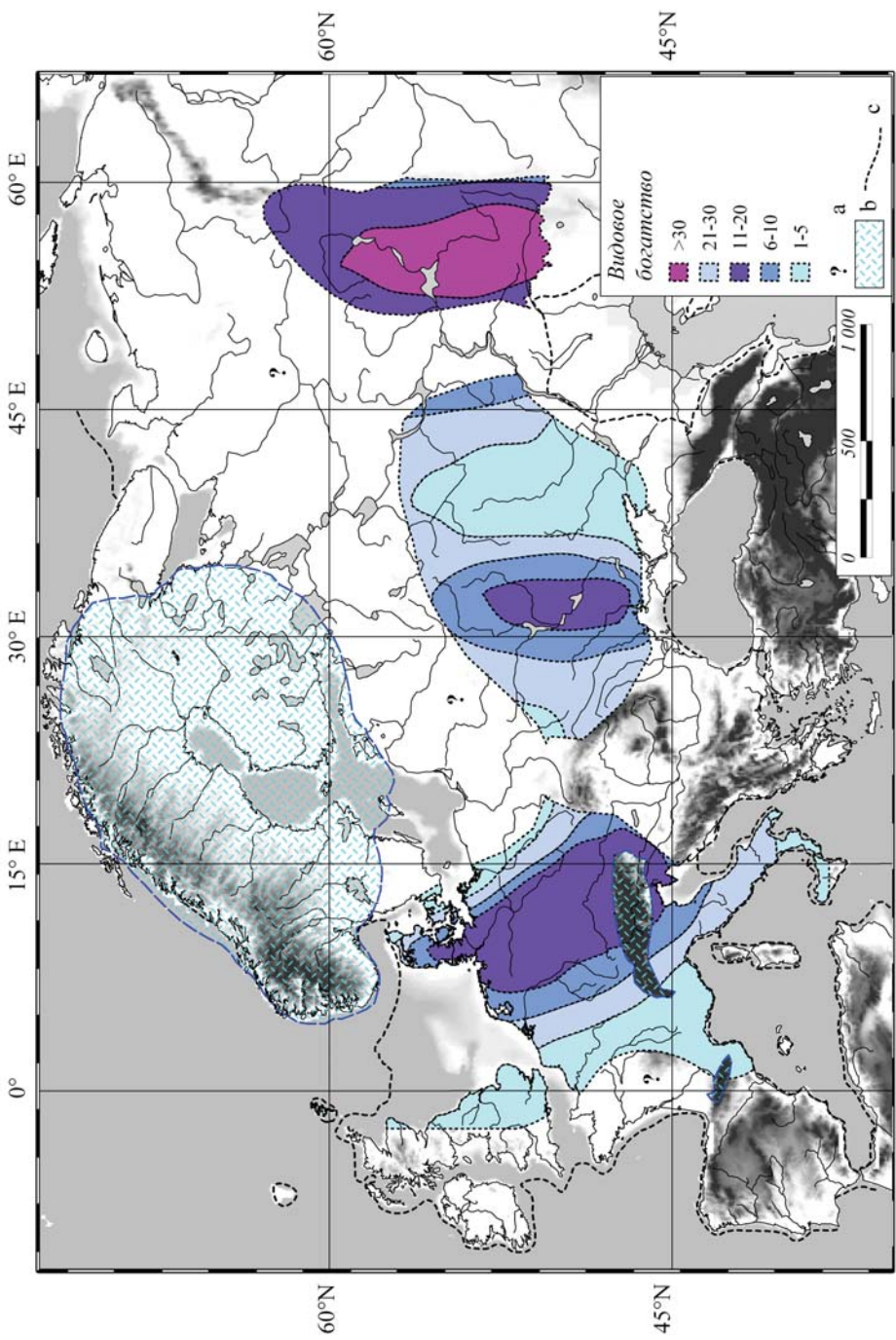


Рис. 4.38. Видовое богатство млекопитающих позднеледниковых; а — отсутствие данных; б — ледниковые щиты и горные оледенения; с — береговая линия.

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

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

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

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

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

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

## **Summary**

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

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

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

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

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

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

*А.К.Маркова, А.Ю. Пузаченко*

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

*Anastasia Markova and Andrei Puzachenko*

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

#### Материалы и методы

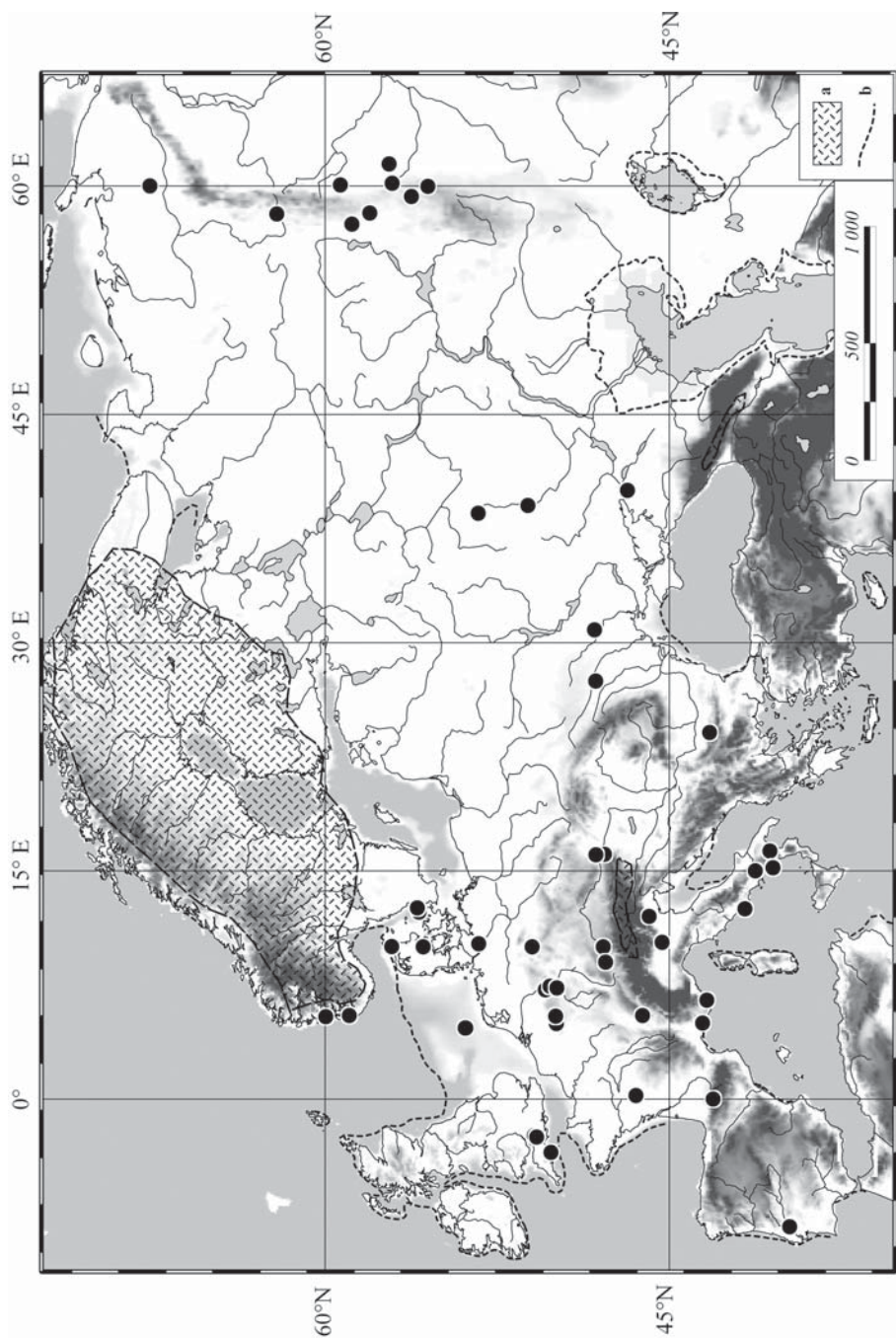
Нами были проанализированы материалы из 53 европейских местонахождений млекопитающих с радиоуглеродными датами в интервале <12,4 – >=10,9 тыс. л. н. Эти местонахождения включают информацию о 76 видах млекопитающих.

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

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

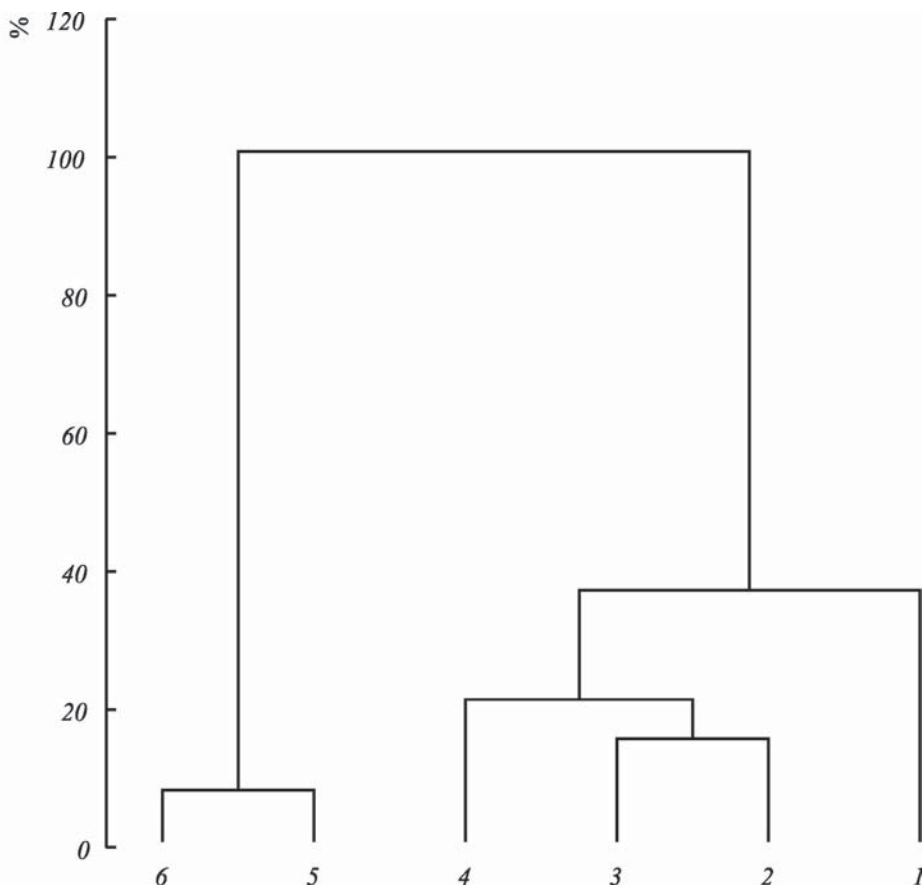
По териологическим материалам BAIC было выделено 6 кластеров (рис. 4.40). Виды-индикаторы из местонахождений BAIC перечислены в табл. 4.3.





**Рис. 4.39.** Местонахождения млекопитающих бэллинга – аллерёда (BAIC) ( $<12,4 - >=10,9$  тыс. л. н.): а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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



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

### Ареалы млекопитающих ВАИС

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

### Субарктические млекопитающие

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

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

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

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



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

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

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



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

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

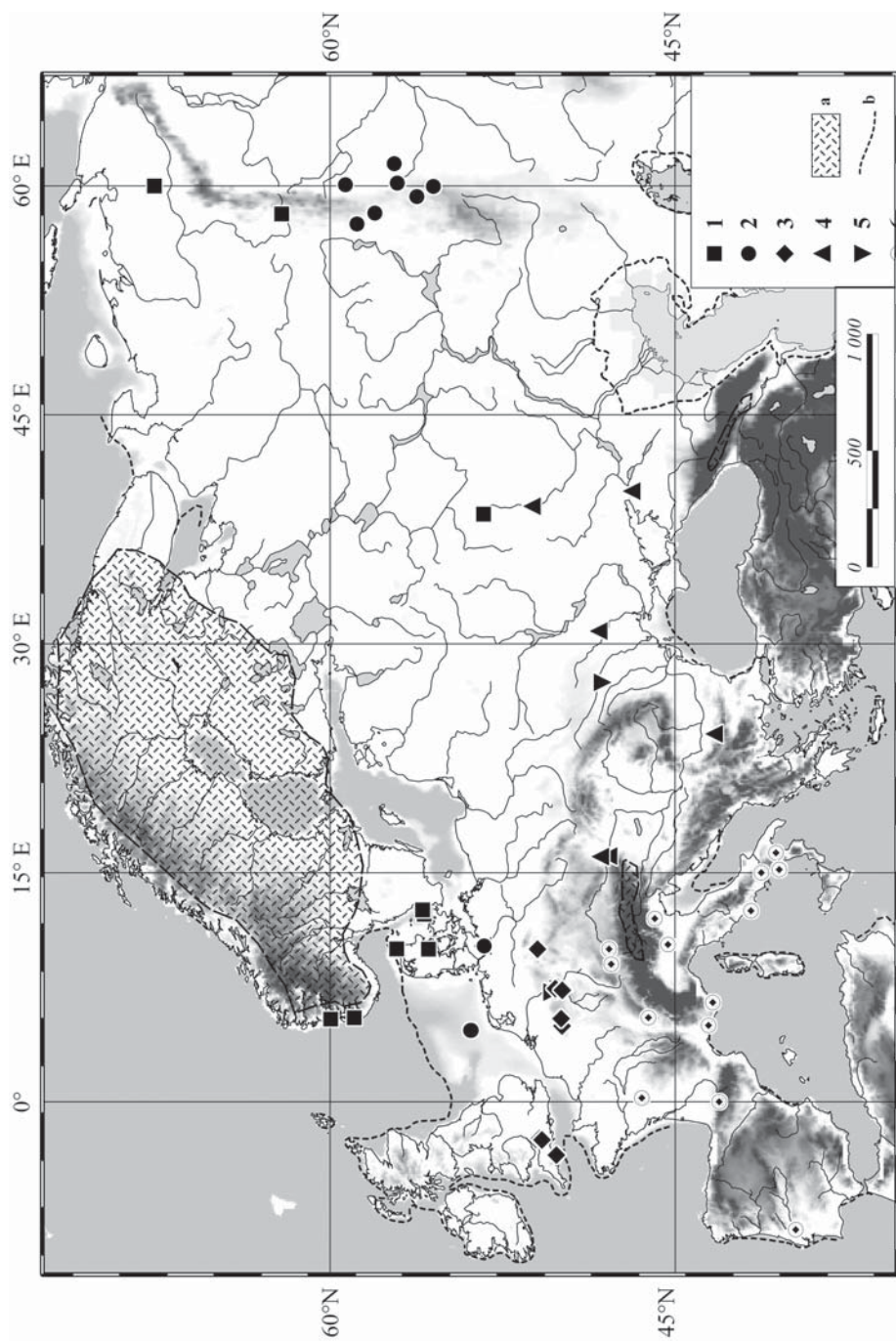
Костные остатки сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* были обнаружены лишь на Урале. Низкое число местонахождений этого тундрового и лесотундрового вида также позволяет говорить о потеплении. Остатки другого вида рода *Lemmus* — норвежского лемминга *Lemmus lemmus* были найдены в среднем течении Рейна,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

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

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

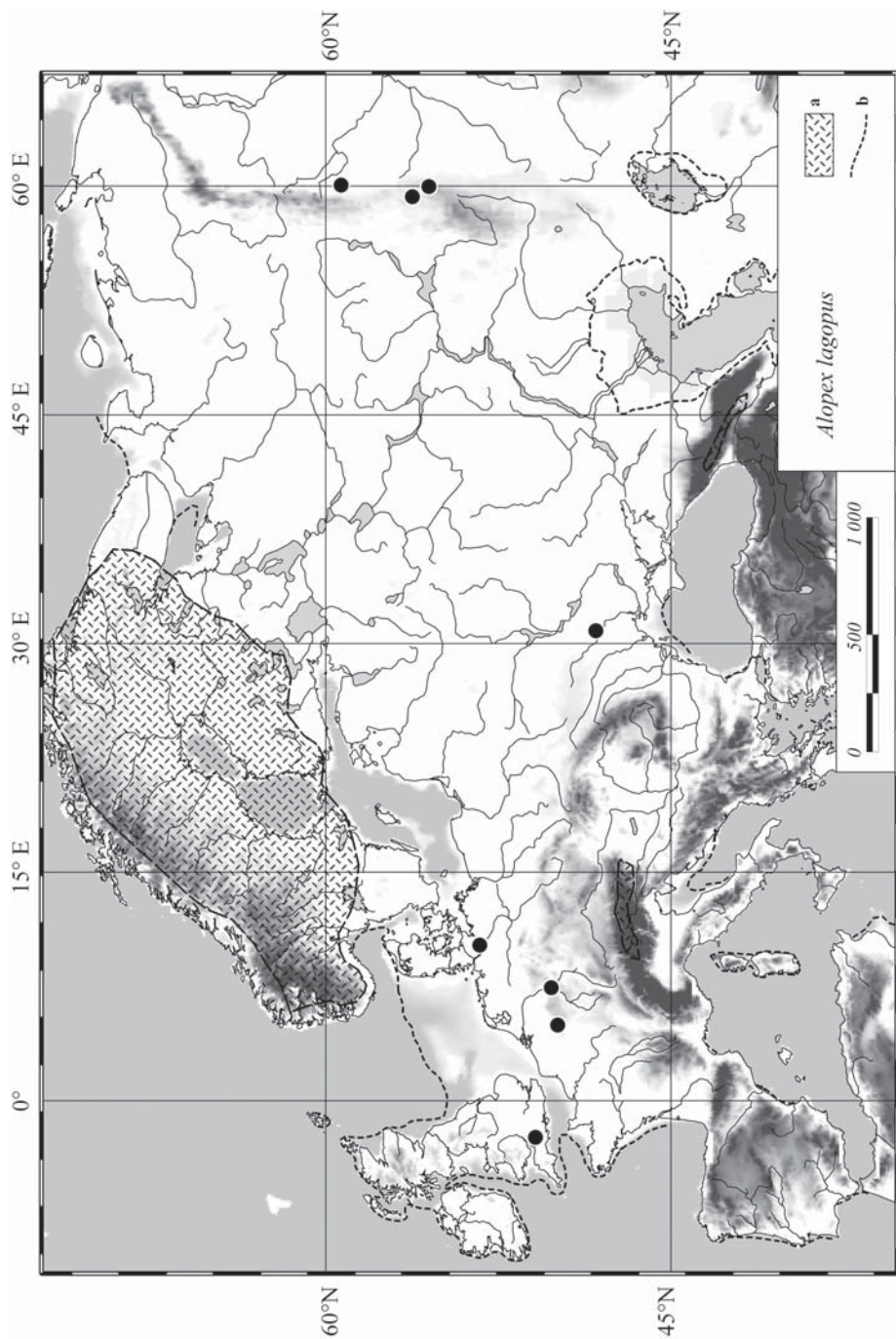
### Степные млекопитающие

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



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

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



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

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



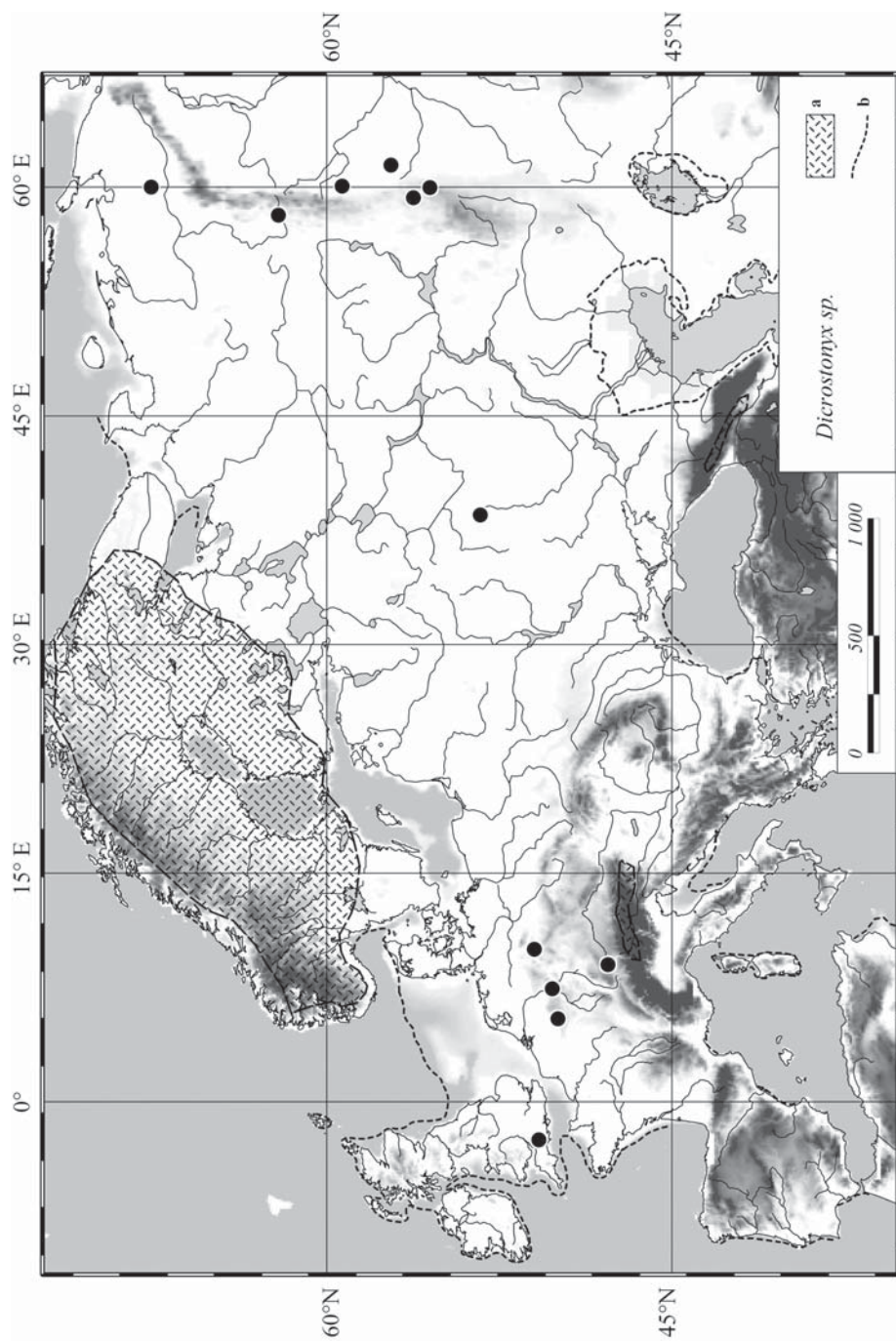


Рис. 4.43. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* sp. (<12,4 - >=10,9 тыс. л. н.).

Fig. 4.43. Collared lemming *Dicrostonyx* sp. localities (<12.4 - >=10.9 kyr BP).

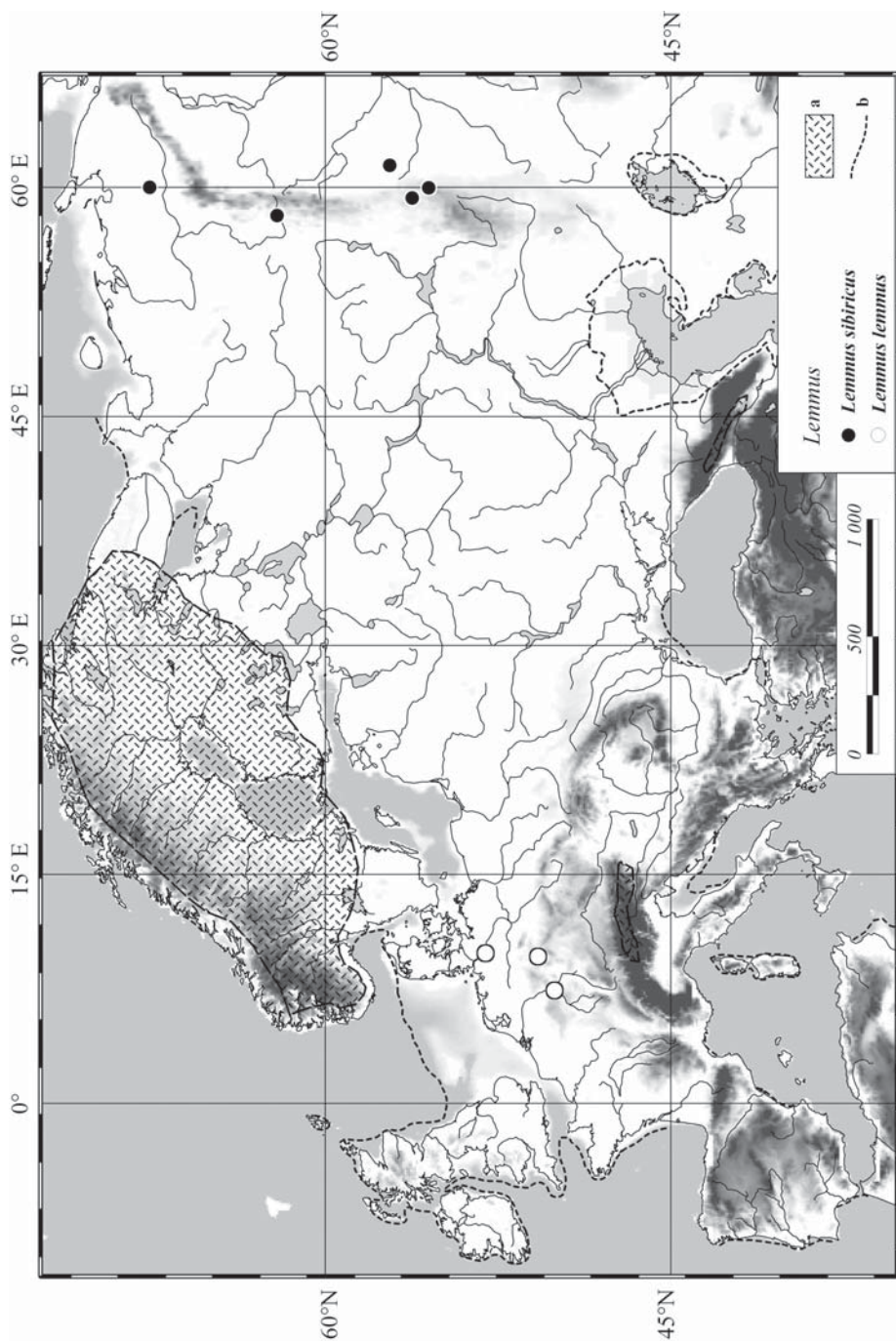


Рис. 4.44. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.44. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).



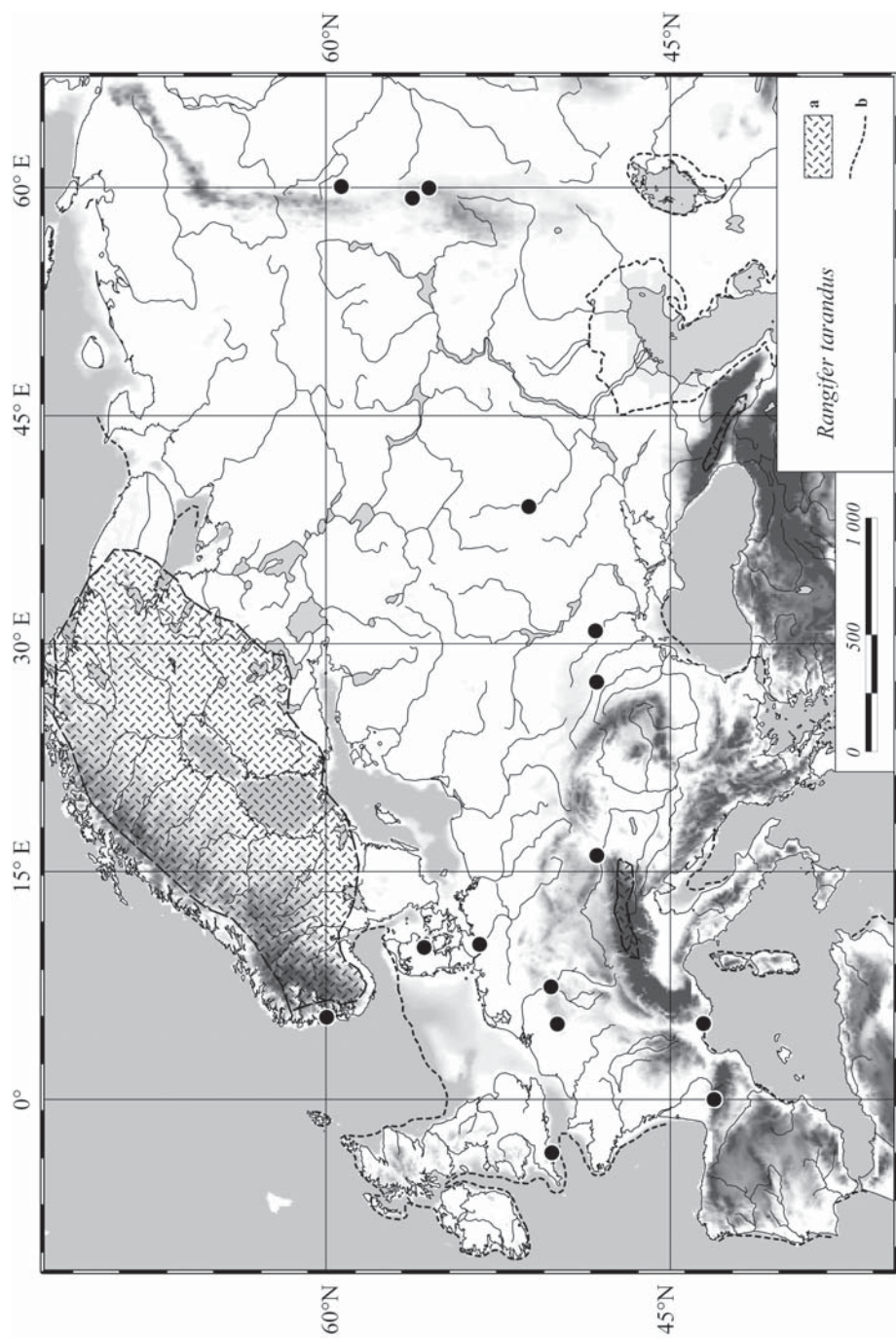


Рис. 4.45. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.45. Reindeer *Rangifer tarandus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

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

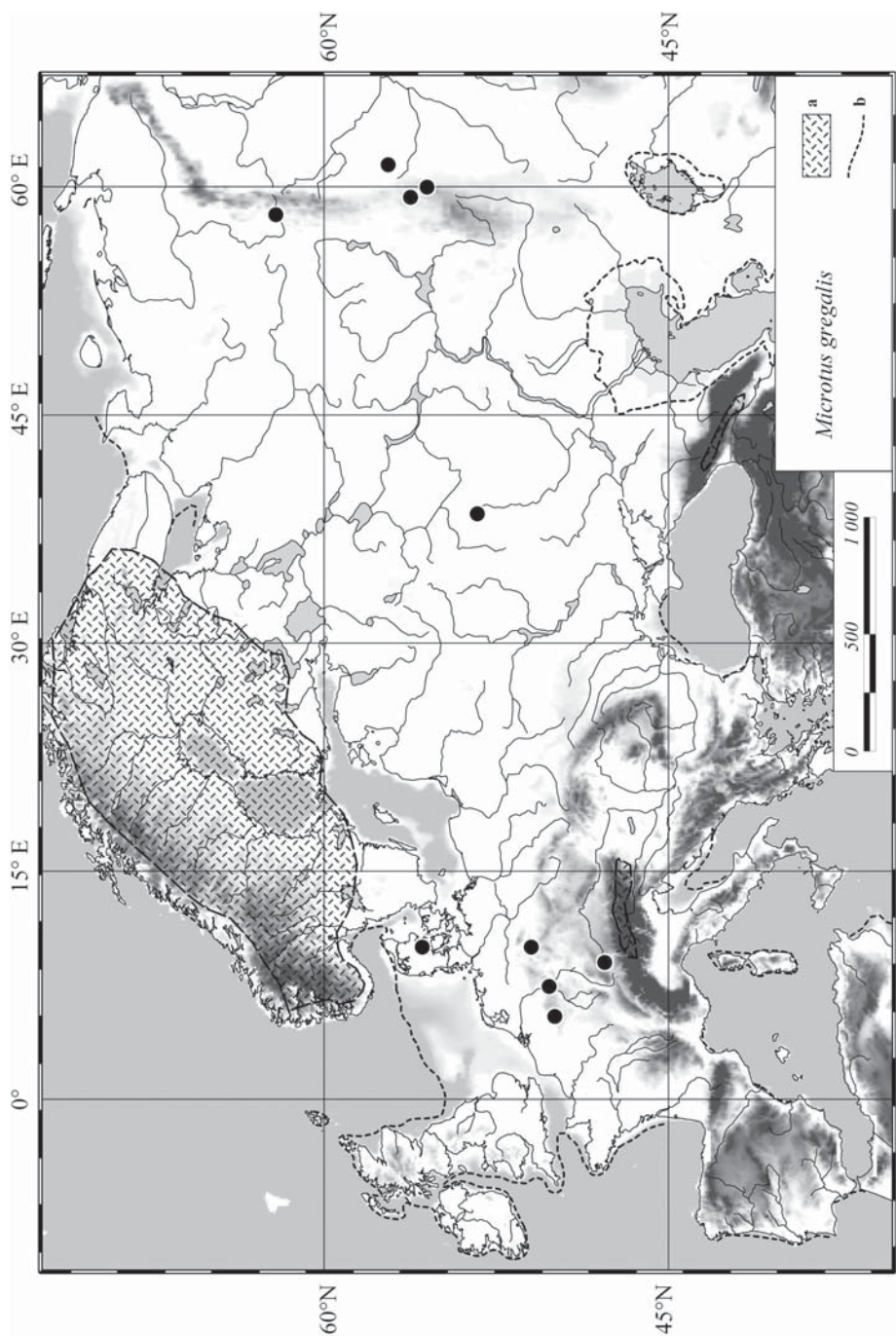
Типичное степное и полупустынное животное — желтая пеструшка *Eolagurus luteus* также была широко распространена в период последнего оледенения и была характерным членом «мамонтового» комплекса. В интервал ВАИС находки ее остатков становятся редкими, что указывает на сокращение и фрагментацию ее ареала.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

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

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

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

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



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

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



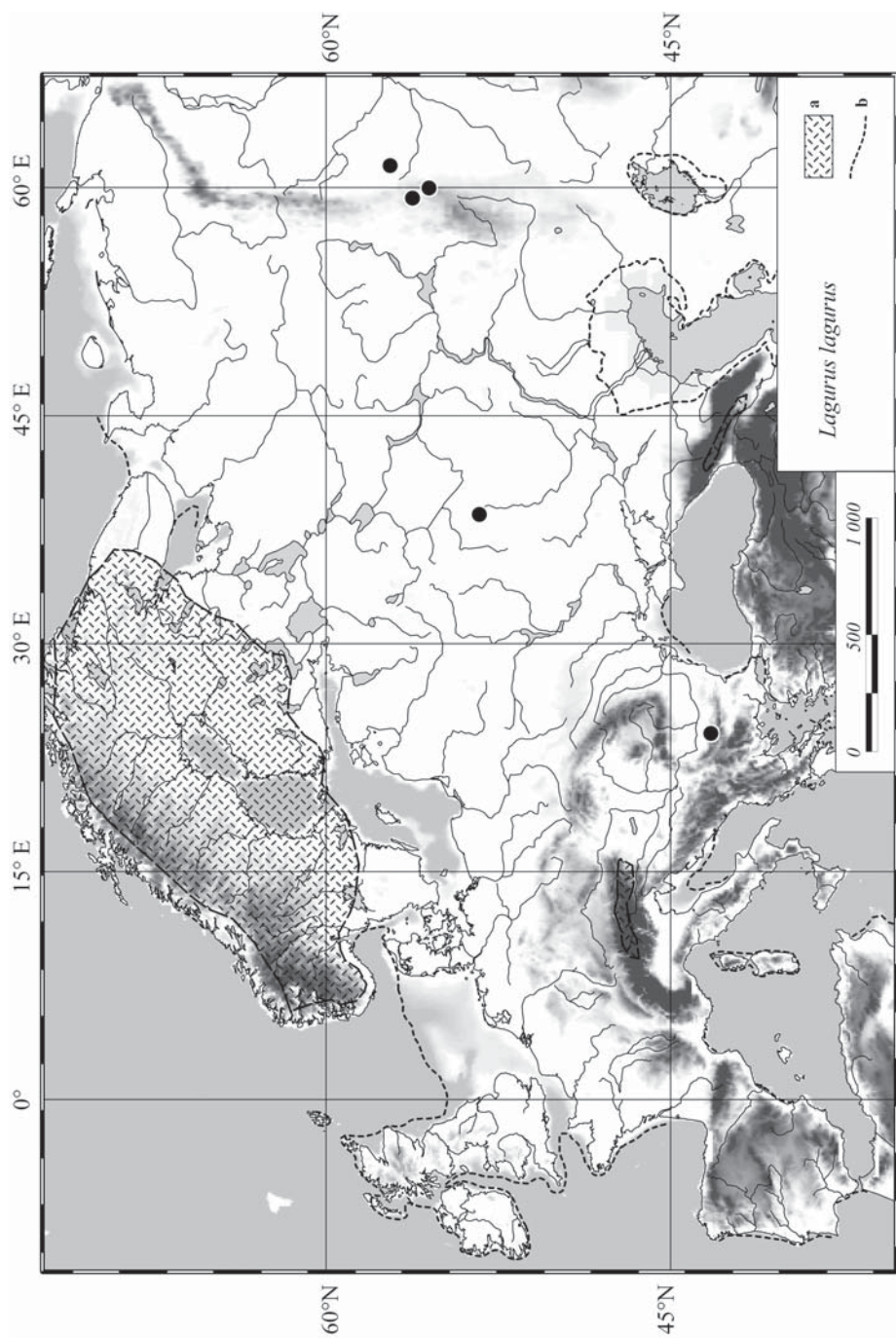


Рис. 4.47. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.47. Steppe lemming *Lagurus lagurus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

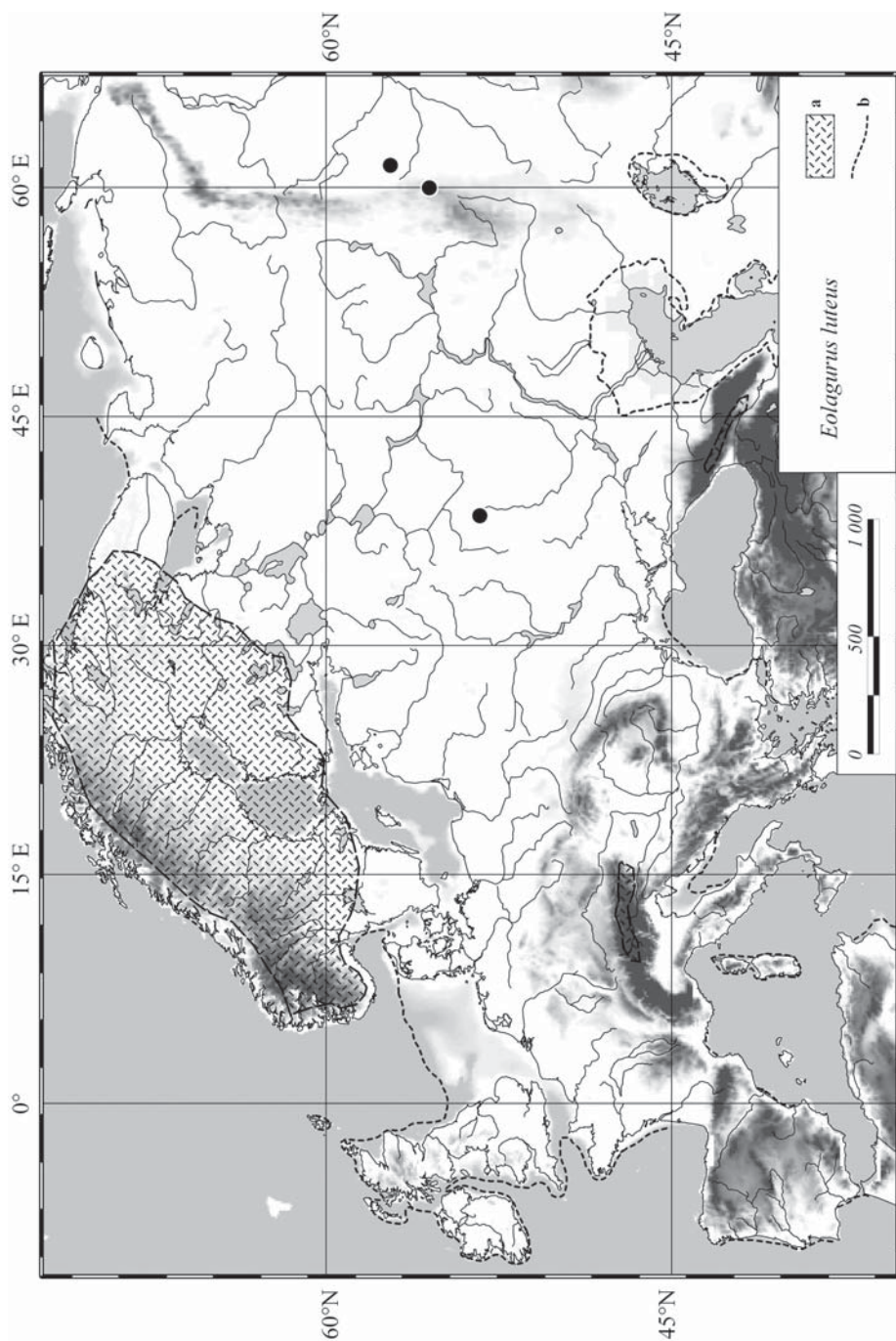


Рис. 4.48. Местонахождения желтой пеструшки *Eolagurus luteus* (<12,4 - >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.48. Yellow lemming *Eolagurus luteus* localities (<12.4 - >=10.9 кут ВР).



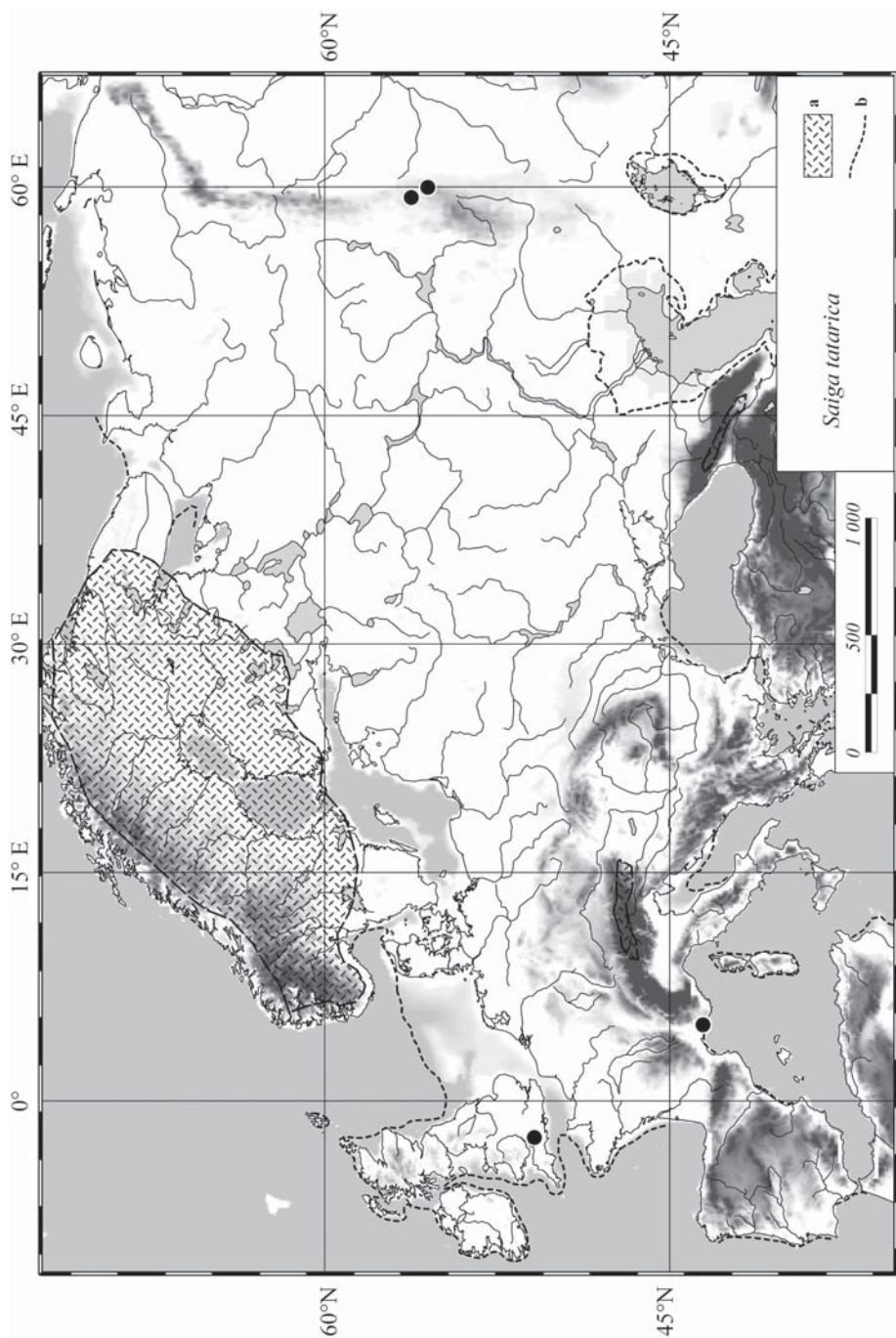


Рис. 4.49. Местонахождения сайги *Saiga tatarica* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).

Fig. 4.49. Saiga *Saiga tatarica* localities (<12,4 – >=10,9 kyr BP).

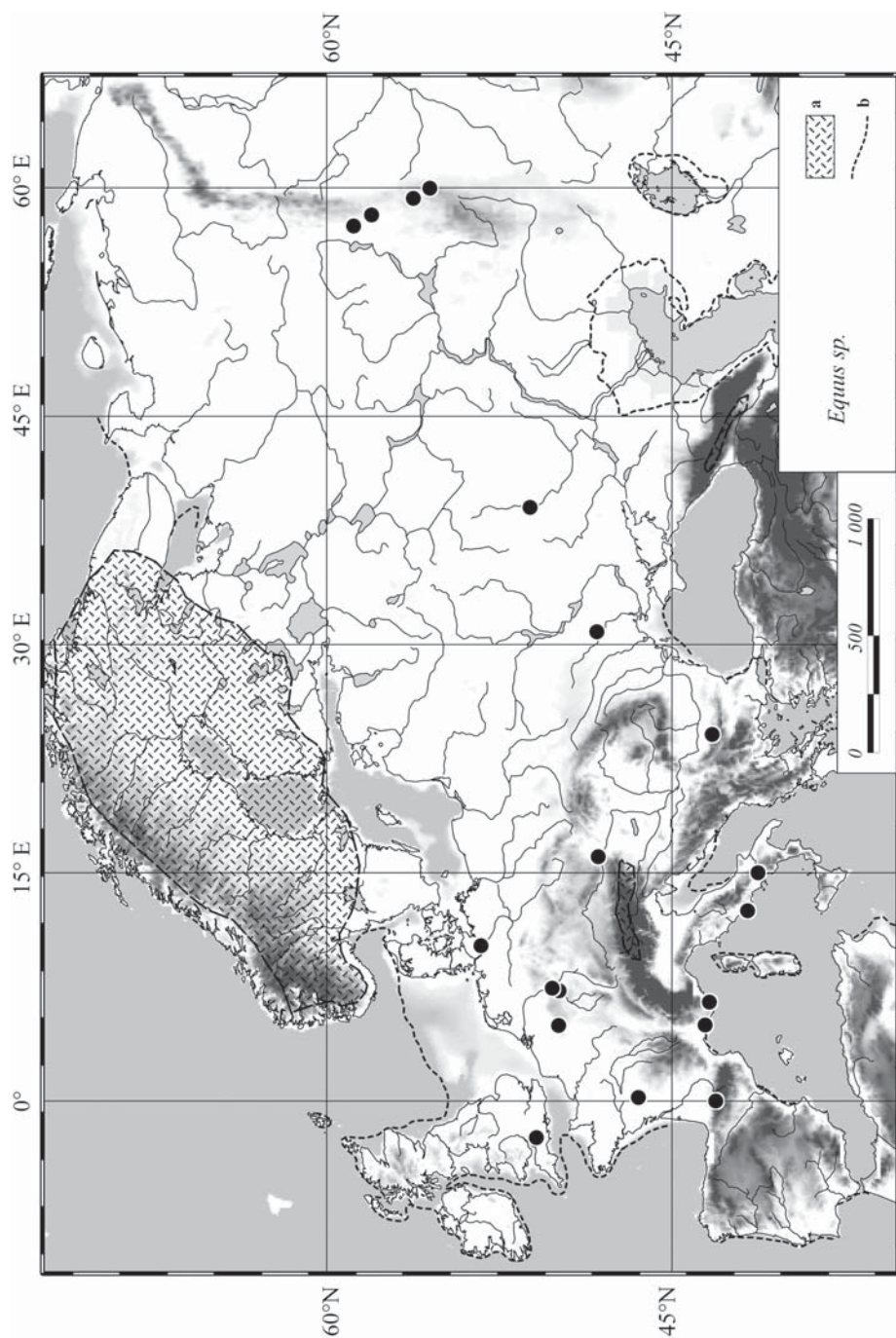


Рис. 4.50. Местонахождения лошади *Equus* sp. ( $<12,4 - \geq 10,9$  тыс. л. н.).  
 Fig. 4.50. Horse *Equus* sp. localities ( $<12.4 - \geq 10.9$  kyr BP).

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

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

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

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

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



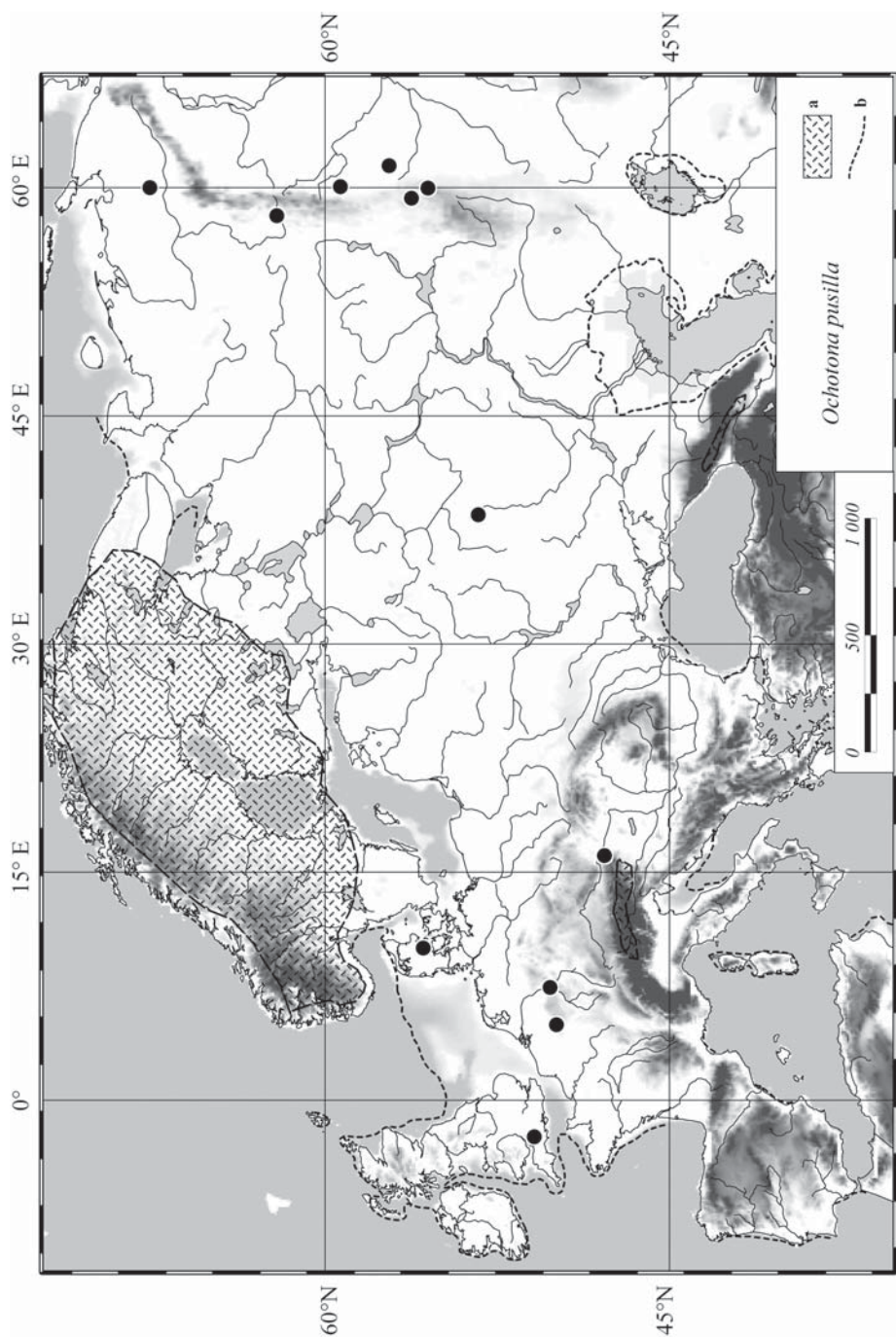


Рис. 4.51. Местонахождения степной пищухи *Ochetona pusilla* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.). Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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

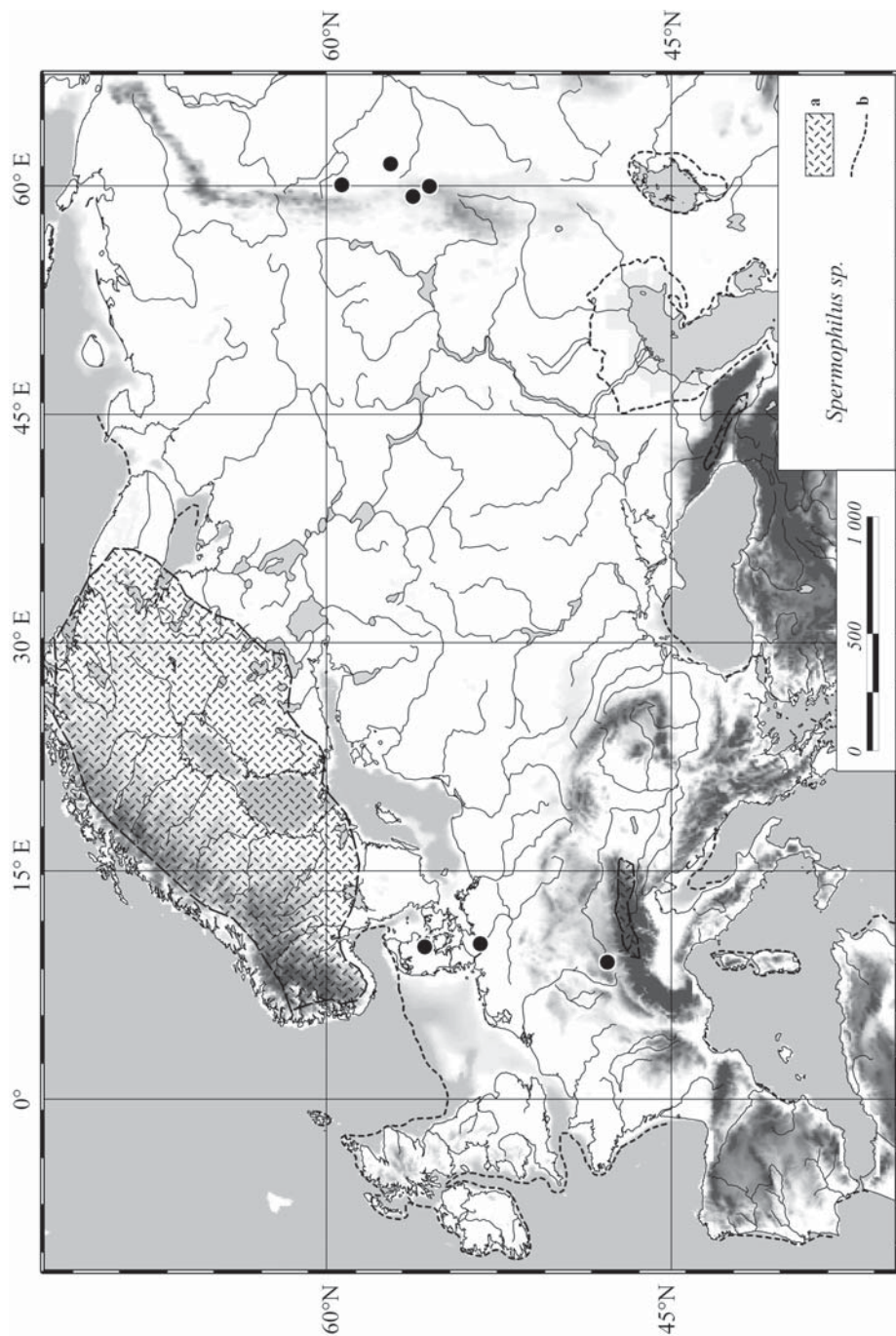


Рис. 4.52. Местонахождения сусликов *Spermophilus* sp. (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.52. Ground squirrel *Spermophilus* sp. localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).



### Лесные млекопитающие

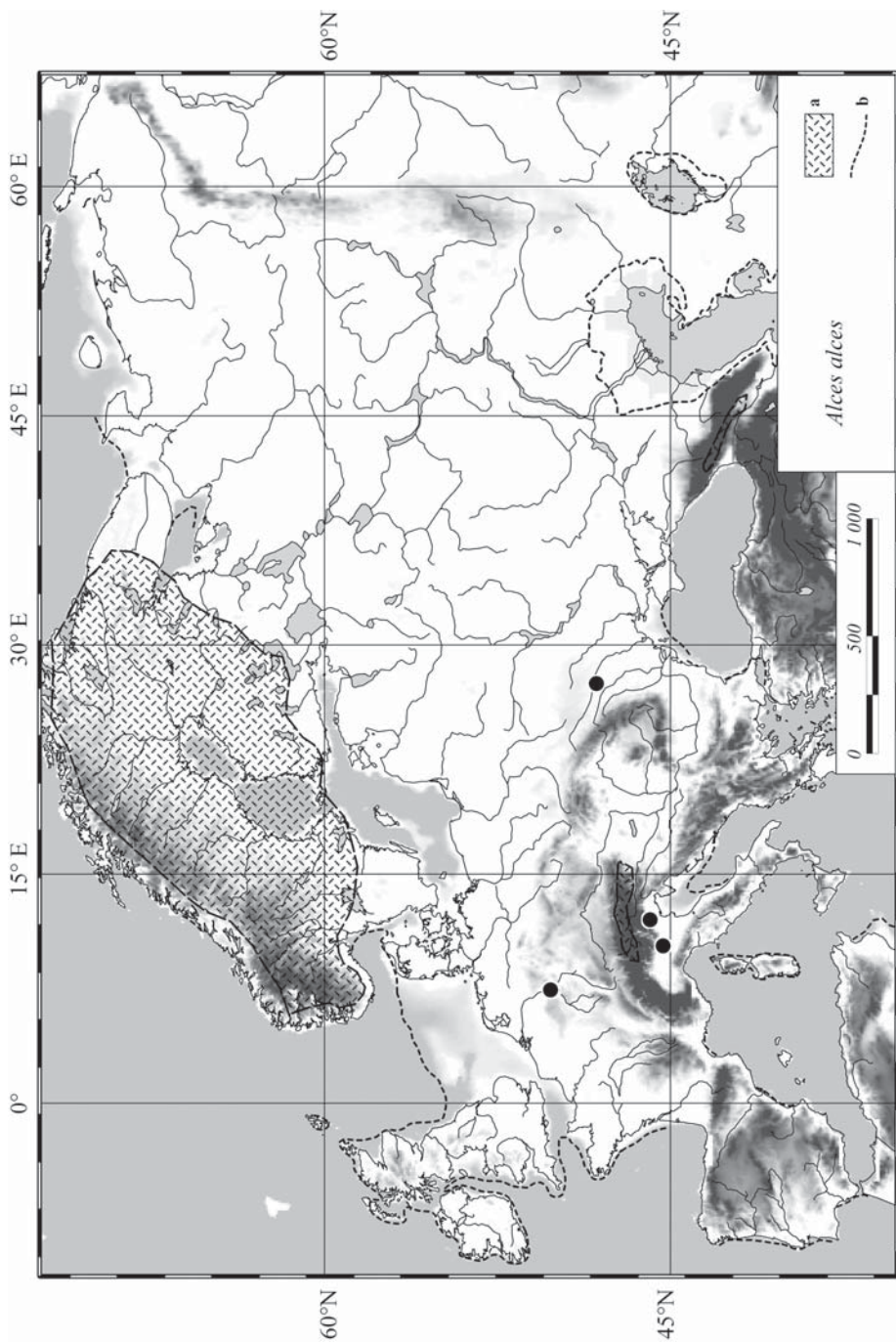
Костные остатки типичных лесных видов млекопитающих также были обнаружены в местонахождениях ВАИС. Находки костей лося *Alces alces* зарегистрированы в местонахождениях бассейна Рейна, в предгорьях Альп и в бассейне Днестра (рис. 4.53).

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

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

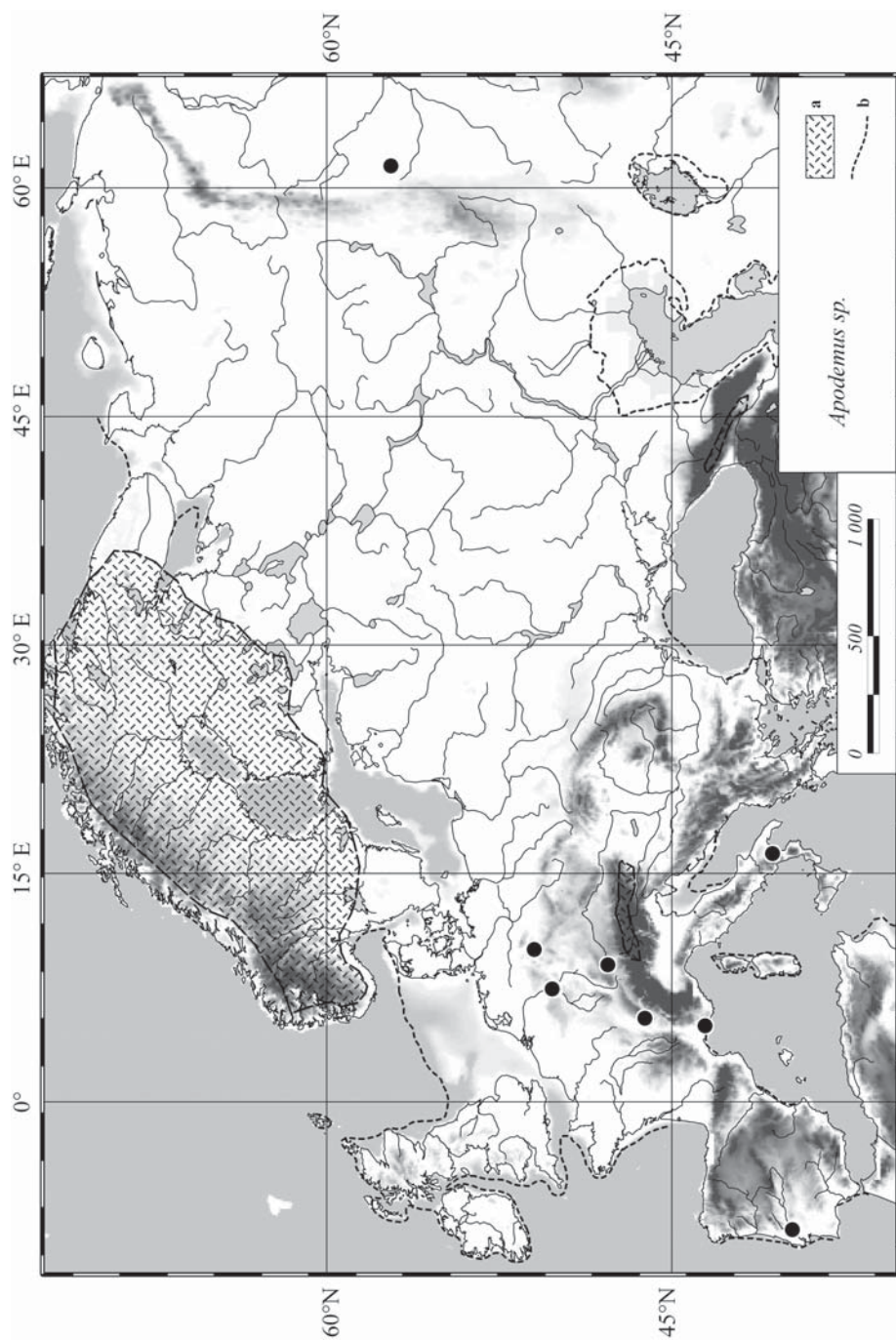
Ряд млекопитающих, остатки которых были обнаружены в местонахождениях этого интервала, наиболее хорошо приспособлены к лесостепным ландшафтам. Обычны находки остатков благородного оленя *Cervus elaphus*, которые были обнаружены главным образом в Западной Европе (в бассейне Рейна, Дуная, на Британских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

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



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

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



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



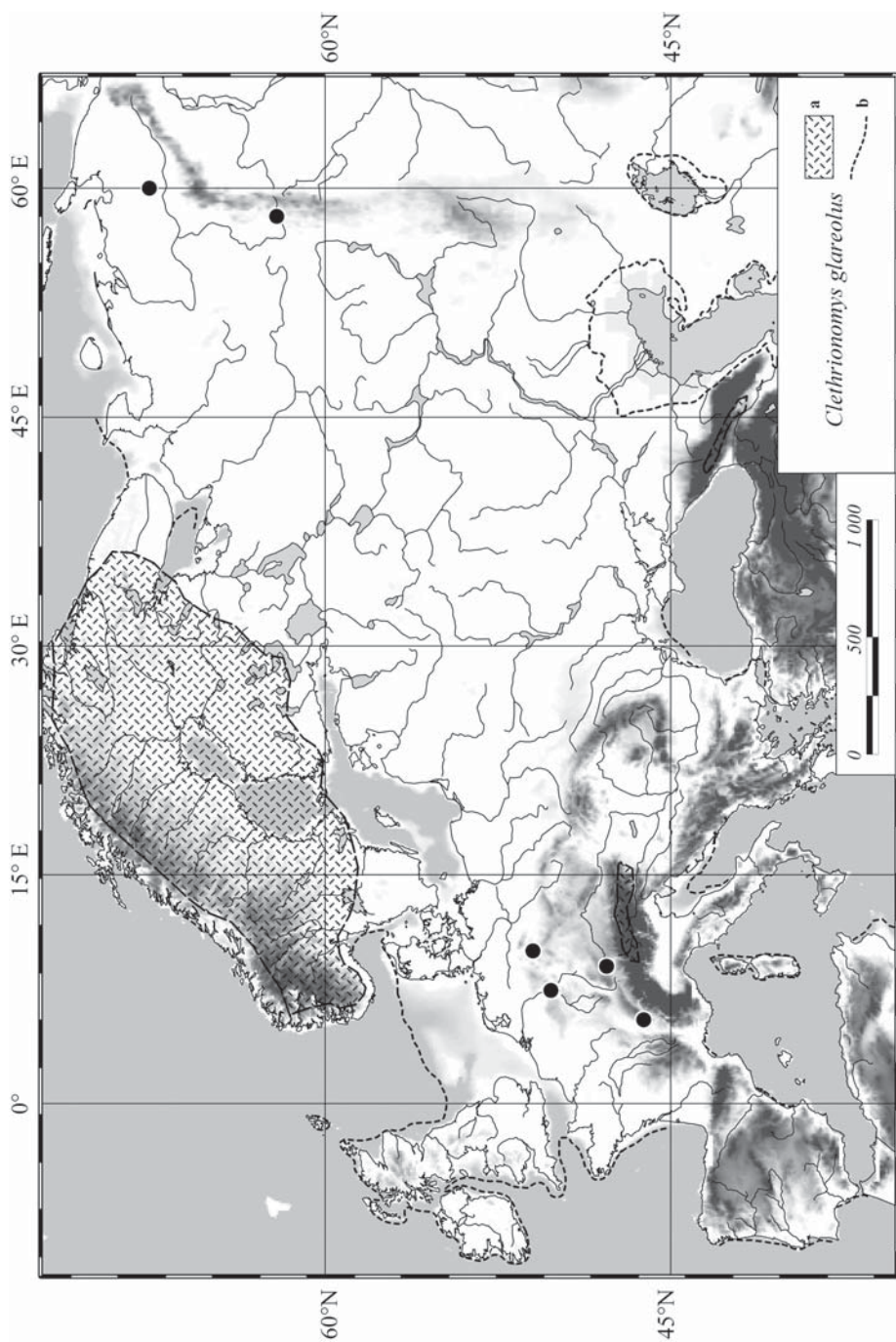


Рис. 4.55. Местонахождения рыжей лесной полевки *Clethrionomys glareolus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.55. Bank vole *Clethrionomys glareolus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

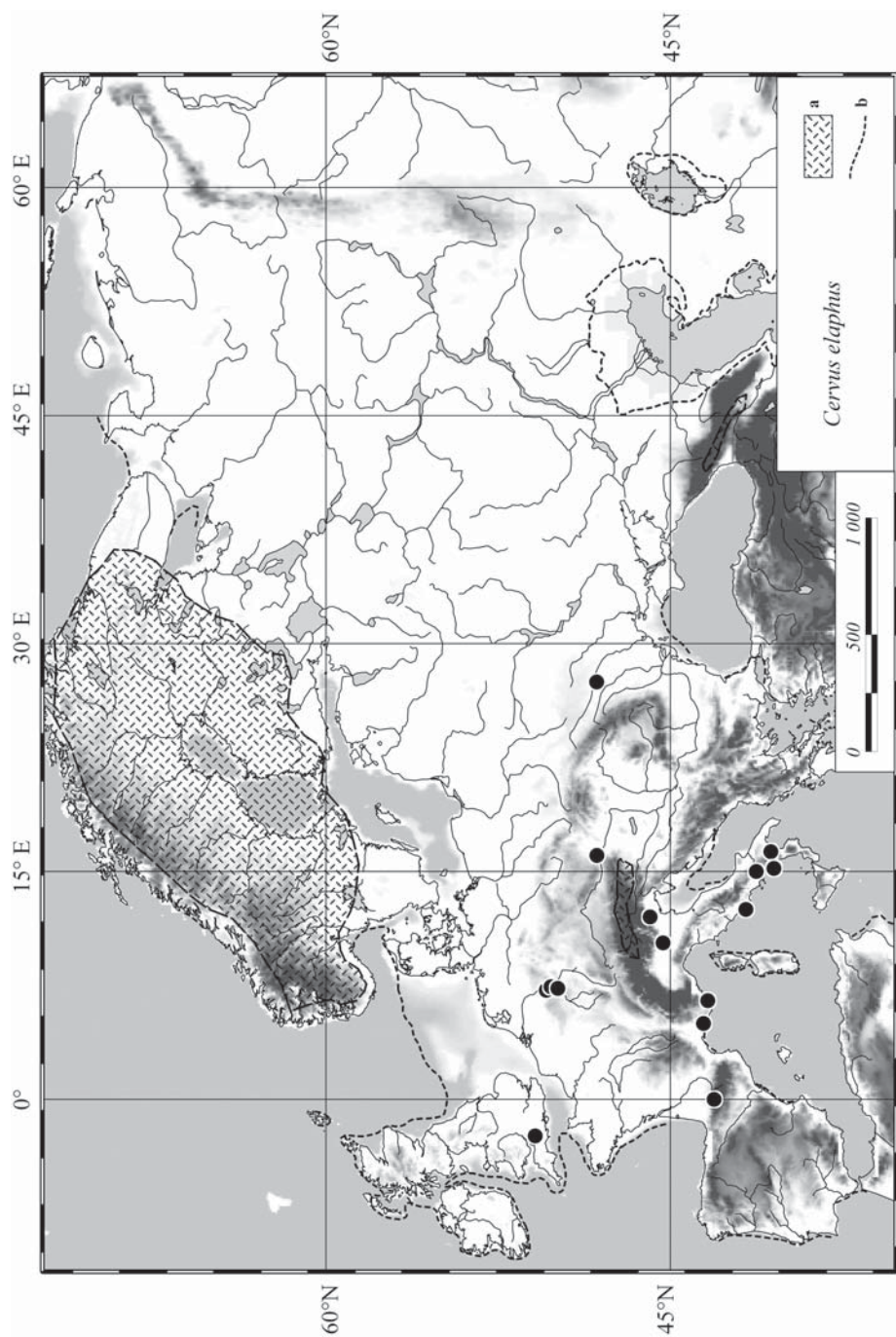


Рис. 4.56. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.56. Red deer *Cervus elaphus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).



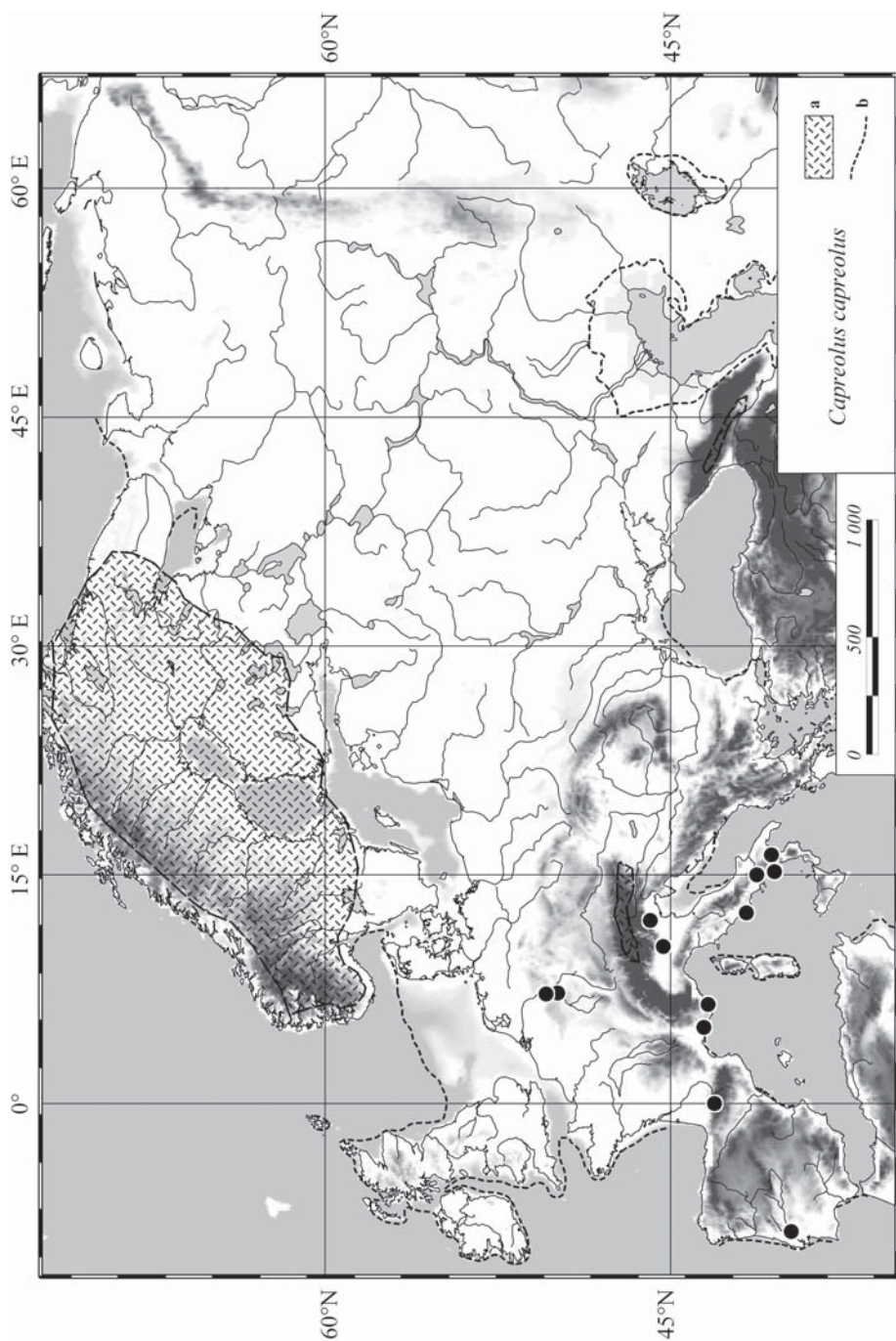


Рис. 4.57. Местонахождения козули *Capreolus capreolus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.57. Roe deer *Capreolus capreolus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

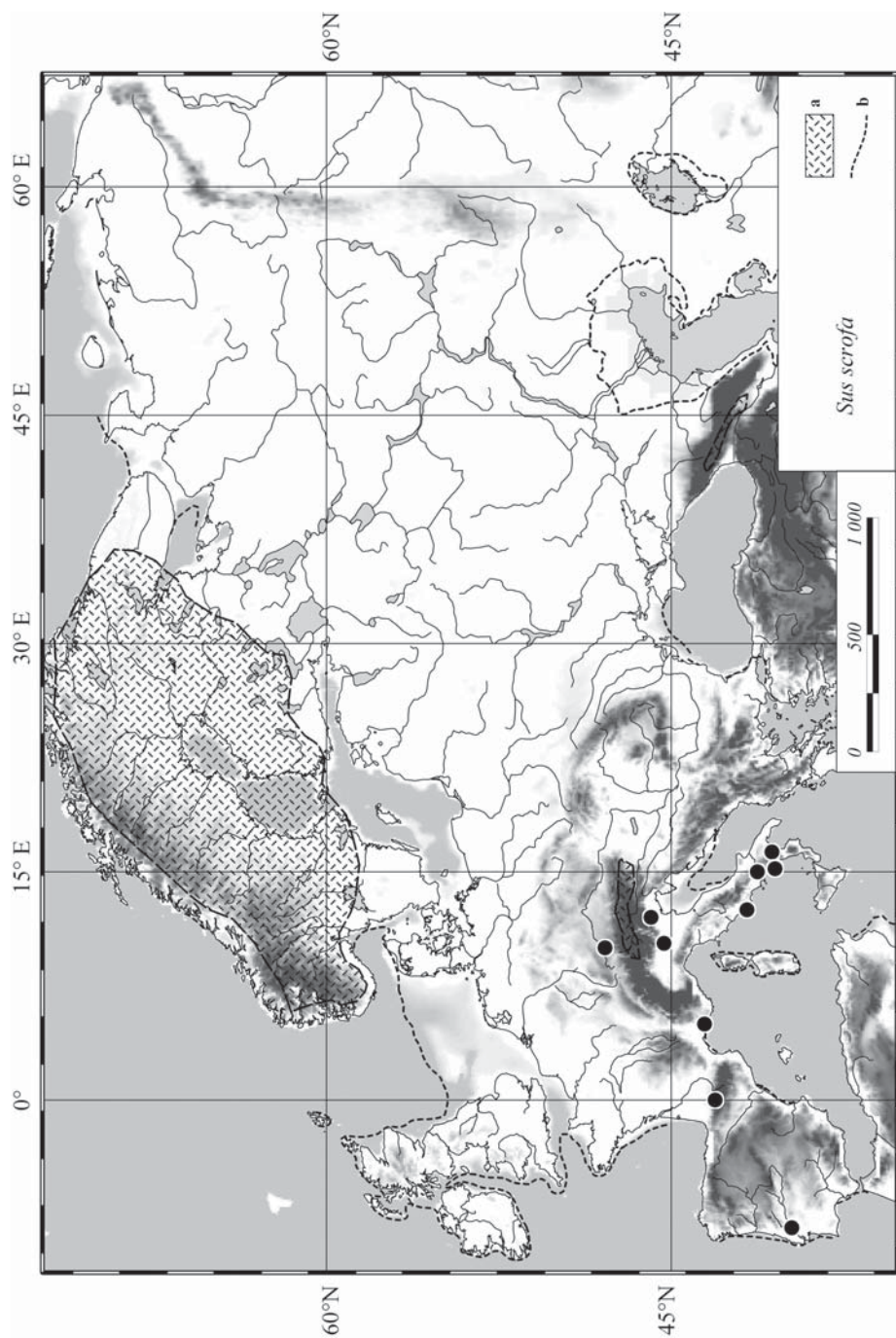


Рис. 4.58. Местонахождения кабана *Sus scrofa* ( $<12,4 - \geq 10,9$  тыс. л. н.).

Fig. 4.58. Wild boar *Sus scrofa* localities ( $<12,4 - \geq 10,9$  kyr BP).

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

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

### Горные виды

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

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

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

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



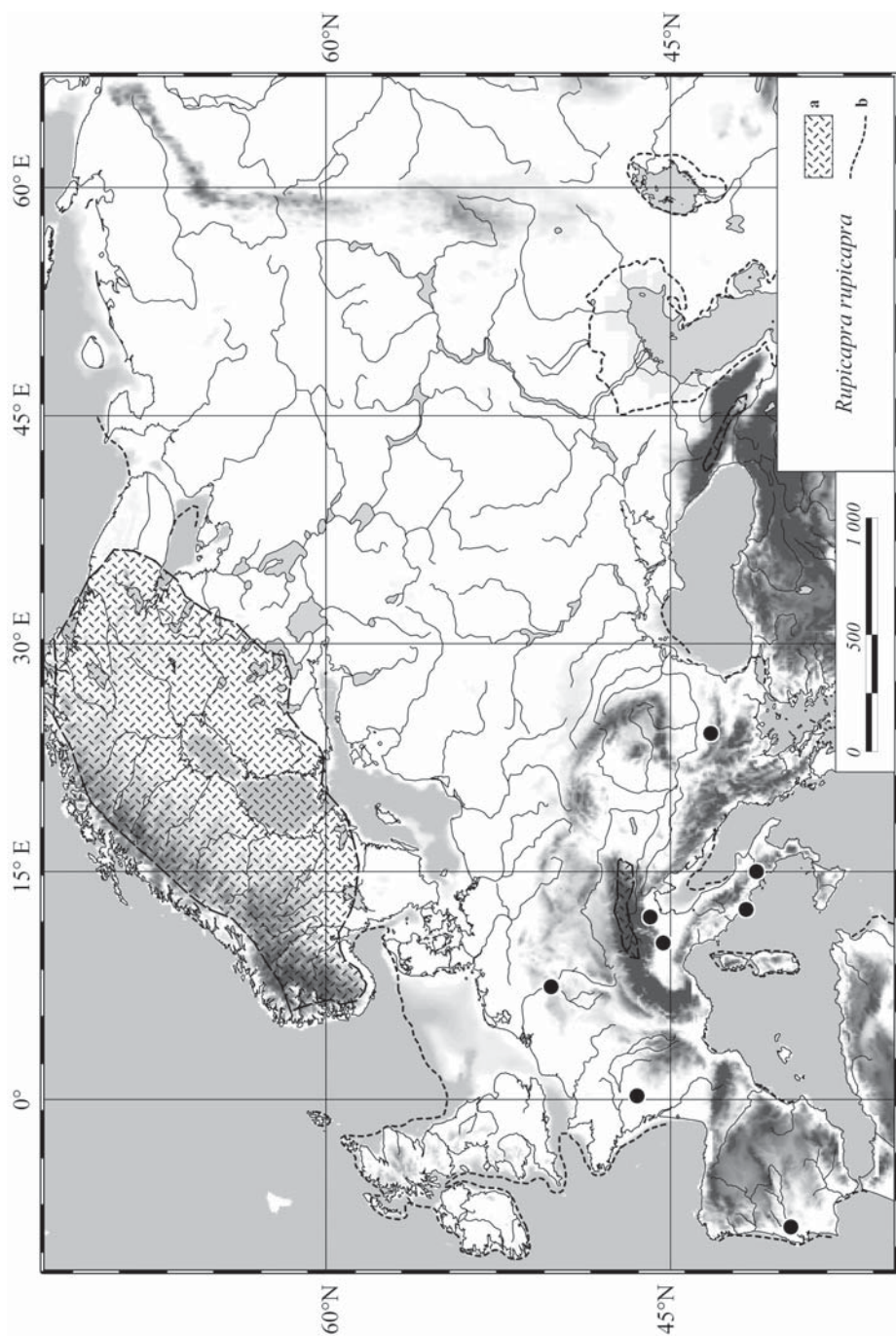
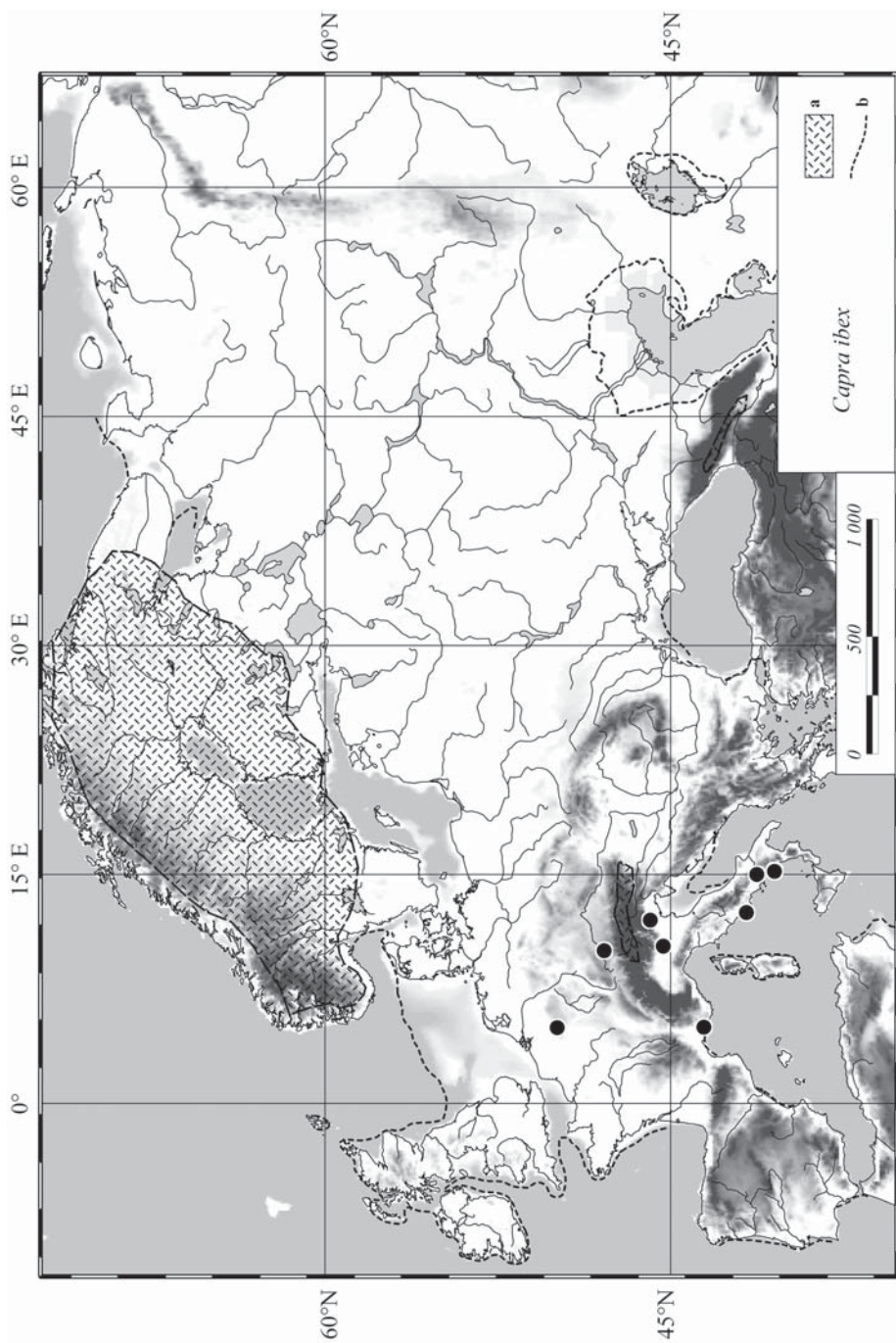


Рис. 4.59. Местонахождения серны *Rupicapra rupicapra* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.): а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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



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

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



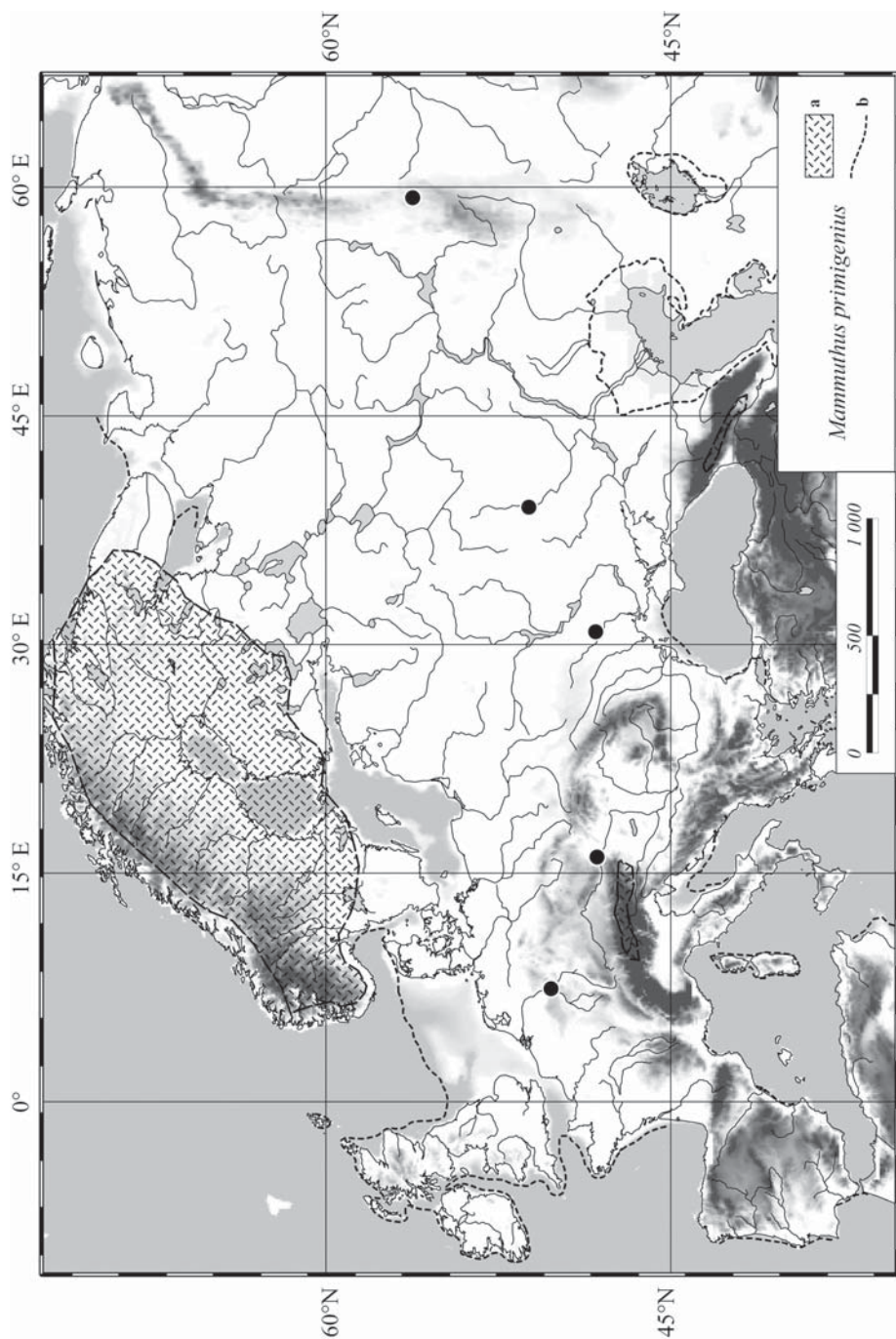
ностью. В конце плейстоцена отмечаются серьезные изменения в растительном покрове Северной Евразии. Мамонт вынужден был питаться растениями более влажных биотопов, в которых содержание питательных веществ и минеральный состав были ниже, чем у растений сухих биотопов (Украинцева, 1991). Изменение состава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

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

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

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

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



**Рис. 4.61.** Местонахождения мамонта *Mammoth primigenius* (<12.4 – >=10.9 тыс. л. н.). Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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

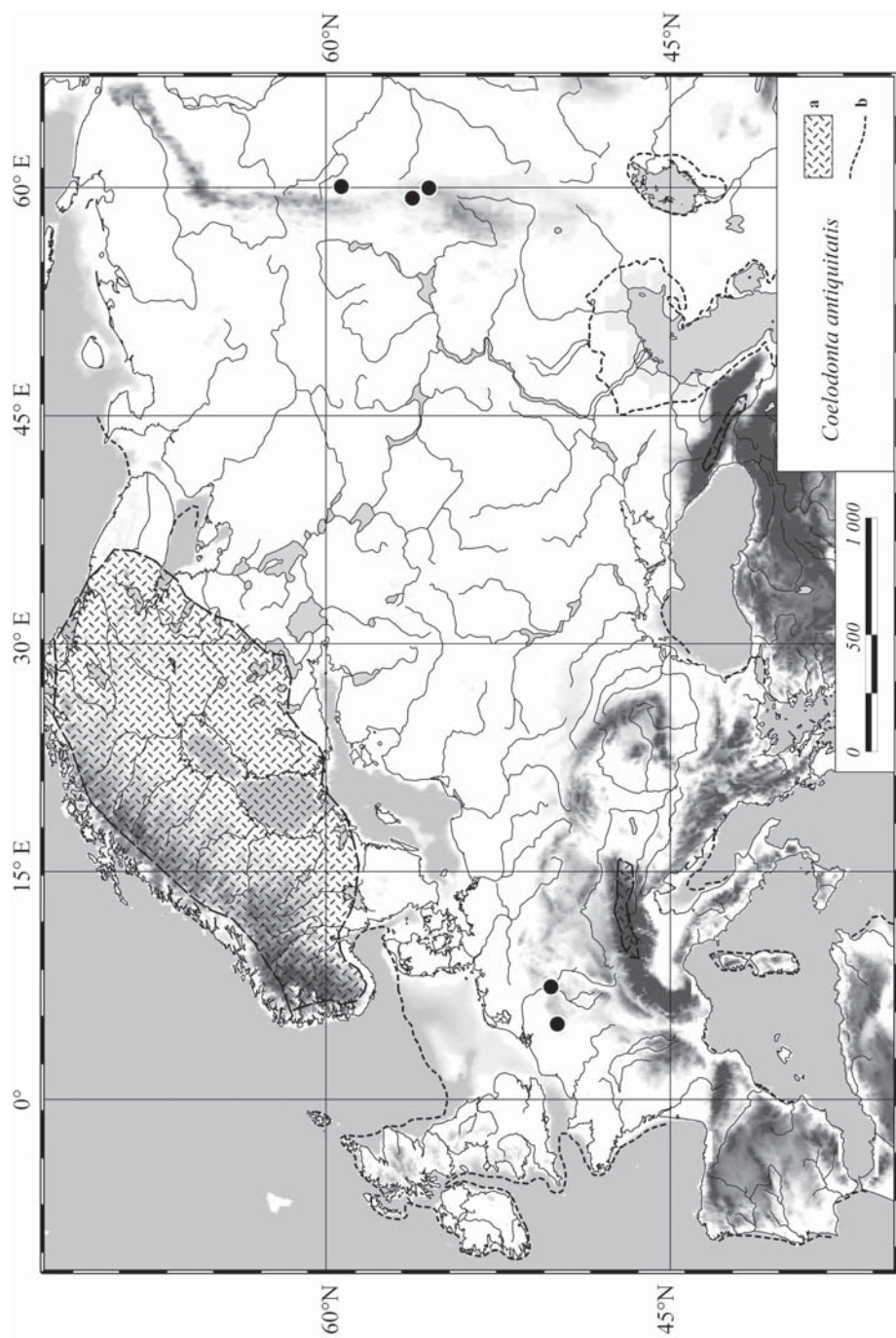


Рис. 4.62. Местонахождения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (<12,4 - >=10,9 тыс. л. н.).

Fig. 4.62. Woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* localities (<12.4 - >=10.9 kyr BP).



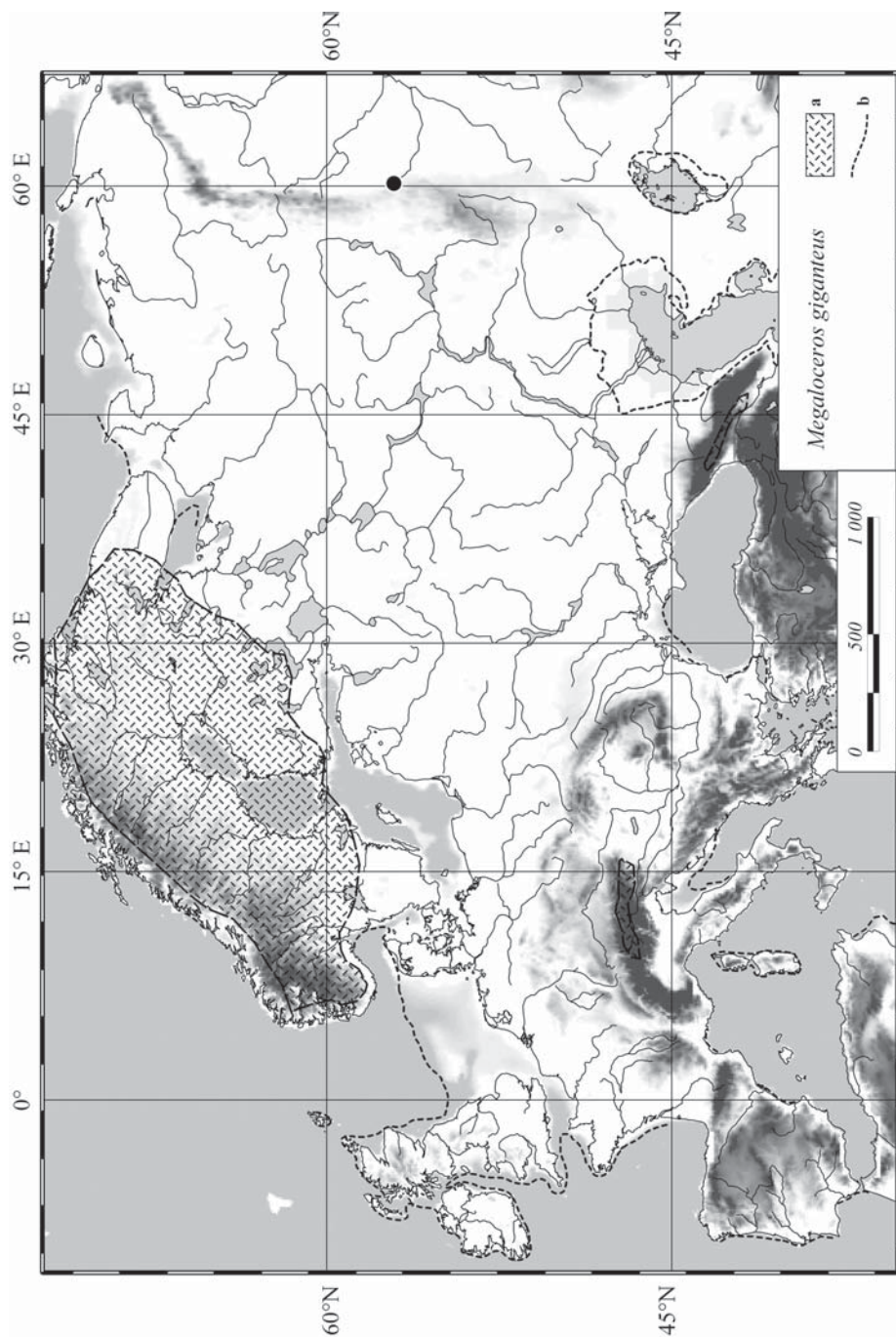


Рис. 4.63. Местонахождения гигантского оленя *Megaloceros giganteus* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).

Fig. 4.63. Giant deer *Megaloceros giganteus* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).



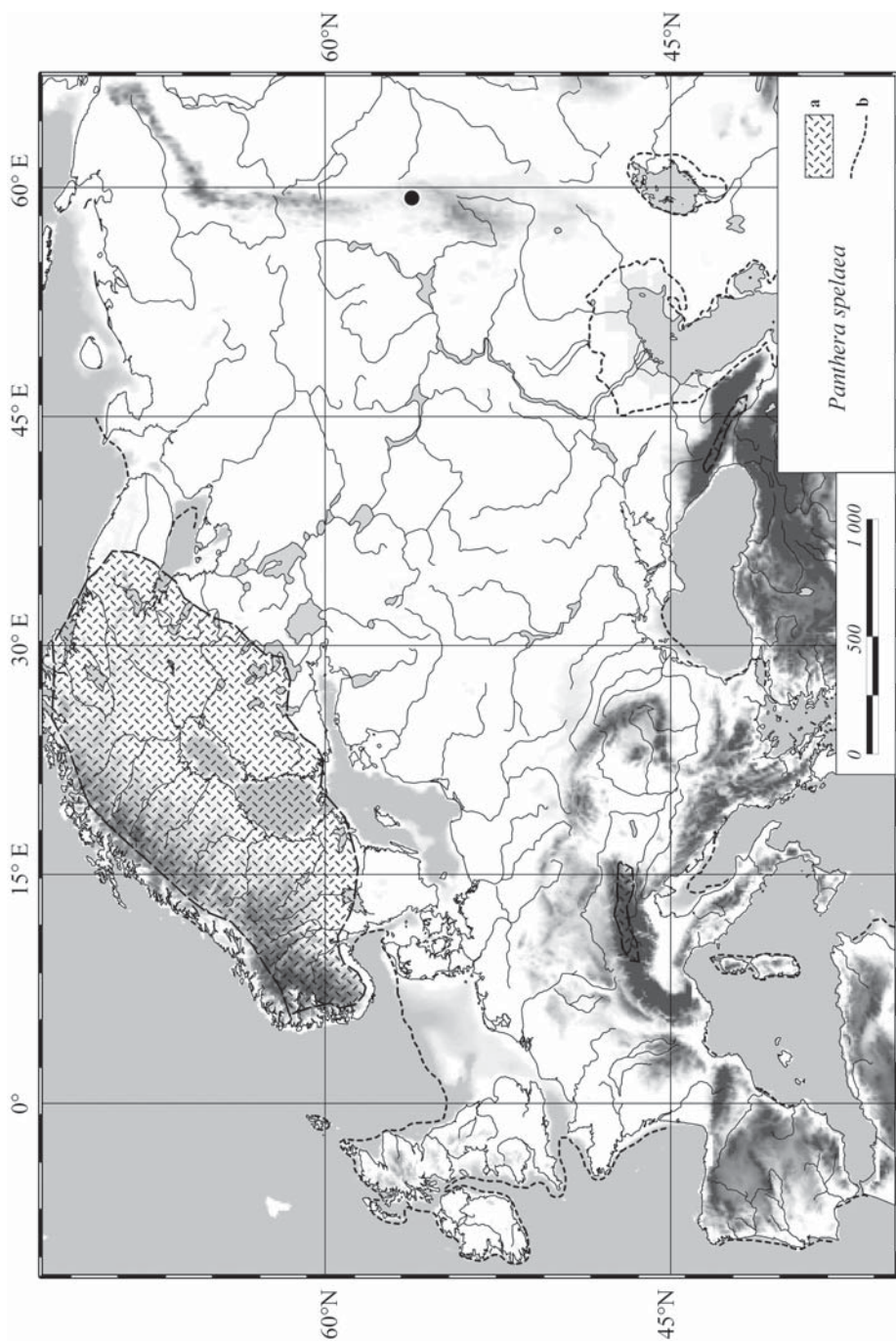


Рис. 4.64. Местонахождения пещерного льва *Panthera spelaea* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).

Fig. 4.64. Cave lion *Panthera spelaea* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

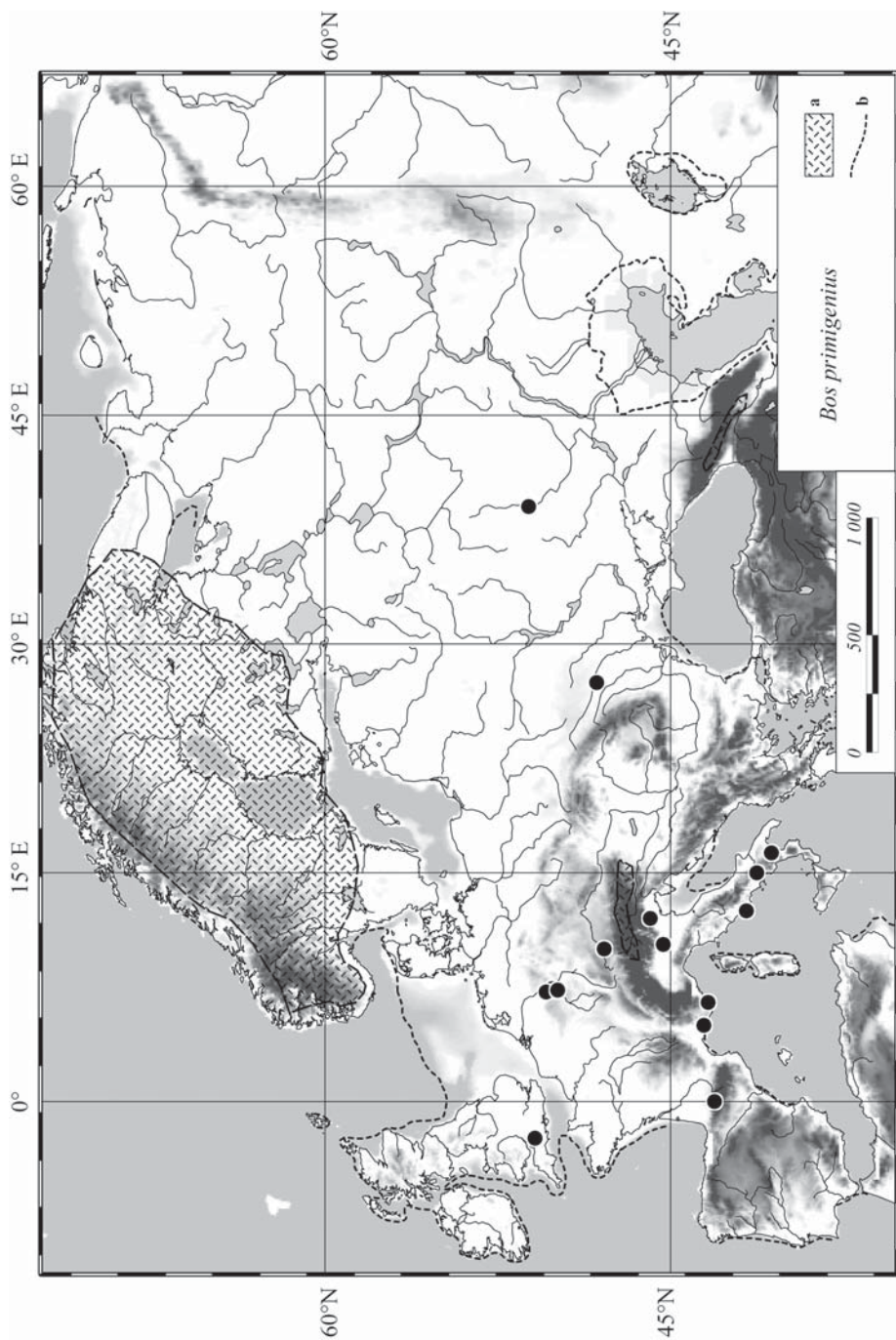


Рис. 4.65. Местонахождения первобытного быка *Bos (Bos) primigenius* (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.65. Wild ox *Bos (Bos) primigenius* localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP).

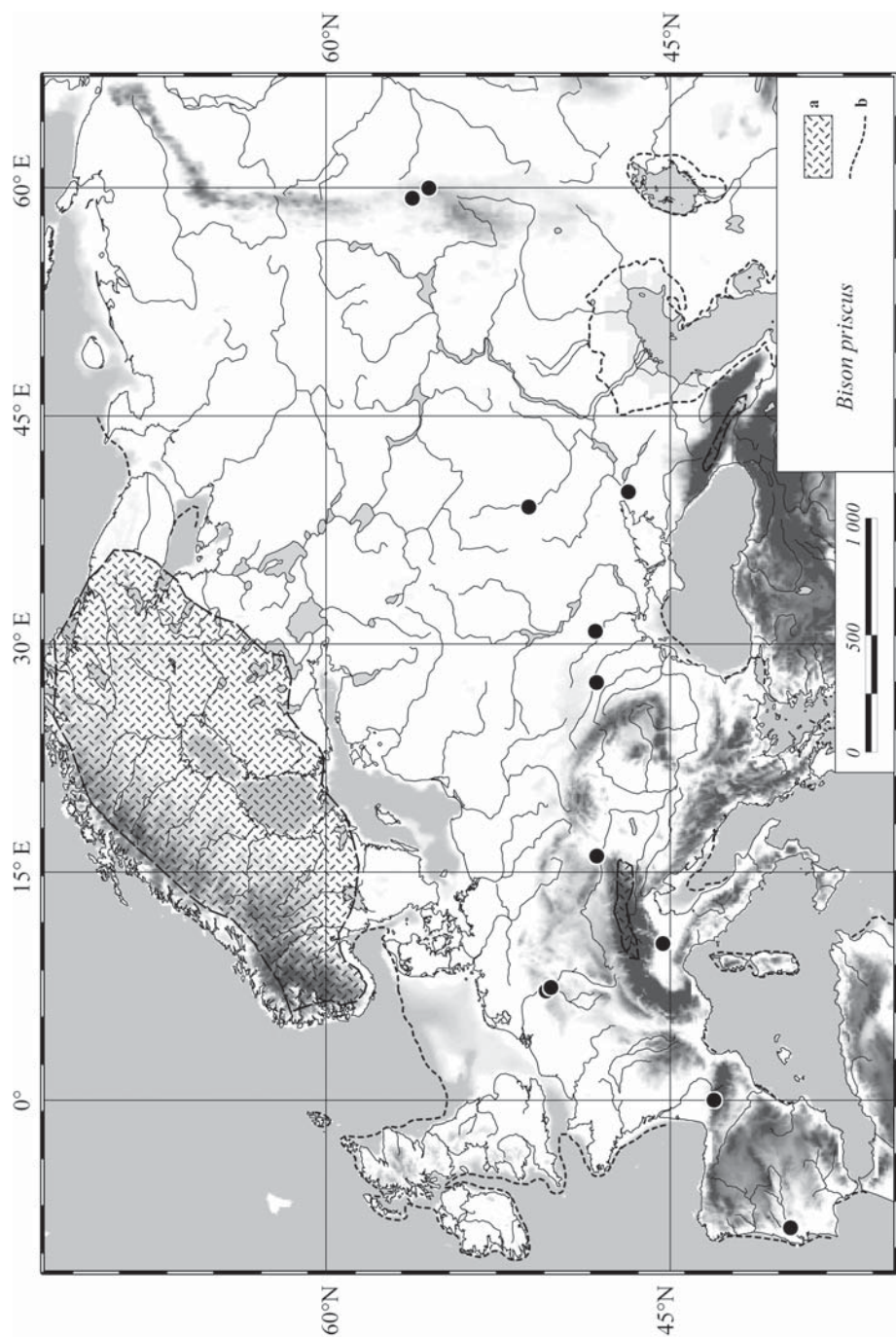


Рис. 4.66. Местонахождения первобытного бизона *Bison priscus* (<12,4 – >10,9 тыс. л. н.).  
 Fig. 4.66. The primitive bison *Bison priscus* localities (<12.4 – >10.9 kyr BP).



## **Комплексы млекопитающих ВАИС**

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

### **I. Комплекс млекопитающих перигляциальной тундростепи**

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

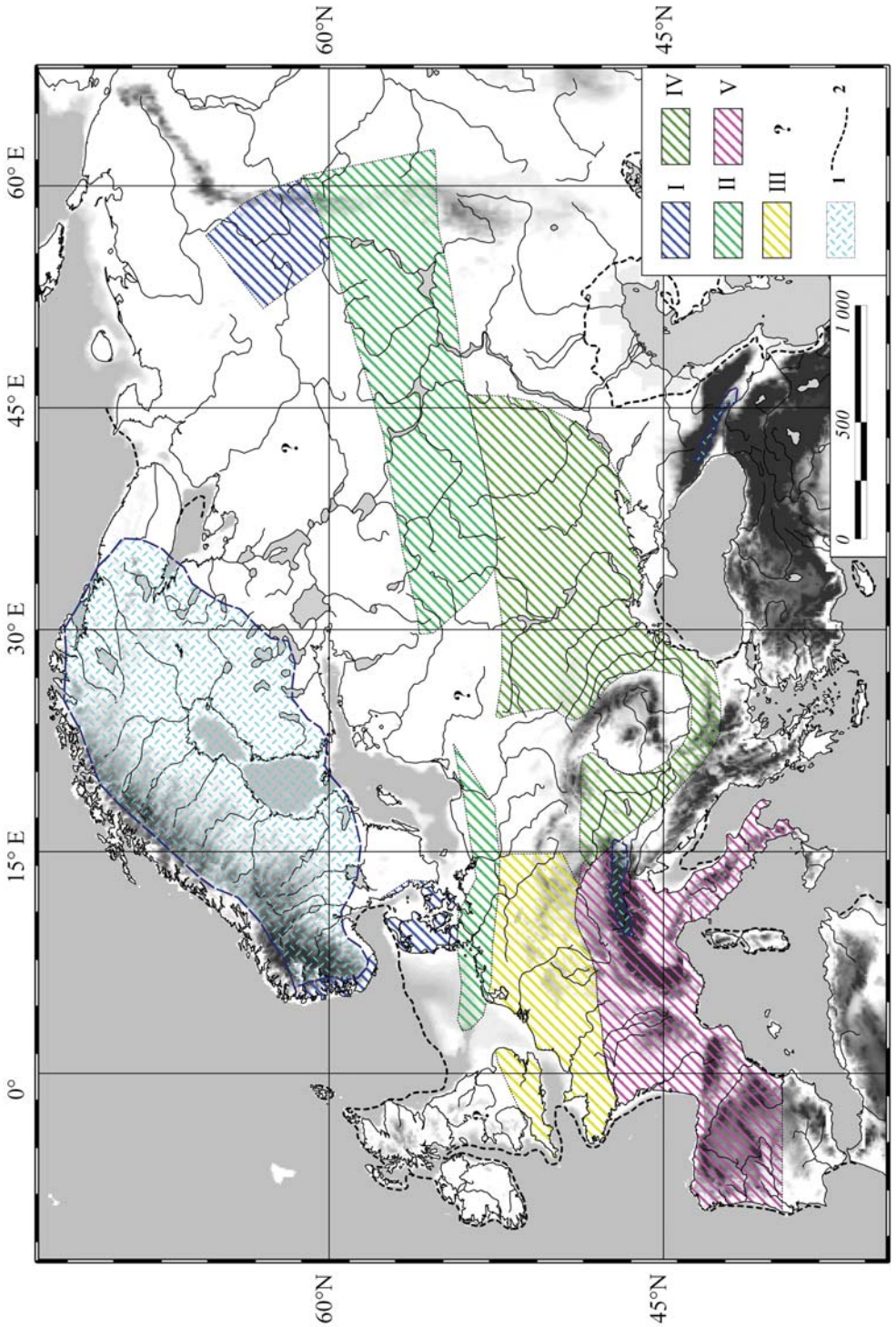
Наиболее характерными видами этого комплекса являлись типичные тундровые виды: копытный и сибирский лемминги, узкочерепная полевка, белый медведь, северный олень. Млекопитающие, приспособленные к обитанию в открытых ландшафтах, также были характерны для этого комплекса и включали степную и желтую пеструшек,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

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

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

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





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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### **IV. Комплекс млекопитающих перигляциальной лесостепи**

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

#### **V. Комплекс млекопитающих горных лесов и горной лесостепи**

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

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

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

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

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

### Географические вариации видового богатства млекопитающих

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



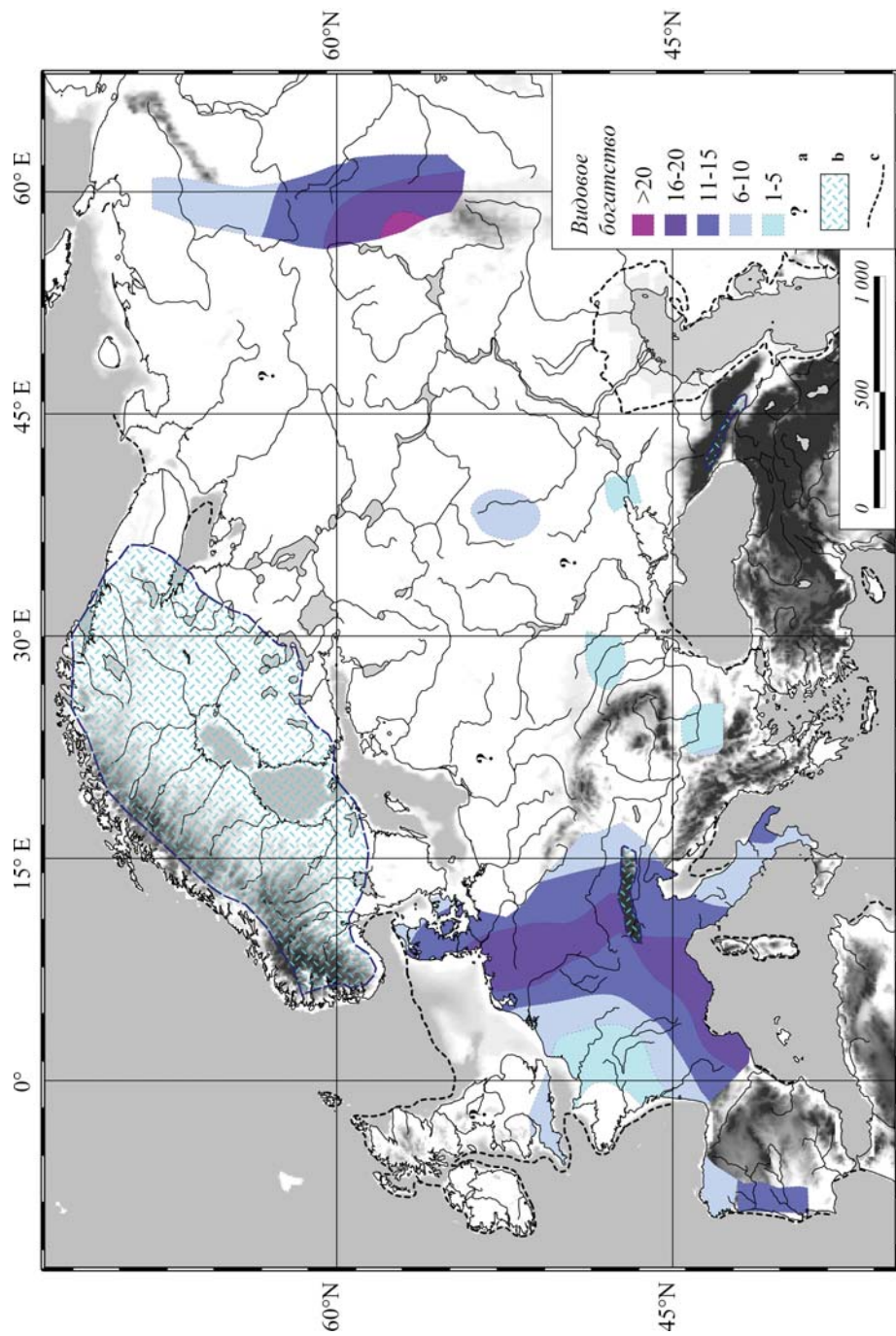


Рис. 4.68. Видовое богатство млекопитающих ВАИС; а — отсутствие данных; б — покровный ледник; с — береговая линия.  
 Fig. 4.68. BAIC mammal species richness; a — the gap of data; b — ice sheets; c — coast line.

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

## Выводы

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

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

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

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

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

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

## Summary

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

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

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

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

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

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

Н.Г. Смирнов

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

Nikolai Smirnov

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

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

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



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

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

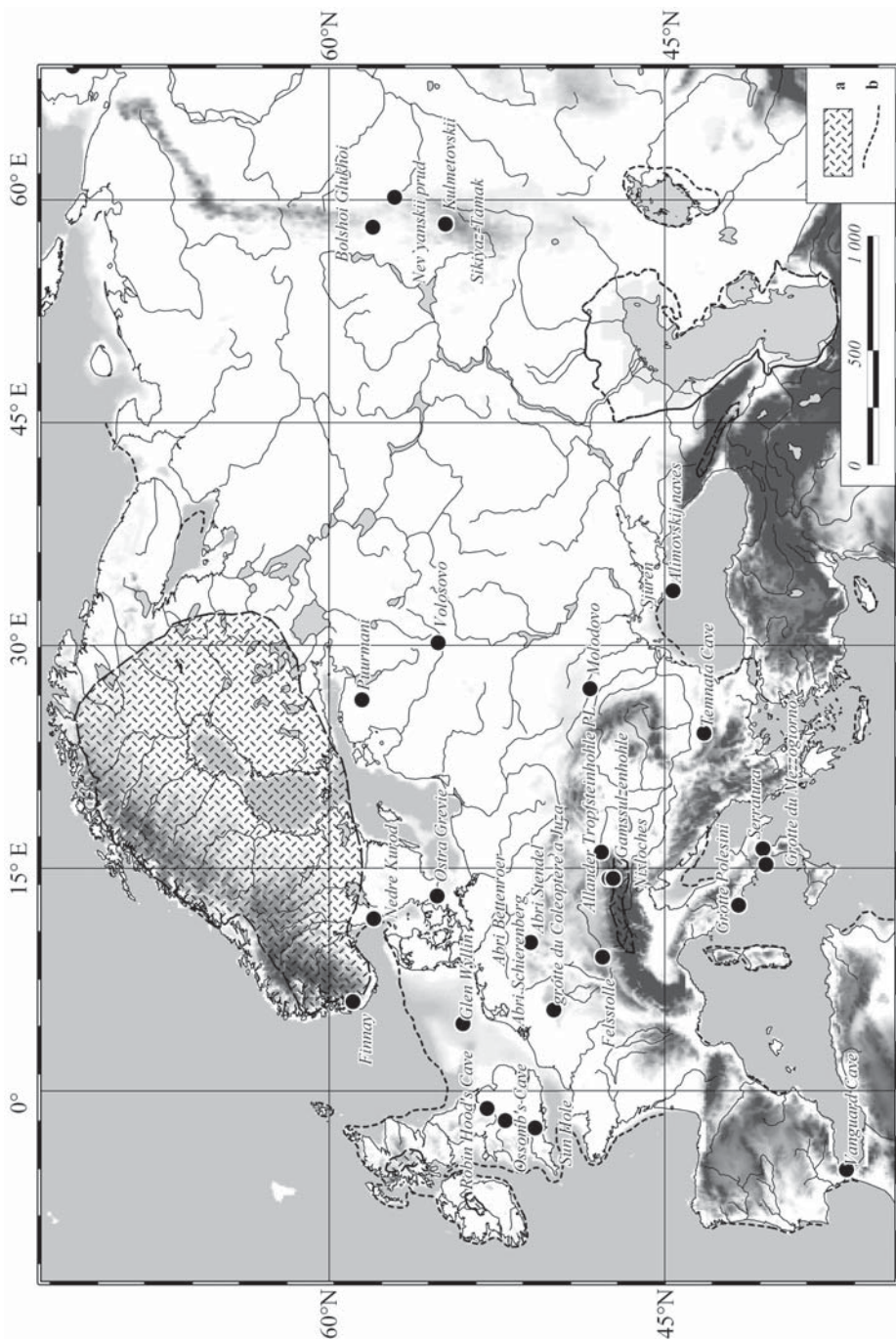
### Виды, характерные для плейстоцена и вымирающие в голоцене

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

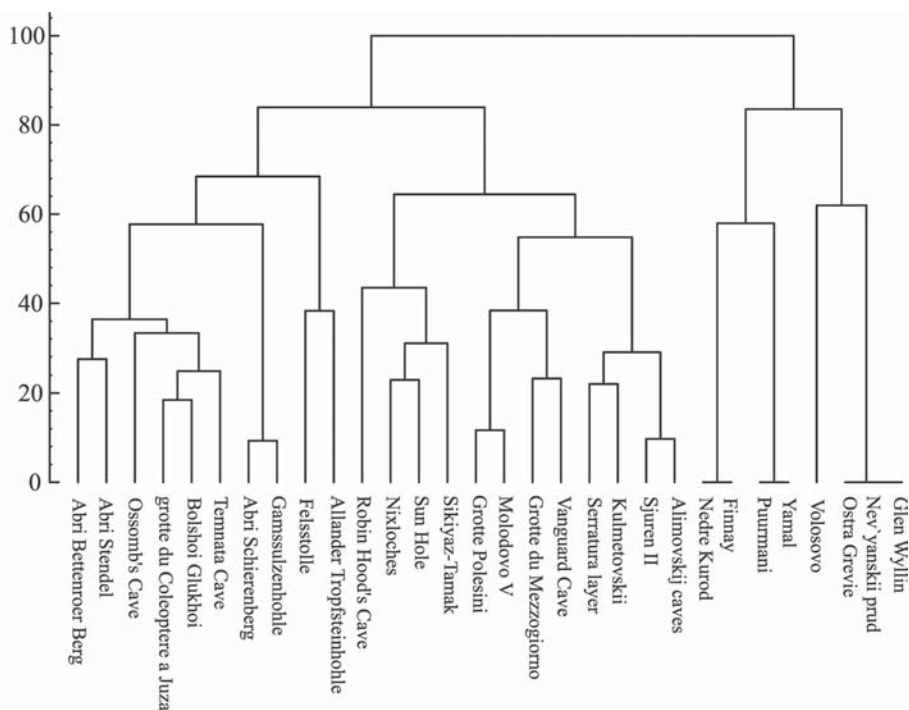
Среди других видов, характерных для позднего плейстоцена и вымирающих позднее, в местонахождениях позднего дриаса были обнаружены *Bison priscus* и *Megaloceros giganteus* (рис. 4.71). Последний вид найден в трех точках, три расположенных на Урале и в Западной Европе. *Bison priscus* известен всего из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

### Тундровые виды

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



**Рис. 4.69.** Местонахождения остатков млекопитающих позднего дриаса (стоянка Сыкяз-Тамак не показана на карте): а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
**Fig. 4.69.** Mammal localities of Younger Dryas (the Sikyaz-Tamak site is not marked on the map): a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



**Рис. 4.70.** Результаты кластерного анализа по местонахождениям фаун млекопитающих позднего дриаса.

**Fig. 4.70.** The results of cluster analysis of mammal localities of Younger Dryas.

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

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

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

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

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

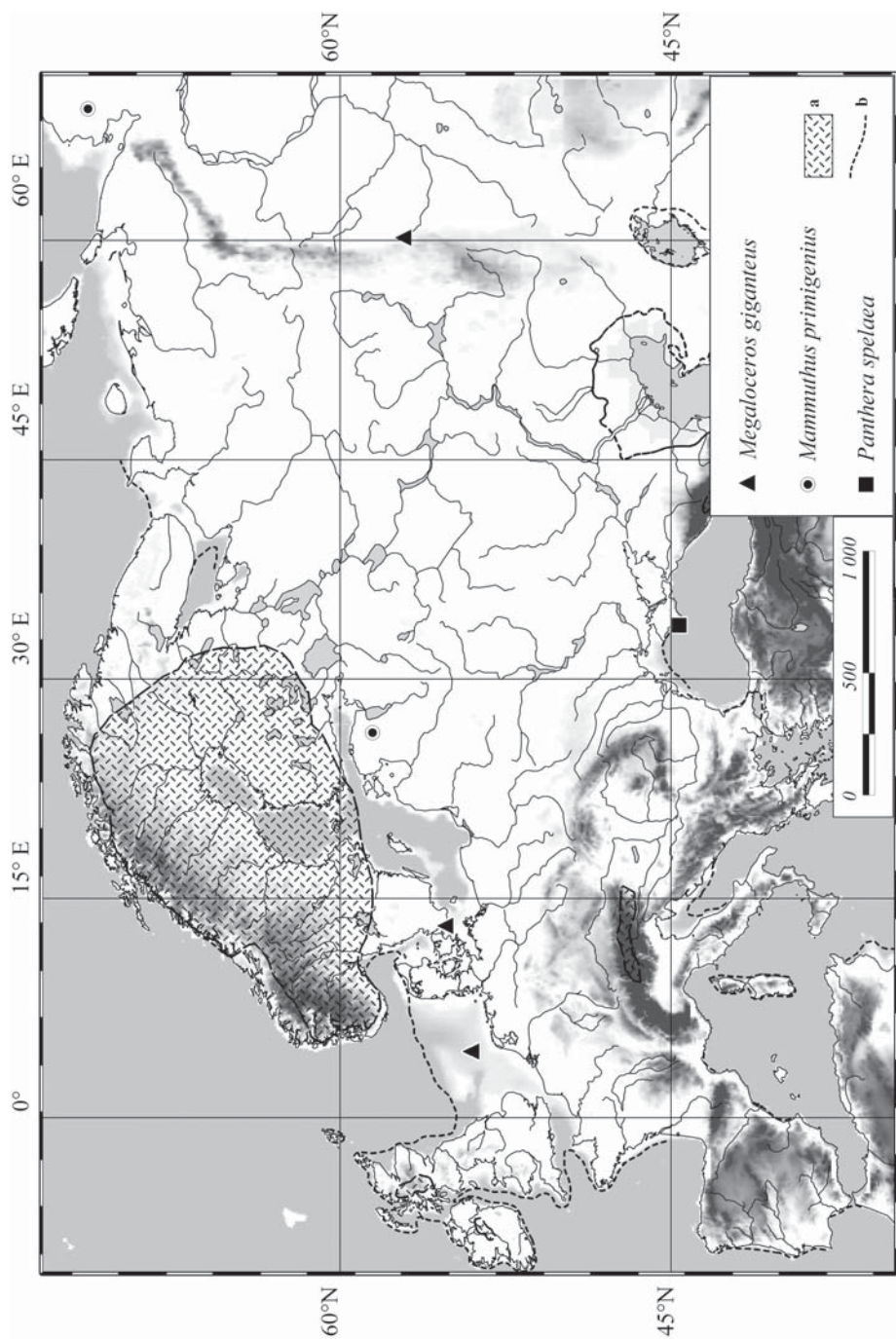


Рис. 4.71. Местонахождения *Mammuthus primigenius*, *Panthera spelaea*, *Megaloceros giganteus* в позднем дриасе. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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



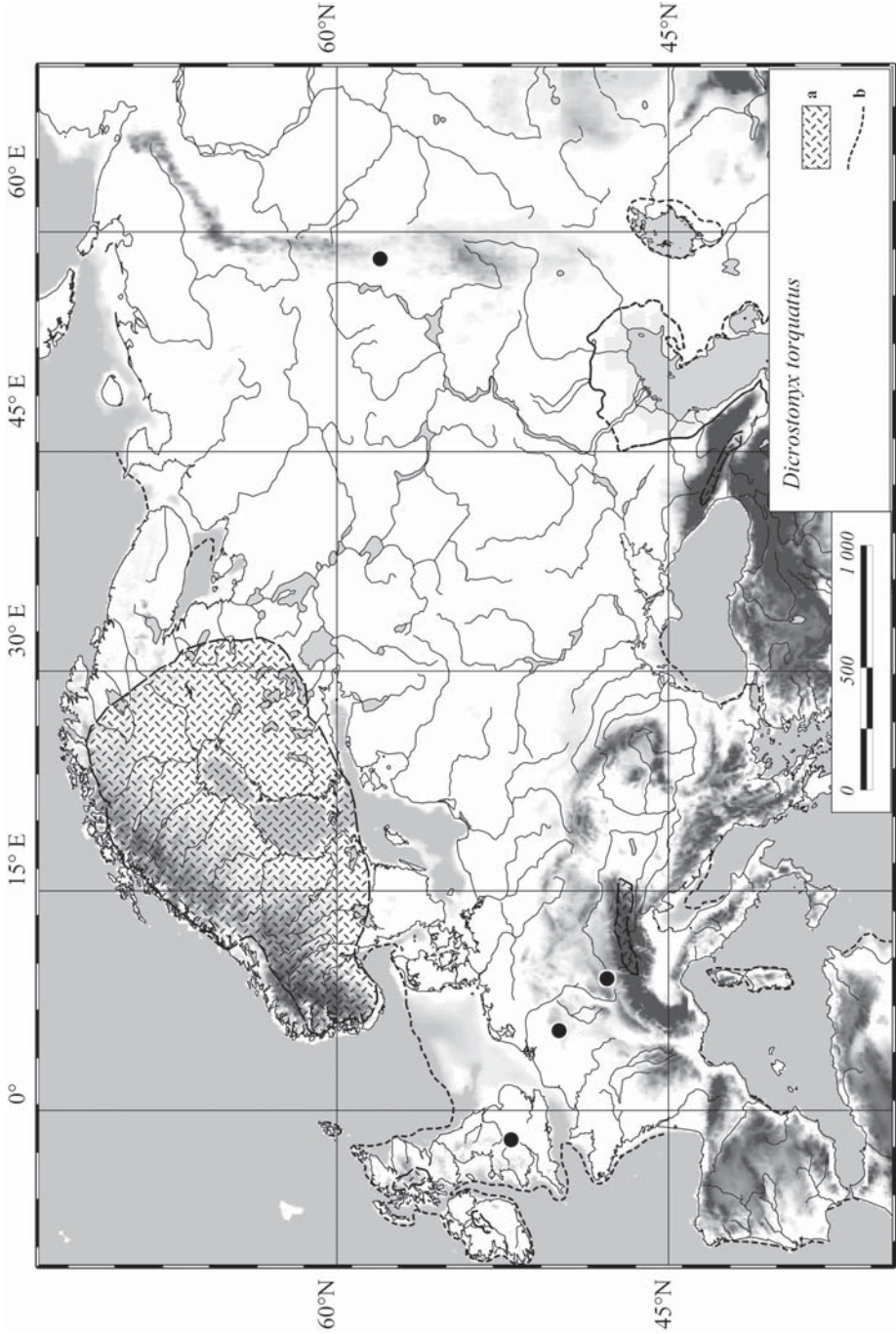


Рис. 4.72. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx* sp. в позднем дриасе.

Fig. 4.72. Collared lemming *Dicrostonyx* sp. localities in Younger Dryas.

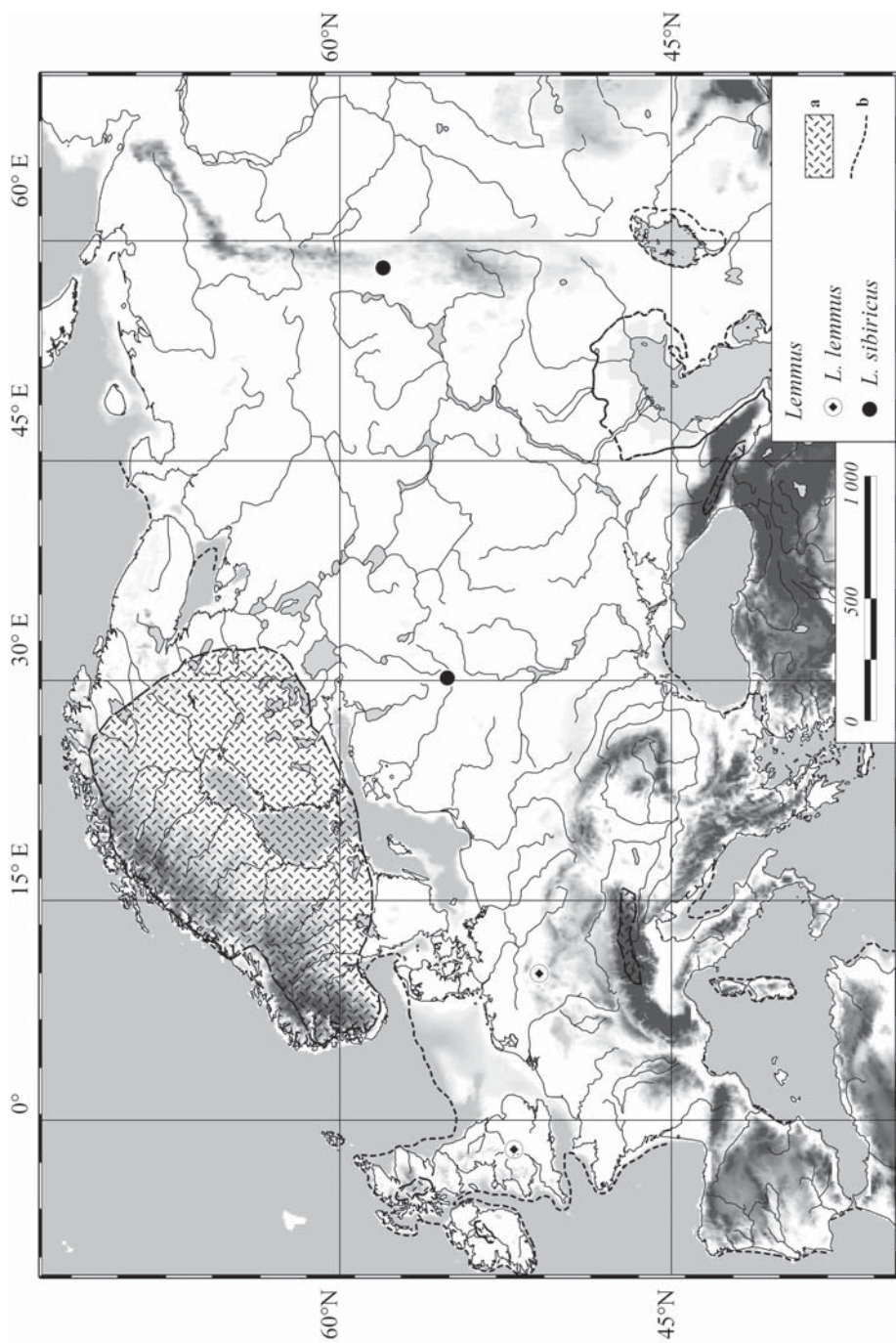


Рис. 4.73. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmsus* в позднем дриасе.  
 Fig. 4.73. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmsus* localities in Younger Dryas.

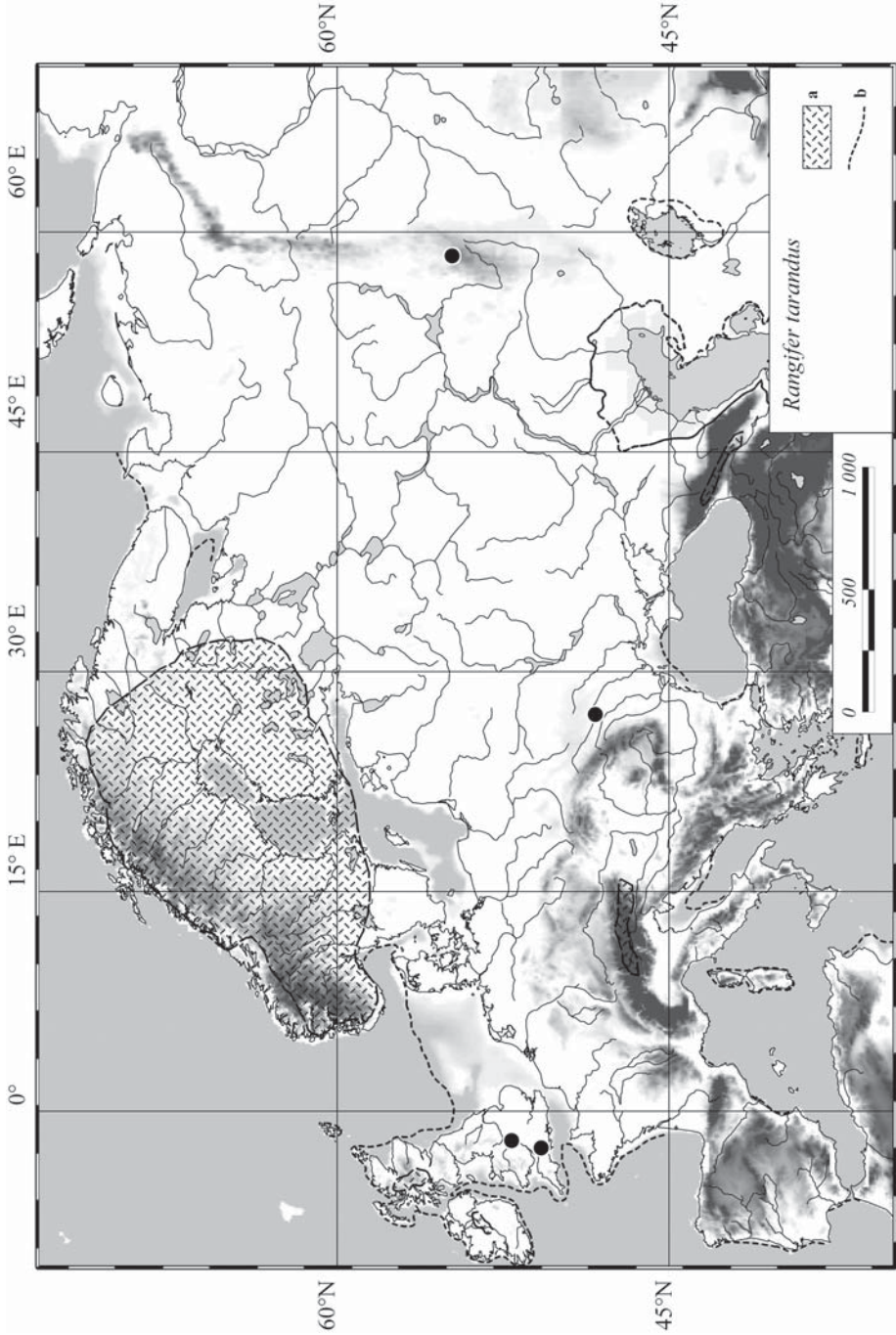


Рис. 4.74. Местонахождения северного оленя *Rangifer tarandus* в позднем дриасе.  
 Fig. 4.74. Reindeer *Rangifer tarandus* localities in Younger Dryas.



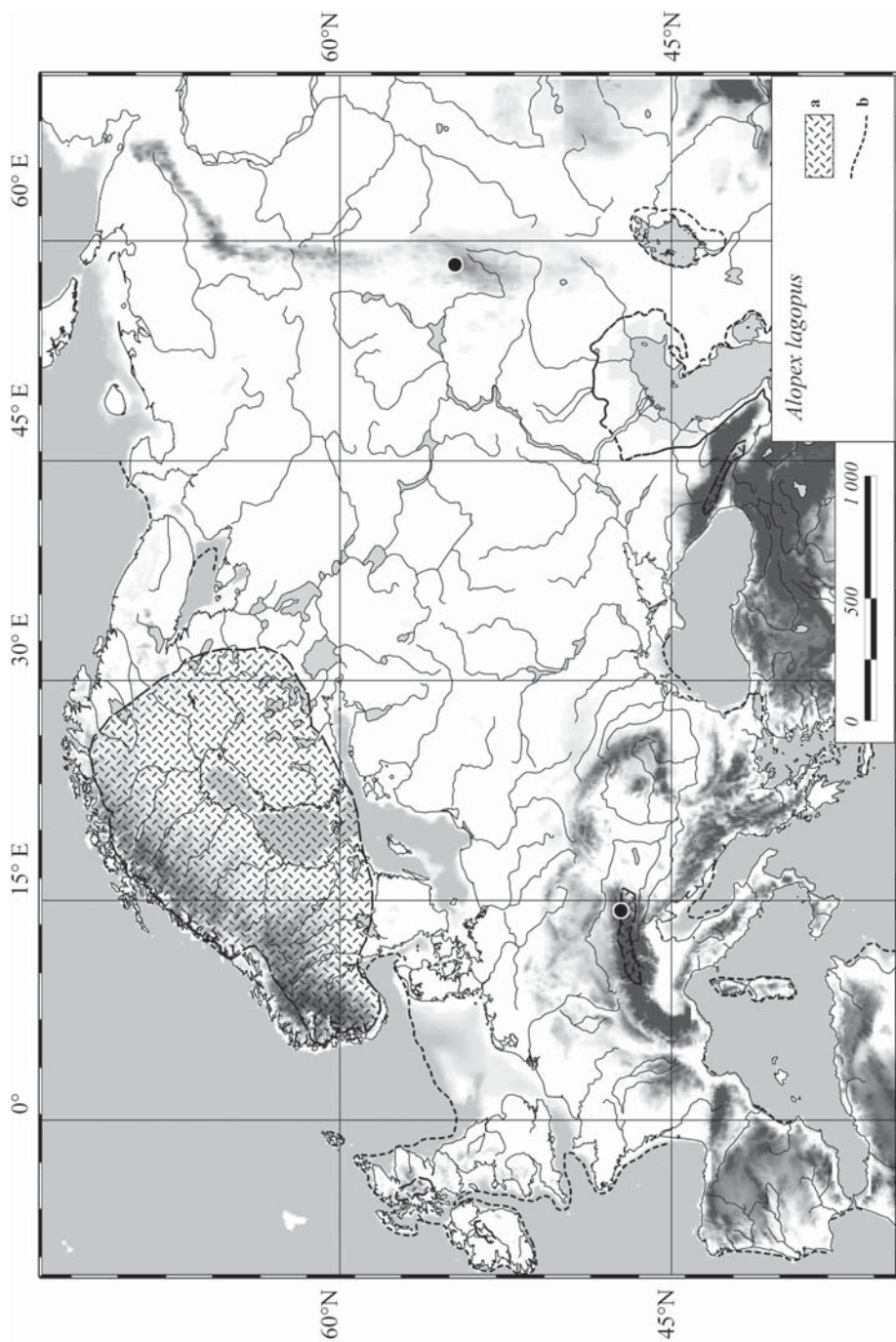


Рис. 4.75. Местонахождения песца *Alopex lagopus* в позднем дриасе.  
Fig. 4.75. Polar fox *Alopex lagopus* localities in Younger Dryas.



## Степные виды

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

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

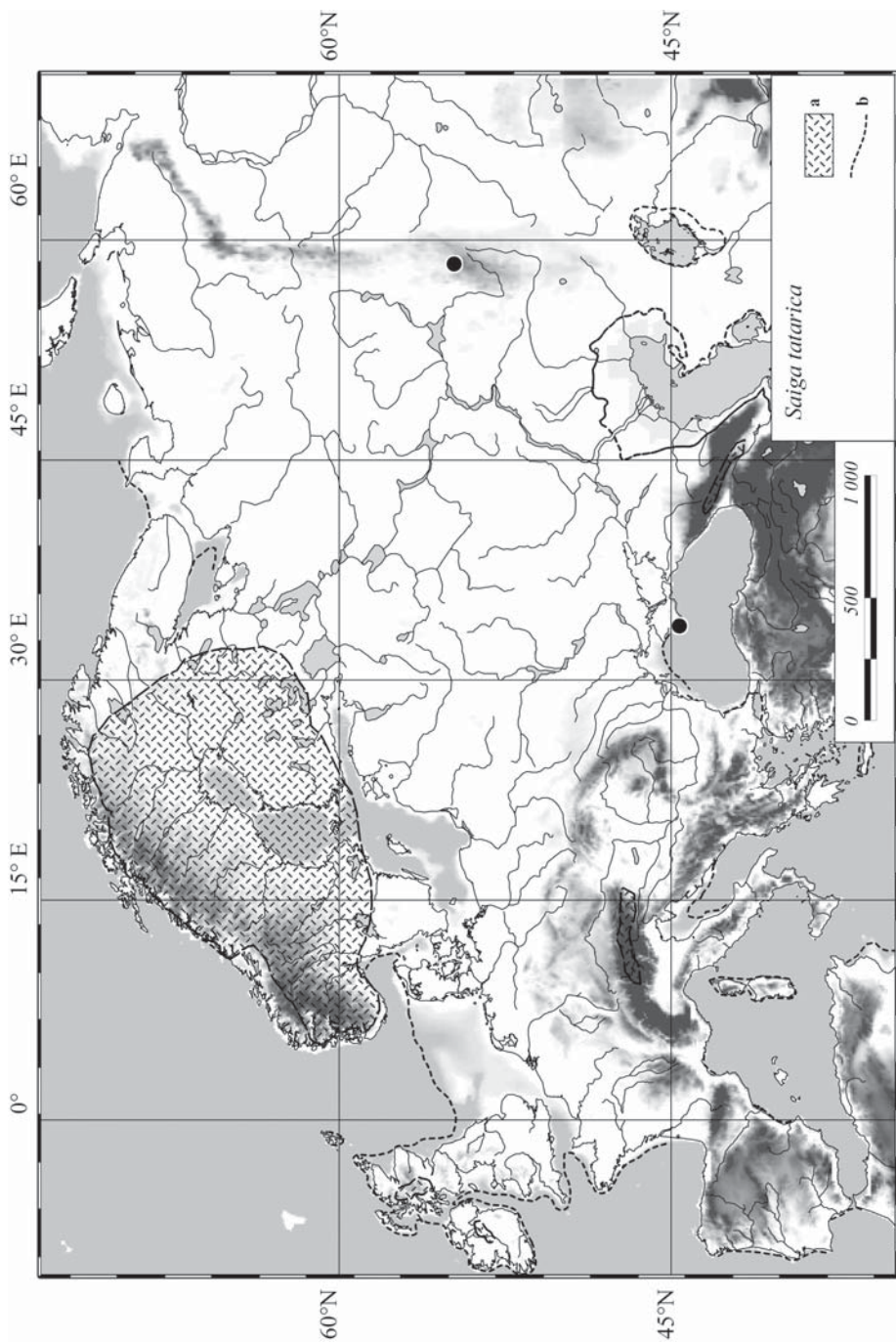
Сурок-байбак *Marmota bobac* для обсуждаемого периода найден только на Южном Урале и в Крыму.

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

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

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

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



**Рис. 4.76.** Местонахождение сайги *Saiga tatarica* в позднем дриасе. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

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

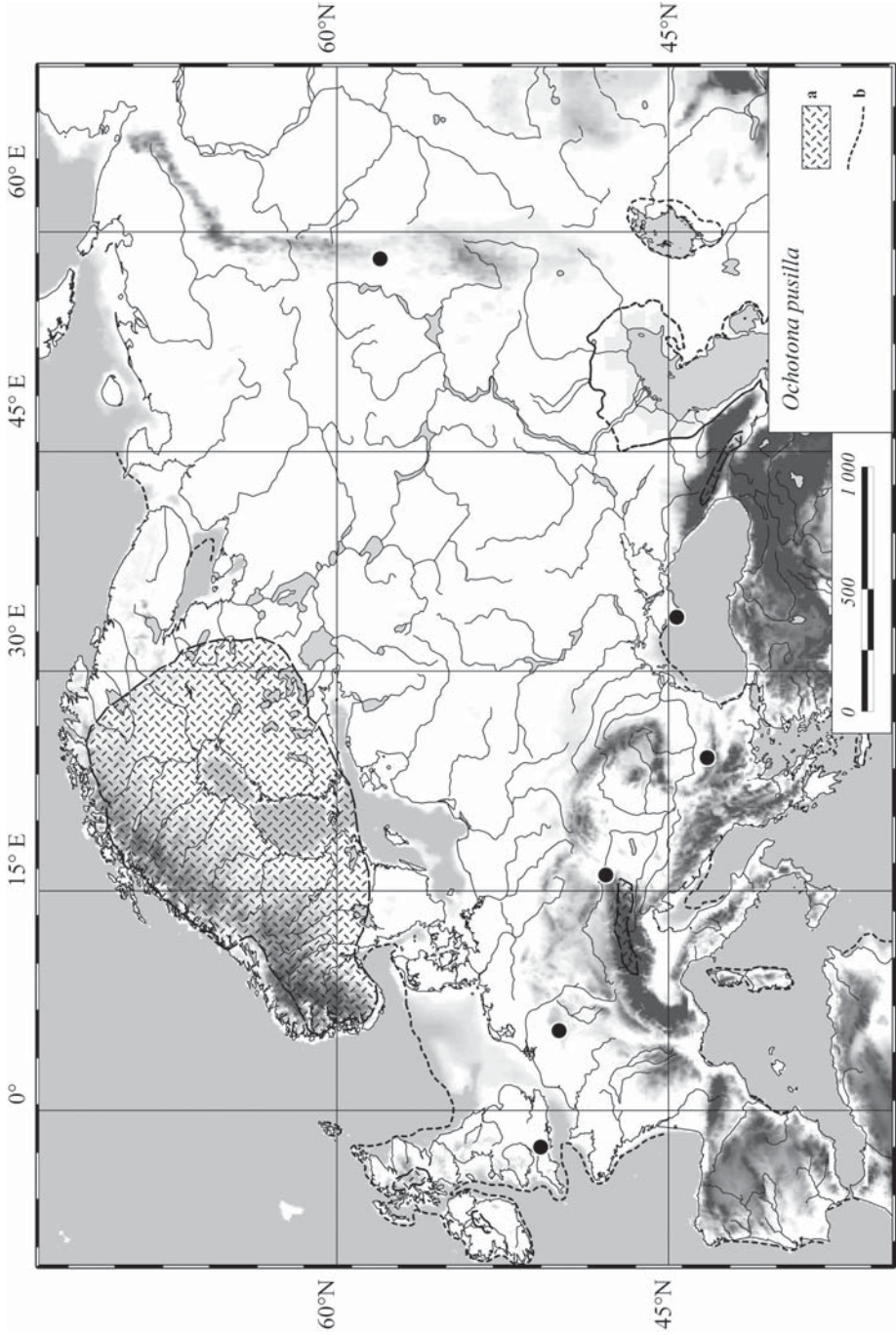


Рис. 4.77. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* в позднем дриасе.  
 Fig. 4.77. Steppe vole *Ochotona pusilla* localities in Younger Dryas.



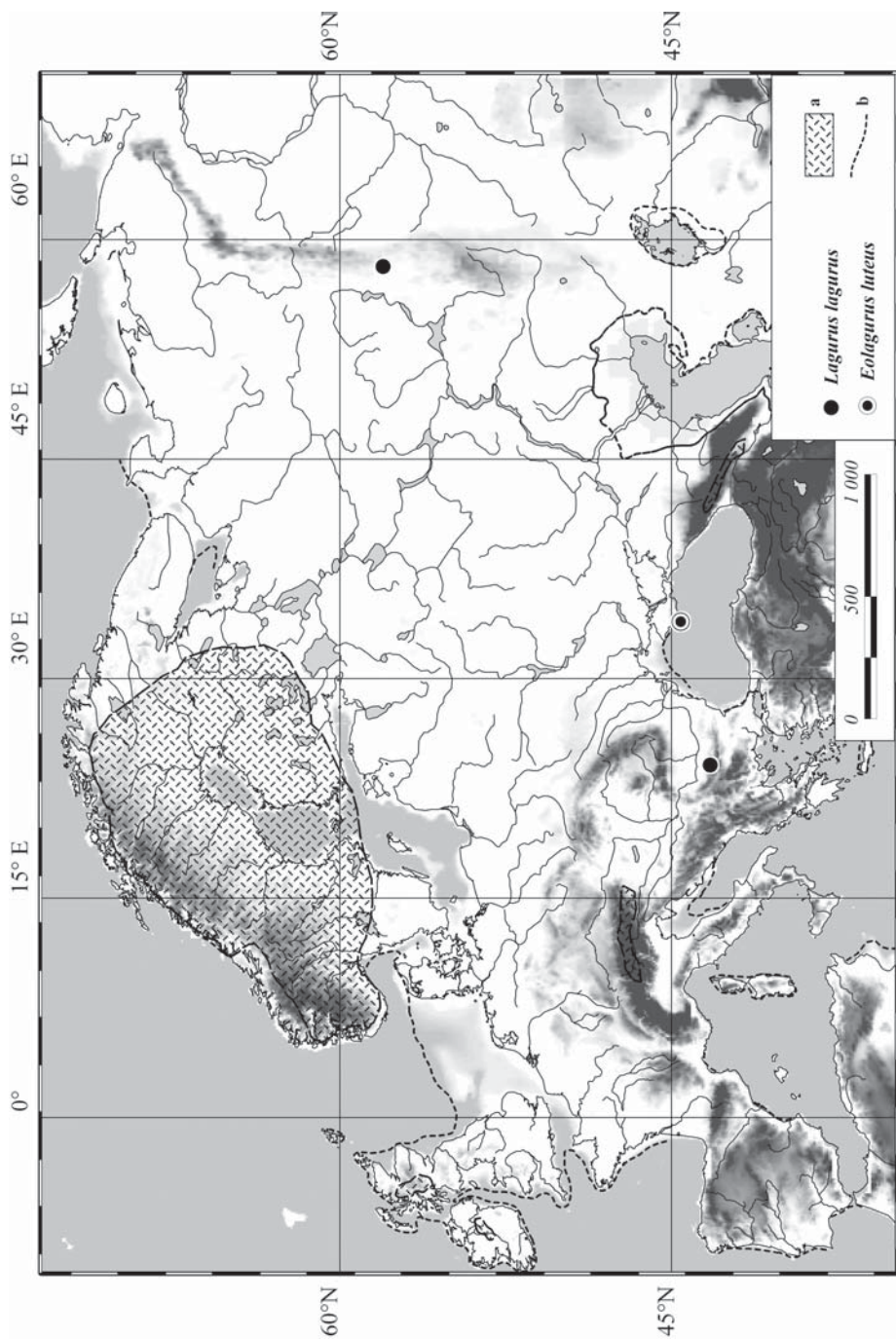


Рис. 4.78. Местонахождения степной пеструшки *Lagurus lagurus* в позднем дриасе.

Fig. 4.78. Stepple lemming *Lagurus lagurus* localities in Younger Dryas.



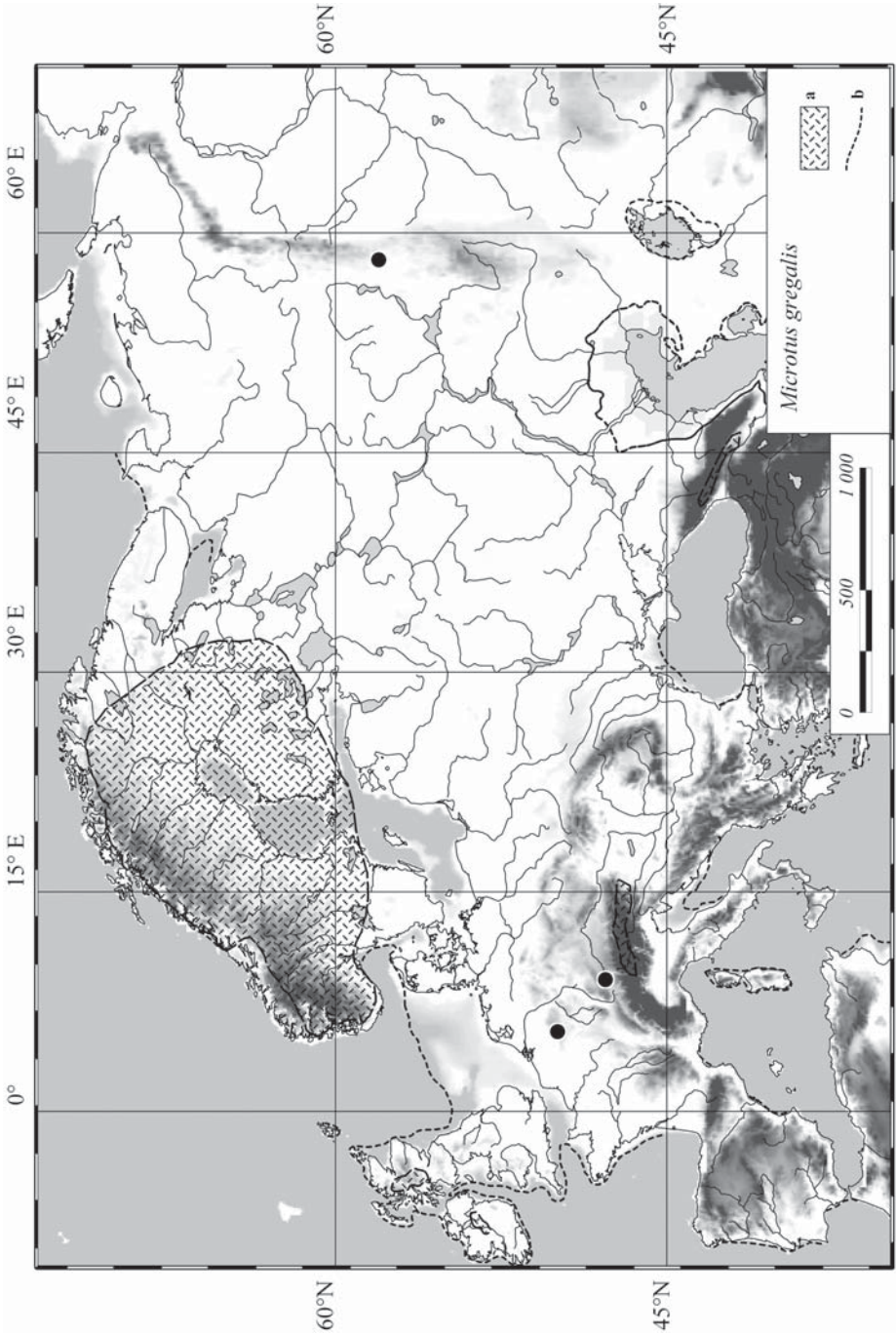


Рис. 4.79. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus gregalis* в позднем дриасе.  
 Fig. 4.79. Narrow-skulled vole *Microtus gregalis* localities in Younger Dryas.

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

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

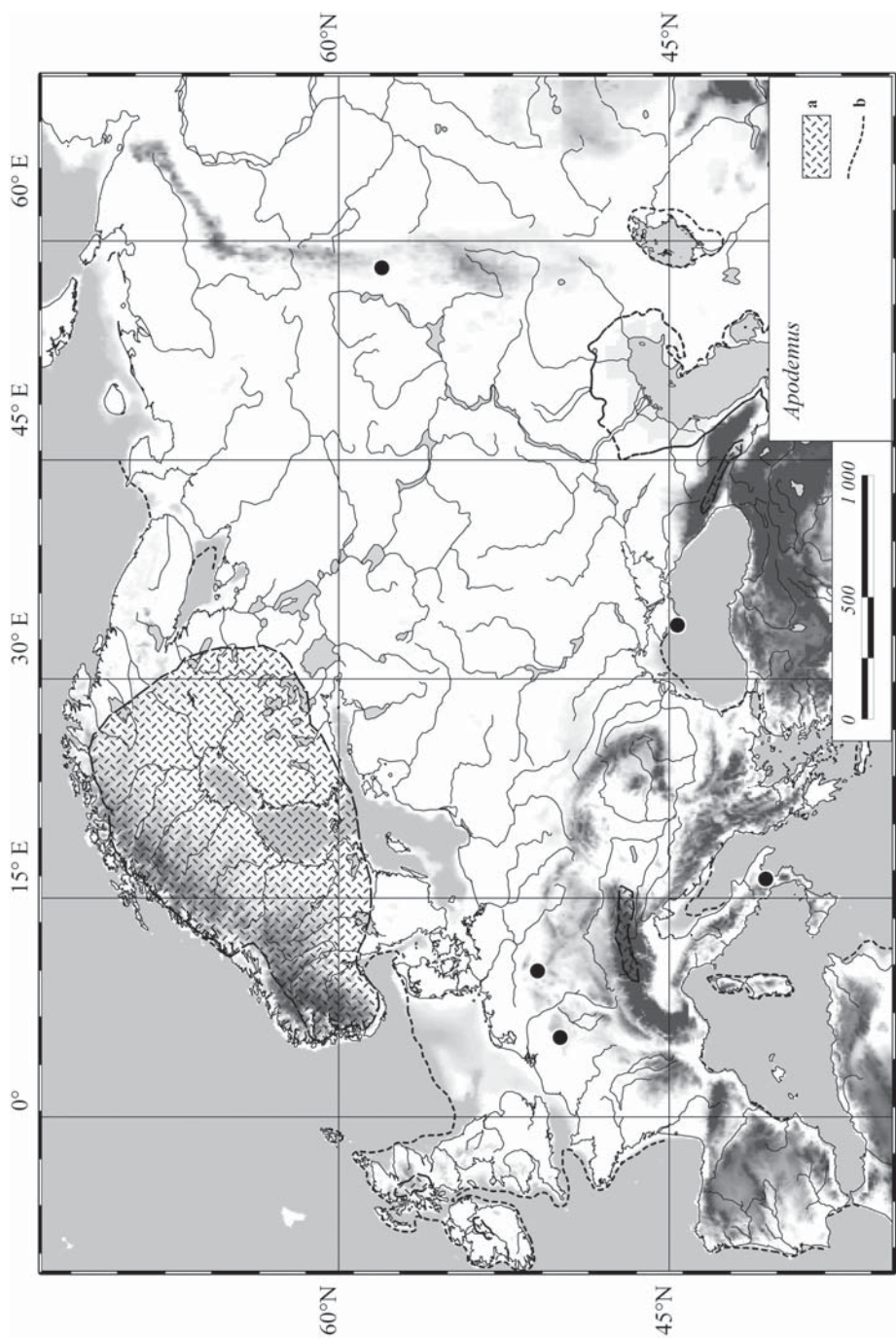
На Среднем Урале отмечено присутствие *Ochotona pusilla*, *Cricetulus migratorius*, *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis*, на Южном Урале — *Marmota bobak*, *Spermophilus superciliosus*.

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

### Лесные виды

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

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



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

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



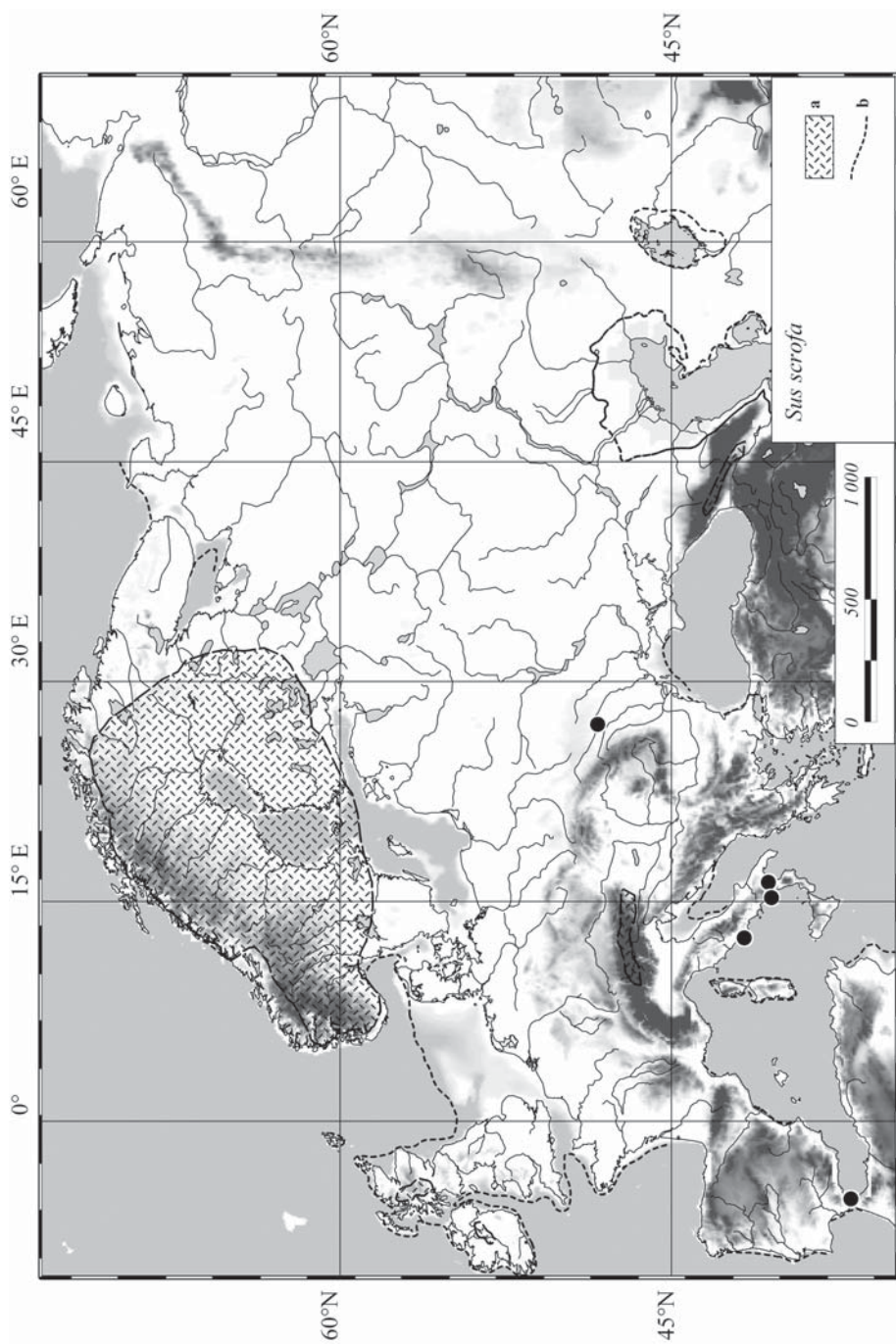


Рис. 4.81. Местонахождения кабана *Sus scrofa* в позднем дриасе.  
Fig. 4.81. Wild boar *Sus scrofa* localities in Younger Dryas.



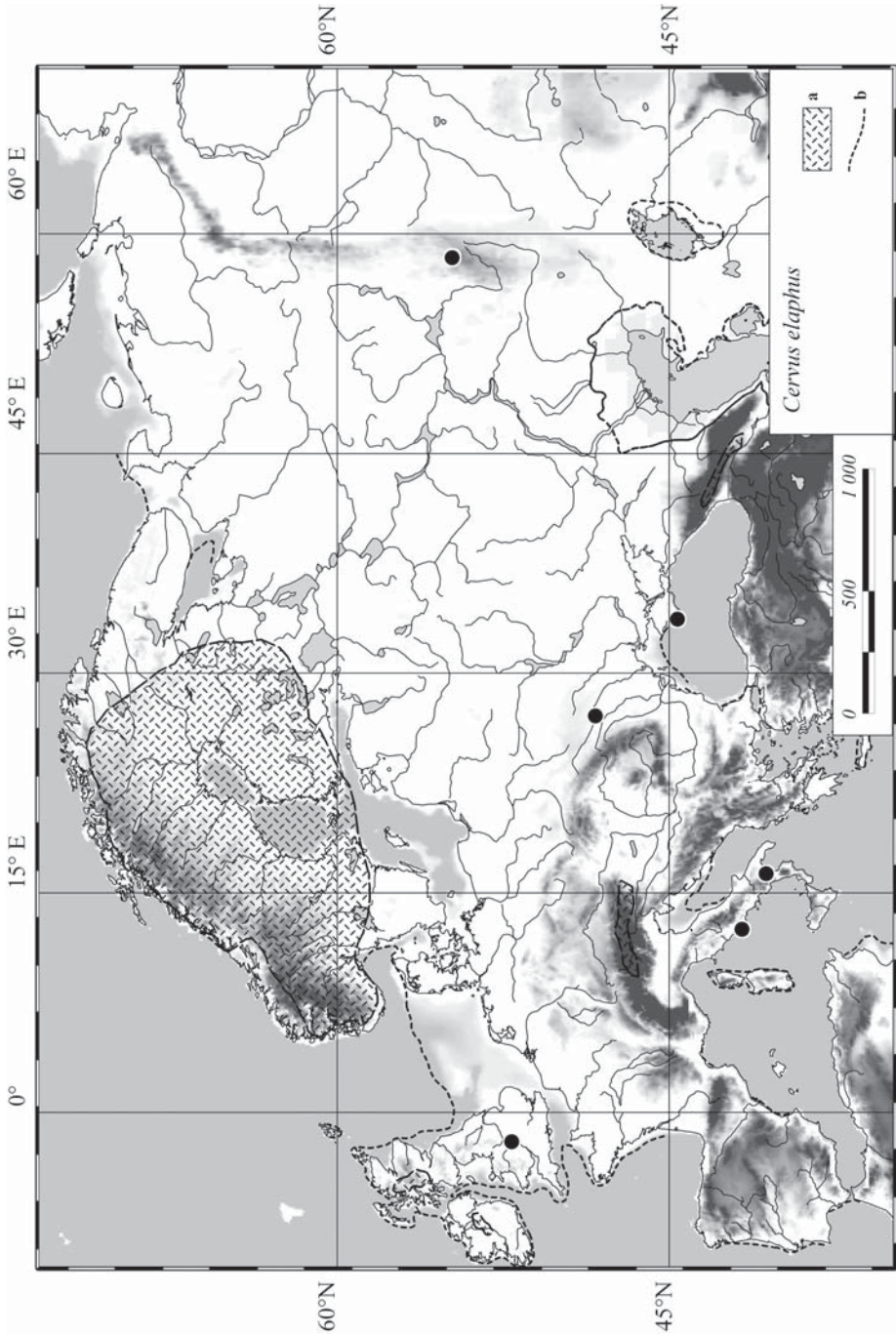


Рис. 4.82. Местонахождения благородного оленя *Cervus elaphus* в позднем дриасе.  
 Fig. 4.82. Red deer *Cervus elaphus* localities in Younger Dryas.

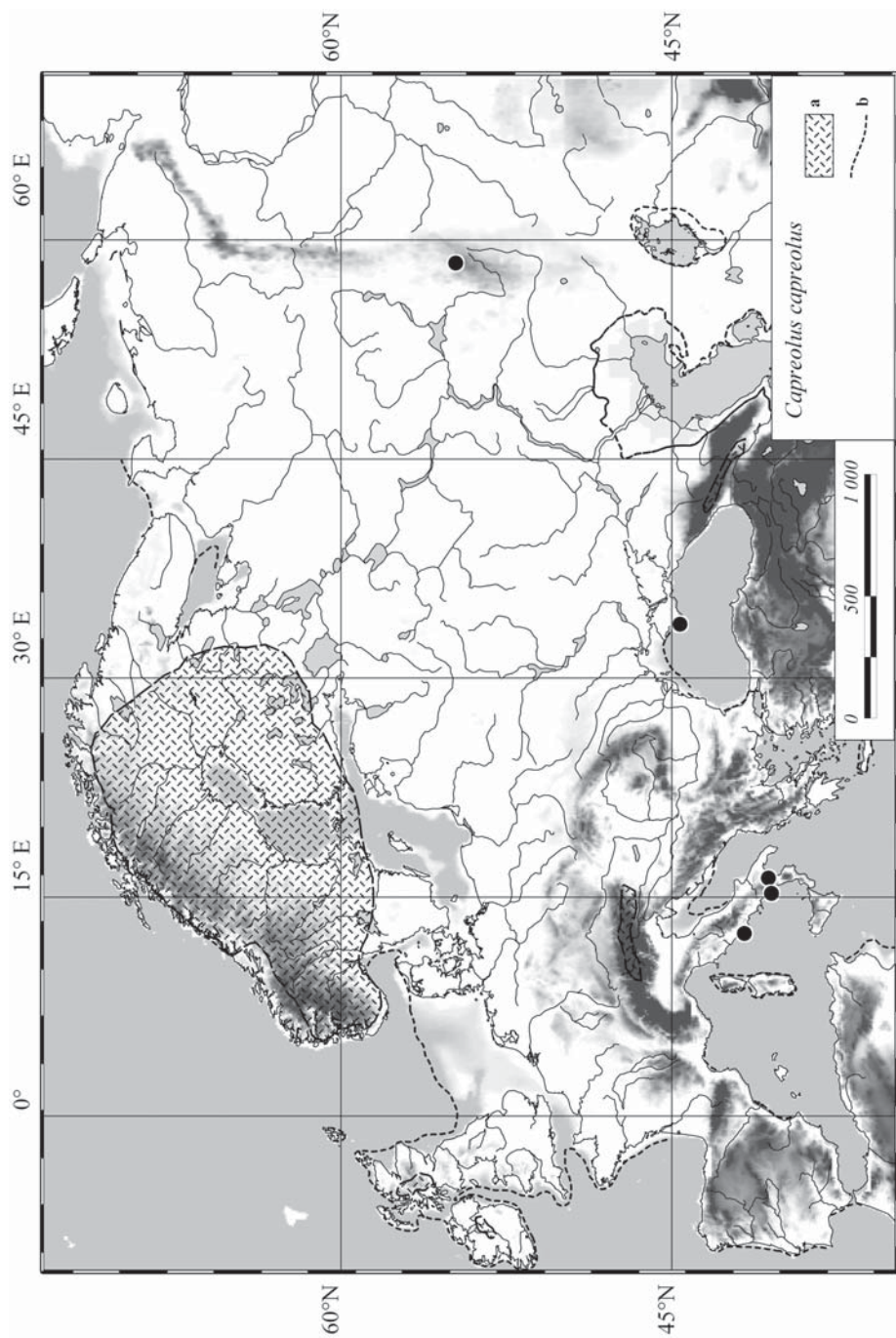


Рис. 4.83. Местонахождения козули *Carpreolus carpreolus* в позднем дриасе.  
Fig. 4.83. Roe deer *Carpreolus carpreolus* localities in Younger Dryas.

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

### Региональные особенности состава териофаун и структуры населения млекопитающих

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

**Таблица 4.4.** Характеристики основных групп местонахождений (1, 2, 3).

Частота встречаемости в кластере индикаторных видов показана в %

**Table 4.4.** Characteristics of the basic site groups (1, 2, 3). Frequency of occurrence of cluster indicators shown in %

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

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

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

<i>Capra</i> sp. – козел	25	0	20
<i>Rupicapra</i> sp. – серна	0	0	20
<i>Saiga tatarica</i> – сайга	0	20	40

## Заключение

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

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

## Summary

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



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

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

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

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

*П.А. Косинцев*

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

*Pavel Kosintsev*

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

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

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

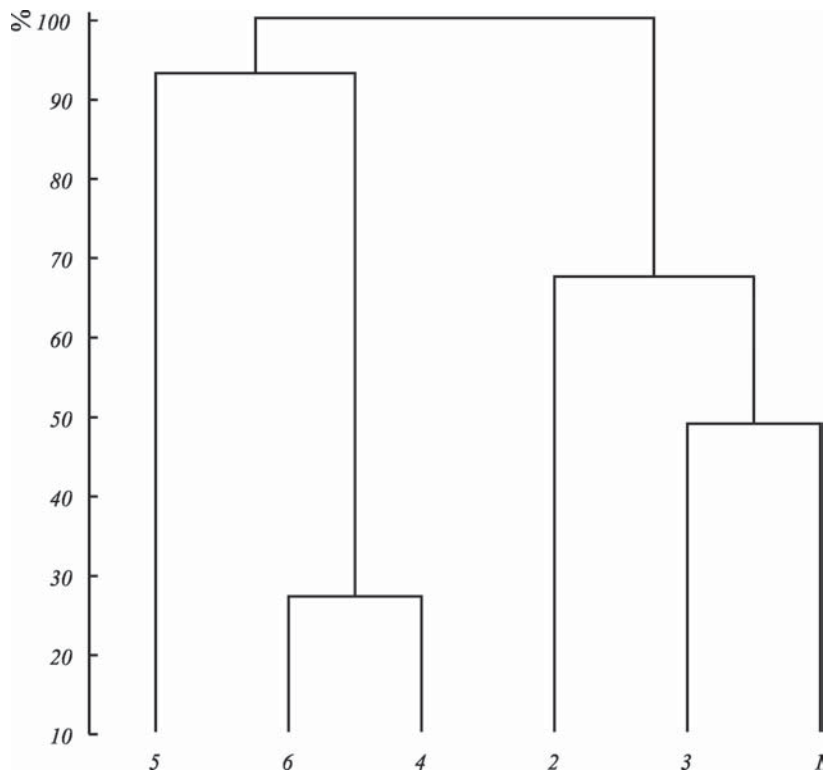


Рис. 4.84. Дендрограмма кластеров фаун млекопитающих пребореала–бореала.

Fig. 4.84. Dendrogram of clusters of Preboreal–Boreal mammal faunas.

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

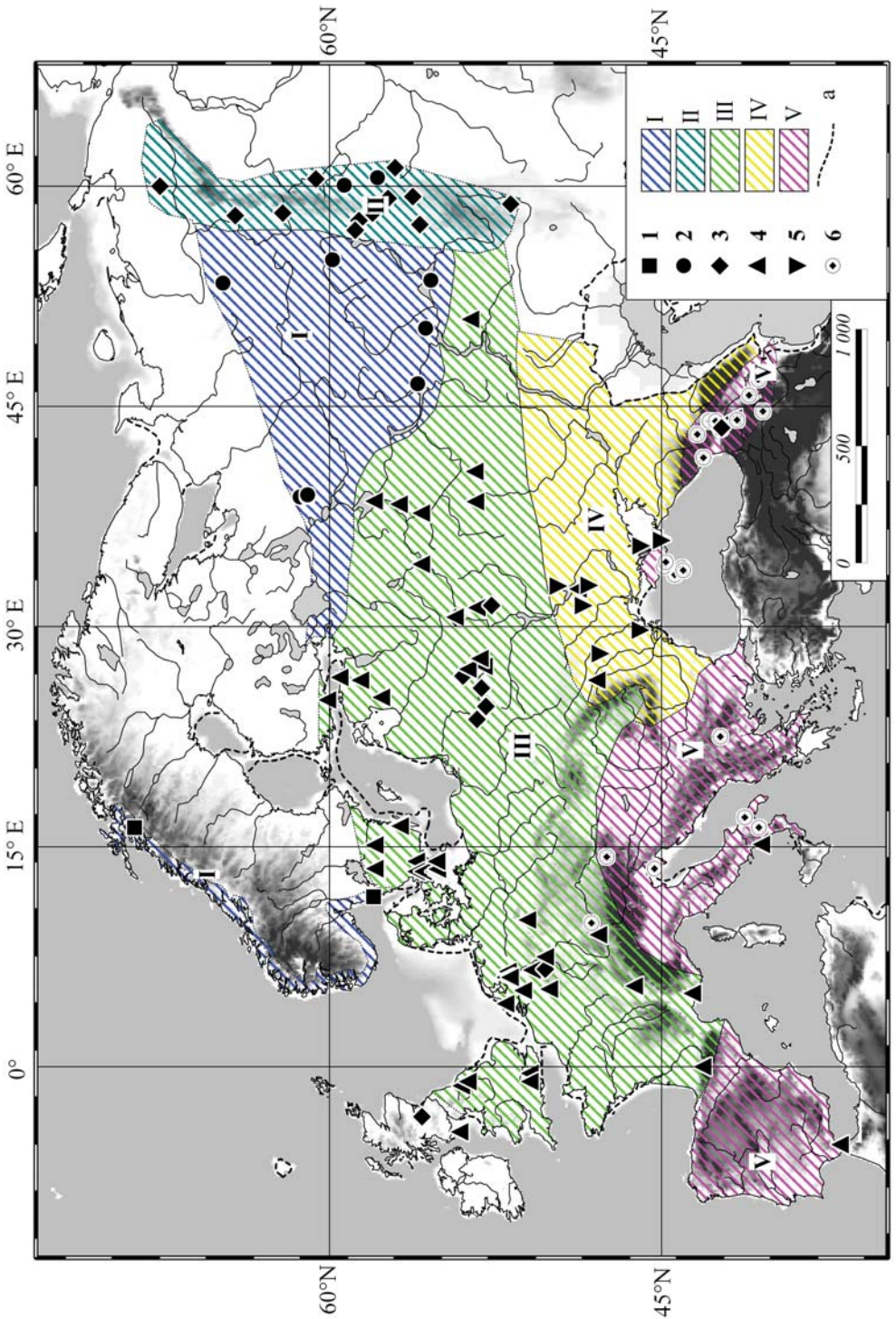
В первый кластер вошли два местонахождения из Скандинавии (рис. 4.85). Видом-индикатором этой группы является белый медведь — *Ursus maritimus*. Кроме медведя в составе кластера присутствуют всего 5 видов (табл. 4.6), среди которых были представители тундрового, лесного комплексов и интразональные виды.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

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

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

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





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

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

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

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

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

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

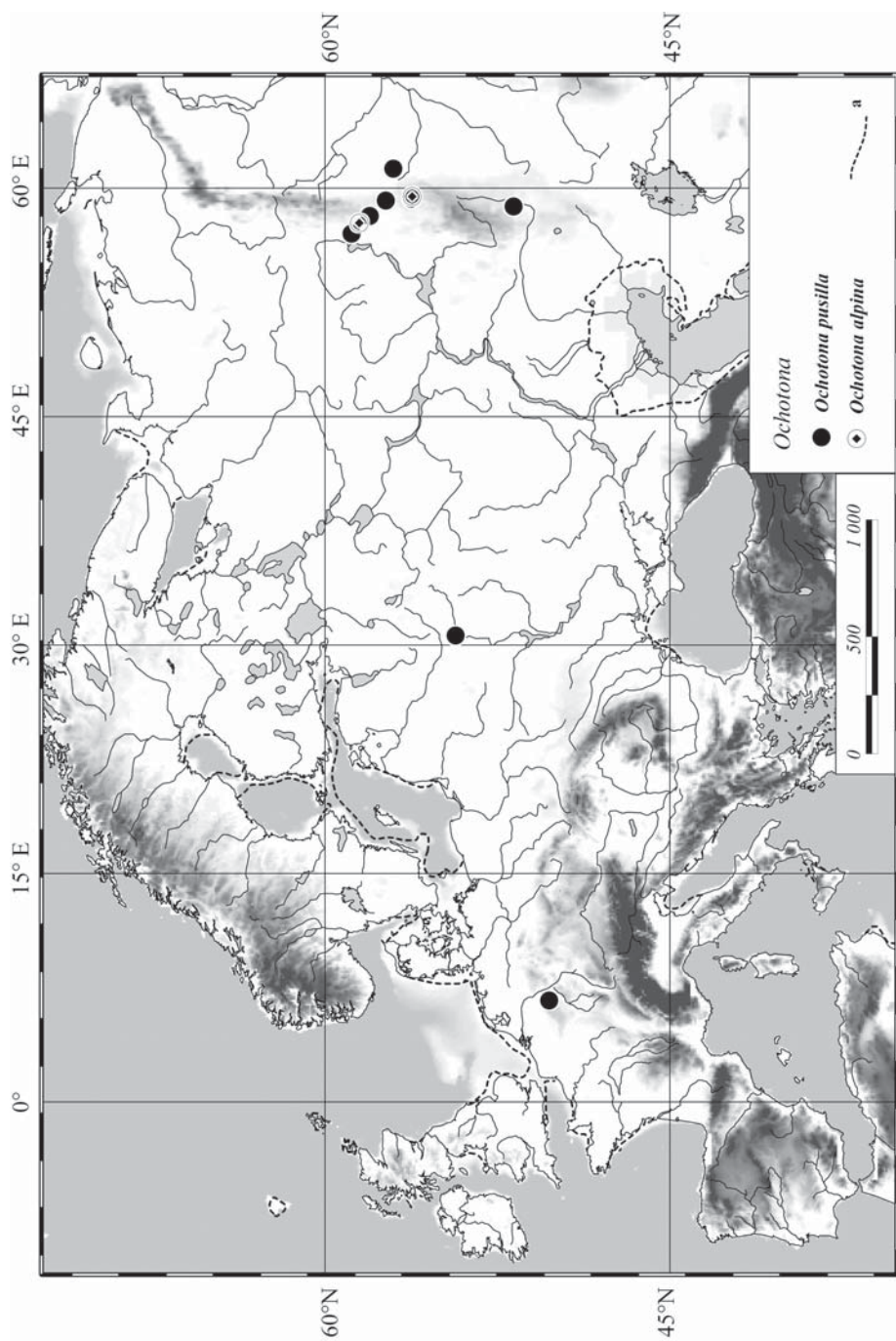


Рис. 4.86. Местонахождения степной пищухи *Ochotona pusilla* в пребореале–бореале. Здесь и далее: а — береговая линия.  
 Fig. 4.86. Steppes pika *Ochotona pusilla* localities in Preboreal–Boreal: a — coast line.



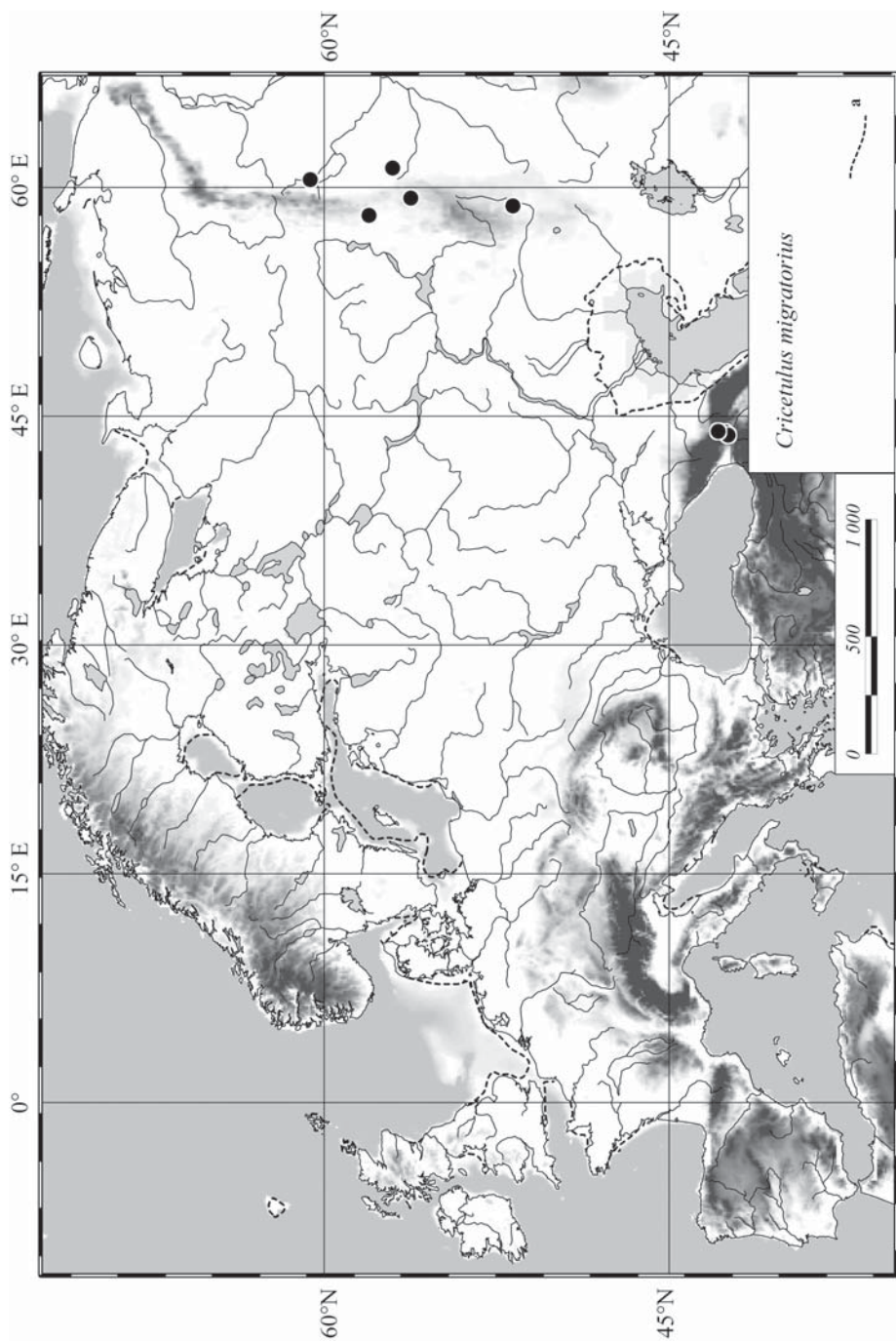


Рис. 4.87. Местонахождения серого хомячка *Cricetulus migratorius* в пребореале–бореале.  
Fig. 4.87. Grey hamster *Cricetulus migratorius* localities in Preboreal–Boreal.



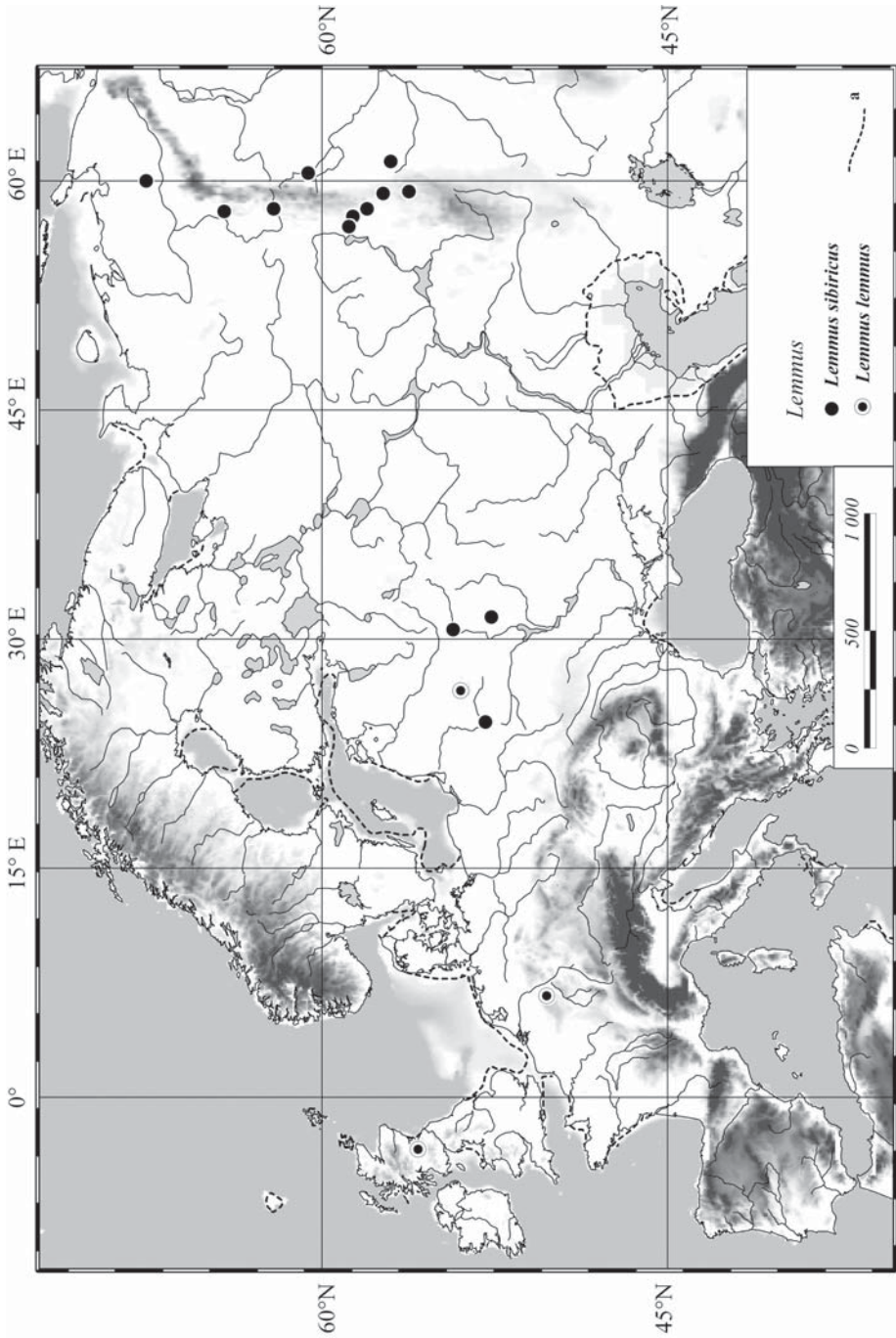


Рис. 4.88. Местонахождения сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* и норвежского лемминга *Lemmus lemmus* в пребореале–бореале.  
 Fig. 4.88. Siberian lemming *Lemmus sibiricus* and Norway lemming *Lemmus lemmus* localities in Preboreal–Boreal.

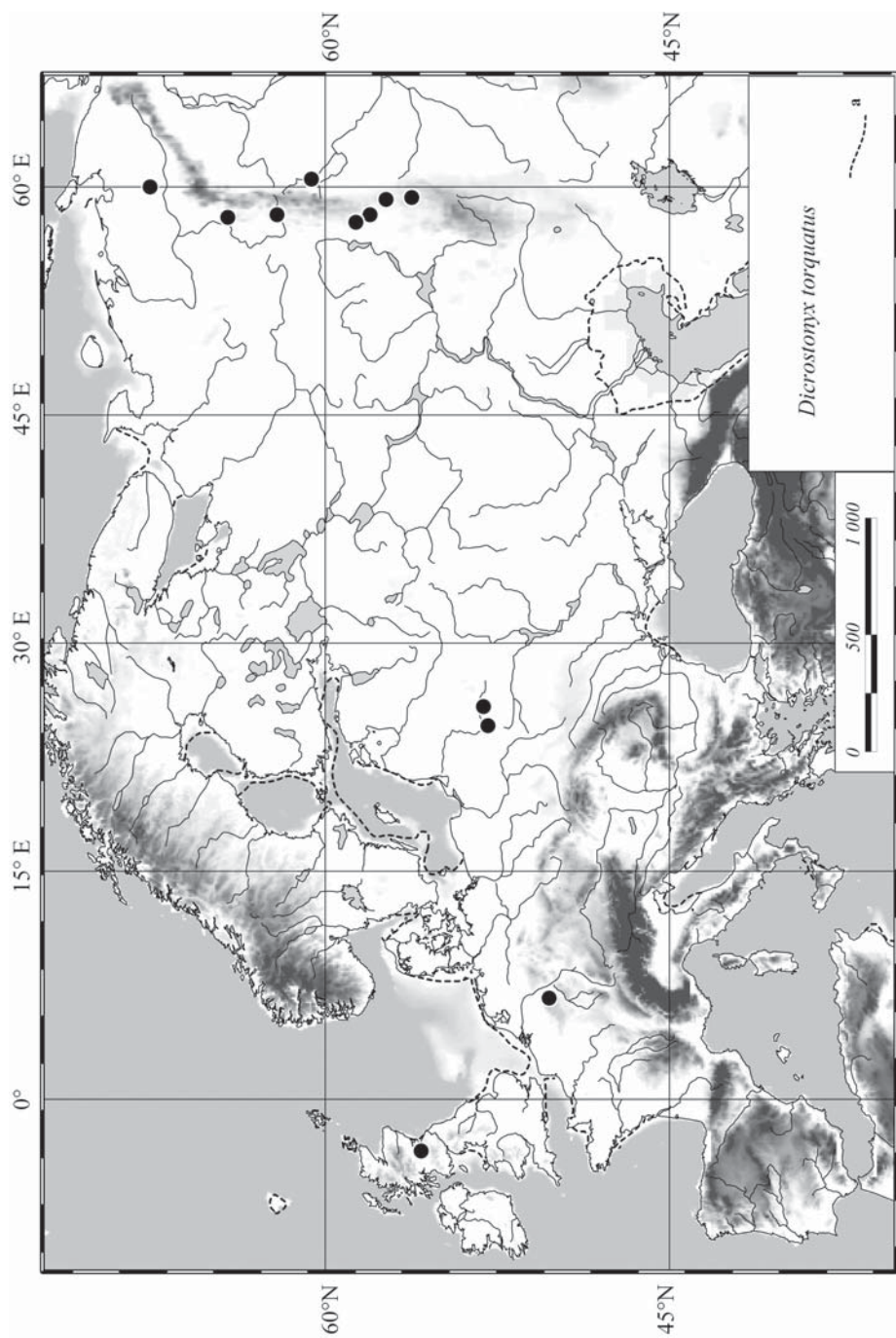


Рис. 4.89. Местонахождения копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* в пребореале–бореале.  
Fig. 4.89. Collar lemming *Dicrostonyx torquatus* localities in Preboreal–Boreal.

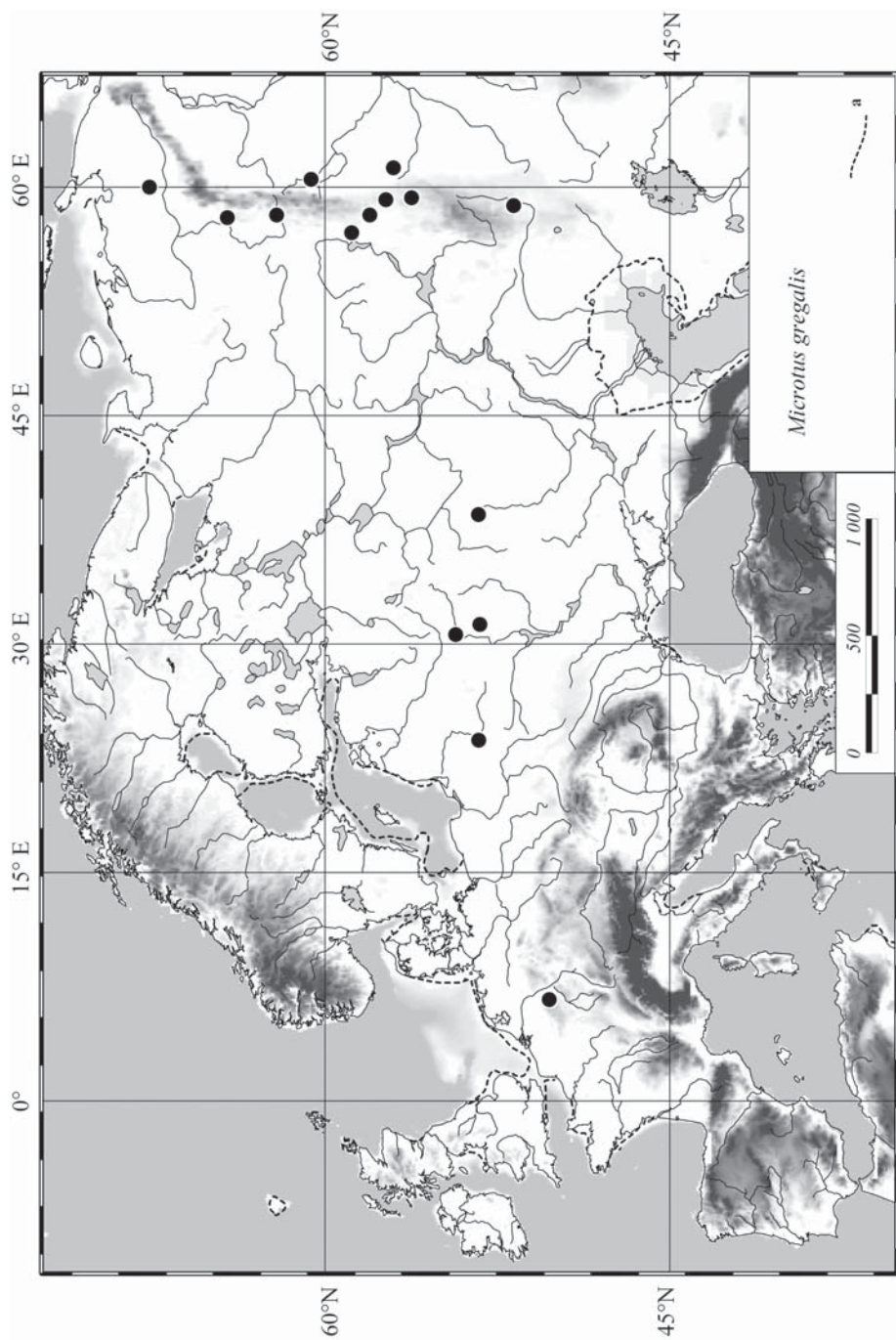


Рис. 4.90. Местонахождения узкочерепной полевки *Microtus gregalis* в пребореале–бореале.  
 Fig. 4.90. Narrow-skulled vole *Microtus gregalis* localities in Preboreal–Boreal.



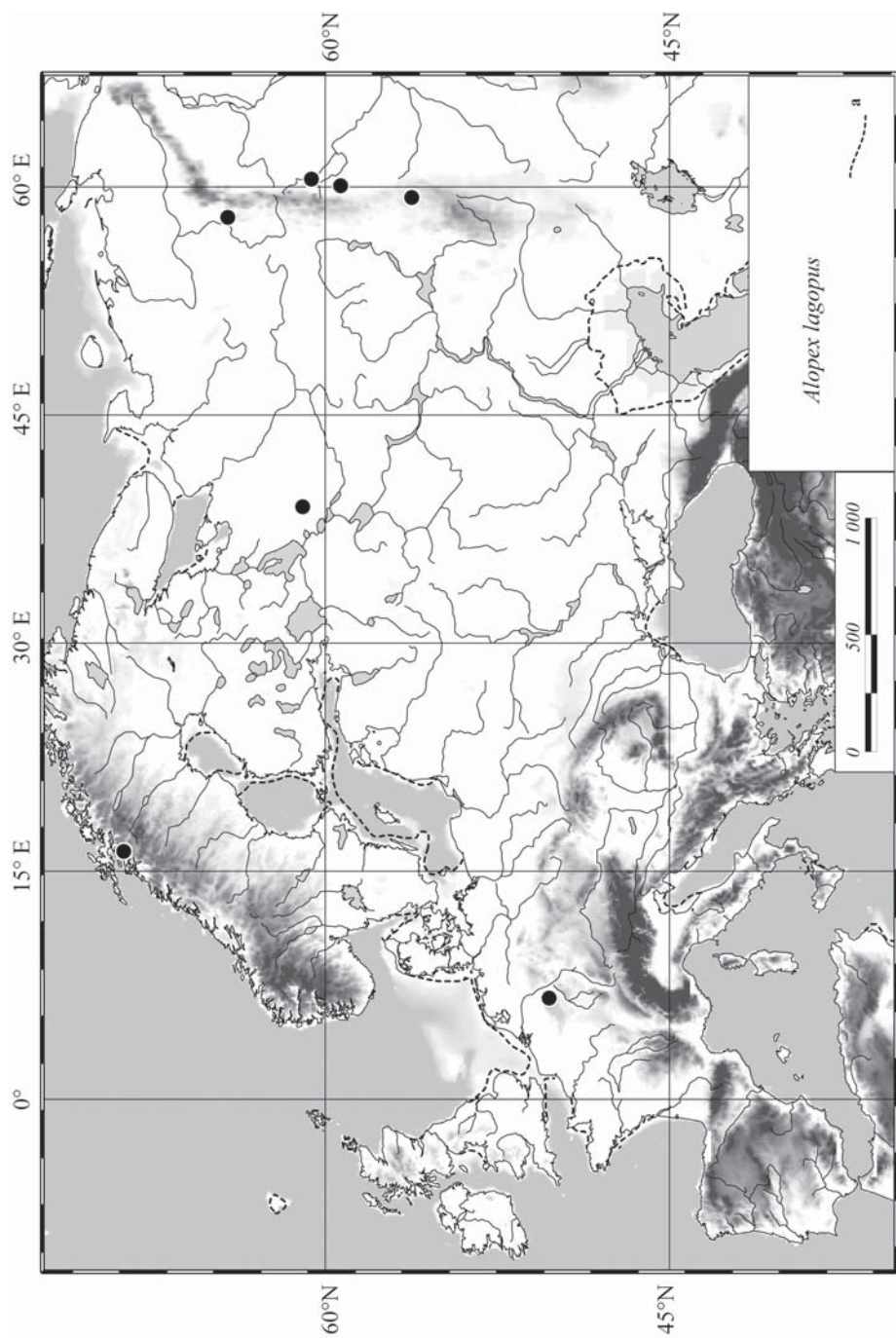


Рис. 4.91. Местонахождения песца *Alopex lagopus* в пребореале–бореале.  
Fig. 4.91. Polar fox *Alopex lagopus* localities in Preboreal–Boreal.



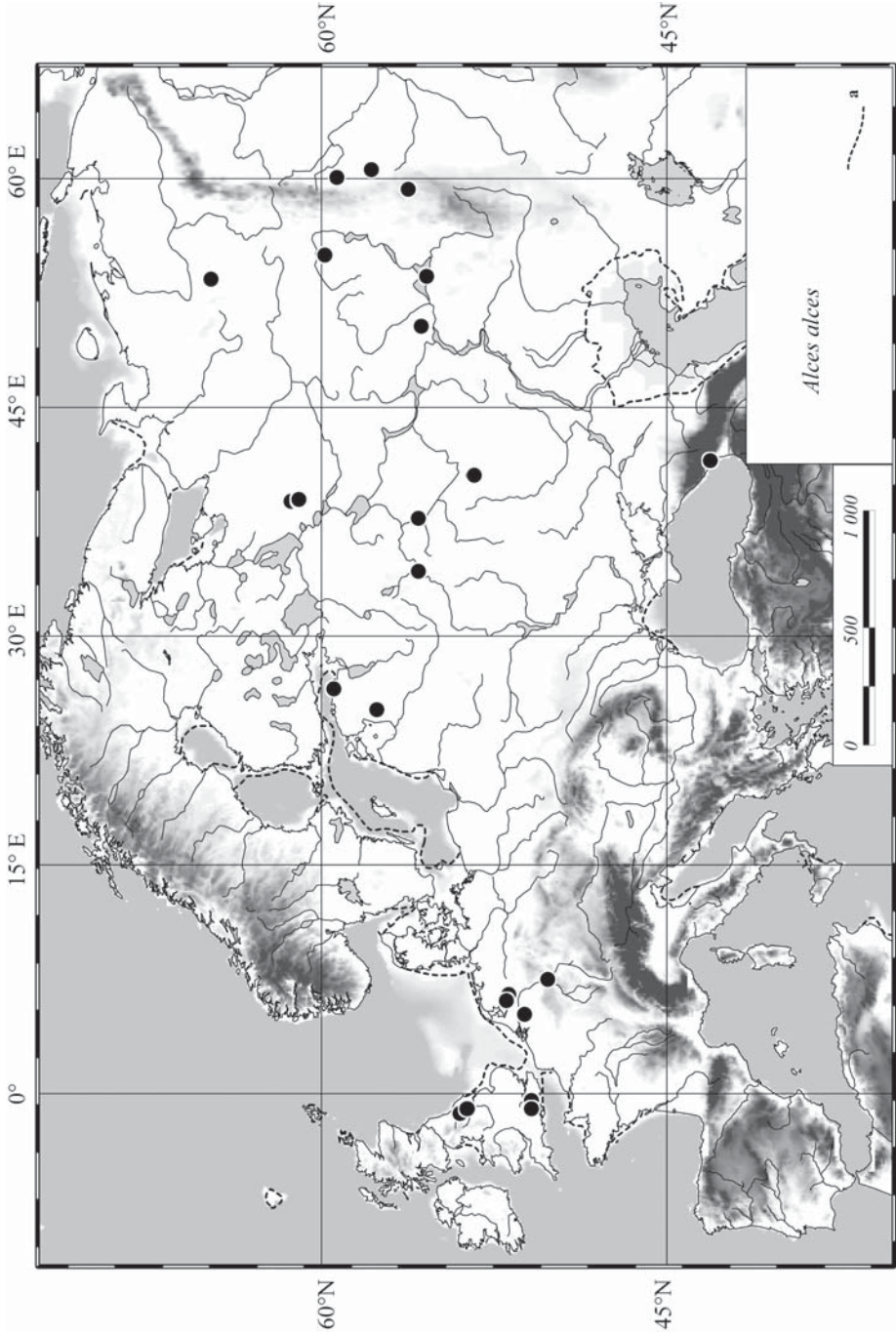


Рис. 4.92. Местонахождения лося *Alces alces* в пребореале–бореале.  
 Fig. 4.92. Elk *Alces alces* localities in Preboreal–Boreal.

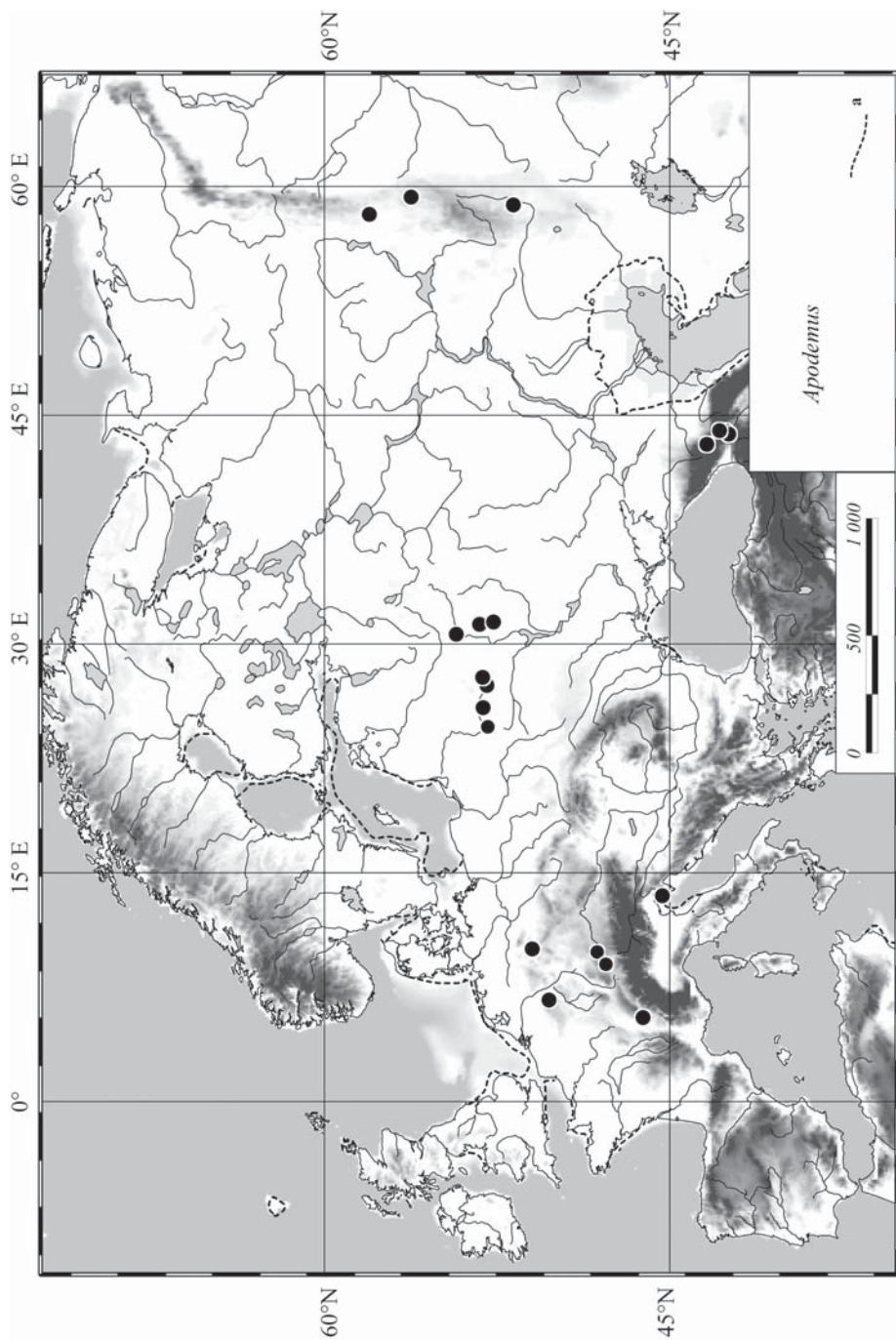


Рис. 4.93. Местонахождения лесной мыши *Arodemus* в пребореале–бореале.  
 Fig. 4.93. Forest mice *Arodemus* localities in Preboreal–Boreal.

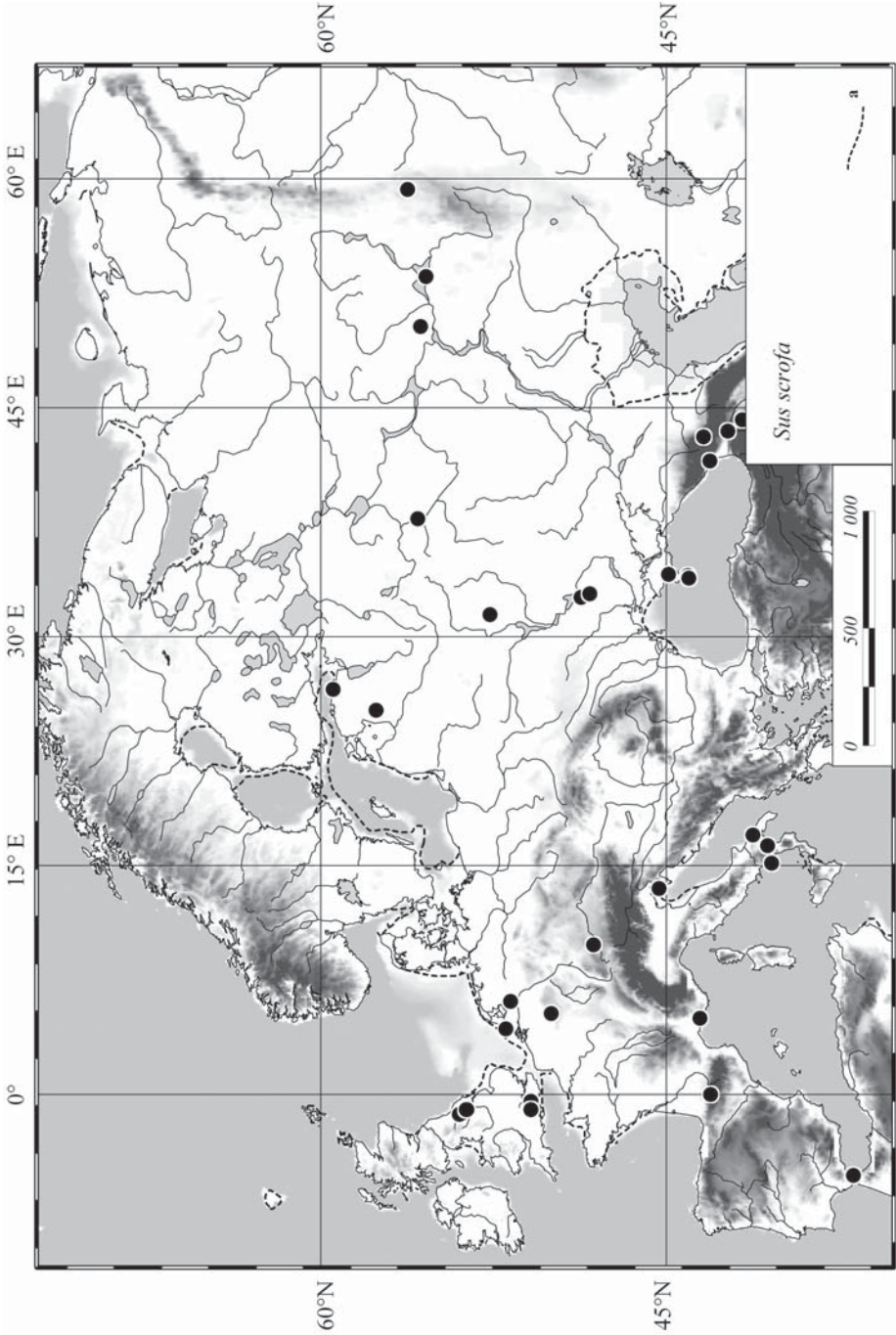


Рис. 4.94. Местонахождения кабана *Sus scrofa* в пребореале–бореале.

Fig. 4.94. Wild boar *Sus scrofa* localities in Preboreal–Boreal.



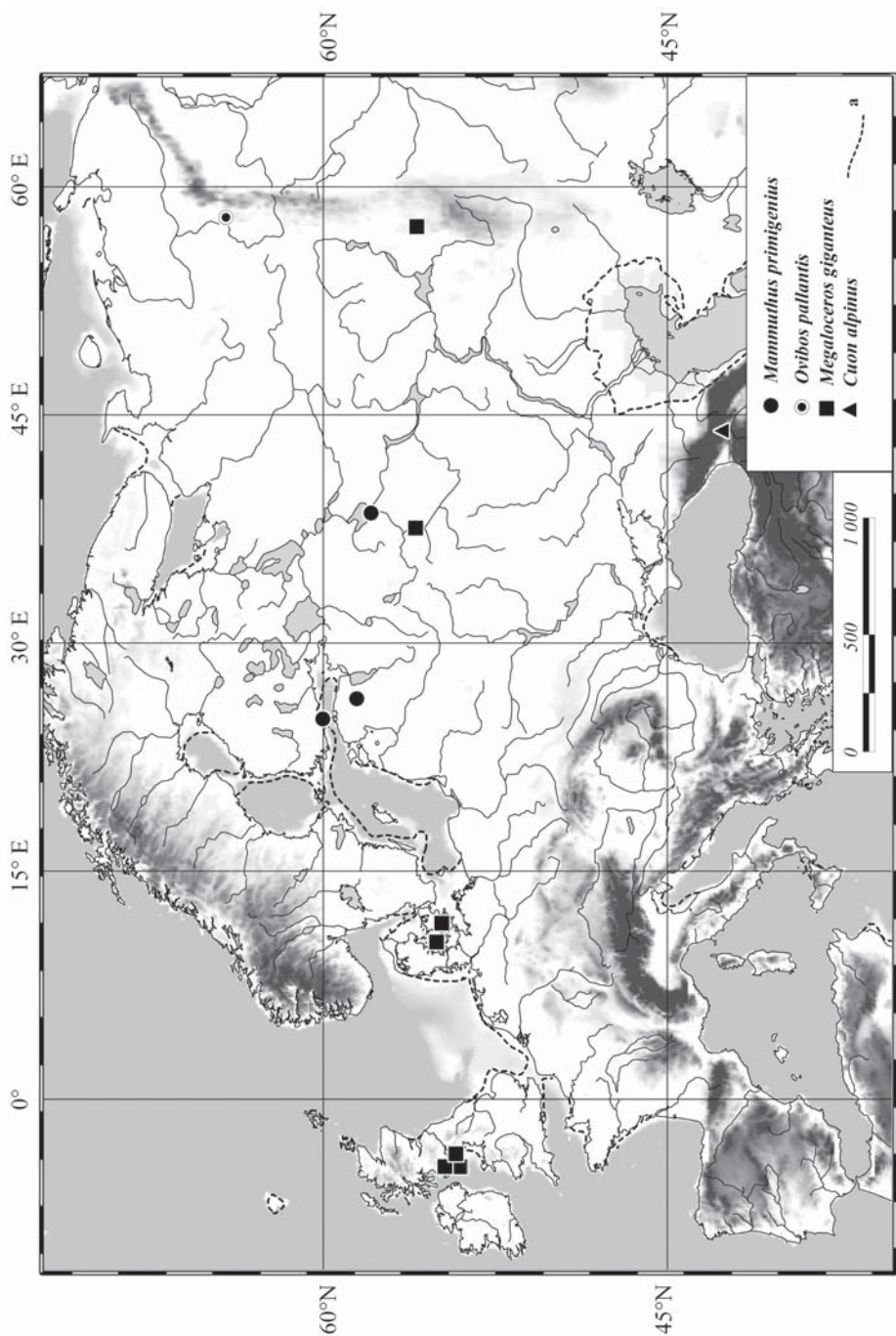
Апенниннах. В состав фаун входят виды самых разных ландшафтных и биотопических групп. Среди видов-индикаторов есть млекопитающие лесных и лесостепных ландшафтов — *Ursus arctos*, *Martes martes*, *Sus scrofa*; животные лесостепных ландшафтов — *Lepus europaeus*, *Cricetus cricetus*, *Meles meles*, *Cervus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

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

### Плейстоценовые реликты

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





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

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

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

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

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

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

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

**Таблица 4.5.** Индикаторные виды млекопитающих, относящиеся к разным териокомплексам (кластерам). Встречаемость таксонов приведена в %

**Table 4.5.** Indicator mammal taxa related to the different mammal assemblages (clusters) (% indicates the occurrence in the cluster)

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

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



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

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

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

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

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

**Таблица 4.7.** Видовой состав фауны млекопитающих Урала в раннем голоцене (пребореал–бореал)

**Table 4.7.** Mammals species composition in the Urals during the Early Holocene (Preboreal–Boreal)

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



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

\* Плейстоценовые реликты.

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

### Географическое изменение биоразнообразия млекопитающих в пребореале–бореале<sup>8</sup>

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

<sup>8</sup> Реконструкции видового богатства млекопитающих пребореала–бореала выполнены А.Ю. Пузаченко.

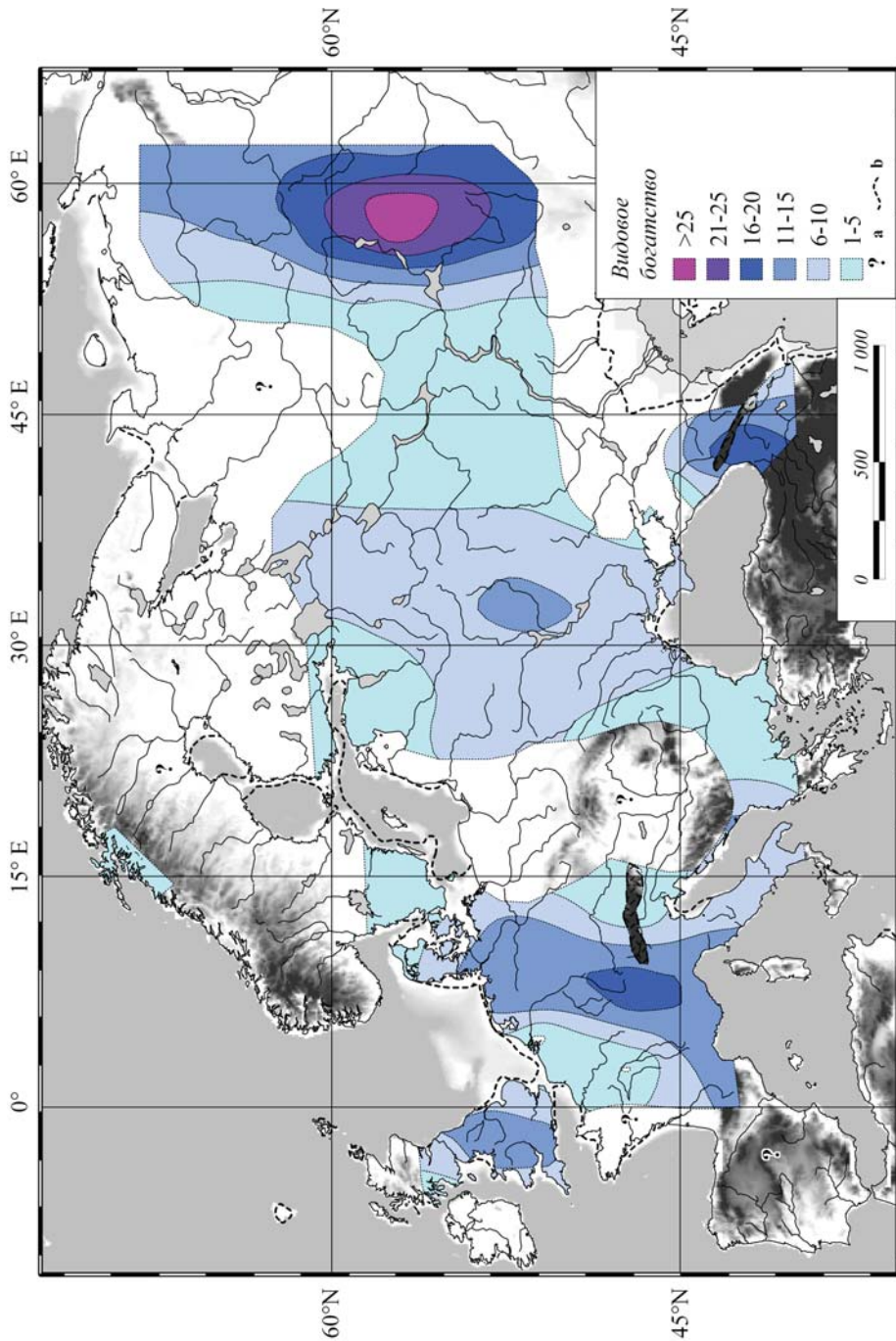


Рис. 4.96. Разнообразие видов в пребореале–бореале: а — отсутствие данных, b — береговая линия.

Fig. 4.96. Species richness during Preboreal–Boreal periods: a — the absence of data, b — coast line.

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

## **Заключение**

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

## **Summary**

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

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

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

*П.А. Косинцев*

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

*Pavel Kosintsev*

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

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

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

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



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

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

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

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

### **Зяц донской — *Lepus tanaiticus* Gureev, 1964**

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

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

#### **Пищуха пещерная — *Ochotona spelaea* Owen, 1846**

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

#### **Суслик плейстоценовый — *Spermophilus superciliosus* Kaup, 1839**

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

#### **Сурок кавказский — *Marmota paleocaucasica* Baryshnikov, 1980**

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

#### **Бинагадинский хомяк — *Mesocricetus planicola* Argiropulo, 1939**

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

#### **Бинагадинский хомяк — *Mesocricetus planicola* Argiropulo, 1939**

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

#### **Лемминг копытный — *Dicrostonyx gulielmi* Sanford, 1870**

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

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

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

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

### **Красный волк — *Cuon alpinus* Pallas, 1811**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### **Гиена пещерная — *Crocota crocuta spelaea* Goldfuss, 1823**

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



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

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

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

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

### Мамонт — *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799

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

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

### **Носорог шерстистый — *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799**

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

### **Олень гигантский — *Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

## Заключение

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

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

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

Вид	Дата* <sup>14</sup> C	Вероятный период вымирания	Возможный период вымирания
Заяц афонской – <i>Lepus tanaiticus</i>	5073±173 ИЭМЭЖ-1339	Суббореальный период	Суббореальный период
Плейстоценовый суслик – <i>Spermophilus superciliosus</i>		Пребореальный – бореальный периоды	Пребореальный – бореальный периоды
Сурок кавказский – <i>Marmota paleocaucasica</i>		Пребореальный период	Бореальный период
Бинагаинский домочок – <i>Mesocricetus planicola</i>		Пребореальный период	Бореальный период
Копытный лемминг – <i>Dicrostonyx gulielmi</i>	14200±400 ИЭРЖ-164	Вепсовская стадия	Вепсовская стадия
Красный волк – <i>Cuon alpinus</i>		Пребореальный период	Бореальный период
Меавей Денингера – <i>Ursus deningeri</i>		Пребореальный период	Бореальный период
Большой пещерный меавей – <i>Ursus spelaeus</i>	15570±310 ?**	Конец максимума поблодания	Поздний триас
Малый пещерный меавей – <i>Ursus savini</i>	18800±340 ИГАН-340**	Максимум поблодания	Конец максимума поблодания
Гиена пещерная – <i>Crocota crocota spelaea</i>	22880±240 ОхА- 6115**	Максимум поблодания	Максимум поблодания
Лев пещерный – <i>Panthera spelaea</i>	10670±160 ОхА- 729	Поздний триас	Субатлантический период
Мамонт – <i>Mammuthus primigenius</i>	9760±40 ГИН- 8885**	Пребореальный период	Пребореальный период
Носорог шерстистый – <i>Coelodonta antiquitatis</i>	9510±260 ИЭРЖ- 93*	Пребореальный период	Пребореальный период
Олень гигантский – <i>Megaloceros giganteus</i>	6816±35 КИА- 5669**	Атлантический период	Атлантический период
Бизон первобытный – <i>Bison priscus</i>		Пребореальный период	Бореальный период
Овцебык сибирский – <i>Ovibos pallantis</i>		Пребореальный период	Бореальный период

\* Приведены «надежные» даты.

\*\* Даты получены по кости этого вида.

## Summary

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

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

## 4.7. Одомашнивание млекопитающих

П.А. Косинцев

## 4.7. Domestication of mammals

Pavel Kosintsev

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

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

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

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

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

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

### Крупный рогатый скот — *Bos primigenius f. taurus* L., 1758;

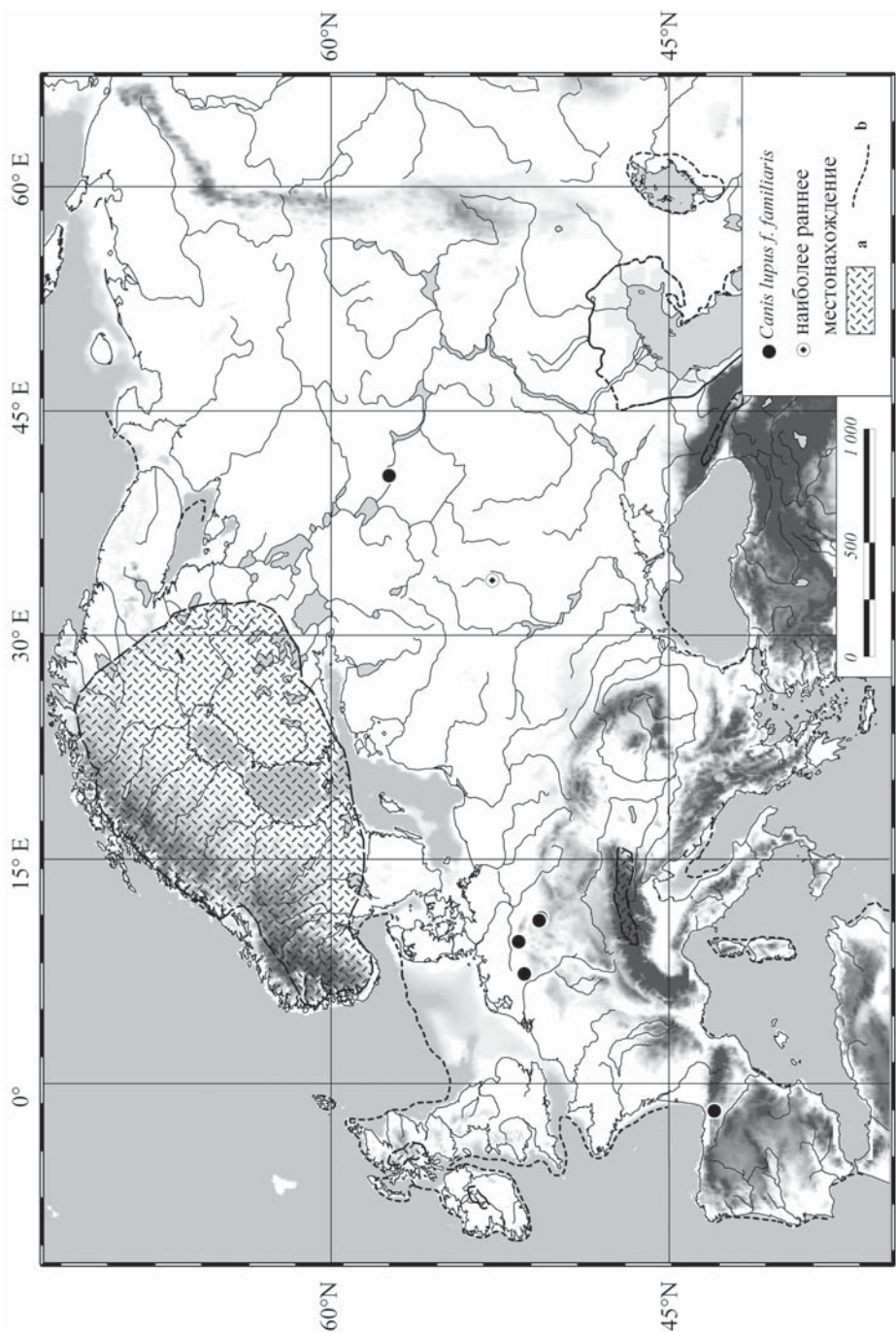
### Овца — *Ovis ammon f. aries* L., 1758;

### Коза — *Capra aegagrus f. hircus* L., 1758;

### Свинья — *Sus scrofa f. domestica* L., 1758.

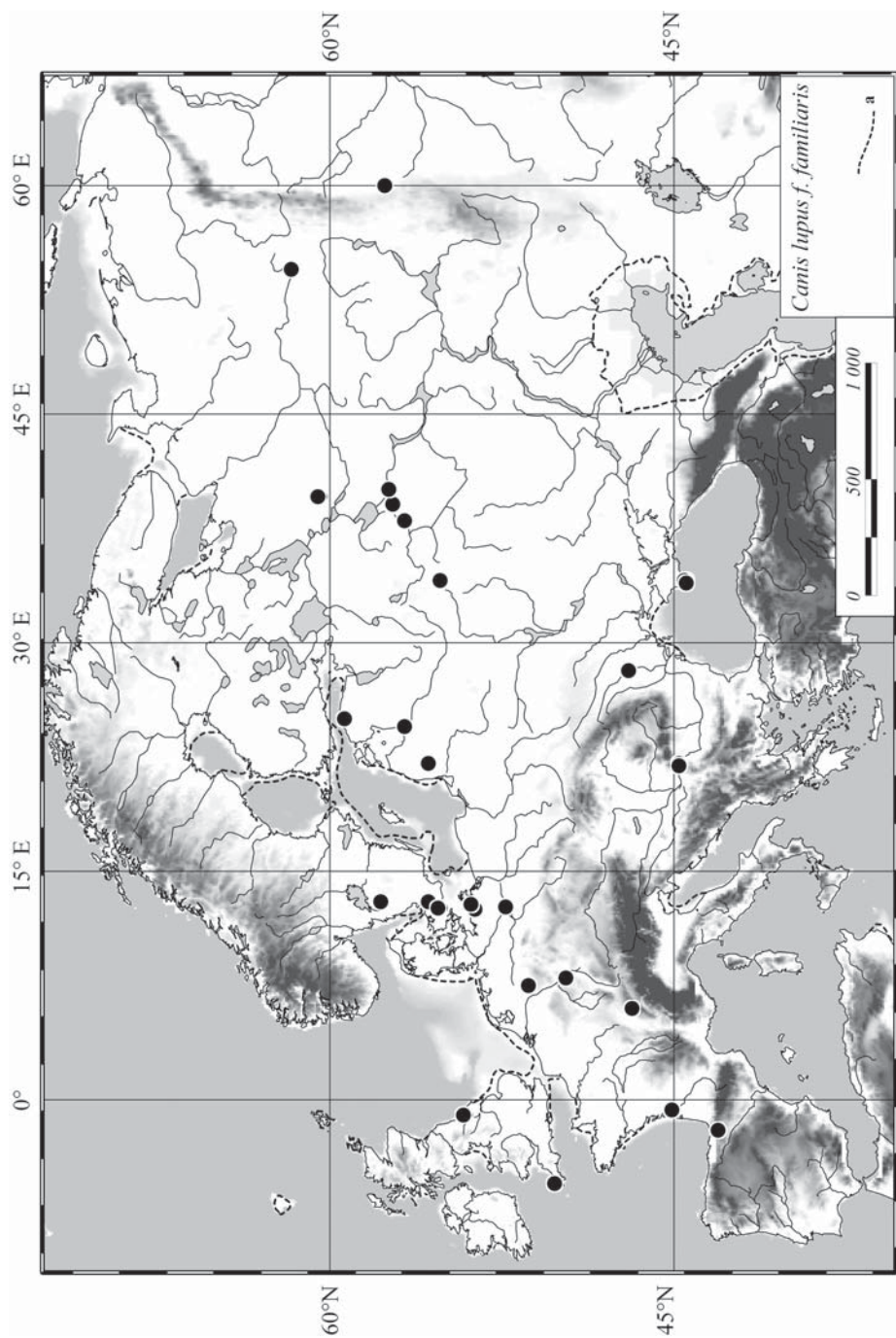
Наиболее ранние находки костей домашних копытных в Европе относятся к концу бореального периода. На поселениях докерамического и раннекерамического неолита (Неа-Никомедия, Аргисса, Ахиллейон, Сескло) в южной части Балканского полуострова найдены кости крупного рогатого скота, овцы и свиньи (Benecke, 1999; Bokony 1974; Clutton-Brock, 1981; Uerpmann, 1990). Некоторые





**Рис. 4.97.** Местонахождения остатков собаки *Canis lupus f. familiaris* на стоянках позднего палеолита: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 4.97.** Dog *Canis lupus f. familiaris* localities in the Upper Paleolithic sites: а — ice-sheet and mountain glaciers, б — coast line.



**Рис. 4.98.** Местонахождения собаки *Canis lupus f. familiaris* в поселениях мезолита: а — береговая линия.  
**Fig. 4.98.** Dog *Canis lupus f. familiaris* localities in the Mesolithic settlements: а — coast line.

исследователи считают, что в бореале крупный рогатый скот, овцы и козы появляются и на Северном Кавказе (Davis, 1987). К концу бореала крупный рогатый скот, овца, коза и свинья появляются у населения среднего Дуная (Uergmann, 1990).

Первые домашние копытные были приведены земельческо-скотоводческими группами населения, мигрировавшими в Европу из Анатолии (Tringham, 1971; Титов, 1984). Однако следует отметить, что в Европе также обитали дикие предки крупного рогатого скота (*Bos primigenius* Bojanus, 1827), свиньи (*Sus scrofa* L., 1758) и овцы (*Ovis ammon* L., 1758). Поэтому была возможна автохтонная domestикация этих видов. Эту возможность допускает ряд исследователей для тура и дикого кабана (Boessneck, 1961; Rodden, 1962).

В итоге, в конце бореала на юго-востоке Европы и, возможно, на Северном Кавказе сформировались устойчивые ареалы почти всех основных домашних копытных — крупного рогатого скота, овцы, козы и свиньи. Ареал собаки к этому времени занимал всю территорию Европы.

## Summary

In the period under consideration pioneer domestic mammals appear in Europe: the dog in the end of the Pleistocene, cattle, sheep, goat and pig in the early Holocene.

The wild ancestor of a dog — wolf (*Canis lupus* L., 1758) has a very extensive area — Europe and almost whole Asia and North America. So, on such a large area there probably were several domestication centres of wolf. One of them was in Europe. It is highly probable that in Europe wolf could have been domesticated in different regions and different times. The most ancient bone remains belonging to a dog is not younger than 14000 yrs BP In Mesolithic period (Preboreal–Boreal) number of sites containing dog bones is substantially greater. Such sites are situated over the whole territory of Europe.

Cattle — *Bos primigenius* f. *taurus* L., 1758; sheep — *Ovis ammon* f. *aries* L., 1758; pig — *Sus scrofa* f. *domestica* L., 1758; goat — *Capra aegagrus* f. *hircus* L., 1758. The earliest findings of these animals in Europe belong to the beginning of Boreal period. In the Pre-pottery Neolithic settlements in the south part of Balkans peninsula bones of cattle, sheep and pig were found. Some researchers suppose that in Boreal time cattle, sheep and goats appeared also in the North Caucasus. By the Boreal terminal cattle, sheep, goat and pig appear at the Middle Danube.

The first domestic ungulates were brought by farming and cattle-breeding groups of people migrating to Europe from Anatolia. But, it should be noted that wild ancestors of cattle (*Bos primigenius* Bojanus, 1827), pig (*Sus scrofa* L., 1758) and sheep (*Ovis ammon* L., 1758) inhabited Europe so autochthonous domestication of these species was possible. Some researchers admit the possibility of domestication for aurochs and wild boar.

As a result, by the terminal Boreal in the south-east of Europe and, probably, in the North Caucasus, stable areas of nearly all main domestic animals — cattle, sheep, goat and pig, had formed. Dog by that time had already ranged the whole Europe.

#### **4.8. Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен – ранний голоцен)**

*А.Ю. Пузаченко, А.К. Маркова*

#### **4.8. Space-time dynamics of European mammal diversity (Late Pleistocene – Holocene)**

*Andrei Puzachenko and Anastasia Markova*

Анализ закономерностей изменений видового состава, распространения млекопитающих, а также структуры их сообществ под влиянием динамики климата в последние 25–8 тыс. лет дает важную информацию для прогнозирования вероятных направлений эволюции разнообразия и распространения млекопитающих в будущем, при различных сценариях изменений климата (потеплении, похолодании).

Сведения о разнообразии и распространении млекопитающих Европы в период перехода от плейстоцена к голоцену актуальны также в контексте сохранения генофонда млекопитающих, подвергающихся в настоящее время антропогенному прессингу.

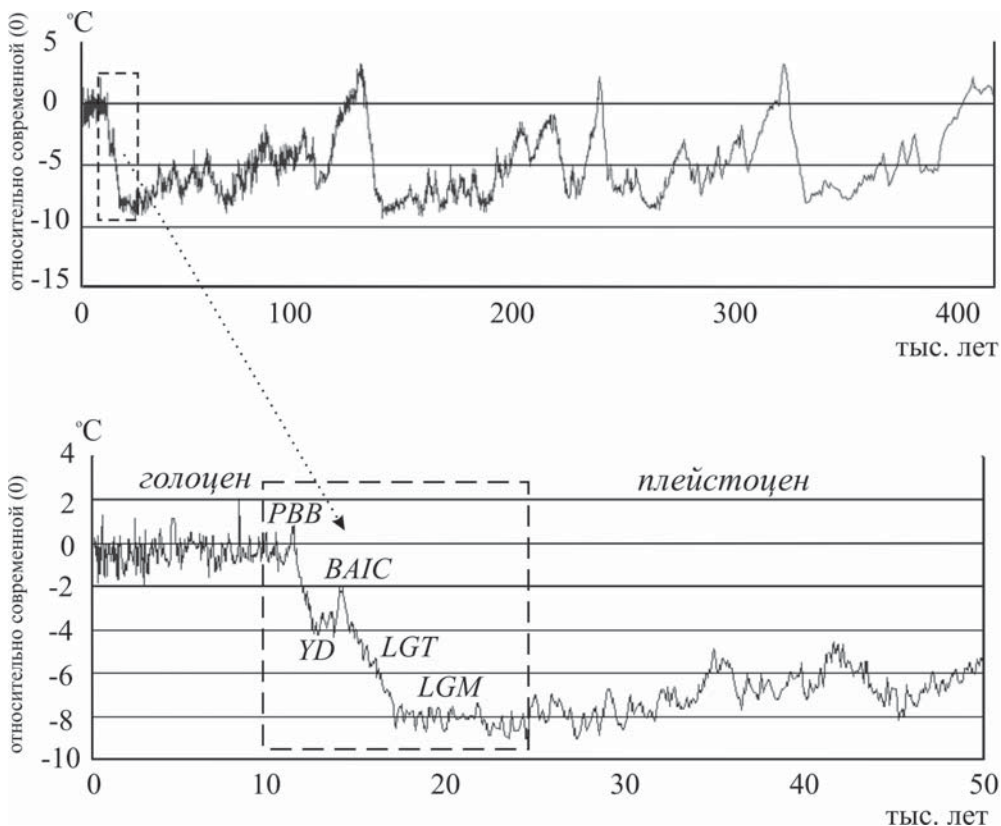
В эпоху поздневалдайского (=поздней фазы вислинского) оледенения (24–10 тыс. л. н.) произошло образование мощного (но не самого значительного в плейстоцене) покровного оледенения в Скандинавии, развитие горных ледников и широкое распространение своеобразных перигляциальных ландшафтов. В период от 17 до 10 тыс. л. н. происходило постепенное потепление климата, прерывающееся периодами понижения температуры (рис. 4.99). Согласно имеющимся данным, амплитуда между среднегодовой температурой голоцена (современности) и температурой поздневалдайского оледенения составляла около восьми градусов.

Для эпохи поздневалдайского оледенения и переходного периода от плейстоцена к голоцену существуют многочисленные реконструкции природных компонентов Европы: климата, растительного покрова, фауны млекопитающих, криогенных явлений, лессового покрова и др. (Марков и др., 1965; Величко, 1973, 1989; Палеогеография Европы... 1982; Гричук, 1989; Климанов, 1989; Atlas of paleoclimates and paleoenvironments... 1992; Зеликсон, 1994; Кожаринов, 1994; Markova *et al.*, 1995; Petit *et al.*, 1999; Барышников, Маркова, 2002; Динамика ландшафтных компонентов... 2002; Маркова и др., 2002, 2003; Davis *et al.*, 2003; Маркова, 2004; Barnosky *et al.*, 2004; Симакова, Пузаченко, 2005; Simakova, Puzachenko, 2005; и др.).

В этот период на территории Европы был широко представлен так называемый «мамонтный» комплекс млекопитающих, включающий мамонта (*Mammuthus primigenius*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), северного оленя



(*Rangifer tarandus*), овцебыка (*Ovibos pallantis*), лошадь (*Equus ferus*), сайгу (*Saiga tatarica*) и др. Среди мелких млекопитающих типичными представителями комплекса были: копытный и сибирский лемминги (*Dicrostonyx gulielmi*, *Lemmus sibiricus*), пеструшки (*Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*), узкочерепная полевка (*Microtus (Stenocranius) gregalis*) и др. (Агаджанян, 2001; Барышников, Маркова, 2002).



**Рис. 4.99.** Динамика среднегодовой температуры (южное полушарие) за последние 420 тыс. лет, по данным станции «Восток», Антарктида (по Petit *et al.*, 1999; <http://www.clearlight.com/~mhieb/WVFossils/.html>). Основные этапы перехода от поздневалдайского оледенения к голоцену: LGM — последний ледниковый максимум; LGT — позднеледниковье; BA — потепление бёллинг-аллерёд; YD — похолодание поздний дриас

**Fig. 4.99.** Mean annual temperature dynamics (Southern hemisphere) over the last 420 thousand years according to «Vostok» station, Antarctica (acc. to Petit *et al.*, 1999; [http://www.clearlight.com/~mhieb/WVFossils/last\\_400\\_kyrs.html](http://www.clearlight.com/~mhieb/WVFossils/last_400_kyrs.html)). Main stages of transition from Late Valdai glaciation to Holocene are: LGM — Last Glacial Maximum; LGT — Late Glacial transition; BA — Bølling-Allerød warming; YD — Late Dryas cooling

Установлено, что млекопитающие реагировали на валдайское (вислинское) и более ранние плейстоценовые похолодания (оледенения) разнонаправленно и разномасштабно (Маркова, 1998, 2004), что вызвало появление своеобразных сообществ, не имеющих современных аналогов.

Реакции млекопитающих на начавшееся в послеледниковье глобальное потепление климата, в том числе межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд, а также потепления раннего голоцена, также были разномасштабны. Распад «мамонтового» комплекса в Европе и в целом в Северном полушарии включал вымирание или резкое («катастрофическое») сокращение ареалов нескольких видов-эпификаторов (мамонта, шерстистого носорога, овцебыка, северного оленя, первобытного бизона, песца и др.). В результате формирования лесной зоны и образования зоны современных тундр и степной зоны произошло разделение ареалов тундровых и степных видов. Широкое распространение получили лесные виды. В целом, пространственное распределение видов и комплексов млекопитающих в голоцене становилось все более и более зональным.

На фоне этого процесса общее число видов млекопитающих в Европе (видовое богатство), по-видимому, не претерпело значительных изменений. Современная фауна наземных млекопитающих Европы насчитывает не менее 190–200 видов (Görner, Hackethal, 1987). Число исчезнувших видов в позднем плейстоцене – раннем голоцене относительно их общего числа невелико. В основном это крупные представители травоядных и хищных: мамонт, шерстистый носорог, овцебык, гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), пещерная гиена (*Crocota crocota spelaea*), пещерный лев (*Panthera spelaea*), пещерный медведь (преимущественно растительноядный вид) (*Ursus spelaeus*) и другие (всего около 10 видов). Таким образом, потери видового богатства млекопитающих за счет прямого и косвенного влияния перестройки климата составляли, вероятно, около 5%. Следовательно, основное содержание событий, сопровождавших переход от последнего оледенения к голоценовому межледниковью, заключалось в перераспределении ареалов видов в пространстве, сопряженных с локальными изменениями видового разнообразия. Цель данной работы — дать количественную оценку этому процессу.

В процессе работы над данной книгой впервые был обобщен и проанализирован обширный териологический материал по Восточной и Западной Европе, что позволило получить целостную картину эволюции видового разнообразия в этой части света. Исходными материалами для базы данных были списки видов млекопитающих из датированных радиоуглеродным методом европейских местонахождений териофауны (см. гл. 1).

## Методика и материалы

Для решения поставленной задачи нами применялся достаточно общий методический подход. Он включал в себя: 1) выделение формальных («виртуальных») некоррелированных факторов, воспроизводящих в совокупности основ-

ные свойства встречаемости тех или иных видов млекопитающих в местонахождениях (метод неметрического многомерного шкалирования) (Shepard, 1962); 2) идентификацию факторов, воспроизводящих изменчивость состава локальных фаун в пространстве; 3) реконструкцию пространственных выделов, со сходными характеристиками видового разнообразия (классификация местонахождений); 4) получение количественной характеристики изменения разнообразия на основе информационно-статистических мер (энтропия Шеннона, мера «организованности», энтропия Кульбака) (Kullback, 1959). Первые три пункта «программы» исследований подробно описаны в ряде работ<sup>9</sup> (Маркова и др., 2002; Куприянова и др., 2003; Пузаченко, 2005; Симакова, Пузаченко, 2005).

Количественное измерение разнообразия проводилось на основе статистической энтропии Шеннона, величина которой определялась для каждого виртуального фактора при числе градаций переменной,  $k = \log_2(N)$  ( $N$  — объем выборки, число местонахождений):

$$H = - \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i \quad (p_i = \frac{n_i}{N}; n_i — \text{число местонахождений } i\text{-го класса; } \sum p_i = 1).$$

Далее вычислялся безразмерный показатель — выравненность ( $E$ ), не зави-

сящий от числа градаций ряда;  $\left[ \sum_{j=1}^m H_m \right] / m \log_2 k$ , где  $H_m$  — энтропия;  $m$  —

число осей шкалирования (размерность), а на его основе — мера организованности (МО):  $1-E$ . МО изменяется в интервале от 0 до 1. Чем больше значение МО, тем в большей степени выражены ограничения на случайную встречаемость разных видов в одном и том же месте, тем сильнее влияние факторов, упорядочивающих разнообразие в пространстве.

Так как виртуальные факторы линейно независимы, конечная величина разнообразия может быть оценена как простая сумма энтропий всех факторов. Кроме перечисленных показателей, вычисляли «относительную энтропию», или меру дивергенции Кульбака-Лейблера (Kullback, Leibler, 1951):

$$J = \sum_{i=1}^k p_i \log_2 \left( \frac{p_i}{P_i} \right), \text{ где } P_i — \text{вероятности случайных нормально распределенных значений (с выборочной средней и дисперсией), соответствующие наблюдаемым выборочным вероятностям } p_i (i=1..k).$$

Мера Кульбака-Лейблера дает оценку отклонения наблюдаемых распределений от модельного случайного нормального распределения. Мы использовали значение меры, осредненное по всем виртуальным факторам.

<sup>9</sup> См. также Пузаченко Ю. (2004).

Представленная схема анализа данных (этапы 1–4) реализовывалась отдельно для следующих временных интервалов позднего плейстоцена и раннего голоцена: максимума поздневалдайского оледенения (24–17 тыс. л. н.; 147 местонахождений); позднеледниковья (17–12,4 тыс. л. н.; 80 местонахождений); межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (12,4–10,9 тыс. л. н.; 53 местонахождения), позднего дриаса (10,9–10,2 тыс. л. н.; 30 местонахождений), пребореала–бореала (10,2–8 тыс. л. н.; 145 местонахождений). Информационная обеспеченность разных временных интервалов существенно различается, что неизбежно отражается на качестве палеореконокструкций. По этой причине мы не приводим реконструкцию для позднего дриаса, а к результатам реконструкции пространственных границ видовых комплексов потеплений бёллинг–аллерёда следует отнестись крайне осторожно.

По данным о современном распространении млекопитающих Европы (кроме представителей рукокрылых) был проведен аналогичный анализ, в котором местонахождения териофауны были заменены условными точками (508 шт.), регулярно расположенными через 2 градуса по территории всей Европы. Для каждой из точек определялся качественный состав фауны.

## Результаты

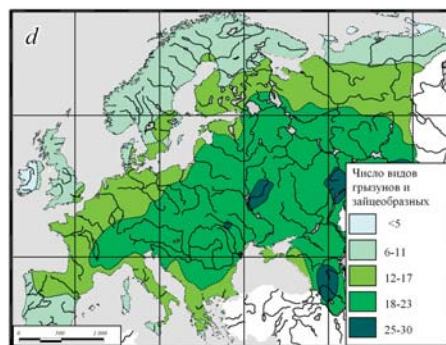
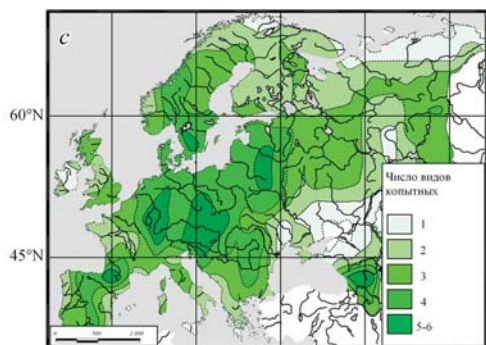
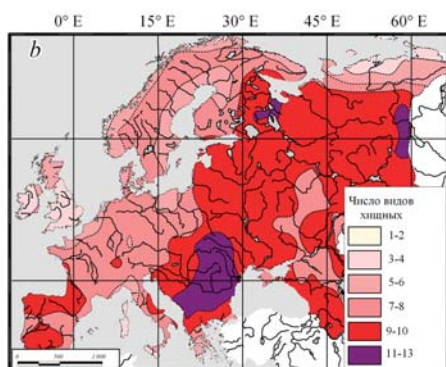
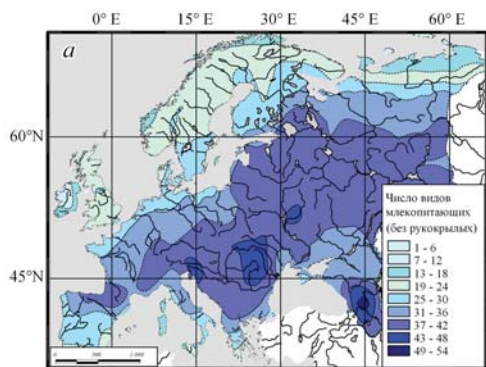
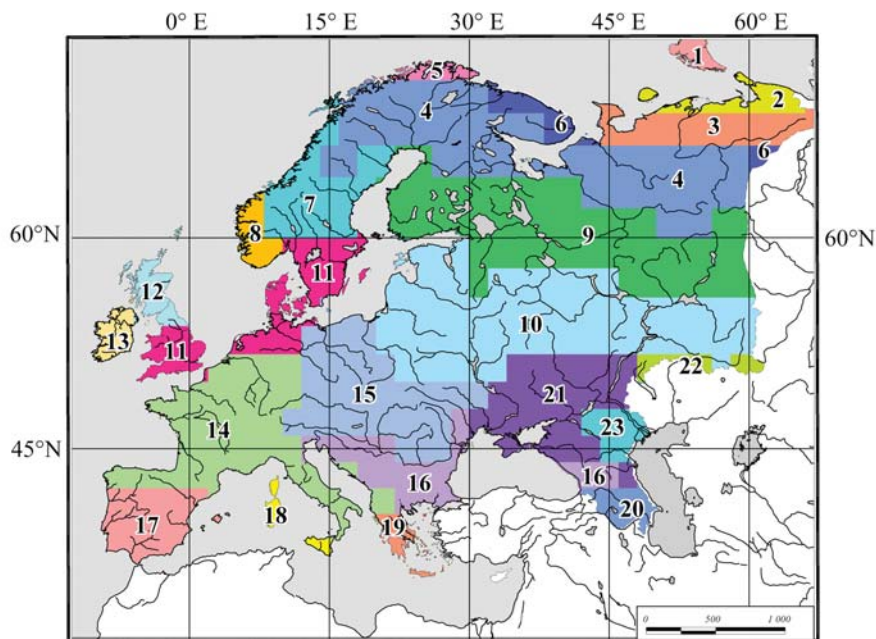
### Современное состояние разнообразия фауны млекопитающих Европы

Для современной фауны млекопитающих Европы выделено три виртуальных фактора. Первый, наиболее значимый фактор, скоррелирован с географической широтой (коэффициент корреляции Спирмена,  $r_s=0,94$ ). Третий фактор отражает изменения состава фаун по долготе ( $r_s=0,92$ ). Второй фактор нелинейно связан с широтой, но также воспроизводит «азональные» особенности распределения видов. Все три фактора совместно описывают около 80% изменчивости числа видов (видовое разнообразие) в «локальных» фаунах (включающих в т.ч. хищных млекопитающих — 64%, копытных — 28%, грызунов и зайцеобразных — 79%). Собственно географическое положение «точки» определяет около 26% варьирования разнообразия.

На рис. 4.100 представлена схема современного зоогеографического районирования территории Европы как результат классификации точек по трем виртуальным факторам. Из нее следует, что как на востоке, так и на западе континента преобладает широтное положение границ выделов. Наряду с этим в Центральной Европе наблюдаются широтно-меридиональные градиенты.

Рис. 4.100 (А–D) иллюстрирует современное варьирование видового разнообразия млекопитающих в Европе. Наряду со спецификой распределения отдельных групп (хищных, копытных, грызунов) выделяются области с повышенным уровнем видового богатства («центры» разнообразия), такие, как Кавказ, Южный Урал, Карпаты, Южные Альпы. Второстепенные «центры» разнообразия определяются спецификой распространения отдельных групп млекопитающих.





щих: например, грызунов в бассейне Десны и на Приволжской возвышенности; хищных — на Среднем Урале и на Карельском перешейке; копытных — в районе Белорусской гряды и в горных областях Центральной и Западной Европы и т.п.

Информационные показатели современного состояния разнообразия млекопитающих Европы отражают высокий уровень пространственной дифференциации ( $MO=0,23$ ) и существенную степень отклонения от «равновесного» состояния ( $J=0,37$ ).

### **Разнообразие млекопитающих в период максимума поздневалдайского (поздневислинского) оледенения (LGM) (24–17 тыс. л. н.)**

Для периода максимального развития покровного ледника определены только два основных фактора разнообразия. Первый фактор отражает изменчивость разнообразия по широтному градиенту ( $r_s=0,8$ ). Второй — в основном по долготе ( $r_s=0,85$ ). В то же время первый и второй факторы нелинейно связаны, соответственно, и с долготой, и с широтой местности. Оба фактора совместно описывают около 55% изменчивости видового разнообразия. Собственно географическое положение «точки» определяет не более 7% варьирования разнообразия.

На рис. 4.101 представлено зоогеографическое районирование в рассматриваемый период и приведены оценки пространственного варьирования разнообразия млекопитающих. На западе Европы границы выделов проходят в широтном направлении, а на востоке и северо-востоке — в широтно-меридиональном. Карпаты служат границей между западным и восточным секторами.

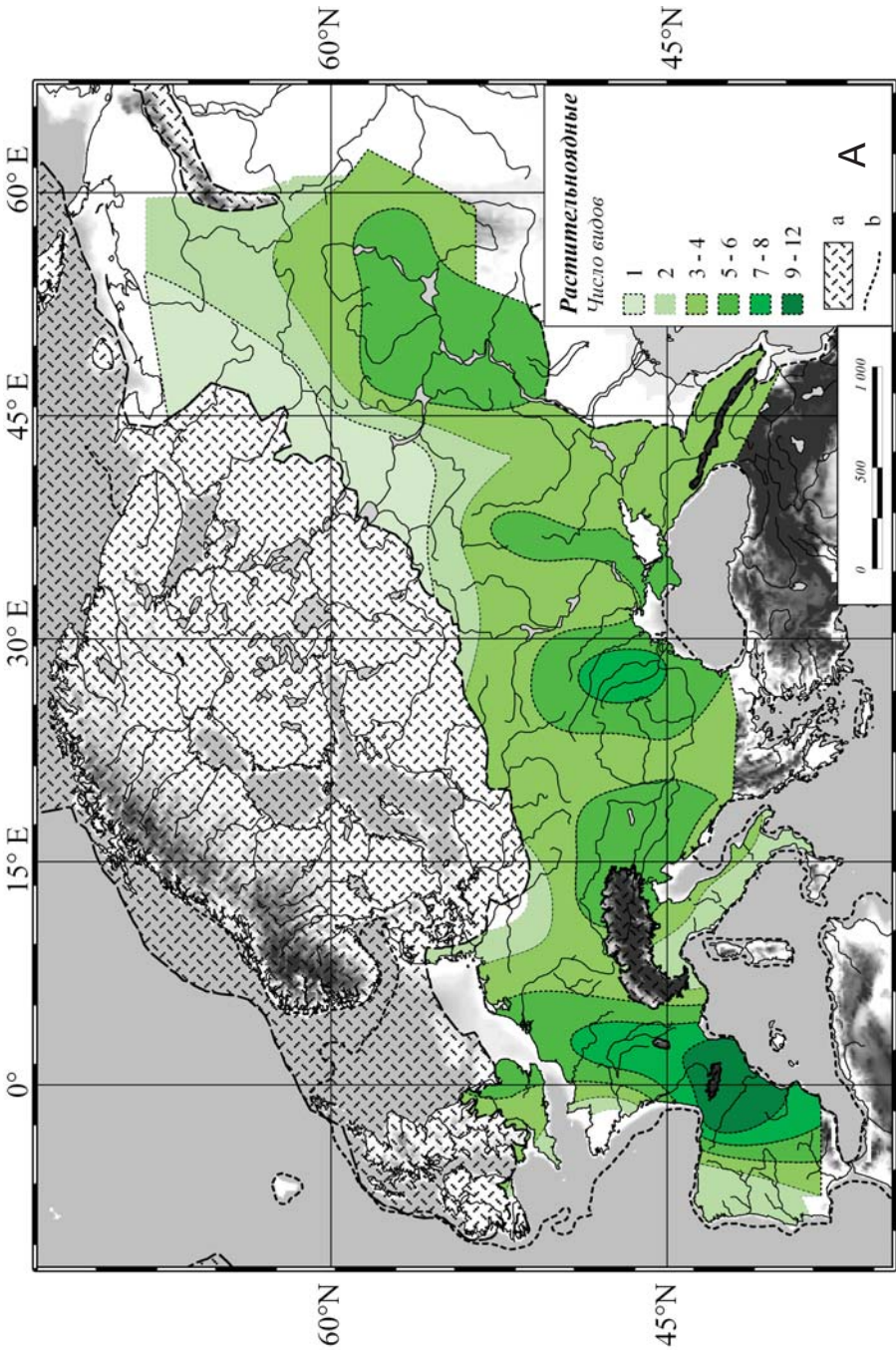
Информационные показатели разнообразия указывают на относительно низкий уровень пространственной дифференциации ( $MO=0,17$ ) и «равновесность» всего комплекса млекопитающих ( $J=0,17$ ). Другими словами, «зональные» границы выражены менее четко, чем в наше время, а для большинства видов типичны очень широкие ареалы.

### **Разнообразие млекопитающих в позднеледниковье (17–12,4 тыс. л. н.)**

В этот период (LGT) происходит прогрессивное потепление климата и постепенная деградация покровного оледенения. Структура разнообразия млекопитающих определяется тремя факторами. Не обнаружены факторы, отражающие изменчивость видового богатства только по широте или долготе. Широтный градиент детерминируется первым и вторым факторами ( $r^2=0,58$ ); долгот-

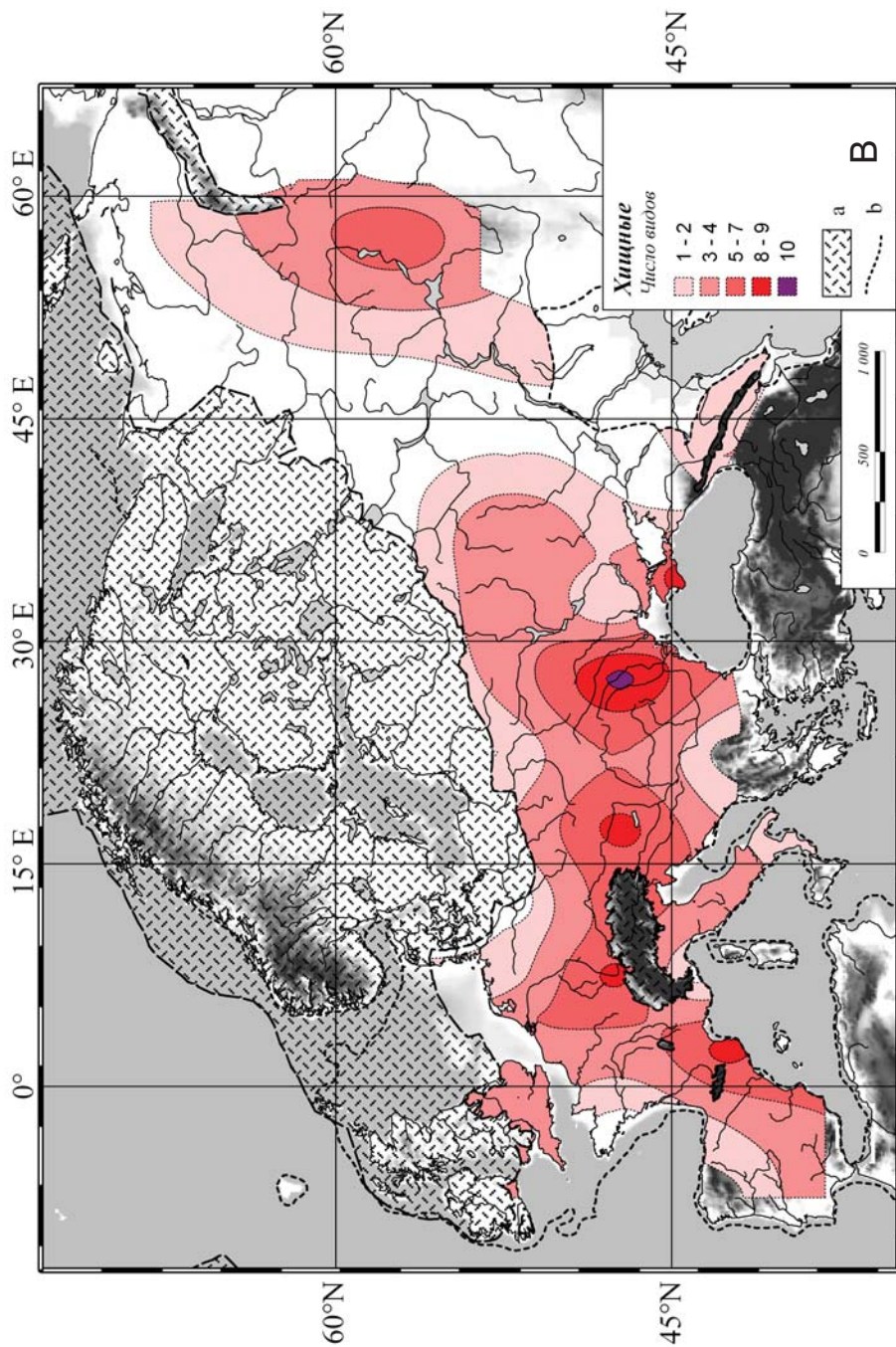
**Рис. 4.100.** Биогеографическое районирование Европы (23 выдела) на основе современного распространения наземных млекопитающих (кроме рукокрылых) и картосхемы видового разнообразия: а — все виды, b — хищные, с — копытные, d — грызуны и зайцеобразные.

**Fig. 4.100.** Europe's biogeographical zoning (23 units) on the basis of modern land mammals distribution (except for the chiropterous) and maps of species diversity: a — all mammal taxa; b — predatory, c — ungulate, d — rodents and lagomorphs.



**Рис. 4.101.** Видовое разнообразие растительных (А) и хищных (В) млекопитающих Европы в интервале 24–17 тыс. л. н.; а — покровное и горное оледенение, б — береговая линия.





**Fig. 4.101.** Herbivorous (A) and carnivorous (B) species diversity in Europe between 24–17 kyr BP; a — ice sheets, b — coast line.



ный градиент — всеми тремя, но в меньшей степени ( $r^2=0,45$ ). В совокупности факторы описывают около 78% изменчивости видового разнообразия. Географическое положение «точки» определяет около 19% варьирования разнообразия.

Реконструкция распространения комплексов млекопитающих в данный интервал времени приведена на рис. 4.102. В целом, направление зоогеографических границ сходно с наблюдавшимся в предшествующий временной интервал. Однако на востоке Европы меридиональная компонента в LGT выражена слабее.

Основные границы между выделами выражены четче, чем в LGM ( $MO=0,22$ ) и, соответственно, более определённа их структура (состав) ( $J=0,29$ ).

### **Разнообразие млекопитающих в межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (12,4–10,8 тыс. л. н.)**

Межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд — относительно короткий этап на фоне общего тренда от максимума похолодания последнего оледенения к голоценовому межледниковью (рис. 4.99; гл. 3). Структура разнообразия млекопитающих этого времени определяется тремя факторами. Только первый, ведущий фактор проявляет сильную корреляцию с географической широтой ( $r_s=0,85$ ). В модели линейной регрессии факторы неплохо воспроизводят изменчивость разнообразия только крупных растительноядных млекопитающих ( $r^2=0,33$ ). В целом же, корреляция величины разнообразия с факторами нелинейна и воспроизводится полиномом второго порядка (квадратное уравнение). В рамках данной модели видовое разнообразие в целом описывается на 71%, разнообразие хищных — на 55%, крупных растительноядных млекопитающих — на 74%. «Предсказать» величину разнообразия из знаний о географическом положении местонахождения не представляется возможным.

Зоогеографическая реконструкция для межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд приведена на рис. 4.103. Основное направление зоогеографических границ — широтное.

Информационные показатели разнообразия указывают на относительно низкий уровень пространственной дифференциации ( $MO=0,18$ ) при относительно высокой величине меры Кульбака–Лейблера (0,24).

### **Разнообразие млекопитающих в раннем голоцене (10,2–8 тыс. л. н.)**

Видовое разнообразие млекопитающих в раннем голоцене (пребореале–бореале) (PB–BO) описывается тремя факторами. Первый и второй факторы коррелируют с географической широтой ( $r_s=0,44$  и  $0,66$ ). Три фактора в рамках линейной модели воспроизводят около 56% изменчивости видового разнообразия. Второй фактор содержит в основном информацию о разнообразии копытных ( $r^2=0,43$ ), а первый и третий — о разнообразии хищных ( $r^2=0,48$ ). Географическое положение определяет около 12% варьирования разнообразия.

Для рассматриваемого этапа голоцена удастся выделить всего пять крупных территориальных комплексов млекопитающих (рис. 4.104) с «нечетко» выра-

женными границами, которые проходят в основном в широтном направлении. По-видимому, также существовала меридиональная зоогеографическая граница вдоль восточных Карпат. Данной реконструкции соответствуют и очень низкая величина МО (0,13) и низкая величина меры Кульбака-Лейблера (0,18).

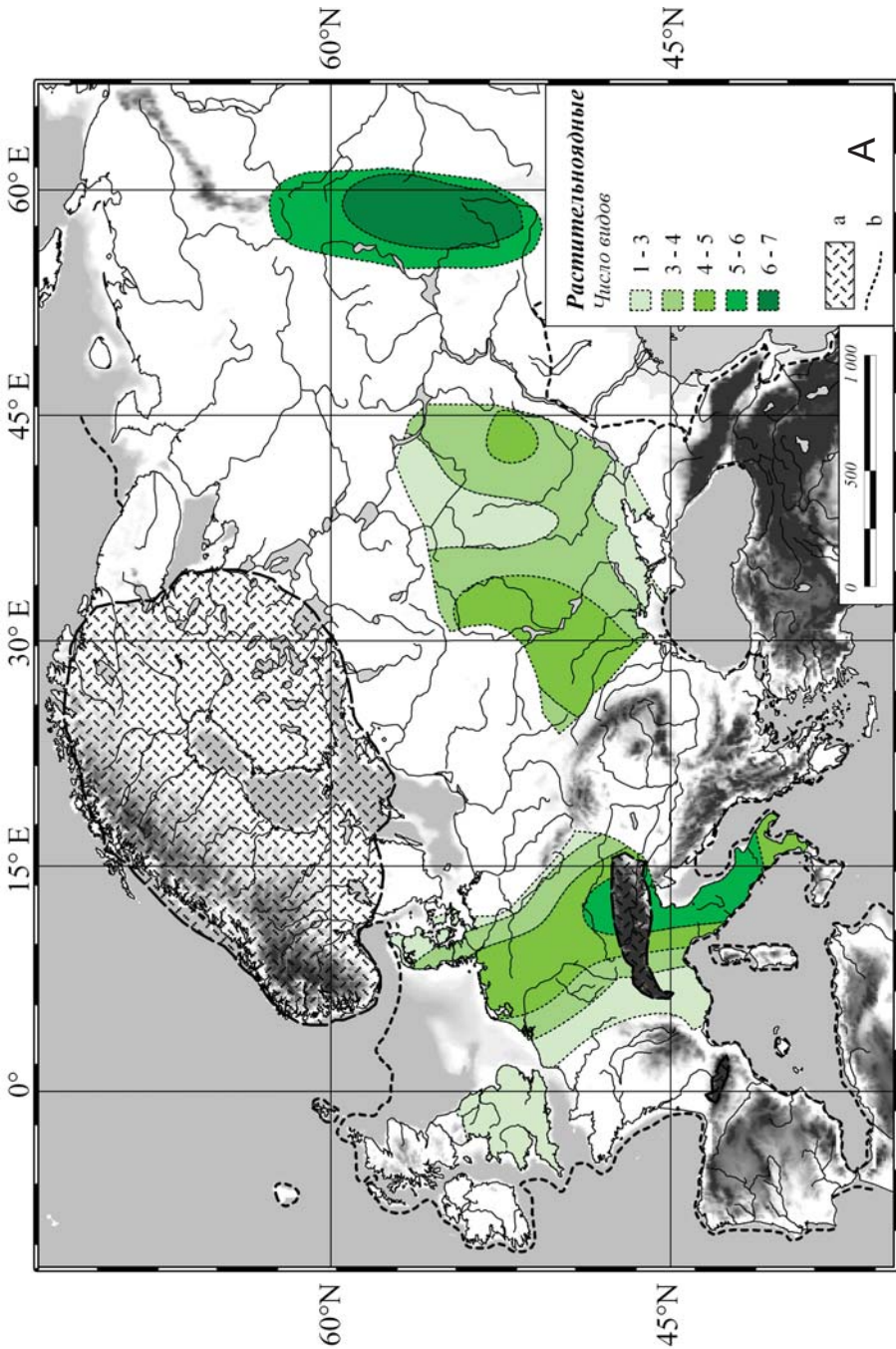
### **Оценка устойчивости расположения зоогеографических границ и центров видового разнообразия**

В результате обобщения представленного материала покажем, что при всей условности реконструкций, связанной с неполнотой палеонтологической летописи и другими факторами, совместное рассмотрение всех материалов позволяет обосновать вывод об относительной устойчивости основы пространственной организации разнообразия млекопитающих в позднем плейстоцене – раннем голоцене Европы.

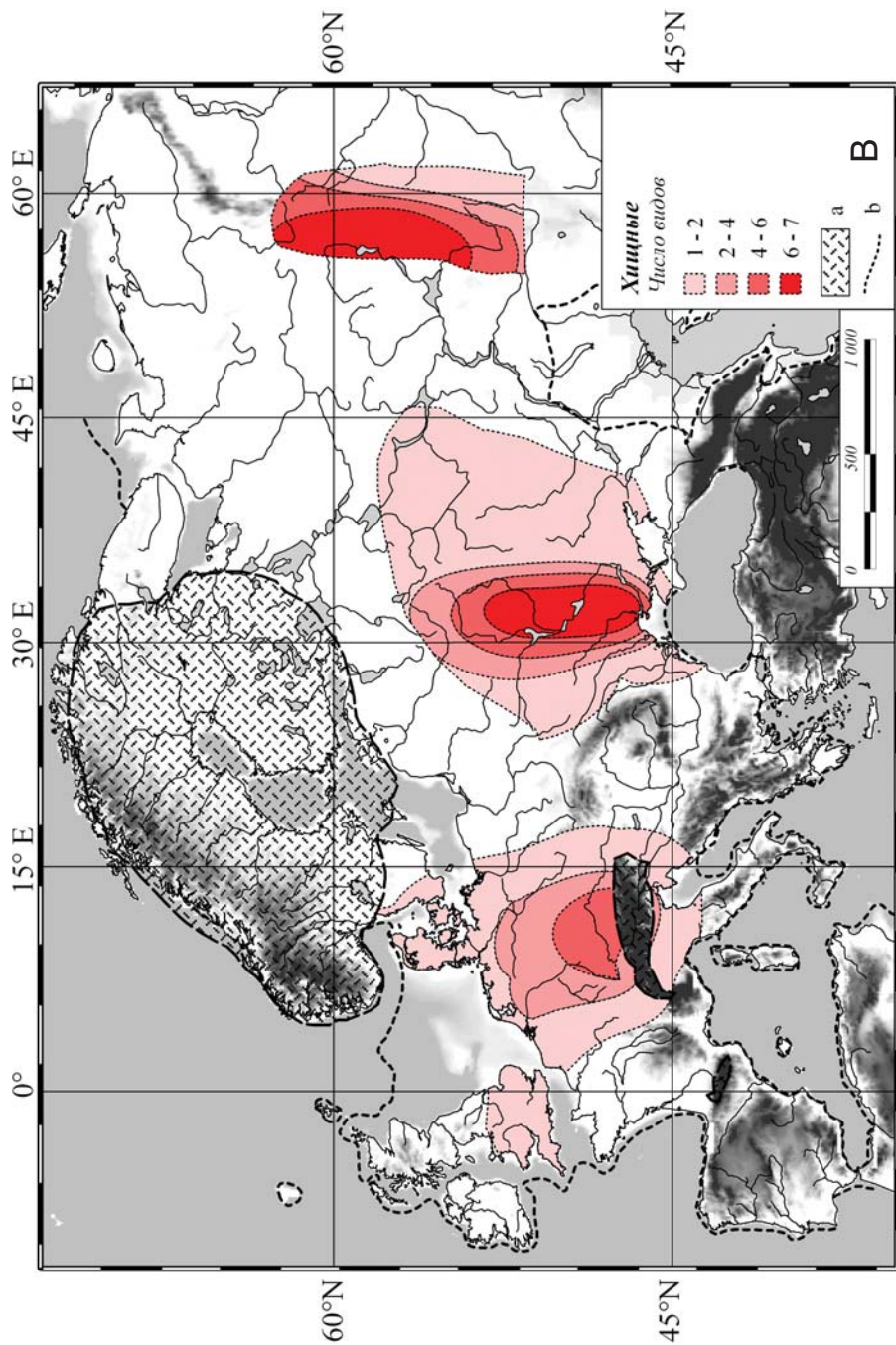
Если проанализировать реконструкции, полученные для разных временных интервалов, то нетрудно убедиться в том, что линии, разделяющие комплексы млекопитающих, проходят в границах вполне определенных пространственных «коридоров» (рис. 4.105а). Были выявлены: «североевропейский» коридор с восточной и западной частями (рис. 4.105а: 1 и 2); «среднерусский» коридор, проходящий по Русской равнине по  $\sim 50^\circ$  с.ш. (рис. 4.105а: 3); «волжско-днестровский», или «южнорусский», коридор, проходящий в широтно-меридиональном направлении от Приволжской возвышенности на востоке до низовий Днестра на западе (рис. 4.105а: 4); «восточно-карпатский» коридор, проходящий между  $\sim 25$  и  $30^\circ$  в.д., между Подольской возвышенностью на востоке и Карпатами на западе (рис. 4.105а: 5); «французский» коридор, проходящий вдоль предгорий Центрального Массива до Арденн (рис. 4.105а: 6); «северобалканский» коридор (рис. 4.105а: 7); «пиренейский» коридор (рис. 4.105а: 8); «южнобалканский» коридор (рис. 4.105а: 9); «северокавказский» коридор (рис. 4.105а: 10). Подавляющее большинство из выделенных зоогеографических коридоров простираются в широтном направлении, и лишь некоторые — в широтно-меридиональном. Положение части коридоров, несомненно, обусловлено орографией.

Существенно, что значительная часть из основных современных зоогеографических границ проходит в границах исторических коридоров (рис. 4.105). Это утверждение касается в основном юга Европы и «восточнокарпатского» коридора. Основные отличия современного этапа проявляются на северо-востоке Европы, где зоогеографические границы развернуты под углом в  $30\text{--}50^\circ$  относительно границ, существовавших в позднем плейстоцене и в раннем голоцене.

Аналогичный анализ исторических и современных европейских центров видового разнообразия млекопитающих также продемонстрировал относительную устойчивость их локализации в пространстве (рис. 4.105б). Всего выделяется семь, не одинаковых по выраженности, центров биологического разнообразия млекопитающих. Среди них наибольшее значение имеют «кавказский», «карпатский» и «уральский» центры. Более скромные позиции занимают (в порядке

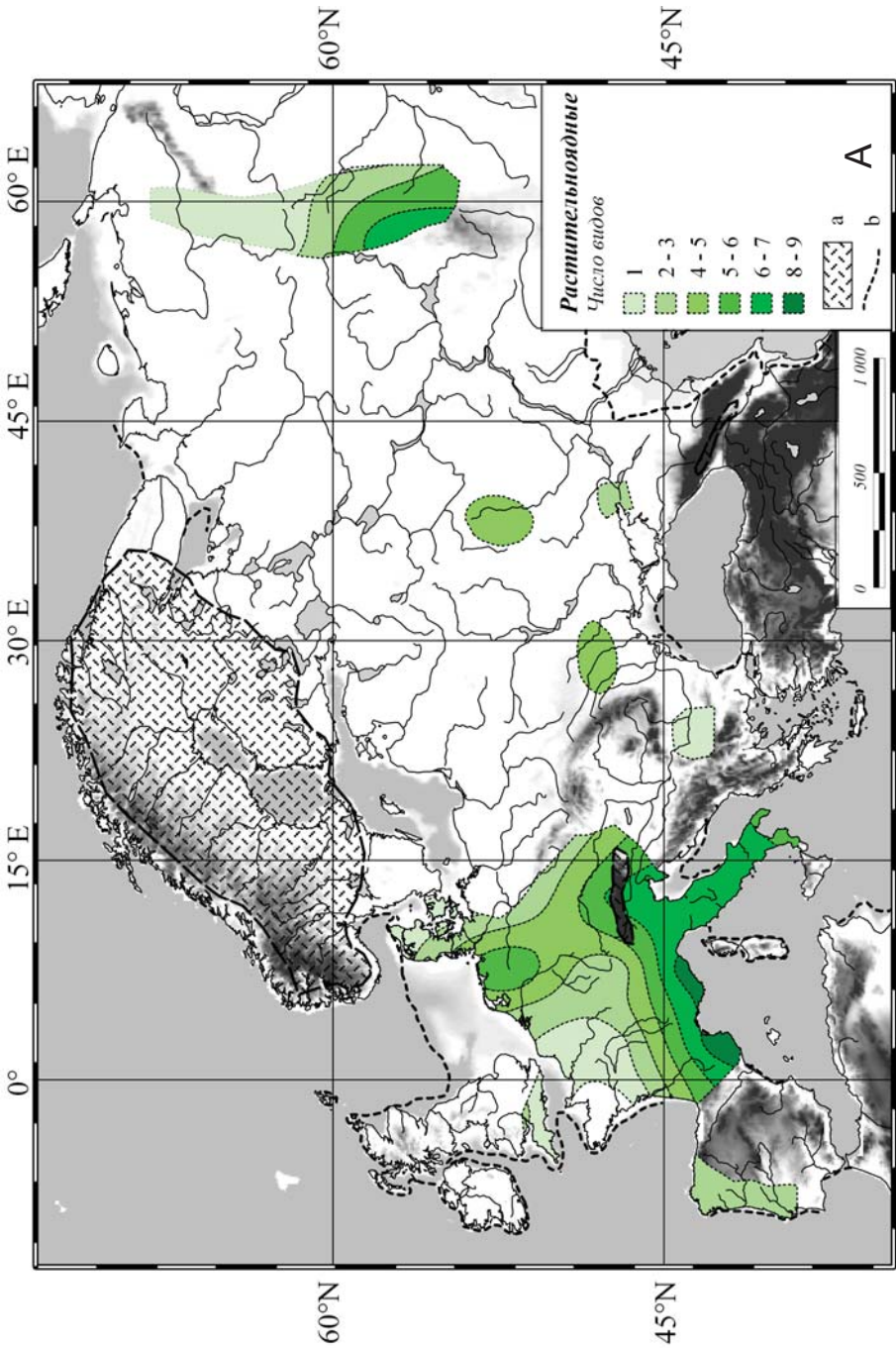


**Рис. 4.102.** Видовое разнообразие растительных (А) и хищных (В) млекопитающих Европы в интервале 17–12,4 тыс. л. н.; а — покровное и горное оледенение, б — береговая линия.

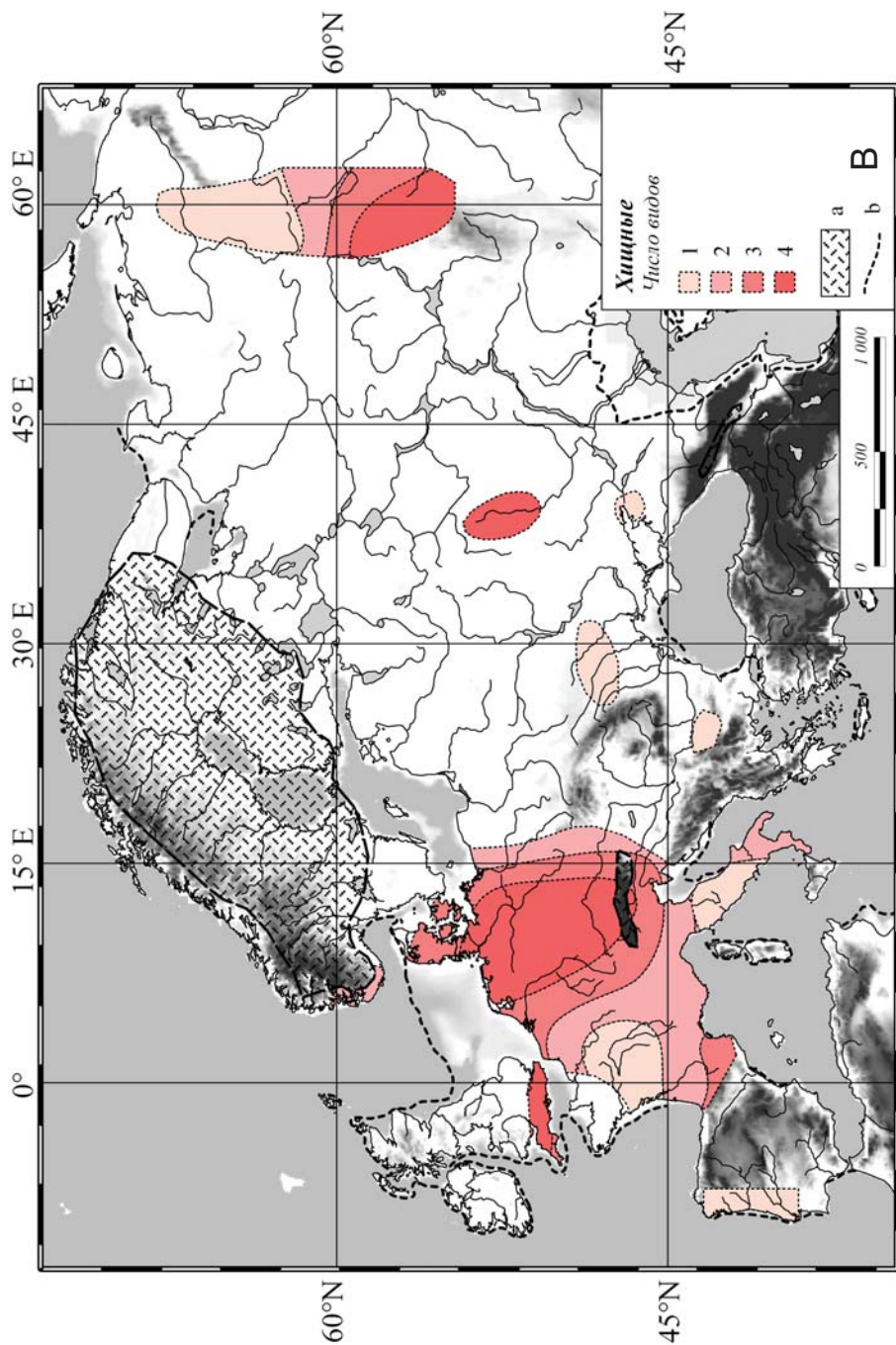


**Fig. 4.102.** Herbivorous (A) and carnivorous (B) species diversity in Europe between 17–12.4 kyr BP; a — ice sheets, b — coast line.

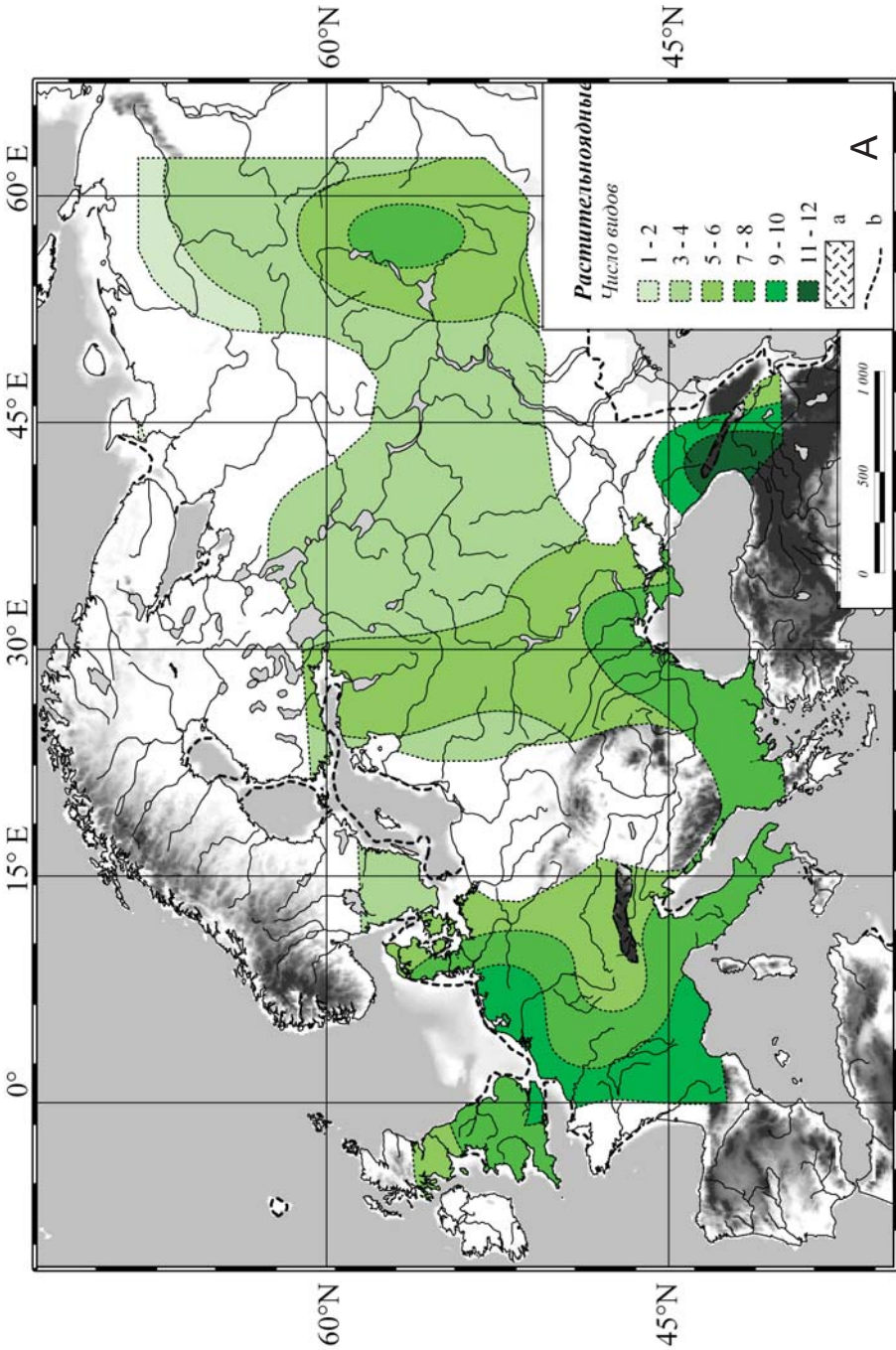




**Рис. 4.103.** Видовое разнообразие растительных (А) и хищных (В) млекопитающих Европы в интервале 12,4–10,8 тыс. л. н.; а — покровное и горное оледенение, b — береговая линия.

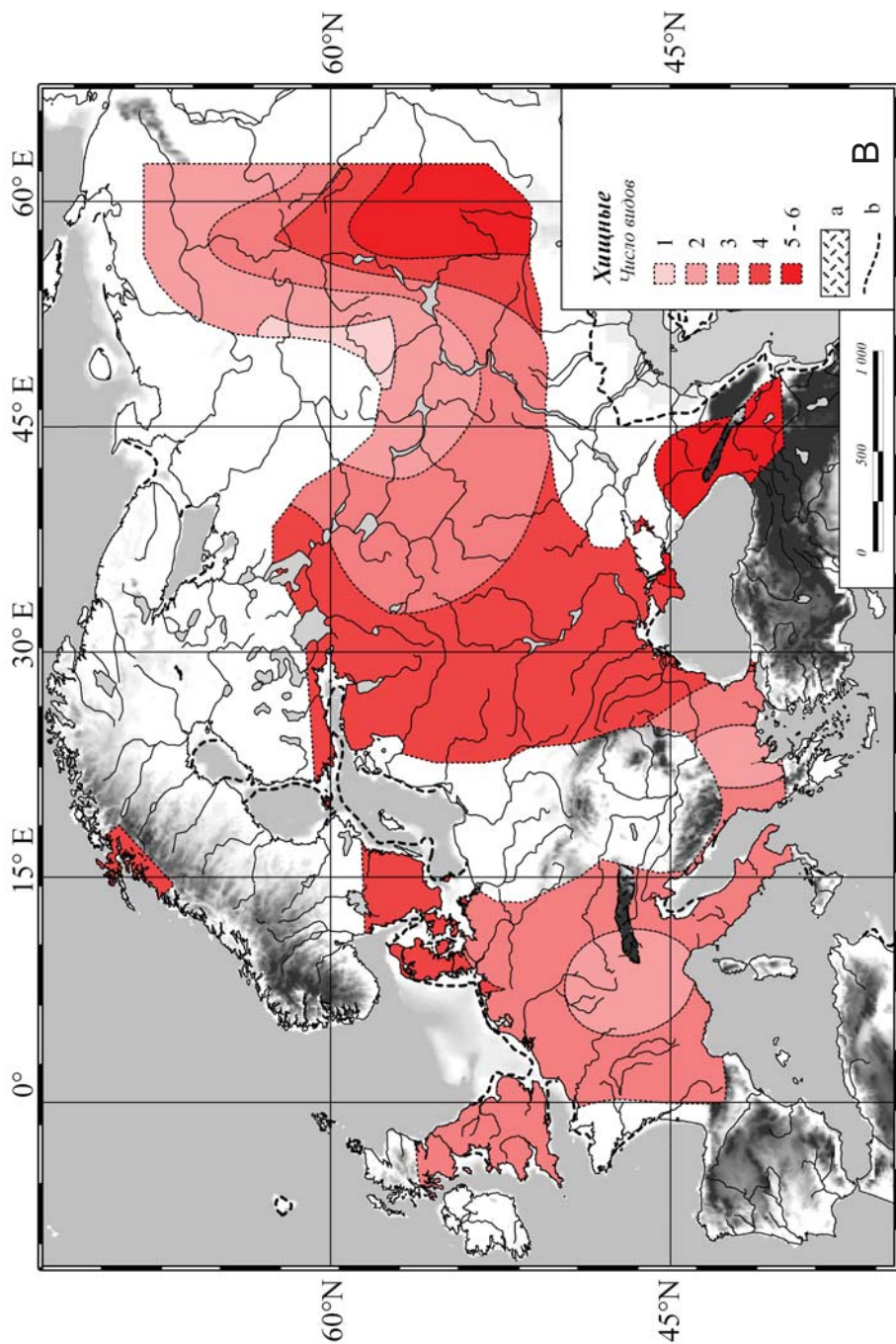


**Fig. 4.103.** Herbivorous (A) and carnivorous (B) species diversity in Europe between 12.4–10.8 kyr BP; a — ice sheets, b — coast line.



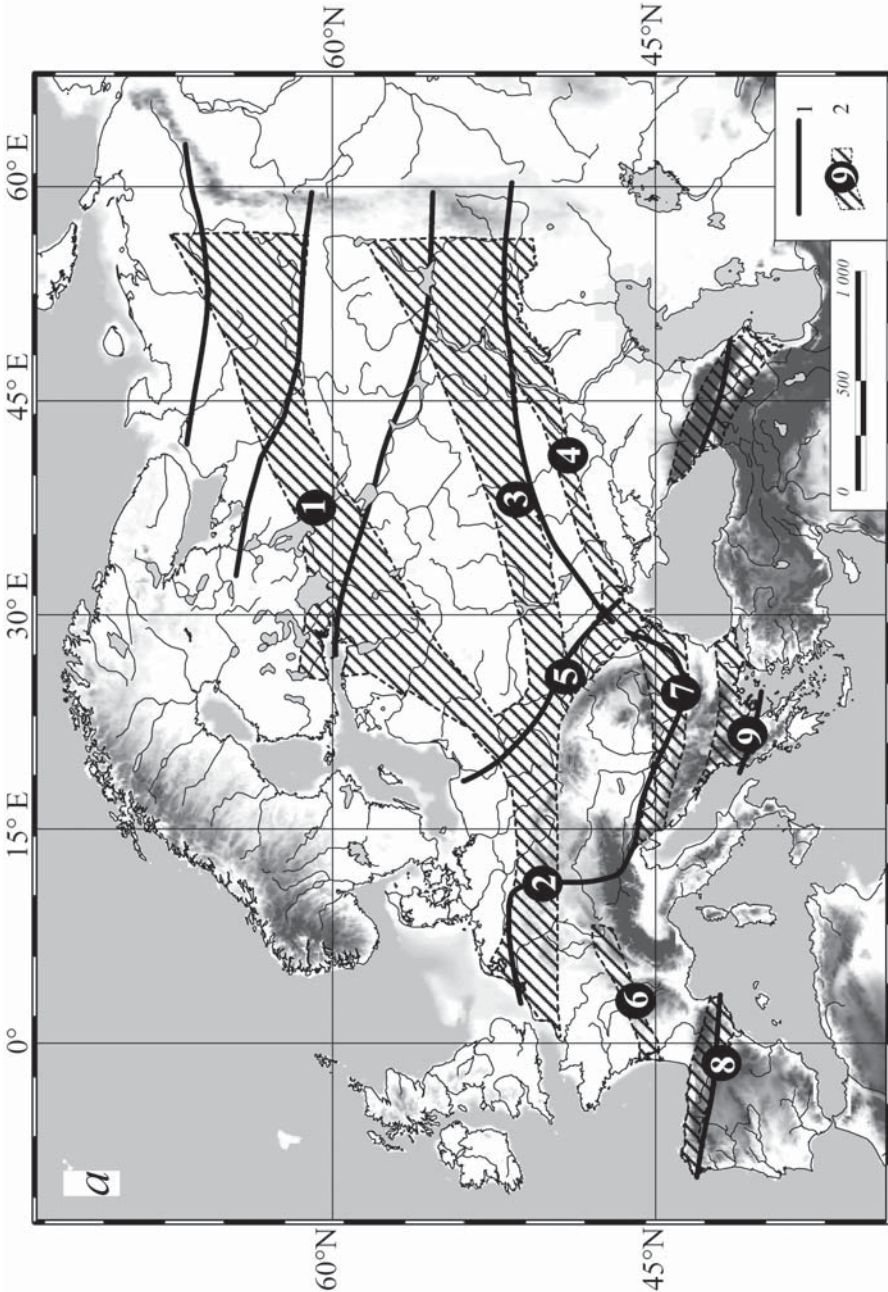
**Рис. 4.104.** Видовое разнообразие растительных (А) и хищных (В) млекопитающих Европы в интервале 10,1–8 тыс. л. н.; а — покровное и горное оледенение, б — береговая линия.



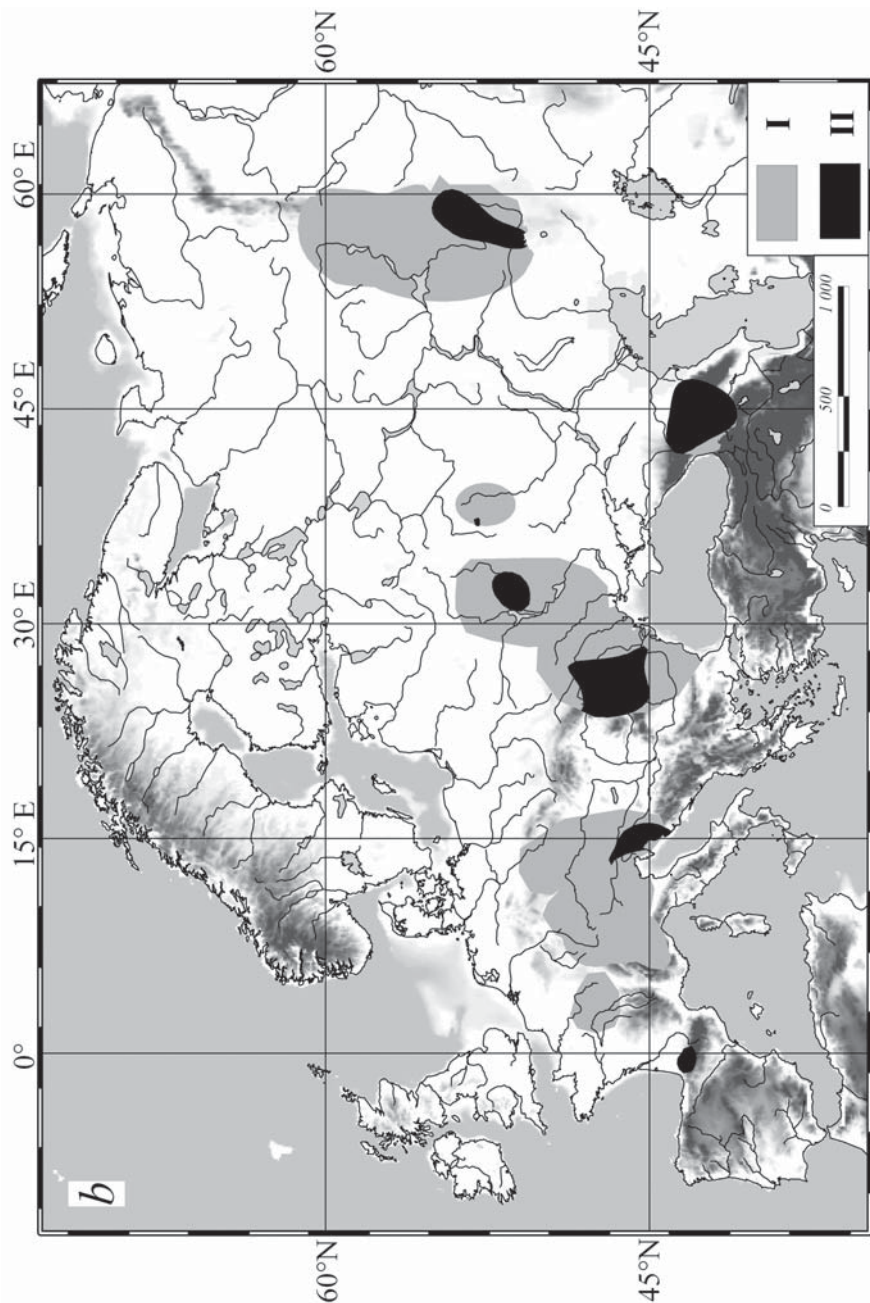


**Fig. 4.104.** Herbivorous (A) and carnivorous (B) species diversity in Europe between 10.1–8 kyr BP; a — ice sheets, b — coast line.

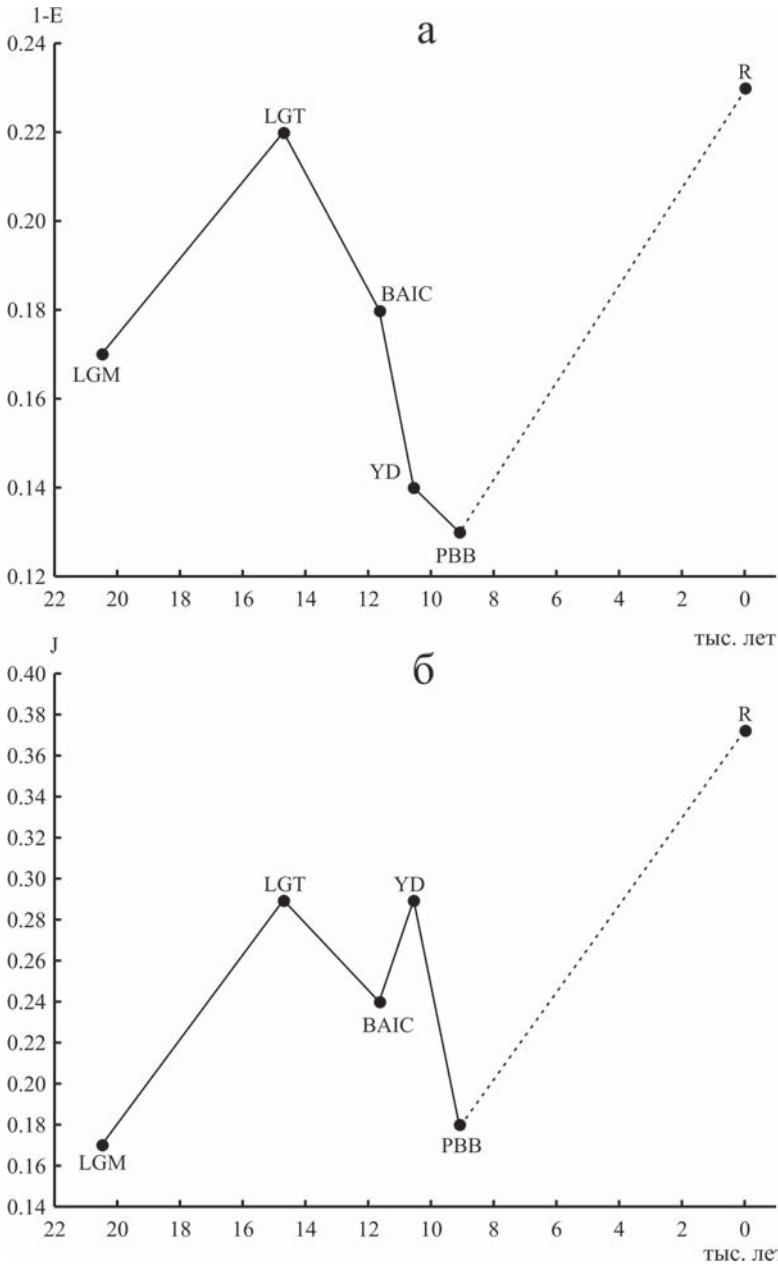




**Рис. 4.105.** Устойчивость прохождения зоогеографических границ и расположения центров видовой разнообразия млекопитающих в Европе при переходе от плейстоцена к голоцену: *a* — основные современные зоогеографические границы (1) и исторические «коридоры» прохождения зоогеографических границ (2); *b* — положение исторических (I) и современных (II) центров разнообразия млекопитающих.



**Fig. 4.105.** Location stability of the zoogeographical borders and the mammalian species diversity centers in Europe during transition from Pleistocene to Holocene: *a* — basic modern borders (I) and historical “corridors” of zoogeographical borders (2); *b* — location of the historical (I) and modern (II) basic centers of mammal diversity.



**Рис. 4.106.** Динамика показателей разнообразия млекопитающих при переходе от плейстоцена к голоцену: а — мера организованности ( $1-E$ ); б — мера Кульбака-Лейблера ( $J$ ). R — современность; остальные обозначения см. на рис. 4.99.

**Fig. 4.106.** Dynamics of the mammalian species diversity parameters dynamics during transition from Pleistocene to Holocene: а — organization measure ( $1-E$ ); б — Kullback-Leibler measure ( $J$ ). R — modernity; for other symbols see fig. 4.99.

убывания значимости): «альпийский», «верхнеднепровский», «пиренейский» и «среднерусский» центры разнообразия. Все выделенные территории с высоким биологическим разнообразием связаны с горными системами или с возвышенностями, что отмечалось и ранее (Markova *et al.*, 1995).

### Динамика показателей разнообразия

В данной работе мы использовали три показателя разнообразия: число линейно независимых виртуальных факторов, воспроизводящих встречаемость видов на уровне отдельных местонахождений; мера организованности и мера Кульбака-Лейблера. Число факторов соответствует числу потенциальных физических факторов, определяющих элементы «порядка» в пространственном распределении видового разнообразия млекопитающих. В течение всего рассматриваемого периода времени оно оставалось постоянным (3 фактора), за исключением максимума поздневалдайского (поздневислинского) оледенения (2 фактора).

Две последние меры рассчитывались на основе виртуальных факторов, воспроизводящих встречаемость видов на уровне отдельных местонахождений. Мера организованности положительно коррелирует со степенью пространственной дифференциации разнообразия млекопитающих и с «выраженностью» зональных границ. Мера Кульбака-Лейблера ( $J$ ) (коррелирует положительно с мерой организованности,  $r_s=0,72$ ) формально описывает степень различия между наблюдаемым распределением значений виртуального фактора и нормальным распределением (рис. 4.106). Нормальное распределение встречаемости видов в пространстве рассматривается как «эталон» равновесного состояния, при котором «перемешивание» видов достигает некоторого максимально возможного уровня. Соответственно, чем больше значение меры Кульбака-Лейблера, тем выше потенциальный миграционный градиент на зоогеографических границах.

При переходе от жесткого климатического режима максимального похолодания последнего оледенения к относительно мягкому климату раннего голоцена наблюдается неоднозначная по направленности динамика информационных показателей. Равновесные состояния системы разнообразия млекопитающих Европы (небольшое число широкоареальных териокомплексов с нечетко очерченными в пространстве границами) наблюдались, с одной стороны, в максимуме оледенения, а с другой стороны — на границе между плейстоценом и голоценом. В позднеледниковье в период устойчивого климатического тренда сформировалась сложная зональность, с хорошо выраженными зональными границами. В дальнейшем, в периоды резких климатических флуктуаций, сложившаяся зональность подвергалась разрушению и перестройке. Начало голоцена характеризуется максимальной степенью разрушения териокомплексов позднего плейстоцена. В результате на территории Европы в климатически благоприятных условиях сформировалась сложная зональная структура. Это произошло в течение последних семи тысяч лет. В рамках предлагаемой модели современность характеризуется максимальной за весь рассмотренный период степенью



проявления зоогеографической зональности, максимальным потенциалом миграционной активности видов (быстрые подвижки ареалов, инвазии), максимальным действием физических «факторов», ограничивающих разнообразие териокомплексов.

## Выводы

1. Динамика пространственной структуры биологического (видового) разнообразия млекопитающих Европы при переходе от плейстоцена к голоцену в основном определялась небольшим числом (2–3) факторов. Наиболее вероятно, что природа этих факторов преимущественно физико-географическая (климат, орография и т.п.).

2. На фоне резкой качественной перестройки состава териокомплексов (в т.ч. вымирания или практического исчезновения ряда видов с территории Европы) основные зоогеографические границы и положение центров видового разнообразия проявляли относительную стабильность.

3. На протяжении голоцена сформировались своеобразные по видовому составу териокомплексы, имеющие зональное положение. Максимальное отклонение от границ позднплейстоценовых зоогеографических образований наблюдается в настоящее время на северо-востоке Европы<sup>10</sup>.

Из графика, представляющего данные исследований изотопов кислорода в плейстоцене (рис. 4.99), следует, что колебания температуры, аналогичные или даже более значительные по амплитуде, чем при переходе от плейстоцена к голоцену, неоднократно наблюдались на протяжении последних 800 тыс. лет. Поэтому можно предполагать, что описанная нами пространственная динамика проявления зональности и азональности также имела циклический характер и в более отдаленном прошлом. Это подтверждается и конкретными исследованиями (Маркова, 2004). Однако трансформация териокомплексов в плейстоцене носила необратимый характер.

Сложившаяся на данный исторический момент пространственная структура разнообразия млекопитающих Европы, характеризующаяся сильной дифференциацией зональных комплексов, потенциально неустойчива и может разрушиться как при существенном глобальном потеплении, так и при похолодании климата.

В качестве потенциальных признаков этого процесса укажем на: а) увеличение частоты и интенсивности миграций (в т.ч. инвазионного типа); б) расширение ареалов экологически пластичных видов; в) сокращение ареалов экологически специализированных видов; г) усиление амплитуды колебания численности популяций и д) упрощение структуры локальных фаун.

Деятельность человека на территории Европы как в историческом прошлом, так и на современном этапе была «направлена» на разрушение зональных гра-

<sup>10</sup> «Новые» зоогеографические границы сформировались и на территории, занятой в позднем плейстоцене покровным оледенением.

ниц (вырубка лесов, распашка, создание искусственных экологических коридоров, расселение адвентивных видов и т.п.). В контексте рассмотренной модели эволюции разнообразия млекопитающих в позднем плейстоцене – голоцене антропогенная трансформация среды на большей части территории Европы объективно ведет к росту энтропии, выравниванию и снижению ее пространственной организованности. Таким образом, последствия человеческой активности на качественном уровне совпадают с воздействиями, оказываемыми на биоразнообразии природными, прежде всего климатическими факторами (например, вымирание или резкое сокращение численности крупных млекопитающих). Поэтому в условиях глобальной перестройки климата принципиально возможен синергетический эффект, который может выражаться в несвойственно высоких скоростях и глубине деградации пространственной структуры биологического разнообразия.

### Summary

First it can be concluded that spatial structure dynamics of European mammal biological (species) diversity at the Pleistocene–Holocene border was determined above all by a small number of factors (2–3). Most likely, the nature of these factors is primarily a physiographic one (climate, orography, etc.).

Secondly, against the background of sharp qualitative reorganization of therio-complex structures (including extinction or virtual), major zoogeographical borders and locations of species diversity centers demonstrated relative stability.

Thirdly, during the Holocene, theriocomplexes original in structure, without analogues in the past, were formed. The geographic borders of Late Pleistocene species extended in northeastern direction.

Temperature fluctuations, similar to or with larger amplitude than those during the transition from the Pleistocene to Holocene, have been repeatedly observed over the last 800 thousand years. Therefore it is possible to assume that the spatial dynamics of zonality also had a cyclic character in a more remote past. However, theriocomplex transformations have an irreversible character.

The existing mammal diversity spatial structure, characterized by strong differentiation of zonal complexes, is potentially unstable and will be destroyed both in case of significant global warming and climate cooling. Such a process can be triggered by: a) increase of migrations frequency and intensity (including those of an invasive type), b) expansion of plastic habitats, c) shrinkage of specialized habitats, d) fluctuation amplitude amplification of population magnitudes, and e) local faunal structure simplification.

Human activity in the territory of Europe, both in the historical past and at present is objectively «aimed» at destruction of zonal borders (deforestation, ploughing, creation of artificial ecological corridors, dispersion of adventitious species, etc.). In the context of the considered model of mammal diversity evolution in the Late Pleis-

tocene-Holocene, anthropogenous transformation of the environment leads to the increase of entropic, uniformity and the decreases of its spatial organization. Thus, consequences of human activity on qualitative level coincide with consequences imposed on biodiversity by natural, primarily climatic, factors (for instance, extinction or sharp reduction of large mammal numbers). Therefore, under conditions of global reorganization, a synergetic effect that can be expressed in unusually high rates and depth of biological diversity spatial structures is possible.

#### **4.9. Динамика ареалов млекопитающих и их комплексов при переходе от плейстоцена к раннему голоцену (<=24,0 – >=8,0 тыс. л. н.)**

*А.К. Маркова*

#### **4.9. European mammal ranges and assemblages dynamics during the Pleistocene – Holocene transition (<= 24.0 – >=8.0 kyr BP)**

*Anastasia Markova*

Проанализированный обширный териологический материал Европы характеризует драматические изменения природной обстановки, произошедшие при переходе от гляциальных условий последнего оледенения к голоценовому межледниковью. Исследование, основанное на многочисленных датированных териологических данных, позволило проследить основные направления и скорости перестроек ареалов млекопитающих, а также териокомплексов в конце плейстоцена – раннем голоцене на территории Европы.

#### **Реакции млекопитающих на изменения климата и окружающей среды. Изменения ареалов**

Преыдушие исследования фаун Северной Евразии и Северной Америки выявили основные характеристики сообществ млекопитающих ледниковых и межледниковых эпох (Верещагин, 1971; Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1985; Graham, 1985, 1986; Semken, 1988; Guthrie, 1990; Baryshnikov, Markova, 1992; Смирнов, 1993; Markova *et al.*, 1995; Маркова, 1998, 2004 и др.). При анализе ареалов плейстоценовых млекопитающих Восточной Европы (Маркова, 1998; Маркова и др., 2002, 2003); Сибири (Вангенгейм, 1977; Агаджанян, 2001; Бородин, Косинцев, 2001 и др.); Урала (Смирнов, 2001 и др.); северной Евразии и Северного полушария (FAUNMAP, 1994; Markova *et al.*, 1995; Барышников, Маркова, 2002) были выявлены основные реакции млекопитающих на глобальные изменения климата. Настоящее исследование, базирующееся на обширном материале и сфокусированное на анализе териофаун Европы, расширило наши представления об этих закономерностях. Установлено, что они выражались:

- 1) в трансформации ареалов млекопитающих;
- 2) в изменении структуры и географического положения комплексов млекопитающих;
- 3) в вымирании некоторых видов млекопитающих при смене природно-климатической ситуации;
- 4) в изменении параметров разнообразия фаун млекопитающих.

Главными ограничивающими факторами при реконструкции хронологии отдельных видов млекопитающих и их комплексов в конкретные интервалы прошлого являются:



- 1) недостаточная полнота материалов для отдельных интервалов прошлого;
- 2) особенности тафономии местонахождений млекопитающих, накладывающие отпечаток на состав захоронившихся костных остатков;
- 3) возможная трансформация экологических требований млекопитающих к среде обитания в процессе исторического развития.

При анализе всего объема европейских териологических материалов, относящихся к переходу от плейстоцена к голоцену, мы столкнулись с серьезной нехваткой материалов, относящихся к ряду временных интервалов, прежде всего к стадиям поздний дриас (YD). Небольшое количество данных YD обусловлено, прежде всего, краткостью этого интервала времени. Также не много материалов характеризует межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд. Остальные интервалы, фауны которых анализируются в данной работе, превышают по времени эти хроносрезы и лучше обеспечены данными по млекопитающим. Во многих случаях недостаток исходных данных вызван слабой изученностью того или иного региона, а также определением не всех таксонов млекопитающих. Последний момент особенно касается наиболее ранних исследований териофаун прошлого, при которых остатки мелких млекопитающих в большинстве случаев не определялись.

Тафономические особенности местонахождений млекопитающих накладывают заметный отпечаток на видовой состав захоронений. В данной работе анализировались главным образом фауны из стоянок и поселений древнего человека, т.к. эти местонахождения хорошо обеспечены радиоуглеродными датировками. Существует два основных типа таких стоянок: стоянки открытого типа и пещерные стоянки. В стоянках открытого типа преобладают как остатки млекопитающих, обитавших вблизи стоянки (главным образом, мелких млекопитающих), так и остатки животных, оказавшихся на стоянке в результате охот древнего человека. Геоморфологическое положение стоянки открытого типа также накладывает отпечаток на состав фауны. Фауна стоянок, расположенных вблизи водных артерий (рек, озер и т.п.), обычно включает остатки околородных животных (бобров, водяных полевок, выхухолей и др. — интразональных видов). Стоянки, находящиеся на высоких террасах и плато, напротив, содержат главным образом остатки видов, характерных для данной природной зоны. В поселениях, расположенных на возвышенностях с сильно расчлененным рельефом, состав фауны отражает многообразие локальных условий, связанных с разными экспозициями склонов, депрессиями и т.п. Обычно видовое богатство териофаун из памятников этого типа выше, чем из поселений, расположенных на равнине.

Пещерные стоянки приурочены главным образом к горным областям с высоким разнообразием биотопов, отражающих как высотную поясность, так и экспозиции склонов. Концентрация костных остатков млекопитающих в памятниках этого типа происходит разными путями: в результате естественной смерти животных в пещерах (прежде всего, рукокрылых и некоторых хищных), в ре-

зультате охот древнего человека и как погадочный материал хищных птиц. При анализе материала из пещерных местонахождений мы убедились, что захоронения этого типа содержат фауны с наивысшими показателями видового богатства. Такая же картина наблюдается и в настоящее время для горных регионов (Шварц и др., 1996). Эти показатели отражают многообразие природных условий горных территорий (см. разд. 4.8; Markova *et al.*, 1995).

В отношении возможной трансформации экологических требований млекопитающих к среде обитания в процессе исторического развития некоторые соображения были приведены в гл. 2. Определенные трансформации экологических свойств видов млекопитающих, несомненно, существовали и могли быть обусловлены эволюционными изменениями на протяжении длительных интервалов времени (экогенез по Н.Г. Смирнову, 1993). Эти изменения определялись как внутриэволюционными трансформациями, связанными с мутационными процессами, так и с последующим закреплением признаков в результате отбора. Установлено, что филогенетические изменения происходили во времени неравномерно. Периоды длительного плавного филогенеза было предложено называть «когерентными», быстрого — «некогерентными» (Красилов, 1969). Когерентный тип эволюции контролируется биоценотическими системами. Некогерентный тип филогенеза может вызываться абиотическими факторами, такими, как, например, изменения климата. Также быстрые эволюционные изменения происходят в случае возникновения репродуктивно изолированных популяций. Таким образом, при рассмотрении темпов эволюции в различных филогенетических линиях млекопитающих можно выявить причины, вызывающие в них те или иные скорости эволюционных преобразований.

Установлено, что эволюционные процессы происходили с большей скоростью в случае резких преобразований ландшафтной обстановки и заметно медленнее в стабильных экосистемах. Темпы филогенеза усиливаются в нестабильных условиях среды, когда ослабевают стабилизирующие факторы отбора. При этом увеличивается изменчивость ряда популяций (Жерихин, 1987).

Изменения климатической обстановки влияли не только на изменения ареалов видов, но могли сдвигать «норму их реакций» на условия среды.

В настоящей работе мы рассмотрели фауны млекопитающих, относящиеся к разным климатическим типам обстановок прошлого (максимуму похолодания последнего оледенения, межстадиалам, стадиалам, началу голоценового межледниковья), с тем чтобы попытаться эмпирически установить характер реакций видов млекопитающих и их комплексов на изменения климата. При этом удалось выявить разную степень реакций млекопитающих разных филогенетических линий на изменения климата.

На ископаемых материалах удастся проследить особенности эволюции млекопитающих разной экологической приуроченности. Палеонтологические исследования подтверждают значительную интенсивность микроэволюции зубов крио-ксерофильных полевок рода *Dicrostonyx* — эндемика Субарктики (Агад-

жания, 1976). Млекопитающие этого рода под воздействием экосистемных перестроек, происходящих в ледниковые эпохи плейстоцена, резко расширяли свои ареалы, осваивая возникшие экологические ниши. В новых частях ареала давление отбора было снижено, что в свою очередь способствовало сохранению популяций и стимулировало закрепление появившихся эволюционных изменений.

Напротив, животные, связанные со стабильными экосистемами (прежде всего, с лесными и интразональными, околородными), обнаруживают замедленные темпы эволюции, хотя и имеющие направленный характер, что отмечалось многими исследователями.

Виды ксерофильных открытых ландшафтов (например, пеструшки *Lagurus*, *Eolagurus*), сохраняющие обширные ареалы на протяжении плейстоцена и в ледниковые и в межледниковые эпохи, эволюционировали интенсивно и направленно. Эти изменения отразились на их морфологии. Многочисленные исследования показывают, что ископаемые представители этих родов, а также их предковые формы (*Borsodia*) существовали в открытых ландшафтах разного типа. Они были обычны как в зональных степных ландшафтах межледниковий, так и в разных типах открытых перигляциальных ландшафтов, начиная с раннего плейстоцена (Маркова, 1982б, 2004). При этом на интенсивность эволюционных процессов у животных этих филогенетических линий влияли многократные флуктуации их ареалов, расширявшихся в эпохи оледенений и сужавшихся в межледниковые потепления.

Во всех случаях мы можем предположить, что при сохранении основных морфологических признаков скелета млекопитающего на протяжении длительного времени основные экологические требования животного также сохранялись. В случае резких изменений морфологии костных остатков можно предположить и значительную трансформацию экологических требований этих организмов. В плейстоцене основные экологические адаптации млекопитающих уже сформировались. Они выразились в строении конечностей, зубного аппарата, черепа, отражающем приспособленность видов к конкретным условиям окружающей среды.

### **Пространственно-временная динамика ареалов млекопитающих**

Значительный массив полученных териологических материалов для Европы дал возможность реконструировать принципиальные особенности динамики ареалов ископаемых млекопитающих при переходе от гляциальных условий последнего оледенения к условиям голоценового межледниковья. Приведем некоторые примеры, характеризующие реакции животных разных экологических групп.

### **Субарктические млекопитающие**

Начиная с эпохи донского оледенения и во все последующие оледенения плейстоцена, включая валдайское (вислинское) оледенение, копытный лемминг

*Dicrostonyx* резко расширял свой ареал и отмечен в многочисленных локальных фаунах Европы. Напротив, данные по наличию этого таксона в межледниковых фаунах плейстоцена за пределами современной тундровой зоны отсутствуют (Markova, 1992; Markova *et al.*, 1995; Барышников, Маркова, 2002; Маркова, 2004). По материалам, полученным при исследовании фаун Европы, установлено, что находки остатков копытных леммингов в максимум похолодания последнего оледенения (LGM) были обнаружены более чем на 1500 км к югу от южной границы современного ареала (гл. 4). Близкая картина динамики ареала реконструируется и для другого субарктического вида, распространенного ныне в зоне тундр и лесотундр, — обыкновенного лемминга *Lemmus*. Распространение северного оленя *Rangifer tarandus* во второй половине последнего оледенения на территории Европы было еще более обширным, и его ареал охватывал практически всю Европу, за исключением южного Средиземноморья. Сходные по типу реакции проявляли и другие субарктические виды млекопитающих (овцебык, песец). Например, находки остатков последнего вида обнаружены в палеолитических стоянках Крыма.

Таким образом, субарктические животные в валдайское (вислинское) оледенение, а также в предыдущие ледниковые эпохи резко расширяли свои ареалы к югу. Интенсивность расширения ареалов этих млекопитающих в эпохи оледенений была разной и отражала индивидуальные особенности конкретного животного. При изменении климатических условий в сторону потепления ареалы субарктических видов сокращались и приобретали зональное положение. В ряде случаев происходило «запаздывание» сокращения ареала при потеплении и сохранение его в голоцене в виде рефугиумов в южной части бывшего распространения, в особенности в верхних высотных поясах горных регионов, в частности на Урале (Смирнов, 2001).

### **Степные млекопитающие**

Типичные степные виды млекопитающих реагировали на похолодание иначе. Их ареалы при распространении открытых перигляциальных ландшафтов расширялись к западу и северу. Такое расширение было обусловлено исчезновением сплошной лесной зоны, являющейся естественным барьером для проникновения степных видов к северу. Ареалы многих типично степных видов в последнее оледенение охватывали почти всю Европу. Сайга, дикая лошадь, степная пищуха, степная и желтая пеструшки, хомяки, суслики, сурки и многие другие типично степные виды проникали на запад вплоть до Британских островов и на север до полуострова Ютландия и Северного Урала. Так же как и в случае с субарктическими млекопитающими, реакция на глобальное похолодание этих видов была различной. При начавшемся голоценовом потеплении и формировании сплошной лесной зоны ареалы степняков резко сократились и сдвинулись к югу и востоку. Некоторые виды, исходно (в раннем и среднем плейстоцене) обитавшие в степной зоне, такие, как узкочерепная полевка *Microtus gregalis*, в пе-



риоды оледенений (в том числе и последнего) прекрасно адаптировались к перигляциальным открытым ландшафтам. После формирования лесной зоны в голоцене ареал этого животного распался на две части: тундровую и степную. Произошло формирование двух подвидов.

В целом, степень изменений ареалов степных видов была различной, отражая индивидуальные их реакции на изменения климатических условий.

### **Лесные виды с пластичной экологией**

Такие виды, как рыжая полевка *Clethrionomys glareolus*, темная полевка *Microtus agrestis*, росомаха *Gulo gulo*, и другие в период последнего оледенения не мигрировали к югу. Их ареалы приобретали прерывистый характер и были приурочены к реликтовым остаткам древесной растительности.

### **Лесные виды, связанные с неморальным типом растительности**

Ареалы млекопитающих, обитающих ныне, а также в предшествующие межледниковья в неморальных лесах (желтогорлая мышь *Apodemus flavicollis*, полчок *Glis*, садовая соя *Eliomys*, кустарниковая полевка *Terricola*, кабан *Sus scrofa* и др.), в эпоху последнего оледенения сокращались и резко смещались к югу. Эти виды в период последнего оледенения сохранялись в лесных поясах гор юга Европы. В начале голоценового межледниковья их ареалы постепенно расширялись к северу и при формировании зоны широколиственных и смешанных лесов приобретали зональное положение.

### **Интразональные виды**

Северные границы ареалов интразональных видов (например, водяной полевки *Arvicola terrestris*, полевки-экономки *Microtus oeconomus* и др.) в периоды оледенений несколько смещались к югу. Их сдвиг к северу происходил вслед за деградацией покровного оледенения.

Перечисленные выше изменения ареалов млекопитающих как реакция на климатические перестройки говорят о древности специализации млекопитающих разных экологических групп. Однотипность реакций млекопитающих конкретных экологических групп на сходные климатические изменения четко прослеживается по материалам плейстоценовых и голоценовых фаун, в том числе и фаун при переходе от плейстоцена к голоцену (Маркова, 2004).

По многочисленным данным фиксируется:

- 1) однотипность реакции видов одной экологической группировки на сходные климатические изменения;
- 2) разнонаправленность смещения границ ареалов видов разных экологических группировок в эпохи потеплений (межледниковий) и похолоданий (оледенений).

При анализе фаун не только конца плейстоцена и начала голоцена, но и всего плейстоцена выявляется «схождение» ареалов субарктических и степных видов

в эпохи оледенений и их «расхождение» в эпохи потеплений (Маркова, 1998). Таким образом, отмечается цикличность изменений границ ареалов типичных субарктических млекопитающих и эндемиков степной зоны, вызванная макроклиматическими изменениями.

Области совмещения ареалов видов млекопитающих — эндемиков разных природных зон в периоды оледенений, в том числе и во второй половине последнего оледенения, отражают формирование специфических сообществ, характерных для перигляциальных зон ледниковых эпох («смешанных», «гипербореальных», «безаналоговых», «перигляциальных»).

Проанализированные материалы по фаунам млекопитающих Европы в период 24–8 тыс. л. н., создание карт ареалов видов разных экологических групп для серии выбранных хроносрезов выявили весь спектр реакций видов млекопитающих на глобальные изменения климата. Эти типы реакций выразились в разнонаправленных и разномасштабных изменениях их ареалов. При этом выявляется пять основных групп млекопитающих со специфическими реакциями на глобальные изменения климата, прежде всего на похолодание последнего оледенения:

1) виды субарктического пояса в ледниковые эпохи резко расширяли свои ареалы к югу;

2) типичные степные виды в эпохи оледенений расширяли свои ареалы к северу и западу и проникали в области, занятые в межледниковые эпохи лесными формациями разных типов;

3) лесные виды с пластичной экологией в период оледенений не мигрировали к югу. Их ареалы приобретали прерывистый характер и были приурочены к реликтовым остаткам древесной растительности;

4) ареалы млекопитающих неморальных лесов в эпохи оледенений сокращались и резко смещались к югу;

5) ареалы интразональных видов в гляциальные эпохи незначительно смещались в южном направлении.

Таким образом, при анализе реакции млекопитающих на климатические изменения выявляется их сугубо индивидуальный отклик на меняющиеся условия среды, что подтверждает модель Дж. Глизона – Л.Г. Раменского (Раменский, 1924; Gleason, 1926).

Согласно другой концепции, предложенной в начале прошлого века Ф. Клементсом, предполагается, что сообщества видов, находящиеся в равновесии, которое, в свою очередь, определяется биологическими взаимосвязями и в особенности конкуренцией, существуют в течение длительного времени (до десятков тысяч лет) — «организмистская» концепция (Clements, 1916). Таким образом, исходя из этой концепции, зональные биомы, по Ф. Клементсу, должны под влиянием климатических изменений последовательно смещаться с севера на юг или с юга на север. При этом под биомом Ф. Клементс понимал совокупность растительности и животного мира. Как было показано выше, проанализировав

обширный европейский териологический материал, а также принимая во внимание полученные результаты по растительности этого же времени (гл. 5), мы не наблюдаем последовательного смещения зональных сообществ млекопитающих (и растений), напротив, все данные говорят в пользу модели Дж. Глизона – Л.Г. Раменского об индивидуальной реакции видов на меняющиеся условия.

Изменение ареалов практически всех видов млекопитающих, а также распад целостных ареалов на отдельные ограниченные мелкие ареалы, происходивший в эпохи оледенений, вызывали полную перестройку всей структуры териокомплексов, характерных для межледниковых эпох, и приводили к образованию принципиально новых по видовому составу и географической приуроченности сообществ млекопитающих, не имеющих аналогов в настоящем. Эти сообщества получили название «смешанных», «дисгармоничных», «гипербореинных», «безаналоговых», «перигляциальных». Эти новые сообщества были достаточно стабильными во времени, принимая во внимание тот факт, что продолжительность большинства плейстоценовых оледенений была выше, чем межледниковой. Так, продолжительность последнего оледенения была приблизительно 100 тыс. лет, а микулинского (эмского) межледниковья — всего 15 тыс. лет. Голоценовое межледниковье продолжается 10 тыс. лет.

### **Динамика комплексов млекопитающих Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене**

При последовательном анализе реконструированных комплексов млекопитающих Европы для пяти временных интервалов (24–8 тыс. л. н), отвечающих разным климатическим обстановкам, были выявлены основные черты их структуры и изменений в это драматическое время (климатическую и ландшафтную «революцию» конца плейстоцена – начала голоцена).

### **Териокомплексы максимального похолодания последнего оледенения (LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.)**

В этот интервал времени огромные территории Европы, расположенные между Скандинавским ледниковым щитом и ~48° с.ш., были заняты различными вариантами «мамонтового» комплекса. Пять из реконструированных для LGM комплексов млекопитающих являются вариантами «мамонтового» комплекса: перигляциальная тундра, перигляциальная тундро-лесостепь (два варианта), перигляциальная лесостепь (два варианта) (см. разд. 4.1), обладающими уникальной структурой и не имеющими современных аналогов. Для этих териокомплексов было характерно наличие в видовом составе видов млекопитающих разной экологии, которые в настоящее время и в межледниковые периоды прошлого обитали в разных природных зонах. Подобный видовой состав комплексов млекопитающих отражает своеобразие природы в LGM с преобладанием открытых безлесных ландшафтов. Сплошная лесная зона в этот интервал не существовала, что открыло «пути» для проникновения степных млекопитающих

к западу и северу Европы. Сильное влияние покровного оледенения в это время позволило типичным млекопитающим тундровой зоны распространиться к югу вплоть до 46–48° с.ш. Лесные виды неморальных лесов сохранились в рефугиумах, расположенных в горных системах, и в меньшей степени — в долинах рек и на некоторых возвышенностях, характеризующихся разнообразными локальными местообитаниями и «укрытиями». Зональность в LGM была выражена очень слабо. Видовой состав млекопитающих позволяет говорить об образовании комплексов т.н. «смешанных» фаун, не имеющих аналогов в настоящее время. Эти комплексы включали виды, ныне обитающие в разных природных зонах.

В этот интервал некоторые виды исчезли с территории Европы. Так, например, красный волк вымер в Европе в максимум последнего оледенения и позднее сохранился лишь на Кавказе. Малый пещерный медведь и пещерная гиена также вымерли в LGM. В конце LGM произошло вымирание большого пещерного медведя.

Принципиальная граница, отделяющая фауны «мамонтового» комплекса от фаун, не несущих заметных следов похолодания, проходила по ~45° с.ш. Южнее этой границы структура териокомплексов Европы принципиально меняется. Сообщества млекопитающих уже практически не отражают влияния покровного оледенения. Леса, включая широколиственные, чередующиеся с открытыми ксерофитными пространствами, а также альпийские луга высокогорий, были широко распространены на равнинах и в горных системах юга Европы (Пиренеи, Апеннины, Балканы, Кавказ).

Различия между западноевропейскими и восточноевропейскими фаунами млекопитающих заключались в большем присутствии видов открытых пространств (степных, полупустынных) в восточноевропейской провинции. Таким образом, заметное влияние атлантического воздушного переноса существовало и в LGM, однако наиболее значительное воздействие на структуру биоты оказывал антициклон, сформировавшийся над Скандинавским ледниковым щитом.

### **Териокомплексы позднеледниковья (LGT) (<17 – >=12,4 тыс. л. н.)**

Основные черты комплексов млекопитающих позднеледниковья (LGT) были близки с таковыми максимума похолодания последнего оледенения (LGM). Этот факт говорит о сохранении в этот интервал холодных и достаточно аридных климатических условий на территории северной и средней Европы. Комплексы млекопитающих позднеледниковья также имели уникальную структуру и включали млекопитающих разной экологической приуроченности (тундровых, степных и лесных), ныне обитающих в разных природных зонах (см. разд. 4.2). Именно эти териокомплексы, близкие к таковым в LGM, занимали обширные территории Европы. Для них также было характерно присутствие значительного числа крупных травоядных и «пещерных» хищных, вымерших в конце позднего плейстоцена – в голоцене. Отмеченное распространение степных видов далеко к северу от мест их современного обитания позволяет говорить, что сплошная



лесная зона еще не сформировалась. Лесные млекопитающие сохранялись в рефугиумах в горах и предгорьях и возвышенностях с их многообразием местообитаний, а также в долинах рек с участками лесной и кустарниковой растительности. Полученные материалы позволяют также реконструировать большой рефугиум, приуроченный к Уральским горам. В этом регионе было выявлено значительное число как тундровых и степных, так и лесных млекопитающих. Несомненно, их существование поддерживалось значительным числом локальных местообитаний.

Положение южной границы перигляциальных териокомплексов практически не отличается от таковой, существовавшей в LGM. Она также проходила по ~45–46° с.ш. в Восточной Европе и по ~45° с.ш. в Западной Европе.

Многие тундровые виды в позднеледниковье имели огромные ареалы (так же как и в LGM), что указывает на сохранение холодных климатических условий и распространение перигляциальных типов растительности в северной и средней Европе. Степные млекопитающие расширяли свои ареалы на север и на запад, что было связано с обилием открытых перигляциальных ландшафтов. Лесные млекопитающие концентрировались главным образом в южных горных системах Европы (на Апеннинах, вблизи Альп и, возможно, на Балканах, в Пиренеях и Карпатах, для которых мы, к сожалению, пока не имеем достаточного количества датированных местонахождений). Здесь влияние покровного ледника было незначительным, что позволяло выживать многим теплолюбивым лесным видам.

Можно констатировать, что териокомплексы позднеледниковья отражают суровые условия палеосреды, мало отличающиеся от условий предшествующего интервала времени (LGM). Таким образом, с 24 до 12,4 тыс. л. н. на территории Европы сохранялись стабильные криоаридные условия.

### **Териокомплексы межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (BAIC) (<12,4 – >=10,9 тыс. л.н.)**

Реконструированные комплексы этого интервала времени дают представление о начавшемся распаде «мамонтовой» степи, что явилось результатом начавшегося потепления климата.

Сократились ареалы субарктических млекопитающих, которые в это время проникали на юг лишь до 52–54° с.ш., в то время как в LGM и LGT они достигали 45° с.ш. При этом плотность их местонахождений становится значительно ниже в сравнении с LGM и LGT. Появление лесных видов на севере Европы позволяет говорить об увеличении роли лесной растительности в этих регионах. Залесенные территории перемежались с открытыми участками тундростепной растительности, распространенными на тех же территориях.

Ареалы степных млекопитающих в бёллинге–аллерёде по-прежнему охватывали и западные регионы Европы и были значительно шире в сравнении с современными местами их обитания. Это указывает на сохранение ландшафтов

перигляциальных тундро-лесостепей, лесостепей и степей даже в Западной Европе, однако ареалы видов открытых пространств, вероятно, имели прерывистый характер.

Типичные представители «мамонтового» комплекса (мамонт, шерстистый носорог, первобытный бизон, гигантский олень и др.) по-прежнему были распространены в Европе, но их находки становятся редкими в ВАИС. Некоторые из них сохранились лишь в горных регионах (например, пещерный лев).

Исследование териофаун бёллинга-аллерёда позволило выявить существование «смешанных», «безаналоговых» фаун в центре и на севере Европы и в этот интервал конца позднего плейстоцена. Однако в сравнении с предыдущими интервалами ареалы перигляциальных комплексов сократились, и их южные границы сместились к северу.

В это время на территории Европы (за исключением Урала) вымирает шерстистый носорог.

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

В целом фауны этого интервала позволяют реконструировать постепенное изменение географического положения и видового состава териокомплексов, выразившееся в сокращении ареалов субарктических видов, в прерывистости их ареалов, в значительном уменьшении плотности находок представителей «мамонтовой» фауны. Однако формирования сплошного лесного пояса в это время по данным млекопитающих еще не произошло. На месте современной лесной зоны по териологическим данным существовали перигляциальные комплексы тундро-лесостепи (на севере) и перигляциальной лесостепи (на юге) (см. разд. 4.3).

#### **Стадиальное похолодание позднего дриаса (<10,9 – >=10,2 тыс. л.н.)**

Проанализированные данные, относящиеся к позднему дриасу, показывают, что нигде на территории Европы не выявлено одновременного присутствия в фаунах: 1) видов, характерных только для плейстоцена (*Mammuthus primigenius*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea*, *Bison priscus*); 2) ныне тундровых и 3) ныне степных видов. Таким образом, своеобразный перигляциальный комплекс в это время распался (см. разд. 4.4).

В отдельных районах сохранялись реликтовые популяции плейстоценовых видов: на севере и востоке Восточной Европы обнаружены единичные датированные находки *Mammuthus primigenius*, на Южном Урале — *Bison priscus*, в Крыму — *Panthera spelaea* (это наиболее поздние находки данного вида), на севере Европы, а также на Среднем и Южном Урале — *Megaloceros giganteus*. Сочетание тундровых и степных элементов встречается только на севере и в

горах Западной Европы, а также на Среднем Урале, но тундровые виды и там теряют положение доминантов, переходя в категорию редких или даже очень редких видов. Степные виды продолжали обитать значительно севернее границ их современного распространения. Распространение лесных видов млекопитающих пока не дает возможности говорить о существовании сплошной лесной зоны, однако их роль становится более выраженной, особенно в горных районах. Видовой состав млекопитающих позднего дриаса свидетельствует, что криоаридный плейстоценовый («мамонтовый») комплекс преобразовался в преимущественно степной, с участием лесных элементов и реликтовых популяций плейстоценовых и арктических элементов. Териокомплексы позднего дриаса по-прежнему не могут быть сопоставлены ни с одним из современных комплексов.

### **Териокомплексы раннего голоцена (пребореала–бореала — РВ–ВО) (<10,2 – >=8 тыс. л. н.)**

Ранний голоцен (пребореал–бореал) являлся временем начала формирования основных природных зон. Проведенное исследование показывает, что формирование зональной структуры комплексов млекопитающих не завершилось в конце бореального периода на территории Европы. Скорости этого процесса были различны в разных частях Европы. К концу бореального периода сформировались териокомплексы степи и, вероятно, смешанных лесов Восточной Европы, кавказский горный комплекс (см. разд. 4.5). Однако формирование комплексов млекопитающих тундры, тайги, широколиственных лесов и лесостепи еще не завершилось. В некоторых регионах Европы еще сохранялись реликтовые популяции видов «мамонтового» комплекса (например, *Coelodonta antiquitatis* и *Megaloceros giganteus* на Урале, *Mammuthus primigenius* — в северной части Русской равнины, датированный по <sup>14</sup>C пребореальным временем), уже исчезнувшие с остальной территории Европы.

В раннем – среднем голоцене с территории Европы уже практически исчезают первобытный бизон, овцебык, плейстоценовый суслик, бинагадинский хомяк, возможно, волжский волк. Донской заяц вымирает в начале позднего голоцена (см. разд. 4.6).

Для раннего голоцена также был выделен териокомплекс гор юга Европы — наиболее стабильный комплекс конца плейстоцена – раннего голоцена. Стабильность видового состава этого комплекса объясняется его южным географическим положением.

Таким образом, благодаря анализу многочисленных териологических данных, относящихся к раннему голоцену, было установлено, что в это время началось формирование зональных териокомплексов голоценового межледниковья.

### **Заключение**

Исследования териофаун Европы, относящихся к концу плейстоцена – раннему голоцену, позволили последовательно проследить особенности трансфор-

маций фаун последнего оледенения в фауны голоценового межледниковья. Комплексы млекопитающих, отвечающие максимальному похолоданию последнего оледенения и позднеледниковью, отличались своеобразной структурой, не имеющей аналогов в настоящее время. Они относятся к типичным «смешанным», «безаналоговым», «гипербореиным», «перигляциальным». Лишь в Средиземноморье влияние покровного ледника в это время практически не ощущалось.

В межледниковые потепления бёллинг–аллерёд (ВАIC) отмечается более широкое распространение лесных сообществ (разд. 5.3). Фауны млекопитающих, относящиеся к этому интервалу, включают большее число лесных видов, чем во время LGM и LGT. Однако млекопитающие, ныне обитающие в тундре, и степные виды были еще широко распространены почти по всей территории Европы. Формирование современной зональности еще не началось в это время. Типичные представители «мамонтового» комплекса (мамонт, шерстистый носорог, первобытный бизон и другие виды) были по-прежнему широко распространены.

Короткое похолодание позднего дриаса не отразилось очень заметно на фауне млекопитающих (видовом составе и распространении). Териокомплексы, относящиеся к этому времени, еще включают виды «мамонтового» комплекса, но число субарктических млекопитающих становится ниже. Единственная находка костей мамонта этого возраста была обнаружена в Эстонии (стоянка Пуурмани, расположенная на  $\sim 59^\circ$  с.ш.) и имеет датировку  $10200 \pm 100$  (Hela-425) (Stuart *et al.*, 2002).

В раннем голоцене постепенное потепление климата повлияло на начало реорганизации ареалов млекопитающих и комплексов млекопитающих Европы. Этот процесс продолжался в течение пребореала и бореала и закончился уже в среднем голоцене, в атлантическое время. Крупные травоядные «мамонтового» комплекса (мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень и др.) сохранились в раннем голоцене лишь в нескольких рефугиумах, в основном в Уральских горах и на севере Русской равнины (см. разд. 4.5). Наиболее поздние находки остатков мамонта в Европе обнаружены у г. Череповец ( $59,8^\circ$  с.ш.,  $37,55^\circ$  в.д.) и датируются интервалом 10,10–9,76 тыс. л. н. (Stuart *et al.*, 2002). В раннем голоцене (в бореале) сформировались териокомплексы степи и смешанных лесов, а также продолжал существовать стабильный на протяжении 24–8 тыс. л. н. средиземноморский териокомплекс. Однако комплексы, характерные для современной тайги, широколиственных лесов и лесостепи, еще не сформировались. Териокомплексы раннего голоцена отражают начальные этапы формирования зональных териокомплексов Европы.

## Summary

The LGM and LGT European mammal assemblages could be referred to as typical non-analogue, mixed, periglacial assemblages. Only in the Mediterranean the influence of the ice-sheet was very weak.



During the Bølling–Allerød Interstadial warming (BAIC) a more extensive distribution of forest communities reflected climatic conditions (Chapter 5.3). BAIC mammal assemblages include more forest animals than during the LGM and LGT, although tundra and steppe mammals were still distributed rather extensively in this interval. The formation of modern zonality did not take place in this time. Typical representatives of the Mammoth complex (mammoth, woolly rhinoceros, primitive bison and others) were recovered in many sites of this interstadial period.

A short cooling in YD was not of high influence on mammal distribution and composition. These assemblages also include animals of the Mammoth assemblage, although the quantity of subarctic mammals decreased in this time. A single mammoth site related to the Younger Dryas has been found in Estonia (Puurmani site, about 59°N) and is dated to 10200 ±100 (Hela-425) (Stuart *et al.*, 2002).

A gradual warming influenced a reorganization of mammal assemblages during the Early Holocene all over Europe. This process continued during Preboreal and Boreal time and was completed only in the Atlantic period. Large Pleistocene herbivores (mammoth, woolly rhinoceros, giant deer, *et al.*) survived only in a very few sites, mainly located in the Ural Mountains and north of the Russian Plain (Chapter 4.5). The latest mammoth bones in Europe were found in the town of Cherepovets (59.8° N, 37.55° E), dated between 10.10 kyr BP and 9.76 kyr BP (Stuart *et al.*, 2002).

The south borders of Arctic mammal ranges shifted to the north, steppe mammal ranges shifted eastward and southward. The presence of forest animals became higher. The steppe and mixed forests' mammal assemblages have been formatted during Early Holocene (during Boreal). Also stable Mediterranean mammal assemblage continued to exist on the south of Europe. However the mammal assemblages of taiga, broadleaved forests and forest-steppe didn't formatted during this interval. The mammal assemblages of Early Holocene reflected the initial stage of formation of zonal structure of European mammal assemblages.



## **Глава 5. Растительность Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене (24,0–8,0 тыс. л. н.)**

### **Chapter 5. European vegetation during the Late Pleistocene – Holocene transition (24.0–8.0 kyr BP)**

#### **5.1. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM) ( $\leq 24,0 - \geq 17,0$ тыс. л. н.)**

*А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

#### **5.1. The vegetation during the Last Glacial Maximum (LGM) ( $\leq 24.0 - \geq 17.0$ kyr BP)**

*Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

Развитие покровного оледенения на севере Европы в эпоху максимального похолодания последнего оледенения (LGM) ( $\leq 24,0 - \geq 17,0$  тыс. л. н.) (Чеботарева, Макарычева, 1982; Гричук, 1989; Величко и др., 1993) повлекло перестройку существовавших ранее фитоценозов, сопровождавшуюся миграциями отдельных флористических элементов, имеющих различные экологические амплитуды. По полученным ранее данным было установлено, что ареалы растений LGM существенно отличались от современных. В это время формируются своеобразные структурные единицы растительного покрова, не имеющие аналогов в современной растительности (Гричук, 1969, 1982, 1989; Артюшенко, 1970; Спиридонова, 1981; Zelikson, 1986; Медяник, Михайлеску, 1992; Болиховская, 1995; Маркова, Симакова, 1995; Simakova, Kozharinov, 1995; Болиховская и др., 2001; Симакова, Пузаченко, 2005). Ранее уже проводились реконструкции растительности и биомов для времени последнего покровного оледенения как для территории всей Европы (Гричук, 1982; Zagwijn, 1992; Adams, Faure, 1997; Prentice *et al.*, 2000), так и для Русской равнины (Герасимов, Величко, 1984; Гричук, 1989, 2002; Маркова и др., 2002). Существуют также реконструкции растительности LGM для отдельных территорий Европы: Голландии, Германии, Польши, Франции, Венгрии, Румынии, Украины, России, Испании, Италии и др. (Артюшенко, 1970; Kolstrup, 1980; De Beaulieu, Reille, 1984; 1992; Caspers, 1985; Mojski, 1985; Zelikson, 1986; Pons, Reille, 1988a, b; Спиридонова, 1991, 2002; Willis *et al.*, 1995; Bos, 1998; Bjorkman *et al.*, 2002; Герасименко, 2004; и др.).

Также были реконструированы среднегодовые температуры LGM с использованием палинологических данных и установлено, что они снижались до  $-30^{\circ}\text{C}$  в приледниковой области и до  $-10^{\circ} - -5^{\circ}\text{C}$  в Центральной Европе (Величко,

1982, 2002). Отклонения январских температур от современных составляли 30–10°C в северных и центральных областях Европы и 8–15°C южнее 45–47° с.ш. по сравнению с современностью (Kolstrup, 1980; Величко, 1982; Peyron *et al.*, 1998; Tarasov, 2000).

Отложения этого времени представлены ледниковыми, аллювиальными, озерно-болотными и лессовыми формациями (Лёсс II) (Величко, Морозова, 1972; Gozhik *et al.*, 2001).

Большое количество новых палинологических данных, появившихся в последние годы, а также применение многомерного анализа для классификации собранного материала позволили провести более детальные и объективные реконструкции растительности для этого времени.

Нами проанализированы палеоботанические данные из 64 разрезов (включающие 196 образцов). Для палеоботанического анализа были использованы литературные данные, материалы из Европейской палинологической базы данных, помещенной в Интернете (EPD), а также информация, собранная Ш. Бохнке и А. Симаковой (табл. 5.1).

**Таблица 5.1.** Разрезы максимума последнего оледенения с палинологическими характеристиками (<=24,0 – >=17,0 тыс. л. н.)

**Table 5.1.** The Last Glacial Maximum localities with pollen data (<=24.0 – >=17.0 kyr BP)

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
1	Молодово V	48.30	26.45	23700±2356, ГИН-10; 23000±800, МО-10; 17100±180, ГИН-54; 17000±180, ГИН-62	Пашкевич, 1987
2	Кормань IV	49.24	27.22	18000±400, ГИН-719; 18560±2000, СОАН-145	Пашкевич, 1987
3	Авдеево	51.15	36.00	22700±700, ГИН-1571; 22400±500, ГИН-1969; 22200±700, ГИН-1970	Величко и др., 1981
4	Пучка	59.30	39.33	21880±110, ЛУ-18А; 21410±150, ЛУ-18В	Хомутова, 1974
5	Карачиж	53.25	34.30	Лёсс II	Серебрянная, 1972
6	Араповичи	53.30	33.10	Лёсс II	Гричук и др., 1972
7	Акташ	45.33	35.29	19130±1040	Пахомов, 1993
8	Иваново	57.00	40.30	Относительные*	Калугина, Моносзон, 1982
9	Хотылево II	53.30	33.25	23660±270, ЛУ-359; 24960±400, ИГАН-73	Zelikson, 1986
10	Фактория I мая	56.35	37.12	21140±590, ЛУ-348	Семененко и др., 1981
11	Весело-Вознесенское	47.20	38.24	Лёсс II	Агаджанян и др., 1976
12	Мураловка	47.12	38.48	19170±120, ЛЕ-2947; 18 40±150, ЛЕ-2424	Спиридонова, 1991



№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
13	Костенки 1	50.50	39.48	24100±500, ГИН-2529; 23500±200, ГИН-2527; 23000±500, ГИН-2528; 22800±200, ГИН-2530; 22300±200, ГИН-2538; 21300±400, ГИН-2534; 22300±230, ГИН-1870; 14020±60, ГИН-86	Спиридонова, 1991
14	Костенки 14	50.51	39.30	22500±1000, ЛЕ-5274; 22780±250, ОхА-4114; 19700±300, ЛЕ-5567; 19900±50, ГИН-8024	Спиридонова, 2002
15	Костенки 21 (южный раскоп)	50.51	39.30	16960±300, ЛЕ-1043; 22270±150, GrN-7363	Праслов и др., 1977
16	Елисеевичи 1	52.50	32.60	17340±170, ЛУ -360	Zelikson, 1986
17	Жданов	48.05	37.30	Лёсс II	Артюшенко, 1970
18	Приморское	46.05	30.25	Лёсс II	Артюшенко, 1970
19	Загороднее	49.40	36.25	Лёсс II	Артюшенко, 1970
20	Мироновка	46.35	35.20	Лёсс II	Артюшенко, 1970
21	Куяльницкий лиман	46.40	30.50	Лёсс II	Артюшенко, 1970
22	Придуки	50.20	32.30	Лёсс II	Артюшенко, 1970
23	Берислав	46.35	33.10	Лёсс II	Артюшенко, 1970
24	Кружановка	46.38	33.05	Лёсс II	Артюшенко, 1970
25	Шапурово	55.35	36.25	22430±210, ЛУ-91	Чеботарева, Макарычева, 1974
26	Мезин	51.50	33.05	Лёсс II	Губонина, 1969
27	Пушкари	52.25	33.30	17892 18690	Величко и др., 1999
28	Погон	52.27	33.32	Относительные	Величко и др., 1999
29	Зарайск	53.30	38.00	Относительные	Величко и др., 1999
30	Сунгирь-87	56.20	40.25	Относительные	Лаврушин, Спиридонова, 1998
31	Галичское 2	59.25	42.20	18700 ±100, КИА-7070	Величко и др., 1999
32	Роксоланы	46.10	30.30	Лёсс II	Симакова, 2006
33	Старые Безрадичи 1	50.11	30.33	Лёсс II	Gozhik et al., 2001
34	Старые Безрадичи 2	50.11	30.33	Лёсс II	Gozhik et al., 2001
35	Вязовок	49.33	32.98	Лёсс II	Артюшенко, 1970
36	Чигирин	49.30	32.00	Лёсс II	Артюшенко, 1970
37	Кабазы II	45.00	35.00	Лёсс II	Gerasimenko, 1987
38	Лихвин	54.00	36.00	Лёсс II	Судакова и др., 1977
39	Орья	56.17	55.17	18315±300	Немкова, 1978

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
40	Семибалки 13	47.00	38.45	Лёсс II	Симакова, 2006
41	Prinsenbeek	51.30	4.45	22460±219, GrN-26744	Bohncke (pers. comm.)
42	Myzuchi	50.10	30.00	Лёсс II	Gerasimenko, 1988
43	Lourdes	43.00	0.00	19300±600, GrN-8582; 18950±400, GrN-8512	Kolstrup, 1980
44	Stapborst	52.40	6.12	23750±130, GrN-8506; 19100±180, GrN-8594	Kolstrup, 1980
45	Podglemboke	52.00	23.00	Относительные	Grichuk, 1982
46	Shipotel	45.00	22.30	Относительные	Grichuk, 1982
47	Lago de Ajo	38.6	-6.15	Рассчитанные**	EPD***
48	Lago Grande di Monticchio	40.56	15.6	18290±290, BETA-9152; 21200±500, QI-1883; 23840±60, BETA-7496	EPD
49	Khimaditis	40.37	21.35	Рассчитанные	EPD
50	Quaternary de la Sierra	42.0	-3.25	1850±230	Goni, 1994
51	Wilk Bij Duurstede	51.80	4.30	17260±105	De Jong, 1995
52	Ioannina	39.45	20.43	Рассчитанные	EPD
53	Xinias	45.67	4.89	21390 ±430, GrN-6886	EPD
54	Echets	39.03	22.16	21400±400, Ly-2770; 20420±380, Ly-2769; 18030±50, Ly-2768	De Beaulieu, Reille, 1984
55	Padul	37.00	3.67	23600±500, Gif-6009; 19800±220, Gif-6389; 19100±160, Gif-6390; 18300±300, Gif-6390	Pons, Reille, 1988
56	La Bouchet B5	44.89	3.67	19400±1300, Gif-5943	Pons, Reille, 1988
57	La Bouchet B53	44.89	3.67	Относительные	Pons, Reille, 1988
58	La Bouchet B60	44.89	3.67	Относительные	Pons, Reille, 1988
59	Castiglion	41.89	24.30	Относительные	Zagvijn, 1992
60	La Grande Pile	47.73	6.50	20000	De Beaulieu, Reille, 1992
61	Steregoiu	47.48	23.32	Относительные	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002
62	Gross Todtshorn (Tost 34)	54.00	12.00	20530±405, Hv-21214	Caspers, 1997
63	Podgrodzie	50.10	20.00	22450±40	Mojski, 1985
64	Nowa Huta	50.15	21.10	18460±250 20560±735	Mojski, 1985

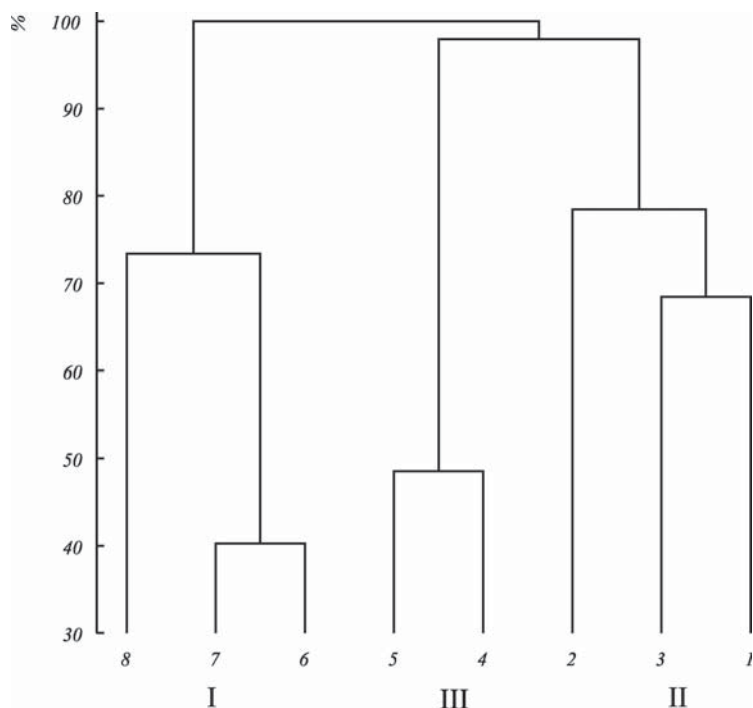
\* Возраст отложений определен на основе палинологических, археологических и геологических данных.

\*\* Возраст отложений с палинологическими материалами рассчитан на основе имеющихся в разрезе радиоуглеродных дат.

\*\*\* Материалы получены из европейской палинологической базы данных, помещенной в Интернете (European pollen database /EPD/: [www.ncdc.noaa.gov/paleo/epd/](http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/epd/)).

Разрезы с палинологическими данными содержат 224 таксона флоры, из которых 99 — видовых и 97 — родовых определений. Двадцать восемь разрезов имеют радиоуглеродные даты. Для остальных разрезов LGM рассматривались пыльцевые спектры, полученные из отложений, возраст которых определен археологическими, биостратиграфическими и геологическими методами.

Математический анализ палинологических данных позволил выделить три группы палиноспектров, которым отвечают восемь кластеров (рис. 5.1; табл. 5.2).



**Рис. 5.1.** Дендрограмма групп палиноспектров для LGM.

**Fig. 5.1.** Dendrogram for LGM pollen assemblages.

На рис. 5.2 и 5.3 показано географическое распределение трех групп и восьми кластеров на территории Европы в LGM.

Группа 1 объединяет разрезы, для которых по палинологическим данным реконструируются лесотундровые сообщества и растительные формации перигляциальных лесов. К группе 2 относятся палиноспектры, характеризующие широкое распространение как кустарниковых тундр, так и лесостепных растительных сообществ. Группа 3 выделяется по доминированию палеофитоценозов открытых (степных и лугово-степных) ландшафтов (рис. 5.2). Анализ географического распределения разрезов по основным группам показывает, что растительные сообщества Западной Европы кардинально отличались от таковых Восточной Европы, существовавших при более континентальных климатических условиях.

Таблица 5.2. Характеристики кластеров LGM по средним значениям ранжированных переменных

Table 5.2. Clusters characteristic in standard units (average value of the cluster) for LGM

Таксоны и жизненные формы	Группы кластеров			Кластеры							
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8
Деревья и кустарники	0,3722	0,467	0,320	0,489	<b>0,537</b>	0,402	<b>0,500</b>	0,370	0,316	0,434	0,186
Травы и кустарнички	<b>0,4638</b>	<b>0,523</b>	<b>0,609</b>	0,520	0,361	<b>0,624</b>	0,500	0,572	0,501	0,423	<b>0,701</b>
Споры	<b>0,3792</b>	0,179	0,255	0,267	<b>0,333</b>	0,000	0,333	0,292	<b>0,396</b>	<b>0,361</b>	0,175
<i>Abies</i> (пихта)	0,0114	0,009	0,173	0,023	0,000	0,000	0,000	<b>0,235</b>	0,000	0,024	<b>0,143</b>
<i>Cedrus</i> (кедр)	0,0000	0,096	0,056	0,200	0,083	0,000	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Juniperus</i> (можжевельник)	0,0952	0,187	0,210	0,054	<b>0,344</b>	0,225	<b>0,563</b>	0,241	0,000	0,200	0,070
<i>Larix</i> (лиственница)	0,0833	0,158	0,009	<b>0,200</b>	<b>0,333</b>	0,012	0,000	0,018	0,159	0,000	0,000
<i>Picea</i> (ель)	<b>0,2182</b>	0,141	0,059	<b>0,217</b>	0,000	0,150	0,000	0,111	<b>0,288</b>	0,141	0,009
<i>Pinus</i> (сосна)	<b>0,3625</b>	<b>0,449</b>	0,312	0,358	<b>0,616</b>	0,441	<b>0,500</b>	0,320	0,308	0,423	0,249
<i>Pinus</i> sect. <i>Cembrae</i> (сосна кедровая)	0,0509	<b>0,195</b>	0,006	<b>0,200</b>	<b>0,333</b>	0,107	0,000	0,000	0,000	0,107	0,014
<i>Pinus sibirica</i> (сосна сибирская)	0,1088	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,184</b>	0,026	0,000
<i>Taxus</i> (тис)	0,000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Tsuga</i> (туга)	0,0000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Arceuthobium</i> (арцеuthобиум)	0,0000	0,154	0,000	<b>0,200</b>	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Alnus</i> (ольха)	0,1686	0,261	0,207	0,315	0,021	0,350	<b>0,500</b>	0,271	0,226	0,106	0,041
<i>Alnus fruticosa</i> (ольха кустарниковая)	<b>0,1835</b>	0,088	0,021	<b>0,229</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,131</b>	<b>0,241</b>	0,054
<i>Betula</i> sect. <i>Albae</i> (береза древовидная)	<b>0,3438</b>	0,359	0,048	<b>0,361</b>	0,138	<b>0,490</b>	0,000	0,089	0,178	<b>0,526</b>	0,010
<i>Betula</i> sect. <i>Nanae</i> (береза кустарниковая)	0,1810	<b>0,275</b>	0,004	<b>0,400</b>	<b>0,190</b>	<b>0,200</b>	0,000	0,000	<b>0,195</b>	0,165	0,010
<i>Vixus</i> (самшит)	0,0000	0,077	0,000	<b>0,201</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Carpinus</i> (граб)	0,1359	0,037	0,064	0,095	0,000	0,000	0,000	<b>0,128</b>	<b>0,168</b>	0,100	0,000
<i>Cornus</i> (дерен)	0,0000	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Corylus</i> (лещина)	<b>0,1375</b>	0,098	0,121	<b>0,256</b>	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,111	<b>0,163</b>	0,109	0,026



Таксоны и жизненные формы	Группы кластеров			Кластеры							
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Fraginus</i> (ясень)	0,0000	0,100	0,006	<b>0,260</b>	0,000	0,000	0,000	0,013	0,000	0,000	0,000
<i>Fagus</i> (бук)	0,0000	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Hippocarya rhamnoides</i> (облепиха)	0,0476	<b>0,179</b>	0,111	0,165	<b>0,500</b>	0,000	<b>0,500</b>	0,111	0,000	0,100	0,000
<i>Juglans</i> (орех)	0,0000	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,143</b>
<i>Myrica</i> (восковница)	0,0000	0,164	0,000	<b>0,226</b>	0,000	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Olea</i> (маслина)	0,0000	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Phillyrea</i> (филлирея)	0,0000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Populus tremula</i> (осина обыкновенная)	0,0000	<b>0,215</b>	0,000	<b>0,200</b>	<b>0,267</b>	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Quercus</i> (дуб)	<b>0,1211</b>	0,167	0,165	<b>0,214</b>	<b>0,233</b>	0,080	0,100	<b>0,273</b>	0,038	<b>0,213</b>	0,044
<i>Quercus ilex</i> (дуб каменный)	0,0000	0,154	0,056	0,200	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,111	0,000	0,000	0,000
<i>Rhamnus</i> (жостер)	0,0000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Salix</i> (ива)	0,1444	<b>0,299</b>	0,047	0,205	<b>0,357</b>	<b>0,357</b>	0,000	0,049	0,213	0,069	0,057
<i>Sambucus</i> (бузина)	0,0000	0,130	0,000	<b>0,337</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Tilia</i> (липа)	<b>0,1296</b>	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	<b>0,122</b>	<b>0,138</b>	0,000
<i>Ulmus</i> (вяз)	<b>0,2579</b>	0,103	0,052	<b>0,268</b>	0,000	0,000	0,000	0,070	<b>0,213</b>	<b>0,308</b>	0,044
<i>Viburnum</i> (калина)	0,0476	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000
Alismataceae (частуховые)	0,000	0,070	0,056	<b>0,183</b>	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
Ariaceae (зонтичные)	0,019	0,185	0,132	<b>0,268</b>	0,022	0,200	<b>0,500</b>	0,034	0,006	0,034	0,153
Brassicaceae (крестоцветные)	0,0721	0,335	0,167	<b>0,371</b>	0,667	0,100	<b>0,500</b>	0,111	0,002	0,150	0,143
Campanulaceae (колокольчиковые)	0,0476	0,134	0,015	<b>0,349</b>	0,000	0,000	0,000	0,031	0,000	0,100	0,000
Caryophyllaceae (гвоздичные)	0,1089	<b>0,231</b>	0,131	<b>0,301</b>	0,083	<b>0,250</b>	<b>0,500</b>	0,041	0,114	0,103	0,143
Chenopodiaceae (маревые)	0,215	0,233	<b>0,373</b>	<b>0,447</b>	0,129	0,083	0,600	<b>0,432</b>	<b>0,258</b>	0,167	<b>0,233</b>
<i>Corispermum</i> (верблюдка)	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,091</b>	0,050	0,000
Cistaceae (ладанниковые)	0,0000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Helianthemum</i> (солнцецвет)	0,049	<b>0,218</b>	0,165	0,328	<b>0,375</b>	0,014	<b>0,536</b>	0,210	0,093	0,000	0,000

Таксоны и жизненные формы	Группы кластеров			Кластеры							
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8
Compositae (сложноцветные)	0,0435	0,159	0,140	0,200	0,000	<b>0,213</b>	0,000	0,167	0,004	0,087	0,146
Asteraceae (астровые)	0,0717	0,238	0,169	0,336	<b>0,474</b>	0,000	<b>0,921</b>	0,004	0,030	0,117	0,167
Cichoriaceae (цикориевые)	0,0959	0,280	0,179	0,379	<b>0,583</b>	0,000	<b>0,500</b>	0,179	0,154	0,032	0,087
Artemisia (полынь)	<b>0,3841</b>	0,312	0,397	0,539	<b>0,240</b>	0,128	<b>0,650</b>	<b>0,521</b>	<b>0,432</b>	<b>0,331</b>	0,165
Centauraea (василек)	0,0000	0,088	0,015	<b>0,230</b>	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000	0,000	0,000
Convolvulus (вьюнок)	0,0000	0,000	0,111	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	<b>0,143</b>
Cyperaceae (осоковые)	0,0936	<b>0,291</b>	0,144	0,234	0,114	<b>0,454</b>	0,007	0,175	0,117	0,068	0,143
Dipsacaceae (ворсянковые)	0,0476	0,077	0,056	0,200	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,000	0,091	0,000	0,000
Scabiosa (скабуоза)	0,0476	0,154	0,054	<b>0,200</b>	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,108	0,091	0,000	0,000
Ephedra (эфедра)	0,1046	<b>0,358</b>	0,171	<b>0,582</b>	<b>0,250</b>	<b>0,200</b>	<b>1,000</b>	0,042	0,099	0,111	0,100
Epilobium (кипрей)	0,000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ericaceae (вересковые)	<b>0,1010</b>	0,083	0,060	<b>0,215</b>	0,000	0,000	0,000	0,009	0,099	0,103	0,143
Calluna (вереск)	0,000	0,115	0,000	0,000	0,000	<b>0,300</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Empetrum (водяника)	0,0000	<b>0,077</b>	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Vaccinium (вакциниум)	0,000	<b>0,154</b>	0,000	<b>0,200</b>	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Euphorbia (молочай)	0,000	0,077	0,004	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,008	0,000	0,000	0,000
Fabaceae (бобовые)	0,1071	<b>0,198</b>	0,097	<b>0,315</b>	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,080	0,013	0,210	0,146
Hedera (плющ)	0,000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Lamiaceae (яснотковые)	0,0568	0,077	0,111	0,000	<b>0,333</b>	0,000	<b>0,500</b>	0,111	0,091	0,119	0,143
Liliaceae (лилейные)	0,0000	0,130	0,222	0,139	<b>0,333</b>	0,000	<b>0,500</b>	0,222	0,000	0,000	0,143
Linum (лен)	0,0476	0,154	0,041	<b>0,200</b>	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,082	0,091	0,000	0,000
Maba (мальва)	0,0000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
Menyanthes (вахта)	0,0000	0,000	0,111	0,000	0,000	0,000	<b>0,500</b>	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
Myrtophyllum (перистолистник)	0,0476	0,114	0,162	0,096	0,333	0,000	<b>0,500</b>	0,213	0,000	0,100	0,000
Nymphaea (кувшинка)	0,0000	0,045	0,167	0,116	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,111	0,000	0,000	0,143
Paracetaceae (маковые)	0,000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000	0,111	0,000	0,000	0,000

Таксоны и жизненные формы	Группы кластеров			Кластеры							
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Pedicularis</i> (мытник)	0,0000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Plantago</i> (подорожник)	0,0515	0,238	0,144	0,266	0,256	0,200	<b>0,500</b>	0,065	0,001	0,107	0,143
Plumbaginaceae (свинчатковые)	0,0000	0,000	0,075	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,194</b>
<i>Armeria</i> (армерия)	0,0000	<b>0,274</b>	0,000	<b>0,212</b>	<b>0,333</b>	<b>0,300</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Rosaceae (злаковые)	0,1719	<b>0,363</b>	<b>0,394</b>	0,427	0,329	0,320	<b>0,639</b>	<b>0,516</b>	0,115	0,234	0,168
Polemoniaceae (синоховые)	0,0476	0,077	0,024	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,061
Polypodiaceae (печеночные)	0,1965	0,154	0,166	0,200	0,000	0,200	<b>0,500</b>	0,118	0,197	0,196	0,131
<i>Koenigia</i> (кенигия)	0,000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Rumex</i> (щавель)	0,0553	<b>0,228</b>	0,134	<b>0,373</b>	0,007	0,217	<b>0,583</b>	0,027	0,004	0,112	0,143
Primulaceae (первоцветные)	0,0476	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,091</b>	0,000	0,000
<i>Lysimachia</i> (вербейник)	0,0000	0,077	0,037	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,074	0,000	0,000	0,000
Ranunculaceae (лютиковые)	0,1067	0,165	0,208	0,018	0,006	<b>0,407</b>	0,000	<b>0,304</b>	0,093	0,121	0,143
<i>Thalictrum</i> (василистник)	0,0476	0,206	0,099	0,319	<b>0,338</b>	0,015	<b>0,525</b>	0,082	0,000	0,100	0,000
Rosaceae (розовые)	0,0996	<b>0,226</b>	0,163	0,337	<b>0,417</b>	0,000	<b>0,500</b>	0,103	0,004	0,204	0,144
<i>Dryas octopetala</i> (приада восьмилепестковая)	<b>0,0476</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,100</b>	0,000
<i>Filipendula</i> (лабазник)	0,000	0,023	0,056	0,060	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Potentilla</i> (лапчатка)	0,0000	0,102	0,048	<b>0,265</b>	0,000	0,000	0,000	0,096	0,000	0,000	0,000
Rubiaceae (мареновые)	0,005	<b>0,217</b>	0,111	<b>0,263</b>	0,167	0,200	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,011	0,143
<i>Galium</i> (подмаренник)	0,0000	0,054	0,111	0,142	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,111	0,000	0,000	0,000
<i>Sanguisorba</i> (кровавохлебка)	0,000	0,080	0,058	0,208	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,004	0,000	0,000	0,000
Saxifragaceae (камнеломковые)	0,095	0,077	0,111	0,200	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,182	0,000	0,000
Scrophulariaceae (поричниковые)	0,000	0,000	0,056	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Spartanium</i> (ежеголовка)	0,000	0,091	0,062	0,036	<b>0,333</b>	0,000	0,000	<b>0,123</b>	0,000	0,000	0,000

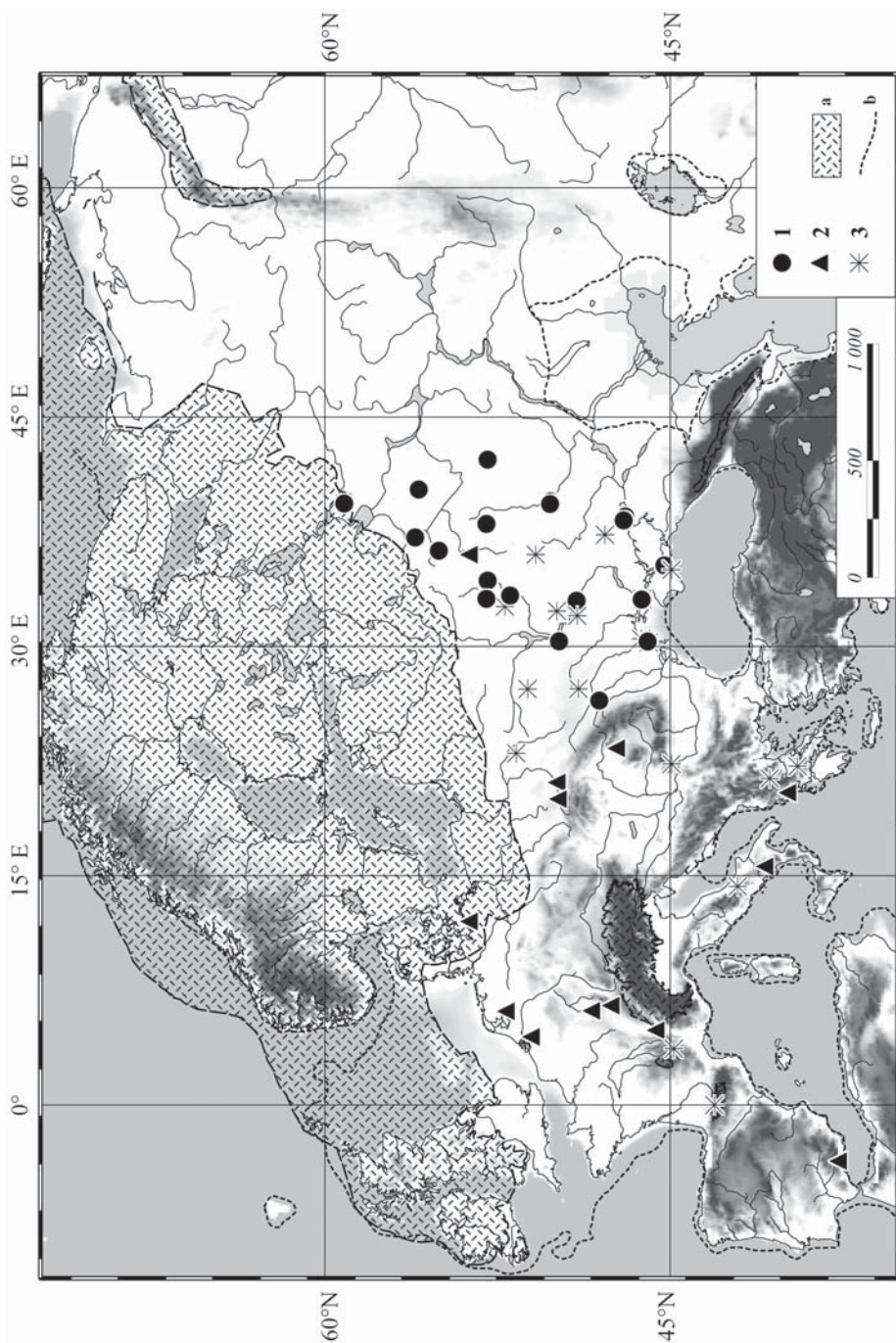
Таксоны и жизненные формы	Группы кластеров			Кластеры							
	I	II	III	1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Lupha</i> (рогоз)	0,000	0,084	0,063	0,017	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,126	0,000	0,000
<i>Urtica</i> (крапива)	0,060	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,123	<b>0,143</b>
<i>Urticularia</i> (пузырчатка)	0,000	0,077	0,000	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Valerianaceae (валериановые)	0,000	0,077	0,068	<b>0,200</b>	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,024	0,000	0,000	0,000
<i>Botrychium</i> (ужовник)	0,0900	0,077	0,056	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,061	0,122	0,143
Bryales (зеленые мхи)	<b>0,3244</b>	0,149	0,157	<b>0,388</b>	0,000	0,000	0,000	0,222	<b>0,325</b>	<b>0,324</b>	0,117
<i>Equisetum</i> (хвощ)	0,0000	<b>0,232</b>	0,056	0,203	0,000	<b>0,400</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,143
<i>Osmunda</i> (чистотел)	<b>0,0476</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,100</b>	0,000
Polypodiaceae (многоножковые)	<b>0,3803</b>	0,042	0,083	0,110	0,000	0,000	0,000	0,136	<b>0,566</b>	0,176	0,039
<i>Selaginella</i> (плаунок)	0,0273	0,077	0,068	<b>0,200</b>	0,000	0,000	0,000	0,025	0,000	0,057	<b>0,143</b>
<i>Sphagnum</i> (сфагнум)	<b>0,1273</b>	<b>0,247</b>	0,004	<b>0,241</b>	0,000	0,400	0,000	0,000	<b>0,234</b>	0,010	0,010

Более детальную картину географического распространения палеофитоценозов и основных типов растительности в Европе можно получить из анализа пространственной локализации разрезов, относящихся к восьми кластерам. Выделенные кластеры характеризуют следующие типы растительности: кластер 1 — лесотундры и степи; кластер 2 — лесостепи; кластер 3 — сосново-березовые лесостепи и тундры; кластер 4 — лесостепи и полынно-злаковые степи; кластер 5 — полынно-маревые степи; кластер 6 — леса и тундростепи; кластер 7 — лесостепи и тундры; кластер 8 — тундростепи и луговые степи (табл. 5.2, рис. 5.3).

Построение серии карт распространения индикаторных видов растений, характеризующих определенные растительные ценозы, позволило более детально охарактеризовать растительные сообщества и палеоландшафты LGM.

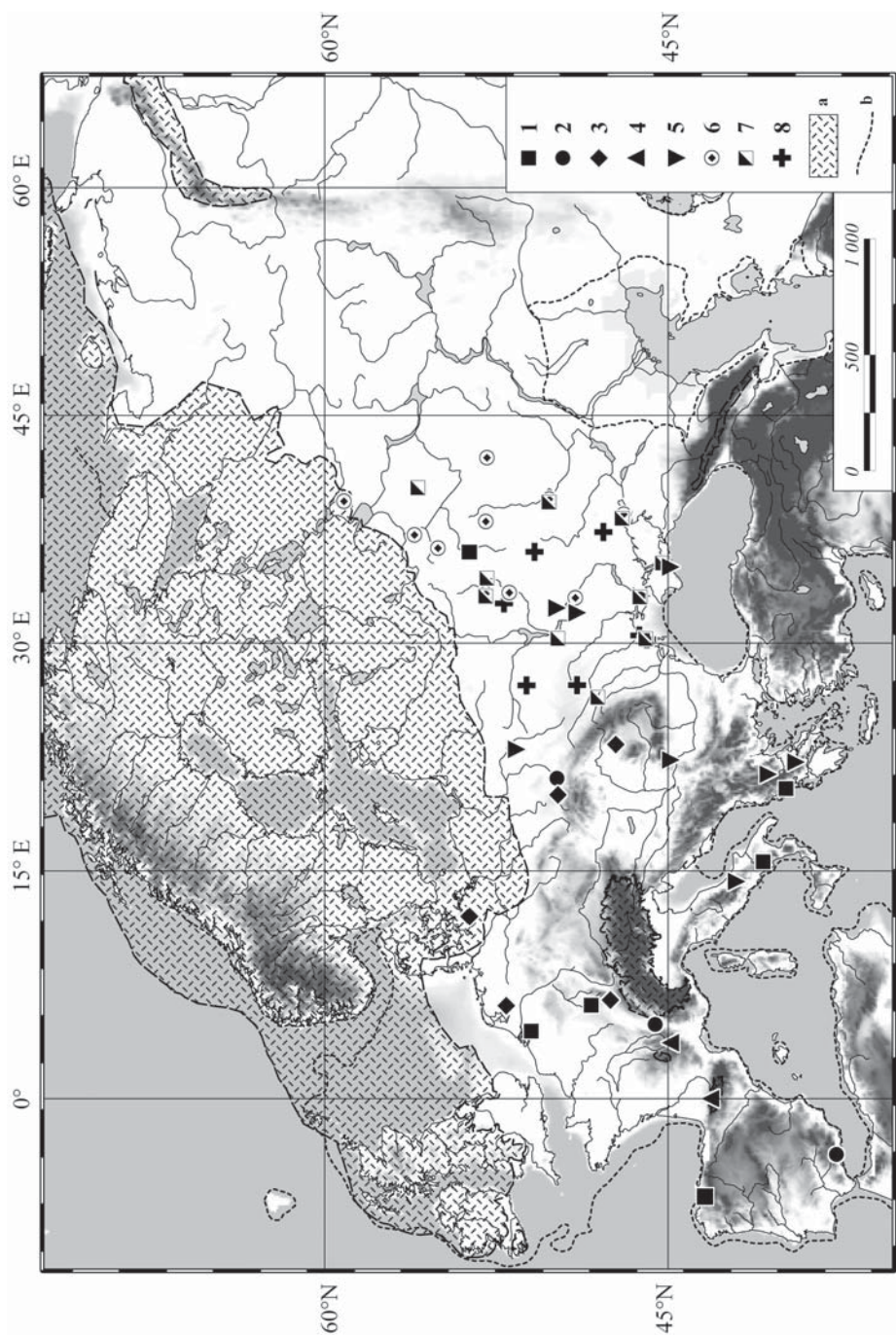
Состав палиноспектров показывает, что тундровые и лесотундровые растительные группировки были широко распространены в максимум валдайского оледенения на территории Европы: на Русской равнине они были распространены вплоть до 48–49° с.ш.; в Западной Европе — до 53° с.ш. Южная граница распространения типичных представителей тундры и лесотундры смещалась далеко на юг — на 1500 км от области их современного распространения. Отдельные арктические и гипоарктические виды, такие, как *Alnus fruticosa*, *Selaginella selaginoides*, *Lycopodium appressum*, *Lycopodium pungens*, были широко распространены по всей территории Русской равнины, однако





**Рис. 5.2.** Географическое положение разрезов LGM, принадлежащих к трем основным группам кластеров: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.2.** The geographical distribution of the LGM pollen sites, according to the three main groups of clusters: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



**Рис. 5.3.** Географическое положение разрезов LGM, относящихся к восьми кластерам: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.3.** The geographical distribution of the LGM pollen localities, according to the eight sub-clusters: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

почти не встречались в Западной Европе. Споры *Selaginella* были обнаружены в отложениях LGM лишь на западе Голландии (рис. 5.4). Пыльца *Artemia* представлена в палиноспектрах разрезов, расположенных на севере Западной Европы, а также в предгорьях и низкогорных областях Франции. Зерна *Alnus fruticosa*, *Selaginella selaginoides* и *Betula nana* были обнаружены в Приднестровье, в нижнем течении Дона и в Прикарпатье. Все вышесказанное указывает на значительное расширение ареалов представителей гипоарктической флоры в ледниковую эпоху.

Пыльцевые спектры из разрезов, расположенных на севере Европы, содержат значительные количества спор *Sphagnum* и пыльцы *Betula sect. Nanae*, *Salix*, *Ericales*, *Empetrum*, *Cyperaceae* (рис. 5.4, 5.5). Доминирование тундровых и лесотундровых ценозов в реконструированной растительности, произраставшей севернее 53–54° с.ш., подтверждается также критериями качества классификации по методу размытых множеств и их положением в пространстве первых двух осей МШ.

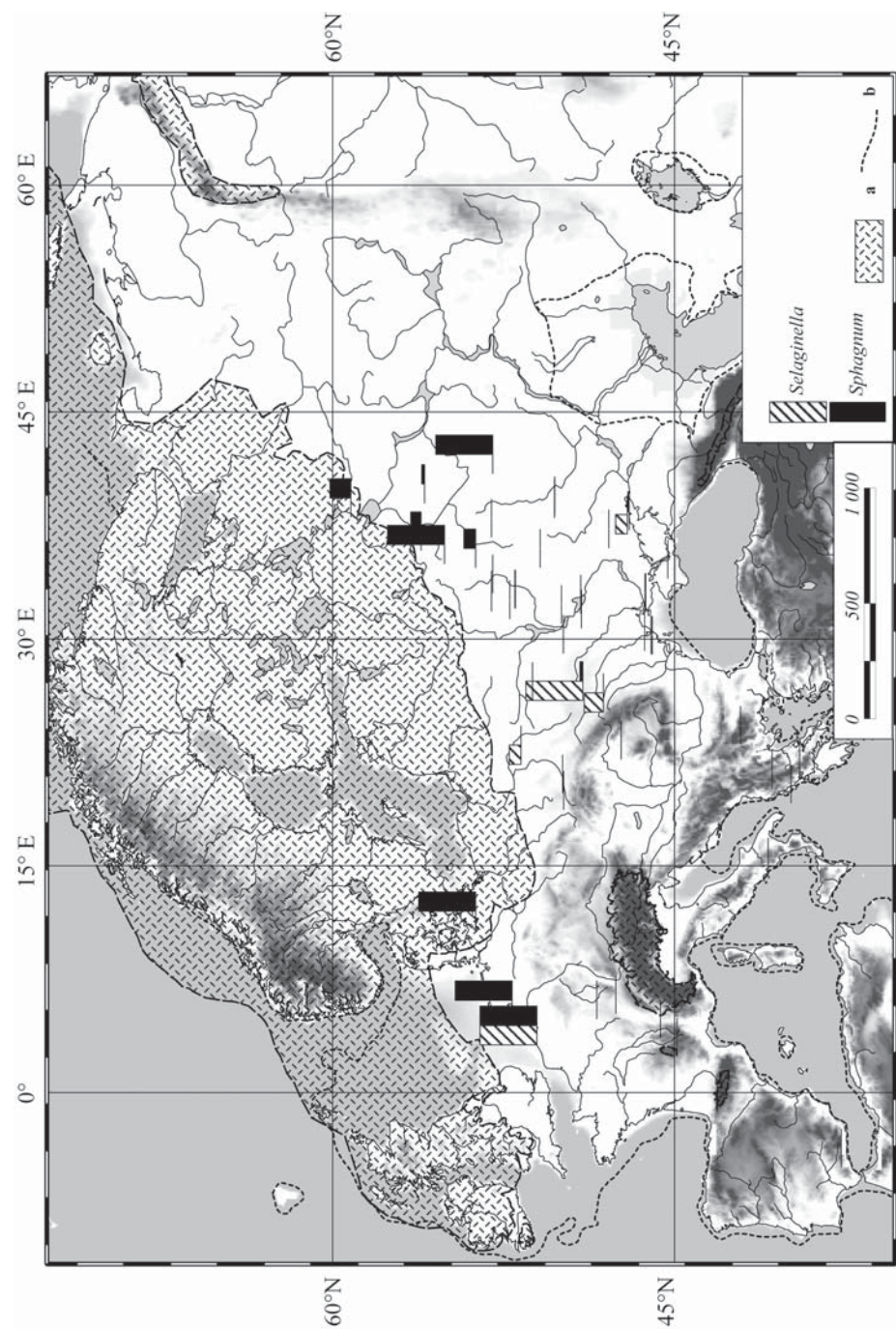
Представители степных фитоценозов в исследуемый интервал времени были также широко представлены по всей территории Европы, входя в ассоциации тундростепной, лесостепной, степной и полупустынной растительности. Типичный представитель степных и полупустынных ценозов *Ephedra* была широко распространена в южных и центральных областях Европы, достигая 48° с.ш. в Западной Европе и 62° с.ш. в Восточной Европе (рис. 5.6). Терескен серый *Eurotia ceratioides* (ксерофит, мезо-микротерм) является эдификатором полынных, солянковых полукустарничковых пустынь и степных ценозов с участием ксерофильных кустарников. В максимум оледенения на Русской равнине северная граница распространения терескена серого была значительно смещена на северо-запад (более чем на 1000 км по сравнению с современностью) и доходила до 62° с.ш. *Artemisia* и *Chenopodiaceae* были широко распространены по всей Европе. Их пыльца отсутствует в спектрах лишь на севере Западной Европы и не обнаружена на территории Польши. Содержание пыльцы *Artemisia* и *Chenopodiaceae* в палиноспектрах разрезов, расположенных на равнинах Европы, постепенно возрастает с запада на восток (рис. 5.7, 5.8).

Максимальные количества пыльцы злаковых содержатся в палиноспектрах разрезов, расположенных в центральных и южных районах Европы (рис. 5.9). Так, степные и лугово-степные спектры доминируют в разрезах, расположенных в основном к югу от 48–52° с.ш.

Полупустынные растительные сообщества были сконцентрированы в основном вдоль побережья Черного моря (46–47° с.ш.), а также фрагментарно на юге Окско-Донской равнины.

Лесная растительность полностью не исчезала с территории Европы в максимум оледенения. Древесные элементы (*Pinus*, *Betula*, *Picea*, *Larix*) входили в состав перигляциальных лесостепных и лесотундровых растительных ассоциа-





**Рис. 5.4.** Находки спор *Selaginella* и *Sphagnum* в разрезах LGM. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.4.** *Selaginella* and *Sphagnum* spores from LGM localities: а — ice-sheet and mountain glaciers, б — coast line.



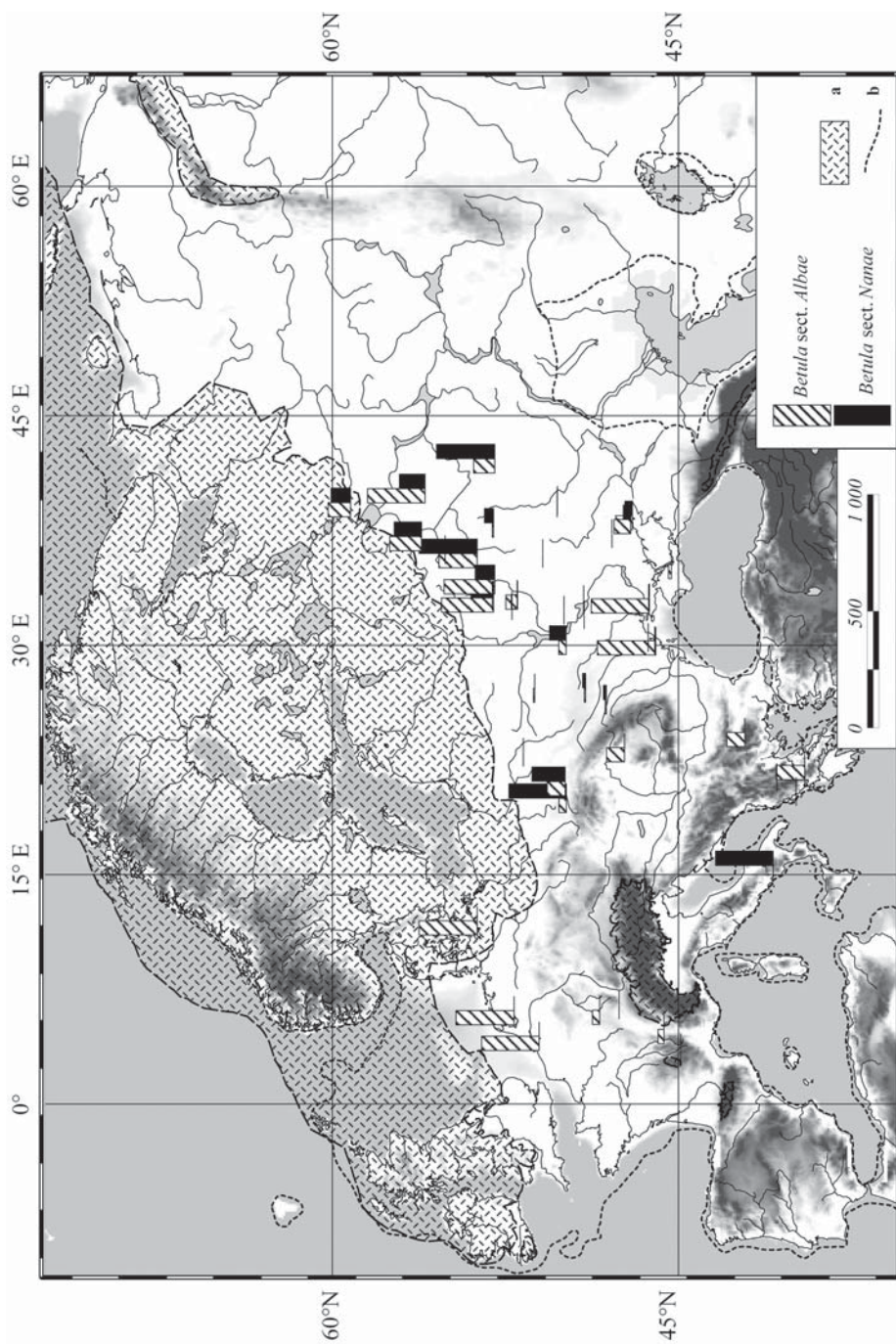


Рис. 5.5. Находки пыльцы *Betula* sect. *Albae* и *Betula* sect. *Nanae* в LGM.  
Fig. 5.5. *Betula* sect. *Albae*, and *Betula* sect. *Nanae* pollen from LGM localities.

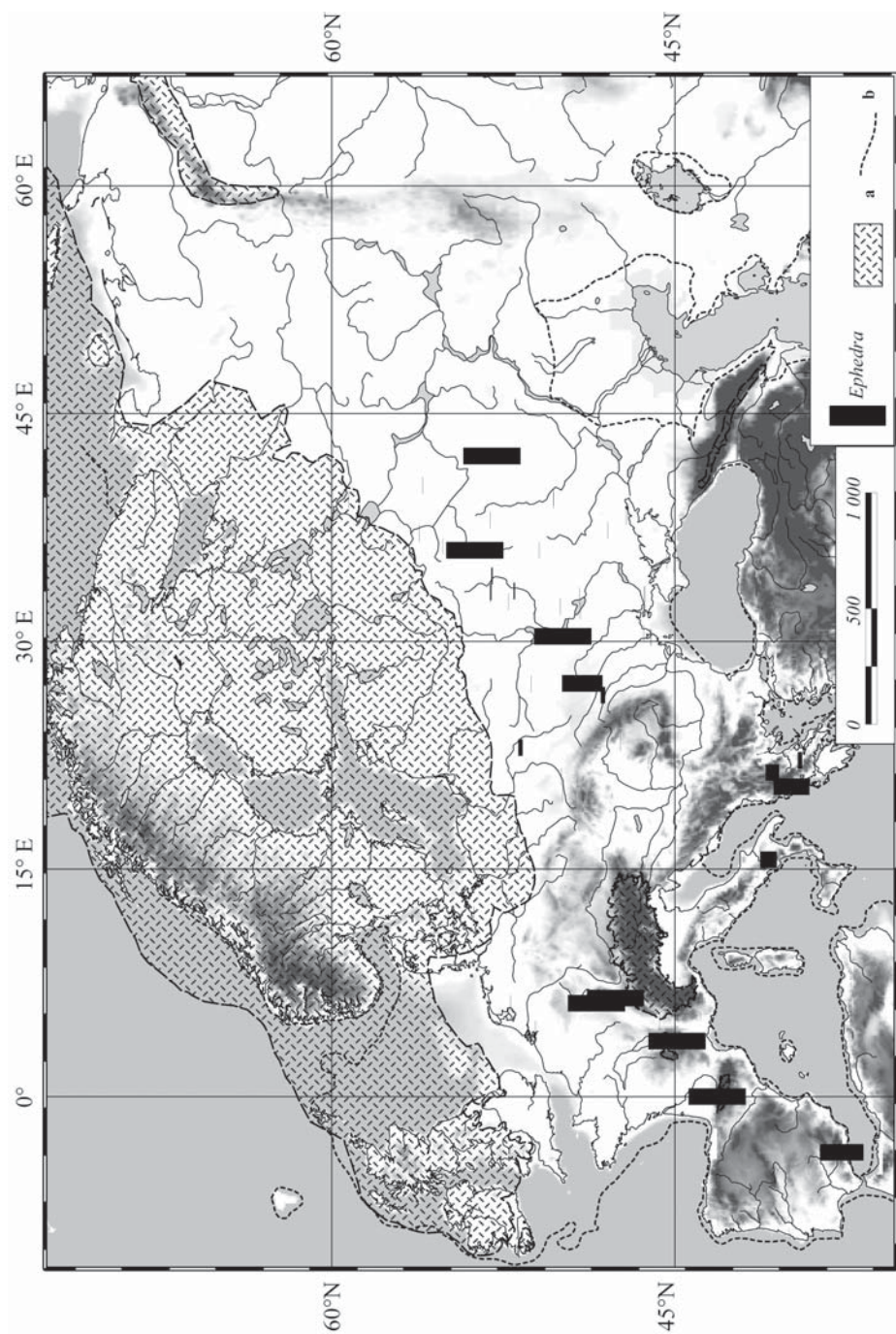


Рис. 5.6. Находки пыльцы *Ephedra* в разрезах LGM.

Fig. 5.6. *Ephedra* pollen from LGM localities.



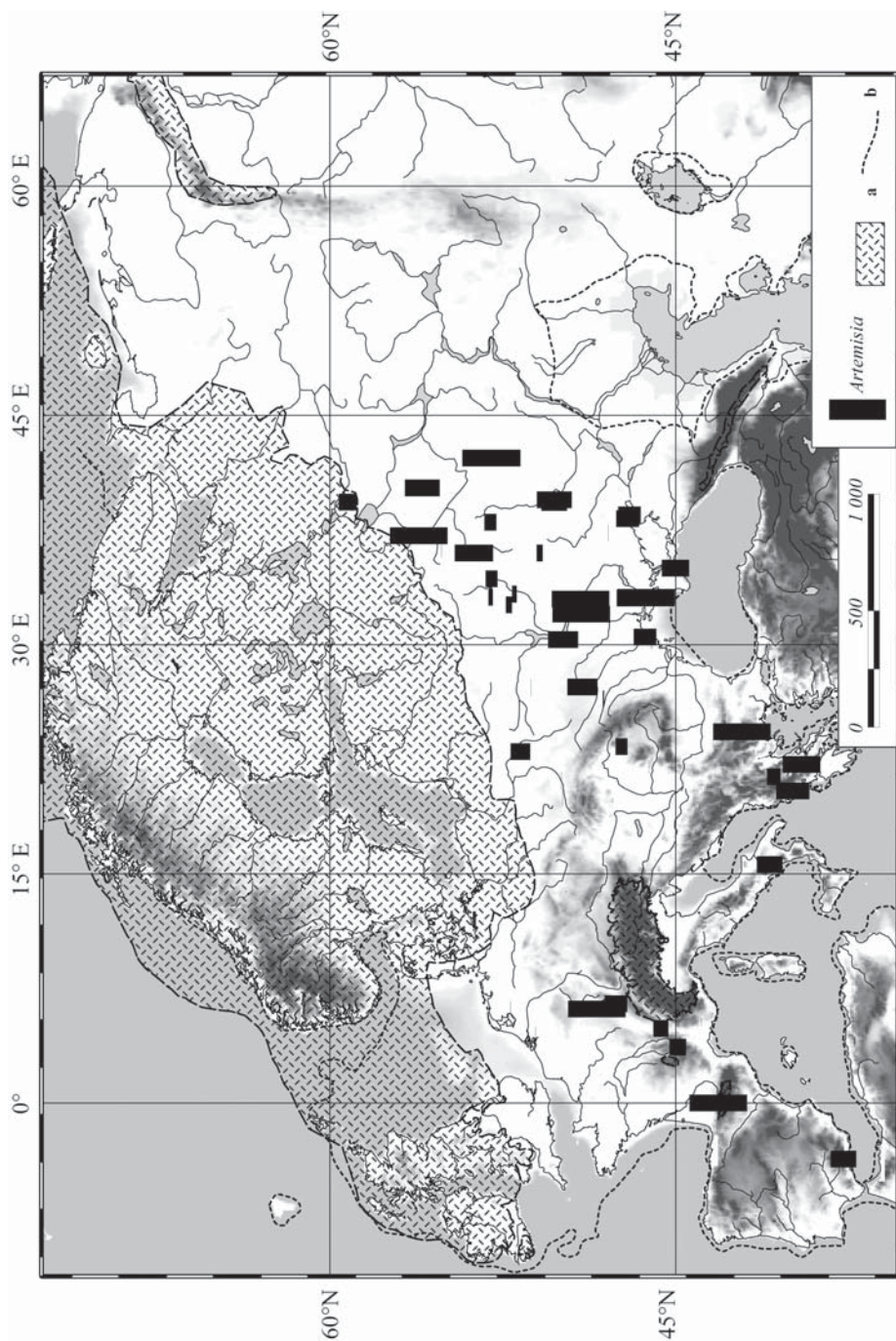


Рис. 5.7. Находки пыльцы *Artemisia* в разрезах LGM.  
Fig. 5.7. *Artemisia* pollen from LGM localities.

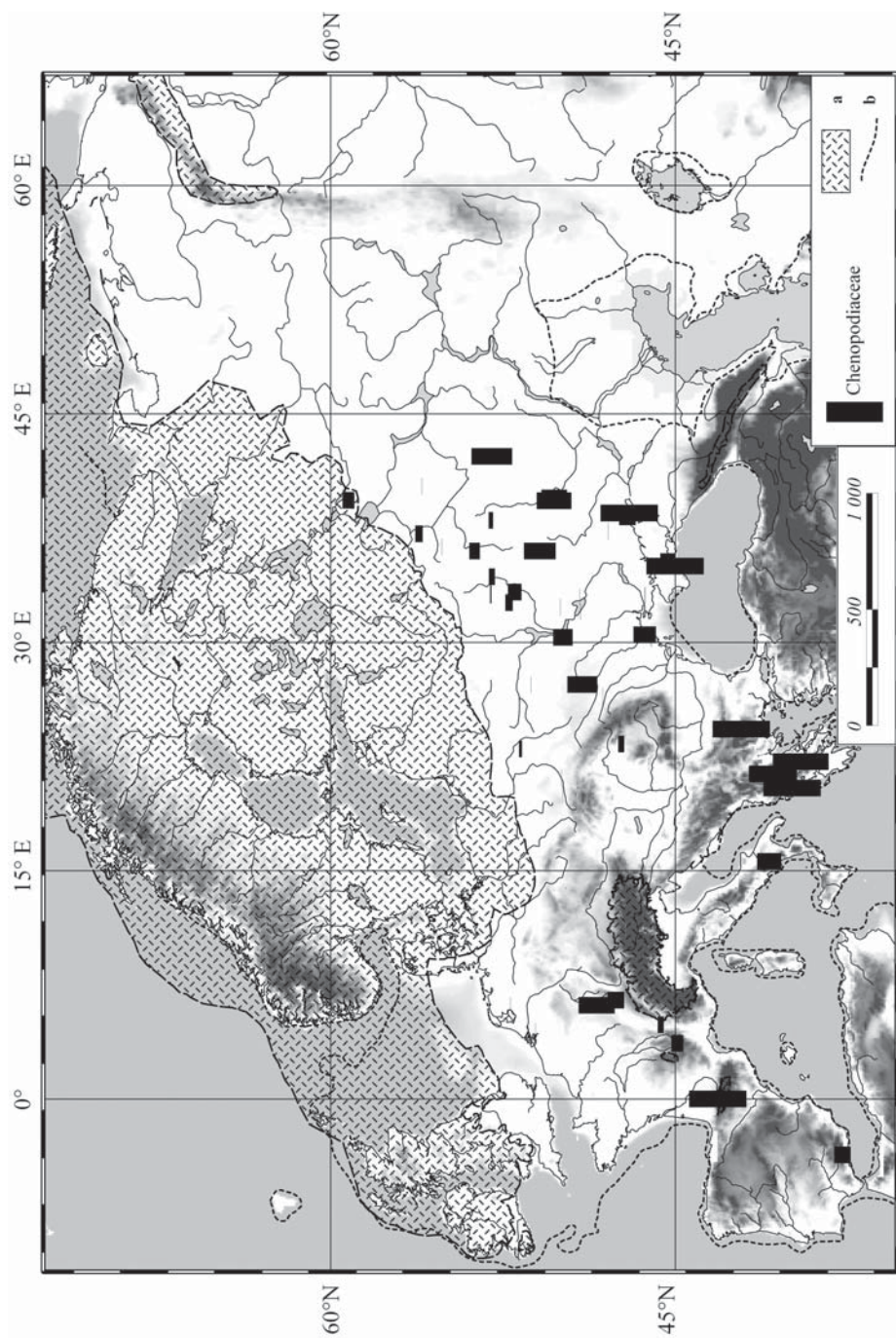


Рис. 5.8. Находки пыльцы Chenopodiaceae в разрезе LGM.

Fig. 5.8. Chenopodiaceae pollen from LGM localities.



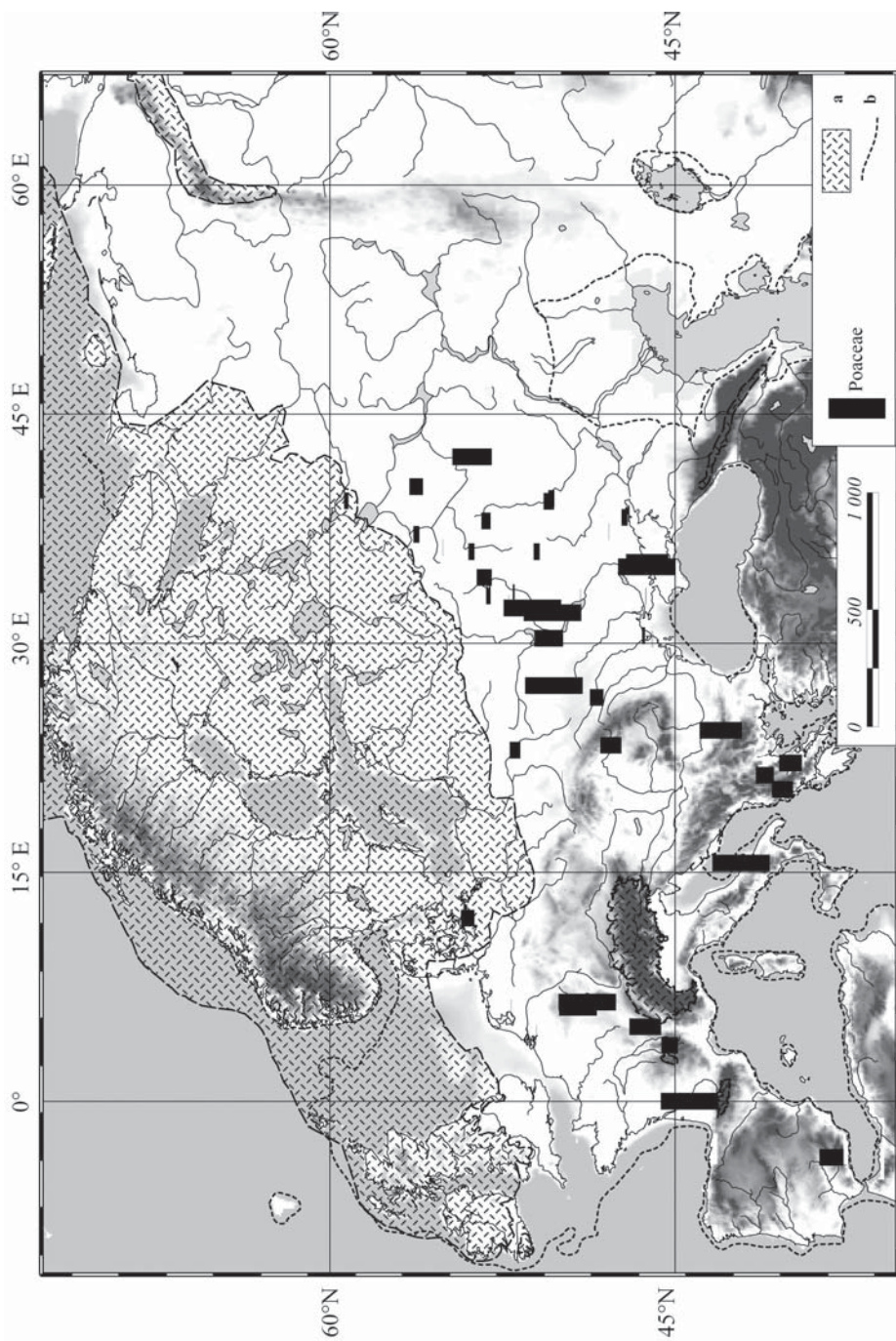


Рис. 5.9. Находки пыльцы Poaceae в LGM.  
Fig. 5.9. Poaceae pollen from LGM localities.

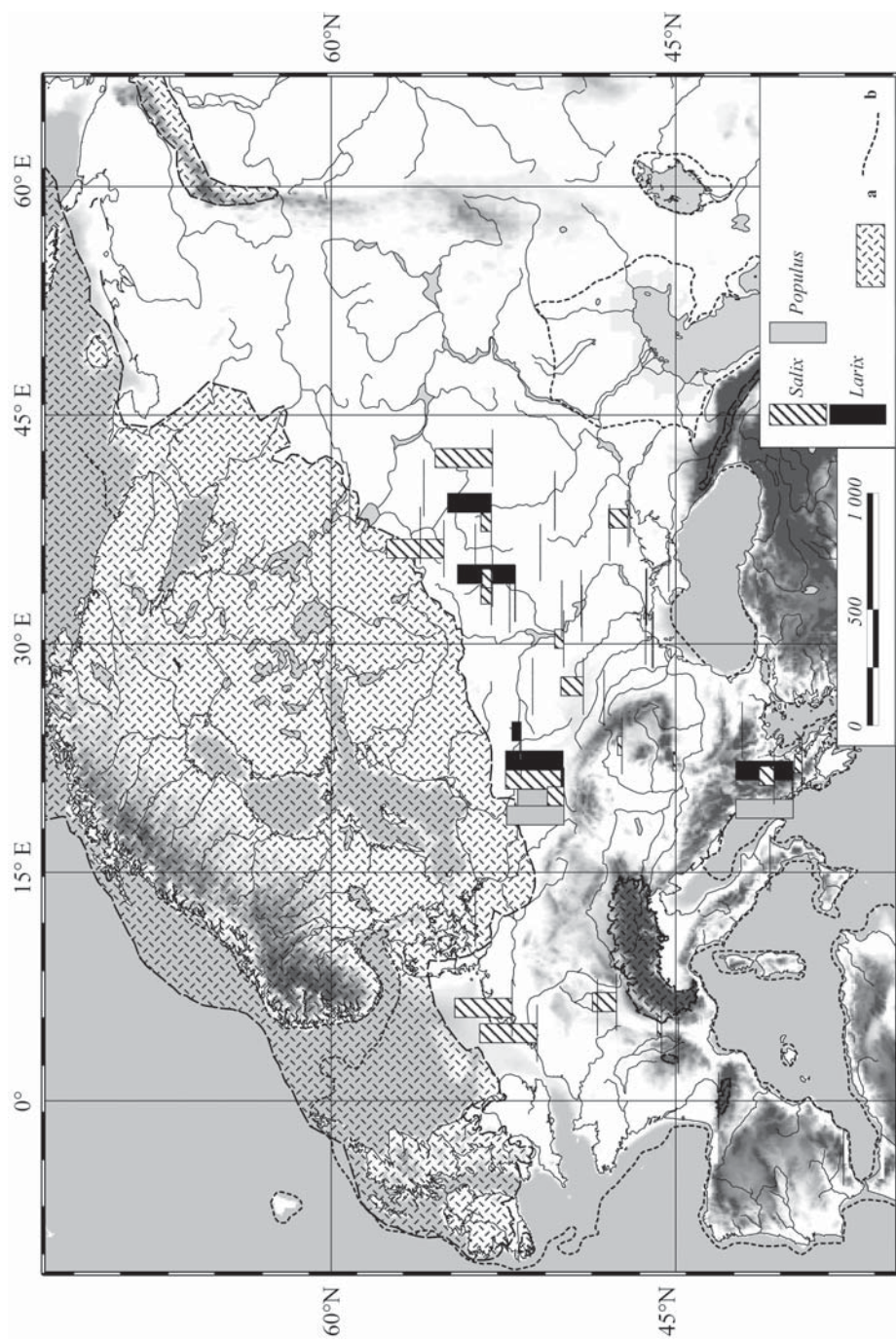


Рис. 5.10. Находки пыльцы *Populus*, *Salix* и *Larix* в разрезах LGM.  
 Fig. 5.10. *Populus*, *Salix*, and *Larix* pollen from LGM localities.

ций. *Abies*, *Cedrus*, *Pinus cembra*, а также представители широколиственной флоры сохранялись в лесных рефугиумах, приуроченных к горным системам, возвышенностям, долинам крупных рек, а также к лесам Средиземноморья, где влияние ледникового покрова на растительность было минимальным.

Сосна и береза доминировали в лесных ценозах Европы. Высокие концентрации пыльцы *Pinus* и *Betula* в спектрах приурочены к разрезам севера Европы, юга Апеннинского полуострова и Причерноморья. Зерна облепихи были обнаружены к югу от 48° с.ш. и к западу от 27° в.д. Пыльца лиственницы определена в разрезах Центральной и Восточной Европы, между 50 и 53° с.ш., а также на территории западной Греции (рис. 5.10).

Ель (*Picea*), представитель темнохвойных лесов, в LGM проникала далеко на юг от южной границы своего современного ареала. Ель была распространена в Восточной Европе и на юге Апеннинского полуострова. Редкие находки пыльцы ели отмечены на юге Русской равнины (в Причерноморье и северном Приазовье), на территории Польши, Голландии и Германии. В палиноспектрах Западной Европы южнее 50° с.ш. пыльца ели отсутствует (рис. 5.11).

Основные находки пыльцы *Pinus sect. Cembrae* приурочены к Карпатам. Единичные зерна *Pinus sect. Cembrae* встречены в поздневалдайских отложениях в среднем течении Дона и Днепра, в Причерноморье и северном Приазовье. Вероятно, Карпаты и Урал являлись центрами экспансии *Pinus sect. Cembrae* на равнинные территории в холодные климатические эпохи (рис. 5.12).

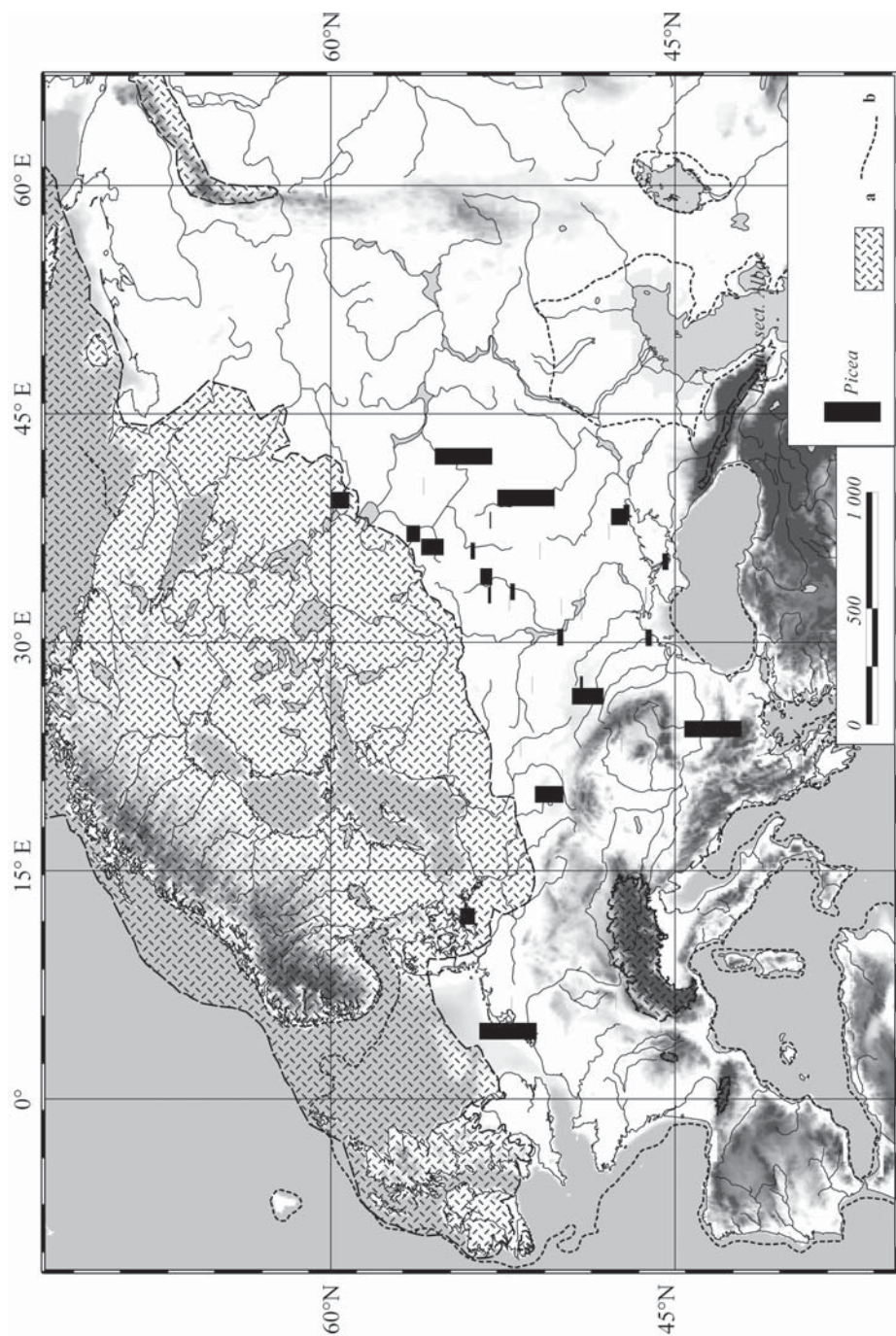
Пыльца *Abies* редко встречается в отложениях LGM на территории Западной и Центральной Европы. Единичные зерна *Abies* определены из разрезов, расположенных на территории Донецкого кряжа, Карпат, Апеннинского и Балканского полуостровов.

Типичные лесные пыльцевые спектры получены по материалам Московской, Среднерусской и юга Подольской возвышенностей, юго-западных предгорий Альп, юга Апеннинского и Пиренейского полуостровов, Карпат, Крыма.

Участие широколиственных пород в лесных фитоценозах в северных и центральных областях Европы в LGM остается дискуссионным. Многие авторы считают, что пыльца широколиственных пород в отложениях этого возраста является переотложенной (Гричук и др., 1969; Пашкевич, 1977, 1987; Семененко и др., 1981; Девятова, 1982; Zelikson, 1986). По нашему мнению, переотложение пыльцы имеет место в разрезах, расположенных в пределах развития ледникового покрова или на границе с ним, где происходил и активный перемыв и переотложение рыхлых осадков. В других случаях мы предполагаем, что пыльца широколиственных пород является инситной. В то же время мы не исключаем возможности переотложений пыльцы деревьев как в результате перемыва более древних отложений флювиогляциальными потоками, так и в результате криогенных процессов в перигляциальной области.

В течение максимума последнего оледенения в большинстве районов Европы пыльца *Fraxinus*, *Carpinus*, *Acer*, *Cornus* исчезает. Зерна пыльцы *Tilia*, *Cory-*





**Рис. 5.11.** Находки пыльцы *Picea* в разрезах LGM: a — покровный ледник и горные ледники, b — береговая линия.  
**Fig. 5.11.** *Picea* pollen from LGM localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



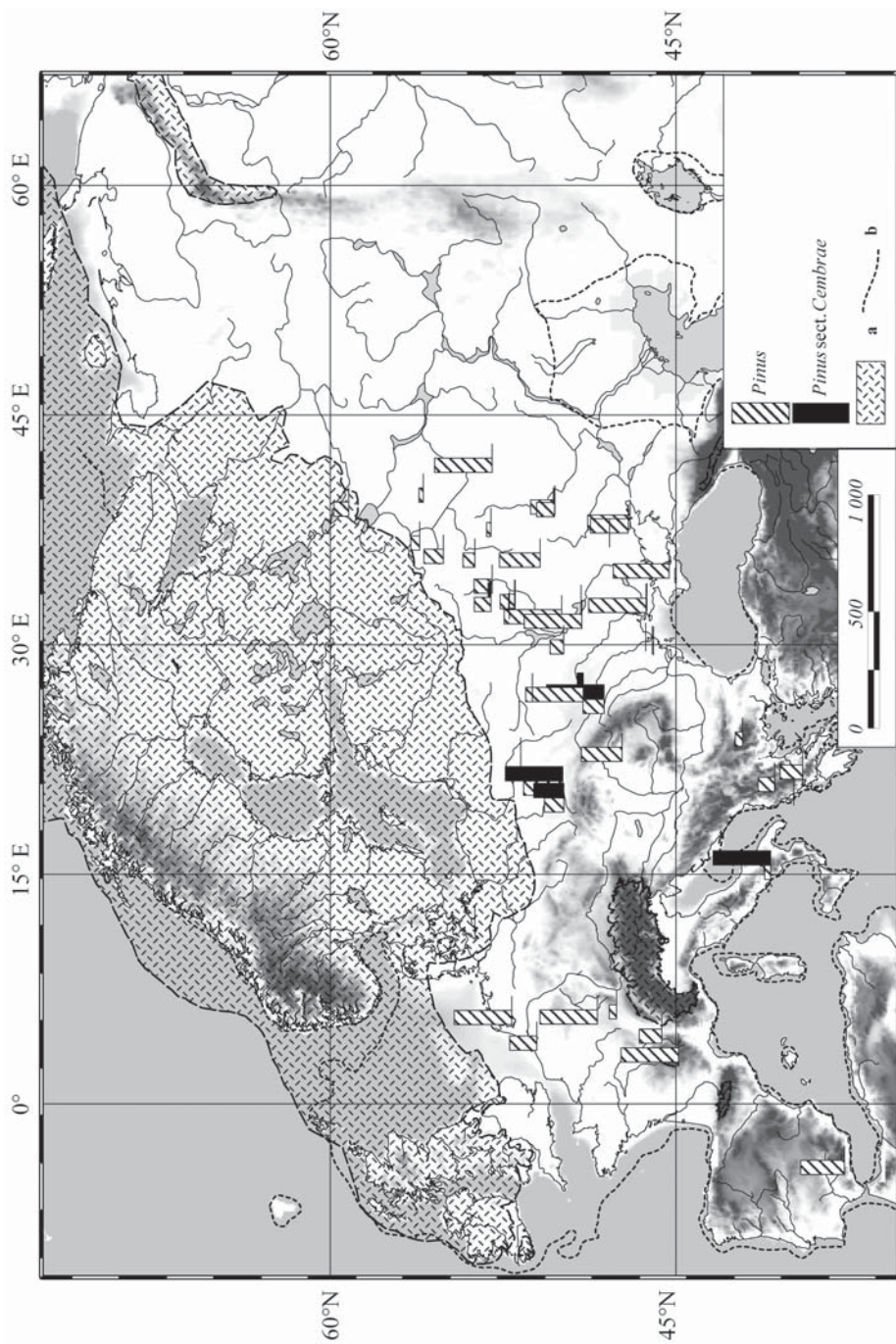


Рис. 5.12. Находки пыльцы *Pinus* в разрезах LGM: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
 Fig. 5.12. *Pinus* pollen from LGM localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

*lus*, *Ulmus*, *Quercus* встречаются в разрезах, расположенных к югу от 49–51° с. ш., и также в некоторых областях центра Русской равнины (Московская и Среднерусская возвышенности, долины крупных рек). Таким образом, рефугиумы лесной растительности в максимум последнего оледенения существовали на Московской, Среднерусской, юге Подольской возвышенностей, на Донском кряже, в долинах Днестра и Днепра, Дона, в Альпийско-Карпатской горной области, в Крыму, на юге Апеннинского и Пиренейского полуостровов, в среднегорной области юго-восточной Франции.

Таким образом, для максимальной стадии последнего оледенения на территории Европы было установлено тринадцать типов (восемнадцать подтипов) растительности, принадлежащих трем флористическим провинциям: Восточно-Европейской, Западно-Европейской и Средиземноморской (рис. 5.13).

### Восточно-Европейская провинция

**I.** Кустарничковая тундра с участками лесотундровой и тундростепной растительности — к северу от 55° с.ш.

**II.** Перигляциальная тундро-лесостепь (комбинация тундровых и степных растительных сообществ с участками разреженных сосново-березовых лесов) — между 53 и 56° с.ш.

**III.** Перигляциальная лесостепь (сочетание степных и тундростепных фитоценозов с небольшими участками сосново-березовых лесов) — между 49 и 53° с.ш.

**IV.** Перигляциальная степь (попынно-маревые степи с участием тундровых и полупустынных элементов) — между 45 и 49° с.ш.

### Западно-Европейская провинция

**V.** Перигляциальная кустарничковая тундра (с участием *Betula*, *Alnus*, *Salix* и *Juniperus*) — к северу от 51° с.ш.

**VI.** Перигляциальная лесотундра (сочетание сосново-березовых разреженных лесов, кустарничковых тундр и небольших участков степной растительности) — между 50 и 51° с.ш.

**VII.** Перигляциальные леса (разреженные светлохвойные леса с участием тундровых и луговых растительных ассоциаций) — между 45 и 51° с.ш. и к западу от 11° в.д.

**VIII.** Перигляциальная лесостепь.

**VIIIa.** Перигляциальная лесостепь (северный вариант) — сочетание сосново-березовых лесов и злаково-попынных степей — между 45 и 51° с.ш. и к востоку от 11° в.д.

**VIIIb.** Перигляциальная лесостепь (южный вариант) — сочетание участков сосновых лесов и разнотравно-попынных степей — между 43 и 47° с.ш.

**IX.** Перигляциальные сосновые леса — Карпатская горная область.

**X.** Перигляциальная степь (попынно-злаковые степи с участием сосново-березовых лесов) — между 42 и 43° с.ш.

## Средиземноморская провинция

### XI. Лесостепь.

**XIa.** Сочетание хвойно-широколиственных лесов и злаково-разнотравных степей — Пиренейский полуостров.

**XIb.** Сочетание хвойно-широколиственных лесов и злаково-попынных и попынно-маревых степей — север Апеннинского полуострова и Дунайская низменность.

### XII. Леса Средиземноморья.

**XIIa.** Широколиственные леса (*Acer*, *Quercus*, *Ulmus*) с вечнозелеными элементами и с участками злаково-попынных степей — юг Апеннинского полуострова, юго-западная часть Балканского полуострова.

**XIIb.** Хвойно-широколиственные леса с участками злаково-попынных степей — центральная и восточная области Балканского полуострова.

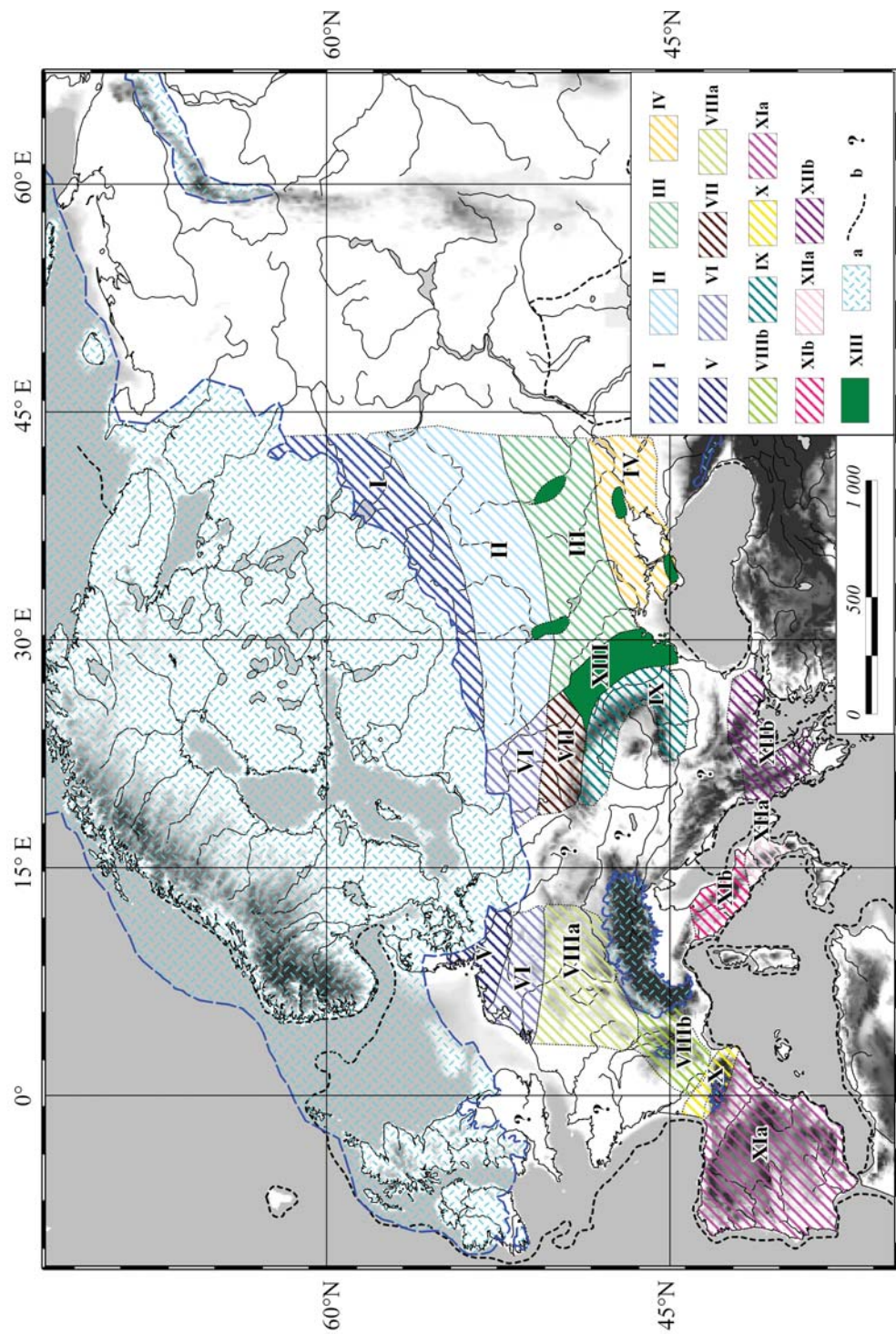
**XIII.** Рефугиумы лесной растительности (березово-сосновые и еловые леса с участием широколиственных пород), приуроченные к долинам крупных рек, возвышенностям и горным системам Европы.

Таким образом, были реконструированы тринадцать типов (восемнадцать подтипов) растительности, принадлежащих трем флористическим провинциям. Дифференциация растительного покрова на Восточно-Европейскую, Западно-Европейскую и Средиземноморскую провинции явилась, вероятно, следствием усиления континентальности климата. Палеофитоценозы на востоке Европы формировались в более континентальных условиях. Отмечается экспансия арктических и северо-таежных видов на юг – юго-восток вплоть до 47° с.ш. Ареалы степных растений расширились на север – северо-запад до 62° с.ш. В максимум поздневалдайского оледенения произошла деструкция лесной зоны, перестройка ранее существовавших растительных зон, особенно севернее 50–54° с.ш. Различия между основными типами растительности были сглаженными, а существовавшие в это время ландшафты не имеют аналогов в современном растительном покрове. Центры биоразнообразия были приурочены к возвышенностям, горным системам, крупным речным долинам. Эти территории играли роль рефугиумов лесной растительности в ледниковое время.

В результате анализа новых палинологических данных и применения к этим данным многомерного анализа получена более детальная и реалистичная картина растительности Европы, особенно Западной Европы и Средиземноморья, по сравнению с проведенными ранее реконструкциями (Гричук, 1982; Zagwijn, 1992; Adams, Faure, 1997; Prentice *et al.*, 2000).

Для территории Русской равнины выполненные построения в целом совпадают с картой поздневалдайской растительности, построенной В.П. Гричуком (Гричук, 2002). Однако новые данные позволили нам выделить большее количество лесных рефугиумов, а также область с перигляциально-лесостепным типом растительности (между 49 и 53° с.ш.). Это стало возможным благодаря привлечению большого количества новых материалов.







## Summary

Three vegetation domains were distinguished for the LGM: East-European, West-European and the Mediterranean.

Continental climatic conditions, reflected in the vegetation structure, increased from the west to the east. Subarctic and steppe vegetation occurred almost everywhere. Arctic and northern-taiga species expanded to the south – southeast up to 47°N. Steppe plants distributed to north – north-western Europe up to 62°N. During the LGM forested areas disappeared and a reorganization of vegetation zones occurred, especially northward of 54°N. Differences between the vegetation domains decreased. Territories in which variable local habitats occur showed a high amount of flora diversity and are associated with uplands, mountain systems and river valleys. These areas played a role in glacial times as refuge areas.

**Рис. 5.13.** Растительность в период максимальной стадии последнего оледенения: I — кустарничковая тундра; II — перигляциальная тундро-лесостепь; III — перигляциальная лесостепь; IV — перигляциальная степь; V — перигляциальная кустарниковая тундра; VI — перигляциальная лесотундра; VII — перигляциальные разреженные леса; VIIa — перигляциальная лесостепь (северный вариант); VIIb — перигляциальная лесостепь (южный вариант); IX — перигляциальные сосновые леса; X — перигляциальная степь; XIa — сочетание хвойно-широколиственных лесов и злаково-разнотравных степей; XIb — сочетание хвойно-широколиственных лесов и злаково-попынных и попынно-маревых степей; XIIa — широколиственные леса в сочетании с участками злаково-попынных степей; XIIb — хвойно-широколиственные леса с участками злаково-попынных степей; XIII — рефугиумы лесной растительности; a — ледниковый покров; b — граница суши; ? — отсутствие данных.

**Fig. 5.13.** Palaeovegetation during the LGM time: I — low shrub tundra; II — periglacial tundra – forest steppe; III — periglacial forest steppe; IV — periglacial steppe; V — periglacial shrub tundra; VI — periglacial forest-tundra; VII — periglacial light forest; VIIa — northern periglacial forest-steppe; VIIb — southern periglacial forest-steppe; IX — periglacial pine forest; X — periglacial steppe; XIa — The combination of coniferous-broadleaved forest and grass-herb steppes; XIb — the combination of coniferous-broadleaved forest and grass-wormwood and wormwood steppes—Chenopodiaceae family; XIIa — broadleaved forest with sports of grass-wormwood steppes; XIIb — coniferous-broadleaved forest with patches of grass-wormwood steppes; XIII — forest refugia; a — ice sheet; b — coast line; ? — the gaps of data.

## 5.2. Растительность в позднеледниковье (LGT)

(<17,0 – >=12,4 тыс. л. н.)

*А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

## 5.2. The vegetation during the Late Glacial transition (LGT)

(<17,0 – >=12.4 kyr BP)

*Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

Позднеледниковье (LGT) — время отступления ледникового покрова во второй половине последнего оледенения (позднего плейстоцена), включая стадильное похолодание раннего дриаса (Bos *et al.*, 2001). Климат в это время в Северном полушарии был холоднее современного, однако уже отмечался небольшой тренд к потеплению. Проведенные палеоклиматические реконструкции показывают, что отклонения январских температур от современных составляли в это время примерно  $-11$  –  $-7^{\circ}\text{C}$ , а отклонения июльских температур  $-2$  –  $-9^{\circ}\text{C}$  (Величко, Морозова, 1982; Kutbash *et al.*, 1998).

В перигляциальной зоне отложения позднеледниковья (<17 – >=12,4 тыс. л. н.) представлены осадками водно-ледникового происхождения, озерно-аллювиальными, озерно-болотными, песчаными и лёссово-почвенными образованиями (Лёсс III) (Величко, Морозова, 1972; Gozhik *et al.*, 2001).

К настоящему моменту были проведены реконструкции растительного покрова для отдельных территорий Европы, базирующиеся на палинологических данных (Норвегии, Ирландии, Голландии, Франции, Германии, Польши, Белоруссии, Эстонии, Латвии, Испании, Италии, Венгрии, Румынии, Молдовы, Украины, России и др.) (Гричук и др., 1969; Артющенко, 1970; Verburggen, 1979; Kolstrup, 1980; Величко и др., 1981; Болиховская, 1982; Веклич, 1982; Vandenberghe, Bohncke, 1985; Пашкевич, 1987; Bohncke *et al.*, 1988; Lotter, 1988; Pons, Reille, 1988a; Goslar *et al.*, 1991; Якушко и др., 1992; Beaulieu, Reille, 1992; Hoek, 1997; Turner, Goni, 1997; Кременецкий и др., 1998; Зерницкая и др., 2001; Pini, 2002; и др.).

Для интервала LGT проанализированы палинологические данные из 76 разрезов (272 образца), помещенных в базу данных PALEOFLORE (табл. 5.3).

Палеоботанические разрезы содержат 222 таксона флоры, из которых 79 видовых, 116 родовых и 38 определений до семейств. Тридцать шесть разрезов имеют радиоуглеродные даты, одиннадцать разрезов — рассчитанные возрастные характеристики. К сожалению, мы не располагаем представительным материалом для этого интервала для территорий центральной Европы и равнин западной Франции.

Анализ собранного палинологического материала и реконструкции палеорастительности для LGT проводились по ранее изложенной методике (см. разд. 2.4).

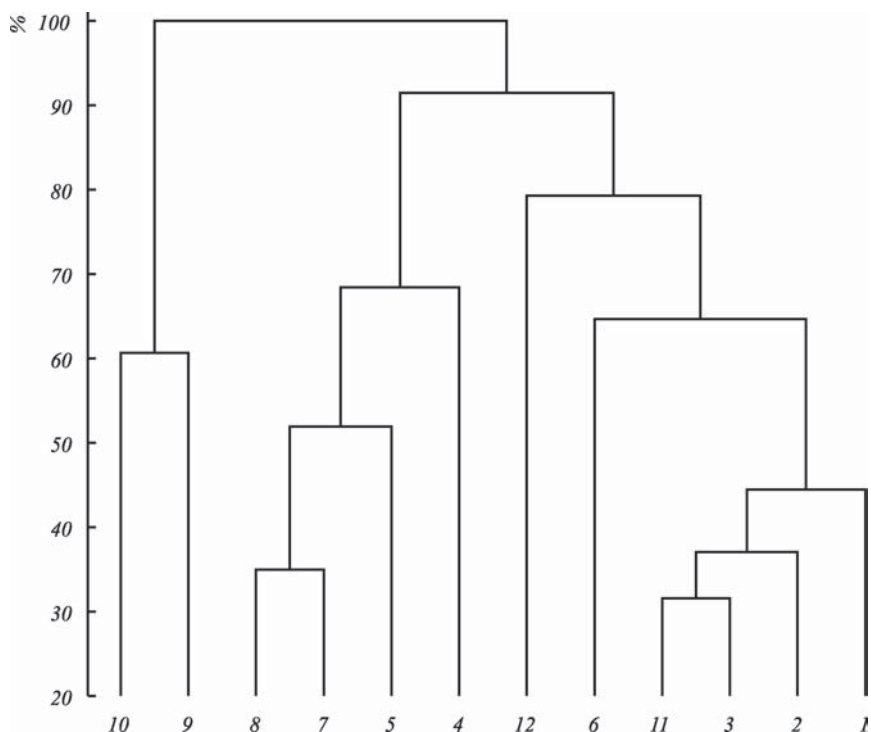
**Таблица 5.3.** Разрезы позднеледниковья с палинологическими характеристиками (<17 – >=12,4 тыс. л. н.)  
**Table 5.3.** The Late Glacial Transition pollen localities (<17 – >=12.4 kyr BP)

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
1	Meekelemeer	52.4	6.45	Относительные	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
2	Epe	50.34	5.97	14000±150, GrN-8509	Kolstrup, 1980
3	Ballybetagh	53.10	-6.25	12540±80, TO-238	EPD
4	Belle Lake	52.11	-7.03	Рассчитанные	EPD
5	Blomoy	60.32	4.53	Рассчитанные	EPD
6	Ballinloghig Lake	52.12	-10.18	13980±460, UB-2685	EPD
7	Spjallsjon	56.68	14.59	12540±140, LU-2511a	EPD
8	Tomtabaken	57.29	14.28	12450±130, LU-894; 12610±190, LU-893	EPD
9	Liastenmen	59.10	5.14	12640±160, T-6333a; 12780±210, Ua-479; 12630±130, T-6686a; 13275±220, Ua-477; 12720±130, T-6164a; 13240±210, Ua-478; 13000±170, T-6684; 12670±140, T-6165b; 13000±160, T-6333b	Paus, 1989
10	Noisel	51.32	4.47	12600±60, GrN-9594	Vandenberghе, Bohncke, 1985
11	La Grande Pile	47.73	6.50	13000; 15000	De Beaulieu, Reille, 1992
12	Usselo 1	52.11	6.51	12930±210, Ua-382; 12840±200, Ua-381; 12540±110, GrN-1104	Van Geel <i>et al.</i> , 1989; Hoek, 1997
13	Vinderhoutе-Kale	51.05	3.70	12650±70, GrN-5062	Verburggen, 1979
14	Тимоновка II	53.4	34.24	15110±530, JIV-358	Величко и др., 1981
15	Aptu Sinijarvi	59.08	29.19	Рассчитанные	EPD
16	Ситно	57.29	33.25	Относительные	Котлуков, 1972
17	Карачиж	53.25	34.30	Лёсс III	Серебряная, 1972
18	Араповичи	53.30	33.10	Лёсс III	Гричук и др., 1972
19	Фабрика I мая	56.35	37.12	13800	Семеновко и др., 1981
20	Копоса	57.20	31.15	Относительные	Гричук и др., 1969
21	Васильевка	46.40	33.10	Лёсс III	Веклич, 1982
22	Запорожье	47.47	35.15	Лёсс III	Веклич, 1982
23	Дворец	57.50	32.20	Относительные	Гричук и др., 1969
24	Вознесенье	61.05	35.15	Относительные	Гричук и др., 1969

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
25	Мезин	51.50	27.20	Лёсс III	Губонина, 1969
26	Лозовики	55.20	28.12	13739±854, IGSB-464	Зерницкая и др., 2001
27	Потеряево (700)	59.35	38.30	12420±150, ЛУ-1947	Гей и др., 2000
28	Чернихово	53.25	26.26	12680±110, VS-366	EPD
29	Navatgis	39.00	0.04	12665±150, Va-3077	EPD
30	Lac Saint Legeer	44.25	6.20	12520±360, Lu-963	EPD
31	Schussenquelle	48.3	8.45	13350, GrO-468	Lang, 1963
32	Meerfelder	50.45	6.40	Относительные	Litt, Steblich, 1999
33	Добраничевка	50.10	31.48	Лёсс III	Шевкоплас и др., 1981
34	Межирич	49.40	31.25	15245±1080, IC-900 B	Корниец и др., 1981
35	Елсеевичи	52.50	32.60	Лёсс III	Zeikson, 1986
36	Жданов	48.05	37.30	Лёсс III	Артюшенко, 1970
37	Приморское	46.05	30.25	Лёсс III	Артюшенко, 1970
38	Загороднее	49.40	36.25	Лёсс III	Артюшенко, 1970
39	Мионовка	46.30	35.20	Лёсс III	Артюшенко, 1970
40	Кузьяницкий лиман	46.40	30.50	Лёсс III	Артюшенко, 1970
41	Прилуки	50.20	32.30	Лёсс III	Артюшенко, 1970
42	Берислав	46.35	33.10	Лёсс III	Артюшенко, 1970
43	Кружановка	46.38	33.05	Лёсс III	Артюшенко, 1970
44	Колотовская балка	46.35	29.40	Лёсс III	Артюшенко, 1970
45	Котуй	51.2	31.1	Лёсс III	Веклич, 1982
46	Таромский овраг	48.25	35.00	Лёсс III	Веклич, 1982
47	Гаврилово II	51.24	40.01	14170±330, ЛУ-1658; 13560±200, ЛУ-1654; 13560±150, ЛУ-1659	Сприлонова, 1991
48	Зарвинос	55.10	25.00	16200±640	Кондратене и др., 1965
49	Нарочь	54.92	26.83	13110±70, Пп-654	Якушко и др., 1982
50	Lago Grande di Monticchio	40.56	15.60	Расчитанные	EPD
51	Khimaditis	40.37	21.35	Расчитанные	EPD
52	Ioannina	39.45	20.43	Расчитанные	EPD
53	Ximias	39.03	22.16	Расчитанные	EPD



№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
54	Побочное	51.45	52.30	13000±600, CS-208	Кременецкий и др., 1998
55	Lago de Ajo	38.60	-6.15	12610±90, BETA-9157; 1440±80, BETA-9740	EPD
56	Echets	45.67	4.89	15050±250, Ly-2060; 17320±250, Ly-766; 15260±290, Ly-2767	EPD
57	Laguna de la Roya	42.13	6.46	12940±60, CAMS-12618	EPD
58	Col des Lauzes	45.46	6.32	13060±270, Ly-1209; 13750±450, Ly-1210	EPD
59	Lac Long Inférieur	44.03	7.27	12510±370, Ly-1236; 13460±410, Ly-1253	EPD
60	Sanabria Marsh	42.06	6.44	12580±100, CAMS-15300; 12580±330, BETA-9162	EPD
61	Padul 3	37.00	-3.67	13200±150, Gif-6007; 15200±190, Gif-6008	Pons, Reille, 1988a
62	Clairveaux Petitlac	47.00	7.00	Относительные	Bohncke, pers. communic.
63	Lourdes	43.00	0.00	13480±140, GrN-8675; 15270±140, GrN-8510	Kolstrup, 1980
64	La Bouchet B5	44.89	3.67	15800±900, Gif-5942	Pons, Reille, 1988b
65	Lake Tseravinas	39.50	20.3	13530±130, OxA-966; 14930±150, OxA-4862; 15300±160, OxA-4863	Turner, 1997; Goni, 1997
66	Rotsee RL300	47.00	8.15	12580±170, C-791	Lotter, 1988
67	Rotsee RL305	47.00	8.15	13350±210, C-805; 13990±220, C-838; 14170±230, C-836	Lotter, 1988
68	Lac de Siguret	44.47	6.33	13190±260, Ly-712	EPD
69	Pian di Gembro	46.00	10.00	Рассчитанные	Pini, 2002
70	Lake Perespilno	52.00	23.20	Рассчитанные	Goslar <i>et al.</i> , 1999
71	Молодово V	48.30	26.45	17000±180, ГИН-62	Пашкевич, 1987
72	Молодово I	48.30	26.45	Лёсс III	Болиховская, Пашкевич, 1982
73	Орья	56.17	55.17	Относительные	Немова, 1978
74	Икса	62.75	39.00	Относительные	Деятова, 1969
75	Lake Steissling			Рассчитанные	Eusterhuus <i>et al.</i> , 2002
76	Froslev	55.00	07.00	Рассчитанные	Kolstrup, 1983



**Рис. 5.14.** Дендрограмма групп палиноспектров для LGT.

**Fig. 5.14.** Dendrogram for LGT pollen assemblages.

Многомерный анализ позволил выделить для позднеледникового времени 12 кластеров по палинологическим данным (рис. 5.14, табл. 5.4). Группы палиноспектров отражают доминирование различных растительных сообществ: кластер 1 — лесотундры с участками пионерной растительности; кластер 2 — кустарниковой тундры с участками лесотундры; кластер 3 — кустарниковой тундры; кластер 4 — перигляциальных сосновых лесов с участками полынно-разнотравных степных сообществ; кластер 5 — лесостепи (сосново-березовых лесов в сочетании с полынно-разнотравными степями); кластер 6 — перигляциальной сосново-березовой лесостепи с незначительным участием широколиственных пород; кластер 7 — полынно-злаковой степи; кластер 8 — полынно-маревой степи и луговой растительности с незначительными участками хвойно-широколиственных лесов; кластер 9 — лесостепи (комбинации сосново-еловых лесов, полынно-маревых и разнотравных степей); кластер 10 — лугов; кластер 11 — лесостепи (сочетание кедрово-пихтово-сосновых лесов и злаковых степей); кластер 12 — полынно-злаковой степи с небольшими участками сосново-широколиственных лесов.

На рис. 5.15 показано географическое положение местонахождений с палиноданными, отнесенных к выделенным кластерам.

Таблица 5.4. Характеристика кластеров по средним значениям ранжированных переменных для LGT  
 Table 5.4. Cluster characteristics in standard units (average value on the cluster) for LGT

Таксоны и жизненные формы	Кластеры												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Abies</i> (пихта)	0,00	0,00	0,04	0,00	0,11	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,31</b>
<i>Cedrus</i> (кедр)	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	<b>0,25</b>
Cupressaceae (кипарисовые)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00
<i>Juniperus</i> (можжевельник)	0,10	<b>0,52</b>	0,19	0,00	0,02	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,01
<i>Picea</i> (ель)	0,01	0,00	0,00	0,06	<b>0,42</b>	0,00	<b>0,30</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pinus</i> (сосна)	0,12	0,00	0,20	0,22	<b>0,47</b>	0,66	<b>0,56</b>	0,01	0,01	0,01	<b>0,45</b>	0,12	
<i>Taxus</i> (тис)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,05	0,03
<i>Ascer</i> (клен)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,16
<i>Alnus</i> (ольха)	0,04	0,00	0,01	<b>0,26</b>	0,20	0,00	0,31	0,21	0,01	0,01	0,01	0,01	0,03
<i>Alnus fruticosa</i> (ольха кустарниковая)	0,00	0,00	0,00	0,06	<b>0,20</b>	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
<i>Betula</i> sect. <i>Albae</i> (береза древовидная)	<b>0,45</b>	0,13	0,18	0,06	<b>0,49</b>	0,29	0,25	0,00	0,01	0,01	0,06	0,02	
<i>Betula nana</i> (береза карликовая)	0,15	0,00	0,00	0,06	<b>0,44</b>	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	
<i>Vixtus</i> (самшит)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,00	0,06	
<i>Sarpinus</i> (граб)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,03	<b>0,36</b>	
<i>Castanea</i> (каштан)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	<b>0,25</b>	
<i>Corylus</i> (лещина)	0,02	0,00	0,02	0,00	<b>0,28</b>	0,00	0,14	0,13	0,03	0,00	0,13	0,04	
<i>Fagus</i> (бук)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,20	0,00	0,00	0,00	0,03	
<i>Frangula</i> (жостер)	0,05	0,00	0,17	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,00	0,01	
<i>Hipporhaë rhamnoides</i> (облепиха)	0,06	0,00	<b>0,24</b>	0,00	0,01	0,60	0,00	0,00	0,08	0,00	0,21	0,05	
<i>Ilex</i> (падуб)	0,00	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,01	
<i>Pistacia</i> (финташка)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	<b>0,28</b>	

Таксоны и жизненные формы	Кластеры												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Populus tremula</i> (осина)	0,05	0,00	<b>0,17</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Quercus</i> (дуб)	0,01	0,00	0,05	0,00	0,04	0,01	0,08	<b>0,21</b>	0,01	0,00	0,03	<b>0,30</b>	0,00
<i>Salix</i> (ива)	<b>0,49</b>	0,13	0,08	0,01	0,03	0,00	0,05	0,02	0,02	0,00	0,03	0,00	0,00
<i>Tilia</i> (липа)	0,00	0,00	0,03	0,00	0,05	0,00	<b>0,40</b>	<b>0,21</b>	0,09	0,00	0,01	0,05	0,00
<i>Ulmus</i> (вяз)	0,01	0,00	0,01	0,00	<b>0,11</b>	0,00	0,00	<b>0,13</b>	0,01	0,00	0,13	0,05	0,00
<i>Viburnum</i> (калина)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,10</b>	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Alismataceae (частуховые)	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,00	0,25	0,00
Ариaceae (зонтичные)	0,29	0,00	<b>0,36</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,24	0,28	0,00
<i>Artemia</i> (армерия)	0,08	0,00	<b>0,42</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,02	0,00
Brassicaceae (крестоцветные)	0,03	0,15	0,15	0,00	0,08	0,02	0,01	0,00	0,05	0,03	0,18	0,11	0,00
Sampanulaceae (колокольчиковые)	0,00	<b>0,50</b>	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,05	0,10	0,00
Сагуорфyllaceae (гвоздичные)	0,17	0,08	<b>0,45</b>	0,00	0,02	0,00	0,05	0,00	0,03	0,03	0,23	0,12	0,00
Chenopodiaceae (маревые)	0,03	0,00	0,10	0,00	0,19	0,00	0,27	<b>0,55</b>	0,07	0,01	0,06	<b>0,43</b>	0,00
Compositae (сложноцветные)	0,02	0,00	0,00	0,00	<b>0,26</b>	0,03	0,01	0,00	0,01	0,03	0,00	0,00	0,00
Asteraceae (астровые)	0,01	0,02	0,19	0,00	0,01	0,00	0,30	<b>0,46</b>	0,01	0,00	0,19	<b>0,41</b>	0,00
Cichoriaceae (пикориевые)	0,10	<b>0,38</b>	0,02	0,00	0,00	0,00	<b>0,35</b>	0,14	0,00	0,00	0,23	0,31	0,00
<i>Artemisia</i> (полынь)	0,18	0,02	<b>0,36</b>	0,00	0,33	0,12	<b>0,43</b>	0,28	0,01	0,01	<b>0,42</b>	<b>0,41</b>	0,00
<i>Centaurea</i> (василек)	0,02	0,15	0,07	0,00	0,00	0,02	<b>0,22</b>	0,00	0,00	0,00	0,17	0,18	0,00
<i>Convolvulus</i> (вьюнок)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	<b>0,25</b>	0,13	0,14	0,00
Сурегaceae (осоковые)	<b>0,17</b>	<b>0,15</b>	0,03	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,13	<b>0,21</b>	0,00
Dipsacaceae (ворсянковые)	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	<b>0,22</b>	0,00	0,00	0,08	0,14	<b>0,22</b>	0,00
<i>Scabiosa</i> (скабиоза)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,50</b>	0,00
<i>Ephedra</i> (эфедра)	0,01	0,00	<b>0,16</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	<b>0,17</b>	0,00	<b>0,34</b>	<b>0,56</b>	0,00
Egicaceae (вересковые)	<b>0,10</b>	0,03	<b>0,14</b>	0,00	<b>0,15</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,00	0,00
<i>Euphorbia</i> (молочай)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,13	<b>0,25</b>	0,00
Fabaceae (бобовые)	0,01	0,00	<b>0,22</b>	0,00	0,10	0,00	0,03	0,03	0,00	0,06	0,13	0,09	0,00



Таксоны и жизненные формы	Кластеры											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Helianthemum</i> (солнцезвет)	<b>0,22</b>	0,00	<b>0,40</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,07
Lamiaceae (яснотковые)	0,08	0,00	<b>0,21</b>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,01
Liliaceae (лилейные)	0,00	0,00	<b>0,28</b>	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,19	0,11
<i>Muriophyllum</i> (перистолистник)	0,09	<b>0,17</b>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,33</b>
<i>Lotus</i> (лотос)	0,08	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Nymphaea</i> (кувшинка)	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,32</b>
<i>Plantago</i> (подорожник)	0,04	<b>0,56</b>	0,18	0,00	0,01	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	<b>0,27</b>	0,10
Rosaceae (злаковые)	<b>0,38</b>	<b>0,65</b>	<b>0,29</b>	0,00	0,14	0,05	0,12	0,14	0,03	0,00	0,43	<b>0,69</b>
Polemoniaceae (сныхоховые)	0,08	<b>0,48</b>	0,05	0,00	0,08	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,06
Polygonaceae (гречишные)	0,05	0,00	0,07	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	0,07	0,02	0,02	<b>0,60</b>
<i>Rumex acetosa</i> (щавель обыкновенный)	<b>0,22</b>	<b>0,59</b>	0,21	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,02
<i>Potamogeton</i> (рдест)	0,18	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Primulaceae (первоцветные)	0,00	0,00	0,17	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,25</b>
Ranunculaceae (логиковые)	0,02	0,00	<b>0,28</b>	0,00	0,05	0,00	0,03	0,00	0,08	0,03	0,01	<b>0,42</b>
<i>Thalictrum</i> (вакцилистник)	<b>0,37</b>	0,10	<b>0,66</b>	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00
Rosaceae (розовые)	<b>0,19</b>	0,00	<b>0,55</b>	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,12	0,06	0,00	0,04
<i>Dryas octopetala</i> (триада восьмилепестковая)	<b>0,13</b>	<b>0,50</b>	0,05	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,04
Rubiaceae (мареновые)	0,05	0,00	0,10	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,06
Saxifragaceae (камельомковые)	0,11	<b>0,25</b>	<b>0,39</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,13	<b>0,23</b>	<b>0,41</b>
<i>Sparganium</i> (ежеголовник)	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
<i>Typha</i> (рогоз)	<b>0,28</b>	<b>0,29</b>	0,02	0,00	0,02	0,00	0,04	0,00	0,01	0,00	0,13	<b>0,26</b>
<i>Urtica</i> (крапива)	0,21	0,00	0,03	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,25</b>	<b>0,39</b>
<i>Verbascum</i> (коровяк)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,25</b>

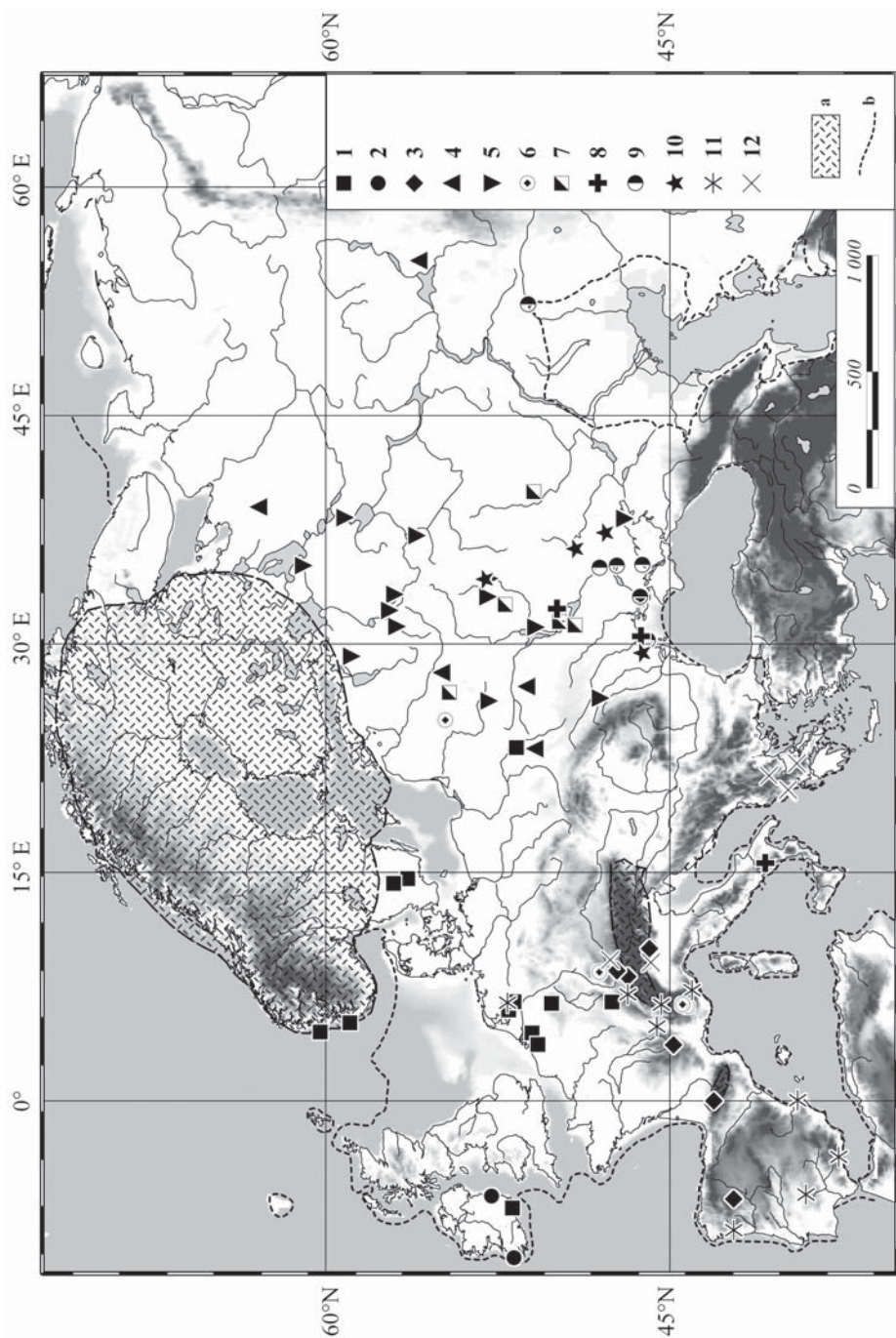
Таксоны и жизненные формы	Кластеры											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Botrychium</i> (ужовник)	0,00	<b>0,43</b>	0,01	0,00	<b>0,21</b>	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
Вгyales (зеленые мхи)	0,06	0,00	0,00	0,00	<b>0,42</b>	0,00	0,18	0,00	0,00	0,01	0,13	0,00
<i>Huperzia selago</i> (баранец обыкновенный)	<b>0,13</b>	<b>0,50</b>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Lycopodium</i> (плаун)	0,05	0,00	0,00	0,00	<b>0,20</b>	0,00	<b>0,22</b>	0,01	0,00	0,00	0,13	0,01
<i>Ophoglossum</i> (гроздовник)	0,00	<b>0,50</b>	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16
Polypodiaceae (многоножковые)	0,10	<b>0,61</b>	0,02	0,00	0,09	0,00	0,04	0,00	0,02	0,00	0,00	0,08
<i>Selaginella selaginoides</i> (плаунок плауновидный)	<b>0,23</b>	0,00	<b>0,20</b>	<b>0,10</b>	<b>0,10</b>	0,00	<b>0,08</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Sphagnum</i> (сфагнум)	<b>0,14</b>	<b>0,50</b>	0,00	0,00	<b>0,40</b>	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01

Разрезы, отнесенные к разным кластерам, располагаются следующим образом на территории Европы: разрезы, отнесенные к кластерам 1 и 2, расположены в основном в Западной Европе, севернее 47° с.ш.; южнее находятся разрезы, отнесенные к кластерам 6, 3 и 11; разрезы кластера 12 расположены на территории Греции; разрезы кластеров 4, 5 и 7 локализируются на севере и в центре Русской равнины; разрезы, отнесенные к кластерам 8, 9 и 10, приурочены к южным районам Восточной Европы.

Географическое положение разрезов, принадлежащих различным кластерам, наглядно показывает, что в течение LGT растительные сообщества Западной Европы значительно отличались от растительности Восточной Европы и Средиземноморья.

Тундровые и лесотундровые растительные группировки были еще широко распространены в позднеледниковье и встречались на тех же широтах, что и в максимум оледенения — к северу от 48–49° с.ш. на территории Русской равнины и севернее 53° с.ш. в Западной Европе. К северу от 52–53° с.ш. встречено максимальное количество пыльцы представителей тундровых и лесотундровых ценозов с *Betula nana*, *Alnus fruticosa*, *Salix*, *Ericaceae*, *Empetrum*, *Cyperaceae*, *Selaginella selaginoides*, *Huperzia selago*, *Sphagnum* (рис. 5.16–5.18).

В течение LGT южная граница распространения пыльцы *Alnus fruticosa* и *Betula nana* на территории Русской равнины смещалась на север на ~6° по сравнению со временем максимального распространения оледенения. Ареал *Selaginella selaginoides* фактически не менялся. Пыльца *Armeria* встречена в разрезах, расположенных в предгорьях Пиренеев и Пинд, в горных областях Пиренейского полуострова (на высотах более 1000 м).



**Рис. 5.15.** Географическое распространение разрезов LGT, относящихся к 12 кластерам. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.15.** The geographical distribution of LGT pollen localities belonged to 12 clusters: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

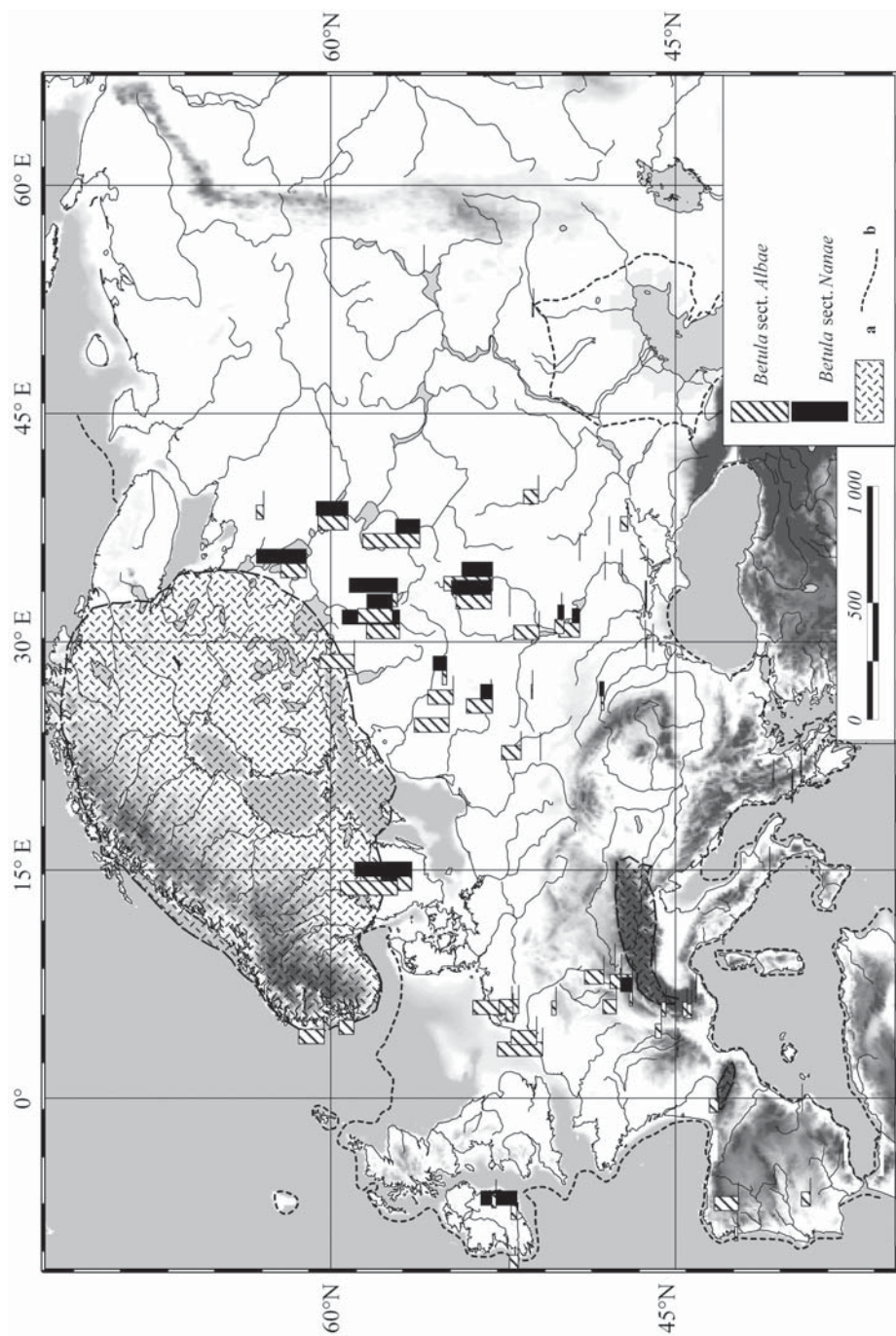
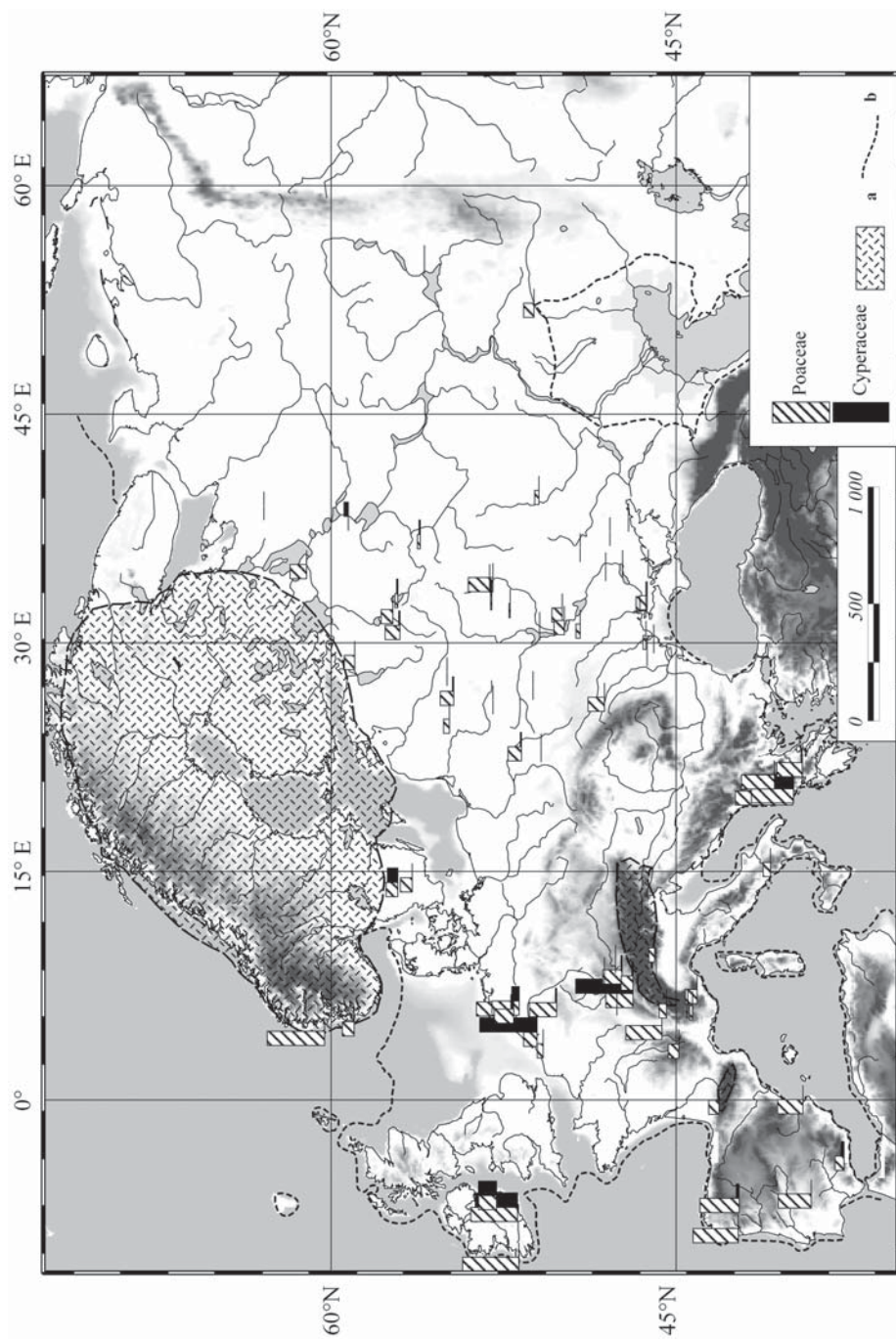


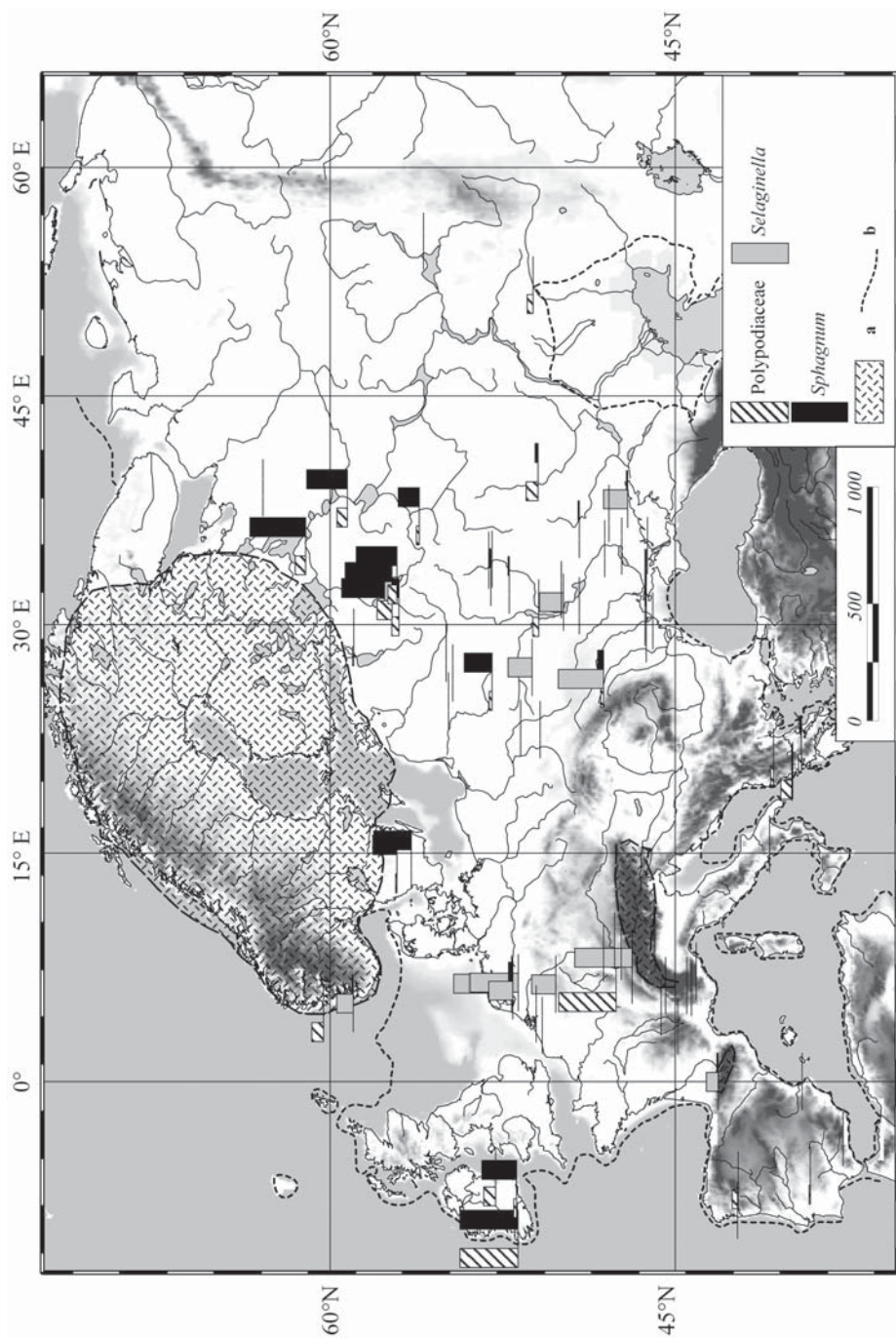
Рис. 5.16. Находки пыльцы *Betula* в разрезах LGT.

Fig 5.16. *Betula* pollen from LGT localities.





**Рис. 5.17.** Находки пыльцы Poaceae и Cyperaceae в разрезах LGT.  
**Fig. 5.17.** Poaceae and Cyperaceae pollen from LGT localities.



**Рис. 5.18.** Находки спор *Selaginella*, *Sphagnum* и *Polyodiaceae* в разрезах LGT.  
**Fig. 5.18.** *Selaginella*, *Sphagnum*, and *Polyodiaceae* spores from LGT localities.

Таким образом, область широкого участия растительных ассоциаций тундры и лесотундры в позднеледниковье располагалась севернее 53° с.ш. в Западной Европе и севернее 56–57° с.ш. в Восточной Европе. К югу доля участия тундровых и лесотундровых ценозов заметно сокращается, встречаясь лишь в горных областях и по долинам рек, что, вероятно, связано с развитием крупных речных меандр в позднеледниковье и с формированием в долинах озерно-болотных и старичных отложений (Панин и др., 2001; Sidorchuk *et al.*, 2001).

Степные фитоценозы в исследуемый интервал времени были еще широко представлены по всей территории Европы. Во второй половине оледенения эфедра произрастала в основном в южных районах Европы (южнее 51° с.ш. — на территории Восточной Европы и южнее 48° с.ш. — в Западной Европе) (рис. 5.19). На севере Русской равнины отмечены единичные находки пыльцы *Ephedra* и *Eurotia ceratiodes* вплоть до 62° с.ш.

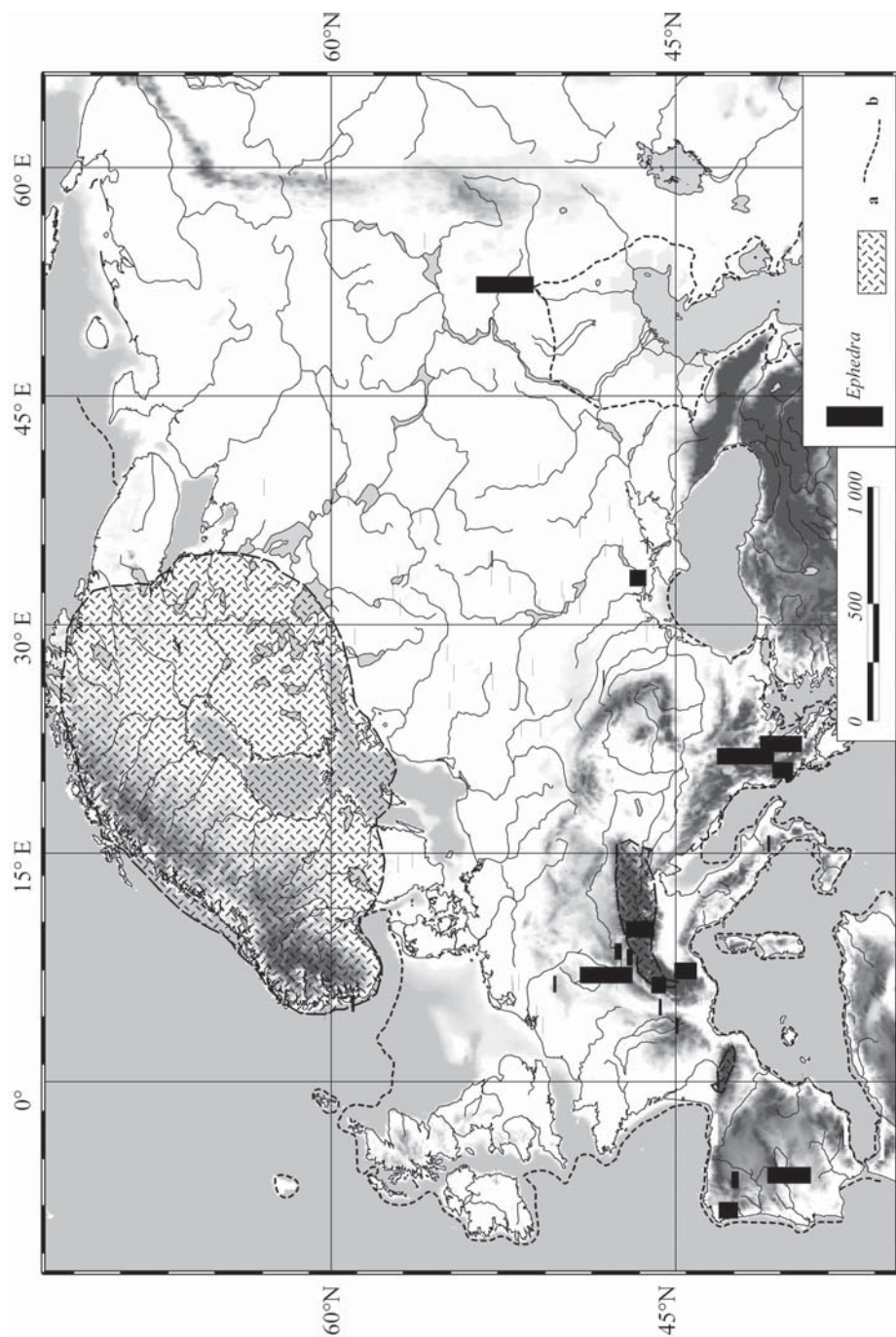
Пыльца *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae* и *Helianthemum* была широко представлена в разрезах всей территории Европы (рис. 5.17, 5.20, 5.21). В Западной Европе спектры со значительным количеством пыльцы полыни, зонтичных и злаков расположены к северу вплоть до 60° с.ш., что указывает на заметную аридизацию климата на северо-западе Европы. Максимальное количество пыльцы *Ephedra*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae* приурочено к разрезам, расположенным в центральных и южных областях Европы, а пыльцы *Chenopodiaceae* — к разрезам Восточной Европы и Средиземноморья. Пыльца *Rubiaceae*, *Ranunculaceae*, *Ariaceae*, *Armeria* обнаружена в основном в разрезах западных областей Европы (рис. 5.22, 5.23). В позднеледниковье ареал *Centaurea* расширялся из южных областей Европы на север до 47–51° с.ш. По сравнению с LGM также расширяется на север до 58–59° с.ш. ареал *Plantago*, *Typha*, *Nymphaeaceae*.

Разрезы, палиноспектры которых характеризуются преобладанием степных и лугово-степных видов, расположены в основном южнее 47–51° с.ш. В центральных областях Западной Европы луговые ассоциации достигали большего распространения по сравнению с Восточной Европой и Средиземноморьем. Степные ценозы доминировали в Западной и Центральной Европе южнее 47° с.ш., а в Восточной Европе — южнее 51° с.ш. Полупустынные ландшафты реконструируются лишь к востоку от 43° в.д. (Поволжье).

В LGT лесные спектры были выявлены в основном для разрезов, расположенных в горных областях (на Пиренейском и Апеннинском полуостровах, в Альпах, в Пиндах, Карпатах, в Крыму), а также на юге Подольской и на Ошмянской возвышенностях.

Сосна и береза оставались главными лесообразующими породами по всей территории Европы. Высокое содержание пыльцы березы в спектрах выявлено в разрезах, расположенных севернее 47° с.ш. По сравнению с максимумом оледенения береза фактически исчезает в южных областях Центральной Европы.





**Рис. 5.19.** Находки пыльцы *Ephedra* в разрезе LGT. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
**Fig. 5.19.** *Ephedra* pollen from LGT localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.





Рис. 5.20. Пыльца *Armeria* и *Artemisia* в разрезах LGT.

Fig. 5.20. *Armeria* and *Artemisia* pollen from LGT localities.

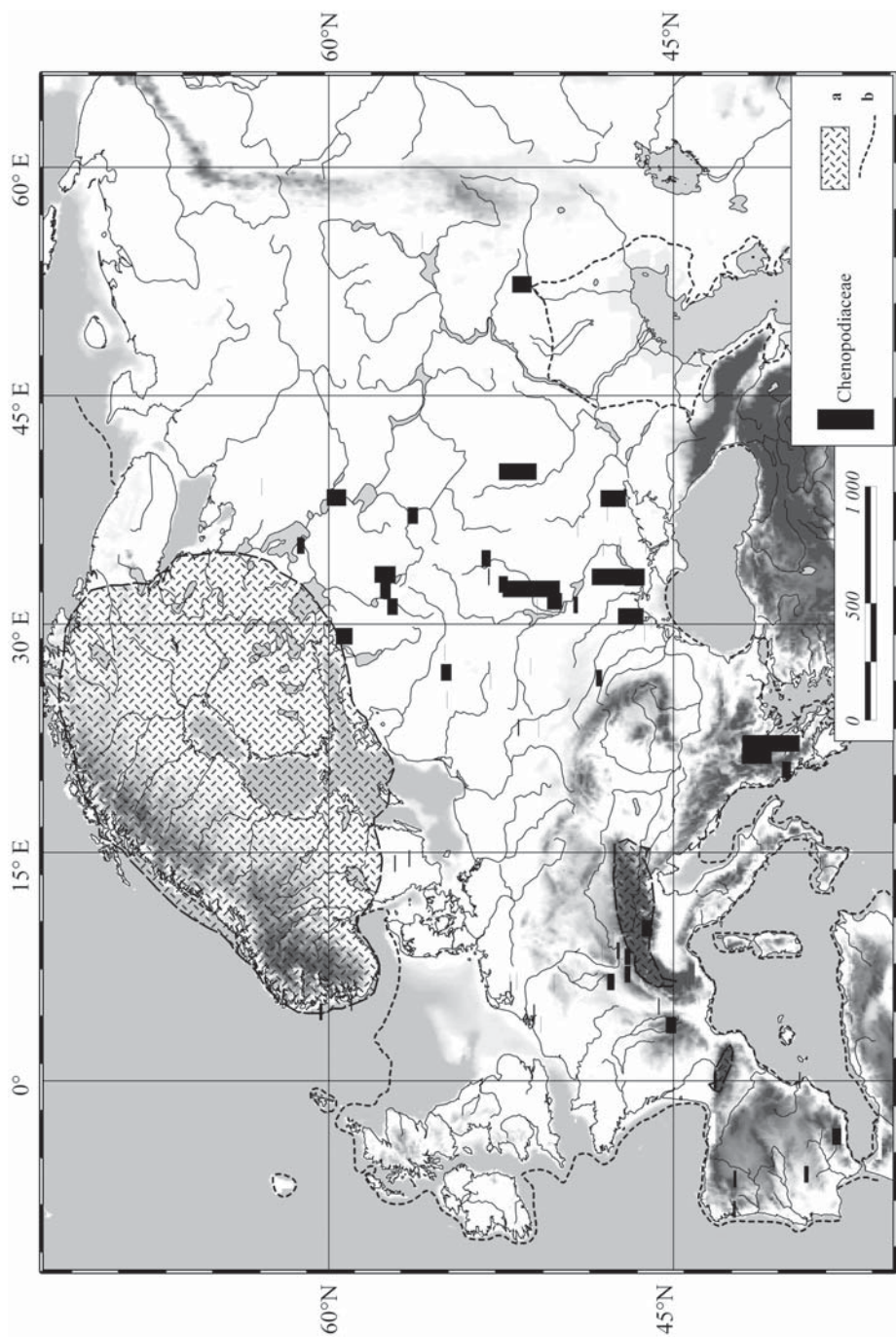


Рис. 5.21. Находки пыльцы Chenopodiaceae в разрезах LGT.

Fig. 5.21. Chenopodiaceae pollen from LGT localities.



Рис. 5.22. Находки пыльцы Ericales, *Helianthemum*, Apiaceae и *Plantago* в разрезах LGT.  
 Fig. 5.22. Ericales, *Helianthemum*, Apiaceae, and *Plantago* pollen from LGT localities.



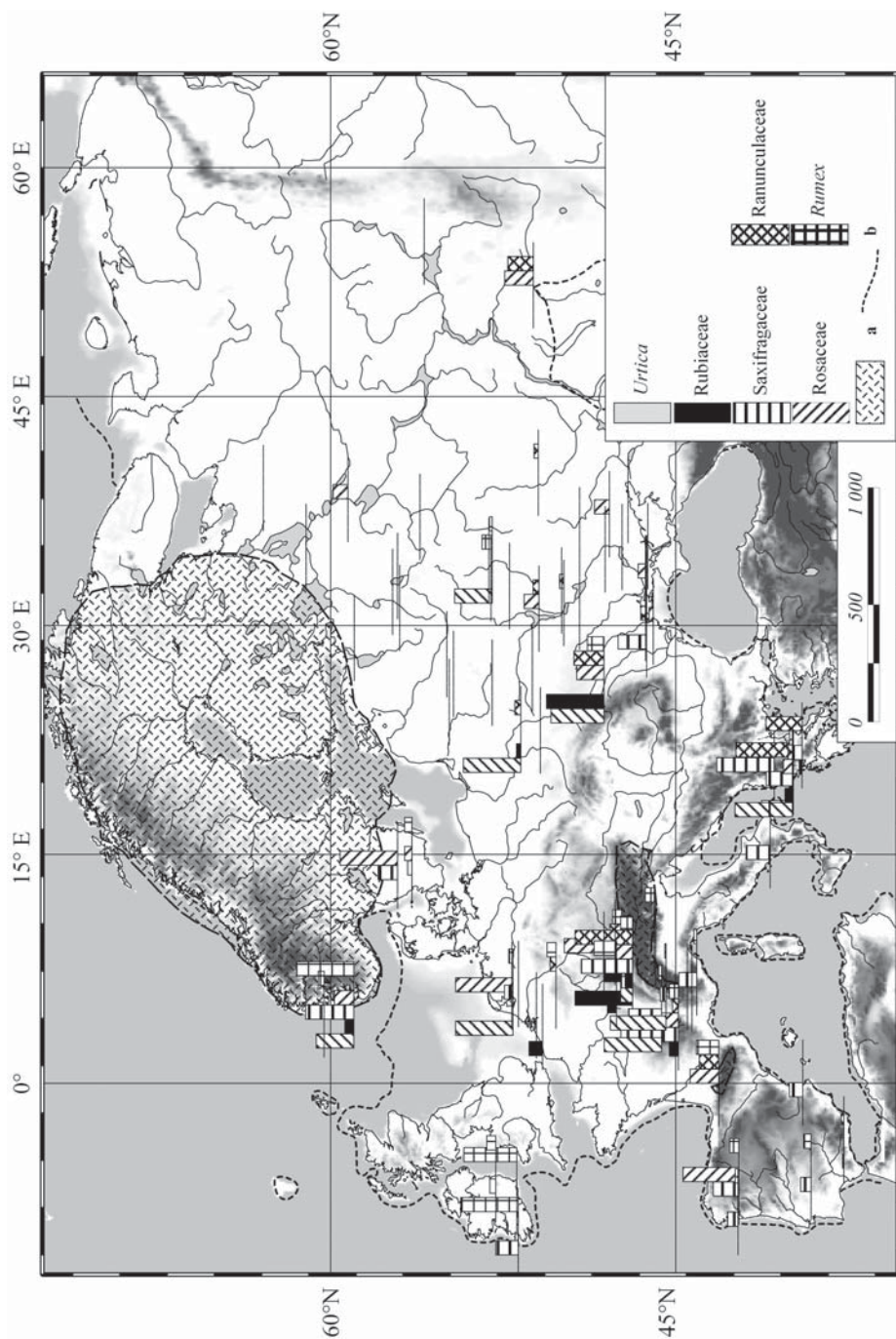


Рис. 5.23. Находки пыльцы *Urtica*, Rubiaceae, Saxifragaceae, Rosaceae, Ranunculaceae и *Rumex* в разрезах LGT.  
 Fig. 5.23. *Urtica*, Rubiaceae, Saxifragaceae, Rosaceae, Ranunculaceae, and *Rumex* pollen from LGT localities.



Ареалы *Hippophaë rhämnoïdes* и *Juniperus* расширяются к северу Западной Европы, достигая Скандинавии. На Русской равнине находки пыльцы этих пород практически отсутствуют (рис. 5.24).

На Русской равнине ель входит в состав лесотундровых, северо-таежных и лесостепных ценозов севернее 51° с.ш. В это время *Picea* не отмечена на юге Апеннинского полуострова и в северном Причерноморье, где она была распространена в LGM. В Западной Европе пыльца *Picea* обнаружена в предгорьях Вогезов и на юге Скандинавского полуострова. Возможно, пыльца ели на севере Скандинавского полуострова является переотложенной (Birks, 2003). Однако существует мнение, что на юго-западе Швеции существовал рефугиум ели (Petit, 2003).

*Abies* и *Pinus* sect. *Cembrae* в позднеледниковье расширяли свои ареалы. Пыльцевые зерна *Pinus* sect. *Cembrae* определены в разрезах, расположенных в предгорьях Альп, Вогезов, Карпат, в среднем течении Десны и в Приильменье, а пыльца *Abies* — в предгорьях Альп, Вогезов и долине Днепра. Так, в позднеледниковье таежная растительность начинает играть большую роль в составе лесотундровой растительности на севере и в центре Европы, проникает по долинам рек в лесостепную зону, однако не образует еще сплошного лесного пояса (рис. 5.25).

Широколиственные породы расширяли свои ареалы (рис. 5.26), постепенно расселяясь в предгорья Пиренеев (*Quercus*, *Corylus*), Альп, Вогезов, Центрального Массива (*Quercus*, *Ulmus*, *Corylus*, *Carpinus*), Карпат (*Quercus*, *Tilia*, *Carpinus*), а также по побережьям южных морей (*Ulmus*, *Acer*, *Tilia*, *Corylus*, *Fraxinus*), вдоль долин крупных рек, таких как Днепр, Десна, Дон. *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Carpinus* обнаружены только в низовьях Днепра. Нельзя, однако, полностью исключить вероятность переотложения пыльцы широколиственных пород на севере Русской равнины.

Таким образом, в позднеледниковье (<17 – >=12,4 тыс. л. н.) на территории Европы доминировали перигляциальные лесотундровые и лесостепные ландшафты. Детальный анализ палинологического материала позволил выделить двенадцать основных типов (семнадцать подтипов) растительности и три основные растительные провинции: Западно-Европейскую, Восточно-Европейскую и Средиземноморскую (рис. 5.27).

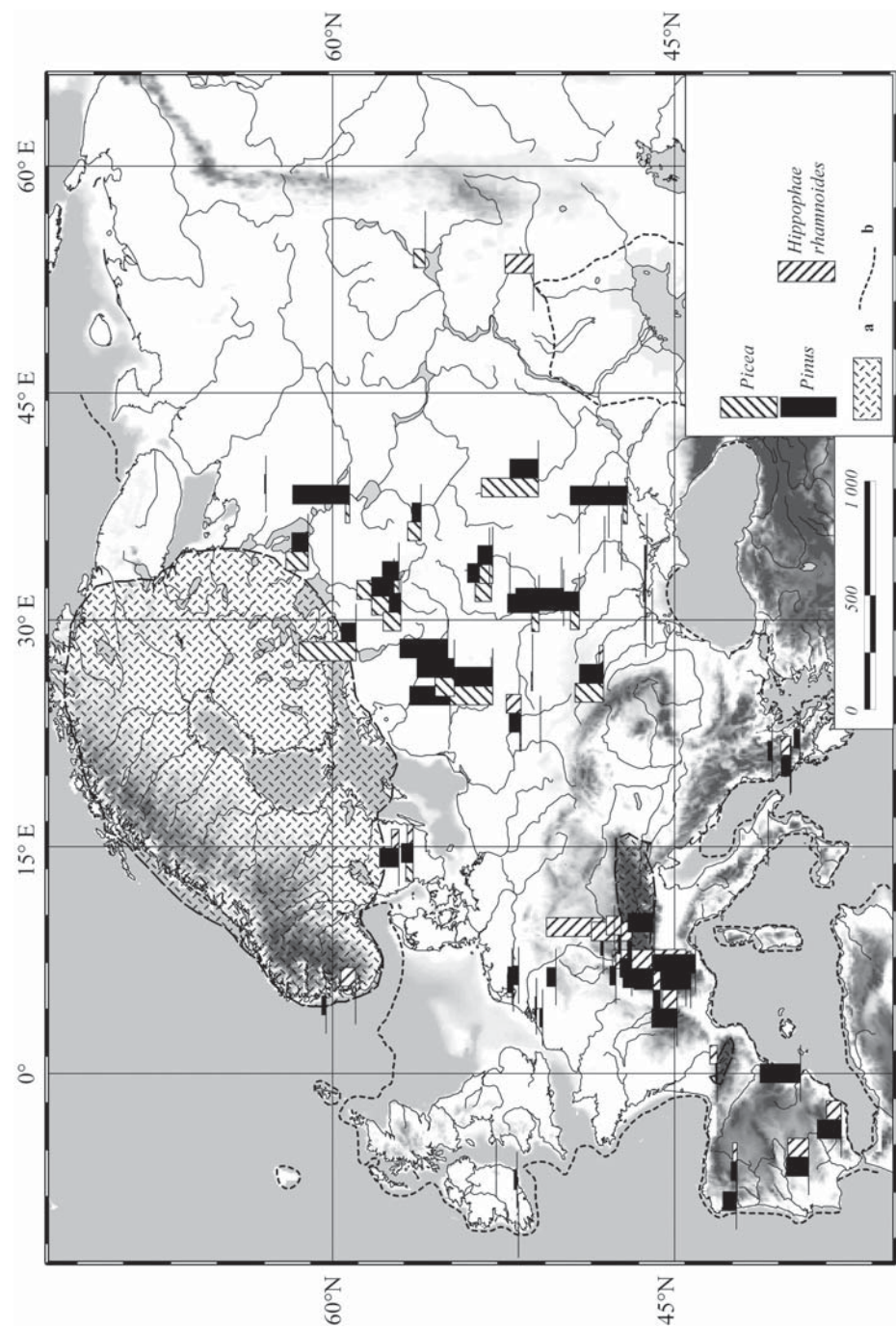
## Восточно-Европейская провинция

### I. Перигляциальная лесотундра.

**Ia.** Сочетание участков кустарниковых тундр, сосново-березового редколесья и тундростепной растительности — севернее 56° с.ш.

**Ib.** Разреженные сосново-березовые и сосново-еловые леса с участками тундровых и луговых ценозов — между 53 и 56° с.ш.

**II.** Перигляциальная лесостепь (сочетание полынно-маревых степей, участков разреженных сосново-березовых лесов и тундростепей) — между 49 и 53° с.ш.



**Рис. 5.24.** Находки пыльцы *Picea*, *Pinus* и *Hippophae rhamnoides* в разрезах LGT. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.24.** *Picea*, *Pinus*, and *Hippophae rhamnoides* pollen from LGT localities: а — ice-sheet and mountain glaciers, б — coast line.

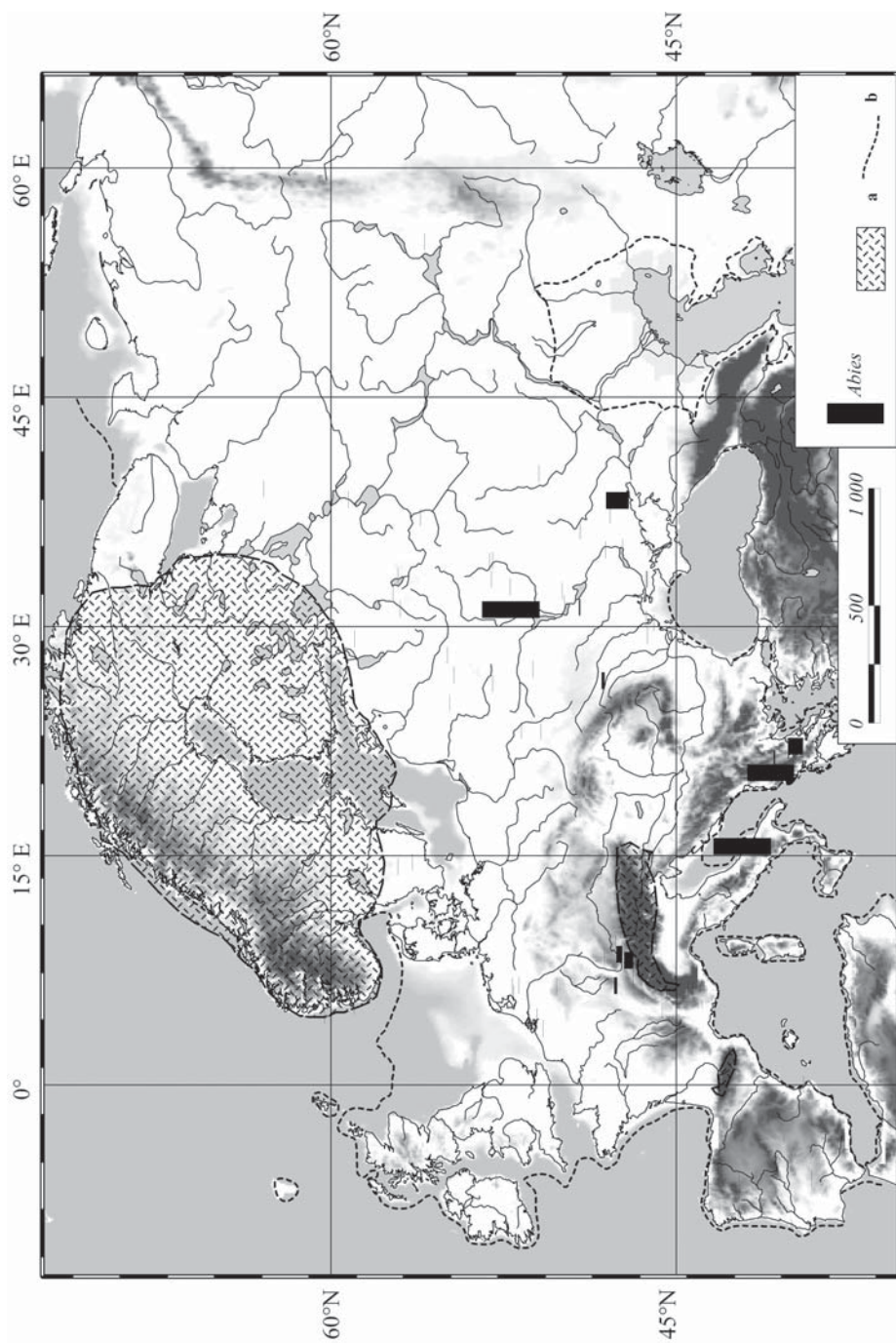


Рис. 5.25. Находки пыльцы *Abies* в разрезах LGT.  
 Fig. 5.25. *Abies* pollen from LGT localities.



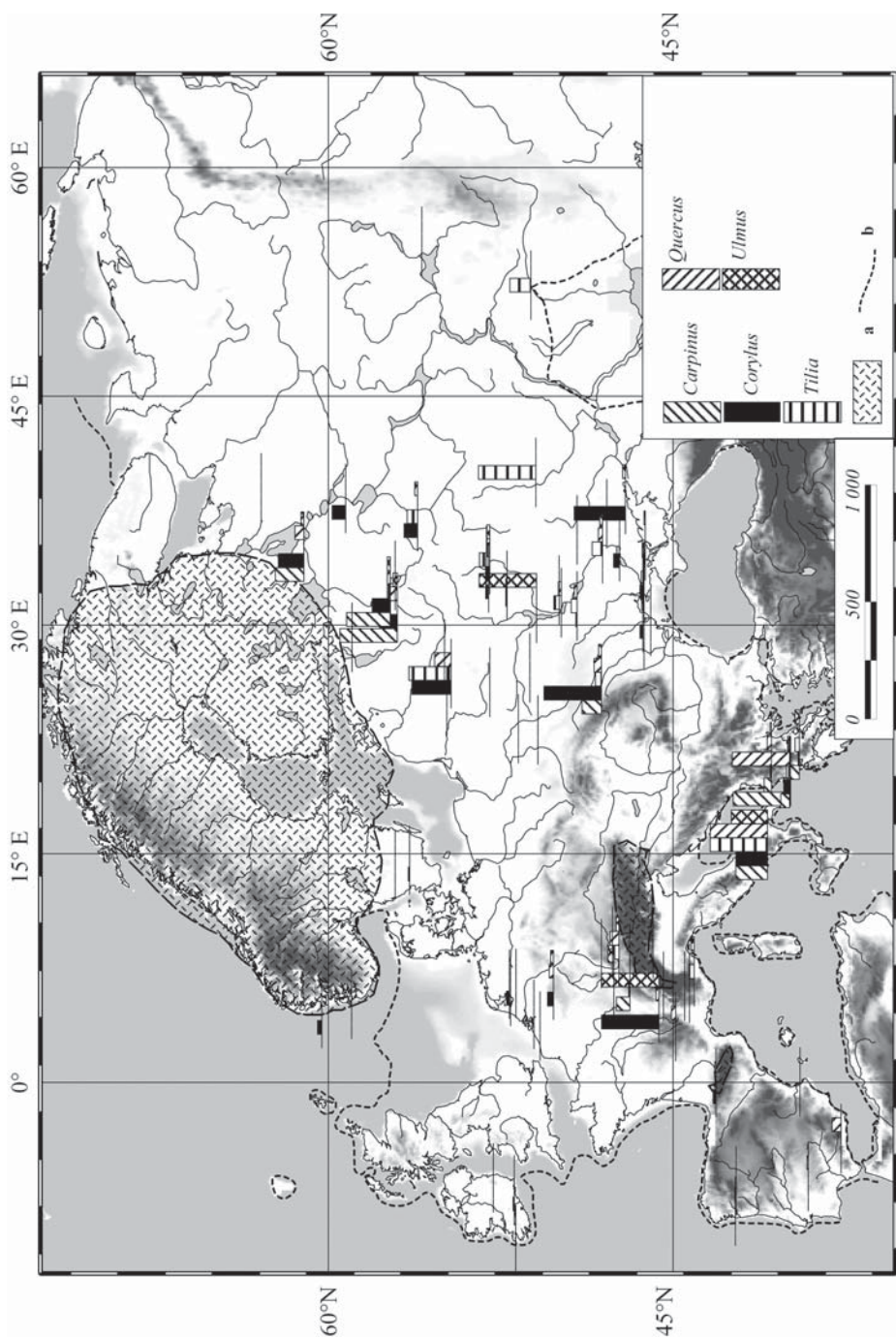


Рис. 5.2.6. Находки пыльцы *Carpinus*, *Corylus*, *Tilia*, *Quercus* и *Ulmus* в разрезах LGT.  
 Fig. 5.2.6. *Carpinus*, *Corylus*, *Tilia*, *Quercus*, and *Ulmus* pollen from LGT localities



III. Перигляциальная полынно-маревая степь с участием тундровых ценозов — между 45 и 49° с.ш.

IV. Перигляциальная полупустыня (сочетание полынно-маревых степей и полупустынь) — восточнее 43° в.д.

V. Перигляциальные леса Русской равнины: елово-сосновые — севернее 54° с.ш. и хвойно-широколиственные — южнее 54° с.ш.

### Западно-Европейская провинция

VI. Перигляциальная лесотундра (сочетание участков кустарниковых тундр с участием березы, ивы, можжевельника и сосново-березовых редколесий) — севернее 54° с.ш.

VII. Перигляциальная лесо-тундростепь (сочетание сосново-березовых редколесий, кустарниковых тундр и тундростепных растительных ассоциаций) — между 49 и 54° с.ш.

VIII. Перигляциальные разреженные сосновые леса с участием луговых и лугово-степных фитоценозов — между 45 и 49 с.ш. и западнее 11° в.д.

IX. Перигляциальная лесостепь (сочетание сосново-березовых горных лесов, полынно-маревых и злаково-разнотравных степей) — предгорья Пиренеев, Центрального Массива, между 45 и 43° с.ш.

X. Перигляциальные горные хвойные леса с участием широколиственных пород — Альпийско-Карпатская горная область.

### Средиземноморская провинция

XI. Средиземноморские ксерофитные леса.

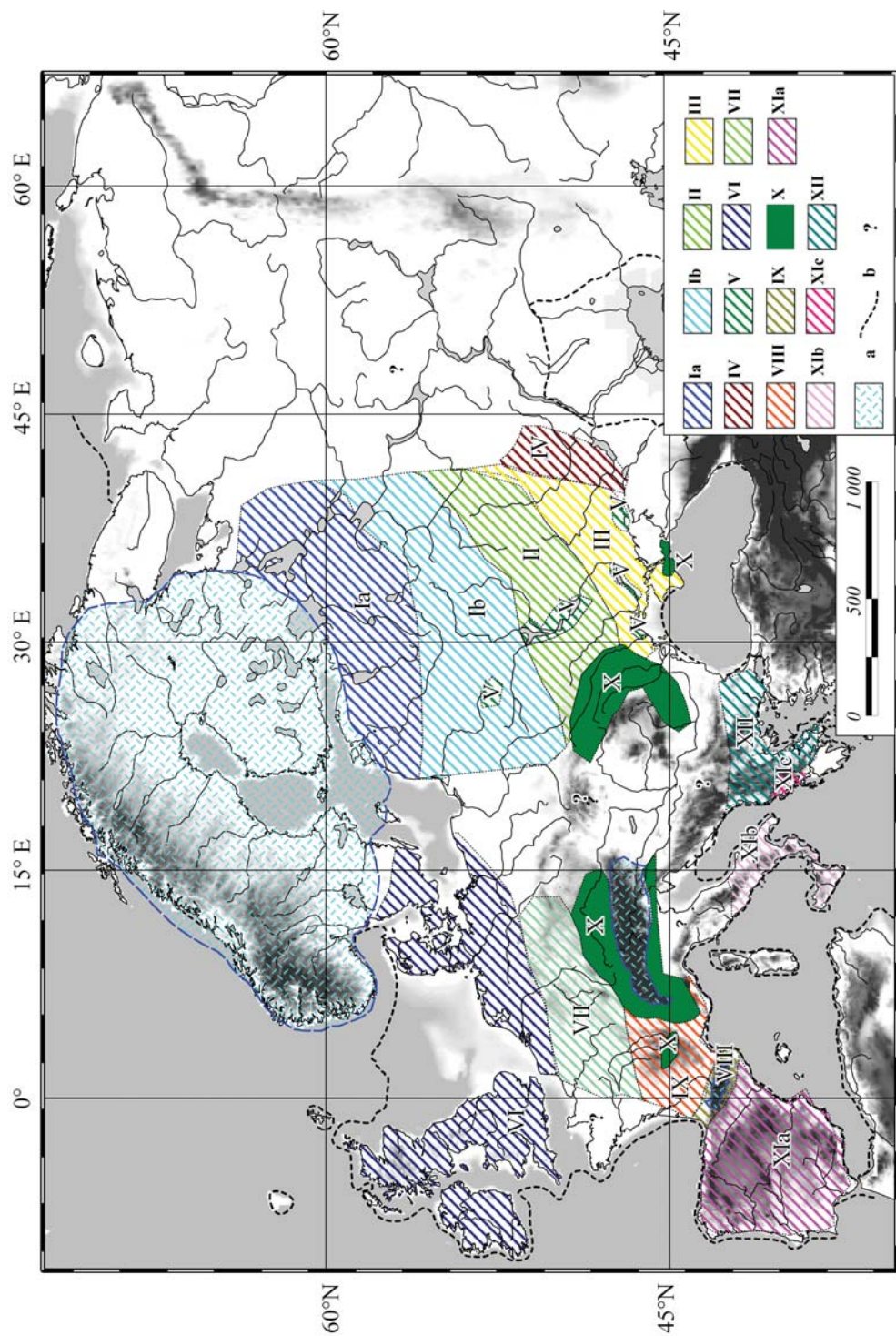
XIa. Сочетание сосново-дубовых лесов с участием *Juniperus*, *Hippophae*, *Betula* и разнотравно-злаковых и полынных степей — Пиренейский полуостров.

XIb. Широколиственные леса с участками злаковых степей — Апеннинский полуостров.

XIc. Сочетание сосново-пихтово-широколиственных лесов и злаково-полынных и полынно-маревых степей — юго-запад Балканского полуострова.

XII. Лесостепь (злаковые и полынно-маревые степи с участками хвойно-широколиственных лесов) — южные области Центральной Европы.

Таким образом, в позднеледниковье сохраняется дифференциация растительного покрова на три флористические провинции: Восточно-Европейскую, Западно-Европейскую и Средиземноморскую. На юге – юго-востоке Европы вплоть до 47° с.ш. продолжают существовать арктические и северо-таежные виды растений. Ареалы степных растений были приурочены к северо-западу Европы до 62° с.ш. На севере Западной Европы в составе растительных ассоциаций появляются тундростепные ценозы. Степень участия степных сообществ на севере Восточной Европы и гипоарктических ассоциаций на юге Русской равнины уменьшается по сравнению со временем максимальной стадии оледенения



(LGM). В восточном Средиземноморье отмечается заметное остепнение растительного покрова. Это подтверждается и палинологическими данными, полученными из скважин Тирренского бассейна, которые фиксируют в LGT широкое развитие открытых ландшафтов (Ermolli, Pasquale, 2002). В то же время замечено некоторое расширение лесных и лесостепных ценозов в горах и на возвышенностях Пиренейского и Апеннинского полуостровов.

Сплошной лесной зоны в это время еще не существовало, однако таежная растительность начинает играть заметную роль в составе лесотундровой растительности в северных и центральных областях Европы и проникает (*Pinus*, *Picea*, *Abies*) по долинам рек в лесостепную зону. Представители широколиственных пород постепенно расширяют свои ареалы, расселяясь в предгорьях Альп, Вогезов, Центрального Массива, Пиренеев, Карпат, по побережью южных морей и по долинам таких рек, как Днепр, Десна, Дон. Приуроченность широколиственных пород к горным территориям и крупным речным долинам подтверждает мнение, что эти формы рельефа были наиболее благоприятными путями миграций растений (Удра, 1988).

В позднеледниковье основные границы растительных провинций фактически не изменились по сравнению со временем максимального развития после-

---

**Рис. 5.27.** Растительность позднеледниковья: Ia — кустарниковая тундра и сосново-березовые редколесья с участием тундростепных и пионерных растительных сообществ; Ib — разреженные сосново-березовые и сосново-еловые леса с участками тундровых и луговых ценозов; II — перигляциальная лесостепь; III — перигляциальная степь с участками тундровых растительных группировок; IV — перигляциальная полупустыня; V — перигляциальные леса; VI — перигляциальная лесотундра; VII — перигляциальная лесотундростепь; VIII — перигляциальные разреженные сосновые леса с участием луговых и лугово-степных ценозов; IX — перигляциальные горные лесостепи; X — перигляциальные горные хвойные леса с участием широколиственных пород; XIa — сосново-дубовые леса в сочетании со злаково-разнотравными и полынными степями; XIb — широколиственные леса в сочетании со злаковыми степями; XIc — сосново-пихтово-широколиственные леса в сочетании со злаково-полынными степями; XII — степи с участками хвойно-широколиственных лесов; а — ледниковый покров; б — граница суши; ? — отсутствие материала.

**Fig. 5.27.** Palaeovegetation during the LGT time. Ia — shrub tundra and light pine-birch forests with tundra-steppe and pioneer vegetation communities; Ib — light pine-birch and pine-spruce forest with patches of tundra and meadow coenoses; II — periglacial forest-steppe; III — periglacial steppe with patches of tundra associations; IV — periglacial semidesert; V — periglacial forest; VI — periglacial forest-tundra; VII — periglacial forest – tundra-steppe; VIII — periglacial light pine forest with participation of meadow and meadow-steppe palaeophytocoenoses; IX — periglacial mountain forest-steppe; X — periglacial mountain coniferous forest combined with broadleaved taxa; XIa — pine-oak forests with herb-grass steppes and wormwood steppes; XIb — broadleaved forests with grass steppes; XIc — pine-fir – broadleaved forests and grass-wormwood steppes; XII — steppes with coniferous-broadleaved forests; a — ice sheets; b — coast line; ? — the gaps in data.

дного оледенения. Однако к концу позднеледниковья начинается незначительная перестройка фитоценозов в пределах ранее существовавших биомов. Различия между основными типами растительности становятся более заметными.

Наибольшее разнообразие флор LGT приурочено к возвышенностям, горным системам и крупным речным долинам.

## Summary

Resuming, principal vegetation provinces have been reconstructed by LGT materials. Europe was left with a diverse vegetational cover that, as mentioned in section 5.1, can be subdivided into three provinces based on palaeophytocoenosal structure. In Eastern Europe the participation of steppe communities in northern palaeolandscapes, and subarctic plants in southern areas decreased in comparison with the LGM. On the contrary, in the north of Western Europe the role of tundra-steppe associations increased. In Eastern Europe and in the Eastern Mediterranean, steppe communities increased significantly. According to a continuous pollen record, obtained from the southern Tyrrhenian Basin, an expansion of herbaceous and steppe elements in the Mediterranean was confirmed (Ermolli, Pasquale, 2002). Furthermore, forest coenoses increased in forest-steppe landscapes on the Iberian Peninsula and the Apennine Peninsula.

A continuous forest zone did not exist, but taiga communities started to play a rather significant role in forest-tundra landscapes in north and central Europe. Taiga species, like *Pinus*, *Picea*, and *Abies*, penetrated along river valleys into the forest-steppe zone. Broadleaved species started to expand their ranges and participated in the palaeocoenoses structure of the foothills of the Alps, the Vosges, the Massive Central, the Pyrenees and the Carpathians. They were also distributed along the coasts of southern seas and river valleys like the Dnieper, the Desna and the Don. Therefore it seems that river valleys and mountain systems are the most favorable areas for plant migration (Udra, 1988).

During the LGT the principal boundaries of vegetation provinces were similar to LGM ones. Towards the end of the LGT, the insignificant reorganization of palaeophytocoenoses began and distinctions among palaeovegetation provinces became more pronounced, though still not very obvious.



### 5.3. Растительность в период межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (ВАИС) (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.)

*А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

### 5.3. The vegetation during Bølling–Allerød Interstadial complex (ВАИС)(<12.4 – >=10.9 kyr BP)

*Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

Анализируемый палинологический материал относится к межстадиалам бёллинг и аллерёд (ВАИС) (12,4–10,9 тыс. л.н.), являющимися четко выраженным и значительным потеплением и предшествующим стадии похолодания позднего дриаса. В пределах ВАИС выделяются межстадиальное потепление бёллинг (12,4–12,0 тыс. л.н.), похолодание среднего дриаса (12,0–11,8 тыс. л.н.) и потепление аллерёд (11,8–10,9 тыс. л.н.). Похолодание среднего дриаса было незначительным, поэтому мы анализируем весь палинологический материал, относящийся к интервалу <12,4 – >=10,9 тыс. л. н., совместно.

К настоящему времени опубликован обширный палинологический материал, характеризующий отложения ВАИС, однако обобщающих работ по растительности этого временного интервала мало (Гричук, 1965; Зименков, Вальчик, 1987; Bohncke *et al.*, 1988; Bohncke, 1993; Zelikson, 1994; Berglund *et al.*, 1994; Ноек, Bohncke, 1997; Bos, 1998). Наиболее полные характеристики палеорастительности потепления аллерёд для территории Восточной Европы получены Э.М. Зеликсоном (Zelikson, 1994) и участниками проекта Quaternary Environments Network (QEN). На основе палеоботанических данных сделаны палеоклиматические реконструкции для этого периода. На севере Центральной Европы отклонения январских температур по сравнению с современными составляли –7 – –13°C, южнее — –1°C (Velichko *et al.*, 1997), а отклонения июльских температур составляли 0–1°C (Zelikson, 1994; Velichko *et al.*, 1997). Для территории Среднего Поволжья средние температуры июля были ниже современных на 2–3°C, января — на 3–4°C (Кременецкий и др., 1998). На северо-западе Европы по палинологическим, энтомологическим материалам и данным по макроостаткам растений для ВАИС реконструированы следующие температуры: июля 13–14°C, января — –13,9°C (Bohncke *et al.*, 1988; Ноек, Bohncke, 1997; Bos, 1998; Coore *et al.*, 1998; Lotter *et al.*, 2002).

Нами были проанализированы палеоботанические данные из 92 разрезов (554 образца), в основном озерно-аллювиального и озерно-болотного генезиса (табл. 5.5). Палеоботанические разрезы содержат палинологическую информацию о 279 флористических таксонах, из которых 67 — видовых и 179 — родовых определений. Для палеореконструкций были также привлечены данные по 89 разрезам (326 образцам) из палинологической базы данных, собранной А.В. Кожариновым и переданной авторам настоящего исследования (Кожаринов, 1994). К

**Таблица 5.5.** Разрезы с палинологическими данными, относящимися к межстадиальным потеплениям бёллинг-аллерёд (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.)

**Table 5.5.** The Bølling-Allerød Interstadial complex pollen localities (<12.4 – >=10.9 kyr BP)

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
1	Grabmühle	48.19	11.09	11380±295, Jahre v.h.-16515; 11325±180, Jahre v.h.-16514	Kortfunke, 1992
2	Core 903(B)	51.20	5.50	11500±50, GrN-17139	Kasse, Bohnke, 1992
3	Meekelermeer	52.40	6.45	12000±200, GrN-10028; 12380±130, GrN-10029	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
4	Kostverlon	53.10	0.17	Рассчитанные	Bohncke, pers. communic.
5	Bosscher (gully)	51.40	6.00	11300±60, GrN-13380; 12100±79, GrN-13381; 12100±70, GrN-13382; 11860±120	Bohncke, 1993
6	Lago de Ajo	8.60	-6.15	Рассчитанные	EPD
7	Lago Grande di Monticchio	40.56	15.60	Рассчитанные	EPD
8	Khimaditis	40.37	21.35	Рассчитанные	EPD
9	Ioannina	39.45	20.43	Рассчитанные	EPD
10	Xinias	39.03	22.16	10680±90, GrN-6889	EPD
11	Aholami	61.53	25.13	Рассчитанные	EPD
12	Antu sinjarv	59.08	29.19	11150±150, Ja-2117; 11280±200, Ja-2118; 10930±200, Ja-2119	EPD
13	Ballinloghig Lake	52.12	-10.18	11006±455, UB-2684	EPD
14	Ballybetagh	53.10	-6.15	12200±90, TO-236; 12350±140, TO-237	EPD
15	Belle Lake	52.11	-7.02	12235, D-110	EPD
16	Blomoy	60.32	4.53	11070±190, T-625; 12070±180, T-672	EPD
17	Chivres	49.61	3.81	11430±60, GrN-6528	EPD
18	Coolteen	52.35	-6.60	11800±179, I-5036; 11940±180, I-5037; 12020±180, I-5038	EPD
19	Votros-mocsar	46.29	19.11	11470±85, DEB-3924; 11960±100, DEB-3930	EPD

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
20	Hockham Mere	52.30	0.50	11160±190; Q-2204	EPD
21	Kamenicky	49.44	15.58	11070±245, Hv-11536	EPD
22	Kansjon	57.38	14.32	11120±100, LU-2917	EPD
23	Kupena	41.59	24.20	11875±310, UA-1554	EPD
24	Laguna de la Roya	42.13	6.46	Рассчитанные	EPD
25	Col des Lauzes	45.46	6.32	11800±340, Ly -1283	EPD
26	Lac Long Inférieur	44.03	7.27	11270±230, Ly-1208; 10970±210, Ly-1206; 12040±370, Ly-1205; 12170±280, Ly-1237	EPD
27	Lago di Martignano	42.07	12.20	11640±280, BETA-32008	EPD
28	Niechorze	54.00	15.05	11880±110, Gd-1107; 11880±130, Gd-1108; 12150±100, Gd-1109; 12010±150, Gd-673	EPD
29	Sanabria Marsh	42.06	6.44	11690±100, CAMS-15299	EPD
30	Lac Saint Leger	44.25	6.20	Рассчитанные	EPD
31	Hozelec SK-5-A	49.03	28.30	11010±160, VRI-796	EPD
32	Skvarran	57.12	16.09	10920±100, LU-2176; 11310±110, LU-2727; 11610±100, LU-2175	EPD
33	Bledowo lake	52.33	20.40	11170-160, Helsinki	EPD
34	Spjallsjon	56.41	14.36	11710±140, LU-2514a; 12540±140, LU-2511a; 11760±220, LU-2512	EPD
35	Tarnawa Wyzna	49.06	22.50	11360±170	EPD
36	Tarnowiec	49.42	21.37	11190±140, Gd-967	EPD
37	Lake Balaton centre	46.49	17.44	10960±300	EPD
38	Tombakken	57.29	14.28	11150±110, LU-896; 11480±115, LU-895	EPD
39	Preluca Tiganuli	47.49	23.32	11515±115, Ua-1634; 11950±125, Ua-1633; 12230±105, Ua-16331; 12250±105, Ua-1630	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002
40	Stereoiu	47.49	23.33	10910±105, Ua-1624; 12365±115, Ua-1623	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002
41	Coizard-Joches-II	48.47	3.52	11780±60, GrN-4717	Zeist, Spoel-Walvius, 1980
42	Liastemmen	59.10	5.14	11880±220, T-7196a; 11980±160, T-7103b	Paus, 1989

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
43	Milheeze D	51.31	5.49	11010±190, Utr.-1980; 10940±110, Utr.-1976	Bos, 1988
44	Milheeze C	51.31	5.49	10940±110, Utr.-1620; 11700±80, Utr.-1977; 11190±170, Utr.-1622; 11340±90, Utr.-1621	Bos, 1988
45	Zabinko	52.10	16.50	11190±170, GrN-16190; 12040±160, GrN-16189; 12190±270, GrN-16188	Bohncke <i>et al.</i> , 1995
46	Oppershofen 5	50.25	8.44	11550±80, Utr.-4412; 12050±90, Utr.-4412; 12360±70, Utr.-5739	Bos, 1988
47	NotseI	51.32	4.47	10970±50, GrN-9595; 11600±60, GrN-10883; 11960±60	Vandenberghе, Bohncke, 1985
48	Mariahout	51.32	5.33	11990±70, GrN-13437; 12400±60, GrN-13438	Bohncke, 1993
49	Gransmoor	54.05	0.18	11715±45, SRR-3873; 11530±50, SRR-3874; 11820±45, SRR-3875; 11340±45, SRR-3876; 11 790±45, SRR-3877; 12660±55, SRR-3873; 12040±45, SRR-3874; 12205±45, SRR-3875; 12805±85, SRR-3876; 12845±45, SRR-3877	Walker <i>et al.</i> , 1993
50	Padul 3	37.00	3.67	12080±180, Gif-6391	Pons, Reille, 1988
51	Schussenquelle	48.30	8.45	11150±110, GRO-2090	Lang, 1963
52	Loch a' Phuinnd	57.22	7.16	12100±160, Q-2744	Fossitt, 1996
53	Gulickshof 1	51.04	5.53	11250±140, GrA-4124; 11 730±80, GrA-5239; 12040±80, GrA-5238; 12300±70, GrA-5042; 12480±90, UTC-3196; 12330±60, GrA-5051	Hoek, 1997
54	Achterberg	52.00	5.36	10960±60, GrN-17326; 1940±60, GrN-17327; 11020±60, GrN-17328; 11200±60, GrN-17329; 11130±60, GrN-17330; 11160±60, GrN-17331; 11540±70, GrN-17332; 11260±60, GrN-18339; 11550±80, GrN-18334; 12050±90, GrN-18335; 12110±70, GrN-18337; 12010±90, GrN-18338; 12190±60, GrN-8844	Hoek, 1997
55	Moerbeke (Moervaart)	51.10	3.57	12065±65, GrN-6376; 11955±105, GrN-6032	Hoek, 1997
56	Snellegem	51.10	3.90	10940±60, GrN-6063; 11780±70, GrN-6061	Hoek, 1997



№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
57	Usselo 1	52.11	6.51	12070±140, К-542; 11305±120, GrN-925; 11710±90, GrN-947; 11700±140, К-549; 11300±140, К-552	Hoek, 1997
58	Westhauerfehn	53.80	7.35	10940±60, Hv-736-ML	Hoek, 1997
59	Poggensee	53.50	10.10	Рассчитанные	Kiel, 1987
60	Hamelsee (Lake Hamel 9)	52.46	9.19	12300±50; 11990±70; 12080±50; 11860±60; 11770±70; 11860±60; 11690±50; 11660±60; 11880±60; 11650±70; 12210±50	Merkt, Muller, 1999
61	Clairveaux Petitlac	47.00	7.00	Рассчитанные	Bohncke, pers. communic.
62	Steklin lake	52.58	19.00	11630±110	Noryskiewicz, 1982
63	Meerfelder	50.45	6.40	Рассчитанные	Litt, Stebich, 1999
64	Namackanbeg	53.17	9.18	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
65	Lugra	53.01	8.52	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
66	Ilhaustonan	52.57	8.52	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
67	Toty Hill	52.32	8.41	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
68	St. Andries-Beisbroek	51.10	3.60	10940±60, GrN-6033	Verburggen, 1979
69	Uddelemeer	52.15	5.46	11720±90, GrN-9551; 11980±110, GrN-9552	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
70	Rotsee RL 305	47.00	8.15	11370±180, C-915; 11740±180, C-920	Lotter, 1988
71	Rotsee RL 300	47.00	8.15	11440±140, C-784; 11880±140, C-783	Lotter, 1988
72	Beugen meander scar			Рассчитанные	Bohncke, pers. communic.
73	Фабрика 1 мая	56.35	37.12	12400±160, ЛУ-374	Семеновко и др., 1981
74	Мелехово	58.00	38.10	11975±370; 11370±300	Неев тадт и др., 1965
75	Латгя и	53.10	24.20	11600±110, МИГ-9; 11720±140, МИГ-10	Вознячук, Вальчик, 1987
76	Гожа	53.05	24.25	11050±100, Vlb-41A	Вознячук, Вальчик, 1987
77	Бербукас	54.30	25.05	11300±300, Vs-20; 11800±300, Vs-19	Хотинский, 1977
78	Побочное	51.45	52.30	12000±600, CS-209	Кременицкий и др., 1988
79	Галицкое 2	59.25	42.20	11480±45, К1А-7069	Величко и др., 2001
80	Судoble	54.00	27.45	11500±100, ТА-1226; 11160±100, ТА-1225	Якую ко и др., 1992

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
81	Черихово	53.25	26.26	Рассчитанные	EPD
82	Старники	50.16	26.01	11750±300, Ki-1301	EPD
83	Ивано-Франковское	49.55	23.46	11250±90, Ki-2350	EPD
84	Визусти	57.88	27.33	Рассчитанные	Зеликсон, 1994
85	Долгое	55.14	28.11	11500	Зерницкая и др., 2001
86	Pian di Gembro	46.00	10.00	11540-60, UtC-9076; 12320-60, UtC-9075	Pini, 2002
87	Lake Steissing	47.50	8.55	Рассчитанные	Eusterhues <i>et al.</i> , 2002
88	Lake Perespino	52.00	23.2	Рассчитанные	Goslar <i>et al.</i> , 1999
89	Gerzensee	47.00	7.00	11000	Wick, 2000
90	Leysin	46.55	7.00	11200	Wick, 2000
91	Juodonyis	55.44	25.26	1270±180, Ki-10952	Stancitaite <i>et al.</i> , 2004
92	Низино	60.00	29.30	Рассчитанные	Никонов и др., 2005

сожалению, эта обширная база данных включает в основном сведения о пыльце древесных пород и об общем составе пыльцевых спектров для центральных районов Русской равнины. В этой базе практически отсутствует информация о пыльце травянистых растений и спорах.

Все палинологические данные имеют радиоуглеродные датировки или же относительные даты.

Результат классификации палино-данных по разрезам ВАИС представлен на рис. 5.28.

В результате математического анализа палинологические материалы ВАИС были сгруппированы в одиннадцать кластеров. В табл. 5.6 представлена информация по распределению таксонов и жизненных форм по 11 кластерам, а их географическое положение показано на рис. 5.29.

Кластер 1 характеризует распространение ценозов кустарниковых тундр и лесотундр; кластер 2 — лесотундр с участками тундростепей; кластер 3 — перигляциальных березовых и сосново-березовых лесов с участками степных и тундровых растительных сообществ; кластер 4 — перигляциальных хвойно-широколиственных лесов; кластер 5 — перигляциальных еловых и елово-сосновых лесов; кластер 6 — перигляциальных разреженных сосново-березовых лесов; кластер 7 — перигляциальных лесостепей; кластер 8 — широколиственных лесов; кластер 9 — перигляциальной лесотундростепи; кластер 10 — перигляциальных сосново-березовых лесов с участием

широколиственных пород; кластер 11 — перигляциальных злаково-разнотравных и маревых степей.

Разрезы, в которых палиноспектры отнесены к кластеру 1, расположены в самых северных областях Европы (севернее 59° с.ш. в Восточной Европе и 53° с.ш. в Западной Европе). Южнее находятся разрезы с палинологическими данными, отнесенные к кластеру 2. К Средиземноморью (южнее 50° с.ш.) приурочены палиноспектры кластеров 7 и 8. Разрезы, относящиеся к кластерам 6, 4 и 3, расположены в центральных областях Европы, между 47 и 55° с.ш. Разрезы, относящиеся к кластерам 9 и 10, приурочены к Западной Европе, разрезы кластера 5 — к восточным районам Русской равнины, а разрезы кластера 11 локализованы на юго-востоке Русской равнины (в Заволжье).

Анализ географического распространения разрезов, относящихся к выделенным кластерам, показывает, что в БАИС растительный покров имел черты перигляциальной зональности, отличной от зональности межледниковий.

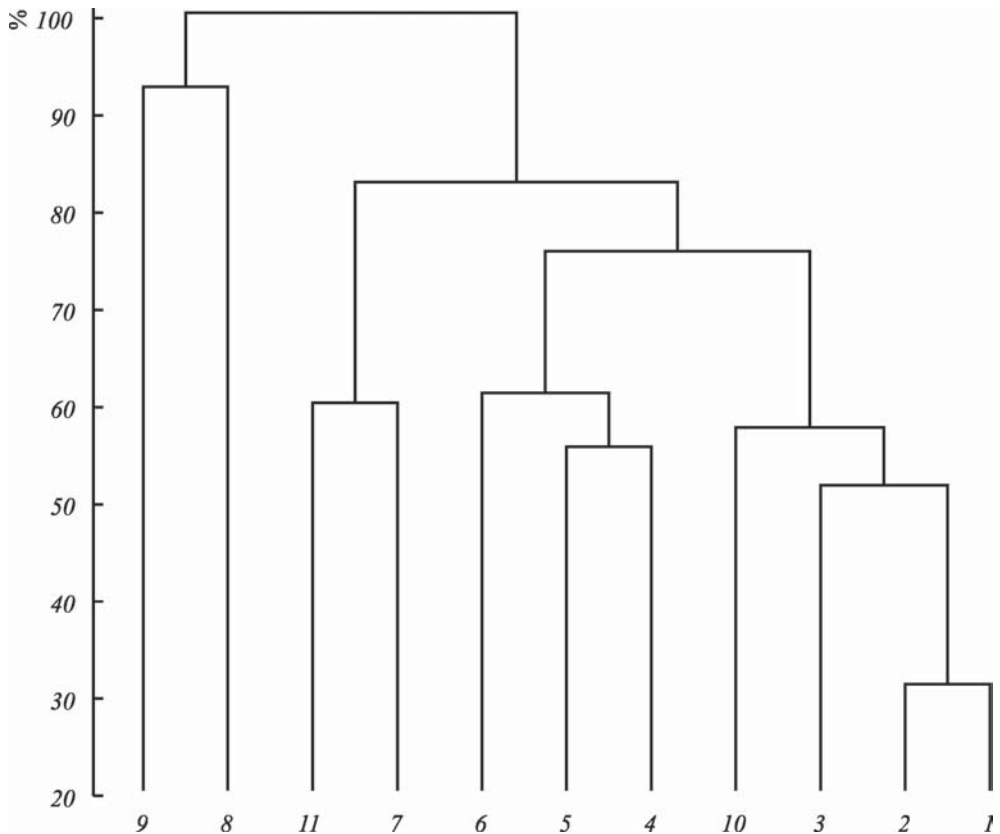


Рис. 5.28. Дендрограмма групп палиноспектров БАИС.

Fig. 5.28. Dendrogram for BAIC pollen assemblages.

**Таблица 5.6.** Характеристика кластеров BAIC по средним значениям ранжированных переменных  
**Table 5.6.** Cluster characteristic in standard units (average value on the cluster) for BAIC

Таксоны и жизненные формы	Кластеры										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Деревья и кустарники	0,38	<b>0,62</b>	<b>0,79</b>	<b>0,79</b>	<b>0,86</b>	<b>0,71</b>	0,53	<b>0,80</b>	0,74	<b>0,91</b>	0,00
Травы и кустарнички	0,44	0,46	0,30	0,26	0,12	0,32	<b>0,60</b>	0,35	0,41	0,22	<b>0,93</b>
Споры	<b>0,50</b>	0,03	0,07	0,16	0,14	0,12	0,42	0,00	1,00	0,00	0,01
<i>Abies</i> (пихта)	0,001	0,000	0,000	0,006	0,000	0,000	0,048	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Cedrus</i> (кедр)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,124</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
Cupressaceae (кипарисовые)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,134</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Juniperus</i> (можжевельник)	0,062	<b>0,315</b>	0,025	0,040	0,000	0,000	0,049	0,046	0,000	0,014	0,000
<i>Larix</i> (лиственница)	0,000	0,000	0,000	0,086	0,000	<b>0,500</b>	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Picea</i> (ель)	0,039	0,000	0,000	<b>0,163</b>	<b>1,000</b>	<b>0,292</b>	0,003	0,000	0,000	0,016	0,000
<i>Pinus</i> (сосна)	0,168	0,101	0,291	<b>0,631</b>	0,162	<b>0,414</b>	<b>0,325</b>	0,133	0,015	0,210	0,030
<i>Taxodium</i> (кипарис)	0,111	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Taxus</i> (тис)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000	0,000
<i>Ascer</i> (клен)	0,000	0,048	0,000	0,000	0,000	0,000	0,060	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Alnus</i> (ольха)	0,006	0,004	0,003	0,065	<b>0,281</b>	<b>0,121</b>	0,009	<b>0,345</b>	<b>0,214</b>	0,121	0,080
<i>Alnus fruticosa</i> (ольха кустарниковая)	0,000	0,000	0,000	<b>0,042</b>	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Betula</i> sect. <i>Albae</i> (береза древовидная)	<b>0,504</b>	<b>0,458</b>	<b>0,855</b>	0,274	<b>0,801</b>	0,201	0,128	0,000	0,000	<b>0,792</b>	0,118
<i>Betula pana</i> (береза карликовая)	0,101	0,046	0,000	0,073	<b>1,000</b>	<b>0,327</b>	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Carpinus</i> (граб)	0,001	0,022	0,000	0,000	0,000	0,000	0,076	<b>0,561</b>	<b>1,000</b>	<b>0,197</b>	0,000
<i>Castanea</i> (каю тан)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Corylus</i> (лещина)	0,006	0,058	0,000	0,040	0,000	0,000	<b>0,103</b>	<b>0,214</b>	<b>1,000</b>	<b>0,375</b>	0,000
<i>Cornus</i> (лерен)	0,003	<b>0,167</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,026	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Elaeagnus</i> (бересклет)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000



Таксоны и жизненные формы	Кластеры										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Fagus</i> (бук)	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,004	<b>0,502</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,012	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,024	<b>0,859</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Hippophaë rhamnoides</i> (облепиха)	0,148	0,127	<b>0,479</b>	0,076	0,000	0,000	0,075	0,000	0,000	0,007	<b>0,250</b>
<i>Ilex</i> (падуб)	0,000	0,048	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Ligustrum</i> (бирючина)	<b>0,111</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Myrica</i> (мирика)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Olea</i> (маслина)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Pistacia</i> (фисташка)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,076</b>	<b>0,019</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Populus tremula</i> (осина)	<b>0,103</b>	<b>0,142</b>	0,042	0,041	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,242</b>	0,000
<i>Pterocarya</i> (лапина)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000
<i>Quercus</i> (дуб)	0,000	0,004	0,000	0,001	0,021	0,000	<b>0,193</b>	<b>0,604</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Rhamnus</i> (жостер)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,000
<i>Ribes</i> (смородина)	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Salix</i> (ива)	<b>0,335</b>	<b>0,274</b>	0,071	0,172	0,047	0,118	0,091	0,008	0,016	0,012	0,047
<i>Sorbus</i> (рябина)	0,055	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,023	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000
<i>Tilia</i> (липа)	0,001	0,000	0,000	0,050	<b>0,500</b>	0,000	0,095	<b>0,273</b>	0,000	0,000	0,000
<i>Ulmus</i> (вяз)	0,005	0,000	0,004	0,028	0,000	0,000	<b>0,116</b>	<b>0,341</b>	<b>1,000</b>	0,000	0,000
<i>Viburnum</i> (калина)	0,000	0,000	0,000	<b>0,125</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Alismataceae (частуховые)	0,004	<b>0,167</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,019	0,000	0,000	0,000	0,000
Ariaceae (зонтичные)	0,114	0,143	0,025	0,000	0,000	0,150	0,113	0,000	<b>1,000</b>	0,025	0,000
<i>Artemisia</i> (артемизия)	0,087	0,024	0,000	<b>0,152</b>	<b>0,150</b>	0,050	0,024	0,000	<b>0,267</b>	0,025	0,000
Botaginaceae (бурачниковые)	0,054	0,000	0,000	0,004	0,000	0,000	0,089	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>
Brassicaceae (крестоцветные)	0,000	0,011	<b>0,375</b>	0,005	0,000	0,000	0,096	0,000	<b>1,000</b>	0,015	0,000
Campanulaceae (колокольчиковые)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Cannabis</i> (конопля)	0,032	0,193	0,000	0,072	0,000	0,000	0,014	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000

Таксоны и жизненные формы	Кластеры										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Scrophulariaceae (гвоздичные)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,500</b>	0,075	0,000	0,000	0,000	0,000
Chenopodiaceae (маревые)	<b>0,104</b>	<b>0,128</b>	0,002	0,004	0,000	0,000	<b>0,100</b>	0,005	0,010	0,025	0,057
Compositae (сложноцветные)	0,042	0,007	0,014	0,082	<b>0,460</b>	<b>0,120</b>	<b>0,148</b>	0,035	0,000	0,001	<b>1,000</b>
Asteraceae (астровые)	0,025	0,000	0,000	0,070	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000
Cichoriaceae (цикориевые)	0,127	0,073	0,090	0,050	0,000	0,000	0,289	0,040	<b>1,000</b>	0,034	0,240
Artemisia (полынь)	0,078	0,159	<b>0,354</b>	0,093	0,000	0,000	<b>0,287</b>	0,000	0,000	<b>0,368</b>	0,000
Centauraea (василек)	<b>0,344</b>	0,156	0,106	0,194	<b>0,648</b>	0,183	0,353	0,035	0,012	0,177	0,000
Syringaceae (осоковые)	0,014	0,060	0,000	0,039	0,000	0,000	0,070	<b>0,333</b>	0,000	<b>0,511</b>	0,000
Dipsacaceae (ворсянковые)	0,000	<b>0,067</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Scabiosa (скабиоза)	0,038	0,021	0,002	0,011	0,000	0,000	0,191	0,000	<b>1,000</b>	0,046	0,054
Ephedra (эфедра)	<b>0,072</b>	<b>0,108</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,114</b>	0,000	<b>0,333</b>	0,000	0,000
Ericaceae (вересковые)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000
Calluna (вереск)	<b>0,146</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Empetrum (эмпетрум)	<b>0,149</b>	<b>0,137</b>	0,000	0,047	0,000	<b>0,524</b>	0,006	0,028	0,000	0,000	0,000
Vaccinium (вакциниум)	<b>0,207</b>	0,077	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000
Fabaceae (бобовые)	0,004	0,039	0,000	0,000	0,000	0,000	0,078	0,000	0,000	<b>0,127</b>	0,000
Astragalus (астрагал)	0,048	0,045	<b>0,375</b>	0,000	0,000	0,000	0,152	0,167	<b>1,000</b>	0,000	0,000
Trifolium (клевер)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,000
Geranium (герань)	0,000	<b>0,230</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,151</b>	0,000
Hedera (плющ)	0,041	<b>0,109</b>	0,000	0,043	0,000	0,000	0,000	0,000	0,014	0,035	0,000
Helianthemum (солнцецвет)	<b>0,084</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,071</b>	<b>0,059</b>	0,000	0,000	0,000
Lamiaceae (яснотковые)	0,073	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,154</b>	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,000
Liliaceae (лилейные)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,109	0,000	0,000	0,000	0,000
Linum (лен)	<b>0,089</b>	<b>0,060</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,000
Nymphaea (кувшинка)	0,000	0,020	0,000	0,002	0,000	0,000	<b>0,071</b>	0,000	0,000	0,000	0,000
Onagraceae (кипреённые)	0,019	0,063	0,333	0,059	0,000	0,000	<b>0,083</b>	0,000	0,000	0,000	0,000

Таксоны и жизненные формы	Кластеры											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Epilobium</i> (кипрей)	0,111	0,000	0,000	0,080	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Paravagaceae (маковые)	0,050	0,028	0,000	0,065	0,000	0,000	0,199	0,000	0,000	0,016	0,500	0,000
<i>Plantago</i> (подорожник)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000
Росaceae (злаковые)	0,019	0,054	0,042	0,055	0,000	0,250	0,357	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000
<i>Cerealia</i> (посевные злаки)	0,176	0,266	0,337	0,124	0,049	0,052	0,288	0,280	0,262	0,160	0,084	0,000
Polemoniaceae (синоховые)	0,050	0,098	0,188	0,067	0,000	0,000	0,222	0,485	0,000	0,074	0,000	0,000
Polygonaceae (гречишные)	0,005	0,217	0,000	0,061	0,000	0,000	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Oxuria</i> (кисличник)	0,042	0,010	0,333	0,076	0,000	0,000	0,073	0,167	0,667	0,004	0,000	0,000
<i>Rumex acetosa</i> (шавель обыкновенные)	0,083	0,262	0,089	0,048	0,000	0,054	0,050	0,000	0,000	0,054	0,000	0,000
Primulaceae (первоцветные)	0,033	0,000	0,000	0,052	0,000	0,000	0,085	0,000	0,000	0,255	0,000	0,000
<i>Lysimachia</i> (вербейник)	0,010	0,079	0,000	0,009	0,000	0,000	0,081	0,000	0,000	0,533	0,000	0,000
Ranunculaceae (лютиковые)	0,000	0,000	0,000	0,125	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>Caltha</i> (калужница)	0,045	0,103	0,025	0,102	0,000	0,000	0,061	0,171	0,334	0,054	0,100	0,000
<i>Thalictrum</i> (василистник)	0,018	0,159	0,000	0,184	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,351	0,000	0,000
Rosaceae (розовые)	0,159	0,329	0,103	0,080	0,000	0,177	0,108	0,059	0,000	0,222	0,000	0,000
<i>Dryas octopetala</i> (дриада восьмилепестковая)	0,170	0,078	0,025	0,006	0,000	0,000	0,019	0,000	0,050	0,034	0,000	0,000
<i>Filipendula</i> (лабазник)	0,175	0,236	0,103	0,086	0,000	0,000	0,102	0,335	0,000	0,588	0,177	0,000
<i>Potentilla</i> (лапчатка)	0,256	0,121	0,368	0,063	0,000	0,000	0,000	0,000	0,834	0,083	0,000	0,000
<i>Rubus</i> (малина)	0,353	0,052	0,000	0,045	0,000	0,000	0,057	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000
Rubiaceae (мареновые)	0,030	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,000
<i>Galium</i> (подмаренник)	0,113	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000	0,000
Saxifragaceae (камнеломковые)	0,008	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,082	0,000	0,000	0,202	0,000	0,000
<i>Typha</i> (рогоз)	0,009	0,027	0,000	0,003	0,000	0,000	0,079	0,333	0,000	0,001	0,200	0,000
<i>Urtica</i> (крапива)	0,000	0,048	0,000	0,006	0,000	0,000	0,029	0,000	0,000	0,500	0,000	0,000
<i>Urticularia</i> (пузырчатка)	0,068	0,151	0,444	0,081	0,000	0,000	0,149	0,112	0,000	0,516	0,000	0,000

Таксоны и жизненные формы	Кластеры										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Valerianaceae (валериановые)	0,033	0,056	0,035	0,050	0,000	0,000	0,025	0,000	0,000	<b>0,119</b>	0,000
Botrychium (ужовник)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,000	0,000
Bryales (зеленые мхи)	0,002	<b>0,142</b>	0,069	0,011	0,000	0,000	0,081	0,000	<b>0,556</b>	0,002	0,000
Diphasiastrum (дифазиаструм)	0,000	0,000	0,000	<b>0,154</b>	<b>0,988</b>	0,000	0,011	0,000	0,000	0,000	0,000
Equisetum (хвощ)	<b>0,333</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>0,333</b>	0,000	0,000
Huperzia selago (баранец обыкновенный)	<b>0,141</b>	<b>0,203</b>	0,003	0,053	<b>0,137</b>	0,000	0,031	0,000	0,000	<b>0,277</b>	0,000
Lycopodium (плаун)	<b>0,250</b>	0,042	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ophryoglossum (гроздовник)	<b>0,160</b>	0,000	0,000	0,085	0,000	0,000	0,000	0,000	<b>1,000</b>	0,000	0,000
Polypodiaceae (многоножковые)	0,000	<b>0,091</b>	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Selaginella selaginoides (плаунок плаунковидный)	0,089	0,039	0,011	<b>0,140</b>	0,031	0,016	0,051	0,010	0,000	0,000	0,016
Sphagnum (сфагнум)	0,007	0,037	0,000	<b>0,163</b>	0,000	0,083	<b>0,115</b>	0,000	0,000	0,000	0,000

Общий состав палиноспектров и анализ карт распространения индикаторных таксонов показывает, что тундровые и лесотундровые растительные группировки были еще широко представлены в ВАИС, в основном севернее 51° с.ш. в Западной Европе и 58° с.ш. в Восточной Европе. Ареалы этих сообществ смещались к северу примерно на 2° по сравнению с их положением во второй половине последнего оледенения (LGT). На этих широтах сконцентрировано значительное количество местонахождений с пыльцой *Betula nana*, *Salix*, *Populus*, *Juniperus*, *Alnus fruticosa*, Ericaceae, *Empetrum*, *Armeria* и спор *Sphagnum*, *Selaginella selaginoides*, *Huperzia selago*, *Diphysium* (рис. 5.30, 5.31, 5.33). К югу доля участия тундровых и лесотундровых ценозов в составе растительности заметно сокращается, встречаясь лишь в Альпийско-Карпатской горной области.

Максимальное количество пыльцы *Sorbus*, Cannabaceae, *Filipendula*, *Hedera*, Rubiaceae, Umbelliferae, Rosaceae, Ranunculaceae, *Thalictrum*, *Rumex* приурочено к разрезам, расположенным также на севере Европы (рис 5.30, 5.32).

Типичные представители степных фитоценозов в исследуемый интервал времени были еще широко распространены по всей территории Европы. Chenopodiaceae и *Ephedra* входили в состав как степных фитоценозов на территории Пиренейского и Балканского полуостровов, юга Русской равнины, так и тундростеп-



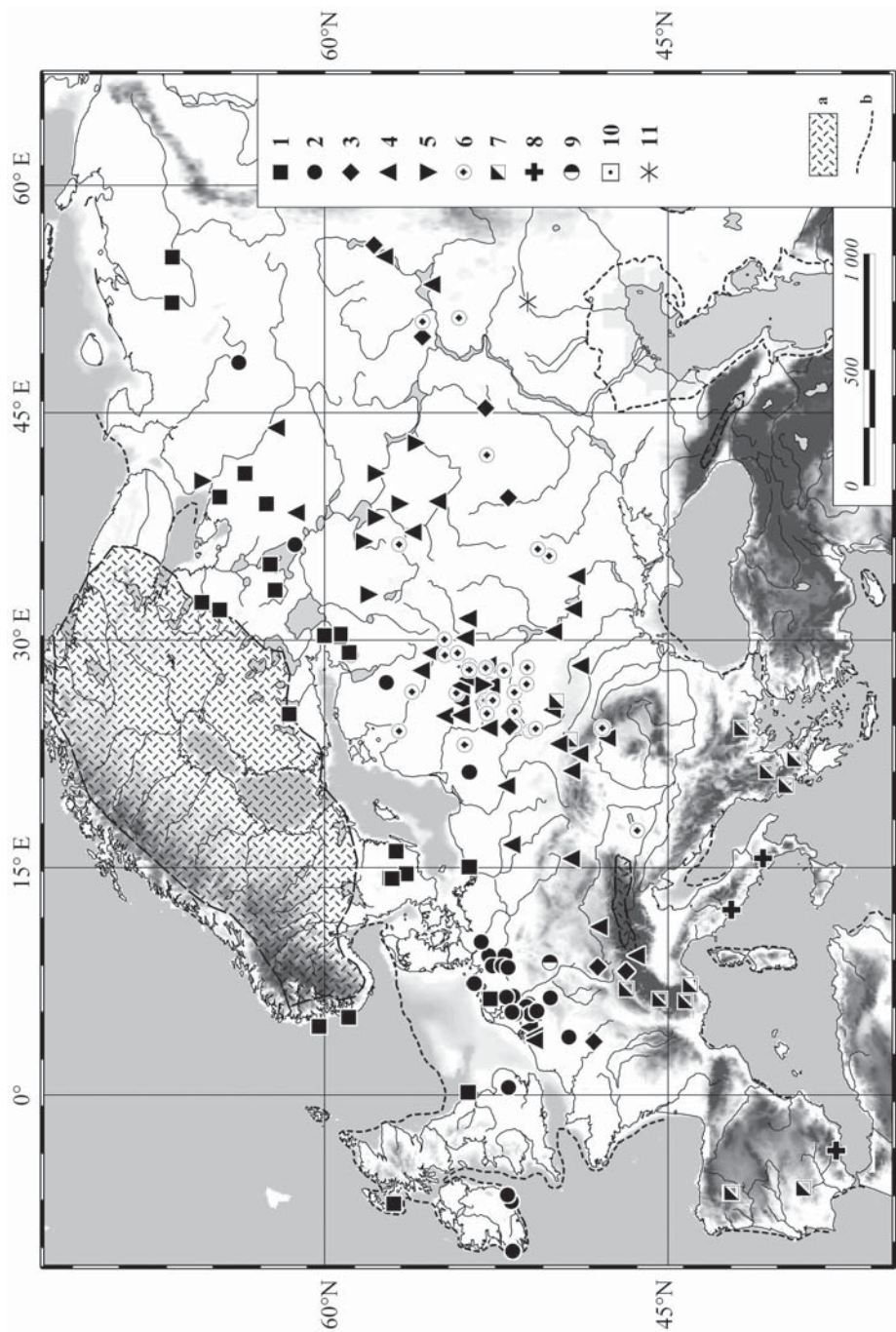


Рис. 5.29. Географическое положение разрезов ВАИС, относящихся к 11 кластерам. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

Fig. 5.29. The geographical distribution of BAIC pollen localities belonged to the 11 clusters: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

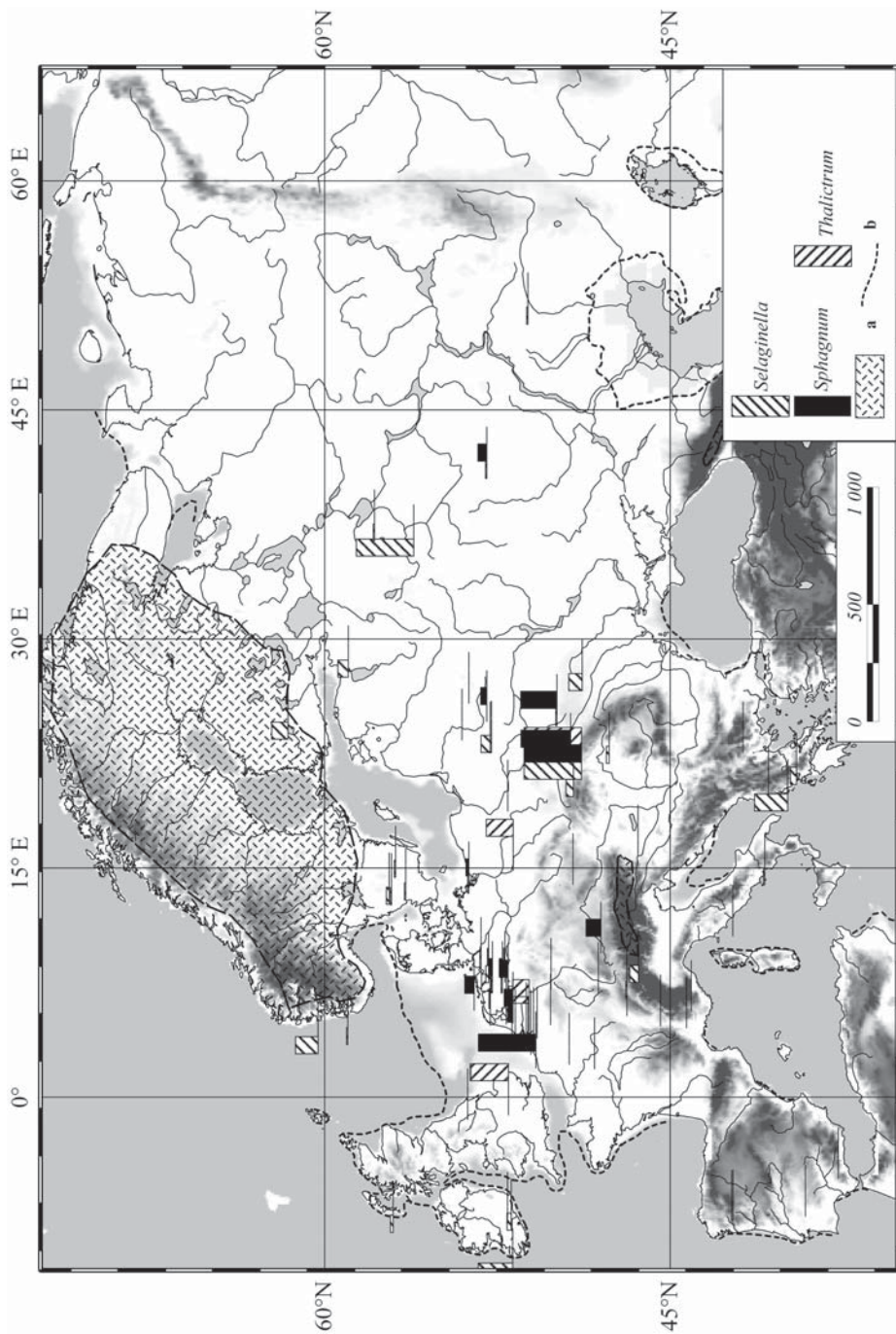


Рис. 5.30. Находки спор *Selaginella*, *Sphagnum* и пыльцы *Thalictrum* в разрезе БАИС.

Fig. 5.30. *Selaginella* and *Sphagnum* spores and *Thalictrum* pollen from BAIC localities.

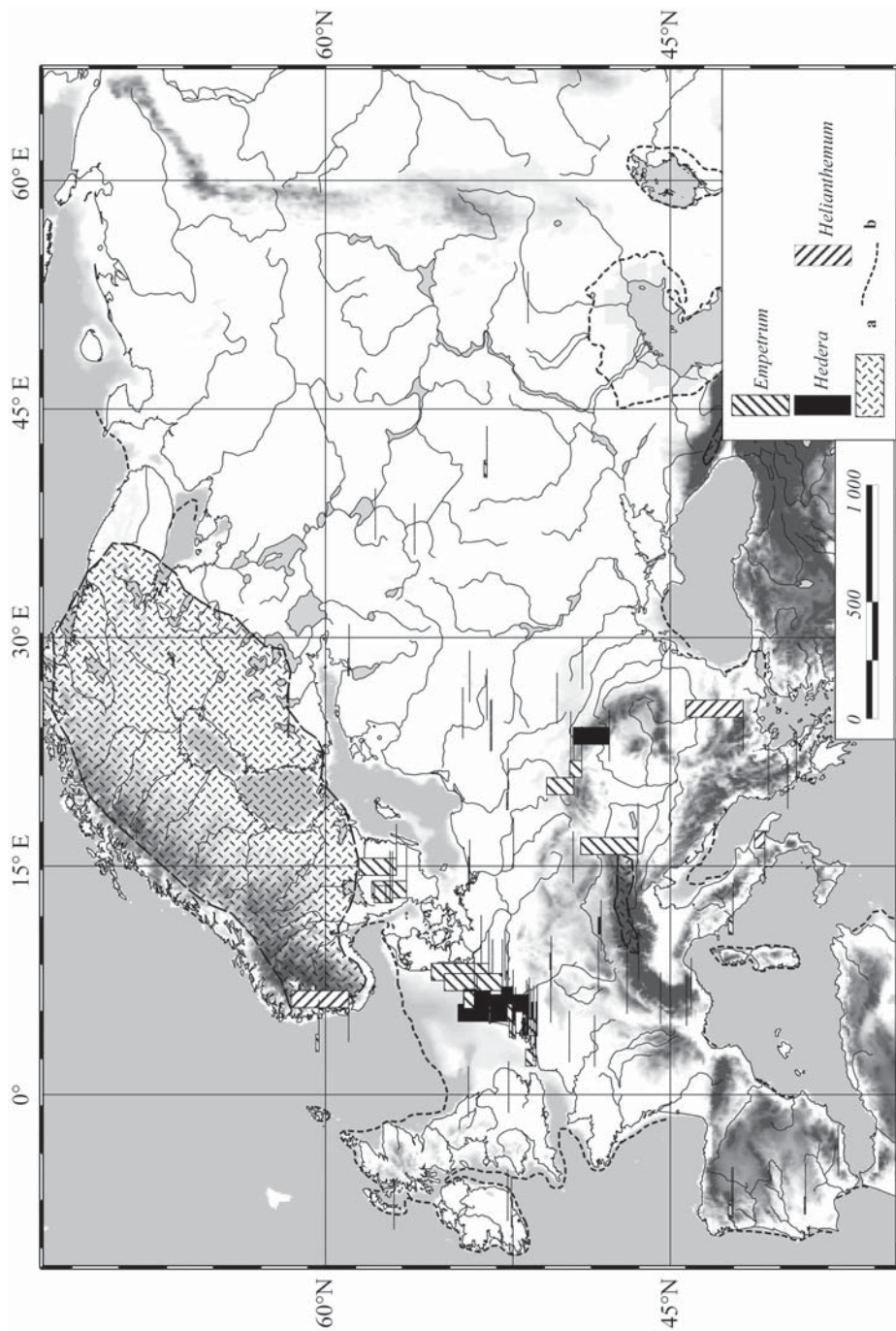


Рис. 5.31. Находки пыльцы *Empetrum*, *Hedera* и *Helianthemum* в разрезе БАИС.  
 Fig. 5.31. *Empetrum*, *Hedera*, and *Helianthemum* pollen from BAIC localities.



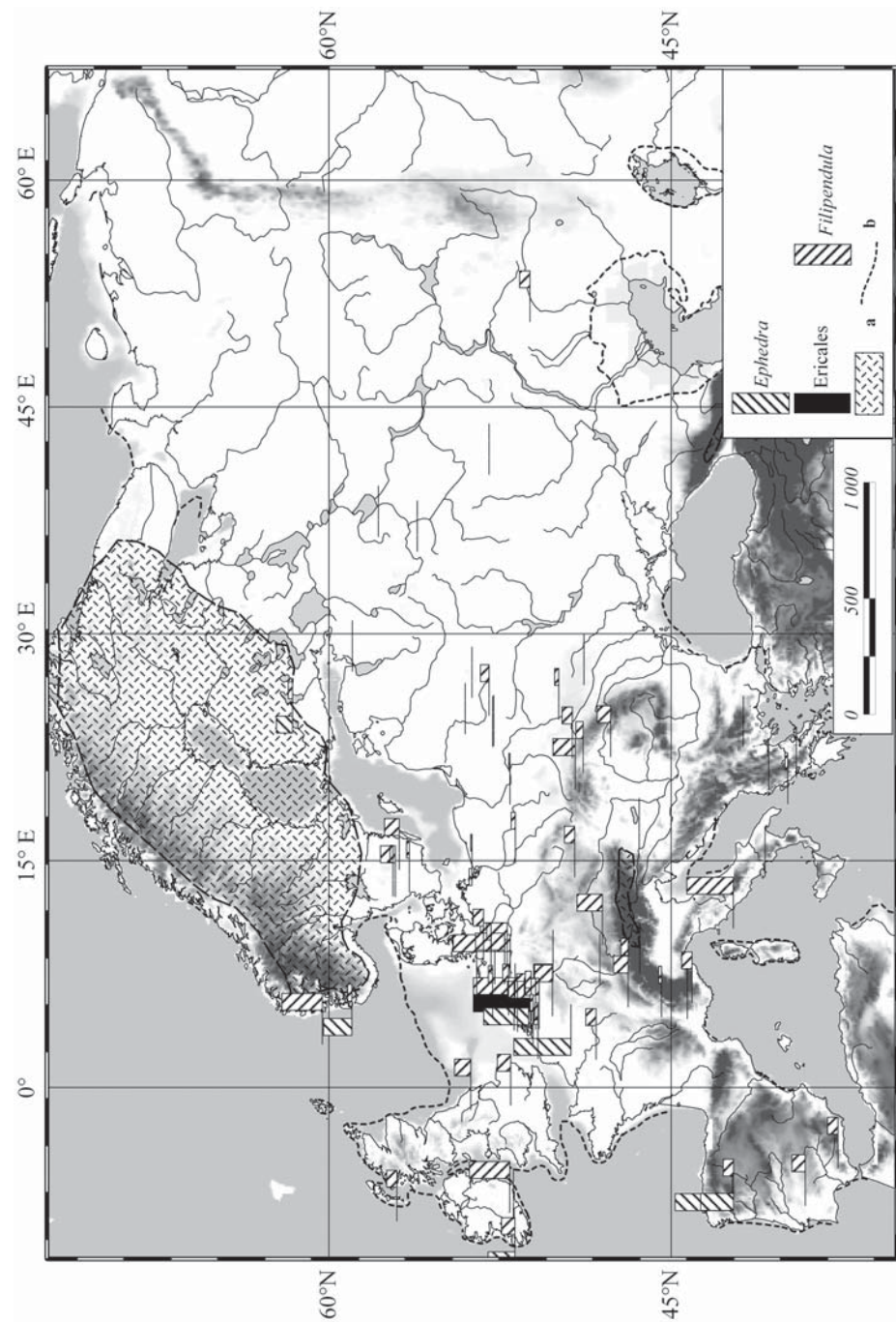


Рис. 5.32. Находки пыльцы *Ephebra*, *Ericales* и *Filipendula* в разрезе ВАИС.

Fig. 5.32. *Ephebra*, *Ericales*, and *Filipendula* pollen from ВАИС localities.



ных ценозов, расположенных на севере Европы. Разрезы с максимальными концентрациями пыльцы *Chenopodiaceae* и *Ephedra* в палиноспектрах были сосредоточены севернее 52° с.ш. (рис. 5.32, 5.33).

Разрезы с пыльцой *Helianthemum*, *Papaveraceae*, *Plantago*, *Sanguisorba*, *Saxifragaceae* сконцентрированы в Европе севернее 53° с.ш., а также в Средиземноморье. Разрезы, в палиноспектрах которых пыльца злаков играет значительную роль, располагались в Центральной Европе и на юго-востоке Средиземноморья. *Asteraceae* была распространена в основном в Центральной Европе, а *Cichoriaceae* — в Западной Европе и в Средиземноморье (рис. 5.34).

Таким образом, палеофитоценозы открытых ландшафтов были сосредоточены в северных и южных областях Европы (типичные степные растительные ассоциации доминировали южнее 50° с.ш.).

Палинологические данные позволяют реконструировать распространение лесных сообществ на равнинах Европы, в горных областях (Апеннины, Альпы, Карпаты, Крым) и на возвышенностях (юг Подольской возвышенности). *Pinus*, *Betula* и *Picea* продолжали оставаться основными лесообразующими породами (рис. 5.35, 5.36). Наибольшие значения содержания пыльцы сосен в спектрах фиксируются в разрезах, расположенных на севере Западной Европы, в центральных областях Восточной Европы и в горах. Заметно сокращается участие сосны в палеофитоценозах разрезов, расположенных на равнинах Западной и Восточной Европы южнее 52° с.ш. Максимальные концентрации пыльцы березы в спектрах приурочены к разрезам, расположенным севернее 50° с.ш.

Основные находки пыльцы ели приурочены к восточным областям Русской равнины (севернее 52° с.ш.). В качестве субдоминанта ель входила в состав лесных ценозов на западе Русской равнины и в Альпийско-Карпатской горной области. Так, в Европе, севернее 51° с.ш., были широко развиты сосново-березовые леса, а на Русской равнине, севернее 53° с.ш., — сосново-еловые леса.

Широколиственные породы входили в состав лесных сообществ, распространенных в умеренных областях Европы: южнее 51° с.ш. в Западной Европе; южнее 57° с.ш. в Восточной Европе и в Средиземноморье.

На севере Западной Европы в небольших количествах встречены пыльцевые зерна *Quercus*, *Ilex*, *Corylus*, *Acer*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Rhamnus*, на западе Русской равнины — зерна *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus* и *Carpinus*, а в центре Русской равнины — пыльца *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*. В Карпатской горной области и в южных Альпах произрастали *Tilia*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Corylus*, *Carpinus* и *Ulmus*. В долине Днепра были распространены сосново-березовые леса с участием *Quercus*, *Tilia*, *Corylus*, *Acer*, *Ulmus*. На юго-востоке Русской равнины произрастали сосново-широколиственные леса с *Quercus*, *Acer* и *Ulmus* (рис. 5.37, 5.38).

В составе лесных и лесостепных фитоценозов Средиземноморья принимали участие *Quercus*, *Rhamnus*, *Castanea*, *Myrica*, *Cedrus*, *Ostrya*, *Taxus*, *Olea*, *Pinus*, *Abies*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Ilex*, *Tilia*, *Acer*, *Ulmus*, *Carpinus* и *Corylus*.

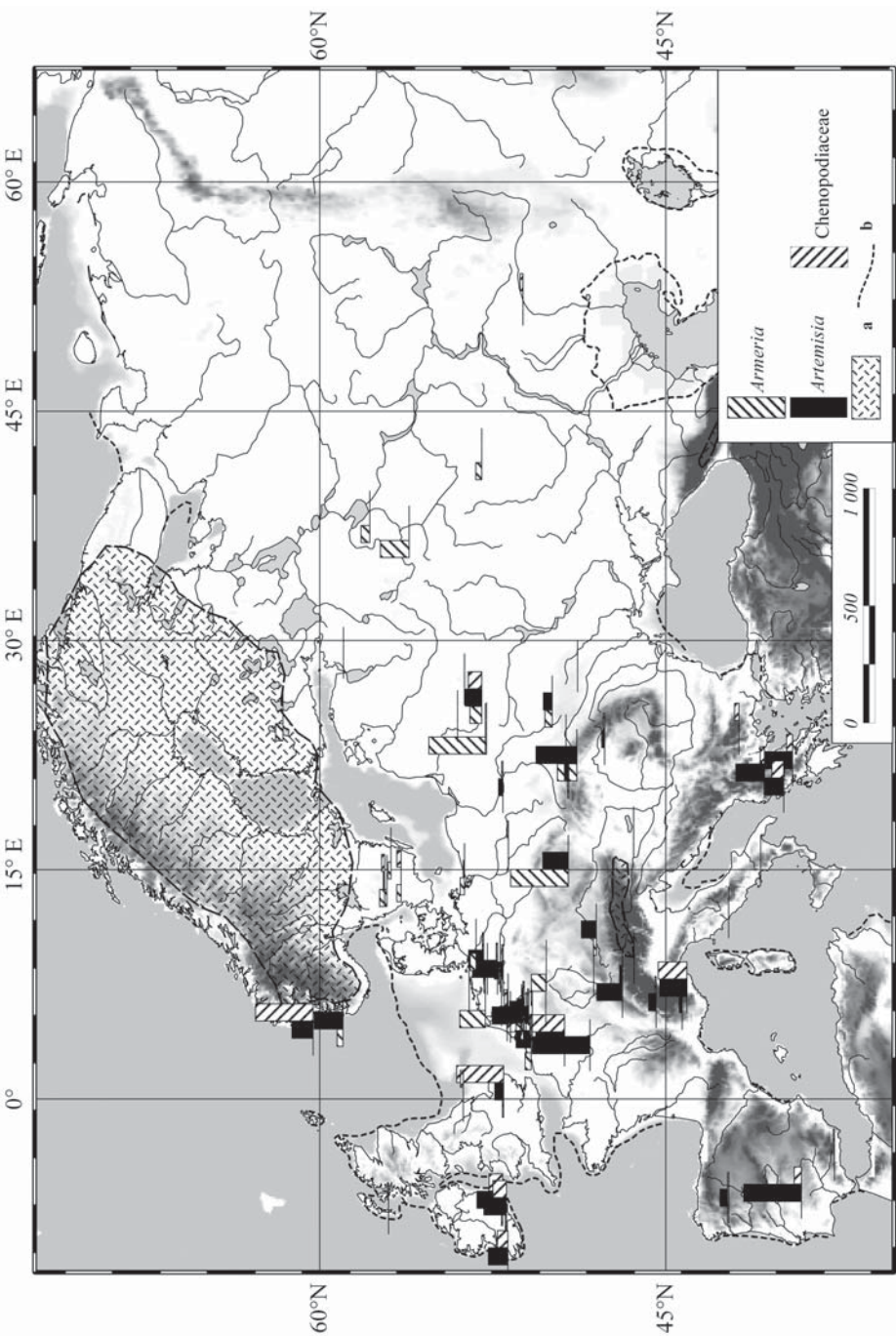


Рис. 5.33. Находки пыльцы *Artemisia*, *Artemisia* и Chenopodiaceae в разрезах БАИС. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

Fig. 5.33. *Artemisia*, *Artemisia*, and Chenopodiaceae pollen from BAIC localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

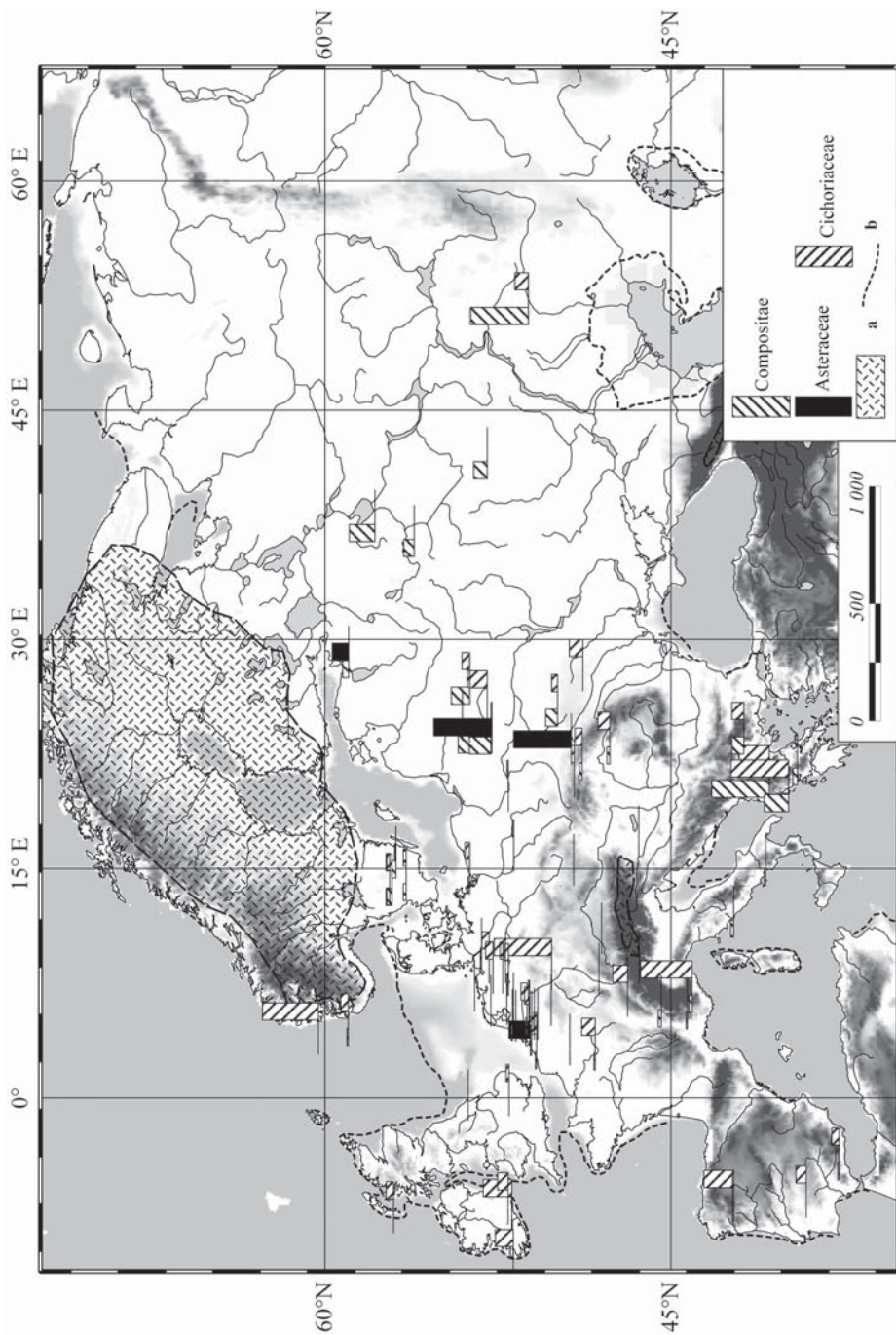


Рис. 5.34. Находки пыльцы Compositae, Asteraceae и Cichoriaceae в разрезе БАИС.

Fig. 5.34. Compositae, Asteraceae, and Cichoriaceae pollen from BAIC localities.





Рис. 5.35. Находки пыльцы *Betula* sect. *Albae* и *Betula* sect. *Nanae* в разрезах БАИС.

Fig. 5.35. *Betula* sect. *Albae* and *Betula* sect. *Nanae* pollen from BAIC localities.



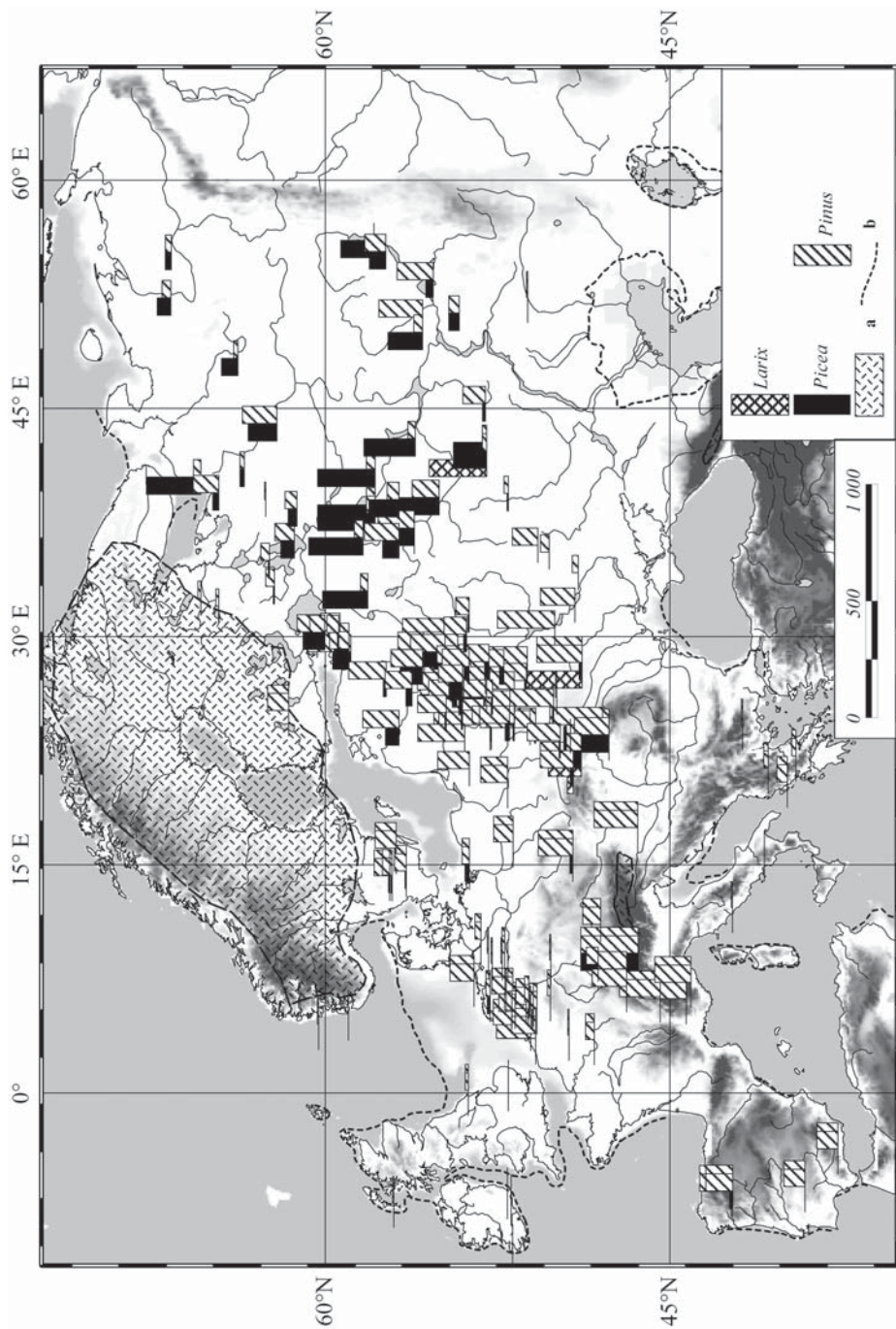


Рис. 5.36. Находки пыльцы *Larix*, *Picea* и *Pinus* в разрезах БАИС.  
 Fig. 5.36. *Larix*, *Picea*, and *Pinus* pollen from BAIC localities.



Рис. 5.37. Находки пыльцы *Acer*, *Carpinus*, *Corylus*, *Fagus* и *Quercus* в разрезах БАИС.

Fig. 5.37. *Acer*, *Carpinus*, *Corylus*, *Fagus*, and *Quercus* pollen from BAIIC localities.

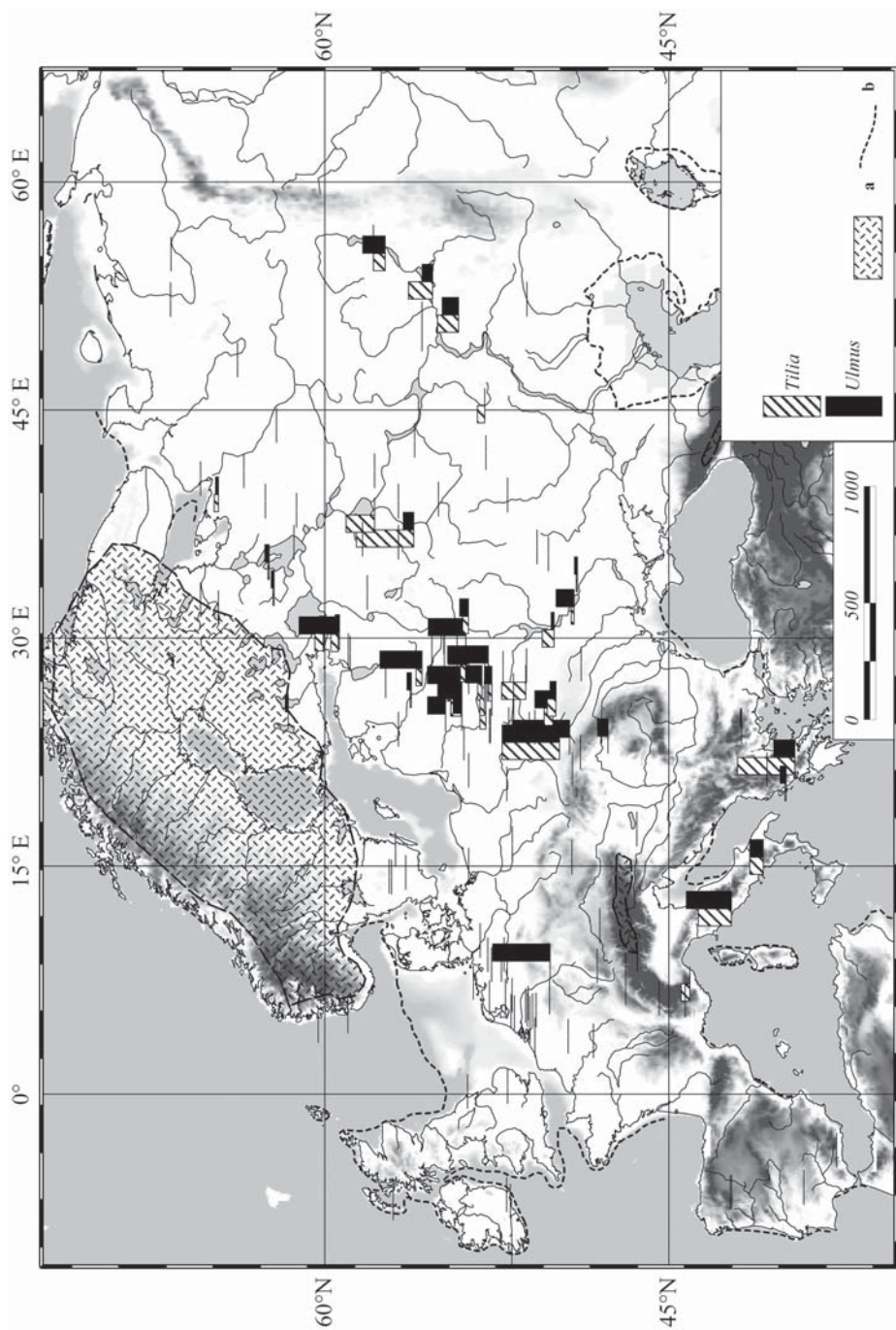
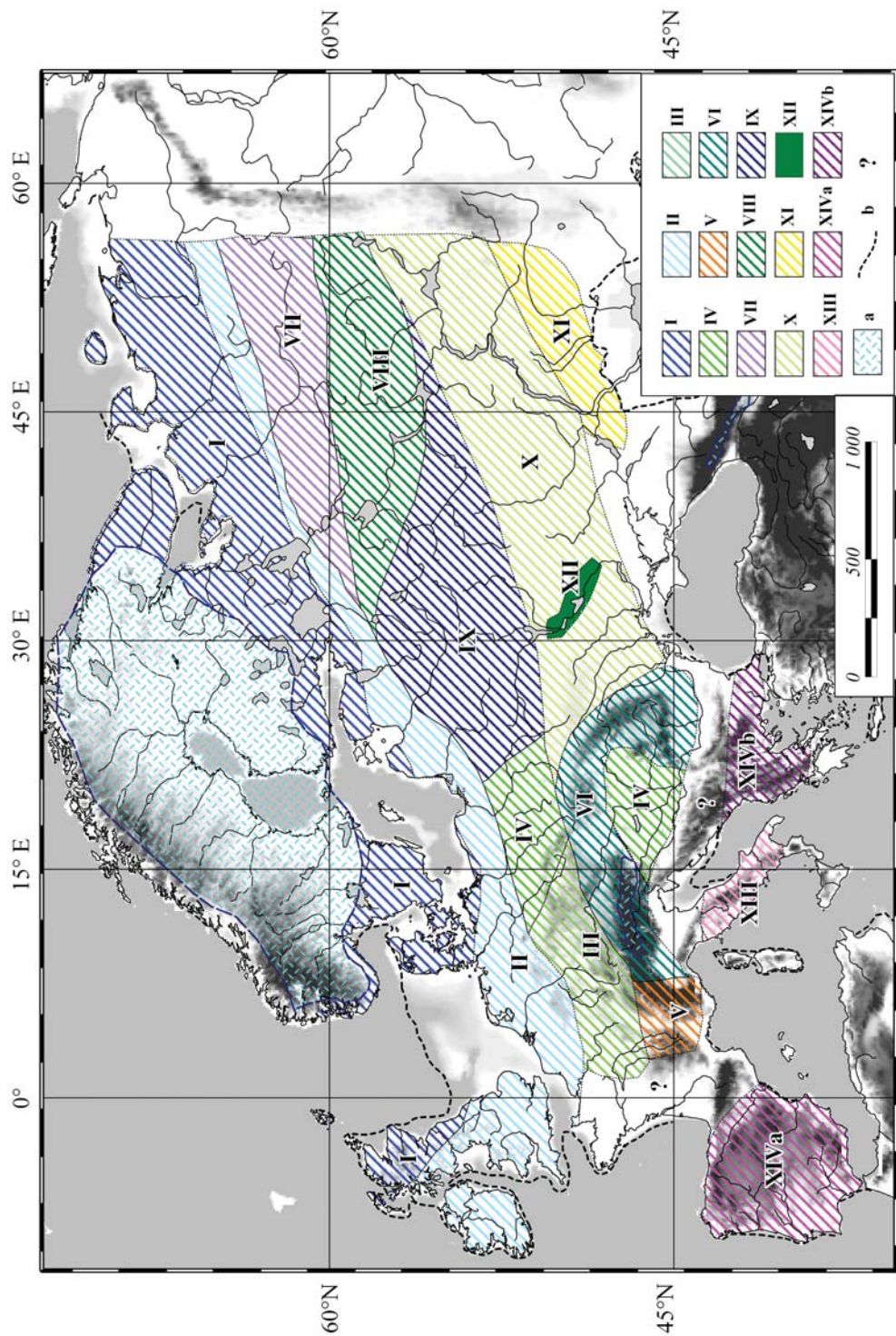


Рис. 5.38. Находки пыльцы *Tilia* и *Ulmus* в разрезах БАИС.  
Fig. 5.38. *Tilia* and *Ulmus* pollen from BAIC localities.







Таким образом, проведенный анализ палинологического материала межстадиальных потеплений ВАIC (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.) позволил выделить четырнадцать типов растительности и две растительные провинции на территории Европы — Европейскую и Средиземноморскую (рис. 5.39).

### Европейская провинция

**I.** Перигляциальная кустарниковая тундра с участием *Salix*, *Betula nana*, *Ericales*, *Hippophaë*, *Juniperus* и небольшими участками сосново-березовых разреженных лесов: в Западной Европе — севернее 51° с.ш., в Восточной Европе — севернее 61–63° с.ш.

**II.** Перигляциальная лесотундра с участками тундростепи (сочетание кустарниковых тундр, сосново-березовых лесов и тундростепных растительных ассоциаций): в Западной и Центральной Европе — севернее 49–51° с.ш., в Восточной Европе — между 59 и 62° с.ш.

**III.** Перигляциальные березовые леса с элементами тундростепи (Западная Европа) — между 47 и 49° с.ш. и западнее 15° в.д.

**IV.** Перигляциальные сосново-березовые северо-таежные леса (Центральная Европа и Среднедунайская низменность) — между 50 и 52° с.ш. и 15 и 21° в.д.

**Рис. 5.39.** Растительность межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд: I — перигляциальная кустарниковая тундра; II — перигляциальная лесо-тундростепь; III — перигляциальные березовые леса с элементами тундростепи; IV — перигляциальные сосново-березовые леса; V — перигляциальная предгорная и среднегорная лесостепь; VI — горные леса; VII — перигляциальные северо-таежные сосново-березовые леса с участием тундровых и тундростепных растительных ассоциаций; VIII — перигляциальные еловые и сосново-березовые леса с участками степных ценозов; IX — перигляциальные сосново-березовые и еловые леса с небольшим участием неморальных элементов в сочетании с участками полынно-типчачковых степей и кустарниковых тундр; X — перигляциальная лесостепь; XI — перигляциальная степь; XII — долинные сосново-широколиственные леса; XIII — сосново-широколиственные и ксерофитные леса; XIVa — широколиственные леса и жестколистны кустарники и полынно-разнотравные степи; XIVb — ксерофитные леса и полынно-злаковые степи; a — ледниковый покров; b — граница суши; ? — отсутствие материала.

**Fig. 5.39.** Palaeovegetation during BAIC time: I — periglacial shrub tundra; II — periglacial forest – tundra-steppe; III — periglacial birch forests with tundra-steppe elements; IV — periglacial pine-birch forests; V — periglacial forest-steppe of forelands and middle mountains; VI — mountain forests; VII — periglacial pine-birch forests with some tundra-steppe plant communities; VIII — periglacial spruce and pine-birch forests with patches of steppe coenoses; IX — periglacial pine-birch and spruce forests with some nemoral elements, in combination with patches of steppes and shrub tundra; X — periglacial forest-steppe; XI — periglacial steppe; XII — riverine pine and broadleaf forests; XIII — pine-broadleaved forests and hard-leaved shrubs; XIVa — broadleaved forests, hard-leaved and herb associations; XIVb — xerophytic forests with grass plant communities; a — ice sheets; b — coast line; ? — gaps in data.

**V.** Перигляциальная предгорная и среднегорная лесостепь (сочетание светлых сосновых лесов с участием широколиственных пород (*Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*) и разнотравно-злаковых степей в Западной Европе — между 44 и 49 с.ш.

**VI.** Горные леса Карпатско-Альпийской области — сосново-еловые леса с участием широколиственных пород (Карпаты) и сосново-березовые леса с примесью широколиственных пород (Альпы).

**VII.** Перигляциальные северо-таежные сосново-березовые леса с участием тундровых и тундростепных растительных ассоциаций на территории Русской равнины — между 60 и 62° с.ш.

**VIII.** Перигляциальные еловые и сосново-березовые леса с участками степных ценозов на территории Русской равнины — между 52 и 60° с.ш. и восточнее 33° в.д.

**IX.** Перигляциальные сосново-березовые и еловые леса с небольшим участием неморальных элементов в сочетании с участками полынно-типчачковых степей и кустарниковых тундр в западных и центральных районах Русской равнины — между 50 и 53° с.ш.

**X.** Перигляциальная лесостепь (сосново-березовые леса в сочетании с луговыми степями и тундровыми ассоциациями) на территории Русской равнины — южнее 50° с.ш.

**XI.** Перигляциальная степь (Заволжье).

**XII.** Долинные сосново-широколиственные леса с участием *Quercus*, *Tilia*, *Corylus*, *Acer* (долины крупных рек центра и юга Русской равнины).

### Средиземноморская провинция

**XIII.** Сосново-широколиственные и ксерофитные леса с участием *Taxus*, *Olea*, *Ostrya*, *Tilia*, *Quercus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, *Abies* (Апеннинский полуостров).

**XIV.** Средиземноморская лесостепь.

**XIVa.** Сочетание широколиственных лесов и жестколистных кустарников с участием *Quercus*, *Fraxinus*, *Myrica* и ассоциаций полынно-разнотравных степей (Пиренейский полуостров).

**XIVb.** Сочетание ксерофитных лесов с участием *Abies*, *Tilia*, *Carpinus*, *Pistacia*, *Myrica*, *Castanea*, *Ilex*, *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, *Quercus* и полынно-злаковых степных растительных ассоциаций (Балканский полуостров).

Анализ обширного палинологического материала показал, что межстадиальные потепления ВАИС были весьма значительными. Лесные фитоценозы существенно расширяли свои ареалы. Еловые леса играли заметную роль в составе палеорастительности в центре Русской равнины. Тундровые и степные сообщества продолжали участвовать в составе перигляциальной флоры. Анализ распространения индикаторных таксонов указывает на сокращение степных сообществ на территории Западной Европы, в Средиземноморье и в центральных областях Восточной Европы. Гипоарктические элементы, такие, как *Selaginella*, *Betula nana*, *Alnaster*, *Huperzia*, *Armeria*, сокращали свои ареалы по сравнению с LGT и были распространены на севере Европы и в горных областях.

Высокая встречаемость в северных областях Европы таких таксонов, как *Hippophaë rhamnoides*, Chenopodiaceae, *Ophyoglossum*, указывает на существование здесь ландшафтов с нарушенным растительным покровом и развитием пионерной растительности. Широколиственные породы входили в состав лесов на юге Западной Европы, в предгорных и среднегорных областях Центральной Европы и в центре Русской равнины. В Средиземноморье ширококолиственные породы входили в состав ксерофитных лесов Апеннинского полуострова, а также в состав лесостепных сообществ на территории Пиренейского и Балканского полуостровов.

В пределах перигляциального лесного пояса с запада на восток были распространены следующие основные ценозы: 1) перигляциальные березовые леса; 2) перигляциальные сосново-березовые леса; 3) перигляциальные сосново-березовые и еловые леса с участием неморальных элементов; 4) перигляциальные еловые и сосново-березовые леса.

Географическое положение палеофитоценов указывает на существование особого типа зональности растительного покрова межстадиального типа в потепление бёллинг–аллерёд. Заметное потепление и увлажнение климата подтверждается характером реконструированной растительности.

## Summary

Performed analysis on extensive palynological data provides evidence of a considerable warming during the BAIC interstadial complex. In Europe, forests expanded their ranges noticeably. In the central regions of the Russian Plain spruce forests were important in the palaeovegetation. Tundra and steppe communities still existed in the periglacial flora. An analysis of the distribution of indicator taxa suggests that the steppe communities were somewhat reduced in Western Europe, in the Mediterranean regions and in the centre of Eastern Europe. Hypo-arctic elements (*Selaginella*, *Betula nana*, *Alnaster*, *Huperzia*, *Armeria*) also reduced their ranges in comparison with the Late Glacial Transition period and occurred in the north of Europe and in mountain areas. A frequent occurrence of *Hippophaë*, Chenopodiaceae and *Ophyoglossum* in northern regions suggests landscapes with a disturbed vegetation cover and some pioneer communities. Broad-leaved species occurred in periglacial forests in the south of Western Europe, in Central Europe (forelands and middle mountains) and in the centre of the Russian Plain. In the Mediterranean regions broad-leaved species occurred in the xerophyte forests of the Apennine Peninsula and were present in forest-steppe communities on the Iberian and Balkan peninsulas. Within the limits of the periglacial forest belt, the succession of main coenoses from west to east was as follows: periglacial birch forests – periglacial pine-birch forests – periglacial pine-birch and spruce forests with nemoral elements – periglacial spruce and birch-pine forests. Spatial distribution of palaeophytocoenoses suggests a periglacial zonality of interstadial type. The reconstructed palaeovegetation provides support for a noticeably warmer and wetter climate during the Bølling–Allerød interstadial.

## 5.4. Растительность в похолодание позднего дриаса (YD) (<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.)

Ш. Бохнке

## 5.4. The vegetation during Younger Dryas (YD) (<10.9 – >=10.2 kyr BP)

Sjoerd Bohncke

Палинологические материалы, относящиеся к стадияльному похолоданию позднего дриаса (YD) (<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.), были изучены по 93 разрезам (270 образцам). Шестьдесят разрезов имеют радиоуглеродные даты (табл. 5.7). Возраст остальных разрезов определен биостратиграфическими методами, при наличии радиоуглеродных датировок, соответствующих раннему голоцену или потеплениям бёллинг–аллерёд. Реконструкции растительности позднего дриаса были проведены В.П. Гричуком (1982) для территории Европы. Детальный эколого-ценологический анализ флор YD для зоны перигляциальных степей Восточной Европы (Борисова, 1994) позволил характеризовать степень пространственной дифференциации растительного покрова в среднеширотной области Европы. Большое количество новых палинологических данных, появившихся в

**Таблица 5.7.** Разрезы позднего дриаса с палинологическими характеристиками  
(<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.)

**Table 5.7.** The Younger Dryas pollen sites (<10.9 – >=10.2 kyr BP)

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
1	Cospuden	51.18	12.47	10260±110, GrN-17156	Mol, 1995
2	Zoschen	51.20	12.45	10370±190, Leipzig 626	Litt, 1992
3	Walda Bakels	48.20	11.10	10440±95	Kortfunke, 1992
4	Grasheim	48.21	11.10	10625±295, Jahre v.h.-16324; 10530±310, Jahre v.h.-16323; 10240±295, Jahre v.h.-16322	Kortfunke, 1992
5	Meekelermeer	52.40	6.45	10710±230, GrN-10027	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
6	Kostverlon	53.10	6.35	Относительные	Bohncke, unpublished
7	Gennep	51.40	5.58	Относительные	Bohncke, unpublished
8	Bosscherheid (gully)	51.40	6.00	10940±60, GrN-13379	Bohncke, 1993
9	Kingbeek dal	50.55	5.45	Относительные	Bohncke, unpublished
10	Lago de Ajo	8.60	-6.15	Рассчитанные	EPD
11	Lago Grande di Monticchio	40.56	15.60	Рассчитанные	EPD
12	Khimaditis	40.37	21.35	Рассчитанные	EPD
13	Ioannina	39.45	20.43	Рассчитанные	EPD
14	Xinias	39.03	22.16	Рассчитанные	EPD



15	Ampoix	48.10	2.56	10550±160, MBN-330	EPD
16	Aholami	61.53	25.13	Рассчитанные	EPD
17	Antu Sinijarv	59.08	29.19	Рассчитанные	EPD
18	Ballinloghig Lake	52.12	-10.30	10420±215, UB-2693; 10020±340, UB-2682; 10450±360, UB-2683	EPD
19	Ballybetagh	53.10	-6.25	10600±60, TO-235	EPD
20	Belle Lake	52.11	-7.03	10590±185, D-111	EPD
21	Blomoy	60.32	4.53	Рассчитанные	EPD
22	Bruvatnet	70.11	28.25	10280±260, Hel-497	EPD
23	Selle di Carnino	44.09	7.41	10690±140, Ly-729	EPD
24	Chivres	49.61	3.81	Рассчитанные	EPD
25	Coolteen	52.35	-6.60	10880±190, I-5035	EPD
26	Edessa	40.49	21.57	10645±100, GrN-6189	EPD
27	Grasvatn	63.42	8.42	10360±100, T-3149a	EPD
28	Hirvilampi	60.37	24.15	Рассчитанные	EPD
29	Hockham Mere	52.3	0.50	10820±900, Q-2205	EPD
30	Kamenicky	49.44	15.58	Рассчитанные	EPD
31	Kansjon	57.38	14.32	10530±90, Lu-2918	EPD
32	Kupena I	41.59	24.20	10700±64, Tln-1000	EPD
33	Laguna de la Roya	42.13	6.46	10290±60, CAMS-12617	EPD
34	Col des Lauzes	45.46	6.32	10870±300, Ly-1282	EPD
35	Lac Long Inférieur	44.03	7.27	Рассчитанные	EPD
36	Lago di Martignano	42.07	12.20	10550±290, BETA-33224; 10480±290, BETA-33225	EPD
37	Lake Skvzetuszewskie (87)	52.33	17.21	10500±140, Gd-2762	EPD
38	Lac Saint Leger	44.25	6.20	Рассчитанные	EPD
39	Hozelec SK-5-A	49.03	28.30	Рассчитанные	EPD
40	Skvarran	57.12	16.09	10320±90, LU-2482	EPD
41	Bledowo lake	52.33	20.40	Рассчитанные	EPD
42	Słopiec	50.47	20.47	1080±210, Gd-704	EPD
43	Spjallsjon	56.41	14.35	10420±180, LU-2515	EPD
44	Tarnawa Wyzna	49.06	22.50	10340±160; 10790±160	EPD
45	Tomtabaken	57.29	14.28	10440±110, LU-897; 10500±130, LU-1090; 10580±130, LU-1089	EPD
46	Zbudovska Blata	49.55	14.19	10341±100, Bln-1482	EPD
47	Preluca Tiganuli	47.48	23.31	10240±90, Ua-1637; 10260±115, Ua-636	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002
48	Stereioiu	47.48	23.32	10325±150, Ua-1625	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
49	Coizard-Joches-II	48.47	3.52	10520±95, GrN-4715; 10860±90, GrN-4716	Zeist, Spoel-Walvius, 1980
50	Liastemmen	59.10	5.14	10420±170, T-6167a; 10760±130, T-6166a	Paus, 1989
51	Milheeze c	51.30	5.49	10570±120, Utr.-1618	Bos, 1988
52	Zabinko	52.10	16.50	10380±170, GrN-16191; 10800±120, GrN-16192	Bohncke <i>et al.</i> , 1995
53	Oppershofen 3	50.25	8.44	10510±110, Utc.-5239; 10400±289, Utc.-6086	Bos, 1988
54	Mardorf-Schweinsberg	50.45	8.57	10200-60, Utc-4848; 10560-80, Utc.-4874	Bos, 1988
55	Sandsjon	56.45	13.25	10200±90, LU-2697	Magnus, 1989
56	Maizy-Cuiry	49.23	3.48	10480±130	Bakels, 1995
57	Gulickshof 1	51.04	5.53	10800±90, GrA-4309	Hoek, 1997
58	Poggensee	53.50	10.10	Относительные	Kiel, 1987
59	Clairveaux Petitalc	47.00	7.00	Относительные	Bohncke, unpublished
60	Minderhout	51.25	4.46	Относительные	Bohncke, Vandenberghe, 1991
61	Meerfelder	50.45	6.40	Калиброванные	Litt, Stebich, 1999
62	L. Namackanbeg	53.17	-9.18	Относительные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
63	Lugra	53.01	-8.52	Относительные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
64	Illaucronan	52.57	-8.52	Относительные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
65	Toty Hill	52.32	-8.41	Относительные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
66	Uddelemeer	52.15	5.46	10610±60, GrN-9550	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
67	Rotsee RL 305	47.00	8.15	10450±160, C-901; 10465±160, C-909	Lotter, 1988
68	Rotsee RL 300	47.00	8.15	10730±150, C-968	Lotter, 1988
69	Beugen meander scar			Рассчитанные	Bohncke, unpublished
70	Гаврилово 84	51.25	40.00	10220±130, ЛУ-1722; 10420±140, ЛУ-1664	Спиридонова, 1991
71	Черная Лиговка	58.15	39.00	10070±130, TA-187	Серебрянные, 1978
72	Сомино (скв. 86)	57.40	38.32	10535±330; 10260±330	Неёштадт и др., 1965
73	Половецко-Купанское болото	56.40	39.00	10260±300	Хотинские и др., 1994
74	Латыши	53.10	24.20	10870±100, Tln-137	Вознячук, Вальчик, 1987
75	Волосово	55.30	30.10	10650±169, Tln-325	Санько, 1987
76	Крестовая	70.08	57.00	10550±160, LU-1466	Серебрянные, Малясова, 1998
77	Сенокосная балка	55.00	37.00	10380±110, Ki-6155	Симакова, неопубл.
78	Побочное	51.45	52.30	10288±435, ИГРАН-1573	Кременецкие и др., 1998
79	Нарочь	54.92	26.83	10710±50, Tln-653	Якушко и др., 1992

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
80	Mire Saviku	58.24	27.14	10200±90, TA-328	EPD
81	Lake Jarveotsa	59.02	24.17	10190±110, Tln-1719; 10205±80, Tln-1721	EPD
82	Нижневартовск	76.40	62.00	10600±80, COAN-172	EPD
83	Чернихово	53.25	26.26	Рассчитанные	EPD
84	Gass 33 Sig	56.00	9.01	10060±185, K-4288	Kolstrup <i>et al.</i> , 1990
85	Quintanar de la Sierra	42.00	-3.25	10120±160	Goni, 1994
86	Urtiaga	43.30	-5.00	10280±190	Goni, 1994
87	Pian di Gembro	46.00	10.00	Рассчитанные	Pini, 2002
88	Lake Steissling	47.50	8.55	Рассчитанные	Eusterhues <i>et al.</i> , 2002
89	Lake Perespilno	52.00	23.20	Калиброванные	Goslar <i>et al.</i> , 1999
90	Gerzensee	47.00	7.00	Калиброванные	Wick, 2000
91	Leysin	46.55	7.00	Калиброванные	Wick, 2000
92	Lake Gosciaz	53.00	20.00	Рассчитанные	Ralska-Jasiewiczowa, 2003
93	Le Locle	47.03	6.43	10220±70, A-22260; 10420±70, A-22259	Magny <i>et al.</i> , 2001

последние годы, а также применение новых подходов для классификации собранного материала позволили провести более детальные реконструкции растительности YD.

Палеоботанические разрезы содержат палинологическую информацию о 269 определенных флористических таксонах, из которых 67 — видовых и 169 — родовых определений. Отдельно были проанализированы данные по 121 разрезу (274 образцам) для территории Русской равнины из палинологической базы данных А.В. Кожаринова (1994).

Материалы из двух палинологических баз данных сгруппированы в каждом случае в девять кластеров (рис. 5.40). Анализ групп палиноспектров базы данных А.В. Кожаринова будет показан ниже.

Распределение таксонов и жизненных форм по выделенным кластерам представлено в табл. 5.8 и 5.9.

Географическое расположение выделенных девяти кластеров разрезов, имеющих палинологические характеристики, показано на рис. 5.41.

На основании ранжирования пыльцевых данных были выделены следующие кластеры: кластер 1 — перигляциальные березово-сосновые леса (с небольшими участками тундростепной растительности); кластер 2 — кустарниковая тундра в сочетании с растительными сообществами травянистой тундры; кластер 3 — перигляциальные разреженные хвойно-широколиственные леса; кластер 4 — разреженная лесотундра; кластер 5 — сочетание широколиственных лесов и степных растительных ассоциаций; кластер 6 — перигляциальные сосново-бе-

резовые леса с участием широколиственных пород; кластер 7 — кустарничковая тундра с участками сосново-березовых редколесий; кластер 8 — перигляциальные березово-сосновые леса в сочетании с растительными сообществами кустарничковой тундры; кластер 9 — перигляциальные злаково-разнотравные и маревые степи.

Во время похолодания позднего дриаса произошла деструкция некоторых палеофитоценозов (например, перигляциальных еловых и елово-сосновых лесов — кластер 5), существовавших во время межстадиальных потеплений бёллинг-аллерёд. Одновременно произошло формирование новых трех типов растительности, относящихся к кластерам 4, 7 и 8. Это палеофитоценозы незалеженных ландшафтов, охарактеризованные кластерами 4 и 7, и перигляциальные березово-сосновые леса в сочетании с растительными сообществами кустарничковой тундры, относящиеся к кластеру 8.

Несомненно, открытые ландшафты расширяли свои ареалы в это время, что явилось воздействием похолодания позднего дриаса на растительный покров и отразилось на составе палинокомплексов этого климатического эпизода. Кроме того, широколиственные породы были слабо представлены в лесных сообществах.

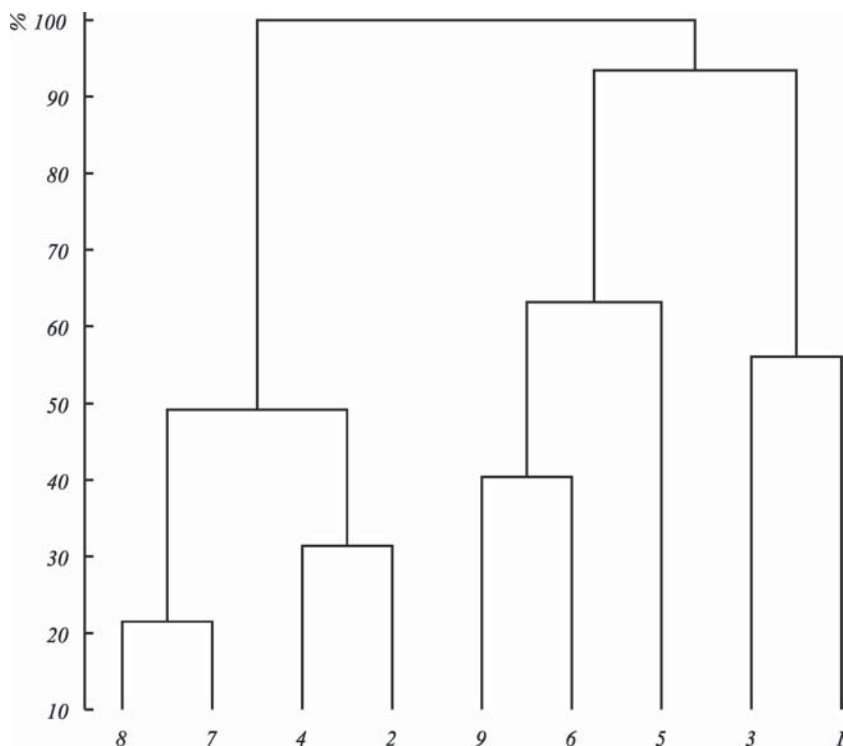


Рис. 5.40. Дендрограмма групп палиноспектров позднего дриаса.

Fig. 5.40. Dendrogram for the Younger Dryas pollen assemblages.



**Таблица 5.8.** Характеристика кластеров по средним значениям ранжированных переменных для YD

**Table 5.8.** The characteristic in standard units (average value of the cluster) for YD

Таксоны и жизненные формы	Кластеры								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Abies</i> (пихта)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,39</b>	0,00	0,00	0,00	0,03
<i>Juniperus</i> (можжевельник)	0,02	<b>0,23</b>	0,02	0,30	0,05	0,07	<b>0,25</b>	<b>0,59</b>	0,01
<i>Picea</i> (ель)	<b>0,13</b>	0,00	<b>0,52</b>	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Pinus</i> (сосна)	<b>0,46</b>	0,05	<b>0,32</b>	<b>0,27</b>	0,06	<b>0,35</b>	<b>0,31</b>	<b>0,28</b>	0,07
<i>Alnus</i> (ольха)	0,14	0,05	<b>0,47</b>	0,01	<b>0,39</b>	0,06	0,02	0,00	0,01
<i>Betula</i> sect. <i>Albae</i> (береза древовидная)	<b>0,34</b>	0,10	<b>0,35</b>	<b>0,33</b>	0,01	0,10	0,14	<b>0,23</b>	0,00
<i>Betula</i> sect. <i>Nanae</i> (береза кустарниковая)	<b>0,16</b>	0,00	<b>0,27</b>	<b>0,20</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Corylus</i> (лещина)	0,02	0,00	<b>0,25</b>	0,02	<b>0,44</b>	0,01	0,01	0,00	0,02
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,54</b>	<b>0,13</b>	0,00	0,00	0,01
<i>Hippophaë rhämnoïdes</i> (облепиха)	0,08	0,05	0,00	0,09	0,00	0,08	<b>0,10</b>	0,00	0,00
<i>Populus tremula</i> (осина)	0,06	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,08	<b>0,13</b>	0,00
<i>Quercus</i> (дуб)	0,00	0,00	<b>0,33</b>	0,01	<b>0,60</b>	0,12	0,01	0,00	0,13
<i>Salix</i> (ива)	0,18	<b>0,45</b>	0,02	0,17	0,01	0,02	0,23	<b>0,54</b>	0,00
<i>Tilia</i> (липа)	0,01	0,00	<b>0,73</b>	0,00	<b>0,37</b>	0,06	0,00	0,00	0,01
<i>Ulmus</i> (вяз)	0,03	0,00	<b>0,39</b>	0,06	<b>0,72</b>	0,03	0,00	0,00	0,06
Apiaceae (зонтичные)	0,04	0,05	0,13	0,08	0,05	0,12	<b>0,37</b>	<b>0,75</b>	0,07
Asteraceae (астровые)	0,02	0,05	0,18	0,03	0,02	0,14	0,08	<b>0,60</b>	<b>0,36</b>
Cichoriaceae (цикориевые)	0,00	0,15	0,25	0,10	0,01	0,05	0,15	<b>0,50</b>	<b>0,34</b>
<i>Artemisia</i> (полынь)	0,16	<b>0,37</b>	<b>0,25</b>	<b>0,22</b>	0,05	<b>0,24</b>	0,16	0,13	0,07
Brassicaceae (крестоцветные)	0,00	<b>0,20</b>	0,09	0,04	0,00	0,18	0,16	<b>0,42</b>	0,02
Caryophyllaceae (гвоздичные)	0,03	<b>0,77</b>	<b>0,25</b>	0,08	0,01	0,06	0,10	0,17	0,03
Chenopodiaceae (маревые)	0,10	0,16	<b>0,39</b>	0,13	0,07	<b>0,20</b>	0,04	0,02	<b>0,81</b>
Сурепеae (осоковые)	0,09	0,13	0,05	<b>0,30</b>	0,03	0,10	0,24	<b>0,54</b>	0,15
<i>Ephedra</i> (эфедра)	0,00	0,02	0,00	0,02	0,00	<b>0,19</b>	0,04	<b>0,11</b>	<b>0,37</b>
Ericaceae (вересковые)	0,09	<b>0,28</b>	0,00	0,16	<b>0,20</b>	0,05	0,16	<b>0,50</b>	0,00
<i>Empetrum</i> (эмпетрум)	0,05	0,15	0,00	0,08	0,00	0,00	0,07	<b>0,50</b>	0,00
Fabaceae (бобовые)	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,20	0,01	0,00	<b>0,06</b>
<i>Helianthemum</i> (солнцецвет)	0,01	<b>0,10</b>	0,00	0,12	0,00	0,10	<b>0,17</b>	0,01	0,00
<i>Myriophyllum</i> (уруть)	0,05	0,03	0,00	0,00	0,01	0,05	0,04	<b>0,50</b>	0,18
<i>Nymphaea</i> (кувшинка)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,33</b>	0,00	0,01	0,00	0,11
<i>Plantago</i> (подорожник)	0,00	0,10	0,00	0,01	0,14	<b>0,31</b>	0,04	<b>0,75</b>	0,01
Poaceae (злаковые)	0,13	<b>0,38</b>	0,12	<b>0,32</b>	<b>0,42</b>	0,19	<b>0,42</b>	<b>0,73</b>	<b>0,48</b>
Polygonaceae (гречишные)	0,04	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,11	<b>0,50</b>	<b>0,33</b>
<i>Rumex</i> (щавель)	0,02	<b>0,56</b>	0,00	0,06	0,08	0,05	0,14	0,13	0,02

Таксоны и жизненные формы	Кластеры								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Potamogeton</i> (рдест)	0,02	0,00	0,00	0,04	0,00	0,13	0,02	<b>0,53</b>	0,03
Ranunculaceae (лютиковые)	0,07	0,07	0,03	0,03	0,00	0,16	0,18	0,00	0,02
<i>Thalictrum</i> (василистник)	0,02	<b>0,42</b>	0,00	<b>0,15</b>	0,00	0,02	<b>0,13</b>	0,09	0,07
Rosaceae (розовые)	0,06	<b>0,28</b>	0,00	0,02	0,00	0,07	0,04	<b>0,30</b>	0,00
<i>Dryas octopetata</i> (дриада)	0,0	<b>0,30</b>	0,00	0,12	0,002	0,13	0,00	<b>0,50</b>	0,00
<i>Filipendula</i> (лабазник)	0,05	0,01	0,00	<b>0,13</b>	0,00	0,01	<b>0,10</b>	<b>0,18</b>	0,00
<i>Potentilla</i> (лапчатка)	0,03	0,00,	0,07	0,14	0,00	0,00	0,09	<b>0,53</b>	0,12
<i>Rubus</i> (малина)	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	<b>0,50</b>	0,00
Rubiaceae (мареновые)	0,02	0,00	0,00	<b>0,21</b>	0,00	0,03	<b>0,20</b>	0,01	0,00
<i>Galium</i> (подмаренник)	0,02	0,00	0,00	0,03	<b>0,16</b>	0,11	0,08	<b>0,50</b>	<b>0,52</b>
<i>Sanguisorba</i> (кровохлебка)	0,00	0,00	0,00	0,08	0,15	0,13	0,00	<b>0,67</b>	0,00
Saxifragaceae (камнеломковые)	0,03	<b>0,69</b>	0,00	0,09	0,00	0,01	0,03	0,00	0,00
<i>Sparganium</i> (ежеголовник)	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,06	0,01	<b>0,88</b>	<b>0,66</b>
<i>Typha</i> (рогоз)	0,06	0,09	0,00	0,02	<b>0,15</b>	0,05	0,01	<b>0,50</b>	0,09
Valerianaceae (валериановые)	<b>0,05</b>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
<i>Botrychium</i> (ужовник)	0,09	<b>0,44</b>	0,13	0,06	0,00	0,07	0,07	0,00	0,00
Bryales (зеленые мхи)	0,09	0,00	<b>0,44</b>	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00
<i>Dryopteris</i> (щитовник)	0,05	<b>0,21</b>	<b>0,10</b>	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,02
<i>Equisetum</i> (хвощ)	0,03	0,01	0,00	<b>0,18</b>	0,05	0,00	0,04	<b>0,45</b>	0,00
<i>Lycopodium</i> (плаун)	0,11	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	<b>0,75</b>	0,00
Polypodiaceae (многоножковые)	<b>0,12</b>	<b>0,17</b>	<b>0,26</b>	0,03	0,01	0,04	0,06	0,04	0,00
<i>Selaginella</i> (плаунок)	0,05	<b>0,60</b>	0,00	0,10	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00
<i>Sphagnum</i> (сфагнум)	0,03	0,00	<b>0,25</b>	0,09	0,00	0,01	0,01	0,10	0,00

Произошла деструкция зональной растительности, которая сформировалась в течение межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд, и вновь сформировавшиеся типы растительности включали в себя более разнообразные палеофитоценозы.

В позднем дриасе в связи с увеличением континентальности климата произошло усиление дифференциации растительного покрова с запада на восток. Кластеры 7 (перигляциальная лесостепь) и 8 (широколиственные леса), которые доминировали в палеорастительности ВАИС, трансформировались в кластеры 5 (разреженные широколиственные леса), 6 (перигляциальные сосново-березовые леса с участием широколиственных пород) и 9 (злаково-разнотравные и маревые степи).

Воздействие похолодания позднего дриаса на растительность Средиземноморья была не столь значительной. Перигляциальная лесостепь с участием широколиственных пород и степных растительных ассоциаций была широко распространена на Пиренейском полуострове — кластер 7 ВАИС соответствует кла-

**Таблица 5.9.** Характеристика кластеров по средним значениям ранжированных переменных для YD (согласно палинологической базе данных А.В. Кожаринова)

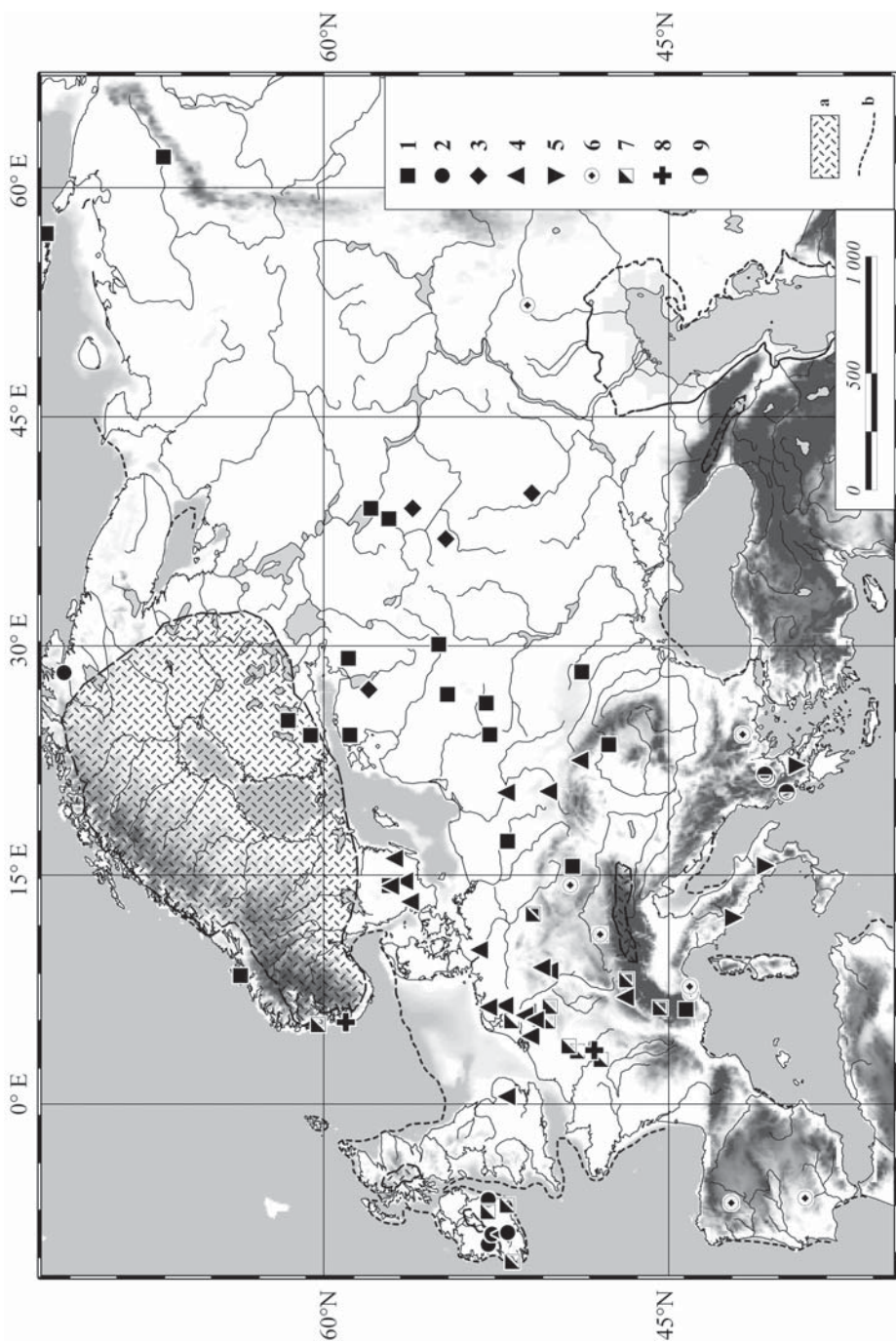
**Table 5.9.** The characteristic in standard units (average value of cluster) for YD (according to A.V. Kozharinov' database)

Таксоны и жизненные формы	Кластеры								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Деревья	<b>0,68</b>	0,00	0,40	<b>0,60</b>	0,51	0,00	<b>0,82</b>	<b>0,75</b>	<b>0,84</b>
Травы	0,13	0,00	0,33	<b>0,43</b>	0,38	0,00	0,19	0,28	0,13
Споры	0,30	0,00	<b>0,43</b>	0,09	0,27	0,00	0,04	0,15	0,10
<i>Picea</i> (ель)	0,05	<b>0,12</b>	<b>0,27</b>	0,03	0,08	0,00	0,05	0,05	<b>0,14</b>
<i>Pinus</i> (сосна)	0,29	0,05	0,18	<b>0,30</b>	<b>0,31</b>	<b>0,95</b>	<b>0,78</b>	<b>0,58</b>	<b>0,84</b>
<i>Acer</i> (клен)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00
<i>Alnus</i> (ольха)	0,27	<b>0,46</b>	0,21	0,03	0,08	0,05	0,02	0,08	0,03
<i>Betula</i> (береза)	0,14	<b>0,82</b>	0,35	<b>0,36</b>	<b>0,36</b>	0,13	0,18	<b>0,20</b>	0,11
<i>Carpinus</i> (граб)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00
<i>Corylus</i> (лещина)	<b>0,66</b>	0,00	0,00	0,13	0,08	<b>0,31</b>	0,11	0,12	0,00
<i>Fagus</i> (бук)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Quercus</i> (дуб)	0,15	0,00	0,00	0,08	0,00	<b>0,23</b>	0,00	<b>0,31</b>	0,00
<i>Tilia</i> (липа)	<b>0,49</b>	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,06	0,16	0,00
<i>Ulmus</i> (вяз)	<b>0,49</b>	0,00	0,00	0,14	0,00	0,10	0,04	0,14	0,00
Lamiaceae (губоцветные)	0,00	0,00	0,00	<b>0,17</b>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Oxyria</i> (кисличник)	0,00	0,00	0,00	0,00	<b>0,03</b>	0,00	0,00	0,00	0,00
Rubiaceae (мареновые)	0,00	0,00	0,05	<b>0,10</b>	0,01	0,00	0,02	0,00	0,01

стеру 6 YD (перигляциальные сосново-березовые леса). В то же время широколиственные леса (кластер 8, ВАИС), произрастающие в Италии и Греции, трансформировались в кластер 5 (YD), характеризующий более остепненную растительность по сравнению с предшествующим потеплением. Лесостепные палеофитоценозы горных областей Албании и Югославии в позднем дриасе сменяются степными растительными ассоциациями (кластер 9).

Фитоценозы кластера 9, сходные с фитоценозами кластера 11 потепления ВАИС, произрастали в это время и на юго-востоке Русской равнины. Таким образом, степные растительные сообщества позднего дриаса смещались на запад по сравнению со временем межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд.

В пределах северо-западной Европы локализованы растительные ассоциации трех кластеров: кластера 7 (сосново-березовая кустарниковая тундра), кластера 4 (березово-сосновая кустарниковая тундра) и кластера 2 (кустарничковая тундра в сочетании с травянистой тундрой). В этих сообществах доминируют ассоциации кустарниковой тундры с участием сосны, в большей степени в фитоценозах кластера 7 и в меньшей степени в ценозах кластера 4. К востоку от



**Рис. 5.41.** Географическое распространение разрезов YD, принадлежащих к 9 кластерам. Здесь и далее: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.41.** Geographical distribution of YD pollen localities, belonging to 9 clusters: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



долины реки Одер фитоценозы кустарниковой тундры сменяются березово-сосновыми лесами с участками тундростепных сообществ (кластер 1). Эти растительные сообщества преобладали на территории Русской равнины и на севере Европы вплоть до южной Финляндии и республик Балтии. Палеофитоценозы кластера 1 сменили ценозы еловых и елово-сосновых лесов с участием широколиственных пород и степных сообществ кластера 5 предшествующего потепления ВАИС.

По направлению к восточным границам Европы, в бассейнах Днепра и Волги, сосново-березовые леса с участками тундростепей сменяются перигляциальными разреженными хвойными лесами (*Picea* и *Pinus*) с участием широколиственных пород (рис. 5.42, 5.43).

На юго-востоке Европы, в Заволжье (к востоку от нижнего течения Волги), перигляциальные злаково-разнотравные и маревые степи, существовавшие в потепления бёллинг–аллерёд (кластер 11), трансформировались в позднем дриасе в фитоценозы кластера 6. Это были сообщества, включавшие как степные элементы, так и небольшие участки смешанных лесов (сосново-березовые леса с участием широколиственных пород).

В YD под влиянием ухудшения климатической обстановки бореальные березово-сосновые леса простирались далеко на восток и юго-восток, в то время как степные фитоценозы достигали западных и юго-западных границ Европы. Другим значительным событием позднего дриаса было то, что леса становились более разреженными и на свободные от лесной растительности участки проникали тундровые или степные растительные ассоциации.

Такая смена палеофитоценозов наиболее ярко проявилась в Ирландии, где палиноспектры березово-сосновой кустарниковой тундры (кластер 7) содержат небольшое количество пыльцы *Betula* и *Pinus*. Сходные процессы имели место на территории Норвегии. Здесь открытые сосново-березовые леса с ценозами кустарничковой тундры (кластер 8) сменились березово-сосновыми лесами с участием тундростепных ценозов (кластер 1) и ассоциациями кустарничковых и травянистых тундр.

Палинологическая база, собранная А.В. Кожариновым (1994), содержит информацию о составе пыльцы деревьев и общем количестве пыльцы трав и спор в спектрах (рис. 5.44, табл. 5.9). Эти данные не позволяют охарактеризовать состав степных и тундровых сообществ, однако общие представления о палеофитоценозах различных кластеров Русской равнины были получены.

Палиноспектры данной базы были сгруппированы в 9 кластеров:

Кластер 1, широколиственные леса в сочетании с сосново-березовыми лесами.

Кластер 2, березово-ольховые (*Alnus* cf. *incana*) и еловые леса.

Кластер 3, разреженные елово-сосновые леса в сочетании с березовыми лесами и ольхой.

Кластер 4, разреженные березово-сосновые леса с участием широколиственных пород (*Ulmus*, *Quercus*, + *Corylus*).

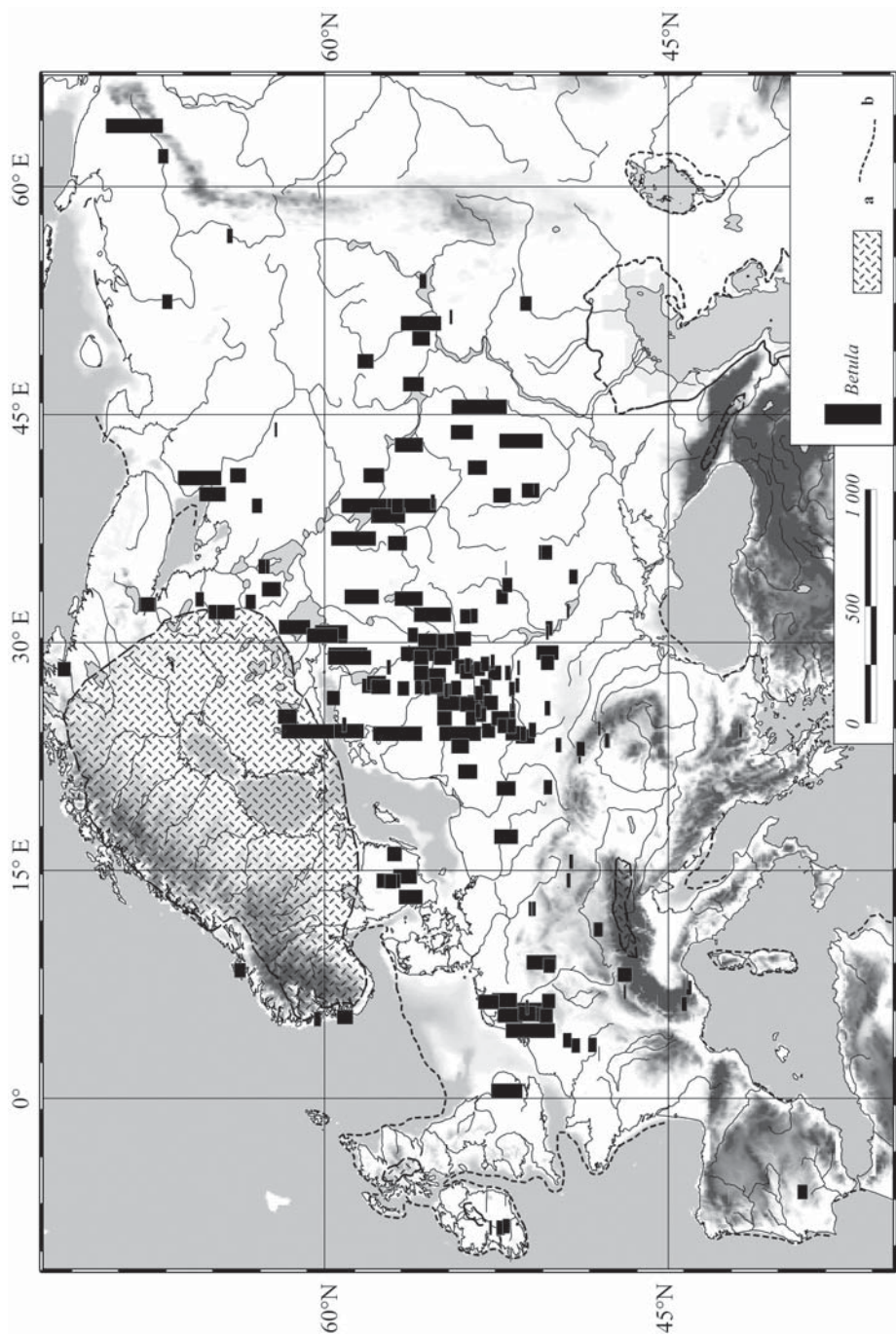


Рис. 5.42. Находки пыльцы *Betula* в отложениях позднего дриаса: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
 Fig. 5.42. *Betula* pollen from YD localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.

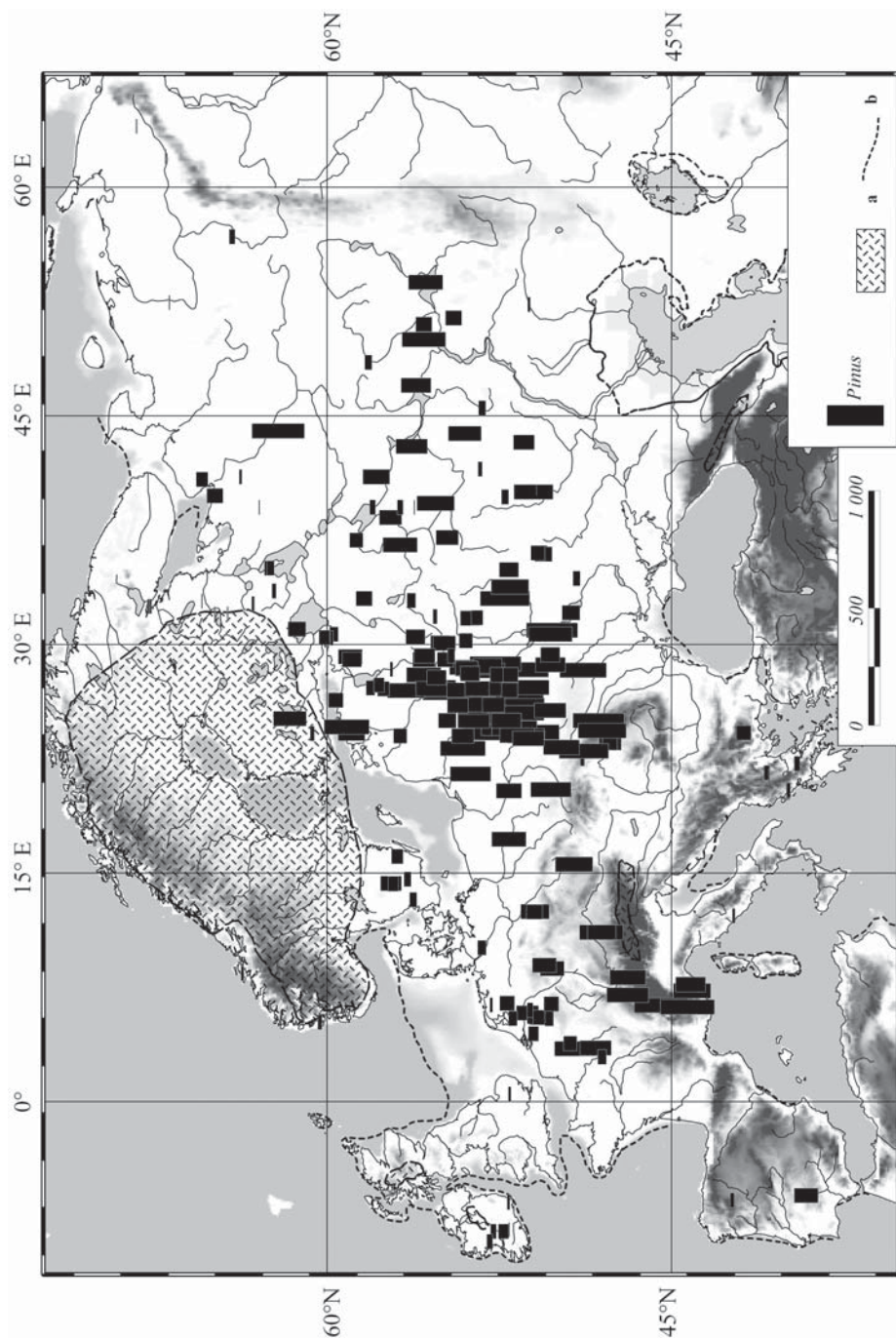
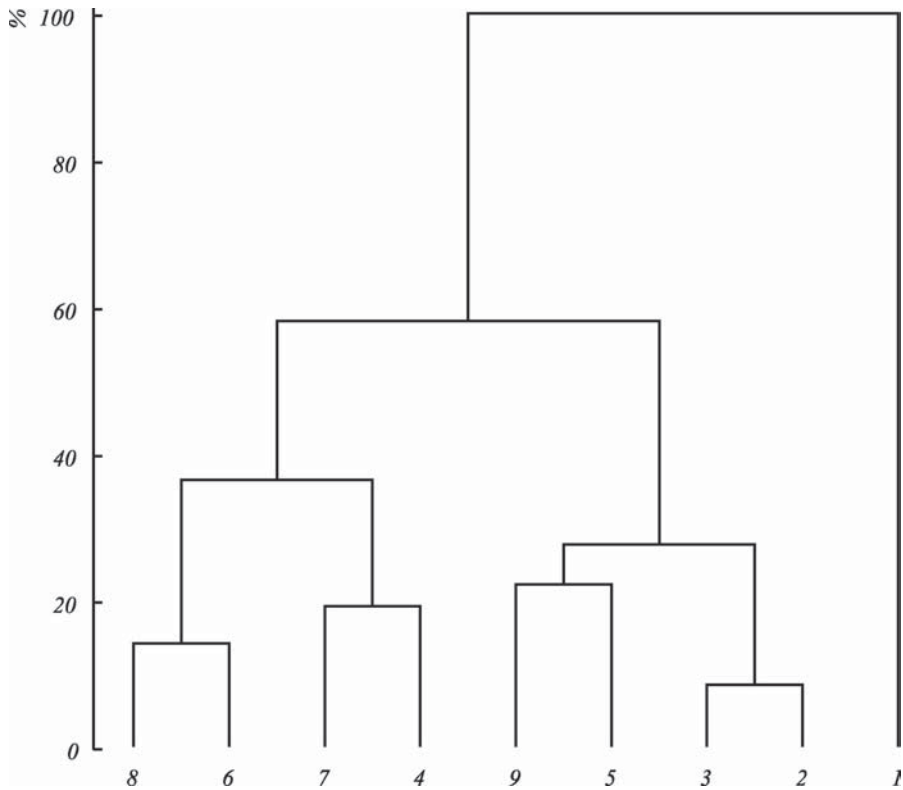


Рис. 5.43. Находки пыльцы *Pinus* в отложениях позднего дриаса: а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.  
 Fig. 5.43. *Pinus* pollen from YD localities: a — ice-sheet and mountain glaciers, b — coast line.



**Рис. 5.44.** Дендрограмма групп палиноспектров позднего дриаса (база данных А.В. Кожаринова).

**Fig. 5.44.** Dendrogram for YD pollen assemblages (according A.V. Kozharinov' database).

Кластер 5, разреженные березово-сосновые леса.

Кластер 6, сосновые леса.

Кластер 7, сосново-березовые леса с участием лещины.

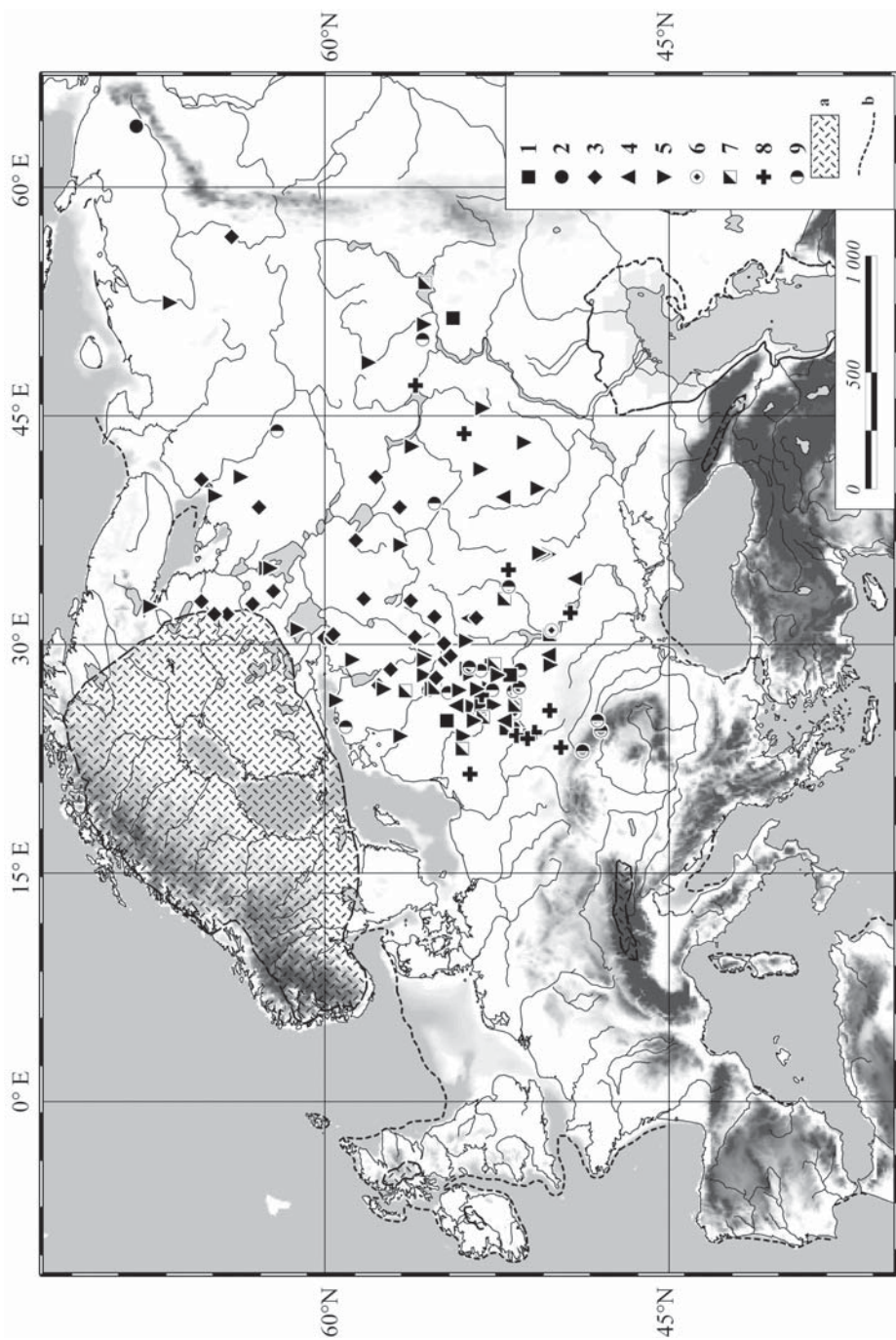
Кластер 8, сосново-березовые леса с участием широколиственных пород.

Кластер 9, хвойные сосново-еловые леса.

В предыдущих исследованиях на территории Русской равнины были реконструированы главным образом березово-сосновые леса (кластер 1) и перигляциальные разреженные хвойно-широколиственные леса (кластер 3). Исследование палиноданных, собранных А.В. Кожариновым, демонстрирует, что растительность Восточной Европы в позднем дриасе была более разнообразна (рис. 5.45).

Так, перигляциальные березово-сосновые леса (кластер 1) произрастали на западе Русской равнины (Балтийские республики, Белоруссия) и в ее южных областях. Фитоценозы разреженных хвойно-широколиственных лесов (кластер 3) были локализованы на востоке Русской равнины и были отнесены к класте-





**Рис. 5.45.** Географическое распространение разрезов YD, имеющих палинологические характеристики, относящиеся к различным кластерам (согласно палинологической базе данных А.В. Кожаринова): а — покровный ледник и горные ледники, б — береговая линия.

**Fig. 5.45.** Geographical distribution of YD pollen localities belonging to different clusters (according A. V. Kozharinov's database): а — ice-sheet and mountain glaciers, б — coast line.

рам 9 и 3. Растительные сообщества, характеризующие лесные ценозы с абсолютным доминированием сосны (кластеры 5 и 8), также были широко представлены на территории Русской равнины. К кластеру 1 были отнесены палиноспектры с большим содержанием пыльцы широколиственных пород. Возможно, что процент пыльцы широколиственных пород в этих палиноспектрах сильно завышен, поэтому мы не можем учитывать эти данные в полном объеме.

Несмотря на то, что изменения в структуре растительного покрова во время похолодания позднего дриаса очевидны, точные климатические показатели для этого времени: средняя  $T$  июля,  $T$  января, среднегодовая  $T$  или изменения количества осадков не получены. Литературный обзор, выполненный В.А. Климановым (2002) по Северной Евразии, показал, что изменения  $T$  июля, как реакции на похолодание  $YD$ , были неоднородны на этой обширной территории. Он выделяет северо-западные области, граничащие со Скандинавией, где отклонения температуры июля от современных показателей составляют  $-6^{\circ}C$ . Р. Исарин и Ш. Бохнке получили сопоставимые показатели температуры июля, основанные на отсутствии или присутствии *Typha latifolia* в палиноспектрах позднего дриаса (Isarin, Bohncke, 1999).

Для территории северной Сибири В.А. Климанов (1997) реконструировал средние температуры июля для  $YD$ , которые были на  $-4^{\circ}C$  ниже, чем в настоящее время. В южной Сибири отклонения средней температуры июля от современных значений составляли по крайней мере  $-10^{\circ}C$ , а на севере России и в Западной Европе  $-4^{\circ}C$ .

Что касается температуры наиболее холодного месяца в  $YD$ , то аномалии зимних температур были аналогичны летним. Самые низкие зимние температуры (более чем на  $14^{\circ}C$  ниже современных) реконструируются на северо-западе Европы, вблизи Скандинавского ледникового щита. На юго-востоке Европы и в южной Сибири (Казахстан) значения зимних температур были ниже на более чем  $12^{\circ}C$  по сравнению с современными параметрами. Аномалии  $T$  января уменьшаются на север (северная Сибирь), где температуры были только на  $6^{\circ}C$  меньше, чем в настоящее время. А.В. Климанов (1997) объясняет эти закономерности формированием обширного горного оледенения в Средней Азии в течение позднего дриаса.

Следует отметить, что Уральские горы являлись водоразделом между различными режимами климата, находящимися под воздействием Скандинавского ледникового щита на северо-западе и предполагаемым Центрально-Азиатским горным оледенением на юго-востоке исследуемой территории. Это объясняет довольно однородные палеофитоценозы на территории Русской равнины и, напротив, разнообразный состав палеорастительности северо-западной Европы. На обширную территорию, расположенную между Скандинавским ледниковым щитом на северо-западе и покрытыми ледниками горами Центральной Азии на юго-востоке, воздействие на растительный покров холодного климата  $YD$  выра-

жено слабее. На этой территории, с менее выраженным похолоданием, палеофитоценозы были представлены менее разнообразно.

Палеофитоценозы кластера 6 (сосново-березовые леса с участием широколиственных пород) были локализованы на территории юго-востока Русской равнины, на растительность которой, возможно, оказывали влияние горные оледенения. В этой полосе на изолированных участках, вероятно, произрастали широколиственные породы деревьев (*Quercus*, *Tilia*, *Alnus*), входящие в состав хвойных (кластер 3) и сосново-березовых (кластер 1) лесов.

Таким образом, результат влияния на растительность ледников в позднем дриасе выразился как в прогрессивном развитии лесной растительности, так и в регрессии лесов.

Мы попытались сгруппировать реконструированные палеофитоценозы в основные типы растительности, существовавшие на территории Европы в позднем дриасе (рис. 5.46).

**I. а.** Перигляциальная кустарничковая тундра на западной окраине Европы (большая часть Ирландии и юго-западная Норвегия).

**I. б.** Кустарничковая тундра с элементами перигляциальной растительности и примитивными сообществами галофитов.

**II. а.** Перигляциальная кустарничковая тундра с незначительным участием сосны и березы (равнинные территории северо-западной Европы вплоть до бассейна Вислы на востоке).

**II. б.** Разреженные сосново-березовые леса в сочетании со степными сообществами.

**III.** Хвойные леса центральных и восточных районов Европы (с участием широколиственных пород в центре Русской равнины).

**IV.** Альпийские леса — сочетание сосновых лесов с участием березы и степных растительных ассоциаций.

**V.** Кустарничковая тундра с участием ивы, можжевельника и березы (центральная и северная Франция).

**VI. а.** Лесостепь — сочетание луговых и злаковых степных ассоциаций с сосновыми и березовыми лесами с участием широколиственных пород (юго-восток Русской равнины).

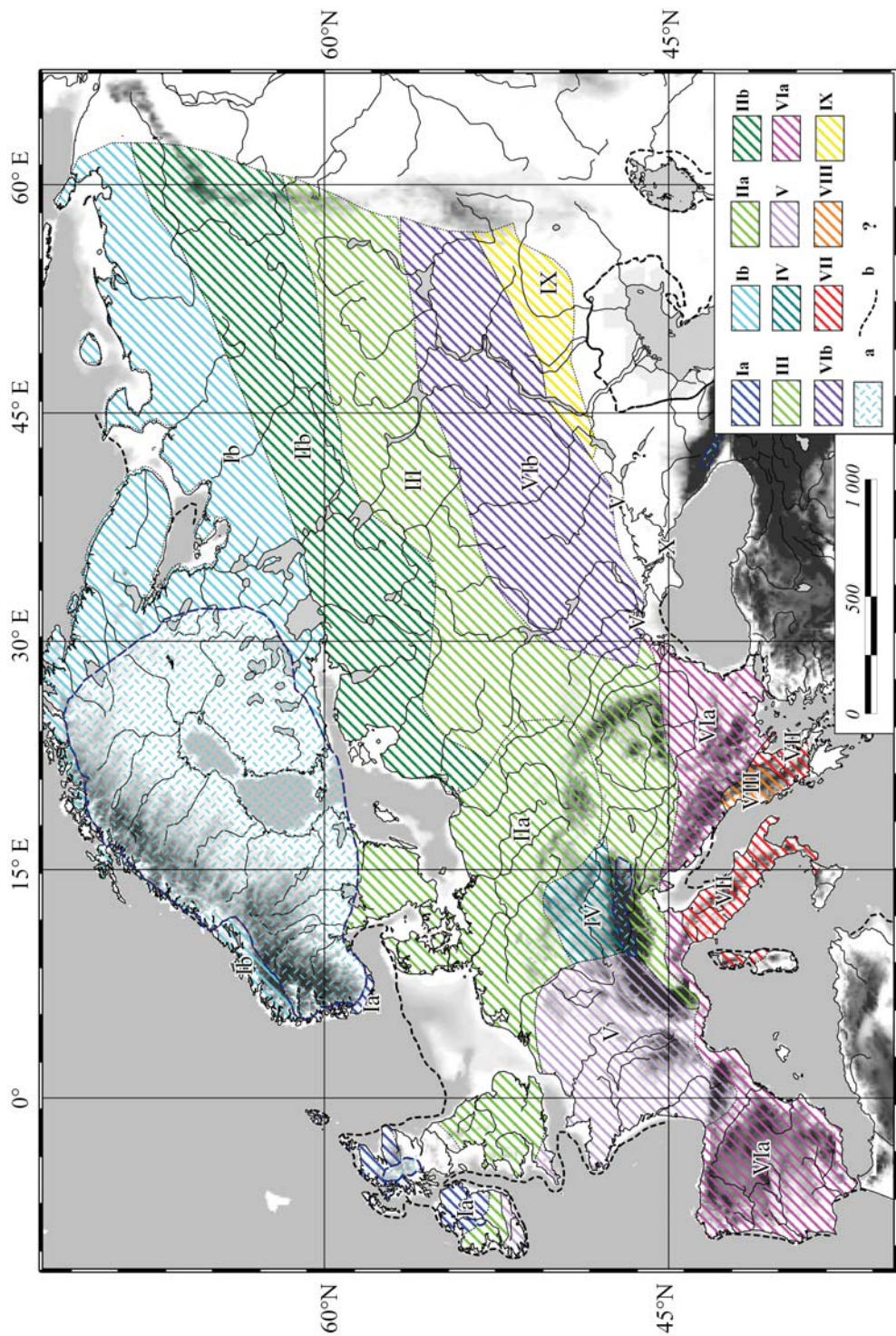
**VI. б.** Борéalные сосновые леса в сочетании со степными сообществами протягивались от южной Югославии по средиземноморскому побережью до Атлантики, включая Пиренейский полуостров.

**VII.** Разреженные широколиственные леса в сочетании со степными сообществами (центральные и южные районы Италии, полуостров Пелопоннес в Греции).

**VIII.** Злаковые степи с участием *Ephedra* (южная Албания и северо-запад Греции) — между VI и VII провинциями.

**IX.** Луговые и злаковые степи.







## Выводы

Кратковременное похолодание YD повлекло изменения в растительном покрове Европы. В это время произошла деструкция флористических провинций, сформировавшихся ранее, во время предшествующего потепления ВАИС.

В связи с увеличением континентальности климата образовались новые типы растительности, включавшие в себя более разнообразные палеофитоценозы, чем в ВАИС. Отмечается дифференциация растительного покрова на Западно-Европейскую и Восточно-Европейскую провинции. Хотя она была не столь выражена, как во время максимума оледенения.

На северо-западе Европы были широко развиты сообщества кустарниковых тундр, сменяющиеся березово-сосновыми лесами с участками тундростепных сообществ на севере Центральной и Восточной Европы.

Южнее простирались разреженные сосново-березовые леса, а на западе Русской равнины и в Центральной Европе они включали примесь ели и незначительное участие широколиственных пород. Далее на юг доминировали лесостепные сообщества, переходящие на юге Центральной и Восточной Европы в степи.

В позднем дриасе произошло расширение открытых ландшафтов на запад и на юг по сравнению со временем межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд.

Так во время позднего дриаса леса становились более разреженными и на свободные от лесной растительности участки проникали тундровые (в север-

---

**Рис. 5.46.** Растительность в позднем дриасе: Ia — перигляциальная кустарничковая тундра; Ib — кустарничковая тундра с элементами перигляциальной растительности и примитивными сообществами галофитов; IIa — перигляциальная кустарничковая тундра с незначительным участием сосны и березы; IIb — разреженные сосново-березовые леса в сочетании со степными сообществами; III — хвойные леса с участием широколиственных пород; IV — горные сосновые леса с участием березы и степных растительных ассоциаций; V — кустарничковая тундра с участием ивы, можжевельника и березы; VIa — луговые и злаковые степи в сочетании с сосновыми и березовыми лесами с участием широколиственных пород; VIb — бореальные сосновые леса в сочетании со степными сообществами; VII — разреженные широколиственные леса в сочетании со степными сообществами; VIII — злаковые степи; IX — луговые и злаковые степи; a — ледниковый покров; b — граница суши; ? — отсутствие данных.

**Fig. 5.46.** Palaeovegetation during YD: Ia — periglacial shrub tundra; Ib — bush tundra with elements of periglacial vegetations and primitive aggregations of halophytes; IIa — periglacial dwarf shrub tundra with some tree birch and pine; IIb — pine-birch open woodland combined with steppe communities; III — coniferous forests with some broad leaf forest; IV — mountain pine forests with some birch and steppe communities; V — shrub tundra with willow Juniper and birch; VIa — meadow and herb steppes with pine and birch forests with broadleaved participation; VIb — boreal pine forest intermingled with steppe communities; VII — open broad leaf forest with steppe communities; VIII — grass steppe; IX — meadow and grass steppe; a — ice sheets; b — coast line; ? — the gaps in data.

ных областях Европы) и степные (на юге Европы) растительные ассоциации. Палеофитоценозы приобретали более мозаичный характер.

## **Summary**

A short cooling during the Younger Dryas was reflected in the vegetation of Europe. A destruction of vegetation communities, which were formatted in the previous warmer BAIC period, took place in this time.

New types of plant communities were formatted in the YD as a response to increasing continentality. These communities were more diverse than in the BAIC interval. The differentiation of the vegetation in Western European and Eastern European provinces occurred in this time. However, these provinces were not as pronounced as in the LGM.

The communities of shrub tundra were distributed to the North-West of Europe. Birch-pine forests alternated with open tundra-steppe communities were distributed to the north of Central and Eastern Europe. Southwards, sparse pine-birch forests were located, including an admixture of fir and low quantity of broadleaved plants west of the Russian Plain and in Central Europe. Forest-steppe communities dominated south of this belt. Steppes were distributed south of Central and Eastern Europe.

The ranges of open landscapes increased in the YD and were distributed further westward and southward in comparison with the BAIC warming. Thus, forests became scarcer during the Younger Dryas. Tundra vegetation communities were distributed to the north of Europe, and steppe vegetation increased in southern Europe. The structure of the vegetation became more mosaic than in the BAIC interval.

## 5.5. Растительность в раннем голоцене (пребореальный и бореальный периоды) (PB–BO) (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.)

*А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

## 5.5. The vegetation during Early Holocene (Preboreal and Boreal periods) (PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP)

*Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

К раннему голоцену (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.) относятся пребореальный (10,2–9,0 тыс. л.н.) и бореальный (9,0–8,0 тыс. л.н.) периоды. Улучшение климата в начале голоцена повлекло значительные изменения в окружающей среде. Реорганизация фитоценозов привела к развитию зональной структуры растительного покрова межледникового типа. В данной главе мы рассматриваем раннеголоценовый этап формирования межледниковой растительности в целом, учитывая, что климатические колебания пребореального и бореального периодов имели сложный и пульсирующий характер (Хотинский, 1977; Спиридонова, 1991; Зерницкая и др., 2001; Величко и др., 2002; Van der Plicht *et al.*, 2004; и др.).

Аномалии температур июля по сравнению с современностью варьируют от -3 до 0°C. Аномалии температуры января были значительнее, что связано с еще низким уровнем моря в раннем голоцене и влиянием исчезающего Скандинавского ледникового щита на климатические показатели PB–BO. На севере Европы аномалии январских температур по сравнению с современностью составляли -9 – -2°C, южнее — -6 – -3°C. Среднегодовые суммы осадков для центральных областей Европы в целом были более низкими, чем современные показатели (Савина, Хотинский, 1985; Zagwijn, 1994; Coore *et al.*, 1998; Величко и др., 2002; Heikkilä, Seppä, 2003; Davis *et al.*, 2003).

К настоящему времени в Европе накоплен обширный палинологический материал, характеризующий отложения раннего голоцена, подтвержденные абсолютными датировками. В последнее время появились обобщающие работы по растительности для бореального хронологического среза — карта растительности для территории бывшего СССР (Хотинский, Климанов, 2002) и карта растительного покрова Европы, выполненная в рамках проекта QEN и помещенная в Интернете.

Для раннеголоценового времени нами были проанализированы палеоботанические данные из 193 разрезов (включающие 891 образец) в основном озерно-аллювиального и озерно-болотного генезиса (табл. 5.10).

Палеоботанические разрезы содержат палинологическую информацию о 279 флористических таксонах (222 рода и 77 видов). Разрезы пребореал-бореального времени группируются в 7 кластеров (рис. 5.47). В табл. 5.11 приведено распределение по ним таксонов и жизненных форм растений.

**Таблица 5.10.** Разрезы раннего голоцена с палинологическими характеристиками (<10,2 – >=8,0 тыс. л.н.)  
**Table 5.10.** The Early Holocene pollen sites (<10.2 – >=8.0 kyr BP)

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
1	Zwickau	50.50	12.50	Рассчитанные	Wolfe, 1991
2	Grabmühle	48.19	11.09	9795±195, Jahre v.h.-16513; 9570±260, Jahre v.h.-16512; 9025±245, Jahre v.h.-16511; 8365±200, Jahre v.h.-16510	Kortfunke, 1992
3	Grasheim	48.21	11.10	10065±440, Jahre v.h.-16325; 9680±275, Jahre v.h.-6321; 9860±285, Jahre v.h.-16322	Kortfunke, 1992
4	Laich II	48.18	11.11	10100±470, Jahre v.h.-16319; 10020±335, Jahre v.h.-16317; 9375±240, Jahre v.h.-16316; 8795±250, Jahre v.h.-16315	Kortfunke, 1992
5	Meekelermeer	52.40	6.45	9410±110, GrN-10026; 9410, GrN-10026	Bohncke, pers. communic.; Bohncke et al., 1988
6	Kostverlon	53.10	6.35	Рассчитанные	Bohncke, pers. communic.
7	Gennep	51.40	5.58	9730±80; 8910±110; 9660±60; 9730±60; 9950±50; 9840±80; 9780±60; 9820±50; 9700±50; 9730±60	Bohncke, pers. communic.
8	Kingbeek dal	50.55	5.45	9600	Bohncke, pers. communic.
9	Callanish 3	58.12	6.45	Рассчитанные	Bohncke, 1988
10	Lago de Ajo	8.60	-6.15	9650±120, BETA-9156; 9780±80, BETA-6739	EPD
11	Lago Grande di Monticchio	40.56	15.60	Рассчитанные	EPD
12	Khimaditis	40.37	21.35	9340±85, GrN-6598	EPD
13	Ioannina	39.45	20.43	10190±90, GrN 4875	EPD
14	Xinias	39.03	22.16	Рассчитанные	EPD
15	Ampoix	48.10	2.56	8970±115, MBN-343; 9790±175, MBN-325	EPD
16	Akuvaara	69.07	27.41	8840±170, Hel-521	EPD
17	Aholami	61.53	25.13	8030±80, Su-1545	EPD
18	Antu sinijarv	59.08	29.19	8040±120, Ja-2115; 8930±100, Ja-2116	EPD
19	Ballinloghig Lake	52.12	-10.3	9695±465, UB-2696; 9840±295, UB-2686; 9370±315, UB-2692	EPD
20	Ballybetagh	53.10	-6.25	10070±60, TO-233	EPD
21	Belle Lake	52.11	-7.03	9100±130, D-113; 9600±135, D-112	EPD



№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
22	Blavassjonn	64.55	11.4	8000±160, T-2845; 8950±260, T-2844	EPD
23	Besbøg-2	41.45	23.4	8420±160, VRI-969	EPD
24	Blomøy	60.32	4.53	9340±160, T-623	EPD
25	Bruvatnet	70.11	28.25	8810±190, Hel-498	EPD
26	Selle di Carnino	44.09	7.41	9840±110, Ly-728	EPD
27	Chivres	49.61	3.81	9200±80, GrN-4691	EPD
28	Domsvatnet	70.19	31.02	8570±200, Hel-775	EPD
28	Edessa	40.49	21.57	8050±70, GrN-5262; 9760±58, GrN-6187; 9765±45, GrN-6188	EPD
30	Flaatevatn	59.42	6.10	8000±120, T-5823; 9570±140, T-5824	EPD
31	Grasvatn	63.42	8.42	8130±150, T-3278a; 9210±160, T3277a; 9330±160, T-3277b	EPD
32	Hirvilampi	60.37	24.15	8750±120, Hel-2355; 9450±120, Hel-2356	EPD
33	Hockham Mere	52.3	0.50	8230±150, Q-2217; 8250±80, Q-2216; 8500±80, Q-2215; 8675±60, Q-2214; 8960±95, Q-2213; 9400±110, Q-2212; 9110±115, Q-2211; 9130±600, Q-2210; 9270±150, Q-2209; 9390±140, Q-2208; 9460±100, Q-2207; 9560±95, Q-2206	EPD
34	Kaarkotilampi	61.25	25.86	8790±120, Hel-1215	EPD
35	Kalsa Mire	58.10	27.27	8160±80, TA-1882	EPD
36	Kamenicky	49.44	15.58	8080±190, Hv-11532; 8145±295, Hv-12962; 7580±315, Hv-11533; 9985±220, Hv-11534	EPD
37	Kuusamo	66.07	29.00	8240±190, Hel-320	EPD
38	Kansjon	57.38	14.32	8580±80, LU-2930; 9580±90, LU-2919	EPD
39	Kluuki	54.42	17.17	8130±85, Gd-1322; 9370±115, Gd-547; 9110±70, Gd-1329; 9855±315, Hv-9104; 9865±105, Gd-548	EPD
40	Kuivajarvi	60.75	23.50	8990±100, SU-2267	EPD

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
41	Kupena	41.59	24.20	9320±185, UA-1552; 9825±155, UA-1553	EPD
42	Kupena I	41.59	24.20	9000±40, Tln-1004; 9700±150, INRNE-100	EPD
43	Col des Lauzes	45.46	6.32	9860±200, Ly1281	EPD
44	Lake Lednica	52.33	17.39	9060±160, Gd-5034	EPD
45	Lac Long Infrieur	44.03	7.27	8730±220, Ly1240; 9330±220, Ly1239	EPD
46	Lobsignsee	47.01	7.17	9500±90, B-4323	EPD
47	Maanselnسو	65.37	29.36	9150±220, I-1700; 9100±220, I-1699	EPD
48	Maseljavi	69.03	20.59	8260±170, Hel-976; 9690±220, Hel-975	EPD
49	Myllampi	62.20	26.14	8260±100, Su-1549; 8480±130, Su-1548	EPD
50	Mukkavaara	68.55	21.00	8430±160, Hel-990; 9040±140, Hel-1069; 9960±150, Hel-989; 8890±190, Hel-1070	EPD
51	Niechorze	54.00	15.05	9330±120, Gd-1112	EPD
52	Puscizna Rekowienska	49.29	19.49	8570±90, Gd-1501; 8800±160, Gd-986; 8960±80, Gd-1500	EPD
53	Rattuvatti	69.21	20.19	9460±140, Hel-1082	EPD
54	Rudushkoe Lake	56.30	27.33	8390±150, LU-1713	EPD
55	Ryonansuo	60.26	24.10	9180±130, Hel-2169	EPD
56	Lake Skvzetu- szewskie	52.33	17.21	8390±120, Gd-2796 9110±120, Gd-2797	EPD
57	Lake Skvzetu- szewskie (87)	52.33	17.21	9670±130, Gd-2761	EPD
58	Saksunarvatn	62.15	-7.11	8230±100, K-2331; 9180±140, K-2159; 9380±130, K-2332; 9390±150, K-2160	EPD
59	Lake Sambosjon	57.08	12.25	8280±85, LU-1271; 9190±90, LU-1269; 9390±95, LU-1267; 9860±95, LU-1270	EPD
60	Sanabria Marsh	42.06	6.44	10140±180, CAMS-15296; 9760±90, CAMS-15297; 8200±90, BETA-9160; 9940±100, AMS-15298; 9490±110, BETA-9161	EPD
61	Lac Saint Leger	44.25	6.20	8400±200, Ly-1138	EPD
62	Hozelec SK-5-A	49.03	28.30	9020±120, VRI-795	EPD
63	Skvallan	57.12	16.09	10080±90, LU-2483; 10150±90, LU-2177	EPD
64	Bledowo lake	52.33	20.40	Расчитанные	EPD

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
65	Sloriec	50.47	20.47	9090±100, Gd-776; 9330±145, Gd-703; 9620±120, Gd-700; 10080±160, Gd-702	EPD
66	Suovalampi	69.35	28.50	8710±240, Hel-540	EPD
67	SyrjInsuo	61.13	28.07	8550±50, SU-2301	EPD
68	Szymbark	49.38	21.06	8210±150, Lv-661	EPD
69	Tarnawa Wyzna	49.06	22.50	9510±150	EPD
70	Tarnowiec	49.42	21.37	9380±80, Gd-1481; 9840±100, Gd-962	EPD
71	Tomtabaken	57.29	14.28	9120±95, LU-902; 9530±95, LU-901; 9860±85, LU-90; 10150±115, LU-899	EPD
72	Trollvatnet	69.52	23.28	8780±130, Hel-1088; 9930±140, Hel-1087	EPD
73	Vallon de Provence	44.23	6.24	9750±200, Lv -1284	EPD
74	Vasikkasuo	64.40	27.52	8610±80, SU-1866	EPD
75	Zbudovska Blata	49.55	14.19	8438±80, Bln-1480	EPD
76	Zsombo-swamp	46.21	19.59	9029±98, DEB-3985	EPD
77	Zirbenwaldmoor	46.51	11.01	8600±150, VRI-216; 8540±130, VRI-217	EPD
78	Preluca Tiganuli	47.48	23.31	8565±90, Ua-16341; 9185±100, Ua-6340; 9680±90, Ua-1639; 9685±95, Ua-1638	Bjorkman et al., 2002
79	Stereoiu	47.48	23.32	8300±85, Ua-1629; 9130±95, Ua-1628; 9530±85, Ua-1627; 9665±110, Ua-1626	Bjorkman et al., 2002
80	Batorliget	47.00	21.40	9339±130, DEB-2660	Willis et al., 1995
81	Lake Solso	56.08	8.38	8140±120, K-3854; 8380±120, K-3853; 8800±120, K-3852; 8910±120, K-3851; 9180±130, K-3850	EPD
82	Coizard-Joches-I	48.47	3.52	8490±70, CrN-4714	Zeist, Spoel-Walvius, 1980
83	Valler de la Voise	48.25	1.45	9110±80, GrN-6240	Zeist, Spoel-Walvius, 1980
84	Liastemmen	59.10	5.14	9560±160, T-6168a	Paus, 1989
85	Zabinko	52.10	16.50	9950±90, GrN-16193	Bohncke et al., 1995
86	Oppershofen 5	50.25	80.44	9330±500, Utc.- 4411	Bos, 1988.
87	Oppershofen 3	50.25	8.44	8990±90, Utc.-6085; 8940±220, Utc.-6084; 9800±60, Utc.-5206; 10000±80, Utc.-5207	Bos, 1988

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
88	Ober-Horgern 2	50.27	8.44	9160±70, Utc.-4403; 9470±70, Utc.-4404; 9520±60, Utc.-4405; 10180±190, Utc.-4406	Bos, 1988
89	Mardorf-Schweinsberg	50.45	8.57	8720±110, Utc.-6087; 9230±80, Utc.-4875	Bos, 1988
90	Maanselansuo	67.00	28.00	9150±220, I-1699; 9100±220, I-1700	Vasari, 1965
91	Nieuwe Weterring	52.00	5.00	8700	Hartman, 1968
92	Padul 3	37.00	3.67	8200±80, Gif-6393; 9300±90, Gif-6392; 10000±110, Gif-6212; 9930±110, Gif-6006	Pons, Reille, 1988
93	La Bouchet B5	44.89	3.67	8340±150, Gif-5941	Pons, Reille, 1988
94	Panicishte	43?	24?	10035±65	Bozilova, 1975
95	Le Moura	43.15	-1.15	9960±160, Q-616/17	Oldfield, 1964
96	Schussenquelle	48.30	8.45	9150±200, H-861/971	Lang, 1963
97	Sandsjon	56.45	13.25	8850±80, LU-2700; 9440±80, LU-2699; 10140±90, LU-2698	Magnus, 1989
98	Bazoehes	49.16	3.35	9580±130, GrN-19477	Bakels, 1995
99	Loch Buailaval Beag	58.16	6.46	8175±95, Q-2726; 9730±110, Q-2725	Fossitt, 1996
100	Loch a' Phuimnd	57.22	7.16	8600±100, Q-2745	Fossitt, 1996
101	Dinslaken-Klaranlage	51.33	6.43	9700	Bjorkman <i>et al.</i> , 2002
102	Gramousti	39.50	20.35	9260±170, 8790±150	Turner, Goni 1997
103	Poggensee	53.50	10.10	8650±120	Kiel, 1987
104	Podgrodzie	50.15	21.10	8000±100, 9160±135, 9915±95	Mojski, 1985
105	Clairveaux Petitlac	47.00	7.00	Рассчитанные	Bohncke, pers. communic.
106	Minderhout	51.25	4.46	10180±90, GrN-10086	Bohncke, Vandenberghе, 1991
107	Meerfelder	50.45	6.40	Рассчитанные	Litt, Stebich, 1999
108	L. Namackanbeg	53.17	9.18	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
109	Lugra	53.01	8.52	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
110	Illaucronan	52.57	8.52	Рассчитанные	Andrieu <i>et al.</i> , 1993
111	Vinderhoutе-Kale	51.05	3.70	9530±55, GrN-6035; 10085±90, GrN-6034	Verburggen, 1979
112	Uddelemeer	52.15	5.46	9940±90, GrN-9549	Bohncke <i>et al.</i> , 1988
113	Rotsee RL250	47.00	8.15	8750±50, B-4889; 9800±120, B-4890	Lotter, 1988



№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
114	Rotsee RL305	47.00	8.15	9505±140, C-846; 9760±160, C-848	Lotter, 1988
115	Rotsee RL300	47.00	8.15	9380±130, C-725; 9360±130, C-728	Lotter, 1988
116	Hauterive	46.00	6.30	8165±70, ЕПН-20718; 9295±75, ЕПН-20717; 9585±75, ЕПН-20716; 9790±95, ЕПН-16722; 10110±75, ЕПН-20715; 9985±75, ЕПН-20714; 9930±75, ЕПН-29713; 9885±75, ЕПН-20712	Magny <i>et al.</i> , 2003
117	Herrestads mosse	55.25	13.52	8560±85, LU-1228; 9250±90, LU-1227; 9420±95, LU-1226; 9620±95, LU-1225	Håkansson, Kolstrup, 1987
118	Quintanar de la Sierra	43.00	-3.25	8260±140	Goni, 1994
119	Urriaga	43.30	-5.00	8700±170	Goni, 1994
120	Lake Steissing	47.50	8.55	Расчитанные	Eusterhuus <i>et al.</i> , 2002
121	Lake Perespilno	52.00	23.2	Расчитанные	Goslar <i>et al.</i> , 1999
122	Pian di Gembro	46.00	10.00	8730±70, Уте-9078; 9250±50, Уте-9077	Pini, 2002
123	Laihalampi	61.29	26.04	9520±160, Hela-4421	Heikkilä, Seppä, 2003
124	Липушки II	53.00	38.00	8750±40, ГИН-1093	Спиряинова, 1991
125	Гаврилово 86	51.23	40.01	8750±40, ГИН-1093; 9390±120, ГИН-4946; 9270±60, ГИН-4945; 9270±20, ГИН-4944; 8340±120, ГИН-4943	Спиряинова, 1991
126	Черная Лиговка	58.15	39.00	10010±120, ТА-186; 9740±80, ТА-185; 9470±120, ТА-184	Серебрянный, 1978
127	Шуваловское болото	59.83	30.42	8720±275, 8770±295, 8600±310	Хотинский, 1977
128	Осечное болото	58.00	33.50	9575±305, 9300±215	Нейштагт и др., 1965
129	Сомино (скв.86)	57.40	38.32	9430±300	Нейштагт и др., 1965
130	Сомино (10)	57.40	38.32	9890±300; 9780±315; 9560±345	Нейштагт и др., 1965
131	Половецко-Купанское болото	56.40	39.00	8290±430	Хотинский и др., 1994
132	Сиб-болото	64.00	43.00	8800±80	Величко и др., 1994
133	Гельмязевское	49.00	32.00	8210±100, Ку-1291	EPD
134	Заложци II	49.50	26.00	8840±100, Ку-1284; 8410±100, Ку-1283; 8050±80, Ку-1282	EPD
135	Морино	53.00	24.05	9970±110, Тпн-136	Вознячук, Вальчик, 1987
136	Байбаара	68.51	66.54	8000±125, WAT-2924; 8210±110, ГИН-7862a; 8120±90, ГИН-7862b; 8090±40, ГИН-7862в	Андреев и др., 1998

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
137	Крестовая	70.08	57.00	8210±90, LU-1462	Серебрянный, Малисова, 1998
138	Ивановское III	56.32	39.05	8850±700, ГИН-242	Хотинский, 1977
139	Калина	59.10	25.30	8040±70, ТА-152; 9130±135, ТА-153	Хотинский, 1977
140	Теосааре	58.50	25.30	8015±80, ТА-97; 8495±85, ТА-98	Хотинский, 1977
141	Куискилла	58.30	25.20	8095±75, ТА-69; 9080±100, ТА-70; 9350±250, ТА-51	Хотинский, 1977
142	Бербукас	54.30	25.05	8100±290, Vs-18	Хотинский, 1977
143	Апатиты	67.30	33.30	8030±90; 8470±140	Семенова, Савельева, 2002
144	Лозовики	55.20	28.12	8051±179, IGSB-508; 9190±53, IGSB-509; 9371±95, IGSB-507	Зерницкая и др., 2001
145	Бережеево III	56.30	39.00	8800±100, ГИН-266	Нейштайт и др., 1969
146	Ишбулатово	55.40	54.50	8570±40, БАШ.ГИ-31; 8880±60, БАШ.ГИ-32	Немкова, 1978
147	Черная 1	55.00	41.30	8190±120, ГИН-3893; 8190±120, ГИН-3892; 8630±40, ГИН-3894; 8630±40, ГИН-3891; 8720±200	Кравцов и др., 1994
148	Черная.2	55.00	41.30	8060±100, ГИН-3547; 9770±800, ГИН-3548; 8730±300, ГИН-3551; 9280±160, ГИН-3552; 10000±400, ГИН-3549	Кравцов и др., 1994
149	Раздорское	47.33	40.40	9470±310, ИГАН-722	Кременецкий, 1997
150	Побочное	51.45	52.30	8978±353, ИГРАН-130; 9897±388, ИГРАН-1574	Кременецкий и др., 1998
151	Двуречки-Есаулово	52.20	39.40	9480±190	Хмелев, 1979
152	Бутьское	53.35	47.00	8740±120, КРИЛ-91	Благовещенский, Благовещенская, 1978
153	Аркнская впаина	56.00	20.00	8400±120	Клейменова и др., 1984
154	Курино	55.30	30.00	8590±140, Мин-13	Вальчик, 1985
155	Берехово	54.15	48.20	8170±130, Тпн-561	Благовещенская, 1985
156	Роайнское	64.30	42.30	8760±120	Еловичева, 1985
157	Галичское 1	53.25	42.20	8362±44, КИА-7066	Величко и др., 2001
158	Берестовская балка	47.30	41.00	8270±175, МГУ-1458	Панин и др., 1998

№	Название разреза	Ширина	Долгота	Даты	Источник
159	Томица	53.25	42.20	8705±70, Tln-89	Кошечкин и др., 1977
160	Суябле	47.30	41.00	8510±70, TA-1223; 9080±90, TA-1224	Якушко и др., 1992
161	Чернихово	60.50	36.05	8690±240, Vs-365	EPD
162	Novolsky	54.00	27.45	8600±170, Tln-585; 9270±150, Tln-586	EPD
163	Старники	53.25	26.26	8190±160, Ki-1299; 9820±200, Ki-1300	EPD
164	Imatu mire	56.46	26.11	9400±120, TA-1805	EPD
165	Kalsa Mire	50.16	26.01	8160±80, TA-1882	EPD
166	Kirikumae	49.40	31.50	9395±75, Tln-1447	EPD
167	Lake Maardu	49.45	25.27	8625±85, Tln-1265	EPD
168	Mire Peliso	59.08	27.26	8030±90, Tln-1112; 8980±120, Tln-1104	EPD
169	Rudushskoe Lake	58.10	27.27	8390±50, LU-1713	EPD
170	Raigastvere lake	57.40	27.15	8180±70, TA-1749; 9800±120, TA-1750	EPD
171	Mire Saviku	59.26	25.00	8090±70, TA-426; 9090±70, TA-327	EPD
172	Байяара	58.28	22.23	8090±40, ГИН-7862с; 8000±125, WAT-2924; 8120±90, ГИН-7862b; 8210±110, ГИН-7862a	EPD
173	Безаонное	56.30	27.33	9085±120, TA-533; 9880±150, TA-535	EPD
174	Gotnavolok	58.36	26.40	8670±80, TA-1185	EPD
175	Керское	58.24	27.14	8995±100, TA-1017	EPD
176	Ланяшафтное	68.51	66.54	8000±100, TA-730	EPD
177	Mustusoo	62.02	32.46	8670±100, TA-579	EPD
178	Незаванное	62.12	33.48	8460±100, TA-838	EPD
179	Нижнеартовск	65.05	32.10	8350±45, COAN-177; 8780±35, COAN-173	EPD
180	Петроливо	64.34	30.32	9490±80, ЛГУ-2291	EPD
181	Птичь	61.48	33.30	8600±100, TA-1021	EPD
182	Рутозеро	61.48	33.29	9230±80, TA-1129	EPD
183	Первое мая	76.40	62.00	9120±90, LU-1350	EPD
184	Сосвятское	56.00	31.59	9500±1400, Mgu-1108	EPD
185	Заповейное	66.21	30.34	8990±100, TA-954	EPD

№	Название разреза	Широта	Долгота	Даты	Источник
186	Заруское	64.05	32.38	8360±100, ТА-836	EPD
187	Чистое	58.07	47.30	8052±186, ИГАН-1756	Прокашев и др., 2003
188	Прокопьевский	58.51	50.25	9508±266, ИГАН-1766	Прокашев и др., 2003
189	Каринский	58.35	50.20	8697±165, ИГАН-1774	Прокашев и др., 2003
190	Соленое займище	45.00	48.00	8500±100; 9 560±60	Болыховская, 1990
191	Чус	59.45	52.55	9020±50, ИГАН-2630; 8030±30	Пахомова, 2004
192	Ponor	46.00	24.00	8770±90, Gifa-100157; 8990±80, Gifa-996999	Vodnarius <i>et al.</i> , 2002
193	Le Locle	47.03	6.43	9355±60, AA-2226; 9425±70, AA-22261	Magny <i>et al.</i> , 2001

Кластер 1 характеризует широкое развитие лесотундры с участками северо-таежных лесов и кустарниковой тундры; кластер 2 — кустарниковой тундры; кластер 3 — еловых и сосново-березовых лесов с участками степных и тундровых растительных сообществ; кластер 4 — разреженных сосново-березовых лесов с участками степных растительных ассоциаций; кластер 5 — сосново-широколиственных лесов с участками луговых степей; кластер 6 — лесостепных ценозов, представленных сочетанием хвойно-широколиственных лесов и разнотравных и полынно-злаковых степей; кластер 7 — пихтово-широколиственных лесов в сочетании со злаковыми степями.

На рис. 5.48 показано географическое распространение разрезов, принадлежащих семи выделенным кластерам.

Разрезы, в которых палиноспектры отнесены к 1-му и 2-му кластерам, расположены в самых северных областях Европы (севернее 59° с.ш. в Восточной Европе и 50° с.ш. в Западной Европе). Спектры, выделенные в кластер 2, локализованы в основном в северо-восточных областях Европы. Восточнее 30° в.д. и севернее 53° с.ш. расположены разрезы, отнесенные к кластеру 3. Кластер 5 приурочен к средним широтам Западной Европы (между 42 и 52° с.ш.). Кластер 4 локализован в центральных областях Европы между 46 и 56° с.ш. На юге Европы (южнее 51° с.ш.) расположены разрезы с палиноспектрами кластеров 6 и 7.

Географическое распространение выделенных кластеров показывает, что в раннем голоцене сформировалась зональность в палеорастительности, хотя палеофитоценозы Западной Европы имели некоторые отличия от фитоценозов Восточной Европы. Граница эта проходила примерно по 23° в.д.

Также для анализа растительности раннего голоцена были привлечены данные по древесным породам из 229 разрезов, расположенных на Русской равнине (1217 образцов), из палинологической базы данных, собранной А.В. Кожариновым (1994) (рис. 5.49).

Разрезы из этой базы группируются в шесть кластеров (табл. 5.12). Так, в спектрах кластера 1 домини-



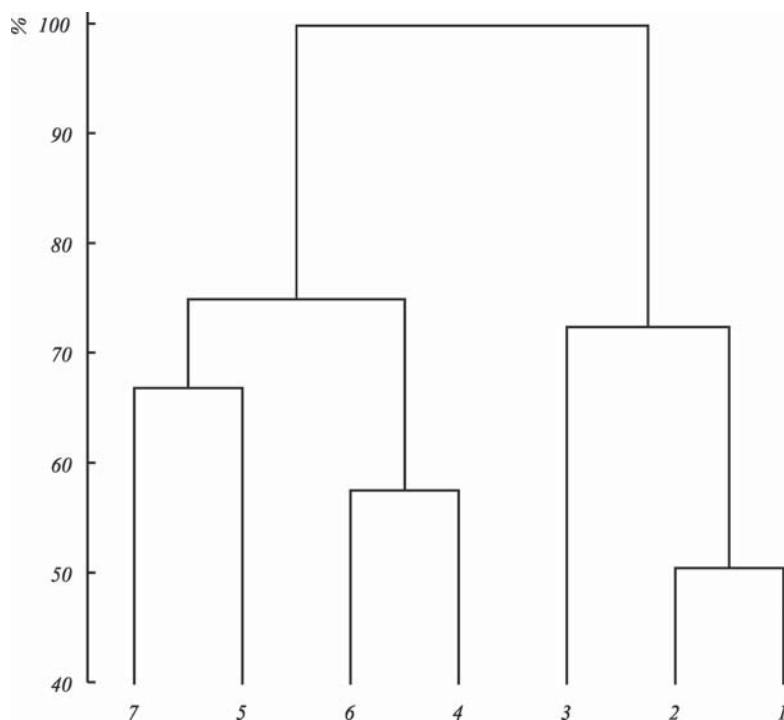


Рис. 5.47. Дендрограмма групп палиноспектров раннего голоцена.

Fig. 5.47. Dendrogram for the Early Holocene pollen assemblages.

Таблица 5.11. Характеристика кластеров по средним значениям ранжированных переменных для PB–BO

Table 5.11. Cluster characteristic in standard units (average value on the cluster) for PB–BO

Таксоны	Кластеры							P
	1	2	3	4	5	6	7	
<i>Abies</i> (пихта)	0,006	0,000	0,000	0,035	0,034	<b>0,148</b>	<b>0,206</b>	<0,0001
<i>Larix</i> (лиственница)	0,032	0,000	<b>0,125</b>	0,038	0,018	0,000	0,000	,10
<i>Picea</i> (ель)	<b>0,102</b>	0,028	<b>0,344</b>	0,068	0,022	0,017	0,000	,0002
<i>Pinus</i> (сосна)	0,343	0,258	0,345	<b>0,579</b>	<b>0,459</b>	0,358	0,066	<0,0001
<i>Acer</i> (клен)	0,027	0,002	0,000	0,092	0,095	0,014	<b>0,294</b>	<0,0001
<i>Alnus</i> (ольха)	0,025	0,078	0,101	0,050	0,092	0,037	<b>0,127</b>	,32
<i>Betula</i> (береза)	<b>0,384</b>	<b>0,518</b>	0,147	0,108	0,232	0,044	0,007	<0,0001
<i>Betula nana</i> (береза карликовая)	<b>0,262</b>	0,021	<b>0,264</b>	0,032	0,021	0,000	0,000	<0,0001
<i>Carpinus</i> (граб)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,113	0,063	<b>0,154</b>	<0,0001
<i>Corylus</i> (лещина)	0,018	<b>0,113</b>	0,023	0,043	0,202	0,012	0,068	<0,0001
<i>Fagus</i> (бук)	0,003	0,000	0,000	0,001	0,007	<b>0,126</b>	<b>0,155</b>	<0,0001

Таксоны	Кластеры							
	1	2	3	4	5	6	7	P
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,006	0,012	0,000	0,047	0,059	0,004	<b>0,283</b>	<0,0001
<i>Populus tremula</i> (осина)	0,003	0,095	0,000	0,007	0,046	0,000	0,008	,0012
<i>Quercus</i> (дуб)	0,004	0,025	0,006	0,035	0,185	0,092	<b>0,521</b>	<0,0001
<i>Salix</i> (ива)	0,078	<b>0,197</b>	0,113	0,049	<b>0,145</b>	0,046	0,018	<0,0001
<i>Tilia</i> (липа)	0,018	0,042	<b>0,151</b>	0,034	0,036	0,012	0,062	,17
<i>Ulmus</i> (вяз)	0,029	0,039	0,008	<b>0,122</b>	0,056	0,021	0,034	,16
Ariaceae (зонтичные)	0,010	0,047	0,007	0,069	<b>0,132</b>	<b>0,205</b>	<b>0,186</b>	<0,0001
Asteraceae (астровые)	0,004	0,004	0,028	0,074	0,016	<b>0,385</b>	0,053	<0,0001
Cichoriaceae (цикориевые)	0,000	0,010	0,000	0,069	0,046	<b>0,387</b>	<b>0,114</b>	<0,0001
<i>Artemisia</i> (полынь)	0,024	0,030	<b>0,513</b>	0,173	0,071	<b>0,350</b>	0,041	<0,0001
Brassicaceae (крестоцветные)	0,002	0,030	<b>0,129</b>	0,050	0,037	<b>0,242</b>	<b>0,119</b>	,0002
Caryophyllaceae (гвоздичные)	0,003	0,008	0,129	0,075	0,019	<b>0,250</b>	0,035	<0,0001
Chenopodiaceae (маревые)	0,011	0,017	<b>0,313</b>	0,169	0,017	<b>0,345</b>	<b>0,329</b>	<0,0001
Cyperaceae (осоковые)	0,121	0,104	<b>0,158</b>	0,170	0,062	<b>0,162</b>	0,086	,27
<i>Ephedra</i> (эфедра)	0,000	0,001	<b>0,138</b>	<b>0,115</b>	0,029	<b>0,390</b>	<b>0,230</b>	<0,0001
Ericaceae (вересковые)	0,023	0,066	<b>0,136</b>	0,000	0,020	0,000	0,000	<0,0001
<i>Calluna</i> (вереск)	0,001	0,048	0,000	0,000	<b>0,096</b>	0,000	0,000	,0001
Fabaceae (бобовые)	0,027	0,001	<b>0,126</b>	0,024	0,061	0,007	0,008	,01
<i>Helianthemum</i> (солнцезвезд)	0,000	0,003	0,000	0,077	0,070	<b>0,135</b>	0,069	0,000
<i>Myriophyllum</i> (перистолыстник)	0,003	0,021	0,011	0,065	0,068	0,058	0,086	,089
<i>Nymphaea</i> (кувшинка)	0,073	0,032	0,000	0,033	0,011	0,000	<b>0,177</b>	,018
<i>Plantago</i> (подорожник)	0,001	0,002	0,000	0,011	0,077	<b>0,185</b>	0,071	<0,0001
Rosaceae (злаковые)	0,114	0,112	0,107	0,186	0,139	0,169	<b>0,463</b>	,017
Ranunculaceae (лютиковые)	0,041	0,019	0,142	0,053	0,053	<b>0,246</b>	0,004	<0,0001
<i>Thalictrum</i> (василистник)	0,017	0,050	0,092	0,083	0,087	<b>0,276</b>	0,036	,063
Rosaceae (розовые)	0,054	0,080	0,001	0,081	<b>0,164</b>	<b>0,283</b>	0,009	<0,0001
Rubiaceae (мареновые)	0,000	0,011	0,003	0,052	<b>0,136</b>	<b>0,187</b>	0,018	<0,0001
<i>Galium</i> (подмаренник)	0,016	0,035	0,000	0,022	0,020	<b>0,125</b>	<b>0,307</b>	,001

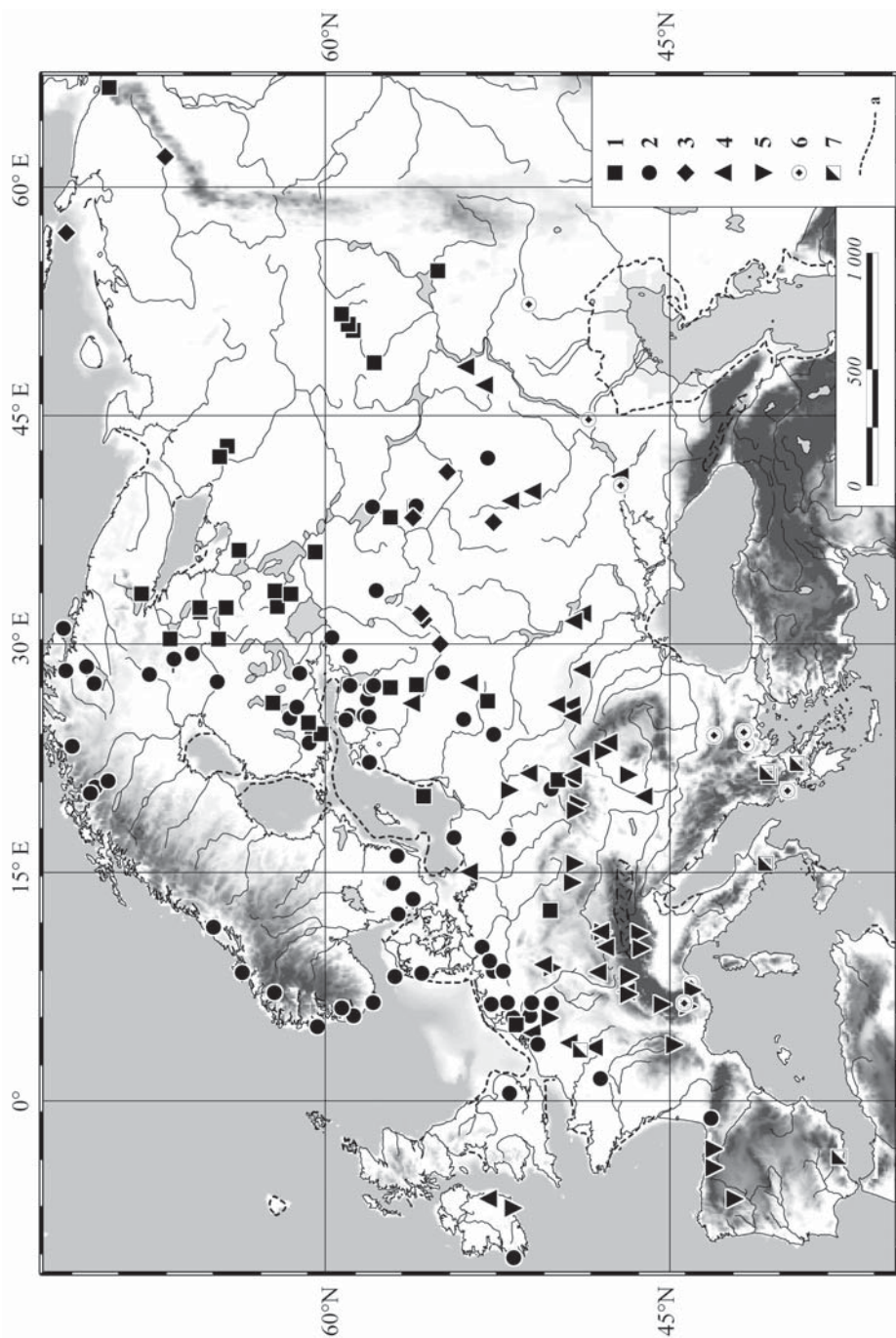
Таксоны	Кластеры							
	1	2	3	4	5	6	7	P
<i>Rumex acetosa</i> (щавель кислый)	0,002	0,103	0,000	0,039	<b>0,200</b>	<b>0,145</b>	<b>0,184</b>	<0,0001
Saxifragaceae (камнеломковые)	0,024	0,044	0,063	0,060	0,034	<b>0,077</b>	0,000	,50
<i>Sparganium</i> (ежеголовка)	0,002	0,016	0,006	0,037	0,022	0,027	<b>0,340</b>	,003
<i>Typha</i> (рогоз)	0,022	0,016	0,302	0,091	0,063	0,005	<b>0,111</b>	,0392
<i>Urtica</i> (крапива)	0,001	0,071	<b>0,108</b>	0,008	0,095	<b>0,126</b>	0,025	,008
<i>Botrychium</i> (ужовник)	0,005	0,004	<b>0,281</b>	0,033	0,035	0,000	0,000	,0003
Bryales (зеленые мхи)	0,179	0,013	<b>0,286</b>	0,085	0,000	0,000	0,000	<0,0001
<i>Equisetum</i> (хвощ)	<b>0,082</b>	0,057	0,004	0,015	0,009	0,006	0,001	,001
<i>Lycopodium</i> (плаун)	0,070	<b>0,041</b>	0,015	<b>0,049</b>	0,000	0,005	0,000	,0001
Polypodiaceae (многоножковые)	<b>0,169</b>	0,065	<b>0,419</b>	0,169	0,007	0,015	0,055	,0001
<i>Selaginella selaginoides</i> (плаунок плауновидный)	0,031	0,042	0,015	0,034	0,000	0,050	0,000	,68
<i>Sphagnum</i> (сфагнум)	0,081	0,042	<b>0,397</b>	0,031	0,008	0,001	0,000	<0,0001

**Таблица 5.12.** Характеристика кластеров по средним значениям ранжированных переменных для РВ–ВО

(согласно палинологической базе данных А.В. Кожаринова)

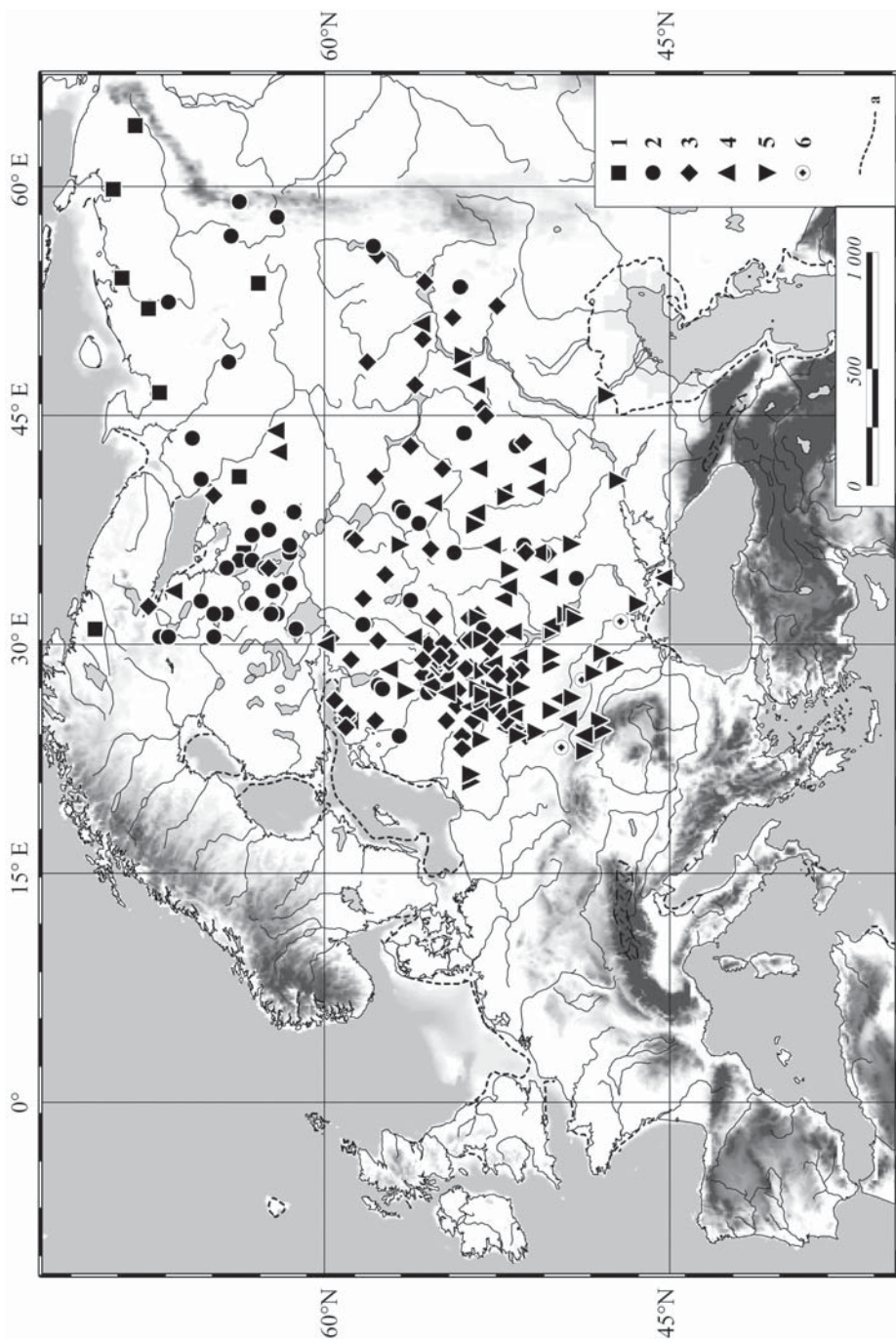
**Table 5.12.** Cluster characteristic in standard units (average value on the cluster) for РВ–ВО (according to A.V. Kozharinov' database)

Таксоны	Кластеры							
	1	2	3	4	5	6	P	
<i>Picea</i> (ель)	<b>0,11</b>	<b>0,08</b>	0,04	0,04	0,04	0,04	,0332	
<i>Pinus</i> (сосна)	0,04	0,20	<b>0,41</b>	<b>0,53</b>	<b>0,59</b>	<b>0,49</b>	<0,0001	
<i>Acer</i> (клен)	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04	0,19	,0008	
<i>Alnus</i> (ольха)	0,00	0,06	0,09	0,07	<b>0,12</b>	<b>0,15</b>	<0,0001	
<i>Betula</i> (береза)	<b>0,55</b>	<b>0,49</b>	<b>0,48</b>	0,16	0,12	0,08	<0,0001	
<i>Carpinus</i> (граб)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	<b>0,32</b>	<0,0001	
<i>Corylus</i> (лещина)	0,00	0,02	<b>0,08</b>	0,03	<b>0,11</b>	<b>0,11</b>	<0,0001	
<i>Fagus</i> (бук)	0,00	0,00	0,00	0,04	0,02	<b>0,44</b>	<0,0001	
<i>Fraxinus</i> (ясень)	0,00	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	,34	
<i>Quercus</i> (дуб)	0,00	0,01	0,07	0,01	<b>0,10</b>	<b>0,25</b>	<0,0001	
<i>Tilia</i> (липа)	0,00	0,02	<b>0,21</b>	0,03	<b>0,18</b>	0,07	<0,0001	
<i>Ulmus</i> (вяз)	0,00	0,03	<b>0,24</b>	0,01	<b>0,13</b>	0,02	<0,0001	



**Рис. 5.48.** Географическое положение разрезов раннего голоцена, принадлежащих к 7 кластерам: а — береговая линия.  
**Fig. 5.48.** The geographical distribution of the Early Holocene pollen localities belonged to 7 clusters: а — coast line.





**Рис. 5.49.** Географическое положение разрезов раннего голоцена, принадлежащих к 6 кластерам (по базе данных А.В. Кожаринова): а — береговая линия.

**Fig. 5.49.** Geographical distribution of the Early Holocene pollen localities belonging to 6 clusters (according to A. V. Kozharinov's database): а — coast line.

рует пыльца *Picea* и *Betula*; кластера 2 — *Pinus* и *Betula*; для спектров кластера 3 характерно значительное участие пыльцы *Pinus*, *Betula*, а также *Ulmus*, *Tilia* и *Corylus*; в спектрах кластеров 4, 5 и 6 доминирует пыльца *Pinus*. Следует отметить, что для кластера 5 характерно высокое содержание пыльцы *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, а для кластера 6 — пыльцы *Quercus*, *Carpinus*, *Fagus* и *Corylus*.

Эта информация позволяет уточнить основные лесообразующие породы в растительных сообществах Русской равнины и детализировать реконструируемые фитоценозы (см. рис. 5.47).

Общий состав палиноспектров и анализ карт распространения индикаторных таксонов показывает, что тундровые и лесотундровые растительные группировки были более широко представлены в раннем голоцене по сравнению с современностью и доминировали севернее 53° с.ш. в Западной Европе и 61° с.ш. в Восточной Европе. Граница между лесотундровой и таежной растительностью смещалась к северу примерно на 2° по сравнению со временем межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд. На этих широтах сконцентрировано значительное количество пыльцы *Sphagnum*, *Betula* sect. *Nanae*, *Salix*, *Populus*, *Alnus*, *Larix*, *Ericales*, *Hippophaë rhamnoides*, *Rumex*, *Saxifragaceae*, *Rosaceae*, *Selaginella selaginoides*, *Lycopodium*, *Equisetum* (рис. 5.50–5.52, 5.54). Южнее резко сокращается участие тундровых и лесотундровых сообществ в составе растительного покрова, за исключением горных областей.

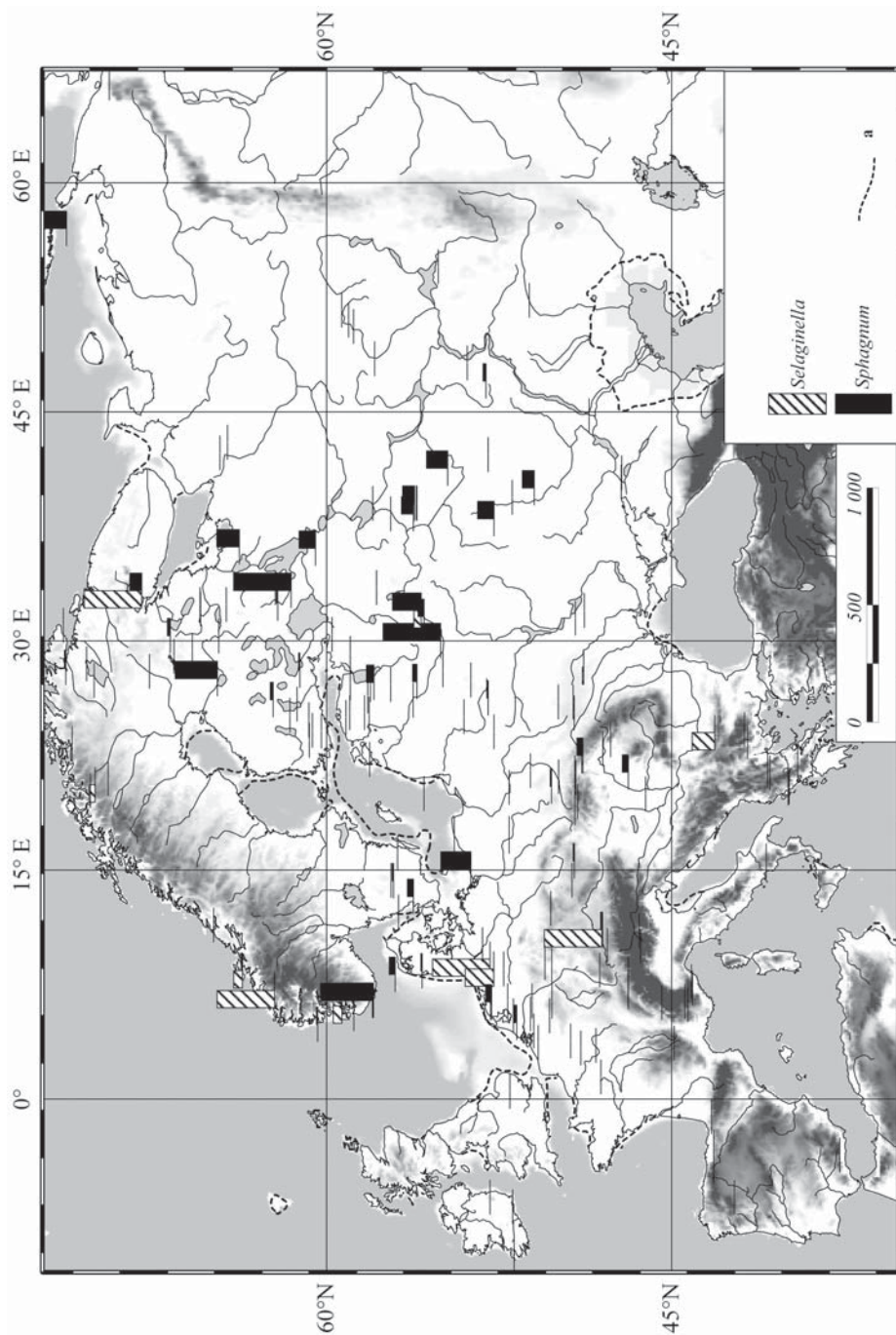
Значительные количества пыльцы *Helianthemum*, *Brassicaceae*, *Poaceae*, *Cyrtaceae* и *Thalictrum* приурочены к разрезам, расположенным как на севере Европы, так и в Средиземноморье (рис. 5.53).

Типичные представители степных фитоценозов, такие, как *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Ephedra*, в начале голоцена сокращали свои ареалы по сравнению с позднеледниковьем, однако были еще широко распространены в Европе. Пыльца *Ephedra* встречается в спектрах разрезов, расположенных в основном южнее 50° с.ш. Отдельные находки пыльцы *Ephedra* отмечены на западе Русской равнины (56° с.ш.) и на северо-востоке Русской равнины (рис. 5.54).

Максимальные концентрации пыльцы *Chenopodiaceae* и *Artemisia* в палиноспектрах приурочены к разрезам центральных и южных областей Восточной Европы (южнее 53° с.ш.), а также на территории Балканского полуострова. Пыльца *Asteraceae*, *Cichoriaceae* и *Helianthemum* преобладает в центральных и южных областях Европы, за исключением Пиренейского полуострова, а пыльца *Plantago*, *Rubiaceae*, *Rumex* — лишь в Западной Европе (рис. 5.55, 5.56).

Значительные содержания пыльцы *Ranunculaceae* и *Caryophyllaceae* встречаются в северных и центральных областях Русской равнины, на Балканском полуострове, на юге Франции и Ирландии.

Как следует из анализа карт индикаторных таксонов, палеофитоценозы открытых ландшафтов в раннем голоцене были сосредоточены в северных и южных областях Европы. Степные растительные ассоциации доминировали



**Рис. 5.50.** Находки спор *Selaginella* и *Sphagnum* в РВ–ВО. Здесь и далее: а — береговая линия.  
**Fig. 5.50.** *Selaginella* and *Sphagnum* spores from РВ–ВО localities: а — coast line.



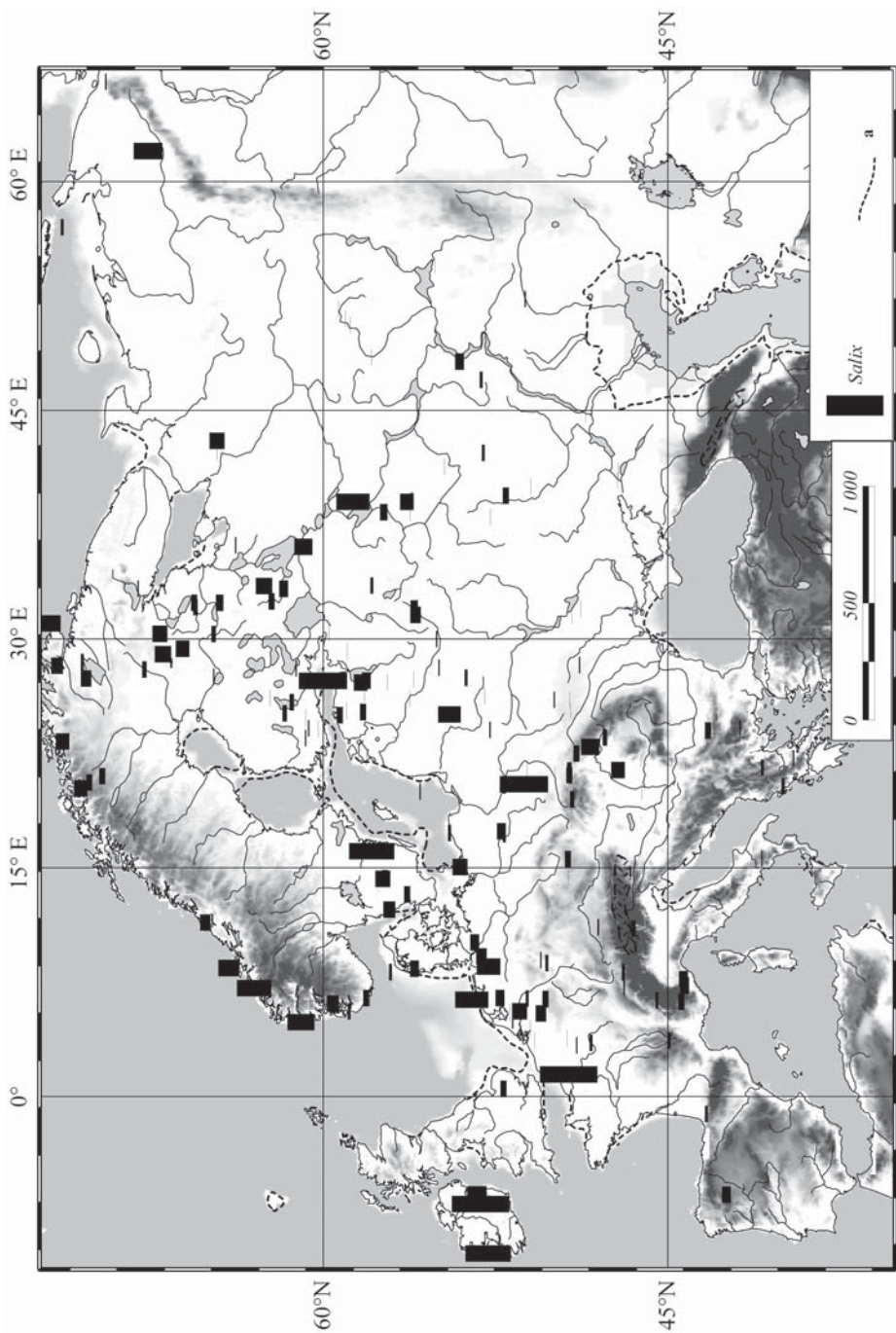


Рис. 5.51. Находки пыльцы *Salix* в PB-BO.  
 Fig. 5.51. *Salix* pollen from PB-BO localities



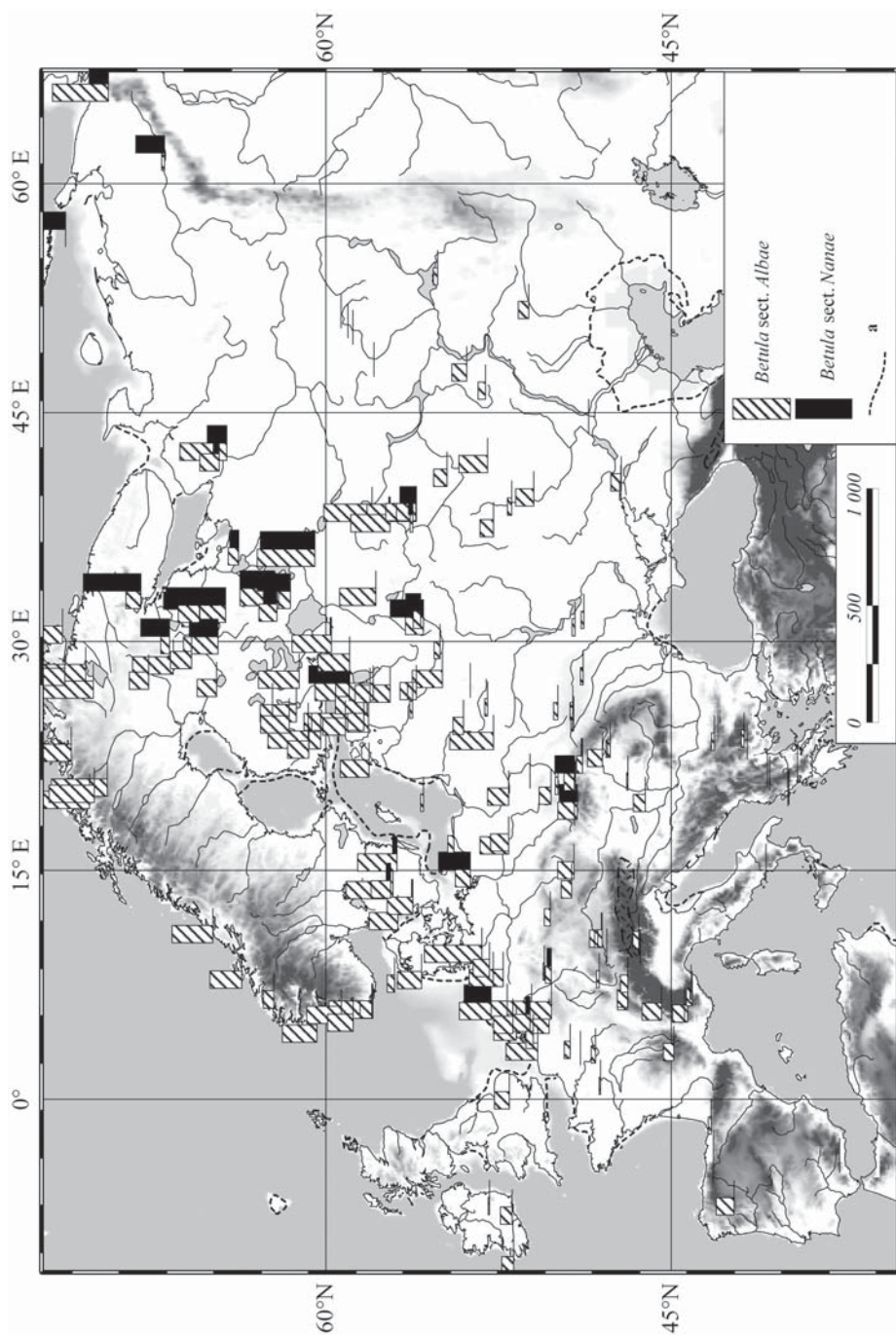


Рис. 5.52. Находки пыльцы *Betula* sect. *Albae* и *Betula* sect. *Nanae* в PB-BO.

Fig 5.52. *Betula* sect. *Albae* and *Betula* sect. *Nanae* pollen from PB-BO localities.

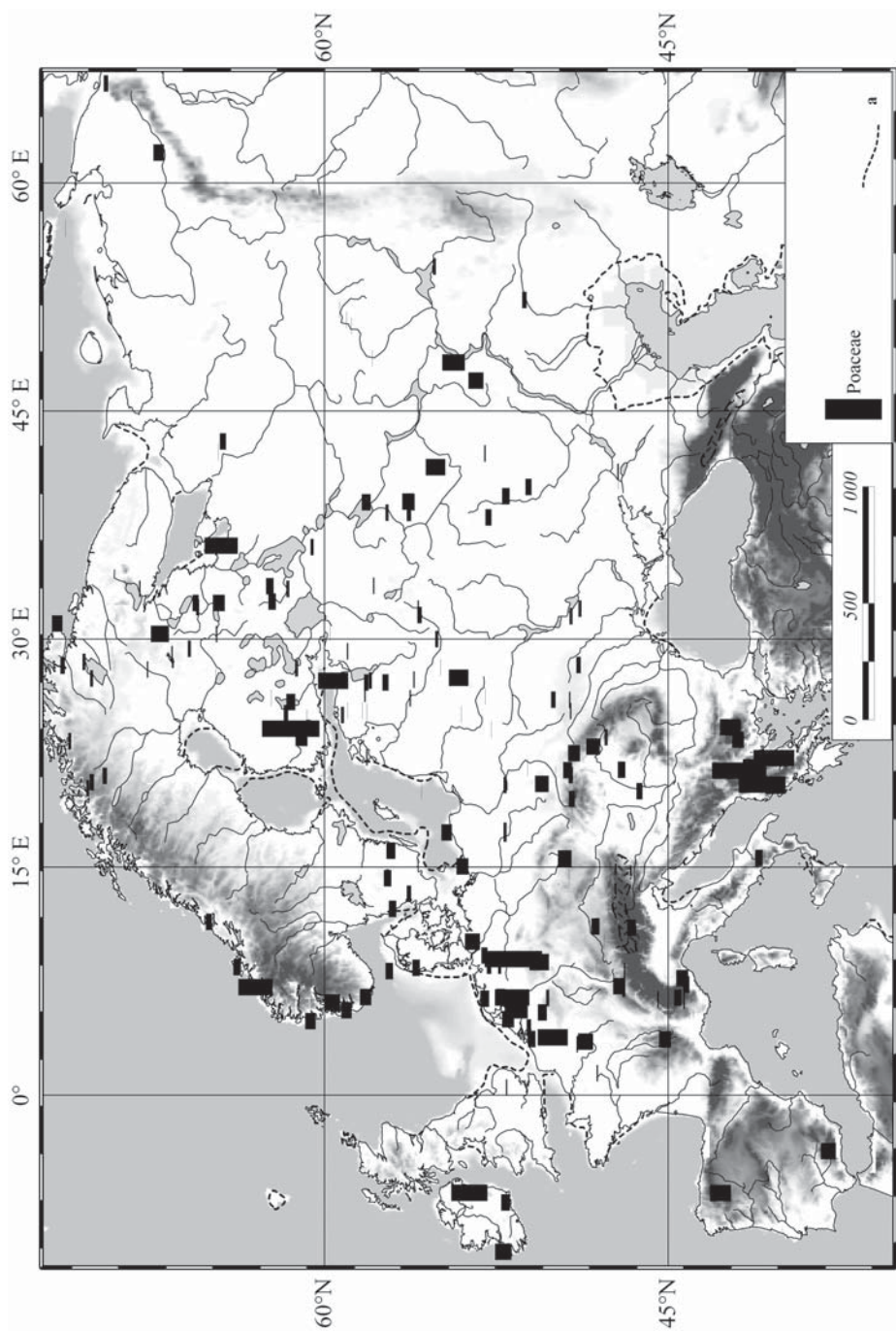


Рис. 5.53. Находки пыльцы Poaceae в PB–BO.

Fig. 5.53. Poaceae pollen from PB–BO.

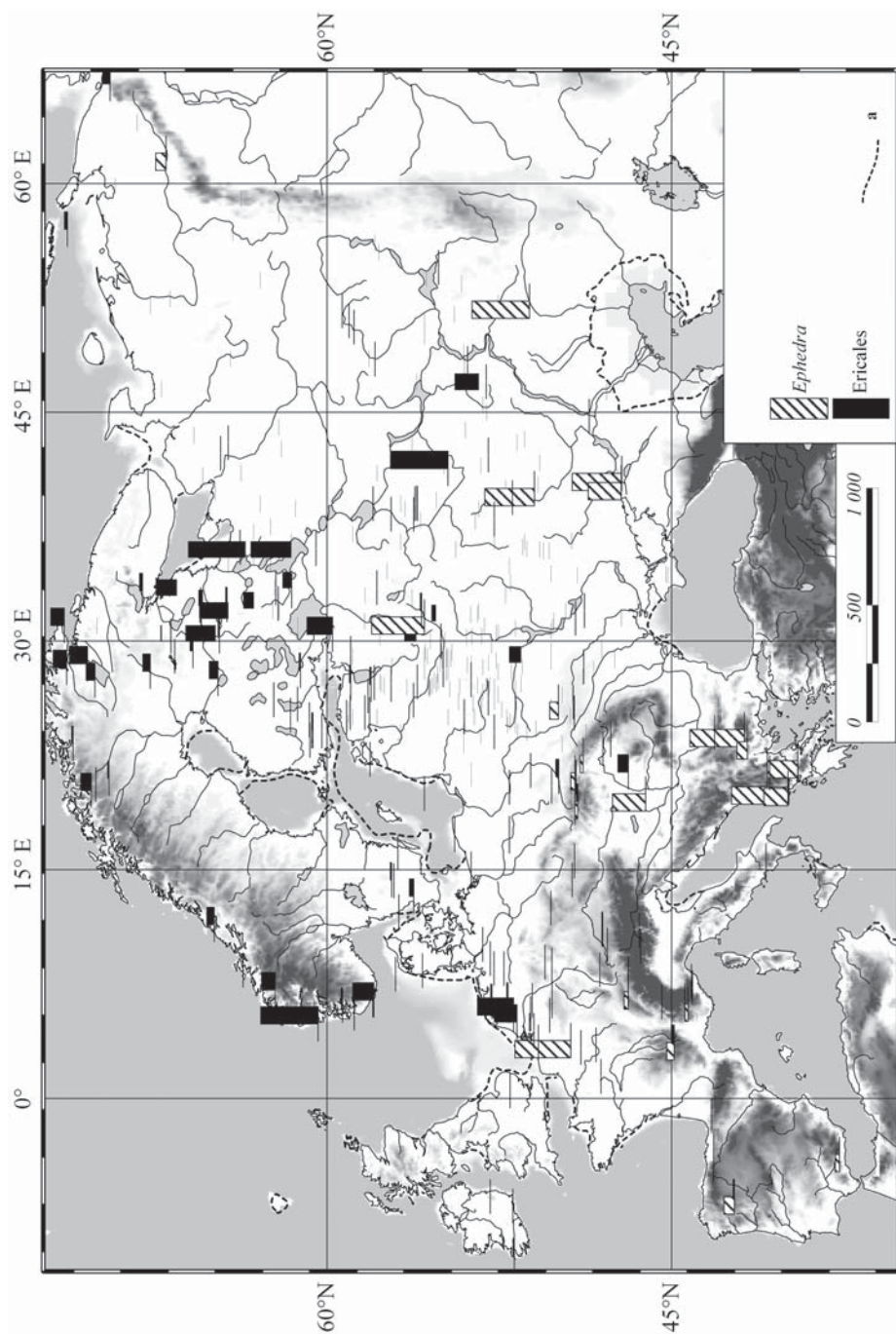


Рис. 5.54. Находки пыльцы *Ephedra* и Ericales в PB–BO.  
Fig. 5.54. *Ephedra* and Ericales pollen from PB–BO localities.



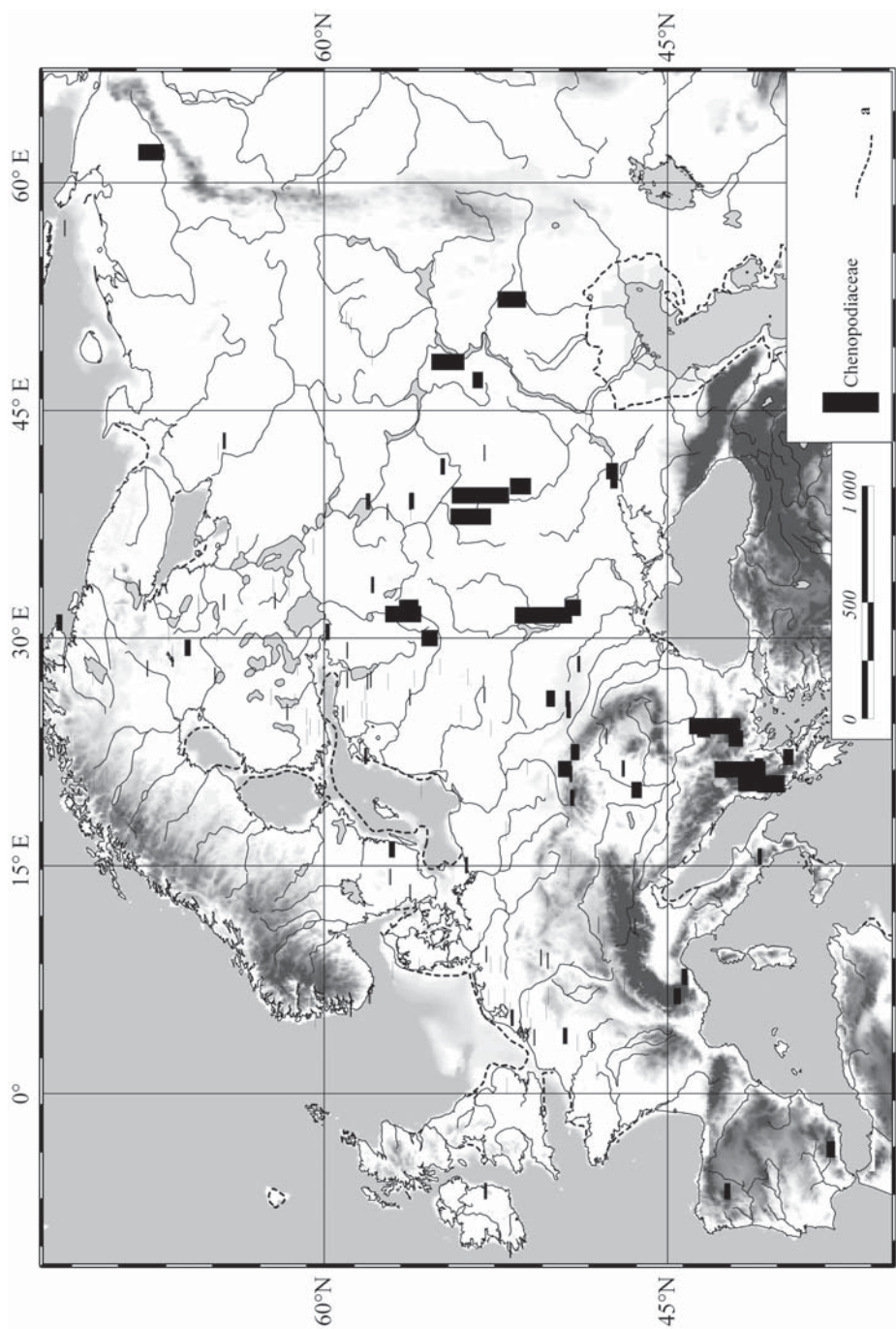


Рис. 5.55. Находки пыльцы Chenopodiaceae в PB-BO.  
Fig. 5.55. Chenopodiaceae pollen from PB-BO localities.



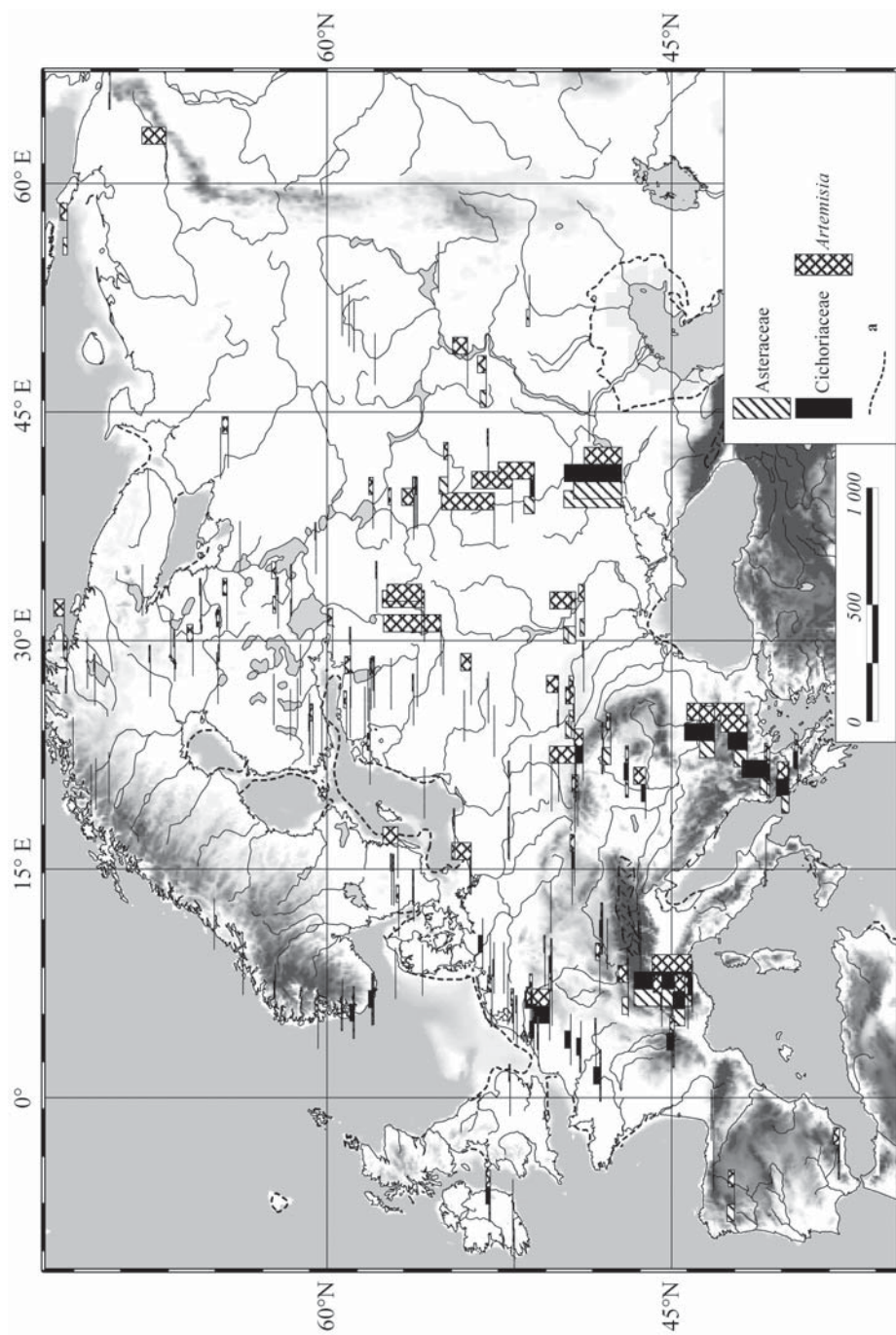


Рис. 5.56. Находки пыльцы Asteraceae, Cichoriaceae и *Artemisia* в PB-BO.

Fig. 5.56. Asteraceae, Cichoriaceae and *Artemisia* pollen from PB-BO localities.

южнее 51° с.ш. На севере Европы в начале голоцена, в период формирования лесного пояса, вероятно, оставались небольшие участки, благоприятные для существования степной растительности, а на северо-востоке Русской равнины — тундростепной, которая была особо широко распространена во второй половине эпохи последнего оледенения.

Общий состав палиноспектров показывает, что лесные ценозы преобладали в Центральной Европе и в горных областях (Апеннинский полуостров, Альпы, Карпаты, Крым, Балканы). На равнинах Западной Европы и на юге и юго-востоке Русской равнины (южнее 54–55° с.ш.) доминирующим типом ландшафта были лесостепные и степные палеофитоценозы. Сосна и береза были основными лесообразующими породами на территории Европы (рис. 5.52, 5.57).

Заметно сокращается участие сосны в палеофитоценозах на северо-востоке Русской равнины и в Средиземноморье. Максимальные концентрации пыльцы березы в спектрах приурочены к разрезам, расположенным севернее 50° с.ш. в Западной Европе и 56° с.ш. — в Восточной Европе.

Основные находки пыльцы ели приурочены к северным и северо-восточным областям Русской равнины (севернее 55–56° с.ш.). В качестве субдоминанта ель входила в состав лесов в центральных областях Европы (севернее 49° с.ш. и западнее 12° в.д.), а также в Альпийско-Карпатской горной области. В Западной Европе, в Средиземноморье и на юге Русской равнины пыльца ели в отложениях раннего голоцена фактически отсутствует. Пыльца пихты встречена в Альпах, Карпатах, на Балканах, на Апеннинском полуострове, на юго-востоке Франции и в Предуралье.

В раннем голоцене началась экспансия широколиственной флоры по всей территории Европы (рис. 5.58). На севере Европы (на Скандинавском полуострове и на северо-западе Русской равнины) единично встречается пыльца *Fraxinus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*. В Западной и Центральной Европе максимальные содержания пыльцы широколиственных пород локализованы между 60 и 47° с.ш. На территории Русской равнины наиболее значительное участие в спектрах пыльцы *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus* приурочено к 52–58° с.ш.

Южнее 53° с.ш. в состав древесной растительности входили *Carpinus*, *Fagus*. Находки пыльцы *Carpinus* приурочены к территории центральной Европы, западного Причерноморья, Крыма, Апеннин и Балкан. Пыльца *Fagus* встречена в среднем течении Дона, верховьях Днепра, в западном Причерноморье, в Прикарпатье и Карпатах, на Апеннинах и Балканах.

На востоке Русской равнины количества пыльцы широколиственных пород в палиноспектрах заметно сокращаются по сравнению с палиноспектрами в центральных областях Европы и в Средиземноморье. Здесь встречается только пыльца *Corylus*, *Tilia*, *Acer*.

В раннеголоценовых спектрах разрезов, расположенных на Пиренейском полуострове, доминирует пыльца дуба и единично встречается пыльца ясеня и

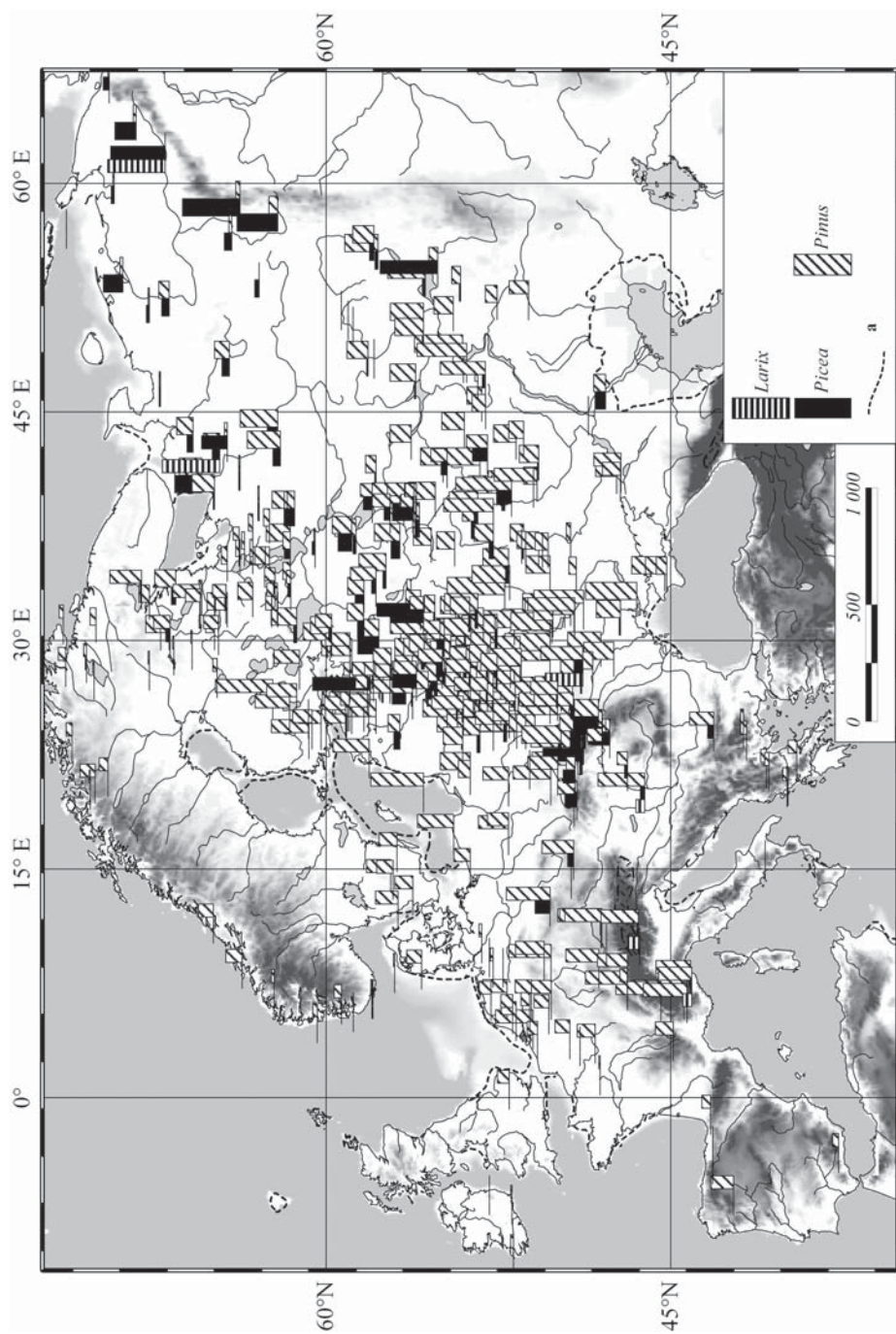
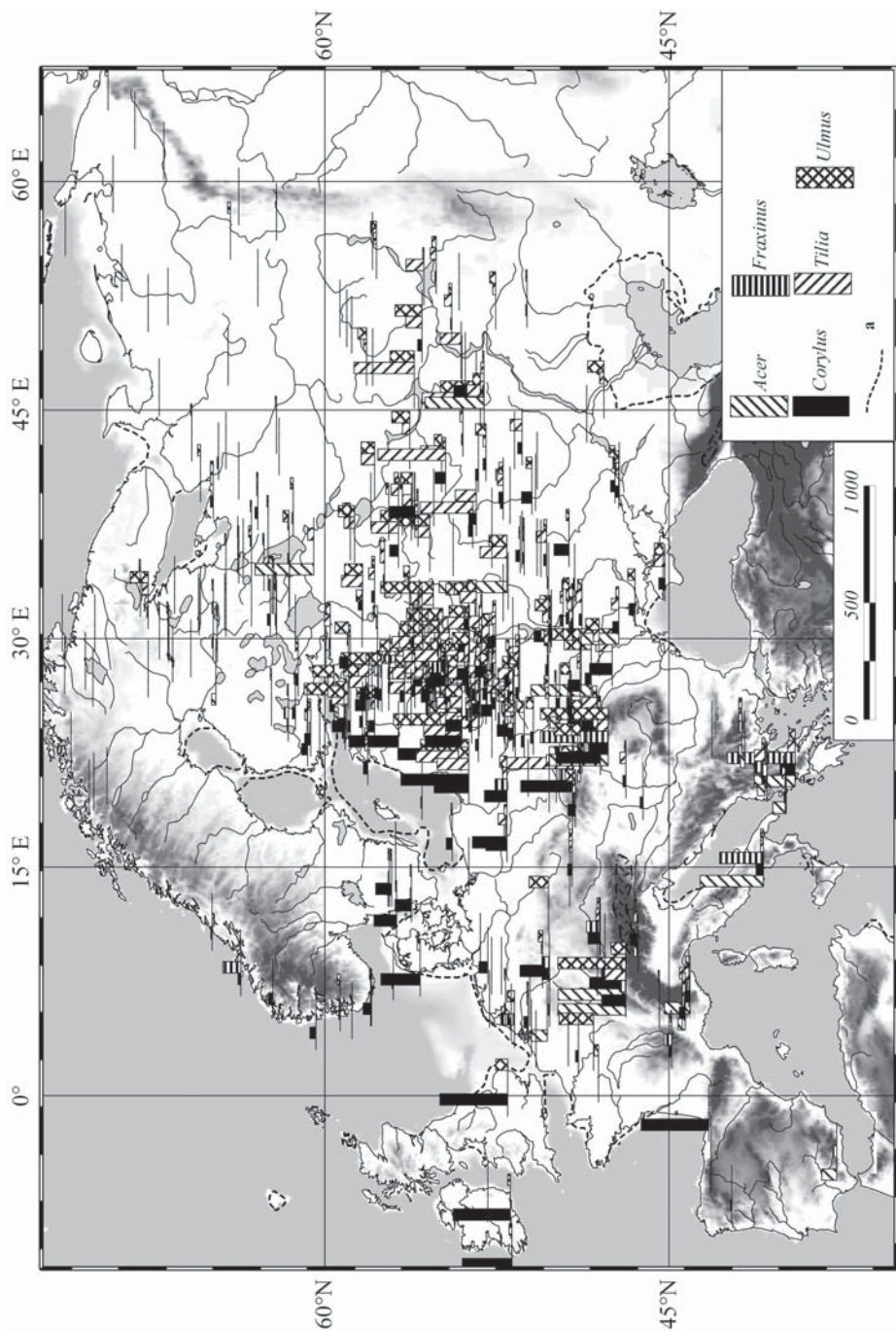


Рис. 5.57. Находки пыльцы *Larix*, *Picea* и *Pinus* в PB-BO; а — береговая линия.  
 Fig. 5.57. *Larix*, *Picea* and *Pinus* pollen from PB-BO localities; a — coast line.





**Рис. 5.58.** Находки пыльцы *Acer*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Tilia* и *Ulmus* в PB-BO: а — береговая линия.  
**Fig. 5.58.** *Acer*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Tilia* and *Ulmus* pollen from PB-BO localities: а — coast line.



лещины. Для спектров территории восточного Средиземноморья характерна пыльца *Fraxinus*, *Fagus*, *Carpinus* и в небольших количествах *Tilia*, *Ulmus*, *Corylus*. Также в составе лесных и лесостепных фитоценозов Средиземноморья принимали участие такие породы, как *Phillyrea*, *Pistacia*, *Castanea*, *Myrica*, *Cedrus*, *Ostrya*, *Taxus*, *Olea*, и др.

Северная граница ареалов широколиственных пород по сравнению с последним межстадиальным потеплением (ВАИС) продвинулась на север как минимум на 350 км.

Качественный и количественный анализы палинологического материала позволили выделить восемь типов (семнадцать подтипов) растительности на территории Европы для раннеголоценового времени (рис. 5.59).

**I. Кустарниковая тундра** с участием *Salix*, *Betula nana*, Ericales, *Lycopodium*, *Sphagnum*, Bryales и небольшими участками разреженных сосново-березовых лесов — Скандинавский полуостров, севернее 58° с.ш., и север Русской равнины, севернее 68° с.ш.

## II. Лесотундра.

**a.** Сочетание сосново-березовых лесов с участием *Populus*, *Juniperus*, *Hippophaë rhamnoides* и тундровых растительных ассоциаций — северо-запад Европы, между 53 и 58° с.ш., и юг Скандинавского полуострова, между 61 и 67° с.ш.

**b.** Сочетание сосново-березовых лесов с участием ели и тундростепных растительных ассоциаций — Восточная Европа, между 61 и 68° с.ш.

## III. Сосново-березовые разреженные леса.

**a.** Сосново-березовые леса с участием тундровых фитоценозов — Западная Европа, между 51 и 53° с.ш.

**b.** Сосново-березовые леса с небольшим участием ели и тундровых растительных группировок — Центральная и Восточная Европа, между 59 и 66° с.ш. и восточнее 25° в.д.

**IV. Мелколиственные леса** с участием *Salix*, *Alnus*, *Betula*, *Populus* — Западная Европа и юг островов Ирландия и Великобритания, между 46 и 52° с.ш. и западнее 2° в.д.

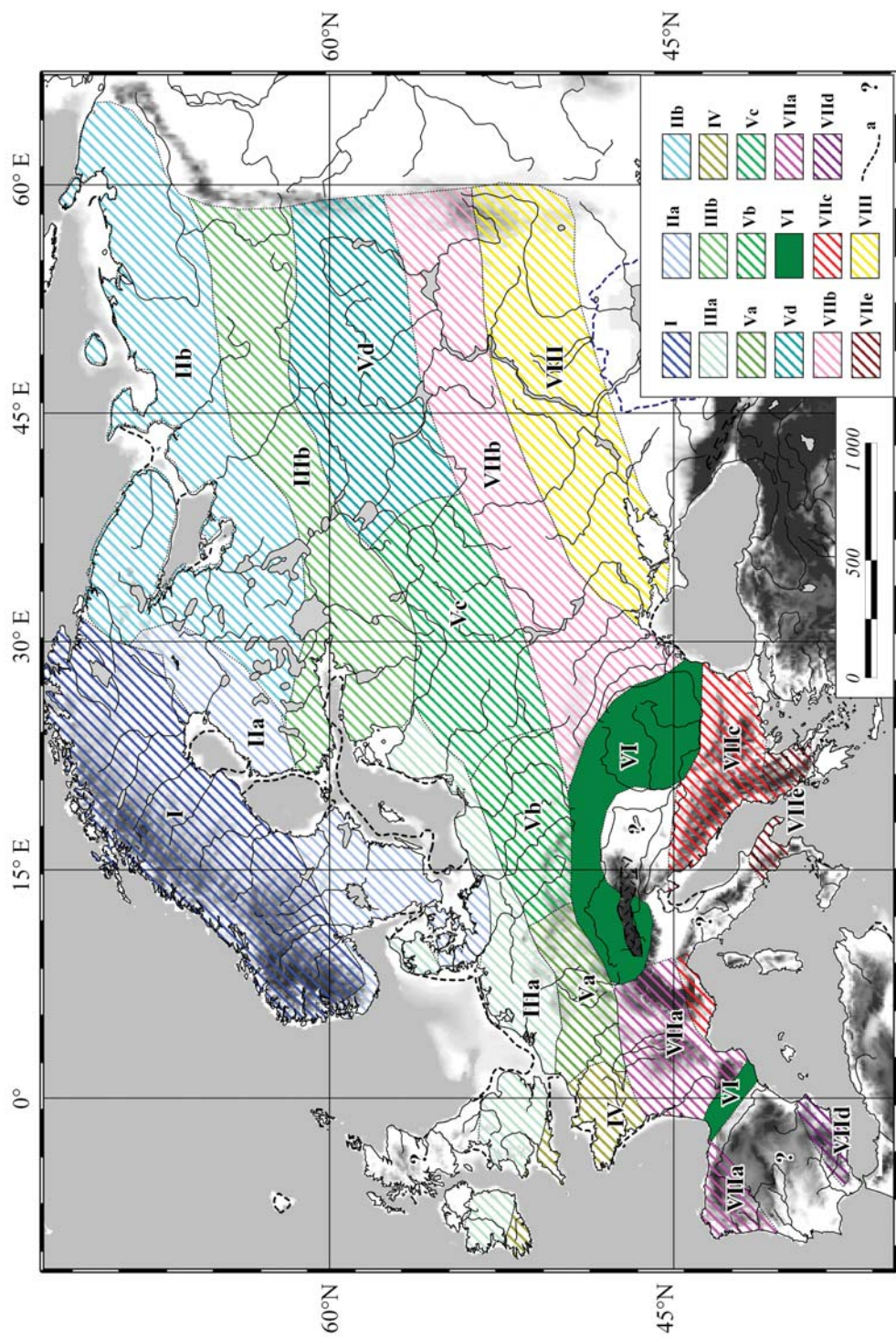
## V. Хвойно-широколиственные леса.

**a.** Сосново-широколиственные леса с участием *Ulmus*, *Fraxinus*, *Corylus* — Западная Европа, между 48 и 51° с.ш. и между 2 и 12° в.д.

**b.** Сосново-мелколиственные леса с участием широколиственных пород, таких, как *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, — Центральная Европа, между 50 и 52° с.ш. и между 12 и 21° в.д.

**c.** Сосново-елово-березовые леса с участием широколиственных пород, таких, как *Corylus*, *Tilia*, *Ulmus* и в небольших количествах *Quercus* и *Fraxinus*, с участками лесостепных фитоценозов — запад Русской равнины, между 54 и 57° с.ш. и между 21 и 38° в.д.

**d.** Сосново-елово-березовые леса с незначительным участием широколиственных пород, таких, как *Tilia*, *Corulus*, *Ulmus*, и вкраплениями тундростепных



растительных ассоциаций — восток Русской равнины, между 55 и 59° с.ш. и восточнее 38° в.д.

**VI. Хвойно-широколиственные леса горных и предгорных областей** — Альпийско-Карпатская область (*Carpinus*, *Corylus*, *Quercus*, *Fagus*, *Abies*, *Pinus*, *Picea*); Пиренеи (*Pinus*, *Quercus*, *Corylus*); Крым (*Pinus*, *Ulmus*, *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*).

**VII. Лесостепь** — сочетание сосново-широколиственных лесов и лугово-степных фитоценозов.

**а.** Дубово-сосновые леса в сочетании со злаково-разнотравными степями — Западная Европа между 42 и 48° с.ш.

**б.** Сосново-широколиственные леса с участием *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus* в сочетании со злаково-полынными и полынно-маревыми степями Восточная Европа, 50–55° с.ш., и фрагментарно — юго-восток Русской равнины.

**Рис. 5.59.** Растительность раннего голоцена: I — кустарниковая тундра; IIa — сосново-березовые леса в сочетании с тундровыми растительными ассоциациями; IIb — сосново-березовые леса с участием ели в сочетании с тундростепными растительными ассоциациями; IIIa — сосново-березовые леса с участием тундровых фитоценозов; IIIb — сосново-березовые леса с небольшим участием ели и тундровых растительных группировок; IV — мелколиственные леса; Va — сосново-широколиственные леса; Vb — сосново-мелколиственные леса с участием широколиственных пород; Vc — сосново-елово-березовые леса с участием широколиственных пород с участками лесостепных фитоценозов; Vd — сосново-елово-березовые леса с незначительным участием широколиственных пород и вкраплениями тундростепных растительных ассоциаций; VI — хвойно-широколиственные леса горных и предгорных областей; VIIa — дубово-сосновые леса в сочетании со злаково-разнотравными степями; VIIb — сосново-широколиственные леса в сочетании со злаково-полынными и полынно-маревыми степями; VIIc — сосново-широколиственные леса в сочетании с разнотравными и полынно-злаковыми степями; VIId — дубово-широколиственные леса в сочетании со злаково-разнотравными степями; VIIe — пихтово-широколиственные леса в сочетании со злаковыми степями; VIII — степь; а — граница суши; ? — отсутствие данных.

**Fig. 5.59.** Palaeovegetation during the Early Holocene: I — shrub tundra; IIa — pine and birch boreal forests in combination with tundra communities; IIb — combination of pine and birch forests (with spruce) with tundra-steppe communities; IIIa — pine and birch forests with some tundra phytocoenoses; IIIb — pine and birch forests with admixture of spruce and some tundra plant communities; IV — small-leaf forests; Va — forest of pine with broadleaf species; Vb — forests of pine and small-leaf species, with some broadleaf species; Vc — forests of pine, spruce and birch, with broadleaf species, locally with forest-steppe phytocoenoses; Vd — forests of pine, spruce and birch, with broadleaf species and small patches of tundra-steppe plant communities; VI — coniferous-broadleaf forests of mountain regions; VIIa — oak and pine forests in combination with grass and herb steppes; VIIb — pine-broadleaf forests in combination with grass-herb steppes; VIIc — pine-broadleaf forests in combination with herb steppes and with steppes of *Artemisia* and *Chenopodiaceae*; VIId — forests of oak and other broadleaf species in combination with grass-herb steppes; VIIe — forests of spruce and broadleaf species in combination with grass steppes; VIII — steppe; a — coast line; ? — the gaps in data.

с. Сосново-широколиственные леса в сочетании с разнотравными и полынно-злаковыми степями — юго-восток Западной Европы, Балканский полуостров.

d. Дубово-широколиственные леса в сочетании со злаково-разнотравными степями — юг Пиренейского полуострова.

e. Пихтово-широколиственные леса в сочетании со злаковыми степями — юг Апеннинского и Балканского полуостровов.

**VIII. Степь** — злаково-полынные и полынно-маревые степные фитоценозы — юг Русской равнины, южнее 50–51° с.ш.

Анализ обширного палинологического материала позволил охарактеризовать растительность, сформировавшуюся в начале голоцена (в пребореал-бореальное время). Тундровые элементы сокращали свои ареалы после окончания ледниковой эпохи, а представители широколиственной флоры играли уже заметную роль в составе лесных фитоценозов. На территории Скандинавского полуострова и на самом севере Европы доминировали тундровые и лесотундровые растительные ассоциации. Южнее к концу бореального времени сформировался дифференцированный лесной растительный пояс: на севере преобладали сосново-березовые леса, а в средних широтах сосново-широколиственные леса. Основными лесообразующими породами оставались сосна и береза. Еловые леса играли подчиненную роль. На севере зоны хвойно-широколиственных лесов в состав лесных ценозов входили вяз, лещина и липа, а на юге (южнее 52–57° с.ш.) — дуб, граб и бук. Лесостепные ландшафты были широко распространены на юге Западной Европы и в Средиземноморье. Южные территории Русской равнины были покрыты злаково-полынной и полынно-маревой степной растительностью.

Граница распространения тундр была близка к современной, а южная граница лесотундровой растительности в палеоландшафтах проходила примерно на 6° южнее, чем в настоящее время. В Восточной Европе лесостепные ландшафты занимали территорию современных широколиственных лесов и лесостепей. Северная граница степной зоны совпадала с границей современной разнотравной дерновинно-злаковой степи. В южных областях Западной Европы на месте произрастания современных широколиственных лесов доминировали также лесостепные ландшафты. Реконструкция преобладающих растительных сообществ на территории Европы позволяет говорить, что ранний голоцен был периодом становления растительной зональности в условиях более сухого и прохладного климата по сравнению с современностью.

## Summary

The performed analysis of the extensive palynological materials permitted to identify eight prevailing provinces, which evolved in the early Holocene (during the Preboreal-Boreal interval). Tundra elements decreased in the area at that time, while broad-leaved species were gaining in importance in forest phytocoenoses. It was dur-



ing this period that the vegetation finally reached a zonal pattern on the European continent. Tundra and forest-tundra communities became dominant in Scandinavia and in the northernmost regions of Europe. South of this, a differentiated forest zone developed by the end of the Boreal, with forests of pine and birch prevailing in the north and pine-broad-leaved ones in midlatitudes. Spruce forests were of secondary importance. Pine and birch were the main forest-forming taxa. In the coniferous-broad-leaved forest zone, *Ulmus*, *Corylus* and *Tilia* were important in the north and *Quercus*, *Carpinus* and *Fagus* in the south. Forest-steppe areas were widely spread in the south of Western Europe and the Mediterranean region. Steppes of Gramineae and *Artemisia* or of *Artemisia* and Chenopodiaceae occupied the southern parts of the Russian Plain.

## 5.6. Растительность в конце позднего плейстоцена – раннем голоцене (<=24,0 – >=8,0 тыс.л. н.)

А.Н. Симакова

## 5.6. The vegetation dynamics during Pleistocene–Holocene transition (<=24.0 – >=8.0 kyr BP)

Alexandra Simakova

В этой главе мы попытались проследить динамику растительного покрова в течение рассмотренных ранее временных интервалов: максимального похолодания последнего оледенения, позднеледниковья, межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд, позднего дриаса и начала голоцена, реконструировать эволюцию структуры и особенности географического положения основных типов растительности в Европе за исследуемый этап времени (<=24,0 – >=8,0 тыс. л. н.).

### Максимум похолодания последнего оледенения (LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.)

В период максимальной стадии последнего оледенения на территории Европы доминировала перигляциальная растительность, своеобразие которой определялось в первую очередь наличием Скандинавского ледникового покрова, а в Центральной и Южной Европе — горными оледенениями. Основными типами ландшафтов на равнинных территориях Европы были перигляциальные тундры, лесотундры и перигляциальные лесостепи.

В приледниковой области (севернее 51° с.ш. в Западной Европе и 55–56° с.ш. в Восточной Европе) доминировали палеофитоценозы **кустарниковых тундр** с участием *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Juniperus*, Brassicaceae, *Helianthemum*, *Armeria*, Poaceae, Сурегасеae и *Sphagnum*. Ландшафты кустарниковых тундр в Восточной Европе были более мозаичными. Здесь тундровые растительные ассоциации перемежались с небольшими участками лесотундровых и степных фитоценозов с участием *Alnus fruticosa*, Ericales, *Pinus*, *Picea*, Chenopodiaceae и *Artemisia*.

Южнее преобладали сообщества перигляциальной **тундро-лесостепи** (между 50 и 51° с.ш. в Западной Европе и 51 и 56° с.ш. в Восточной Европе), представлявшей собой сочетание разреженных сосново-березовых лесов, кустарниковых тундр, луговых и степных фитоценозов. В их составе участвовали *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Alnus*, Ericales, Poaceae, Saxifragaceae. *Ephedra* и Chenopodiaceae доминировали на востоке Европы, а *Armeria* и *Empetrum* — в Западной Европе. Роль лесной составляющей в палеофитоценозах тундро-лесостепи уменьшалась с запада на восток.

На юге Западной Европы (между 43 и 50° с.ш.) и на территории Русской равнины (между 49 и 51° с.ш.) доминировали перигляциальные **лесостепные** ландшафты. В Западной Европе были широко развиты сосновые и сосново-бе-

резовые леса в сочетании с полынно-злаковыми и разнотравно-злаковыми растительными ассоциациями. В составе перигляциальных лесных ландшафтов участвовали *Pinus*, *Betula*, *Hippophaë*, *Juniperus*, *Salix*, *Larix*, *Quercus*, *Ulmus*. На территории Пиренейского и на севере Апеннинского полуостровов ксерофитные хвойно-широколиственные леса с участием *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Corylus*, *Fagus*, *Quercus*, *Tilia*, *Buxus* и *Olea* перемежались с участками луговой и степной растительности, в состав которых входили Brassicaceae, *Ephedra*, Poaceae и *Artemisia*. Лесостепные ландшафты Русской равнины представляли собой комбинации из сосново-березовых редколесий с ассоциациями разнотравных степей, а также луговых и тундростепных растительных сообществ с участием *Betula nana*, Poaceae, Chenopodiaceae, Asteraceae, Plumbaginaceae. На территории Дунайской низменности участки хвойно-широколиственных лесов (*Abies*, *Pinus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Fraxinus*) сочетались со злаково-полынными и полынно-маревыми степями с участием Asteraceae, Campanulaceae, *Thalictrum* и Rosaceae.

В северном Причерноморье и в Приазовье (45–49° с.ш.) были широко развиты полынно-маревые **степи** с участием тундровых видов и элементов полупустынной растительности. По долинам рек встречались заросли с участием *Pinus*, *Betula*, *Quercus* и *Carpinus*. Роль представителей степных ценозов в ландшафтах в Восточной Европе была значительнее, чем в Западной Европе в LGM. Собственно степная растительность реконструируется по палинологическим данным лишь на юге Русской равнины.

Хвойные **леса** (*Juniperus*, *Abies*, *Cedrus*, *Pinus*, *Picea*) с участием неморальных элементов (*Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Cornus*) сохранялись в горных областях: Карпатско-Альпийская горная область, Центральный Массив, Крым, Апеннины, горные массивы юга-востока Пиренейского полуострова и Балканский полуостров.

Широколиственные породы принимали значительное участие в лесных ценозах Средиземноморья, особенно на юге Апеннинского полуострова. Здесь нашли убежище *Abies*, *Cedrus*, *Phillyrea*, *Olea*, *Quercus*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Buxus* и др. На равнинах рефугиумы лесной растительности были приурочены к территориям с расчлененным типом рельефа — возвышенностям (Московская, Среднерусская возвышенности, Донецкий кряж, юг Подольской возвышенности, Приволжская возвышенность) и к крупным речным долинам.

Все реконструированные палеофитоценозы и типы растительности LGM относятся к трем растительным провинциям: Восточно-Европейской, Западно-Европейской и Средиземноморской. Различия между основными типами растительности были сглаженными, а существовавшие в это время ландшафты не имели аналогов в современном растительном покрове.

### **Позднеледниковье (LGT) (<17,0 – >=12,4 тыс. л. н.)**

Во второй половине оледенения сокращаются площади, занимаемые ледниковым покровом. Граница ледника отступила примерно на 350 км. На освобож-

денных от ледника пространствах и на территории, занимаемой во время LGM палеофитоценозами кустарниковых тундр, начинает преобладать перигляциальная **лесотундровая растительность**. На территории Западной Европы (севернее  $51^\circ$  с.ш.) лесотундра представляла собой сочетание кустарниковых тундр с участием березы, ивы, можжевельника и участков сосново-березовых редколесий.

*Populus*, *Hippophaë rhamnoides*, Saxifragaceae, *Rumex*, *Thalictrum*, Rosaceae, *Dryas*, *Helianthemum*, *Armeria*, *Artemisia*, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Plumbaginaceae, *Plantago*, Labiatae, Apiaceae, *Sphagnum*, Bryales, *Selaginella*, *Huperzia selago* входили в состав этих палеофитоценозов. В Восточной Европе (севернее  $55^\circ$  с.ш.) доминировали кустарниковые тундры в сочетании с сосново-березовыми редколесьями и участками тундростепной растительности (*Alnus*, *Alnus fruticosa*, *Betula nana*, *Picea*, Ericales, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Ephedra*, *Selaginella*, *Sphagnum*).

Южнее  $53\text{--}56^\circ$  с.ш. на Русской равнине на месте ранее существовавшей тундро-лесостепи начинают преобладать **лесо-тундростепи** — разреженные сосново-березовые и сосново-еловые леса с участками тундровых и лугово-степных ценозов (*Alnus*, *Betula nana*, *Picea*, *Artemisia*, Chenopodiaceae, Poaceae, *Ephedra*, *Selaginella*, *Botrychium*, единично *Tilia* — на востоке Русской равнины).

Перигляциальная **лесостепь** в Восточной Европе располагалась между  $49$  и  $53^\circ$  с.ш., представляя собой сочетание сосново-березовых редколесий с ассоциациями разнотравных и полынно-маревых степей, а также луговых и тундростепных растительных сообществ (*Alnus*, *Picea*, Fabaceae, Asteraceae, Cichoriaceae, Dipsacaceae, *Selaginella*, единично — *Sphagnum*, Polypodiaceae, *Quercus*, *Ulmus*).

В Западной Европе между  $49\text{--}50^\circ$  с.ш. произрастали сосново-березовые редколесья в сочетании с фитоценозами кустарниковых тундр и тундростепных растительных ассоциаций, включая *Salix*, *Juniperus*, *Thalictrum*, *Rumex*, *Helianthemum*, *Ephedra*, Poaceae, Apiaceae, *Botrychium*, единично — *Quercus*. Южнее (между  $43$  и  $49^\circ$  с.ш.) доминировали сосновые леса с участием луговых и лугово-степных фитоценозов.

На юге Русской равнины (в Причерноморье и в северном Приазовье) в LGT продолжали преобладать полынно-маревые **степные ассоциации** с участием тундровых элементов.

Таким образом, в LGT сохраняется присутствие арктических и северо-таежных видов на юге и юго-востоке Европы вплоть до  $47^\circ$  с.ш. Степень участия степных элементов в палеофитоценозах на севере и арктических на юге континента уменьшалась по сравнению со временем максимальной стадии оледенения. Лесотундровая растительность расширяла свои ареалы на север, где ранее, в LGM, господствовали ценозы кустарниковых тундр. Во второй половине оледенения таежная растительность начинает играть большую роль в составе перигляциальных фитоценозов, проникая по долинам рек как в лесостепную, так



и в лесотундровую зоны. Постепенно возрастает участие широколиственных элементов в лесных ценозах горных областей и в рефугиумах равнин Европы. Широколиственные породы принимали активное участие в лесных ценозах Пиренейского и Балканского полуостровов и особенно на юге Апеннинского полуострова, на фоне тенденции к общему остепнению палеорастительности средиземноморского региона.

Северная граница лесостепной зоны на территории Русской равнины продвинулась по сравнению с LGM на север, примерно на 250–300 км, а северная граница степи — примерно на 50 км, в основном за счет сокращения тундровых элементов в составе палеорастительности. В Западной Европе реорганизация существовавшей в период LGM перигляциальной лесостепи выразилась в увеличении роли лесных ценозов в структуре палеоландшафтов.

Так к концу оледенения на территории Европы сохраняется дифференциация растительности на три флористические провинции: Восточно-Европейскую, Западно-Европейскую и Средиземноморскую. Различия между основными типами растительности становятся более заметными, хотя еще сглаженными.

### **Межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд (ВАIC)** (<12, 4 – >=10,9 тыс. л. н.)

В межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд происходило дальнейшее сокращение ледникового покрова, который сохранялся лишь на территории Скандинавского полуострова. В это время на освобожденных от ледника территориях формируются ценозы перигляциальных **кустарниковых тундр**. На севере Западной и Восточной Европы (севернее 55–60° с.ш.) и на севере о. Великобритания были распространены преимущественно кустарниковые тундры, в состав которых входили *Betula nana*, *Salix*, *Ericales*, *Hippophaë rhamnoides*, *Juniperus*, *Rubus*, *Helianthemum*, *Armeria*, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Lycopodium*. Небольшие участки сосново-березовых редколесий реконструируются в южных областях Скандинавского полуострова.

Своеобразная **лесо-тундростепь** сформировалась в ВАIC на месте существовавшей в конце оледенения лесотундры севернее 49–51° с.ш. в Западной Европе и между 59 и 62°; 60 и 63° с.ш. в Восточной Европе. Здесь существовала мозаичная структура биоценозов, представлявшая собой сочетание сосново-березовых лесов, кустарниковых тундр с участием *Betula nana*, *Populus*, *Salix*, *Sanguisorba*, *Vassinium*, *Rumex*, *Rubus* и тундростепных растительных ассоциаций, в состав которых входили *Ephedra*, *Armeria*, *Saxifragaceae*, *Rosaceae*, *Onagraceae*, *Lycopodium*, *Huperzia selago*, *Selaginella*.

Южнее на месте существовавших в Европе в LGT перигляциальных лесотундро-степных ландшафтов сформировались перигляциальные разреженные **сосново-березовые леса** с участками степных и тундровых сообществ. В Западной Европе (между 47 и 49° с.ш. и западнее 15° в.д.) господствовали березовые леса с элементами тундростепи, сменявшиеся сосново-березовыми северо-

таежными лесами Центральной Европы (между 50 и 52° с.ш.; 15 и 21° в.д.) и Среднедунайской низменности. Разреженные сосново-березовые леса с участием тундровых и тундростепных растительных ассоциаций доминировали на Русской равнине между 60 и 62° с.ш. Еловые леса входили в состав лесных биоценозов Восточной Европы между 53 и 60° с.ш. Сосново-березовые и еловые леса с небольшим участием неморальных элементов, таких, как *Ulmus*, *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*, в сочетании с участками полынно-типчаковых степей и кустарниковых тундр преобладали в западных и центральных районах Русской равнины (50–53° с.ш.)

Далее на юг во время межстадиальных потеплений в Европе продолжали доминировать перигляциальные **лесостепи**. На Русской равнине, между 47 и 50° с.ш. (на востоке Русской равнины — между 51 и 58° с.ш.) ландшафты представляли собой комбинации разнотравных степей и тундровых ассоциаций с «островами» сосново-березовых лесов с участием *Larix*, *Quercus*, *Tilia*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Armeria*, *Cichoriaceae*, *Poaceae*, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Huperzia selago*. В Западной Европе (44–49° с.ш.) лесостепь представляла собой сочетание основных лесов с участием широколиственных пород (*Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*) и разнотравно-злаковых степей. Это были своеобразные ландшафты, где участки перигляциальных степей сочетались с лесными биомами.

На юге и юго-востоке Русской равнины продолжали доминировать степные фитоценозы. Злаково-разнотравные **степные сообщества** с участием *Boraginaceae*, *Asteraceae*, *Cichoriaceae*, *Poaceae*, *Papaveraceae*, *Scabiosa* сменили полынно-маревые палеофитоценозы LGT. По долинам рек произрастали ива, береза, сосна, ольха и облепиха.

Хвойно-широколиственные и сосново-березовые **леса** с участием широколиственных пород были характерны для биотопов горных областей: Пиренеев, Центрального массива, Юры, Альп, Карпат, Крыма, Кавказа и др. В состав древостоя входили *Pinus*, *Larix*, *Picea*, *Abies*, *Betula*, *Fagus*, *Juniperus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Larix*.

Потепление климата ВАИС в Средиземноморском регионе выразилось в увеличении доли лесных ценозов в палеоландшафтах, представлявших собой сочетание хвойно-широколиственных лесов и жестколистных кустарников с участками ксерофитных травянистых сообществ. Широколиственные леса с участием *Taxus*, *Olea*, *Ostrya*, *Tilia*, *Quercus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus* и *Abies* произрастали на Апеннинском полуострове. На Пиренейском полуострове доминировали ландшафты, сочетавшие ксерофитные леса с участием *Quercus*, *Fraxinus*, *Myrica* и полынно-разнотравные степи. Для территории Балканского полуострова были характерны лесные растительные сообщества с участием *Abies*, *Tilia*, *Carpinus*, *Pistacia*, *Myrica*, *Castanea*, *Ilex*, *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, *Quercus* в комбинации с полынно-злаковыми степными растительными ассоциациями.

Так лесные палеофитоценозы в ВАИС существенно расширяли свои ареалы на территории Европы. Еловые леса играли заметную роль в составе палеорас-

тельности в центре Русской равнины. Тундровые и степные сообщества продолжали участвовать в формировании перигляциальной флоры. Уменьшаются площади, занятые степными сообществами на территории Западной Европы, в центральных областях Восточной Европы и в Средиземноморье.

Гипоарктические элементы сокращали свои ареалы по сравнению с LGT и концентрировались на севере Европы и в горных областях. Высокая встречаемость таких таксонов, как *Hippophaë rhamnoides*, *Chenopodiaceae*, *Ophyoglossum*, в северных районах континента указывает на существование здесь ландшафтов с нарушенным растительным покровом и широким развитием пионерной растительности.

Широколиственные элементы входили в состав перигляциальных лесов на юге Западной Европы, в предгорных и среднегорных областях Центральной Европы и в центре Русской равнины. В Средиземноморье широколиственные породы участвовали в палеофитоценозах лесов Апеннинского полуострова и лесостепных сообществах на территории Пиренейского и Балканского полуостровов. Пространственное распределение реконструированных фитоценозов выявляет существование специфической зональности растительного покрова в потепления бёллинг-аллерёд.

### **Стадиальное похолодание позднего дриаса (YD) (<10,9 – >=10,2 тыс. л. н.)**

Похолодание позднего дриаса, хотя и было кратковременным, повлекло определенные изменения в растительном покрове Европы.

Приатлантические **тундры** с участием формаций субарктических лугов были распространены на севере о. Великобритания и на севере о. Ирландия, а также по северо-западному побережью Скандинавского полуострова. На приморских низменностях Центральной Европы, на юге Скандинавского полуострова и на возвышенностях Англии лесо-тундростепи, существовавшие в ВАИС, сменились на **тундро-лесостепи**, которые представляли собой сочетание кустарниковых тундр с «островами» сосново-березовых редколесий.

Почти вся территория Франции и южные районы о. Ирландия были заняты фитоценозами **кустарниковых тундр** с участием *Juniperus* и *Betula*. Ранее (в ВАИС) на этой территории были развиты перигляциальные березовые леса. В Восточной Европе в позднем дриасе (севернее 62° с.ш.), как и в ВАИС, были развиты кустарниковые тундры с участками тундростепей и лиственнично-березовых редколесий, а по долинам рек — сосново-еловых лесов.

Между 58 и 62° с.ш. перигляциальные сосново-березовые леса с участками тундр и тундростепных растительных ассоциаций ВАИС трансформировались в позднем дриасе в **лесотундры** — сосново-березовые леса в сочетании с тундровыми, лугово-степными и пионерными растительными ассоциациями.

Южнее (до 53° с.ш.) в Восточной Европе в YD простирались разреженные **сосново-березовые леса**, а на западе Русской равнины и в Центральной Европе (восточнее реки Одер) с примесью ели и незначительным участием широколи-

ственных пород. Южная граница этих перигляциальных лесов смещалась на север на ~300 км по сравнению с ВАИС, уступая место лесостепным сообществам YD.

Далее на юг в позднем дриасе, как и в ВАИС, доминировали **лесостепные сообщества**, переходящие в Причерноморье и Приазовье, а также на востоке Русской равнины (Прикамье) в **степи**. На Среднедунайской низменности и на юге Балканского полуострова была распространена также растительность степного типа, сменившая лесные и лесостепные палеофитоценозы предшествующих межстадиальных потеплений. Здесь реконструированы ценозы луговых, злаково-разнотравных и полынно-маревых степей с небольшими участками смешанных лесов из березы, сосны, лещины, дуба, липы и ясеня.

В Западной Европе, между 45 и 49° с.ш., в YD преобладали сосновые леса в сочетании с луговыми и полынно-разнотравными степными растительными ассоциациями.

Только в западном Средиземноморье широколиственные породы играли существенную роль в лесных фитоценозах. На территории Пиренейского полуострова доминирующим типом ландшафта оставались **лесостепи**, а леса Италии и Греции приобретали более ксерофитный облик за счет расширения степных ценозов.

Во время стадийного похолодания позднего дриаса тундровые и степные сообщества вновь расширили свои ареалы соответственно в северных и южных областях континента. Сократилась доля лесных ценозов в структуре ландшафтов. Географическое положение границ между основными типами растительности оставалось стабильным, однако внутри них произошла существенная трансформация палеофитоценозов. В позднем дриасе в результате ухудшения климата вновь произошла дифференциация растительного покрова на Западно-Европейскую и Восточно-Европейскую провинции, хотя и не столь выраженную, как во время максимума последнего оледенения.

### **Ранний голоцен (пребореальный и бореальный периоды) (PB–BO)** (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.)

В раннем голоцене началось формирование растительной зональности на Европейском континенте. После таяния ледника на территории Скандинавского полуострова и на самом севере Европы (севернее 58° с.ш. в Западной Европе и 68° с.ш. в Восточной Европе) доминировали **кустарниковые тундры** с участием *Salix*, *Betula nana*, Ericales, *Lycopodium*, *Sphagnum*, Bryales и небольшими участками сосново-березовых разреженных лесов.

На месте кустарниковых тундр и северных областей лесотундры позднего дриаса в раннем голоцене господствуют **лесотундровые растительные ассоциации**. Южная граница лесотундры проходила примерно на 300 км севернее, чем в позднем дриасе, в основном за счет увеличения древесных ценозов и сокращения тундровых элементов в составе растительного покрова PB–BO на



средних широтах. На северо-западе Европы (севернее 53° с.ш.) и на юге Скандинавского полуострова преобладали растительные ценозы, представлявшие собой сочетание сосново-березовых лесов с участием *Populus*, *Juniperus*, *Hippophaë rhamnoides* и тундровых растительных ассоциаций. В восточных областях Европы (между 61 и 68° с.ш.) доминировали сосново-березовые леса с участием ели и тундростепные растительные сообщества.

Южнее на территории Европы сформировался **лесной** пояс. Березовые лесотундры YD в Западной Европе трансформировались в сосново-березовые леса с участием тундровых фитоценозов. На юге островов Ирландия и Великобритания, а также на западе Франции преобладали мелколиственные леса с участием ольхи, ивы, березы и осины, произраставшие на месте кустарниковых тундр последнего стадиала. За счет увеличения количества широколиственных пород в составе лесных ценозов разреженные сосновые леса и сосново-березовые леса YD трансформировались в хвойно-широколиственные леса PB–BO. Сосновые леса Западной Европы сменились хвойно-широколиственными лесами. В Центральной Европе в раннем голоцене начинают доминировать сосново-мелколиственные и сосново-еловые леса с участием широколиственных пород на месте сосново-березовых лесов с участием ели и незначительным количеством широколиственных пород. В Восточной Европе сосново-березовые леса YD трансформировались в сосново-елово-березовые леса с участием широколиственных пород (*Corylus*, *Tilia*, *Ulmus*, редко *Quercus*) в комбинации с небольшими участками тундростепей.

Так в раннем голоцене началась экспансия лесной растительности на равнины Европы, в результате чего южная граница лесного пояса к концу бореального периода сместилась на юг на ~300 км (до 48–50° с.ш. на западе и до 55° с.ш. на востоке Европы).

Южнее по всей Европе доминировали **лесостепные ландшафты**. В Западной Европе лесостепи представляли собой сочетание дубово-сосновых лесов и злаково-разнотравных степей, а в Восточной Европе — комбинации сосново-широколиственных лесов с участием *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus* со злаково-полынными и полынно-маревыми степями. Среднедунайские и балканские степи позднего дриаса трансформировались в PB–BO в лесостепи, представлявшие собой сосново-широколиственные леса с участками разнотравных и полынно-злаковых степей.

По всему Средиземноморью доминирующим типом ландшафта становится лесостепь. На территории Пиренейского полуострова продолжали доминировать дубово-широколиственные леса в сочетании со злаково-разнотравными степями. На юге Апеннинского полуострова ксерофитные лесные ценозы лесостепных ландшафтов сменились более мезофильными пихтово-широколиственными лесами.

Самые южные области Русской равнины были заняты злаковыми и полынно-маревыми **степями**.

В начале голоцена северная граница распространения кустарниковых тундр становится близкой к современной, а южная граница лесотундровой растительности проходила примерно на  $6^\circ$  южнее, чем в настоящее время. Формируется лесной пояс. Заметно увеличивается роль широколиственных пород в составе лесных сообществ.

В Восточной Европе лесостепные ландшафты занимали территорию современных широколиственных лесов и лесостепей. Северная граница степной зоны совпадала с границей современной разнотравной дерновинно-злаковой степи. В южных областях Западной Европы доминировали лесостепные ландшафты, распространенные на месте произрастания современных широколиственных лесов. Происходит формирование зональности растительного покрова в Европе.

## Заключение

Резкие колебания климата, имевшие место в конце плейстоцена, повлекли за собой радикальные изменения в составе и распространении фитоценозов и вызвали перестройку растительных зон. С начала последнего оледенения и вплоть до раннего голоцена на территории Европы существовали своеобразные перигляциальные растительные сообщества, не имеющие аналогов в настоящее время.

Дифференциация между основными типами растительности в течение LGM и LGT была минимальной, более выраженной — в стадиях позднего дриаса, значительной — в бёллинге–аллерёде и в раннем голоцене. Различия между растительными провинциями Западной и Восточной Европы были наиболее резко выражены в максимальную стадию последнего оледенения, в позднеледниковье и в стадияльное похолодание позднего дриаса.

Следы специфической перигляциальной «зональности» реконструируются в межстадиальные потепления бёллинг–аллерёд. В раннем голоцене начинается формирование зональности растительного покрова межледникового типа.

Наибольшие трансформации в растительных сообществах происходили севернее  $50^\circ$  с.ш. В период оледенения участие лесных сообществ резко сокращалось, что способствовало беспрепятственной миграции представителей тундровых и степных видов растений соответственно на юг и на север. Вплоть до бореального периода на территории Европы были широко представлены перигляциальные сообщества.

Южнее  $50^\circ$  с.ш. основные типы растительности были достаточно консервативны. Однако в них происходили определенные изменения на протяжении рассматриваемого периода: от перигляциальных открытых ландшафтов последнего оледенения до типичных степей бореального периода.

В результате настоящего исследования удалось установить унаследованность рефугиумов лесной флоры, которые были приурочены к возвышенностям, горным системам и крупным речным долинам. Эти территории являлись также центрами биоразнообразия.

## Summary

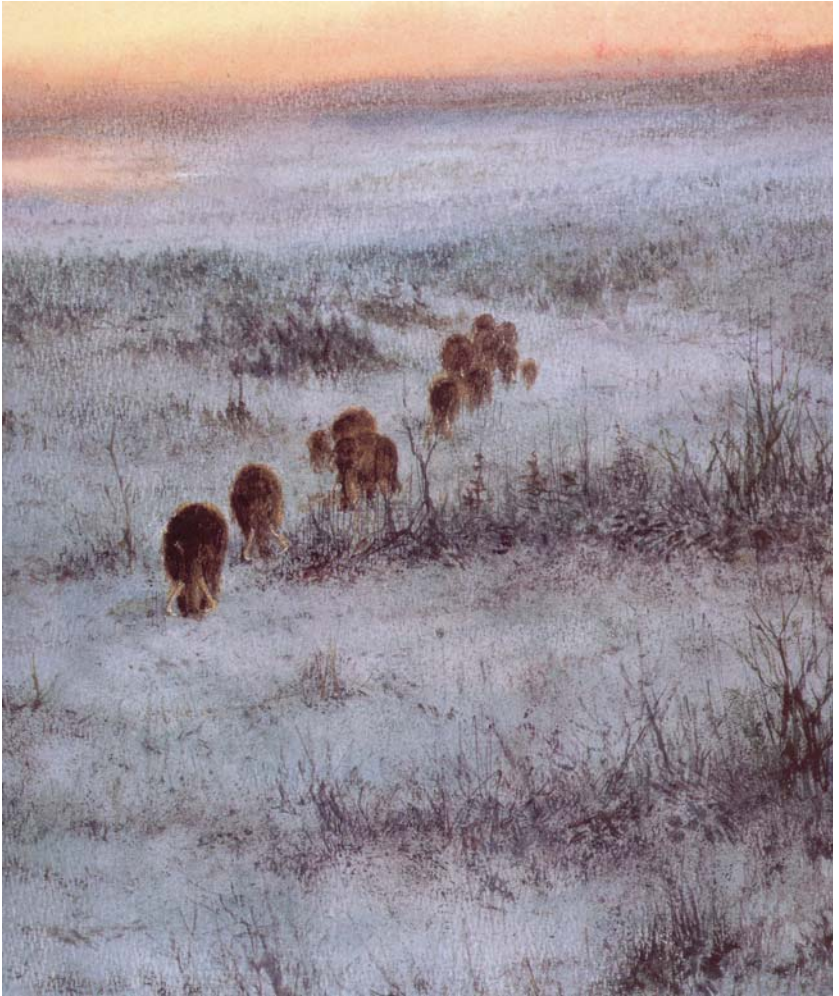
Thus, during the end of the Pleistocene the abrupt climatic fluctuations have caused radical changes in structure and distribution of palaeophytocoenoses, and reorganization of vegetative zones. The differentiation of vegetative zones was minimal during LGM and LGT time, more appreciable in DR3, and significant in BAIC and in the PB–BO.

The distinctions between plant provinces of Eastern and Western Europe were significant during the LGM, LGT, and DR3 time slices. The periglacial zonality took place during BAIC warming and during PB–BO the Interglacial vegetative zonality was formed. The considerable transformations of the vegetative cover structure took place in the Northern Europe, northward to 50° N.

The reorganization of vegetative zones occurred due to reduction of forest coenoses, and possibility of tundra and steppe elements migration accordingly to the south and to the north of continent during the cold periods in the forest free territories, formed new vegetative associations. So, periglacial plant communities were widespread in Europe till the Boreal period.

To the south of 50° N in lowland territories of Europe the boundary of the reconstructed vegetation provinces shifted slightly and was rather conservative. However the significant reorganization of palaeovegetation structure occurred within the limits of reconstructed provinces during the different periods of the Late Pleistocene – the Holocene geological history.

The forest refugia were associated with the dissected territories (the highlands, the mountain systems, and the large river valleys) in which variable local habitats occurred. These territories were the centers of high biodiversity both in cold, and during the warm periods. The inheriting of forest refugia during all the intervals was revealed.





## Глава 6. Экосистемы Европы при переходе от плейстоцена к голоцену

### Chapter 6. The European Ecosystems during the Pleistocene–Holocene transition

#### 6.1. Экосистемы максимального похолодания последнего оледенения (LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.)

*T. van Kolfschoten, A.K. Маркова, A.H. Симакова, A.Ю. Пузаченко*

#### 6.1. The Last Glacial Maximum ecosystems (LGM) (<=24 – >=17 kyr BP)

*Thijs van Kolfschoten, Anastasia Markova, Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

В основу реконструкций экосистем этого интервала положены материалы из 144 местонахождений млекопитающих и из 64 разрезов с палинологическими данными, включающие 196 образцов (рис. 6.1).

#### Экосистемы максимального похолодания последнего оледенения (LGM)

##### 1a. Кустарниковая тундра (западный вариант)

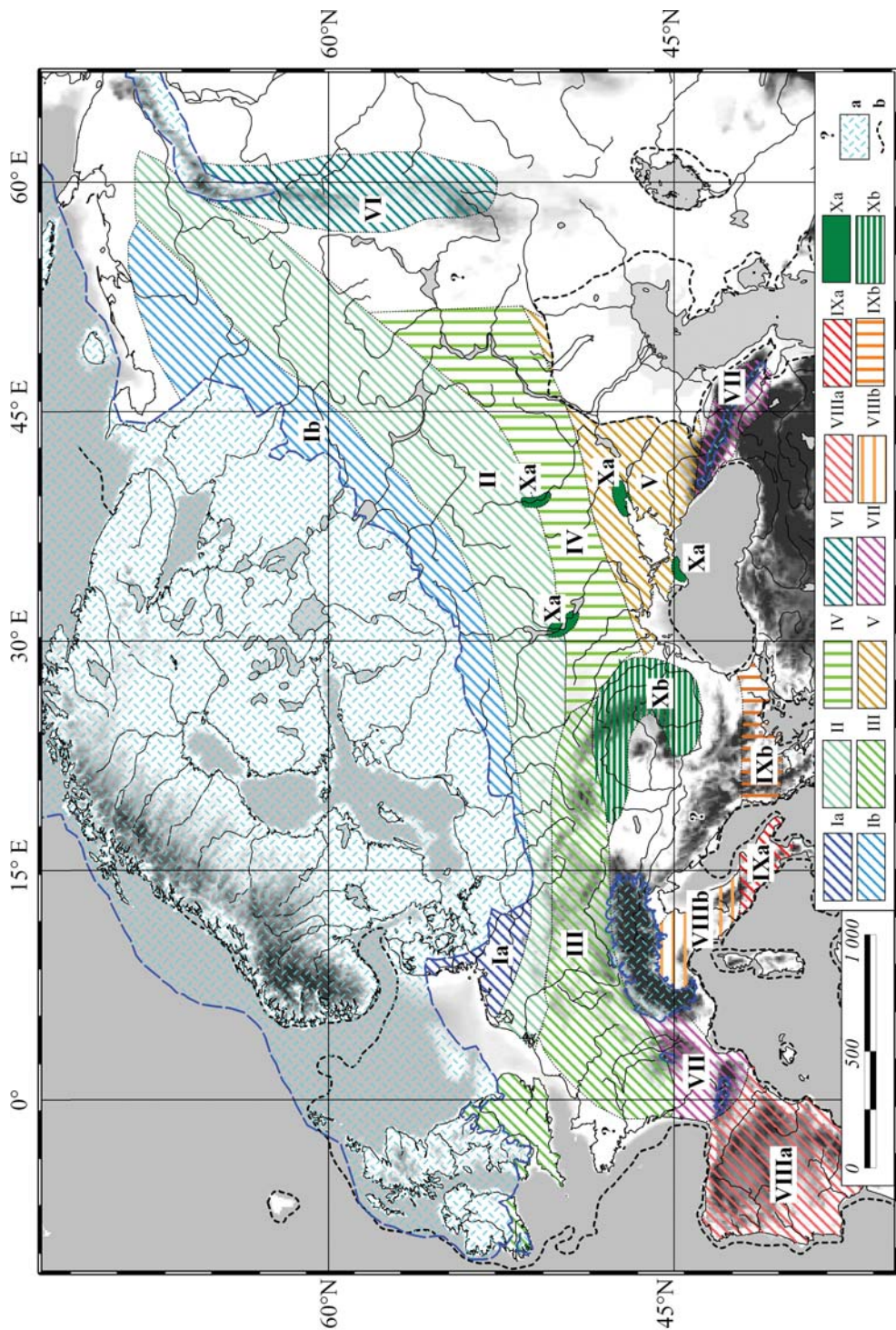
Растительные сообщества включали: *Betula*, *Alnus*, *Salix*, *Juniperus*, Brassicaceae, *Helianthemum*, *Armeria*, Poaceae, Cyperaceae, *Sphagnum*. В комплекс млекопитающих входили: *Mammuthus primigenius*, *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus*, *Ochotona pusilla*, *L. lemmus*, *Clethrionomys glareolus* и *Microtus gregalis*.

##### 1b. Кустарниковая тундра (восточный вариант)

Чередование лесотундровых и тундростепных растительных сообществ с *Betula nana*, *Alnus fruticosa*, *Salix*, Ericales, *Pinus*, *Picea*, Poaceae, Chenopodiaceae, *Artemisia*, Cyperaceae, *Sphagnum*. Комплекс млекопитающих включал: *Mammuthus primigenius*, *Bos primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus*, *Ochotona pusilla*, *Lemmus sibiricus*, *Clethrionomys glareolus* и *Microtus gregalis*.

##### II. Перигляциальная тундро-лесостепь

Чередование растительных сообществ тундры и степи с «островами» сосново-березовых лесов, с участием *Larix* (на востоке), *Picea*, *Alnus*, Ericales, Poaceae, Saxifragaceae, с преобладанием Chenopodiaceae и *Ephedra* на востоке и *Armeria*



и *Empetrum* на западе Европы. В комплекс млекопитающих входили: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Megaloceros giganteus*, *Ovibos pallantis*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Alces alces* (на западе); *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *Gulo gulo*, *Lynx* sp., *Panthera spelaea*, *Crocota crocuta spelaea*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus*, *Marmota bobac*, *Spermophilus* sp., *Lemmus sibiricus*, *Dicrostonyx gulielmi*, *Microtus gregalis*, *M. arvalis* (на востоке).

### III. Перигляциальная лесостепь (западный вариант)

Сочетание участков сосново-березовых лесов с участием *Hippophae rhamnoides*, *Juniperus*, *Salix*, *Larix*, *Quercus*, *Ulmus* со злаково-полынными и разнотравными степями с *Brassicaceae*, *Ephedra*, *Poaceae*, *Artemisia*. Комплекс млекопитающих включал: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Capreolus capreolus*, *Ovibos pallantis*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *Gulo gulo*, *Lynx* sp., *Panthera spelaea*, *Crocota crocuta spelaea*, *Sus scrofa*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus* (на севере), *Lepus europaeus* (на юге), *Marmota marmota* (на востоке), *Spermophilus* sp., *Apodemus* sp. (на юге), *Lemmus lemmus*, *Dicrostonyx gulielmi*, *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis* и *M. arvalis*.

### IV. Перигляциальная лесостепь (восточный вариант)

Чередование полынно-маревых степей с «островами» сосново-березовых лесов, а также с сообществами тундровой растительности. В комплекс млекопитающих входили: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus* sp., *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Vulpes vul-*

**Рис. 6.1.** Экосистемы LGM: Ia — кустарниковая тундра (западный вариант); Ib — кустарниковая тундра (восточный вариант); II — перигляциальная тундро-лесостепь; III — перигляциальная лесостепь (западный вариант); IV — перигляциальная лесостепь (восточный вариант); V — перигляциальная степь; VI — тундро-лесостепь Уральских гор; VII — горная и равнинная лесостепь; VIIIa — горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (иберийский вариант); VIIIb — горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (апеннинский вариант); IXa — ксерофитные леса Средиземноморья; IXb — ксерофитные леса Средиземноморья (балканский вариант); Xa — лесные рефугиумы; Xb — перигляциальные сосновые леса Карпат; 1 — палеонтологические данные отсутствуют; 2 — ледниковые щиты и горные ледники; 3 — береговая линия.

**Fig. 6.1.** LGM ecosystems: Ia — shrub tundra (western variant); Ib — shrub tundra (eastern variant); II — periglacial tundra – forest-steppe; III — periglacial forest steppe (western variant); IV — periglacial forest-steppe (eastern variant); V — periglacial steppe; VI — the Urals mountain tundra-forest-steppe; VII — the mountain and plain periglacial forest-steppe; VIIIa — Mediterranean mountain and plain forest-steppe (Iberian variant); VIIIb — Mediterranean mountain and plain forest-steppe (Apennine variant); IXa — Mediterranean xerophytic forests; IXb — Mediterranean xerophytic forests; Xa — forest refugees; Xb — periglacial pine forests of the Carpathians; 1 — the regions without palaeontological data; 2 — ice-sheets; 3 — coast line.

*pes*, *Panthera spelaea*, *Crocota crocota spelaea*, *Sus scrofa*, *Lepus europaeus*, *Marmota bobac*, *Spermophilus* sp., *Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*.

#### V. Перигляциальная степь

Чередование полынно-маревых степей с небольшими участками тундровых и полупустынных ассоциаций. Комплекс млекопитающих включал: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus* sp., *E. hydruntinus*, *Rangifer tarandus*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus* (в Крыму), *Vulpes vulpes*, *V. corsac* (на юге), *Panthera spelaea*, *Crocota crocota spelaea*, *Marmota bobac*, *Spermophilus* sp., *Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*.

#### VI. Тундро-лесостепь Уральских гор

С *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus* sp., *Rangifer tarandus*, *Capreolus* sp. (на юге Урала), *Alces alces*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *Panthera spelaea*, *Ochotona pusilla*, *Lepus timidus*, *Spermophilus* sp., *Clethrionomys glareolus*, *Cl. rufocanus*, *Cl. rutilus*, *Lemmus sibiricus*, *Dicrostonyx gulielmi*, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus* и *Microtus gregalis*. Палеофлористические данные отсутствуют.

#### VII. Горная и равнинная лесостепь

Сочетание разнотравно-поленных степей с «островами» хвойных лесов (*Cedrus*, *Juniperus*, *Pinus*) и с примесью некоторых широколиственных пород (*Quercus*, *Corylus*, *Cornus*). Комплекс млекопитающих включал: *Mammuthus primigenius*, *Equus* sp., *Equus hydruntinus*, *Rupicapra rupicapra*, *Capra ibex*, *Rangifer tarandus*, *Megaloceros giganteus*, *Capreolus capreolus*, *Bos primigenius*, *Bison priscus*, *Ovibos pallantis*, *Saiga tatarica*, *Sus scrofa*, *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *Felis sylvestris*, *Lynx* sp., *Panthera spelaea*, *Crocota cocuta spelaea*, *Marmota marmota*, *Spermophilus* sp., *Apodemus* sp. и *Microtus gregalis*.

#### VIIIa. Горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (иберийский вариант)

На Пиренейском полуострове выявлено сочетание смешанных хвойно-широколиственных лесов (*Pinus*, *Cedrus*, *Juniperus*, *Erica*, *Quercus*, *Ulmus*, *Corylus*) с разнотравными и злаковыми степями (Poaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, *Helianthemum*, Fabaceae, *Plantago*, *Ephedra*, *Artemisia*, Chenopodiaceae, Campanulaceae, *Centaurea*). Комплекс млекопитающих включал: *Oryctolagus cuniculus*, *Galemys*, *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*, *M. (T.) cabrerae*, *Apodemus* sp., *Rupicapra rupicapra*, *Felis silvestris* и др., в том числе такие эндемичные таксоны, как *Galemys*, *Arvicola sapidus*, *Microtus (Terricola) duodecimcostatus*, *M. (T.) cabrerae*.



### **VIIIb. Горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (апеннинский вариант)**

На севере Апеннинского полуострова были распространены хвойно-широколиственные леса (с *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Corylus*, *Fagus*, *Quercus*, *Tilia*, *Buxus*, *Olea*), чередующиеся с участками злаково-полынных и полынно-маревых степных сообществ.

### **IXa. Ксерофитные леса Средиземноморья**

На юге Апеннинского полуострова и на юго-западе Балканского полуострова произрастали широколиственные леса с участием вечнозеленых элементов – самшита, тиса, нелистопадного дуба (также присутствовали *Acer*, *Cornus*, *Fagus*, *Phillyrea*, *Olea*, *Quercus*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Pinus*, *Taxus*, *Abies*, *Buxus*). Эти леса чередовались с участками злаково-полынных степей (с *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ephedra*, *Thalictrum*, *Sanguisorba*, *Ariaceae*). Комплекс млекопитающих включал: *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Rupicapra rupicapra*, *Sus scrofa* и другие виды.

### **IXb. Леса Средиземноморья (балканский вариант)**

На севере Балканского полуострова были распространены хвойно-широколиственные леса (с *Abies*, *Pinus*, *Alnus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Fraxinus*), чередующиеся с участками злаково-полынных степей (с *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Campanulaceae*, *Thalictrum*, *Rosaceae*).

### **Xa. Лесные рефугиумы**

Березово-сосновые и еловые леса с примесью пихты и ольхи, а также с небольшим участием широколиственных пород (*Quercus*, *Corylus*, *Ulmus*, *Acer*, *Tilia*) были приурочены к крупным долинам рек, возвышенностям и горным системам Восточной Европы.

### **Xb. Перигляциальные сосновые леса Карпат**

Сосновые леса с примесью *Juniperus*, *Betula*, *Salix*, *Picea*, *Рoaceae*, *Сурeaceae*, *Artemisia*.

### **Выводы**

Результаты совместного анализа териологических и флористических данных, относящихся к максимальному похолоданию последнего оледенения (LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.), позволили выявить основные черты экосистем Европы в этот интервал времени. На основании объединенных палеобиологических материалов было установлено, что огромные территории Европы, расположенные между Скандинавским ледниковым щитом и ~45° с.ш. в Восточной Европе и 44° с.ш. в Западной Европе, занимали различные варианты перигляциальных экосистем. Все эти экосистемы сформировались под влиянием покровного оле-

денения. Это влияние уменьшалось с севера на юг. На севере Восточной Европы в LGM существовала кустарниковая тундра, южнее — перигляциальная тундро-лесостепь, перигляциальная лесостепь (восточный вариант) и перигляциальная степь. Две первые (северные) экосистемы были также представлены на севере Западной Европы. Перигляциальная лесостепь (западный вариант) в Западной Европе была распространена в бассейнах Луары и Сены, в среднем течении Рейна, в поясе низких гор (Арденны, Вогезы, Судеты и др.). Экосистемы горных и равнинных перигляциальных лесостепей существовали в Центральном Массиве, в бассейне Гаронны.

Все экосистемы северной и средней частей Европы имели уникальную структуру и не имеют аналогов в настоящее время. Они включали растения и животных различной экологической приуроченности, которые ныне распространены в разных природных зонах. Видовой состав сообществ растений и комплексов млекопитающих этих территорий отражает мозаичную структуру экосистем Европы в LGM. В это время отсутствовала сплошная зона лесной растительности. Отсутствие этой естественной преграды позволило степным млекопитающим распространиться далеко на север и запад Европы. Влияние оледенения позднего валдая (поздней вислы – вайсхелия) было очень значительным, что позволило типичным представителям зоны тундр проникнуть далеко на юг вплоть до 46–48° с.ш. Лесные виды мигрировали к югу и сохранялись в рефугиумах, приуроченных к бассейнам рек, горным системам и возвышенностям и характеризующихся высоким числом локальных биотопов (экологических ниш). Анализ палеобиологических (териологических и флористических) данных, относящихся к LGM, позволил прийти к заключению, что зональность в северной и средней Европе была выражена очень слабо. Влияние же покровного ледника в южных регионах Европы, напротив, было очень незначительным. На Пиренейском, Апеннинском, Балканском полуостровах были распространены различные типы средиземноморских лесов и открытых ксерофитных ландшафтов. Большое количество лесных видов, а также типичные горные млекопитающие были широко распространены в этих регионах. Множество эндемичных таксонов млекопитающих обитало на Пиренейском полуострове.

Значительный палеобиологический материал LGM позволил выявить определенные различия экосистем Западной и Восточной Европы. Восточноевропейские фауны млекопитающих и флоры отражают более аридные условия, чем западноевропейские. Таким образом, влияние атлантического воздушного переноса существовало и в LGM, однако наиболее сильное воздействие на экосистемы Европы оказывал антициклон, располагавшийся над Скандинавским ледниковым щитом.

## Summary

The results of analysis of plant and mammal materials, correlated with the Late Glacial Maximum interval ( $\leq 24 - \geq 17$  kyr BP), permit to reveal the principal features of ecosystems during that time for the territory of Europe. The joint materials indicate that the huge territories of Europe located between the Scandinavian ice sheet and  $\sim 45^\circ$  N in Eastern Europe and up to  $44^\circ$  N in Western Europe were covered by different variants of periglacial ecosystems. All of these ecosystems were under the influence of the Scandinavian ice-sheet. This influence decreased from north to south. Shrub tundra, periglacial tundra-forest-steppe, periglacial forest-steppe (eastern variant) and periglacial steppe existed in Eastern Europe during the LGM. The first two ecosystems were also present in Western Europe, located north of the territory. The western variant of the periglacial forest-steppe in Western Europe was distributed south of the periglacial tundra-forest-steppe and occupied the Loire-river and the Seine-river drainage basins, the Middle Rhine basin and the belt of central European low mountains (the Ardennes, the Vogues, the Sudety and others). The mountain and plain periglacial forest-steppe existed in the Massive Central and in the Garonne basin.

All these north and central European ecosystems have a unique structure and no analogues in modern time. They all include plants and animals of different ecology, which are now distributed in different natural zones. Such plant and mammal compositions reflect the mosaic structure of the European environment during the LGM.

The influence of the Late Valdai (= Late Weichselian) ice sheet was very strong, which permitted typical tundra species to penetrate up to  $46-48^\circ$  N. Forest species migrated to the south and maintained in refuges, related to river basins, mountain and uphill regions with high quantity of local habitats. Analysis of plant and mammal distribution shows that the manifestation of the natural zonality in northern and central Europe was weak during the LGM.

The southern regions of Europe were practically not influenced by the last glacial ice-sheet. Different types of Mediterranean forests and open landscapes with xerophytic herbaceous communities existed on the Iberian, the Apennine and Balkan Peninsulas. The forest-adapted and mountain mammals inhabited these territories. Many endemic animals occurred on the Iberian Peninsula. Differences between West and Eastern European ecosystems were established in this period. Eastern European faunas reflect more arid environments than West European ones.

## 6.2. Экосистемы позднеледниковья (LGT)

(<17,0 – >=12,4 тыс. л. н.)

*T. van Kolfshoten, A.K. Маркова, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

## 6.2. The Late Glacial transitional period ecosystems (LGT)

(<17.0 – >=12.4 kyr BP)

*Thijs van Kolfshoten, Anastasia Markova, Alexandra Simakova  
and Andrei Puzachenko*

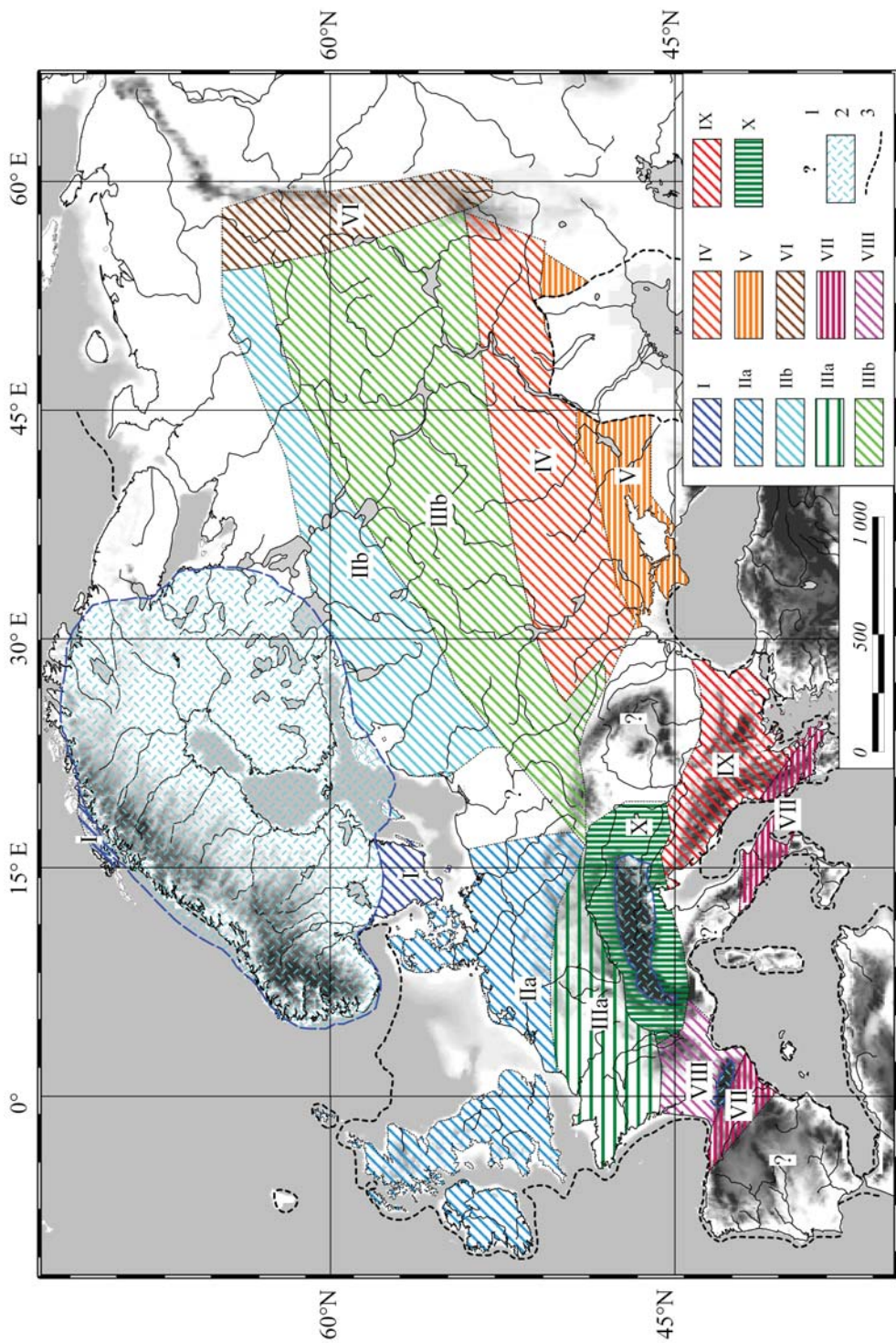
Результаты анализа палеоматериалов (териокомплексов и растительных сообществ), датированных периодом LGT (<17,0 – >=12,4 тыс. л. н.), дают возможность провести реконструкцию основных палеоэкосистем этого времени.

Палинологический материал из 78 разрезов (277 выборок спор и пыльцы) и из 79 местонахождений млекопитающих анализировался совместно. Принципиальных расхождений между реконструкциями растительных сообществ и териокомплексов LGT в большинстве случаев обнаружено не было. Однако мы столкнулись с ситуацией, когда для некоторых регионов Европы имелись либо только палеоботанические, либо лишь палеотериологические данные. Например, для Урала мы располагали материалами только по млекопитающим, а для Южной Европы — в основном палеоботаническими данными. В целом, для северных регионов Восточной Европы и для Южной Европы для полноценной реконструкции ощущался недостаток палеоданных. В большинстве же случаев проведенные реконструкции палеоэкосистем LGT базируются и на палеоботанических, и на палеотериологических материалах. Результаты этих исследований в представлении на рис. 6.2 в виде схематической карты.

**Рис. 6.2.** Экосистемы позднеледниковья: I — тундра и арктические пустыни; II — кустарниковая тундра и тундростепь (а — западная провинция; б — восточная провинция); III — перигляциальная тундро-лесостепь (а — западная провинция; б — восточная провинция); IV — перигляциальная лесостепь; V — перигляциальная степь; VI — уральская перигляциальная горная тундро-лесостепь; VII — средиземноморские ксерофитные леса; VIII — перигляциальные разреженные сосновые леса с лугово-степными сообществами; IX — сочетание редкостойных лесов с полынно-маревыми (*Artemisia* – *Chenopodiaceae*) степями; X — горные хвойные леса с примесью широколиственных пород; 1 — регионы, для которых отсутствуют палеонтологические данные; 2 — ледниковый щит; 3 — береговая линия; ? — отсутствие данных.

**Fig. 6.2.** Late Glacial transitional period ecosystems: I — tundra and arctic desert; II — shrub tundra and tundra steppe (a — western province; b — eastern province); III — periglacial tundra – forest-steppe (a — western province; b — eastern province); IV — periglacial forest-steppe; V — periglacial steppe; VI — the Urals periglacial mountain tundra-forest-steppe; VII — Mediterranean xerophytic forests; VIII — periglacial light pine forest with meadow-steppe communities; IX — combination of open forests with *Artemisia* - *Chenopodiaceae* steppe; X — mountain coniferous forests with admixture of broadleaved trees; 1 — the regions without palaeontological data; 2 — ice-sheets; 3 — coast line; ? — absence of data.





## Экосистемы позднеледникового (LGT)

### I. Тундра и арктические пустыни

Кустарниковые тундры с белым медведем (*Ursus maritimus*) на северо-западном побережье Скандинавского полуострова, с лаской (*Mustela erminea*) на юго-западном побережье Скандинавского полуострова и с мамонтом (*Mammuthus primigenius*) на юге Скандинавии.

### II. Кустарниковая тундра и тундростепь

IIa. Западная провинция реконструируется по материалам Британских островов. В состав типичных растительных сообществ этой провинции входили карликовая березка, ивы, осина, можжевельник (*Betula nana*, *Salix*, *Populus*, *Juniperus*), а также *Hippophaë rhamnoides*, Saxifragaceae, *Rumex*, *Thalictrum*, Rosaceae, *Dryas*, *Heliantherium*, *Armeria*, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Plumbaginaceae, *Plantago*, Labiatae, Apiaceae, Bryales, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Huperzia selago*. Индикаторным млекопитающим для этой провинции являлся мамонт (*Mammuthus primigenius*).

IIb. Восточная провинция: на севере Европы были реконструированы кустарниковые тундры и тундростепи. Здесь были распространены биоценозы кустарниковой тундры с участием ольховника, ольхи, карликовой березки, ели (*Alnaster*, *Alnus*, *Betula nana*, *Picea*), а также Ericales, *Artemisia*, Chenopodiaceae, *Ephedra*, *Selaginella*, *Sphagnum*. Териокомплекс включал: мамонта (*Mammuthus primigenius*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), сайгу (*Saiga tatarica*), лошадь (*Equus* sp.), песца (*Alopex lagopus*), суслика (*Spermophilus* sp.), леммингов (*Dicrostonyx*, *Lemmus*), степную пищуху (*Ochotona*). Выхухоль (*Desmana*) обнаружена на юге полуострова Ютландия; уникальное местонахождение остатков сайги *Saiga*, датированное 14,8 тыс. л. н., было открыто на о. Фин (Fyn) (55° с.ш.; 105° в.д.). Несомненно, на полуострове Ютландия сохранялся рефугиум перигляциальных тундростепей.

### III. Перигляциальная тундро-лесостепь

IIIa. Западная провинция. Здесь были распространены разреженные сосново-березовые леса, ассоциации кустарниковой тундры и тундростепи с *Salix*, *Juniperus*, *Thalictrum*, *Rumex*, *Helianthemum*, *Ephedra*, Poaceae, Apiaceae, *Botrychium* и изредка с дубом (*Quercus*). Комплекс млекопитающих включал виды разных экологических группировок: мамонта (*Mammuthus primigenius*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), лося (*Alces alces*), северного и благородного оленей (*Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*), сайгу (*Saiga tatarica*), песца (*Alopex lagopus*), копытного лемминга (*Dicrostonyx*), рыжую полевку (*Clethrionomys glareolus*), темную полевку (*Microtus agrestis*) и др.

IIIb. Восточная провинция. Растительные сообщества были представлены разреженными сосново-березовыми, сосново-еловыми лесами с участками тун-

дровых и травянисто-степных ассоциаций с ольхой (*Alnus*), карликовой березкой (*Betula nana*), елью (*Picea*), полынями (*Artemisia*), маревыми (Chenopodiaceae), злаками (Poaceae), эфедрой (*Ephedra*), а также *Selaginella*, *Botrichium*. Изредка присутствует липа (*Tilia*). Богатый териокомплекс включал виды разной экологии (субарктические, степные, лесные): мамонта (*Mammuthus primigenius*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), первобытного бизона (*Bison priscus*), лося (*Alces alces*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (редкие находки), лошадь (*Equus* sp.), овцебыка (*Ovibos pallantis*), росомаху (*Gulo gulo*), песца (*Alopex lagopus*), волка (*Canis lupus*), бурого медведя (*Ursus arctos*), лисицу-корсака (*Vulpes corsac*), лису (*Vulpes vulpes*), зайца-беляка (*Lepus timidus*), сурка (*Marmota bobac*), леммингов (*Dicrostonyx*, *Lemmus sibiricus*), пеструшек (*Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*), рыжую и узкочерепную полевков (*Clethrionomys glareolus*, *Microtus gregalis*) и др.

#### IV. Перигляциальная лесостепь

Комбинация сообществ полынно-маревых степей, редкостойных сосново-березовых лесов и тундростепной растительности с ольхой (*Alnus*), елью (*Picea*), бобовыми (Fabaceae), сложноцветными (Asteraceae, Cichoriaceae), Dipsacaceae, *Selaginella*, изредка с *Sphagnum*, Polyodiaceae, дубом (*Quercus*) и вязом (*Ulmus*), обнаруженных в разрезах, расположенных в долинах крупных рек. Богатый комплекс млекопитающих включал: мамонта (*Mammuthus primigenius*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), первобытного бизона (*Bison priscus*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), лошадь (*Equus* sp.), сайгу (*Saiga tatarica*), пещерного льва (*Panthera spelaea*), бурого медведя (*Ursus arctos*), лисицу-корсака (*Vulpes corsac*), лисицу (*Vulpes vulpes*), песца (*Alopex lagopus*), степную пищуху (*Ochotona pusilla*), сусликов (*Spermophilus*), слепыша (*Spalax microphthalmus*), леммингов (*Dicrostonyx*, *Lemmus*), лося (*Alces*), росомаху (*Gulo gulo*), рыжую полевку (*Clethrionomys glareolus*), пеструшек (*Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*), полевков (*Microtus arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*).

#### V. Перигляциальная степь

Перигляциальная полынно-маревая (*Artemisia*–Chenopodiaceae) степь с участками тундровых ассоциаций с Asteraceae, Cichoriaceae, *Convolvulus*, Labiatae, *Ephedra*, *Sphagnum* (единично), Polyodiaceae, *Tilia* (единично). Индикаторные виды млекопитающих включали: северного оленя (*Rangifer*), лошадь (*Equus* sp.), первобытного быка (*Bos primigenius*), сусликов (*Spermophilus*) и ряд других видов.

#### VI. Уральская горная перигляциальная тундро-лесостепь

Палеоботанические данные для данного региона пока отсутствуют. Териокомплекс включает около 60 видов млекопитающих, относящихся к различным экологическим группам. Обнаруженные виды адаптированы к тундровым, степным и лесным биотопам: *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Hyena*

*spelaea, Panthera spelaea, Ursus spelaeus, Ursus arctos, Vulpes vulpes, Vulpes corsac, Mustela sibirica, Mustela putorius, Gulo gulo, Bison priscus, Equus sp., Saiga tatarica, Alces alces, Rangifer tarandus, Cervus elaphus, Ovibos pallantis, Ochotona pusilla, Spermophilus, Sciurus, Marmota bobac, Cricetus cricetus, Allocricetus evermanni, Cricetulus migratorius, Apodemus, Allactaga major, Dicrostonyx gulielmi, Lemmus sibiricus, Clethrionomys glareolus, C. rufocanus, C. rutilus, Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, Microtus gregalis, M. arvalis, M. agrestis, M. oeconomus* и др. Териокомплекс отражает многообразие локальных условий Уральских гор, с многочисленными экологическими нишами, позволяющими обитать в этом регионе видам разной экологической приуроченности.

## **VII. Средиземноморские ксерофитные леса**

Ксерофитные сосново-дубовые леса в сочетании с травянистыми и полыньными степями были распространены на севере Пиренейского полуострова. Широколиственные леса с участками травянистых степей были реконструированы на Апеннинском полуострове. Сосново-елово-широколиственные леса, чередующиеся с участками злаково-полынных (Poaceae-*Artemisia*) и полынно-маревых (*Artemisia*-Chenopodiaceae) степей были восстановлены по палеобиологическим данным южной части Балканского полуострова.

Растительные сообщества экосистем данного типа включали: *Ilex, Pistacia, Taxus, Saxifragaceae, Populus, Tilia, Ulmus, Quercus, Carpinus, Cedrus, Corylus, Fagus, Pinus, Acer, Fraxinus, Abies, Saxifragaceae, Apiaceae, Fabaceae, Poaceae, Asteraceae, Cichoriaceae*. Млекопитающие были представлены в основном лесными и горными видами: *Bos primigenius, Cervus elaphus, Capreolus capreolus, Capra ibex, Rupicapra rupicapra, Sus scrofa*.

## **VIII. Перигляциальные редкостойные сосновые леса с участками разнотравных степей**

Чередование участков сосново-березовых горных лесов с разнотравными степями было реконструировано для предгорьев Пиренеев и Центрального Массива. Сообщества включали: *Corylus, Cedrus, Juniperus, Ulmus, Armeria, Artemisia, Ephedra, Caryophyllaceae, Saxifragaceae, Apiaceae, Convolvulus, Rosaceae, RUTEX, Thalictrum*. Териологические данные пока отсутствуют.

## **IX. Ксерофитные травянистые сообщества с участками разреженных хвойно-широколиственных лесов**

Чередование биоценозов травянистых и полынно-маревых степей (*Artemisia*-Chenopodiaceae) с ассоциациями хвойно-широколиственных лесов (с *Asteraceae, Cichoriaceae, Poaceae, Ephedra, Polygonaceae, Carpinus, Castanea*, изредка *Quercus, Ulmus* на Балканском полуострове). Данные о млекопитающих отсутствуют.



## Х. Горные хвойные леса с участием широколиственных пород

Сосново-пихтово-ясеневые леса были распространены в предгорьях Альп. В состав растительных сообществ входили: *Pinus*, *Abies*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Artemisia*, *Caryophyllaceae*, *Hippophaë rhamnoides*, *Thalictrum*, *Lamiaceae*, *Botrychium* и др. Млекопитающие были представлены главным образом лесными видами: *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Lutra lutra*, *Martes foina*, *Meles meles*, *Mustela putorius*, *Ursus spelaeus*, *Ursus arctos* и др.

## Выводы

Проведенная комплексная реконструкция экосистем LGT на основе палеоботанических и палеотериологических данных позволяет получить представление об основных структурных компонентах европейской биоты в период 17–12,4 тыс. л. н.

Состав растительных сообществ и комплексы млекопитающих отражают холодные и относительно сухие климатические условия в северной и центральной Европе. Значительные территории Европы были заняты различными вариантами перигляциальных экосистем, в которых присутствовали виды разной экологии. Эти виды в настоящее время и в предшествующее межледниковье были распространены в разных природных зонах (тундра, лес, степи). Характерной чертой реконструированных экосистем являлось обилие крупных травоядных млекопитающих, вымерших в конце плейстоцена – начале голоцена.

Проникновение степных видов растений и млекопитающих далеко на север (относительно границ их современных ареалов) указывает на отсутствие сплошной лесной зоны. Степные виды в это время также проникали далеко на запад Европы, что позволяет реконструировать там широкое распространение перигляциальных открытых ландшафтов.

Древесная растительность и лесные виды млекопитающих относительно редко встречались в северной и центральной частях Европы. Распространение древесной растительности на севере Европы имело «островной» характер. Видо-доминанты включали сосну, березу и ель. Лесные виды также сохранялись в рефугиумах, связанных с горными территориями, возвышенностями и долинами крупных рек, с многообразием местообитаний.

Виды млекопитающих, характерные для широколиственных лесов, были обнаружены в основном в горных массивах на юге Европы: Апеннины, предгорья Альп, возможно Балканы, Пиренеи и Карпаты, где данные пока отсутствуют.

Несомненным свидетельством суровых климатических условий LGT является широкое распространение в северной и центральной Европе тундровых видов млекопитающих и растений. Основываясь на комплексе палеобиологических данных, можно утверждать, что экосистемы LGT имели несомненное сходство с экосистемами LGM.

К югу от 48–46° с.ш. влияние покровного оледенения проявлялось слабее и не оказало заметного влияния на состав фауны млекопитающих и их видовое разнообразие.

Палеобиологические материалы LGT, так же как и материалы предыдущего интервала, показывают, что виды растений и млекопитающих реагировали на условия оледенения индивидуально. Некоторые из них существенно расширили свои ареалы, другие столь же существенно их сократили. При этом масштаб изменений был различным. Эти разнонаправленные реакции привели к формированию в Европе (начавшемуся еще в начале оледенения) своеобразных экосистем, не имеющих аналогов в современности.

Таким образом, реконструированные экосистемы LGT существенно отличаются от современных. Структура всех экосистем, распространенных на севере и в центральной части Европы, отражает сильное влияние оледенения. Это влияние четко прослеживается до 48–46° с.ш. В южных областях Европы влияние ледникового щита и «перестройка» экосистем были выражены слабее. В Средиземноморье (на Пиренейском, Апеннинском, Балканском полуостровах, в предгорьях Альп) продолжали произрастать различные типы лесов, чередующиеся с участками степной растительности. Горы Средиземноморья, а также некоторые расположенные севернее горные системы и возвышенности (прежде всего, Урал) представляли собой рефугиумы для многих теплолюбивых и лесных видов млекопитающих.

## Summary

Reconstructions of LGT ecosystems based on plant and mammal data permit to reveal the principal structure of European biota during  $<17 - \geq 12,4$  kyr BP. The characteristics of plant communities and mammal assemblages indicate cold and rather arid climatic conditions along north and central Europe. Huge territories of Europe were covered with different types of periglacial ecosystems. In addition, the presence of high amounts of large herbivores, extinct at the end of the Pleistocene – beginning of the Holocene, was also very typical for these ecosystems.

The penetration of steppe plants and mammals far to the north indicates the absence of a continuous forest zone in that time, the same as it was in LGM. Forest plants and mammals were rather rare during the LGT in north and central Europe. If they were present, they were represented mainly by pine, birch and spruce.

Forest mammals and plants survived in refugia in the mountain and uphill regions, mostly in the south European mountains, and also in the Urals. They also survived in river valleys, where some forested and bushed areas were still present. Tundra and steppe plants and animals were extensively distributed during this time, as well as during the LGM.

### 6.3. Экосистемы межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (ВАИС) (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.)

*T. van Kolfschoten, A.K. Маркова, A.H. Симакова, А.Ю. Пузаченко*

### 6.3. The ecosystems during the Bølling–Allerød interstadial complex (ВАИС) (<12.4 – >=10.9 kyr BP)

*Thijs van Kolfschoten, Anastasia Markova, Alexandra Simakova and Andrei Puzachenko*

Палеоботанические материалы, отнесенные по геохронологическим данным к межстадиальному комплексу бёллинг–аллерёд (ВАИС), включают 186 разрезов (896 образцов). Палеотериологические материалы, датируемые интервалом <12,4 – >=10,9 тыс. л. н., представлены только 53 местонахождениями млекопитающих (с 76 таксонами). Совместный анализ всех палеобиологических материалов позволил провести реконструкции основных типов экосистем ВАИС (рис. 6.3).

## Экосистемы ВАИС

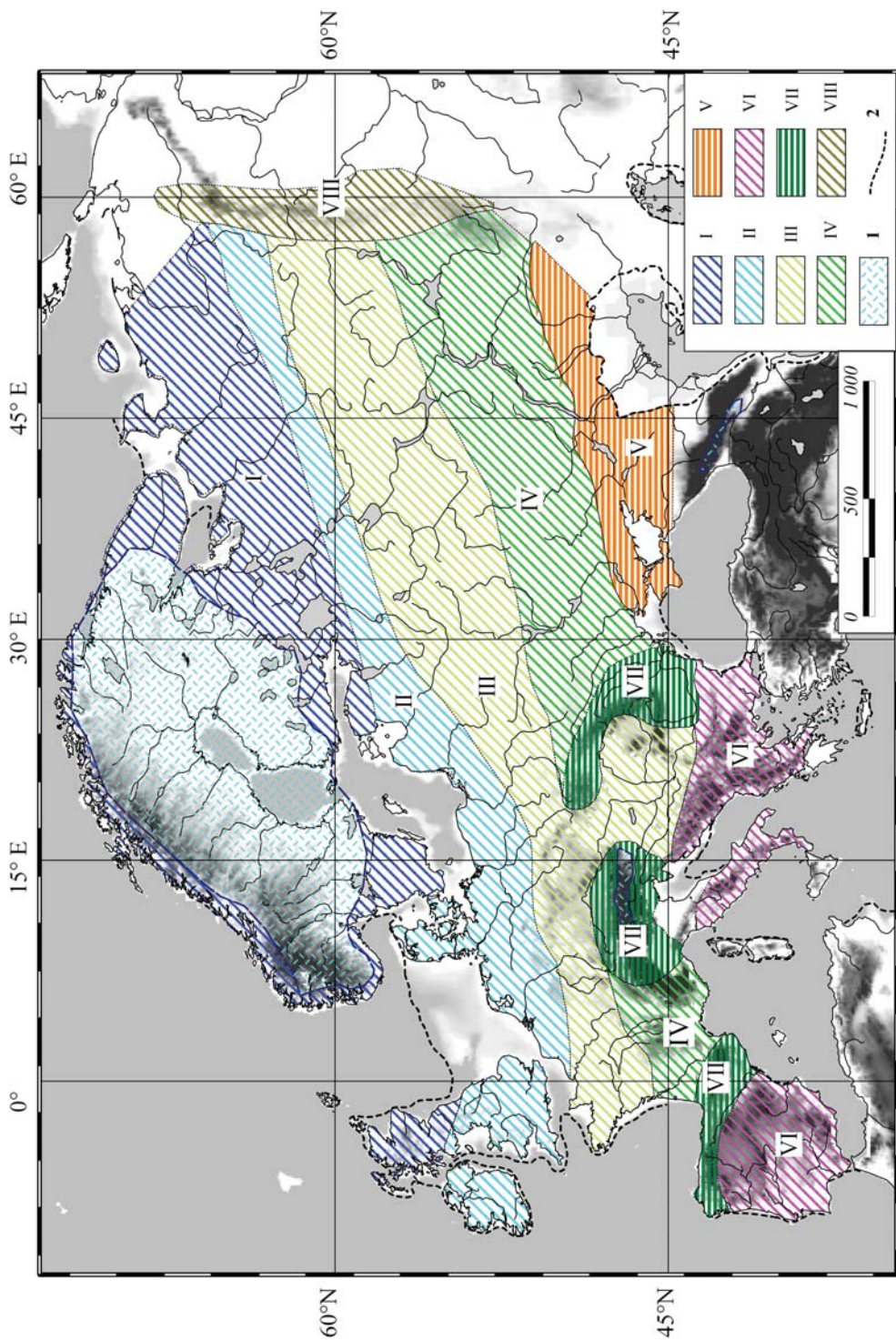
### I. Перигляциальная кустарниковая тундра

Растительные сообщества южной части Скандинавского полуострова с карликовой березкой (*Betula nana*), ивой (*Salix*), а также Ericales, *Hippophaë rhamnoides*, *Juniperus*, *Rubus*, *Helianthemum*, *Armeria*, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Lycopodium*. Типичный вид млекопитающих — северный олень (*Rangifer tarandus*). На юго-западном побережье были обнаружены остатки тюленя (*Phoca*).

### II. Перигляциальная лесо-тундростепь

Растительные сообщества, в состав которых входили сосна (*Pinus*), береза (*Betula*), карликовая березка (*Betula nana*), осина (*Populus*), ивы (*Salix*) и виды *Sanguisorba*, *Vassinium*, *Rumex*, *Rubus*, *Ephedra*, *Armeria*, Saxifragaceae, Rosaceae, Onagraceae, *Lycopodium*, *Huperzia selago* и *Selaginella*.

Комплекс млекопитающих имел вариации: 1) на Британских островах обитали — первобытный бык (*Bos primigenius*), сайга (*Saiga tatarica*), благородный олень (*Cervus elaphus*), песец (*Alopex lagopus*), бурый медведь (*Ursus arctos*), лисица (*Vulpes vulpes*), степная пищуха (*Ochotona pusilla*), заяц-беляк (*Lepus timidus*), бобр (*Castor fiber*), водяная полевка (*Arvicola terrestris*), копытный и сибирский лемминги (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus lemmus*), серые полевки (*Microtus agrestis* и *M. oeconomus*); 2) в континентальной Западной Европе и в Восточной Европе были распространены — первобытный бык (*Bos primigenius*), северный олень (*Rangifer tarandus*), гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), лошадь (*Equus* sp.), *Ochotona pusilla*, суслики (*Spermophilus* sp.), *Dicrostonyx*





*torquatus*, *Lemmus* sp., рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*). Мамонт и шерстистый носорог не были обнаружены в составе экосистем данного типа.

### III. Разреженные сосново-березовые леса с участками степных и тундровых сообществ

Растительный покров Русской равнины был представлен разреженными сосново-березово-еловыми лесами (*Pinus*, *Betula*, *Picea*) с примесью карликовой березки (*Betula nana*) и изредка таких широколиственных пород, как *Ulmus*, *Tilia*, *Quercus*, *Corulus*.

Индикаторными видами териокомплекса были мамонт (*Mammuthus primigenius*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), первобытный бык (*Bos primigenius*), северный олень (*Rangifer tarandus*), благородный олень (*Cervus elaphus*), лось (*Alces alces*), лошадь (*Equus* sp.), степная пищуха (*Ochotona pusilla*), суслики (*Spermophilus* sp.), лемминги (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus* sp.), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), полевка-экономка (*M. oeconomus*), бурозубка (*Sorex araneus*), крот (*Talpa europaea*).

На востоке Европы в этот комплекс также входили пеструшки (*Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*); на западе Европы — серна (*Rupicapra rupicapra*), горный козел (*Capra ibex*), лесные мыши (*Apodemus* sp.).

### IV. Перигляциальная лесостепь

Комбинация участков разнотравных степных ассоциаций с тундровыми сообществами (с *Artemisia*, *Centaurea*, *Armeria*, Cichoriaceae, Poaceae, *Sphagnum*, *Selaginella*, *Huperzia selago*) и сосново-березовыми островными лесами с участием лиственницы, дуба, липы (*Pinus*, *Betula*, *Larix*, *Quercus*, *Tilia*). Комплекс млекопитающих включал мамонта (*Mammuthus primigenius*), первобытного быка (*Bos primigenius*), первобытного бизона (*Bison priscus*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), благородного оленя (*Cervus elaphus*), лося (*Alces alces*), лошадь (*Equus*

**Рис. 6.3.** Экосистемы БАИС: I — перигляциальная кустарниковая тундра; II — перигляциальная лесо-тундростепь; III — разреженные сосново-березовые леса с участками степных и тундровых сообществ; IV — перигляциальная лесостепь; V — перигляциальная степь; VI — средиземноморские хвойно-широколиственные леса и жестколистные кустарники, чередующиеся с участками ксерофитных травянистых сообществ; VII — горные хвойно-широколиственные леса; VIII — горная тундро-лесостепь Урала; 1 — ледниковый щит; 2 — береговая линия.

**Fig. 6.3.** BAIC ecosystems: I — periglacial shrub tundra; II — periglacial forest – tundra-steppe; III — light pine-birch forests with patches of steppe and tundra communities; IV — periglacial forest-steppe; V — periglacial steppe; VI — Mediterranean coniferous-broadleaved forests and hard-leaved shrubs with patches of xerophytic herbaceous communities; VII — mountain coniferous-broadleaved forests; VIII — the Urals mountain tundra-forest-steppe; 1 — ice-sheet; 2 — coast line.

sp.), пятнистую гиену (*Crocota crocuta spelaea*), песца (*Alopex lagopus*), узкочерпную полевку (*Microtus gregalis*) и др. На востоке Европы в пределах данного типа экосистем были распространены степные и желтые пеструшки (*Eolagurus luteus* и *Lagurus lagurus*).

#### V. Перигляциальная степь

Основу растительного покрова этой экосистемы образовывали виды Chenopodiaceae, Boraginaceae, Asteraceae, Cichoriaceae, Poaceae, Papaveraceae, *Scabiosa*. На востоке по долинам рек были распространены виды рода *Salix*, *Betula*, *Pinus*, *Alnus*, *Hippophaë rhamnoides*.

Млекопитающие были представлены первобытным бизоном (*Bison priscus*), северным оленем (*Rangifer tarandus*), лошастью (*Equus* sp.), сусликами (*Spermophilus*), пеструшками (*Eolagurus luteus* и *Lagurus lagurus*) и др. Эти типично степные виды млекопитающих и растений свидетельствуют о широком распространении открытых степных ландшафтов. Присутствие в составе фауны северного оленя и первобытного бизона указывает на своеобразии экосистемы и позволяет отнести ее к перигляциальным степям.

#### VI. Средиземноморские хвойно-широколиственные леса и жестколистные кустарники в сочетании с ксерофитными травянистыми сообществами

В Средиземноморье были распространены леса с участием *Pinus*, *Abies*, *Taxus*, *Fagus*, *Quercus*, *Quercus ilex* (каменный дуб), *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*, *Ostrya*, *Olea*, *Pistacia*, *Ilex*, *Myrica*, *Ilex*, *Tilia*. В травяном покрове доминировали виды *Artemisia*, Chenopodiaceae, Poaceae, *Ephedra*, Cichoriaceae, *Helianthemum* и Papaveraceae.

Комплекс млекопитающих Пиренейского полуострова включал полевок *Terricola duodecimcostatus*, *Microtus cabreræ*, *Microtus agrestis* и *Arvicola sapidus*, соню (*Eliomys quercinus*), лесную мышь (*Apodemus sylvaticus*), кролика (*Oryctolagus cuniculus*), серну (*Rupicapra rupicapra*), косулю (*Capreolus capreolus*), благородного оленя (*Cervus elaphus*), европейского ежа (*Erinaceus europæus*), пиренейскую выхухоль (*Galemys pyrenaicus*) и белозубок (*Crocidura suaveolens*, *C. russula*); на Апеннинском полуострове обитали *Bos primigenius*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, горный козел (*Capra ibex*), серна (*Rupicapra rupicapra*), кабан (*Sus scrofa*). На Балканском полуострове индикаторные виды были представлены большим тушканчиком (*Allactaga major*), хомяком Ньютона (*Mesocricetus newtoni*), степной пеструшкой (*Lagurus lagurus*) и рядом других.

#### VII. Горные хвойно-широколиственные леса

Для этой экосистемы были характерны смешанные леса из сосны, лиственницы, ели, пихты, березы, бука, дуба, вяза, липы (*Pinus*, *Larix*, *Picea*, *Abies*, *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*) с подлеском из лещины, а также с участием можжевельников (*Corylus*, *Juniperus*). Травянистый покров образовывали виды *Artemisia*, Poaceae, *Centaurea*, Rosaceae, Ranunculaceae, *Armeria*, *Selaginella* и др.

Ядро комплекса млекопитающих включало первобытного быка (*Bos primigenius*), косулю (*Capreolus capreolus*), благородного оленя (*Cervus elaphus*), рысь (*Felix lynx*), волка (*Canis lupus*), бурого медведя (*Ursus arctos*), лисицу (*Vulpes vulpes*), куницу (*Martes* sp.), бобра (*Castor fiber*), крота (*Talpa europaea*) и ряд других видов, связанных с лесными биоценозами.

### VIII. Горная тундро-лесостепь Урала

Палеоботанические данные для этого региона пока отсутствуют.

Основу комплекса млекопитающих составляли мамонт (*Mammuthus primigenius*), шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), северный олень (*Rangifer tarandus*), гигантский олень (*Megaloceros giganteus*), сайга (*Saiga tatarica*), лошадь (*Equus* sp.), пещерный лев (*Panthera spelaea*), песец (*Alopex lagopus*), бурый медведь (*Ursus arctos*), лисица (*Vulpes vulpes*), суслики (*Spermophilus*), лесные мыши (*Apodemus* sp.), копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*), различные виды рода лесных полевок (*Clethrionomys*), пеструшки (*Eolagurus luteus* и *Lagurus lagurus*), а также комплекс видов серых полевок рода *Microtus* и др. Богатый состав териофауны, включающий виды разной экологии, отражал многообразие экологических ниш гор Урала. Несомненно, этот регион продолжал играть роль рефугиума для многих видов млекопитающих, в том числе лесных видов.

### Выводы

Экосистемы межстадиального комплекса ВАIC отражают определенное потепление в сравнении с предшествующим интервалом времени — позднеледниковьем (LGT). На широте, где в позднеледниковье располагалась лесотундра, в ВАIC были распространены сосново-березовые леса. Лесостепные экосистемы занимали в это время более обширные территории.

С другой стороны, в это время по-прежнему были широко распространены и субарктические холодолюбивые виды. Однако южные границы их ареалов проходили севернее, чем в более ранние интервалы последнего оледенения (LGM и LGT). Например, остатки леммингов (*Dicrostonyx* и *Lemmus*) в местонахождениях бёллинга–аллерёда на территории Восточной Европы не обнаружены южнее 50° с.ш., в то время как в LGM эти виды проникали до 48° с.ш. Плотность популяций таких крупных травоядных, как мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень и др., существенно снизилась. В то же время ареал северного оленя оставался очень широким.

Таким образом, географическое положение и структура основных типов экосистем межстадиального комплекса бёллинг–аллерёд отражает определенное потепление климата, которое не было очень выраженным и носило межстадиальный характер.

Влияние Скандинавского покровного ледника проявлялось до 50–48° с.ш. В южных регионах Европы, в Средиземноморье, это влияние фактически отсут-

ствовало. Здесь были широко представлены смешанные, хвойные и широколиственные леса с соответствующим комплексом млекопитающих. Эти территории представляли непрерывные во времени рефугиумы лесных экосистем в течение всей второй половины последнего оледенения — раннего голоцена. Видовой состав млекопитающих и растений Южной Европы свидетельствует об относительной стабильности экосистем этого региона в течение всей второй половины последнего оледенения (и, скорее всего, в течение всего оледенения).

## Summary

The Bølling–Allerød Interstadial complex ecosystems reflect a noticeably warmer period compared with the previous Late Glacial transitional ones. On the latitudes where the forest-tundra was distributed during the LGT, open pine-birch forests appeared in the BAIC interval. Forest-steppe ecosystems occupied vaster and more southern territories during the BAIC.

Arctic cold-adapted mammals and plants were also extensively distributed in this time, however their density became lower. I.e. there are no *Dicrostonyx* and *Lemmus* remains known south of 50°N in Eastern Europe during BAIC, although these species did penetrate southwards up to 48°N during the LGM. The density of large herbivorous, such as mammoth, woolly rhinoceros and giant deer became lower. Reindeer, on the other hand, was still widely distributed during the Bølling–Allerød Interstadial Complex.

In conclusion it can be said that the ecosystems of this interval reflect some warming, but not significantly enough to undo its interstadial character. The influence of the Scandinavian ice-sheet was very important in this time, especially up to 50–48° N. In south of Europe (on the Iberian, Apennine and Balkan Peninsulas) this influence was practically absent.



## 6.4. Экосистемы раннего голоцена (пребореал–бореал) (PB–BO) (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.)

*П.А. Косинцев, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко, Т. ван Кольфсхотен*

## 6.4. The Early Holocene (Preboreal–Boreal) ecosystems (PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP)

*Pavel Kosintsev, Alexandra Simakova, Andrei Puzachenko and Thijs van Kolfschoten*

Количество местонахождений териофауны раннего голоцена Европы (142 местонахождения), датированных по  $^{14}\text{C}$ , значительно ниже, чем разрезов, имеющих палинологические материалы (423 разреза, 2010 образцов). Следовательно, степень точности пространственных реконструкций по териологическим и палинологическим данным различна. Нужно отметить, однако, что обеспеченность палеобиологическими данными этого интервала времени наиболее высокая среди проанализированных нами более ранних интервалов. К сожалению, отсутствуют раннеголоценовые данные по млекопитающим Скандинавского полуострова, Центральной Европы, западной Франции и южных областей Русской равнины. Географическое распределение разрезов по территории Европы, имеющих палинологические характеристики, достаточно равномерно. Совместный анализ фаунистических и палинологических данных позволяет провести реконструкции раннеголоценовых экосистем Европы. Расположение выделенных экосистем показано на рис. 6.4.

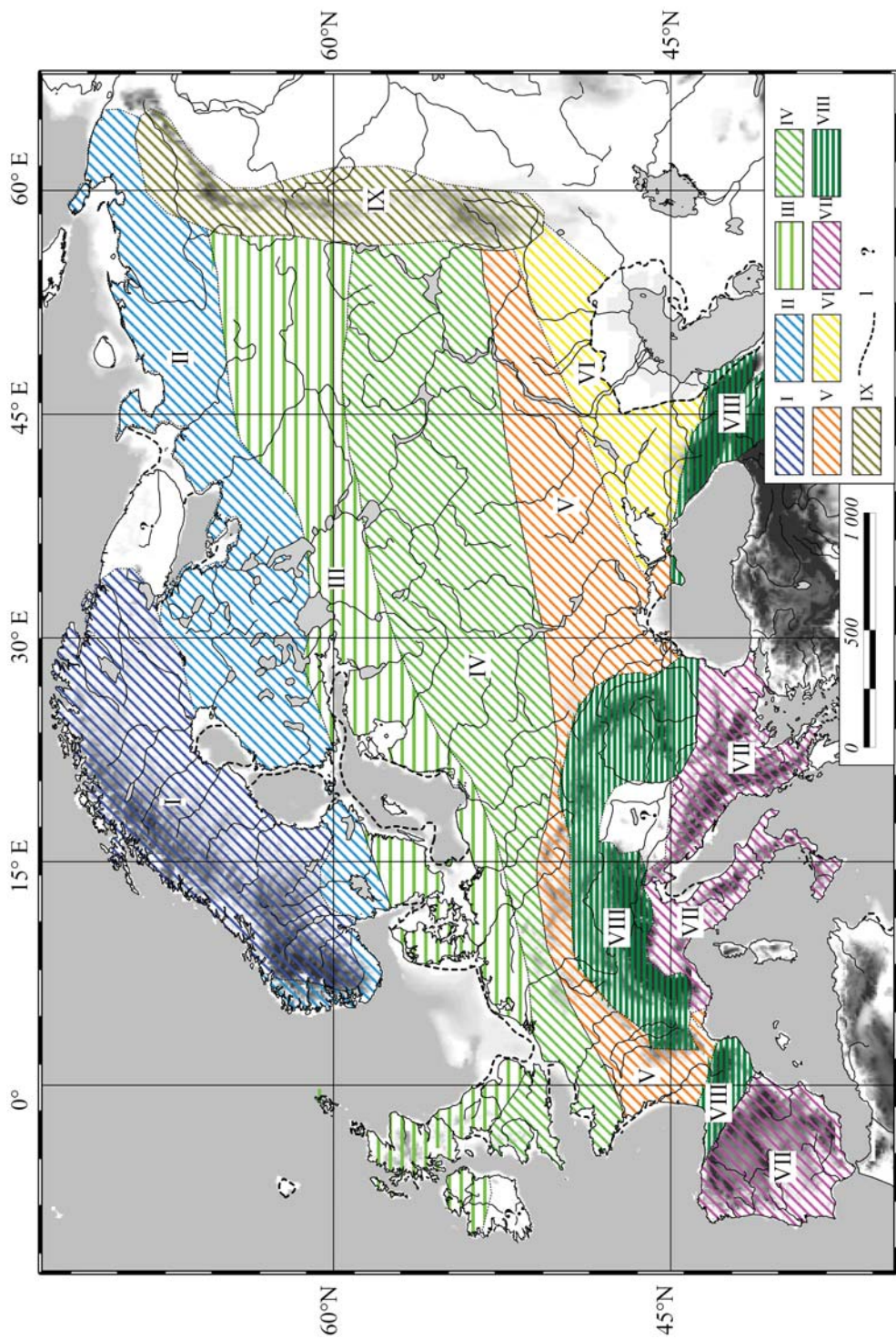
### Экосистемы раннего голоцена (PB–BO)

#### I. Кустарниковая тундра

На территории Скандинавского полуострова были широко представлены сообщества кустарниковых тундр в сочетании с небольшими участками сосновых и березовых разреженных лесов. В состав палеофитоценозов входили: *Alnus*, *Betula*, *Pinus*, *Salix*, Ericales, Cyperaceae, Rosaceae, Chenopodiaceae, *Selaginella*, Polytrichaceae, *Lycopodium*, *Equisetum*, Bryales. Данные по млекопитающим для этой территории отсутствуют.

#### II. Лесотундра

На юге Скандинавского полуострова были распространены лесотундровые сообщества, представляющие собой чередование сосново-березовых лесов (с участием *Populus*, *Juniperus*, *Hippophaë rhamnoides*) с растительными ассоциациями тундр. На севере Восточной Европы были распространены сосново-березовые леса (иногда с участием ели) в сочетании с тундростепными сообществами. Данные по млекопитающим для этой территории отсутствуют.



### III. Разреженные сосново-березовые леса с участками растительных сообществ тундр

Разреженные сосново-березовые леса с участием *Populus*, *Juniperus*, *Hippophaë rhamnoides* в сочетании с тундровыми сообществами занимали северные территории Западной и Центральной Европы. В состав палеофитоценозов Восточной Европы (между 61 и 67° с.ш.) входили представители темнохвойных (*Picea*) и широколиственных пород (*Acer*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Corylus*, *Ulmus*) наряду с небольшими участками тундростепных растительных ассоциаций (с *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Ericales*, *Rumex*, *Thalictrum*).

Сообщества млекопитающих удается разделить на четыре экологические группы. К первой группе относятся представители открытых ландшафтов, населяющие эти территории с плейстоцена: *Microtus gregalis*, *Alopex lagopus*, *Equus* (*Equus*) sp. и *Rangifer tarandus*. Во вторую группу входят виды, характерные для полуоткрытых и лесных ландшафтов: *Lepus timidus*, *Sciurus vulgaris*, *Clethrionomys glareolus*, *Martes martes*, *Ursus arctos* и *Alces alces*. Третья группа состоит из широко распространенных аazonальных видов: *Castor fiber*, *Arvicola terrestris*, *Canis lupus* и *Vulpes vulpes*. Четвертая группа представлена одним видом — *Mammothus primigenius*, последняя популяция которого в пребореале была приурочена к восточным областям данной экосистемы. Териокомплексы восточной и западной областей экосистемы сосново-березовых разреженных лесов различались по своему составу. На западе Европы встречались: *Talpa europaea*, *Meles meles*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Bos primigenius*, а на востоке Русской равнины в состав фауны входили: *Microtus gregalis*, *Alopex lagopus* и *Rangifer tarandus*. Большинство видов млекопитающих, типичных для этой экосистемы, связано со светлохвойными листопадными лесами и полуоткрытыми ландшафтами.

**Рис. 6.4.** Экосистемы раннего голоцена: I — кустарниковая тундра с участками лесотундры; II — лесотундра; III — разреженные сосново-березовые леса с участками тундр; IV — сосново-березовые и сосново-еловые леса с участием широколиственных пород в сочетании с лесостепными сообществами; V — лесостепь; VI — степь; VII — средиземноморские ксерофитные хвойно-широколиственные леса в сочетании с травянистыми сообществами; VIII — горные хвойно-широколиственные леса; IX — горные леса с участками тундростепных сообществ Урала; 1 — береговая линия; ? — отсутствие данных.

**Fig. 6.4.** Early Holocene ecosystems: I — shrub tundra with patches of forest-tundra; II — forest-tundra; III — light pine-birch forests with patches of tundra communities; IV — pine-birch and pine-spruce forests with broadleaf plants and patches of forest-steppe communities; V — forest-steppe; VI — steppe; VII — Mediterranean xerophytic coniferous-broadleaved forests with patches of herbaceous communities; VIII — mountain coniferous-broadleaved forests; IX — the Urals mountain forests with patches of tundra-steppe communities; ? — absence of data; 1 — coast line.

#### IV. Сосново-березовые и сосново-еловые леса с участием широколиственных пород в сочетании с лесостепными сообществами

Эта экосистема расположена приблизительно между 50 и 55° с.ш. в Западной Европе и 50 и 62° с.ш. в Восточной Европе. Она является переходной между перигляциальными лесными сообществами позднеледникового и межледниковых лесными биомами голоцена. Это были ландшафты, представлявшие собой сочетание сосново-березовых и еловых лесов с участием широколиственных пород (*Corylus*, *Tilia*, *Ulmus* и в небольших количествах *Quercus* и *Fraxinus*) с участками лесостепных и тундростепных сообществ (с *Populus*, *Alnus*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*, *Roaceae*, *Ericales*). Комплекс млекопитающих состоял из трех групп жизненных форм. К первой группе относятся виды, унаследованные от позднего плейстоцена и характерные для открытых ландшафтов: *Ochotona pusilla*, *Microtus gregalis*, *Alopex lagopus*, *Equus (Equus) sp.* и *Rangifer tarandus*. Вторая группа включает представителей лесных и лесостепных биомов: *Talpa europaea*, *Lepus timidus*, *Sciurus vulgaris*, *Sicista betulina*, *S. subtilis*, *Mus musculus*, *Apodemus agrarius*, *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *Clethrionomys glareolus*, *Cricetus cricetus*, *Martes martes*, *M. zibellina*, *Ursus arctos*, *Meles meles*, *Lynx lynx*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Alces alces*, *Bos primigenius* и *Bison bonasus*. В эту группу входят также виды, характерные для смешанных и широколиственных лесов: *Muscardinus avellanarius*, *Eliomys quercinus*, *Glis glis*. Наконец, к третьей группе были отнесены аazonальные виды, такие, как *Castor fiber*, *Arvicola terrestris*, *Canis lupus* и *Vulpes vulpes*.

#### V. Лесостепь

Лесостепная экосистема занимала большую часть территории Западной и Центральной Европы, за исключением горных областей. В нее входили представители как лесных, так и степных палеофитоценозов: *Corylus*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Carpinus*, *Artemisia*, *Ephedra*, *Chenopodiaceae*, *Roaceae* и др. Сообщества млекопитающих включали в себя виды, объединенные в две группы: характерные для лесостепных ландшафтов — *Lepus europaeus*, *Apodemus agrarius*, *A. flavicollis*, *A. sylvaticus*, *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *Cricetus cricetus*, *Meles meles*, *Equus (Equus) sp.*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Bos primigenius*, *Bison bonasus*, и широко распространенные виды — такие, как *Castor fiber*, *Arvicola terrestris*, *Canis lupus* и *Vulpes vulpes*. К восточным районам лесостепной зоны также приурочены находки остатков *Microtus gregalis*. Вероятно, в раннем голоцене скорость преобразования растительного покрова в результате начавшейся экспансии лесной флоры была выше, чем таковая в фауне млекопитающих. Кроме того, на этой территории существовали мозаичные растительные сообщества, связанные с высоким разнообразием ландшафтов гор. Мы склоняемся к первой причине разной степени дифференциации растительности и териокомплекса, заключающейся в различных скоростях изменений растительного покрова и териофауны в раннем голоцене Европы.



## VI. Степь

В южных областях Русской равнины были широко распространены фитоценозы злаково-полынных и полынно-маревых степей. Данные по млекопитающим, распространенным на этой территории в раннем голоцене, практически отсутствуют. Однако несомненно, что в териокомплексе южных областей Восточной Европы доминировали виды открытых ландшафтов. Состав териофауны, за исключением вымерших видов, был близок к составу териофауны позднеледниковья.

## VII. Средиземноморские ксерофитные хвойно-широколиственные леса в сочетании с травянистыми сообществами

В южных областях Европы (Пиренейский, Апеннинский и Балканский полуострова) доминировали сосново-широколиственные леса с участием *Abies*, *Alnus*, *Acer*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Fagus*, *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*, *Carpinus*, чередующиеся со злаково-разнотравными степями (с *Poaceae*, *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Ephedra*, *Asteraceae*, *Plantago*). Териокомплекс этой зоны включал: *Oryctolagus cuniculus*, *Marmota marmota*, *Sus scrofa*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Bos primigenius*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, а также различные виды мышей и сонь. Эти сообщества могут рассматриваться как реликтовые. В Средиземноморье ареалы, а также видовой состав фауны и флоры претерпевали незначительные изменения в позднем плейстоцене и голоцене. Одно из основных изменений в составе биомов раннего голоцена, в сравнении с предыдущими, заключалось в увеличении разнообразия древесной растительности и расширении площади, занимаемой лесными сообществами.

## VIII. Горные хвойно-широколиственные леса

В горных системах Центральной и Южной Европы произрастали хвойно-широколиственные леса. По полученным материалам удастся выделить Альпийско-Карпатскую горную область (с *Abies*, *Pinus*, *Picea*, *Carpinus*, *Corylus*, *Quercus*, *Fagus*); Пиренеи (с *Pinus*, *Quercus*, *Corylus*); Крымские горы (с *Pinus*, *Ulmus*, *Corylus*, *Quercus* и *Tilia*). Сообщества млекопитающих этих горных областей характеризуются высоким разнообразием как в плейстоцене, так и в голоцене, что связано с высокой мозаичностью горных биотопов. В этом комплексе млекопитающих можно выделить три группы видов разной экологии. Первая группа включает горные виды: *Marmota paleocaucasica*, *Mesocricetus brandti*, *M. raddei*, *Prometheomys schaposchnikovi*, *Microtus daghestanicus*, *M. majori*, *Chionomys nivalis*, *Cuon alpinus*, *Rupicapra rupicapra*, *Ovis* ssp. и *Capra* ssp. Для второй группы характерны виды, тяготеющие к древесно-кустарниковым ценозам: *Lepus europaeus*, *Martes martes*, *M. foina*, *Meles meles*, *Ursus arctos*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus* и *Bison bonasus*. К третьей группе отнесены аazonальные виды: *Arvicola terrestris*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*. Состав териофауны Кавказа отличался от других фаунистических сообществ горных областей

присутствием группы реликтовых плейстоценовых видов: *Marmota paleocaucasica*, *Mesocricetus raddei (planicola)*, *Cuon alpinus*, *Ursus deningeri* (Барышников, Чистяков, 1985; Барышников и др., 1986).

### IX. Горные леса с участками тундростепных сообществ Урала

Для территории Уральских гор палинологические материалы, относящиеся к пребореалу–бореалу, единичны (Хотинский, 1977). Особенностью фауны млекопитающих в РВ–ВО на Урале являлось сохранение на этой территории некоторых представителей мамонтового комплекса, позднее вымерших: *Lepus tanaiticus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Megaloceros giganteus*. В сообщества млекопитающих Урала входили виды различных экологических групп, адаптированных к ландшафтным условиям тундр, степей и лесов. Группа гипоарктических видов открытых ландшафтов включала: *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus*, *Microtus gregalis*, *Alopex lagopus* и *Rangifer tarandus*. К группе, характерной для степных ландшафтов, были отнесены: *Ochotona pusilla*, *Marmota bobak*, *Spermophilus major*, *Cricetulus migratorius*, *Lagurus lagurus* и *Eolagurus luteus*. Лесная и лесостепная группа млекопитающих включала: *Sciurus vulgaris*, *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys rufocanus*, *C. rutilus*, *C. glareolus*, *Microtus oeconomus*, *M. agrestis*, *Martes zibellina*, *M. martes*, *Meles meles*, *Ursus arctos*, *Cervus elaphus* и *Alces alces*. В состав аazonальной группы входили: *Castor fiber*, *Arvicola terrestris*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Mustela nivalis* и *M. erminea*.

Хотя для территории Уральских гор пока не были проведены реконструкции палеофитоценозов, анализ палеотериологических данных (Смирнов, 1993, 1995, 1996; Косинцев, 2003; Фадеева, 2003; Смирнов, Кузьмина, 2005; Тетерина, 2005) показывает, что в предгорных и низкогорных областях Урала существовали участки со степной растительностью, а межгорные котловины и долины рек были покрыты лесами. Состав и структура фаунистических сообществ Урала доказывают существование биотопов различной экологической приуроченности.

### Заключение

Сопряженный анализ раннеголоценовых фаунистических и палеоботанических материалов Европы позволил провести реконструкции экосистем этого времени. Удалось построить карту экосистем для РВ–ВО. Следует отметить хорошее соответствие выделенных палеотериокомплексов и соответствующих им палеофитоценозов.

В раннем голоцене тундровые биоценозы заметно сократили свои ареалы за счет расширения лесных сообществ. Лишь на территории Скандинавского полуострова и на самом севере Европы доминировали тундровые и лесотундровые ассоциации растений и млекопитающих.

Южнее этого пояса к концу бореального времени сформировался дифференцированный лесной пояс: на севере преобладали биоценозы сосново-березовых

лесов, а в средних широтах — биоценозы сосново-широколиственных лесов. Лесной комплекс включал также перигляциальные реликтовые элементы последнего оледенения и носил переходный характер между перигляциальными лесными и лесостепными биомами позднеледникового и лесными межледниковыми комплексами атлантического периода голоцена.

Лесостепные ландшафты разных типов были широко распространены на юге Западной и Центральной Европы, а также в Средиземноморье.

На юго-востоке Русской равнины доминировали биоценозы злаково-полынных и полынно-маревых степей.

Таким образом, в раннем голоцене на территории Европы сформировались основные природные биокомплексы, положение которых носило зональный характер. Видовой состав млекопитающих и высших растений мало изменился при переходе от плейстоцена к голоцену. Основное направление природного процесса в пребореале – бореале заключалось в увеличении в составе природных комплексов доли лесных видов млекопитающих и растений. Вероятно, к середине – концу бореального периода на большей части Европы завершается формирование основных природных комплексов голоцена.

## Summary

Combined analysis of mammal assemblages and palaeophytocoenoses of Europe in Preboreal–Boreal time allows some general reconstructions of natural complexes to be established. The natural complex of North and East European boreal forest complexes is nearly formed but still includes some relict elements from the Late Pleistocene periglacial complex. The ecosystem of the middle latitude is transitional between the Late Pleistocene periglacial complex and Holocene forest complexes. It was during this period that the ecosystems reached their modern zonal pattern on the European continent. Towards the end of the Boreal period, most of the ecological Holocene complexes were formed.





# Глава 7. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе от плейстоцена к голоцену (<25 – >=8 тыс. л. н.)

*Александр Верпоорте*

## Chapter 7. The geographic range of modern humans: dynamics of the northern range limit at the Pleistocene-Holocene boundary (<25 – >=8 kyr BP)

*Alexander Verpoorte*

### Введение Introduction

Переход от плейстоцена к голоцену охарактеризовался значительными трансформациями экосистем Евразии. Изменения климата вызвали кардинальные изменения растительности, комплексов млекопитающих и вымирание многочисленных видов (гл. 4–6). В превосходной работе, посвященной Северной Америке, Р. Гатри (Guthrie, 1990) разбил революционные изменения фаун конца плейстоцена на основные рубрики:

- 1) смещения ареалов млекопитающих;
- 2) реорганизация комплексов млекопитающих, в данном случае их раздробленность;
- 3) эволюционные взрывы;
- 4) вымирания.

Наиболее значительные изменения ареалов среди всех видов млекопитающих произошли с ареалом человека. Человек современного типа распространился в раннем голоцене почти по всему земному шару. Каким образом произошло это расширение ареала? Как это расширение связано с климатическими изменениями, произошедшими в конце плейстоцена – начале голоцена? Каково влияние расширения ареала человека на резкую трансформацию фаунистических комплексов в конце плейстоцена? Эта глава посвящена рассмотрению основных изменений географического ареала человека современного типа в период 25–8 тыс. л. н. Этот период включает два основных климатических «события»:

- 1) максимальное похолодание последнего оледенения с максимальным распространением покровного оледенения в Европе (LGM);
- 2) повышение температур и увеличение осадков по направлению к голоцену, прерванному холодным этапом позднего дриаса.

Эти «события» оказали главное влияние на популяцию человека, однако их влияние на изменения ареала человека проявились неодинаково в разных реги-

онах Европы. Цель данной работы — описание динамики северной границы ареала человека под влиянием этих климатических «событий», однако я также хотел бы рассказать читателю, как человек современного типа существовал в прошлом благодаря охоте и собиранию.

## **Охотники-собиратели: основные характеристики и главные тенденции**

### **Hunter-gatherers: general characteristics and main trends**

Анализ нескольких сохранившихся в настоящее время сообществ охотников-собирателей дает представление об их образе жизни в позднем плейстоцене и раннем голоцене на территории Европы. Мы можем представить их значительную зависимость от охотничьих ресурсов, стратегию частых перемещений стоянок с целью более полного использования ресурсов окружающей среды. При этом плотность населения оставалась низкой. Археология в основном подтверждает эти предположения, но обеспечивает значительно более детальную картину различных вариаций и изменений этих тенденций. Я попытаюсь изложить положение дел с европейскими археологическими данными (к северу от Альп), относящимися к интервалу 25–8 тыс. л. н. Если говорить об археологических терминах, рассматриваемый интервал времени охватывает переход от среднего верхнего палеолита к раннему мезолиту. Что же происходило в это время?

В это время (25–8 тыс. л. н.) сохранился лишь один вид человека *Homo*, а именно: *Homo sapiens sapiens*, анатомически современный человек. Последние неандертальцы вымерли несколько тысячелетий до этого в южной Испании и, возможно, в Хорватии. Судя по имеющимся данным, анатомия человека в этот интервал времени практически не менялась, хотя Р. Холлидей (Holliday, 1997) отмечает некоторые различия в форме и размерах тела, телосложения у ранних людей современного типа и более поздних *Homo sapiens sapiens* (позднего палеолита и мезолита). Р. Холлидей интерпретирует эти изменения как адаптации человека современного типа, произошедшего в Африке, к более холодным условиям позднего плейстоцена на территории Европы.

Эти люди современного типа использовали обычный культурный набор, включая и использование огня, одежды и укрытий. Умение применять огонь, обретенное еще по меньшей мере 250 тыс. л. н., обеспечивало защиту от холода и хищников, возможность приготовления пищи и являлось фокусом социальной жизни групп людей. Кострища различных типов были выявлены в стоянках этого периода, и они часто являются центрами концентрации находок. Форма одежды зачастую может быть выявлена по положению орнаментов, сохранившихся в погребениях. Одежда защищала человека от холода, а также обозначала его статус. Первые несомненные свидетельства об использовании одежды происходят из поселений среднего верхнего палеолита, расположенных в Италии, Чехии и России. Прекрасные иглы, часто встречаемые в стоянках среднего верхне-

го палеолита, вероятно, использовались в изготовлении одежды. Укрытия, такие, как навесы, жилища, а также схожие с юртами структуры, обеспечивали защиту от ветра и холода и являлись домами, куда возвращались охотники с добычей, которая затем делилась среди группы. Археологические свидетельства о строительстве жилищ очень редки, но есть данные, что первые жилища возникли около 30–25 тыс. л.н. В дополнение к этим особенностям, характерным для рассматриваемого периода, отмечаются некоторые тенденции в образе жизни, стратегии передвижений и технологиях.

Главные изменения в образе жизни при переходе от плейстоцена к голоцену заключались в переходе от специализированной охоты на крупных животных к использованию более широкого спектра ресурсов, включая растительную, а также морскую и пресноводную пищу. Охотники позднего палеолита специализировались на добыче северного оленя, в мезолите их заменили одинокие охотники, рыбаки и собиратели орехов. Переход от плейстоцена к голоцену характеризовался «революцией», выразившейся в использовании более широкого набора пищевых ресурсов. Новейшие исследования образа жизни человека позднего палеолита позволили выявить определенные нюансы в этой картине. Особенности специализации охот сильно меняются от стоянки к стоянке и от периода к периоду. Люди начинают более широко использовать небольших промысловых животных, чем это предполагалось ранее (Stiner *et al.*, 2000).

Изучение стабильных изотопов костей человека указывает на особенности диеты человека в последнее десятилетие его жизни. Эти исследования дают дополнительные сведения об особенностях питания человека, однако они вызвали серьезную полемику. М. Ричардс и др. (Richards *et al.*, 2001) указывают на постоянное присутствие пресноводной рыбы в пище охотников из Костенок (Русская равнина), обитавших 25 тыс. л. н. Эти исследователи предполагают, что использование более широкого набора пищевых ресурсов в позднем палеолите зависело от размера популяции человека. Другие исследователи (Aldhouse-Green, Pettitt, 1998) по данным уровня стабильных изотопов установили употребление морской пищи (от 15 до 20%) в диете человека из стоянки Павлиланд (Уэльс), обитавшего здесь 26 тыс. л. н. Сходные уровни изотопов были выявлены по материалам из скелета человека из стоянки Кеп-Бланк во Франции, датируемой 12 тыс. л. н. (Hayden *et al.*, 1987). Исследования остатков позднепалеолитического человека из стоянок Великобритании дают представление о значительных вариациях в питании: если одна группа людей была сильно зависима от морских ресурсов, то другая — исключительно от наличия крупных травоядных (Richards *et al.*, 2000). Эти данные указывают, как и предполагалось, на высокую зависимость человека от питания разнообразными животными, как наземными, так и водными. По материалам позднего палеолита практически не установлено присутствие в питании человека растительных остатков. Более точно выявлено их употребление человеком раннего голоцена, т.к. остатки растений смогли со-

храниться во влажных осадках низменностей. Однако данные изучения стабильных изотопов по материалам из Англии и Дании не показывают заметного увеличения количества растений в питании человека. Полученная картина указывает скорее не на последовательное изменение образа жизни человека во времени, а на разнообразие образа жизни в меняющихся условиях среды.

Одним из аспектов образа жизни человека была его мобильность. Позднепалеолитические охотники-собиратели *grosso modo* базировались на стоянках, занимаемых в течение длительного времени и находящихся в таком месте, чтобы охотникам было удобно добывать мигрирующих животных, использовать скопленные пищевые ресурсы. Небольшие группы могли добывать пищевые ресурсы на значительных расстояниях от центрального лагеря. По направлению от позднего палеолита к мезолиту логистическая стратегия («собирателей») переходит в стратегию быстрых перемещений лагерей-стоянок к более локализованным участкам с пищевыми ресурсами («запасателей») («foragers»). Эти градации в стратегиях передвижений выявляются по археологическим материалам. Типичными для «собирателей» являлись долговременные структуры поселений с долго эксплуатируемыми кострищами и ямами, известные в среднем верхнем палеолите Центральной и Восточной Европы. Упомянув о стратегии «запасателей», можно говорить о раннемезолитических находках небольших россыпей каменных орудий, фрагментов костей и кострищ.

Тенденции в стратегии передвижений сопровождалась трендом изменений размера территории, используемой группой охотников-собирателей. Размеры основной территории и размеры годового ареала увеличивались соответственно широте. На близких широтах годовой ареал уменьшался от позднего палеолита к мезолиту, что было определено изменениями условий окружающей среды. Перенос материала для изготовления орудий и стилистика «провинций» обеспечивали поддержку этого тренда. Имеются также другие, более прямые признаки, указывающие на передвижения людей. Стрессовые нагрузки на опорно-двигательный аппарат, в том числе на нижние конечности суньгирского человека (Россия), говорят о длительных перемещениях людей со значительным грузом (Mednikova, Trinkaus, 2001). Находки лыж в раннеголоценовой стоянке Виз (северная Россия) свидетельствуют о технологических усовершенствованиях для преодоления низкой скорости передвижения снежными зимами. Характеристиками ранней фазы позднего палеолита являлось широкое использование органических материалов (кости, рога, бивней, дерева) для орудий разного назначения. Использование сложных орудий с каменными вкладками становится очень важным моментом. Переход от среднего верхнего палеолита к раннему мезолиту отмечен рядом технологических усовершенствований в этих разнообразных орудиях. Первое свидетельство об использовании копьёметалок относится к ~22 тыс. л. н. по материалам стоянки Солютре во Франции. Первые гарпуны появились около 18 тыс. л. н., также во Франции. Применение лука и



стрел дискутируется, но первые прямые доказательства появления стрел датируются 11 тыс. л. н. по материалам аренсбургских (Ahrensburgian) слоев стоянки Стеллмоор (Stellmoor) в северной Германии. Специализированные рыболовные снасти появляются в начале раннего голоцена. Материалы из раннеголоценовых стоянок, таких, как стоянка Стар-Карр (Star Carr) в Англии, Фриесак (Friesack) в Германии и Виз в северной части России, дают представление об интенсивном использовании дерева для изготовления разнообразных орудий: от вкладышей и палок-копалок до сеток и корзин для лыж. Эти технологические усовершенствования влияли на разнообразие затрат на добывание пищи: сохраняли время, увеличивали успешность охот, передвижения и т.п.

Особое событие — это domestикация собаки. Наиболее раннее появление собаки фиксируется по материалам стоянки Елисеевичи (15 тыс. л. н.) на Русской равнине и в Бонне-Оберкасселе (Bonn-Oberkassel) (11 тыс. л. н.) в Германии (Sablin, Khlopachev, 2002). Домашняя собака могла помогать в выслеживании, преследовании и собирании добычи. Другие домашние животные появились на европейской сцене в более позднее время голоцена и поэтому для данной работы не представляют большого интереса.

Хотя плотность популяций в это время должна была быть низкой, установление точных размеров и плотности популяций на основании археологических данных достаточно проблематично. Размеры стоянки, количество стоянок, радиоуглеродные даты и свидетельства об истощении ресурсов должны быть использованы при определении размеров популяции, хотя их связь с размерами популяций не имеет прямой зависимости. Многие другие факторы также могут влиять на эту величину. Реконструкции динамики популяций разной плотности указывают на потенциальную важность тенденций в плотности популяции. Ж. Боон (Boone, 2002) указал на амплитуду изменений размеров и крушения популяций в зависимости от изменения их плотности. Уровни плотности популяций зависят от продуктивности окружающей среды, в частности от доступности добычи дичи. Следовательно, изменения в продуктивности окружающей среды при переходе от плейстоцена к голоцену должны были бы оказывать влияние на популяцию человека, на изменения региональных структур поселений.

Этот краткий обзор палеолита между 25 и 8 тыс. л. н. подводит нас к изложению основной части главы. Сдвиги ареала рассматриваются здесь как эволюционные и экологические реакции человека современного типа на изменения окружающей среды, зависящие от упомянутых категорий и стратегий.

## **Археологические подходы к вопросу о географическом ареале человека Archaeological approaches to the human geographic range**

В предисловии к бестселлеру «Идущие во времени: предыстория глобальной колонизации» (*Timewalkers: the prehistory of global colonization*) Клив Гамбл пишет, что ответ на вопрос, почему люди имеют почти глобальное распростра-

нение, а с появлением международной космической станции — даже внеземное распространение, заключается в следующем: «Тот факт, что люди были распространены почти везде, не вызывает изумления, даже когда их присутствие обнаруживается на удаленных островах, посреди негостеприимной пустыни или в неприступных горах. Хотя открытия великих путешественников, начиная с Колумба, постепенно доказали, что доисторическая колонизация имела почти глобальное распространение, этот факт редко считался заслуживающим внимания новой науки о человеческой предыстории, которая появилась в середине 19-го века, когда мировые империи достигли зрелости» (Gamble, 1993, с. 9).

Археологические подходы к вопросу, почему люди распространены почти всюду, сфокусированы на проблеме первой колонизации: первое передвижение из Африки, первое расселение в северные широты, первые современные люди в Европе, первое проникновение человека в Америку и Австралию и т.д. Главный акцент делается на хронологии, дискутируются время исхода из центров и скорости колонизации. Заметны достижения в датирующей технике, в частности использование метода AMS при датировании костей. В настоящее время получено значительное количество датировок, особенно для богатых частей мира, в том числе для Европы. Повышение хронологического контроля позволяет сравнивать археологические материалы с точными реконструкциями окружающей среды, такими, как пылевые данные из разрезов и материалы по ледовому керну. Используются также другие источники информации. Например, как происходила колонизация? В последних исследованиях внимание уделяется *процессу* расселения и его археологическому отражению. Изучение ре-колонизации северо-западной Европы после последнего оледенения предполагает двухступенчатый процесс (Housley *et al.*, 1997). Фаза изначальной, так называемой пионерной колонизации, заключающейся в сезонной эксплуатации региона. Изучение сезонной эксплуатации позднее дает путь для выявления системы поселений, используемых в течение года. Другие, часто используемые подразделения заключаются где-то между моделями «волн продвижений» (wave-of-advance-models), когда расселение на новые территории происходит постепенно, и «направленными моделями» (directional models), когда люди перемещались на дальние расстояния в поисках подходящих местообитаний для поселений и в поисках новых популяций. Повышенное внимание к первым колонизациям, кажется, позволяет предположить, что результат колонизации заключается в постоянном присутствии, но так ли это? Во-первых, модель «приливов и отливов» (ebb-and-flow-model) более реалистична. Во-вторых, выявление постоянного присутствия человека зависит от географического и временного масштаба исследования. Долговременные поселения, относящиеся к одному тысячелетию, возможно, будут казаться не постоянными в масштабе десяти тысячелетий или же нескольких столетий. Поселение может считаться долговременным при гриде 200x200 км<sup>2</sup> и представляться временным при гриде 50x50 км<sup>2</sup>.

Фактически, колонизации могут рассматриваться как отдельный случай более общих явлений смещений границ ареалов в динамической биогеографии. Вопросы, затрагивающие хронологию, процессы и продолжительность колонизации, касаются в основном трех аспектов изменений границ ареалов: их структуры в пространстве; их динамики во времени и факторов, контролирующих их структуру и динамику, в том числе связь между биологическими (включая культурные) свойствами вида и пространственно-временными вариациями окружающей среды. Главная цель этой главы заключается в описании изменений границ ареалов в пространстве и во времени и в выявлении этих особенностей в региональных частях ареала. Как упоминалось выше, я рассматриваю смещения лишь северных границ ареала человека.

## Материалы и методы

### Data and methods

Область исследования охватывает Европу, к северу от ее основных горных массивов (Альпы, Пиренеи, Кавказ) и основных внутренних морских акваторий (Средиземное и Черное моря). Территория исследования разделялась на четыре региона: Западная Европа, Центральная Европа, Восточная Европа и Урал.

Были рассмотрены два типа данных:

- 1) археологические местонахождения, то есть места находок артефактов;
- 2) останки людей, часто — захоронения в пределах археологических местонахождений.

По сравнению с палеонтологическими данными, представленными в других главах этой книги (см. гл. 4–6), исследования людей современного типа имеют ряд преимуществ:

- 1) археологические данные представлены главным образом артефактами, и эти артефакты встречаются гораздо чаще, чем скелеты людей и животных;
- 2) среди артефактов — изделия из камня сохраняются под разнообразными отложениями осадочных пород гораздо лучше, чем органические материалы;
- 3) археологические данные содержат информацию о поведенческих чертах человека, выявляющихся лишь косвенно при исследовании палеонтологических данных.

Поэтому прямое сопоставление археологических и палеонтологических данных невозможно, так как они характеризуются различной тафономией.

Методология, примененная для определения границ ареалов распространения человека, включала следующие этапы:

- 1) создание базы данных об археологических местонахождениях с приведением их датировок;
- 2) археологические данные были сопоставлены с временными интервалами, принятыми в данной работе, но с некоторыми изменениями, обусловленными спецификой материала (интервал, не имеющий аналога для палеонтологиче-

ческих данных, — 29–24 тыс. л. н.; LGT разделен на два подраздела — 17–14 и 14–12,4 тыс. л. н.; объединены данные для интервалов BAIC и YD);

3) в GIS для каждого временного интервала были созданы карты местонахождений, относящихся к каждому временному промежутку;

4) на основе этих карт проводилась реконструкция северной границы ареалов распространения человека;

5) путем сравнения результатов реконструкций воссоздавалась траектория широтных смещений ареала для каждой географической части Европы.

Источниками исходных данных служили специальная литература, в частности национальные обзоры и сводки, периодические научные издания, материалы симпозиумов и иные доступные данные. Объем использованных здесь данных ограничивался двумя критериями: 1) сосредоточение внимания на реконструкции северных границ ареала распространения человека, а не на всеобъемлющей, репрезентативной для Европы модели, и 2) предпочтение местонахождениям, имеющим радиоуглеродные датировки. Распределение данных по временным интервалам основывалось на этих датировках в комплексе с дополнительной археологической, биостратиграфической и геологической информацией (табл. 7.1).

Оценка возраста сталкивается с некоторыми сложностями, требующими специального рассмотрения. При наличии многих оценок возраста его можно принять по единственной дате, однако это не всегда оправданно. Рассмотрим, например, результаты датировок археологических материалов из раскопок в Па-

**Таблица 7.1.** Распределение археологических данных по временным интервалам

**Table 7.1.** Overview of data per time-window

Индекс	Временной интервал, тыс. л. н.	Периодизация палеонтологического материала	Число местонахождений, N	%	Достоверность принадлежности к временному интервалу, %			N/1000 C <sup>14</sup> , лет
					низкая	средняя	высокая	
1	29-24		80	14,4	21,3	32,5	46,2	16
2	24-17	LGM	118	21,3	5,1	37,3	57,6	16,9
3а и 3б	17-14; 14-12,4	LGT	99	17,9	12,1	47,5	40,4	21,5
4 и 5	12,4-10,2	BAIC + YD	114	20,6	33,3	42,1	24,6	51,8
6	10,2-8,0	PB-BO	143	25,8	35,0	35,7	29,3	65
	Всего		554	100				

Примечания:

Низкая достоверность: ограниченное количество информации и/или несоответствие другим признакам возраста.

Средняя достоверность: в основном типохронологические показатели.

Высокая достоверность: надежный радиоуглеродный анализ, подтвержденный типохронологическими и/или стратиграфическими данными.

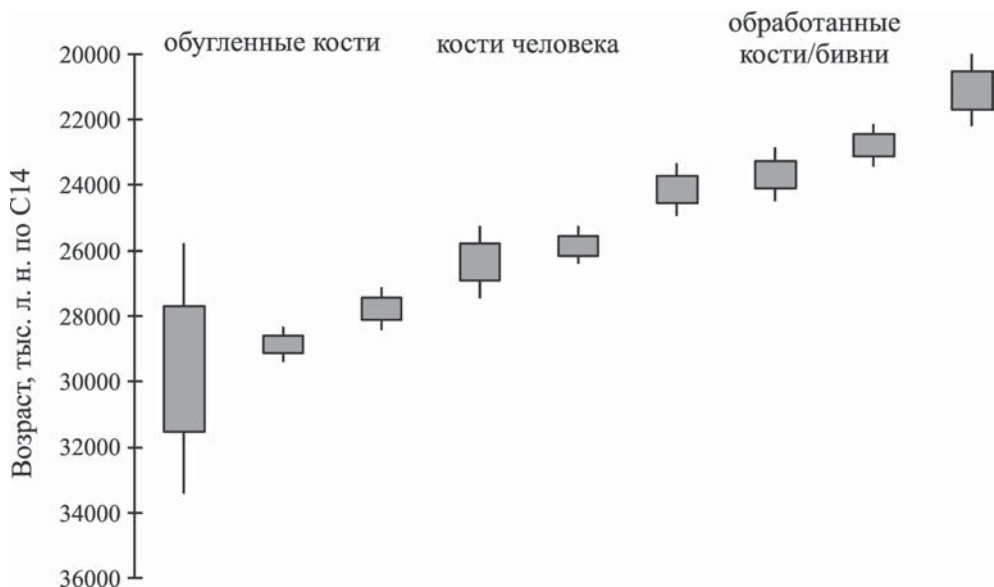


виланде, Уэльс (Aldhouse-Green, Pettitt, 1998). По радиоуглеродному анализу возраст был оценен в диапазоне от 29 до 21 тыс. л. н. (рис. 7.1).

Наиболее ранний слой датируется временным интервалом 29–24 тыс. л. н., а самый молодой — 24–17 тыс. л. н. Однако более пристальное рассмотрение показывает, что возраст определялся по разнокачественному материалу. Наиболее ранние датировки получены для обожженных костей, а наиболее поздние — для инструментов из кости и мамонтовых бивней. Промежуточные датировки получены по человеческим костям из погребения, по которому это местонахождение стало известным. Поскольку более поздние даты могли явиться результатом загрязнения, я поместил эти артефакты в более ранний временной интервал, полученный по анализу костей человека.

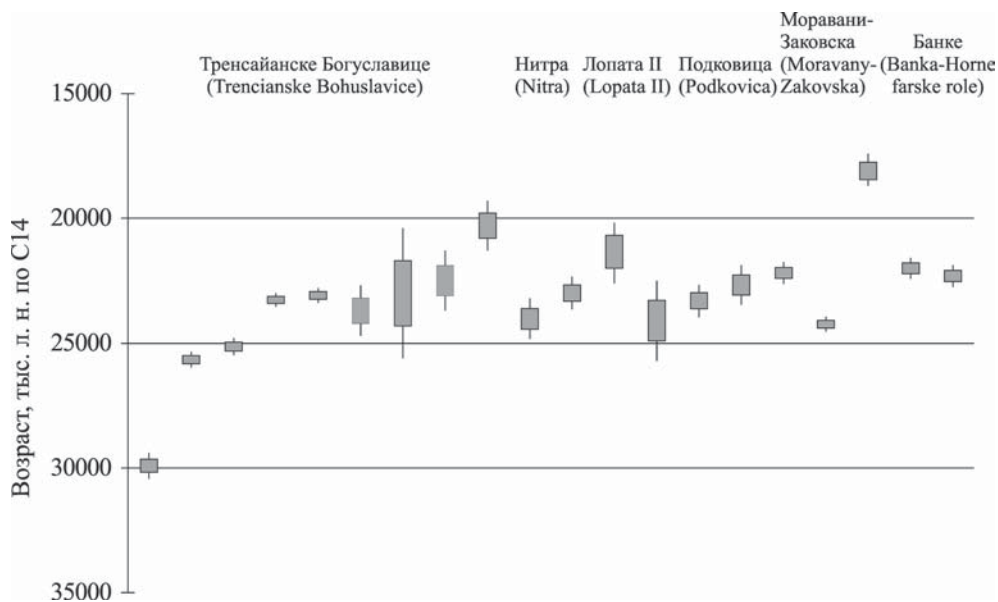
Другой пример — для местонахождения Моравани-Заковска (Словакия) были получены 3 достоверные радиоуглеродные даты: 18,1 и 24,23 тыс. л. н. по древесному углю и 22,34 тыс. л. н. по костям (рис. 7.2).

Две даты по углю определены двумя различными лабораториями. Приняв одну или другую дату, мы помещаем это местонахождение в разные временные периоды. По датировке, полученной для костного материала, и другим датировкам местонахождений в регионе я отнес местонахождение Моравани-Заковска к более раннему времени, поскольку дата 18 тыс. л. н. представляется наименее вероятной (Verpoorte, 2002). А.А. Сеницын и Н.Д. Праслов (1997) столкнулись с похожими проблемами на материале Русской равнины. При реконструкции се-



**Рис. 7.1.** Радиоуглеродные датировки, полученные по разным материалам, для пещерной стоянки Павиланд, Великобритания (по Альдхаус-Грин, Петтит, 1998).

**Fig. 7.1.** Radiocarbon dates for Paviland cave, Great Britain (after Aldhouse-Green, Pettitt, 1998).



**Рис. 7.2.** Радиоуглеродные датировки стоянок верхнего палеолита в Словакии.

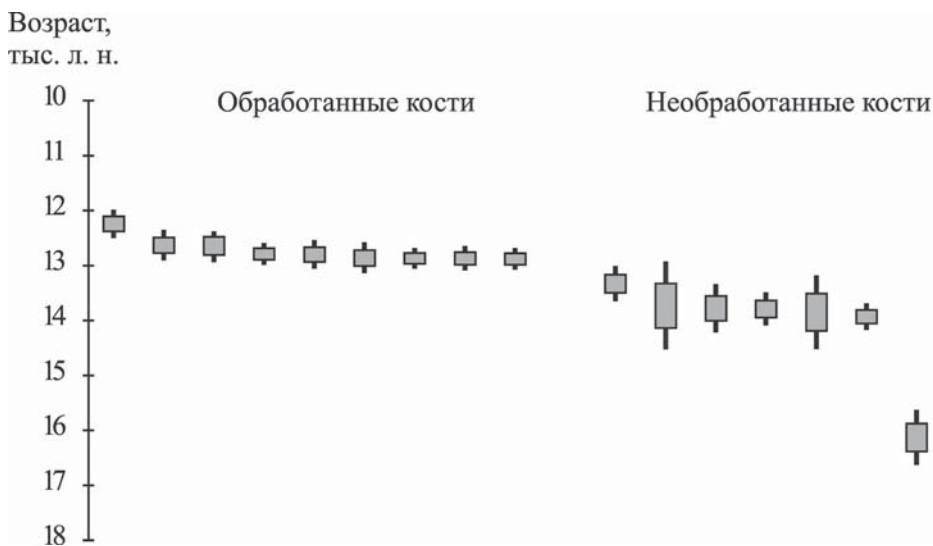
**Fig. 7.2.** Radiocarbon dates for Upper Palaeolithic sites in the Slovak Republic.

верной границы ареала человека, где это необходимо, будут даны разъяснения по датировкам северных археологических местонахождений.

Вторая сложность — это сопоставление дат с проявлением человеческой активности. Яркий пример этого — Бельгийские Арденны (Charles, 1996). Серия данных для стоянок мадлена варьирует от 16 до 12 тыс. л. н. (рис. 7.3). Однако систематический анализ срезов костного материала не дал дату древнее 12,8 тыс. л. н. Более древние даты определенно не связаны с присутствием человека и не включены в нашу базу данных.

Третья сложность заключается в том, что стандартное отклонение датировки может быть так велико, что возможно отнесение местонахождения более чем к одному временному интервалу. Особенно остро эта проблема стоит для коротких временных интервалов, например для позднего дриаса. Отнесение местонахождений к позднему дриасу на основе радиоуглеродных датировок очень проблематично, и именно поэтому YD рассматривается в данной главе совместно с интервалом бёллинг-аллерёд.

Еще одна проблема возникает для позднего палеолита и раннего мезолита. Многие местонахождения этого времени известны в виде россыпей каменных артефактов, в частности в регионах с песчаными грунтами (Белоруссия, государства, расположенные на побережье Балтийского моря, северная Украина). Здесь не сохранились органические материалы, и потому недоступен радиоуглеродный анализ. Привязка к временному интервалу базируется в этом случае на типохронологии — хронологической «значимости» специфических типов артефактов.



**Рис. 7.3.** Радиоуглеродные датировки мадленских стоянок в Бельгийских Арденнах.  
**Fig. 7.3.** Radiocarbon dates for the Magdalenian in the Belgian Ardennes.

Сложности с отнесением местонахождений к тому или иному временному интервалу наиболее велики для севера Европы в силу относительно небольшого количества найденных местонахождений и геологических процессов эрозии и осадконакопления. Даже поверхностный взгляд на исследования палеолита и раннего мезолита в Европе показывает контраст по количеству раскопок, по количеству исследователей и по количеству радиоуглеродных датировок между Западной Европой и тремя другими регионами. В результате информация по Западной Европе более обширна. Трудно судить о том, влияет ли интенсивность исследований на основу реконструкции того, что происходило на севере европейского ареала человека при переходе от позднего плейстоцена к голоцену, но, несомненно, это ограничивает детальное сравнение региональных аспектов такой реконструкции.

Особенности геологической истории севера Европы в позднем плейстоцене ограничивают возможность реконструкции ареала человека, поскольку покровное оледенение фактически уничтожило следы пребывания человека на территории Дании, южной Швеции, северной Польши и балтийских государств. Широко распространенные песчаные отложения позднеледниковья перекрывают места возможного местонахождения археологических находок позднего плейстоцена на севере Русской равнины и в северной части России. Эти два процесса оказывают прямое влияние на возможность реконструкции северной части ареала человека в период до LGM. К ним следует добавить и другие геологические процессы, такие, как эрозия или эоловое осадконакопление.

Затопление бассейна Северного моря, голоценовые отложения на берегах Северного и Балтийского морей и в бассейнах таких рек, как средний Дунай

(Венгрия) и Припять (Украина), делают слои позднего плейстоцена практически недоступными для археологического исследования. Широкомасштабная эрозия в раннем и позднем голоцене на многих возвышенностях Европы, возможно, уничтожила открытые стоянки верхнего палеолита и мезолита. Описанные явления серьезно влияют на целостную картину и в меньшей степени на реконструкцию северной границы ареала человека.

## Реконструкция границы ареала человека

### The reconstruction of range limit

Что же в действительности следует понимать под термином «границы ареала» применительно к человеку? Группы охотников и собирателей могли передвигаться к северу летом и к югу зимой. Небольшие группы могли перемещаться, рассредоточиваясь на больших пространствах, и уходить далеко от более густо населенных районов. Они могли уходить в отдаленные регионы раз в несколько десятилетий, на протяжении многих веков или даже тысячелетий.

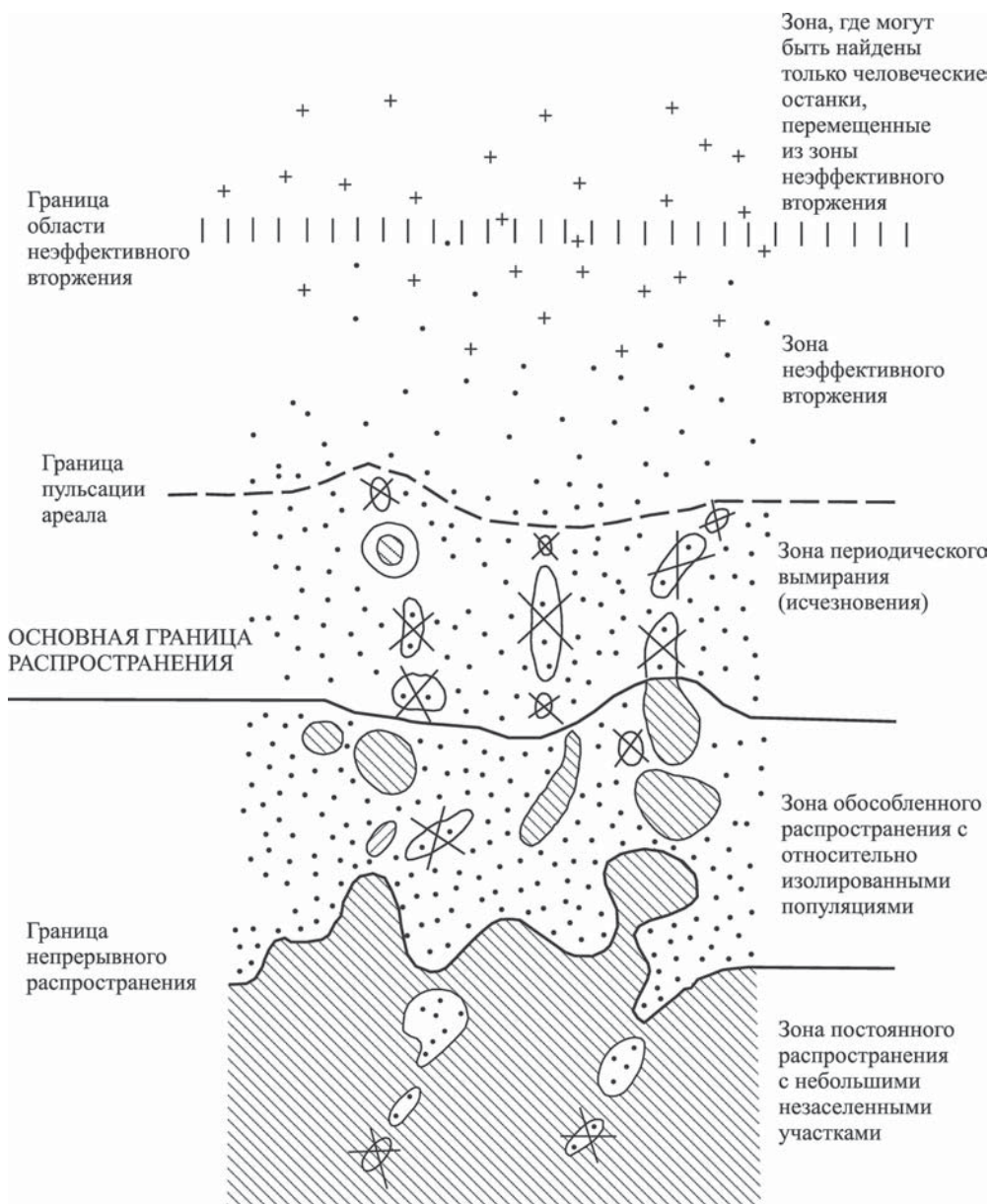
В.А. Городцов (цит. по Gaston, 2003) выделил в структуре ареала пять зон (рис. 7.4):

- 1) зона постоянного распространения с небольшими незаселенными участками;
- 2) зона обособленного распространения с относительно изолированными популяциями;
- 3) зона периодического вымирания (исчезновения), где население существует временно;
- 4) зона неэффективного вторжения, где индивидуумы не способны устойчиво поддерживать свое существование;
- 5) зона, где могут быть найдены только человеческие останки, перемещенные геологическими процессами из зоны неэффективного вторжения.

В.А. Городцов определяет предел распространения популяции как границу между зоной обособленного распространения и зоной периодического вымирания. Граница постоянного распространения может быть определена как граница *предпочтительного* обитания, в то время как зоны периодического вымирания и неэффективного вторжения могут быть определены как граница *допустимости*, за которой индивидуумы не могут существовать.

Но какая же из границ выявляется в процессе археологического исследования? Являются ли северные археологические местонахождения следами временных, обособленных поселений или просто заходами в зону «неэффективного вторжения»? Теоретически находки на севере ареала могут быть артефактами, оставленными индивидуумами, заходившими в зону неэффективного вторжения. Однако археологические материалы, включенные в данное исследование, обычно указывают на временное присутствие некой группы людей. На севере ареала могли быть сезонные лагеря, остатки кратковременного пребывания





**Рис. 7.4.** Схематическая картина структуры границ географических ареалов. + — человеческие останки; точки — живые люди; кресты — периодически появляющиеся люди; косая штриховка — стабильные или постоянные популяции (см. текст; по В.А. Гордцову, 1986).

**Fig. 7.4.** Schematic representation of the structure of the limit to a geographical range. From Gorodtsov (1986).

ния или следы региональной системы поселений. Данных для точной оценки обычно не хватает. Таким образом, граница, выявляемая по археологическим материалам, представляет, в лучшем случае, границу между зонами периодического вымирания и неэффективного вторжения, определяемую В.А. Городцовым как граница пространственной пульсации. Что же происходит с этой границей во времени?

### **Северная граница ареала расселения человека при переходе от плейстоцена к голоцену**

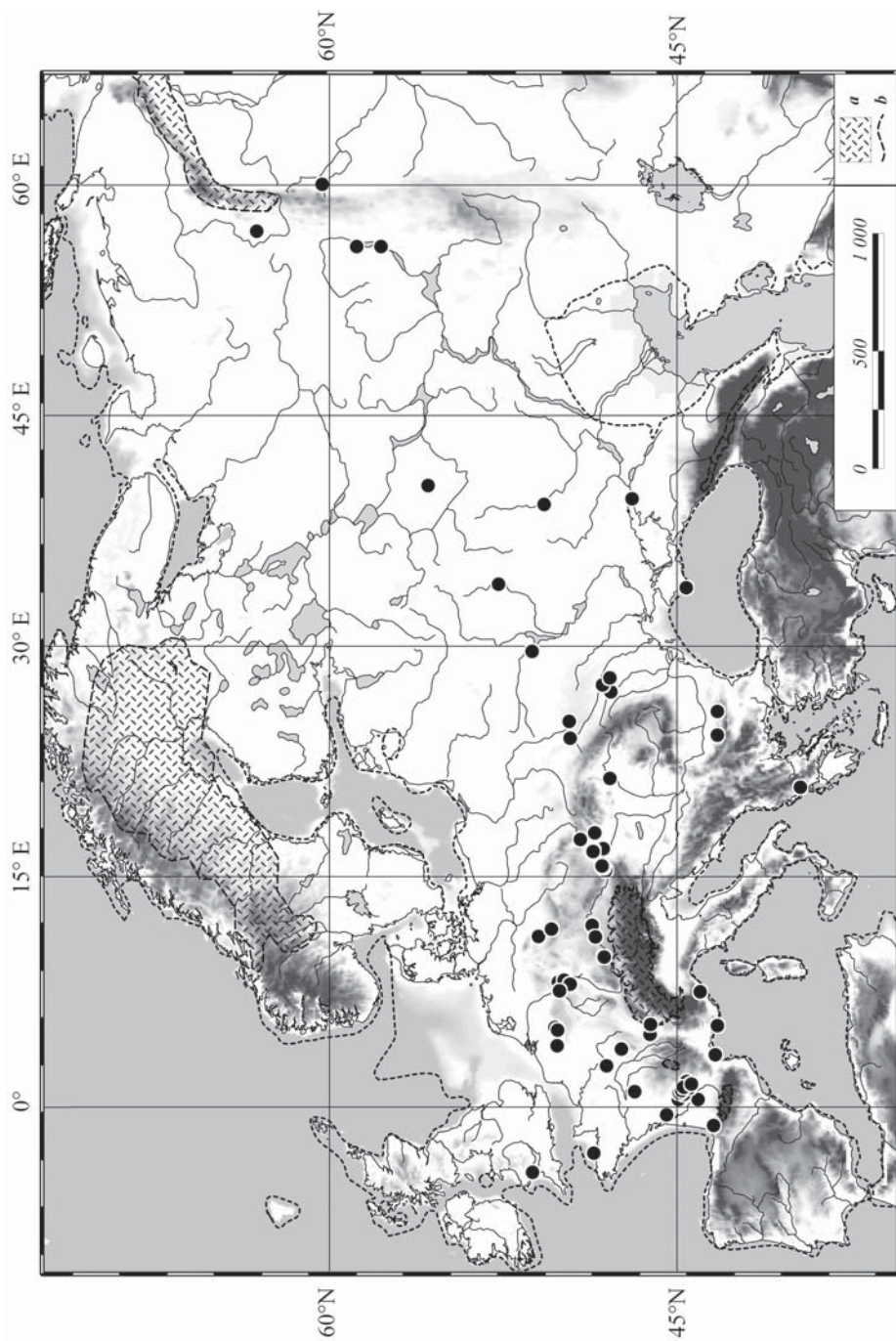
Как далеко на юг уходили люди в самые холодные периоды последнего ледникового периода? Насколько далеко на север они проникали по мере потепления климата вплоть до начала нынешнего межледниковья — голоцена? В этом разделе описывается положение границ ареала для каждого временного промежутка и региона Европы.

#### **Временной интервал 29–24 тыс. л. н.**

Максимального развития Скандинавский ледниковый щит достиг в интервале 20–18 тыс. л. н. В предшествующий период, до 24–23 тыс. л. н., самые северные следы пребывания человека были обнаружены на западных склонах Уральских гор. В местонахождении Бызовая, расположенном на 65° с.ш., на берегу Печоры, слой переработанной валунной глины включает многочисленные кости (в основном, мамонтов), а также палеолитические орудия. Переработанная осадочная порода покрыта эоловыми песчаными отложениями. Радиоуглеродные датировки костей лежат в интервале 33,2–25,5 тыс. л. н., в основном примерно 28 тыс. л. н. Палеолитические артефакты представлены двусторонне обработанными листовыми орудиями и скребками. При этом невозможно определить, были ли они сделаны неандертальцами или первыми современными людьми. Другие северные точки на Урале — это Медвежья пещера (62° с.ш.), Гарчи (59° с.ш.) и стоянка Талицкого (58° с.ш.) (Pavlov, Indrelid, 2000) (рис. 7.5).

В центральной части европейской России поселения человека так далеко на север не распространялись. Стоянка Сунгирь находится на 56° с.ш., к северо-востоку от Москвы. Оценка возраста этой стоянки варьирует примерно от 28 до 24–23 тыс. л. н. Сунгирь — это крупное местонахождение верхнего палеолита с несколькими захоронениями. Погребения включают в себя тысячи костяных бус и другие украшения, которые, возможно, были пришиты к ткани. Очень немногочисленные археологические памятники находятся к западу от Москвы, на Русской равнине. Поселения, расположенные севернее 54° с.ш., отсутствуют (Soffer, 1985).

В Центральной и Западной Европе никаких следов человека не было найдено севернее 52° с.ш. Исследования, проведенные в Польской Силезии, к северу от Судетских гор, велись на открытых стоянках культуры граветт рядом с Хен-



**Рис. 7.5.** Стоянки человека, относящиеся к 29–24 тыс. л. н.: • — стоянки человека; а — ледниковый щит; б — береговая линия.  
**Fig. 7.5.** Human sites corresponding to 29–24 kyr BP: • — human sites; а — ice sheet; б — coast line.

риков (Henrykow) и Войцице (Wojcice) (Plonka, Wisniewski, 2002). Памятник Билцингслебен (Bilzingsleben) в Германии известен только поверхностными сборами. Каменные орудия представляют собой несколько типичных наконечников «Font Robert» (Otte, 1981). Небольшие памятники на севере Бельгийских Арденн и единственная находка наконечника типа «Font Robert» в долине реки Меузе в Нидерландах образуют северную границу «поселений» граветтского типа в Западной Европе. Местонахождение Павиленд в южном Уэльсе — еще одна точка на этой границе ареала. В пещере было обнаружено захоронение с окрашенным в красный цвет скелетом. Он стал известен как «Красная Дама», но недавние антропологические исследования показали, что в действительности это был скелет мужчины. Там же было сделано несколько находок предметов, связанных с церемонией погребения, и среди них еще один наконечник типа «Font Robert».

Хотя в нашу задачу не входит репрезентативный обзор археологических памятников Европы, часть бассейна Дуная, расположенная в Венгрии, заслуживает специального замечания. На этой территории не было найдено никаких археологических памятников за исключением горной оконечности бассейна. Такое размещение памятников обусловлено геологическими процессами. Центр речного бассейна заполнен позднеголоценовыми отложениями, перекрывающими позднплейстоценовые осадочные породы. Поэтому плейстоценовые слои и палеолитические артефакты в них доступны для исследования только по краю бассейна.

### **Временной интервал 24–17 тыс. л. н.**

После 24 тыс. л. н. началось глобальное похолодание. Количество континентальных льдов быстро возрастало, и их граница продвигалась в сторону Европейской равнины. При этом сформировалась обширная, мало пригодная для обитания человека перигляциальная область. Быстро сформировалось горное оледенение в Карпатах и Альпах. Альпийские ледники распространялись в сторону долины Дуная. В этих условиях популяции человека отступают в Средиземноморье. В тех случаях, когда имеется достаточно данных, можно заметить, что деградация ареала происходила разнообразно и иногда имела сложную форму.

Граница поселений на Урале сдвигается в район Среднего и Южного Урала. Наиболее северный из известных памятников, пещера Безымянная, находится на 57° с.ш. Северные памятники в Восточной Европе, такие, как Сунгирь и Зарайск, возможно, были еще обитаемы примерно 20 тыс. л. н. Но данные менее определены относительно более позднего времени, после 20 тыс. л. н. Возможно, что люди в это время мигрировали в более южные районы. В Центральной Европе наблюдается схожая картина: следы пребывания людей, населявших южную Польшу и Богемию до 21–20 тыс. л. н., позднее обнаруживаются на юге, на среднем Дунае — в Венгрии и Австрии. Согласно современным данным, очень вероятно, что северная часть Западной Европы не была заселена после 24 тыс. л. н. и северная граница ареала человека проходила по южному краю Парижского бассейна. Удивительное отклонение от этой схемы представля-



ют несколько датировок около 19 тыс. л. н., полученные для стоянок Висбаден-Игштадт (Wiesbaden-Igstadt) и Миттлер-Клаус (Mittlere Klause) в Германии, а также Кастельхохль-Норд (Kastelhohle-Nord) в Швейцарии. Предполагается, что здесь, к северу от Альп, люди жили недолгое время (Street, Terberger, 2000) (рис. 7.6).

### **Временной интервал 17–14 тыс. л. н.**

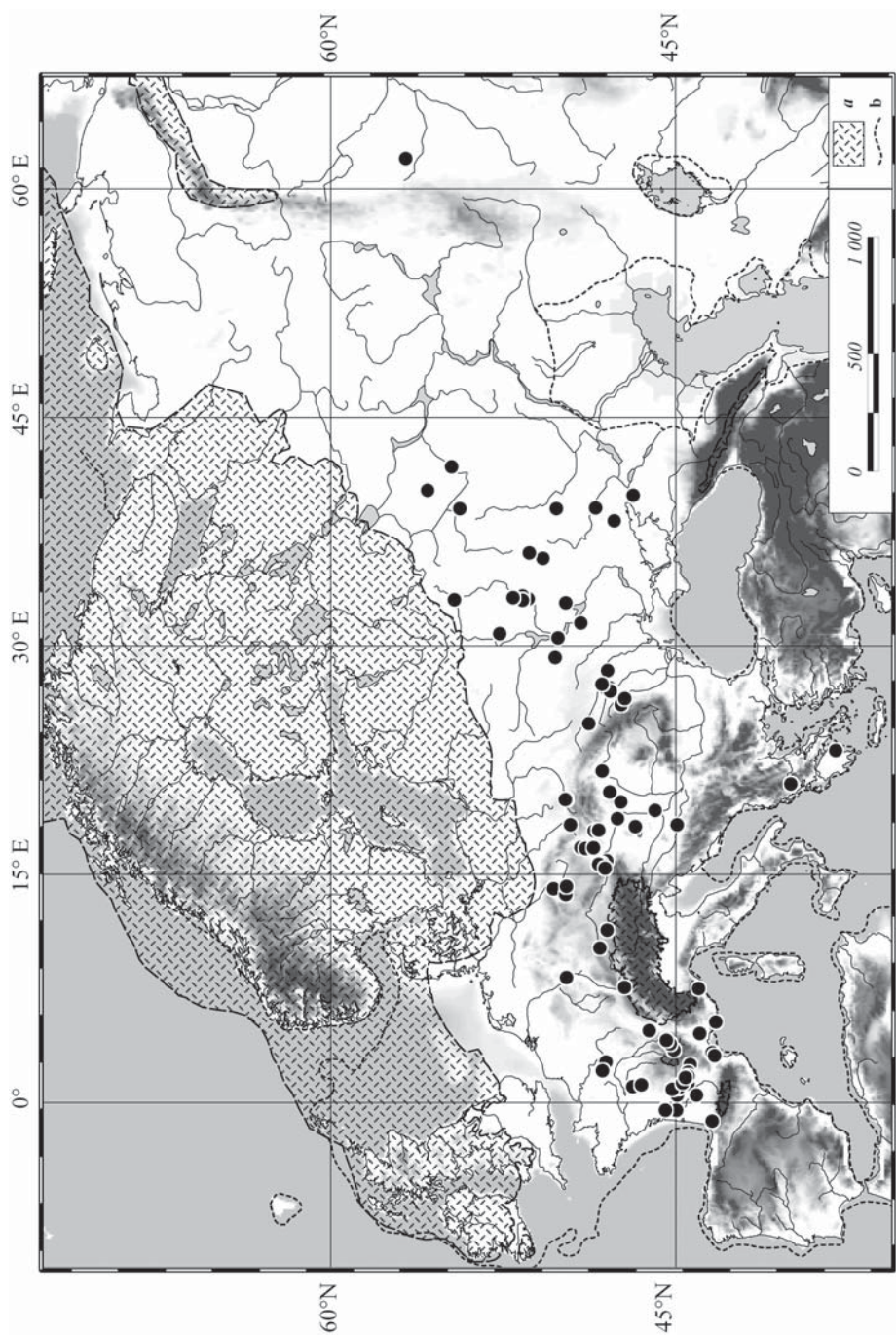
Своего максимума европейское покровное оледенение достигло примерно к 18–17 тыс. л. н. Значительная часть Европы не была населена людьми из-за холодного и засушливого климата. На западе поселения человека ограничивались зоной Средиземноморья (Иберия, Италия, Греция). Орудия из пещер Дыроватый Камень и Устиновский Навес указывают на присутствие человека на Среднем Урале. Мало данных существует относительно распространения человека в Восточной Европе, но ряд сведений указывает на распространение человека в Причерноморье. Исключением из этой схемы являются памятники Межеричи и Гонцы на Украине (50° с.ш.), с датировками 15–14,5 тыс. л. н. Похожая ситуация, очевидно, имела место и в Центральной Европе — в основном обезлюдившей к 18–17 тыс. л. н. Памятники Брно-Виденска (Brno-Videnska) в Чехии и пещера Машицка (Maszycka) в Польше могут являться следами кратковременного обитания людей в период 15–14,5 тыс. л. н. (Verpoorte, 2004). В Западной Европе археологические данные указывают на постоянное присутствие людей в юго-западной части Франции (к югу от Парижского бассейна) (рис. 7.7).

### **Временной интервал 14–12,4 тыс. л. н.**

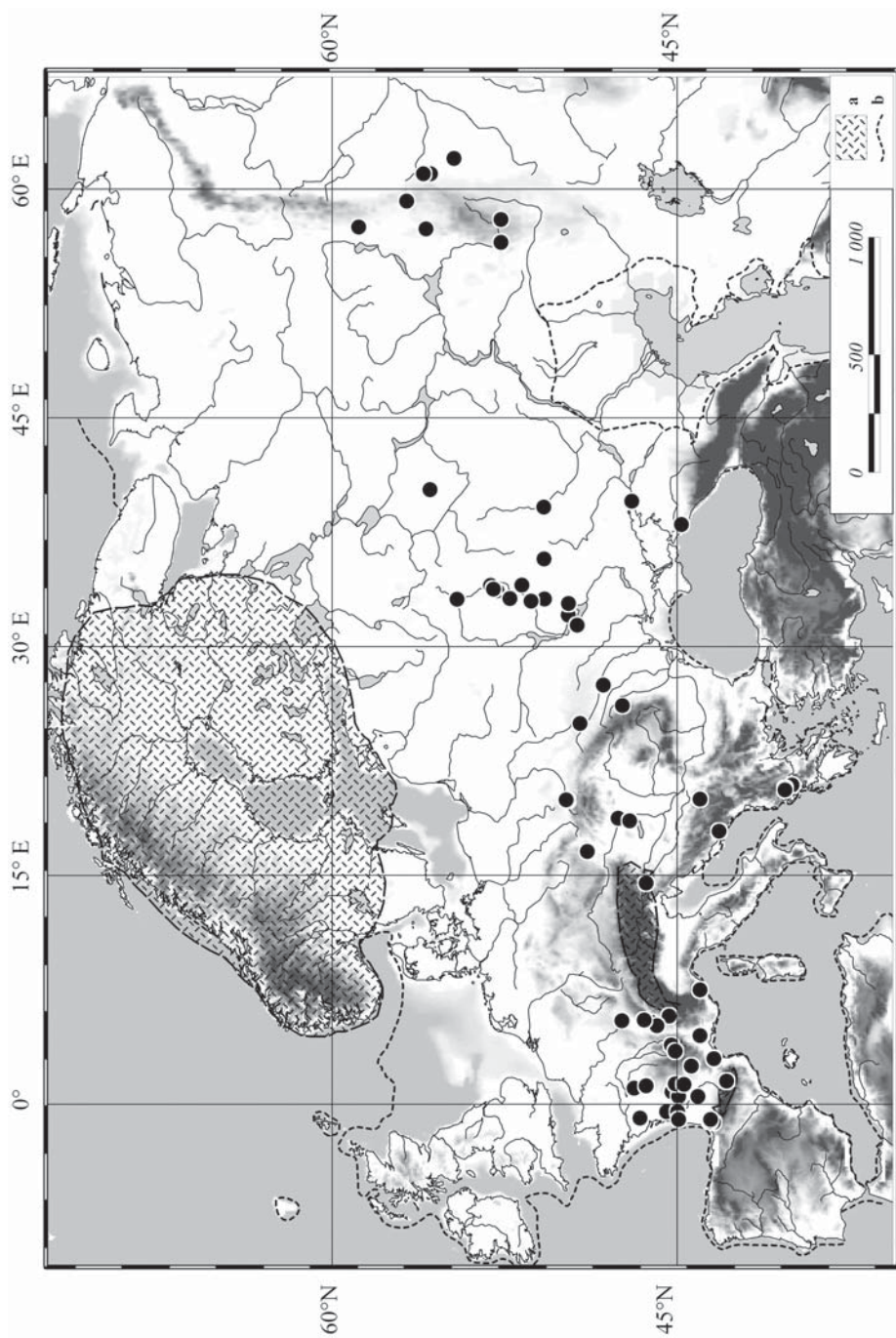
Сдвиги северной границы ареала обитания человека после LGT произошли около 14 тыс. л. н. Процесс расширения ареала не изучен в Восточной Европе и на Урале, где почти нет соответствующих данных. Но уже в конце этого периода присутствие людей отмечено за пределами полярного круга (67° с.ш.) в местонахождении Пумва-Шор. В Центральной Европе повторное заселение территорий происходит в Венгрии (13 тыс. л. н.), в Чехии и Польше (примерно 12,8 тыс. л. н.). Находки в Чехии и Польше относят к позднему мадлену. Схожая картина наблюдалась в Западной Европе. Р. Хоусли и др. (Housley *et al.*, 1997) воссоздали детальную картину расширения ареала человека: от юго-западной Франции, через Бельгийские Арденны и среднюю часть Германии (12,8 тыс. л. н.). Англия и северная Германия (а, возможно, и часть Дании) были заселены к концу рассматриваемого интервала носителями гресвелльской (Creswellian) и гамбургской (Hamburgian) культур соответственно. Важно отметить, что расширение ареала активно продолжалось до межстадиала бёллинг–аллерёд (рис. 7.8).

### **Временной интервал 12,4–10,2 тыс. л. н.**

В позднеледниковье произошли лишь некоторые изменения в положении северной границы расселения людей. Наиболее важными являются следы пребывания человека на Польской низменности. К сожалению, из-за отсутствия дос-



**Рис. 7.6.** Стоянки человека, относящиеся к 24–17 тыс. л. н.: • — стоянки человека; а — ледниковый щит; б — береговая линия.  
**Fig. 7.6.** Human sites corresponding to 24–17 kyr BP: • — human sites; а — ice sheet; б — coast line.



**Рис. 7.7.** Стоянки человека, относящиеся к интервалу 17–14 тыс. л. н.: • — стоянки; а — ледниковый шит; б — береговая линия.  
**Fig. 7.7.** Human sites corresponding to 17–14 kyr BP: • — human sites; а — ice sheet; б — coast line.



товерных датировок невозможно уверенно оценить влияние похолодания позднего дриаса. Наилучшие доказательства влияния этого кратковременного похолодания можно найти в северо-западной Европе, где предполагается уход людей из бассейна Северного моря, но едва ли этот эффект распространялся дальше на юг и восток (рис. 7.9).

### Временной интервал 10,2–8,0 тыс. л. н.

В начале голоцена человек распространяется все дальше на север. Археологические памятники этого времени на севере России и на Полярном Урале расположены далеко за широтой полярного круга. Несколько стоянок найдено на северном побережье Норвегии. В Западной Европе происходит медленное заселение Шотландии (9 тыс. л. н.) и Ирландии (9–8,5 тыс. л. н.). К рубежу 8 тыс. л. н. люди современного типа населяли всю территорию средне- и высокоширотной Европы (рис. 7.10).

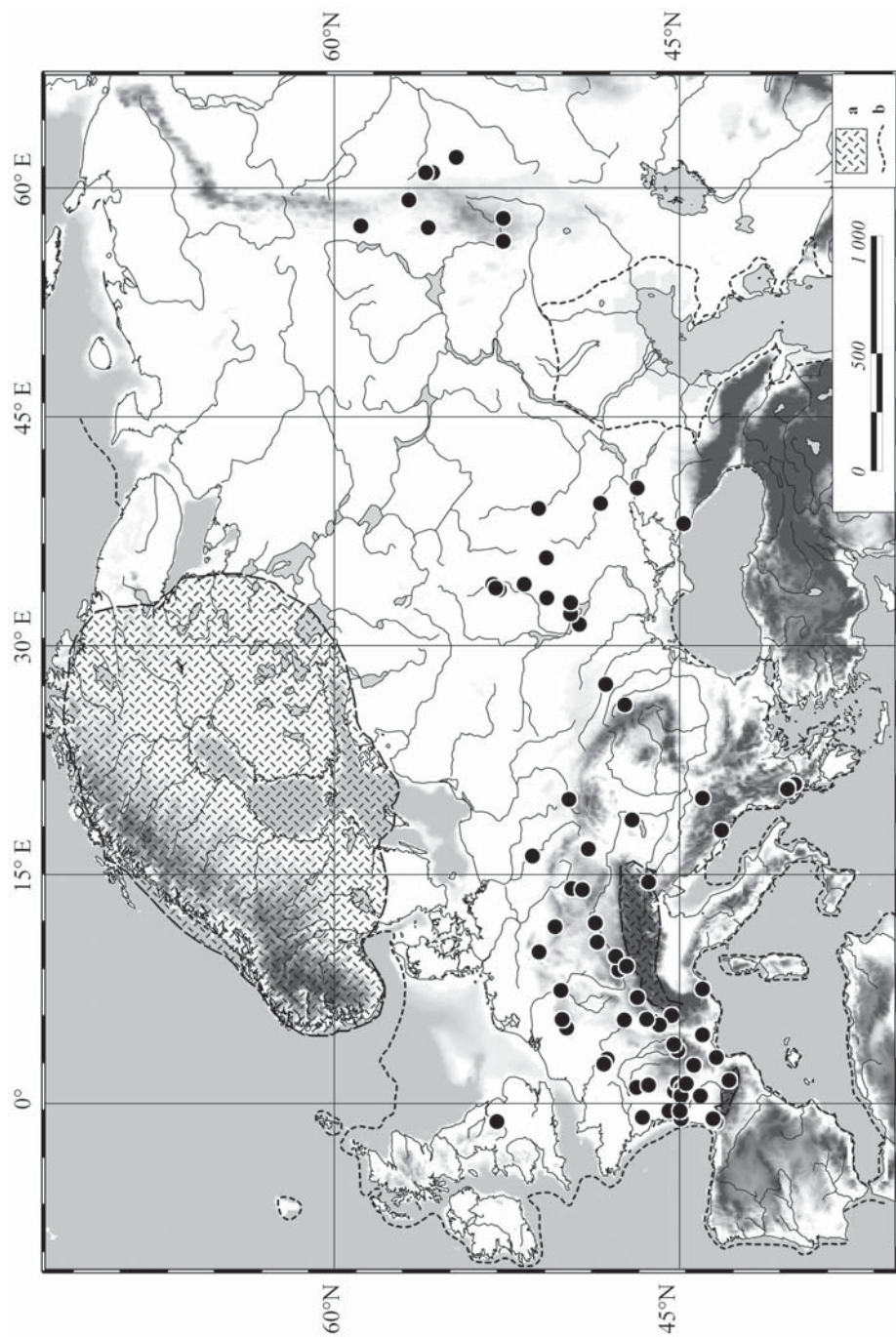
### Региональные особенности динамики области расселения человека

В динамике ареала можно выделить три базовых процесса: сжатие (сокращение), застой и расширение. Как уже упоминалось выше, граница ареала, реконструируемая по археологическим данным, — это граница пространственной пульсации. Динамика границы — смещения в пределах этой пульсирующей границы. Данные, представленные ниже, отражают и региональные различия в последовательности и времени этой динамики (табл. 7.2).

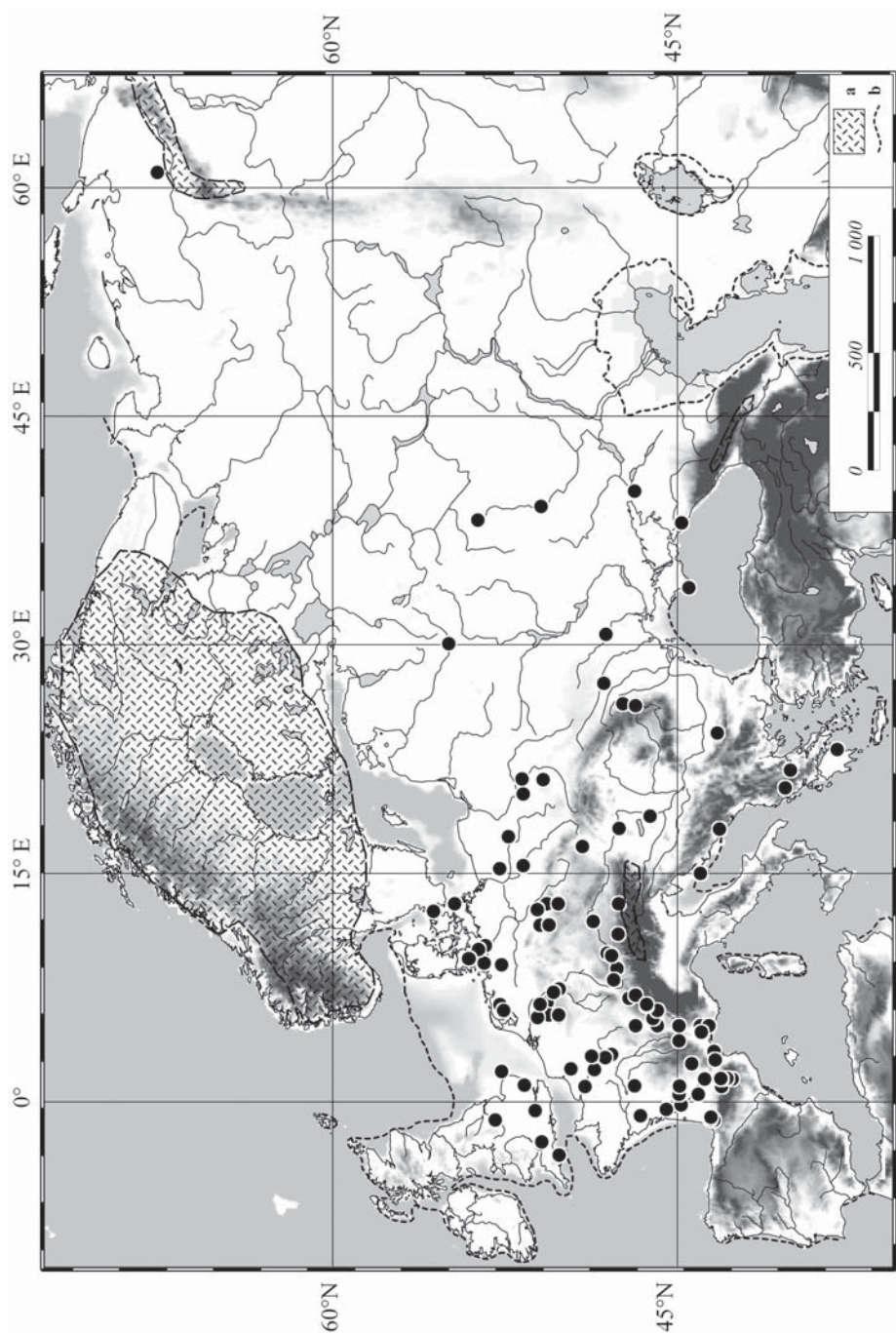
**Таблица 7.2.** Региональные особенности динамики ареала человека в Европе  
**Table 7.2.** Regional features of human' range dynamics in Europe

Временной интервал тыс. л. н.	Западная Европа	Центральная Европа	Восточная Европа	Урал
29-24	Сокращение 52° с.ш.-> 48° с.ш.	Застой	Застой	Сокращение 66° с.ш.-> 57° с.ш.
24-17	Застой (+кратковременные перемещения)	Сокращение 51° с.ш.-> 49° с.ш.	Застой?	Застой
17-14	Застой	Хиатус (+эпизодические заходы)	Сокращение? 57° с.ш.-< 53° с.ш.?	Застой
14-12,4	Расширение 48° с.ш.-> 54° с.ш.	Расширение 48° с.ш.->	Расширение 53° с.ш.->	Расширение 57° с.ш.-> 67° с.ш.
12,4-10,2	Застой	Расширение	Расширение	?
10,9-10,2	Расширение (локально)	?	?	?
10,2-8,0	Расширение 54° с.ш.-> 58° с.ш.	Расширение ->71° с.ш.	Расширение ->70° с.ш.	Расширение ->70° с.ш.





**Рис. 7.8.** Стоянки человека, относящиеся к интервалу 14–12,4 тыс. л. н.: ● — стоянки; а — ледниковый щит; б — береговая линия.  
**Fig. 7.8.** Human sites corresponding to 14–12.4 kyr BP: ● — human sites; a — ice sheet; b — coast line.



**Рис. 7.9.** Стоянки человека, относящиеся к интервалу 12,4–10,2 тыс. л. н.: ● — стоянки; а — ледниковый щит; б — береговая линия.  
**Fig. 7.9.** Human sites corresponding to 12.4–10.2 kyr BP: ● — human sites; a — ice sheet; b — coast line.

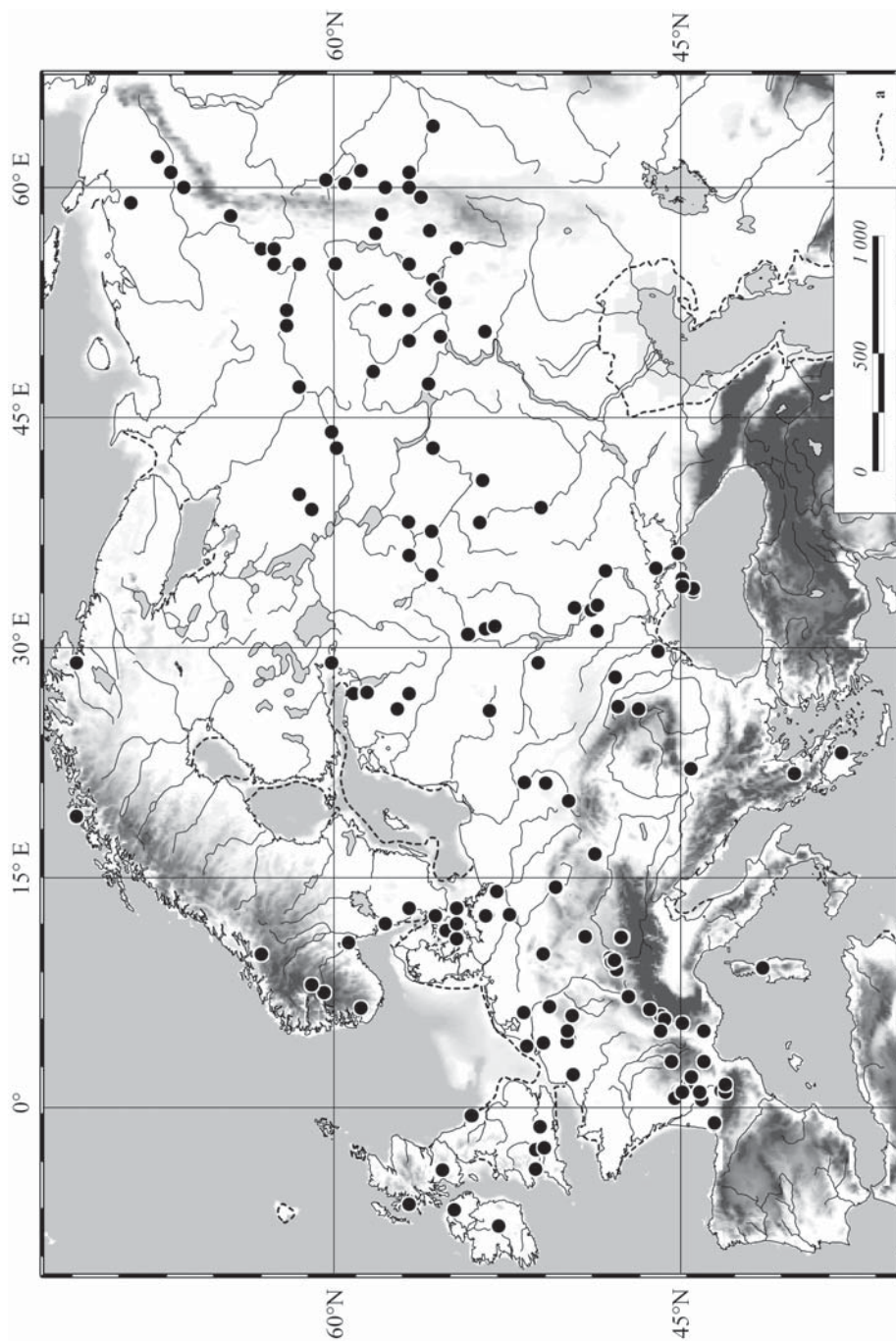


Рис. 7.10. Стоянки человека, относящиеся к интервалу 10,2–8 тыс. л. н.: ● — стоянки; а — береговая линия.

Fig. 7.10. Human sites corresponding to 10.2–8 kyr BP: ● — human sites; а — coast line.



Эти подвижки северной границы в рамках пространственной пульсации не обязательно означают изменение площади всего ареала (измеряемой в квадратных километрах). Например, подъем уровня моря при переходе от плейстоцена к голоцену привел к затоплению континентальных низменностей на атлантическом побережье Франции. Таким образом, в то время как на севере ареал человека расширялся, на западе — происходило его сокращение. Однако в масштабе всей Европы динамика северной границы области расселения человека оказывала влияние на весь ареал. Изменения площади ареала не обязательно означают изменение численности европейской популяции человека. Так, с одной стороны, расширение области обитания может сопровождаться увеличением численности популяции, оставляя плотность относительно постоянной. С другой стороны, уменьшение численности популяции может сопровождаться только снижением популяционной плотности.

В целом, все смещения северной границы ареала человека имеют более или менее одинаковую направленность: в период между 25 и 17 тыс. л. н. по всей Европе происходило сокращение ареала в южном направлении; период застоя (17–14 тыс. л. н.) мог быть продолжительнее или короче (или отсутствовать вообще, как, например, в Центральной Европе); отмечается постепенное расширение ареала на север, начиная примерно с 14 тыс. л. н.

Реконструкция этой динамики в масштабе отдельных регионов имеет свои особенности:

- 1) с запада на восток снижается плотность археологических памятников и, соответственно, детальность и точность реконструкции;
- 2) сокращение ареала в ответ на начало LGM происходило с задержкой в направлении с запада на восток Европы, за исключением севера Урала;
- 3) непрерывное присутствие человека в интервале 17–14 тыс. л. н. с хиатусом в Центральной Европе;
- 4) в течение LGM и после него граница ареала проходила от 48° с.ш. на западе до 57° с.ш. на Урале.

Время начала расширения ареала, напротив, по-видимому, не менялось от региона к региону. Расселение к северу началось везде около 14 тыс. л. н., хотя для Восточной Европы и Урала данные не достоверны. Какие факторы могут объяснить всю описанную картину динамики ареала человека и ее региональные особенности?

Очевидно, что целостная картина сокращения и расширения ареала является ответом на глобальные климатические изменения в конце поздневалдайского (вислинского) оледенения. Ухудшение климата в LGM привело к тому, что обширные территории Европы на северных и средних широтах стали безлюдными. Люди переселились в район юго-западной Франции, Средиземноморья, в Причерноморье, на юг Русской равнины и на Урал. С потеплением климата в голоцене процесс миграции людей шел в обратную сторону, на север. Генетики



спорят, можно ли интерпретировать генетическое разнообразие европейского генофонда человека как результат миграций на юг и последующей экспансии на север. Например, О. Семино и др. (Semino *et al.*, 2000) связывают некоторое несходство в структуре Y-хромосомы с расширением ареала в конце LGM. Эти авторы интерпретируют два типа структуры Y-хромосомы (Eu18 и Eu19) как «признаки расширения ареала из ядер изолированных популяций на Пиренейском полуострове и на территории современной Украины, следовавшего за LGM» (Semino *et al.*, 2000: 1156).

Однако объяснить глобальными климатическими изменениями региональные различия в динамике ареала или определить механизм реакции пространственной границы на изменения климата оказывается невозможным. Почему, например, территория, где жили современные люди в Западной Европе, сократилась ко времени 24 тыс. л. н., а в Восточной Европе — к 20–17 тыс. л. н.?

Предположим, что территория была оставлена людьми из-за отсутствия ресурсов. В отношении животных ресурсов, в частности крупных травоядных, это достаточно правдоподобная гипотеза для северо-западной Европы, покрытой ледником. Однако существуют ли данные о том, что крупные травоядные отсутствовали на северо-западе Европы и сохранялись в Восточной Европе?

Радиоуглеродные датировки фауны Британских островов указывают на hiatus в интервале 23–13 тыс. л. н., что предполагает очень невысокую численность травоядных (Stuart, 1982). Часть этой реконструкции, однако, может быть «тафономическим» артефактом. Археологические раскопки часто являются основным источником информации в отношении фауны. Таким образом, если остатков человека нет и главный источник костей отсутствует, информации о фауне будет гораздо меньше. Животные могли присутствовать на территории, а люди отсутствовать по иным причинам, чем недостаток ресурсов. Хотя и в отношении млекопитающих есть свидетельства о региональном исчезновении. Так, например, А. Стюарт и др. (Stuart *et al.*, 2004) показали, что в LGM и мамонт, и гигантский олень вымерли в Западной и Центральной Европе, в то время как они сумели выжить в южных районах Восточной Европы. Возможно, что люди следовали примерно такой же модели.

Моя гипотеза заключается в том, что снижение численности и видового разнообразия травоядных вызвало деградацию популяций хищников, включая человека. Основной вопрос — почему разнообразие и плотность травоядных более существенно уменьшаются в северо-западной Европе по сравнению с Восточной? Благополучие травоядных зависит от доступности растений, в частности от величины продукции и объема наземной части биомассы. Если биомассы недостаточно из-за экстремально засушливого климата и/или снижения концентрации  $\text{CO}_2$ , то, скорее всего, плотность популяции травоядных и их разнообразие снизятся. Соответственно, усложняются условия жизни хищников. Однако почему большой объем доступной биомассы наблюдался на востоке Европы в отличие от северо-запада? Ведь концентрация  $\text{CO}_2$  должна быть ниже и арид-

ность климата должна быть выше на континентальном востоке Европы, чем на западе, вблизи Атлантического океана. Содержание питательных веществ – еще один фактор, потенциально влияющий на качество кормов. Возможно, что широко распространенные лессовые отложения в Восточной Европе обеспечивали лучшие условия для роста растений, чем фрагментарный лессовый покров в северо-западной части Европы.

Хотя снижение объема доступных кормов влияло на численность хищников, оно не служит достаточным объяснением изменений ареала человека. Для человека температура в большей степени являлась лимитирующим фактором, чем пища. Согласно Д. Гатри (Guthrie, 1990a), люди современного типа не были покрыты шерстью. Чтобы избежать переохлаждения, человек мог полагаться только на внешний источник тепла (огонь), одежду и укрытия. Поэтому жизненно важным являлось наличие достаточного количества дров. Была ли покинута северо-западная Европа из-за отсутствия древесной растительности, в то время как в Восточной Европе этот ресурс сохранялся? Палеоботанические данные свидетельствуют о правоте именно такой интерпретации. В северо-западной Европе древесной растительности было мало и она была крайне разрежена. Данные по Восточной Европе указывают на постоянное присутствие деревьев в бассейнах таких рек, как Днепр, Днестр и Дон (рефугиумы древесной растительности). Доступность топлива могла быть важным условием выживания людей в период 17–14 тыс. л. н. в юго-западной Франции и на Урале, но не в Центральной Европе. На Урале люди проникали на север до 57° с.ш., во Франции — только до 48° с.ш.

Еще одним лимитирующим фактором для выживания людей была технология. Люди рассматривают технологию как важное условие поддержания их существования. Необходимо обеспечить запас пищи, постройку укрытий для защиты от холода и ветра. Ухудшению климатических условий можно было противостоять, увеличивая вложения в соответствующие технологии. Принятие решения, покинуть или оставаться на данной территории, — это решение проблемы оптимизации отношения между ростом инвестиций в технологии и технологические инновации и выгодами от их использования. На брошенных территориях, очевидно, выгода от инвестиций в технологии не обеспечивала возможности существования.

Вышеприведенные объяснения касаются причин *покидания территорий*. Другой вопрос: почему люди отправились на север и повторно заняли средние и северные широты? Почему они не остались на территориях-убежищах? Рассмотрим следующую модель: пусть на некой «территории 1» имеются хорошие условия, а на «территории 2» они хуже. Однако не все люди живут одинаково хорошо на «территории 1». Поэтому для менее успешных жителей существует шанс лучшей жизни на «территории 2», и, чем быстрее произойдет перемещение, тем лучше. Данный сценарий предполагает, что индивидуумы имеют информацию об обеих территориях. Первоначально, однако, они не могли иметь

подобную информацию. Поэтому люди решали проблему: оставаться там, где меняются климатические условия, или же перемещаться в неизвестное. Миграция могла быть менее «дорогостоящей» по сравнению с жизнью на территории с непредсказуемыми условиями доступности ресурсов.

Таким образом, можно предполагать, что процесс заселения новых территорий принимал различные формы: исследовательские, рискованной миграции, за которой иногда следовала просчитываемая миграция «возвратного» типа (в обе стороны между двумя территориями) или «невозвратного» типа (часть населения оставалась на другой территории). С археологической точки зрения возникает вопрос, различимы ли эти типы миграции на археологическом материале.

### Результаты подвижек ареала человека

Генетики спорят по поводу того, можно ли проследить последствия пространственных миграций в европейском генофонде. Некоторые антропологи связывают эти последствия с анатомическими адаптациями к холодному климату. В то же время эффект миграций проявлялся и в специфических культурных особенностях. В этой связи рассмотрим культурную географию верхнего палеолита в LGM (табл. 7.3).

Существуют различия в скорости изменений культурной традиции между людьми из рефугиума в Западной Европе и в южном регионе Восточной Европы. Культурный итог состоял в том, что в Восточной Европе сформировалась непрерывно изменяющаяся индустрия, которую обозначают как «восточный граветт», граветтоид или эпи-граветт и источником которой была индустрия граветт.

В Западной Европе развитие шло по несколько другому пути: индустрия перигор/граветт сменилась ориньяком V, солютре и бадеголем (Badegoulian) и, в

**Таблица 7.3.** Основные региональные последовательности культур от Западной Европы до Урала (29–8 тыс. л. н.)

**Table 7.3.** Generalized regional cultural sequences from Western Europe to the Urals (29–8 kyr BP)

Тыс. л. н.	Западная Европа	Центральная Европа	Восточная Европа	Урал
	Мезолит			
10	Поздний палеолит			Поздняя пора верхнего палеолита
15	Мадлен	Мадлен	Финальный граветт	
	Солютре	? (культура бадегол/кажов)		
20	Верхний перигор (граветт)	Граветт	Восточный граветт	
25				
30	Ориньяк	Ориньяк	Ранняя пора верхнего палеолита	Ранняя пора верхнего палеолита

конце концов, мадленом. На западе разнообразие типов каменных орудий и технологий их производства было выше. Новшества, такие, как копье и гарпун, появились именно здесь. Предположим, что разница в археологической классификации не просто отражает разные точки зрения археологов, но также и разницу материальных культур. Тогда, как можно объяснить эти различия?

Можно предположить, что разные последовательности истории материальных культур являются результатом существования разных базовых целей. В свою очередь, это было обусловлено решением разных задач. Так, основная задача людей в Западной Европе заключалась в повышении эффективности охоты на добычу, численность которой снижалась, т.е. в повышении вероятности успешной охоты. В Восточной Европе задача могла состоять в выборе правильного места и времени, чтобы обнаружить, добыть и переработать добычу, чье миграционное поведение становилось все менее предсказуемым. В то время как западноевропейская культурная традиция была связана с ростом инвестиций в технологию охоты (преследование, убийство и эффективность технологии этого процесса), восточноевропейская традиция обеспечивала стратегическую подвижность и сбор информации о потенциальной добыче. Таким образом, возможно, что в двух главных европейских рефугиумах, из которых началось повторное заселение северных широт, возникли две различные «инвестиционные стратегии».

Реколонизация происходила постепенно, начиная с 14 тыс. л. н. Заселение Центральной Европы интересно с биогеографической точки зрения. Границы различных популяций у многих видов проходят по Центральной Европе. Схожую схему можно проследить и по археологическим данным. Археологические находки из пещеры Машицка (Maszycka), датируемые 15–14,5 тыс. л. н., ассоциируются одновременно с памятниками западного, среднего мадлена (орудия из кости) и с восточной, украинской традицией (орудия из кремня). Позже костяные инструменты распространяются с запада в Чехию и в южную Польшу. Юго-восточные связи, по-видимому, доминируют в восточной Словакии и Венгрии. Историческая случайность, выражающаяся в том, что люди какой-то культурной традиции первыми заселяли ту или иную территорию, определяла культурную географию поздней поры верхнего палеолита Европы. Эти два примера показывают, что биогеографические факторы в LGM, возможно, оказывали влияние на эволюцию и географию культур охотников-собирателей этого времени.

## **Роль людей в революционных изменениях фауны позднего плейстоцена**

### **The role of humans in the Late Pleistocene faunal revolution**

Впечатляющее смещение границ ареала обитания людей является одним из результатов изменений в фауне, которые имели место на границе плейстоцена и голоцена. Другие аспекты этих изменений проявились в разрушении фаунистических



ческих комплексов, вымирании одних видов и в быстрой эволюции других (см. гл. 4–6). Д. Гатри (Guthrie, 1990) назвал совокупность этих перестроек «революцией» фауны позднего плейстоцена. Какова же роль людей в этой революции?

Потенциально люди могли играть разную роль в этом процессе. Во-первых, люди являются основными хищниками. Охота могла приводить уже малочисленные виды на грань полного вымирания. Во-вторых, люди могли бороться за пищевые ресурсы с другими видами и конкуренция могла способствовать изменению ареалов видов, конкурирующих с человеком. В-третьих, люди могли способствовать распространению некоторых видов, обеспечивая подходящую для них среду обитания. Наконец, одомашнивание ряда животных и растений может интерпретироваться как участие человека в ускоренной эволюции этих видов.

Прямых указаний на такое влияние людей на фауну Европы мало. По-видимому, вымирание млекопитающих шло без непосредственного влияния людей. Так, например, гигантский олень вымер в Ирландии до прибытия туда человека. Разрушение палеофаунистических комплексов также происходило без влияния человека. Примером тому может служить разделение ареалов сайги и северного оленя в конце плейстоцена. Изменения ареалов можно объяснить экологическими причинами, разными возможностями миграции и историческими случайностями. В быстрой эволюции ряда видов мелких млекопитающих человек, очевидно, не принимал никакого участия. Таким образом, в Европе изменения климата в процессе перехода от плейстоцена к голоцену привели к новым условиям межвидовой конкуренции и люди были среди тех видов, которые получили преимущества и расширили свой ареал.

## **Заключение**

Общая динамика ареала охотников и собирателей в Европе в основном обусловлена крупномасштабными климатическими флуктуациями на границе плейстоцена и голоцена. В LGM люди отступили в Средиземноморье, а также нашли убежище на более северных территориях, таких, как юго-западная Франция, Украина, южная часть России, Средний и Южный Урал. В результате потепления климата, начиная с рубежа 14 тыс. л. н., ареал человека стал расширяться с юго-запада и юго-востока и к 8 тыс. л. н. его границы достигли морских границ Европы и Британских островов.

Схема сжатия ареала отличается в разных регионах по времени и по степени выраженности. Северо-западная Европа опустела уже к рубежу 24 тыс. л. н., а северная граница ареала проходила южнее Парижского бассейна (48° с.ш.). Центральная Европа опустела примерно 17 тыс. л. н., в то время как на Среднем Урале люди пережили LGM на широте 57° с.ш. Расширение ареала началось примерно в одно и то же время по всей Европе. Содержательная интерпретация динамики ареала человека нуждается в более тщательном изучении лимитирующих факторов, таких, как доступность пищевых ресурсов, топлива, материала

для строительства и производства орудий и инструментов, а также в отношении экологии альтернативных «культурно-экономических стратегий». При этом можно предполагать существование разнообразных лимитирующих факторов во времени и пространстве. Один и тот же фактор, который объясняет сокращение ареала в какой-то момент и в каком-то одном регионе, будет отличаться от факторов, влияющих на расширение ареала.

Представленный здесь обзор неизбежно дает лишь грубую оценку событий, что обусловлено значительными размерами Европы и неодинаковой полнотой региональных археологических данных.

## Summary

The overall pattern of range dynamics of modern human hunter-gatherers in Europe is in close relation to the main climatic shifts at the Pleistocene-Holocene boundary. The range of modern humans contracts in response to the Last Glacial Maximum. The hunter-gatherers retreat to the refuge zone of the Mediterranean with more northern refuge areas in south-western France, the Ukraine/Southern Russia and the middle/southern Urals. With the climatic upturn after 14.000 years ago, the range of modern humans starts to expand from south-western and south-eastern refugia. By 8.000 years ago settlement has reached the outer limits of the continent and the British Isles.

The contraction pattern is regionally different in timing and range of latitudinal shift. North-western Europe is deserted by about 24.000 years ago and the northern range limit shifts to the south of the Paris Basin (48°N). Central Europe is only deserted by about 17.000 years ago, whereas modern humans survive through the Last Glacial Maximum at latitudes up to 57°N in the middle Urals. Expansion starts more or less simultaneously from the different refuge areas across Europe. Explanation of range shifts needs more thorough exploration, both in terms of limiting factors such as resource availability, wood for fuel, building and tools, and in terms of alternative adaptive strategies. One should expect variation in time and space. The limiting factor explaining range contraction at one time and in one region is likely to be different from the factors involved in range expansion.

## Заключение

*А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен*

Работа по реконструкции экосистем Европы в критический период перехода от гляциальных условий конца плейстоцена к межледниковым условиям голоцена позволила восстановить драматические изменения биоты Европы в течение 24–8 тыс. лет назад. Такое обобщение стало возможным в результате анализа данных комплексных исследований, проведенных как российскими, так и западными (голландскими) учеными разного профиля, а также привлечения значительных палеобиологических материалов из существующих российских и западноевропейских электронных баз данных. Подобное обобщение было осуществлено для территории Европы впервые. Ранее реконструкции биологических компонентов конца последнего оледенения — начала голоцена осуществлялись либо лишь для отдельных регионов, либо для одного наиболее яркого временного интервала.

В настоящей работе была предпринята попытка рассмотреть эволюцию комплексов млекопитающих, растительных сообществ, этапов расселения человека, динамику видового богатства млекопитающих и экосистем последовательно, на примере пяти хронологических интервалов. Эти временные интервалы отражают наиболее заметные изменения климата на протяжении 24–8 тыс. л. н. и включают этапы как наиболее сурового климата (климатического максимума плейстоцена — LGM), так и потеплений разного ранга и стадийных похолоданий.

Впервые для анализа всего палеобиологического материала были применены математические методы, ранее не использовавшиеся при реконструкциях палеосреды. Их применение способствовало оптимальному анализу териологических и палеоботанических данных, а также материалов по расселению древнего человека. Именно использование математических методов помогло оптимизировать анализ обширного палеобиологического материала и способствовало его совместному анализу, а также дало возможность избежать субъективного подхода к интерпретации всего объема данных (гл. 2, разд. 2.4 и 2.5). Использование картографических программ MapInfo и ArcView сделало возможным построение многочисленных карт ареалов видов млекопитающих и растений в разные этапы рассматриваемого времени, а также создание обобщающих карт териокомплексов, растительных сообществ, карт видового богатства млекопитающих Европы для последовательных во времени интервалов. Также впервые был проведен совместный анализ результатов териологических и ботанических исследований и созданы карты экосистем Европы для основных хроносрезов конца плейстоцена – раннего голоцена.

Специальные разделы книги посвящены перигляциальным процессам, имевшим место на территории Европы в конце плейстоцена – начале голоцена, эта-

пам деградации покровного оледенения, исследованиям изотопа кислорода, подходам к датированию основных этапов позднего плейстоцена и голоцена. Анализ всех этих материалов проведен с привлечением последних публикаций по данной тематике (гл. 3).

Важные сведения приведены в главах, освещающих существующие спорные вопросы систематики млекопитающих (гл. 2, разд. 2.3). Также были рассмотрены особенности экологических требований видов млекопитающих к условиям окружающей среды, типы их реакций на меняющиеся климатические условия, характерные черты структуры териокомплексов ледниковых и межледниковых эпох (гл. 2, разд. 2.2).

Значительный объем данных позволил реконструировать видовой состав, видовое богатство, географическое положение комплексов млекопитающих для пяти временных интервалов, отличающихся климатическими параметрами. Установлена специфика териокомплексов LGM, LGT, BAIC, YD и PB-BO (гл. 4).

Вопросы вымираний млекопитающих в конце плейстоцена – голоцене проанализированы на обширном материале в специальном разделе с привлечением новейших данных по датированным местонахождениям млекопитающих, содержащим виды «мамонтровой» фауны. Приведены конкретные сведения о месте и времени вымираний того или иного вида млекопитающих (гл. 4, разд. 4.6). Также приведены обширные данные по особенностям доместикации млекопитающих на территории Европы (гл. 4, разд. 4.7).

Важные реконструкции были получены по палинологическим данным. Они позволили проанализировать видовой состав, географическое положение и динамику видов растений, а также растительных сообществ для пяти избранных временных интервалов (гл. 5).

Совместный анализ палеоботанических и палеотериологических материалов позволил реконструировать основные типы экосистем Европы для пяти основных временных интервалов и отобразить их картографически (гл. 6).

Особенности распространения, миграций, хозяйственной деятельности древнего человека отражены в специальной главе (гл. 7). Привлечено внимание к взаимосвязи: древний человек – промысловые виды млекопитающих. Отражены последовательность материальных культур палеолитического и мезолитического человека на территории Европы и их региональные отличия. Глава иллюстрирована картами и схемами.

Несомненно, полученные реконструкции палеосреды в различные климатические этапы позднего плейстоцена и голоцена могут быть использованы как модели изменений биоты Европы при возможных климатических изменениях в будущем.

Авторы настоящей работы хотели бы надеяться, что проведенные ими исследования заинтересуют географов, биологов, археологов и палеонтологов.

Работа поддержана грантами Нидерландской организацией по научным исследованиям (NWO) № 47.009.004, 047.017.2006.014 и РФФИ № 07-05-92312 НВО\_а.



# Conclusion

*Anastasia Markova and Thijs van Kolfschoten*

Research devoted to the reconstruction of ecosystems of Europe during the Late Pleistocene–Holocene transition permitted to elucidate dramatic biotic changes during 24–8 kyr B.P. This generalization became possible as a result of complex investigations, which have been carried out by Russian and Dutch researchers of different specialization. A huge amount of palaeobiological material from different Western and Eastern European databases was also included in the investigation. This research was carried out — for the first time — for the entire territory of Europe. Previous work on similar studies related to biotic components of the end of the last glaciation — the beginning of the Holocene were carried out only for some parts of Europe, or for one index temporal interval.

In the present publication we attempted to study evolutionary changes of mammal assemblages, vegetation communities, stages of human occupation, dynamics of mammal species richness and dynamics of ecosystems of Europe gradually, by means of five time windows. These time windows reflect the main climatic changes during 24–8 kyr BP and include the last glacial maximum (LGM), the late glacial transition, the Bølling–Allerød Interstadial warming, Younger Dryas stadial cooling and the beginning of the Holocene interglacial.

For the first time mathematical methods were involved in analyzing the collected data. In earlier studies they were not used for reconstructing past environments. The application of mathematical methods increased the comprehensibility of the distribution of flora and fauna including hominids. Involving mathematical methods helped optimizing the joint analyses of a huge palaeobiological dataset and reduced subjective interpretations of the palaeodata (Chapter 2: 2.4, 2.5). The usage of MapInfo and ArcView GIS programs gave the possibility to construct a high amount of maps with mammal, plant and human distribution, mammalian assemblages and vegetation community ranges during the different time windows. For the first time we united the results of mammalian and plant studies and constructed ecosystem maps for the entire territory of Europe during five principal temporal intervals (between 24–8 kyr BP).

Chapter 3 is devoted to the periglacial processes, which took place on the territory of Europe during the Late Pleistocene – Holocene transition, the stages of ice-sheet degradation and oxygen isotope studies, which helped dating the principal time windows of the Late Pleistocene and Holocene. Analysis of all the collected data has been carried out taking into account most recent publications.

Important information about disputable questions on mammal systematic was described in Chapter 2 (2.3). Peculiarities of ecological requirements to environmental conditions of mammals were considered in Chapter 2 (2.2). Special attention was paid to the different types of mammal and plant responses to climatic and environmental changes, to principal characteristics of mammalian assemblages and to vegetation communities formed during glacial and interglacial periods.

The significant volume of mammalian data permits to reconstruct the species composition, species richness and geographical position of the mammal assemblages for five time windows, distinguished by their climatic conditions. The specificity of European mammal assemblages of LGM, LGT, BAIC, YD and PB–BO were revealed (Chapter 4).

The mammalian extinction during the Late Pleistocene–Early Holocene was analyzed by means of significant data, well dated by means of  $C^{14}$ . The definite information about the time and place of the last appearance of mammal species were presented in (Chapter 4: 4.6). Information on time and place of mammal domestication has been described too (Chapter 4: 4.7).

The important reconstructions have been obtained by rich palynological data. They permit to analyze the species composition, geographical position and dynamics of the vegetation communities during 24–8 kyr BP (Chapter 5).

The complex analysis of the palaeofloristic and palaeotheriological data give the possibility to reconstruct the principal types of European ecosystems during five time windows and to present them cartographically (Chapter 6).

The main peculiarities of distribution, migrations, cultures, and economics of past humans were presented in Chapter 7. Attention was paid to the relationship between past humans and game mammals. The gradual changes in human cultures during the Late Paleolithic and Mesolithic were illustrated with examples derived from different parts of Europe.

Undoubtedly, the reconstructions of palaeoecosystems during the different climatic intervals of the Late Pleistocene and Holocene period could be used as models of possible future biotic changes on the territory of Europe under predicted climatic fluctuation.

The authors of the book hope that the research carried out will be interesting for a broad scientific audience: geographers, biologists, archaeologists and paleontologists.

This study was supported by grants of Dutch Science Foundation (NWO) # 47.009.004, 047.017.2006.014 and RFBS grant # 07-05-92312 NWO\_a.

# Литература

## References

- Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. 2006. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (*Mustelidae*, *Meles*) // Зоол. журн. Т. 85. № 5. С. 641–655.
- Агаджанян А.К. 1976. История становления копытных леммингов в плейстоцене // Берингия в кайнозой: Материалы Всесоюз. симп. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозойе» (Хабаровск, 10–15 мая 1973 г.). Владивосток. С. 289–295.
- Агаджанян А.К. 2001. Пространственная структура позднплейстоценовой фауны млекопитающих Северной Евразии // Археология, этнография и антропология Евразии. Т. 2. № 6. С. 2–19.
- Агаджанян А.К., Байгушева В.С., Болиховская Н.С. и др. 1976. Разрез новейших отложений северо-восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ. 158 с.
- Андреев А.А., Тарасов П.Е., Романенко Ф.А. и др. 1998. Растительность западного побережья Байдарцкой губы в конце позднего плейстоцена // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 6. № 5. С. 96–101.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф. 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 558 с.
- Артюшенко А.Т. 1970. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. Киев: Наукова думка. 173 с.
- Барышников Г.Ф. 1979. Териофауна и позднплейстоценовые ландшафты Горного Прикубанья // Вестник ЛГУ. № 12. С. 53–62.
- Барышников Г.Ф. 1981. Order Artiodacryla // Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Л.: Наука. С. 343–408.
- Барышников Г.Ф. 1995. Пещерная гиена, *Crocota spelaea* (Carnivora, Hyaenidae), из палеолитической фауны Крыма // Исследования по плейстоценовым и современным млекопитающим (ред. Г.Ф. Барышников). Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 263. С. 3–45.
- Барышников Г.Ф. 2002. Система и филогения семейства медвежьих (Carnivora, Ursidae). Автореферат дис. ... д. биол. н. СПб. 52 с.
- Барышников Г.Ф., Баранова Г.И., Динейко Е.В. 1986. Голоценовые остатки позвоночных из пещеры Талынг-Легет в Юго-Осетии. Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 156. Л. С. 3–40.
- Барышников Г.Ф., Верещагин Н.К. 1981. Хищные // Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука. С. 236–292.
- Барышников Г.Ф., Верещагин Н.К. 1996. Краткий обзор четвертичных гиен (семейство Hyaenidae) России и сопредельных территорий. Четвертичные и современные млекопитающие Евразии // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 270. С. 7–65.
- Барышников Г.Ф., Дедкова И.И. 1978. Пещерные медведи Большого Кавказа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 75. С. 69–77.
- Барышников Г.Ф., Маркова А.К. 2002. Глава 7. Животный мир (териокомплексы позднего валдая) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 тысяч лет. М.: ГЕОС. С. 123–137 (Карты териокомплексов. С. 40–47).
- Барышников Г.Ф., Потанова О.Р. 1990. Изменчивость зубной системы барсуков (*Meles*,

- Carnivora) фауны СССР // Зоолог журн. Т. 69. № 9. С. 84–97.
- Барышников Г.Ф., Шкатова В.К., Шадрухин А.В. 1991. Находка черепа медведя *Ursus rossicus* в хазарских отложениях Нижнего Поволжья // Палеотериологические исследования фауны СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. СПб. Т. 238. С. 100–120.
- Батыров Б.Н., Кузьмина И.Е. 1991. Плейстоценовый осел *Equus hydruntinus Regalia* в Евразии // Палеонтологические исследования фауны СССР. Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 238. С. 121–138.
- Бибикова В.И. 1975. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 80. Вып. 6. С. 67–72.
- Бирюков В.Ю., Фаустова М.А., Каплин А.А., Павлидис Ю.А., Романов А.Е., Величко А.А. 1988. Палеогеография арктического шельфа и прибрежной зоны Евразии во время последнего оледенения (18000 лет до настоящего времени) // Палеогеография, палеоклиматология, палеоэкология. Т. 68. С. 117–125.
- Благовещенская Н.В. 1985. Опыт сопоставления возраста болот и голоценовой истории растительности Ульяновского Поволжья и сопредельных территорий // Ботан. журн. Т. 85. № 11. С. 1452–1464.
- Благовещенский И.В., Благовещенская Н.В. 1978. К характеристике болот Ульяновского Поволжья // Ботан. журн. Т. 63. № 12. С. 1778–1788.
- Боголюбский С.Н. 1959. Происхождение и преобразование домашних животных. М.
- Болиховская Н.С. 1990. Палиноиндикация изменения ландшафтов нижнего Поволжья в последние 10 тыс. лет // Каспийское море (вопросы геологии и геоморфологии). М.: Наука. С. 52–68.
- Болиховская Н.С. 1995. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии. М.: Изд-во МГУ. 288 с.
- Болиховская Н.С. 1998. Опыт типизации плейстоценовой перигляциальной растительности лёссовых областей ледниковой и внеледниковой зон Русской равнины // Бюл. Комисс. по изуч. четвертич. периода РАН. М.: Наука. № 63. С. 20–32.
- Болиховская Н.С. 2004. Основные этапы развития растительности и климата в плейстоцене // Структура, динамика и эволюция природных геосистем. МГУ. Географический фак-т; М.: Городец. С. 561–582
- Болиховская Н.С., Пашкевич Г.А. 1982. Динамика растительности в окрестностях стоянки Молодово I в позднем плейстоцене (по материалам палинологического исследования) // Молодово I. Уникальное мустьерское поселение на среднем Днестре. М.: Наука. С. 120–145.
- Борисова О.К. 1994. Палеогеографические реконструкции для зоны перигляциальных лесостепей // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15000 лет. М. ИГ РАН. С. 125–150.
- Бородин А.В., Косинцев П.А. 2001. Млекопитающие плейстоцена севера Западной Сибири. Мамонт и его окружение. 200 лет изучения. Москва. ГЕОС. С. 244–252.
- Бреслав С.Л., Валуева М.Н., Величко А.А. и др. 1992. Стратиграфическая схема четвертичных отложений центральных районов Восточной Европы // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы. М.: ИГ РАН. С. 8–36.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Бурчак Д.Н. 1982. Плейстоценовые и раннеголоценовые позвоночные карстовых пещер Кавказа // Четвертичная система Грузии. Тбилиси: Медицина. С. 150–167.
- Вальчик М.А. 1985. Строение и возраст высокой поймы Западной Двины на северо-вос-



- токе Белоруссии и смежной территории РСФСР // Геология и гидрогеология кайнозоя Белоруссии. Минск. С. 113–120.
- Вангенгейм Э.А.* 1977. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука. 169 с.
- Веклич М.Ф.* 1982. Палеозатанность и стратотипы почвенных формаций верхнего кайнозоя. Киев: Наукова думка. 205 с.
- Величко А.А.* 1973. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука. 255 с.
- Величко А.А.* 1982. Периодизация событий позднего плейстоцена в пригляциальной области // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография (под ред. И.П. Герасимова, А.А. Величко). М.: Наука. С. 67–70.
- Величко А.А.* 1989. Голоцен как элемент общепланетарного природного процесса // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука. С. 5–12.
- Величко А.А.* (ред.). 2002. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет. Атлас-монография. М.: ГЕОС. 240 с.
- Величко А.А., Гвоздовер М.Д., Григорьев Г.П.* и др. 1981. Авдеево // Археология и палеогеография позднего палеолита Русской равнины. М.: Наука. С. 48–56.
- Величко А.А., Морозова Т.Д.* 1972. Брянская ископаемая почва, ее стратиграфическое значение и природные условия формирования // Лёссы, погребенные почвы и криогенные явления на Русской равнине. М.: Наука. С. 71–114.
- Величко А.А., Грехова Л.В., Губонина З.П.* и др. 1981. Тимоновские стоянки // Археология и палеогеография позднего палеолита Русской равнины. М.: Наука. С. 69–77.
- Величко А.А., Морозова Т.Д.* 1982. Изменения природной среды в позднем плейстоцене по данным изучения лессов, криогенных явлений, ископаемых почв и фауны // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография (под ред. И.П. Герасимова, А.А. Величко). М.: Наука. С. 115–120.
- Величко А.А., Грибченко Ю.Н., Куренкова Е.И., Новенко Е.Ю.* 1999. Геохронология палеолита Восточно-Европейской равнины // Ландшафтно-климатические изменения, животный мир и человек в позднем плейстоцене и голоцене. М.: ИГ РАН. С. 19–51.
- Величко А.А., Кременецкий К.В., Негенданк Й.* и др. 2001. Позднечетвертичная история растительности Костромского Заволжья по данным палинологического изучения донных осадков Галичского озера // Бюл. Комисс. по изуч. четвертич. периода. № 64. С. 5–21.
- Величко А.А., Фаустова М.А., Кононов Ю.М.* 2002. Оледенение // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет. Атлас-монография. Глава 1. М.: ГЕОС. С. 13–21.
- Величко А.А., Дренова А.Н., Климанов В.А., Кременецкий К.К.* 2002. Изменение климата в Восточной Европе и в Сибири на рубеже позднеледниковья и голоцена // Пути эволюционной географии (итоги и перспективы). М.: ИГ РАН. С. 186–207.
- Верещагин Н.К.* 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Наука. 704 с.
- Верещагин Н.К.* 1971. Пещерный лев и его история в Голарктике и в пределах СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 49. Л. С. 123–199.
- Верещагин Н.К.* 1982. Кизеловская пещера — ловушка зверей на Среднем Урале // Мамонтовая фауна Азиатской части СССР. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 111. С. 37–44.
- Верещагин Н.К.* 1985. Происхождение и история волка // Волк. М. С. 11–20.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1980а. Млекопитающие предгорного северного Крыма в эпоху палеолита // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 93. Л. С. 26–49.

- Верецагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1980б. Остатки млекопитающих в восточной галерее пещеры Кударо 1 // Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М. С. 51–62.
- Верецагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1980в. Остатки млекопитающих в восточной галерее пещеры Кударо 3 // Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М. С. 63–89.
- Верецагин Н.К., Барышников Г.Ф.* 1985. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 131. С. 3–38.
- Вишняцкий Л.Б.* 2006. Культурная динамика в середине позднего плейстоцена и переход к верхнему палеолиту. Автореф. дис. ... д. ист. н. СПб. 48 с.
- Вознячук Л.Н., Вальчик М.А.* 1987. Морфология, строение и история развития долины Немана в неоплейстоцене и голоцене. Минск: Наука и техника. 208 с.
- Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А.* 1989. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. АН СССР. Т. 309. № 5. С. 1234–1238.
- Гвоздовер М.Д.* 2001. Зооархеология верхнепалеолитической стоянки Авдеево (предварительное сообщение) // Мамонт и его окружение. 200 лет изучения. М.: ГЕОС. С. 335–345.
- Гей В.П., Плешивцева Е.С., Ауслендер В.Г.* 2000. Стратиграфия // Проблемы стратиграфии четвертичных отложений и краевые ледниковые образования Вологодского региона (северо-запад России). М.: ГЕОС. С. 31–64.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б.* и др. 1967. Млекопитающие Советского Союза. Т. 1. Ч. 2. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа. 1004 с.
- Герасименко Н.П.* 1988. Палеоэкотоны Киевского района Днепра — поздний кайнозой. ВИНТИ. 1646-В88. М.
- Герасименко Н.П.* 2004. Развитие зональных экосистем Украины в четвертичном периоде. Автореф. дис. ... канд. геогр. н. Киев. 41 с.
- Герасимов И.П., Величко А.А.* 1984. Комплексные палеогеографические атласы-монографии для антропогена и их прогностическое значение // 27-й МКК. Секц. С. 03. Доклады. Четвертичная геология и геоморфология. М.: Наука. Т. 3. С. 57–67.
- Гричук В.П.* 1965. Палеогеография Северной Европы в позднем плейстоцене. Последний европейский ледниковый покров. М.: Наука. С. 166–199.
- Гричук В.П.* 1982. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. М.: Наука. С. 92–109.
- Гричук В.П.* 1989. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука. 182 с.
- Гричук В.П.* 2002. Растительность позднего плейстоцена. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен — элементы прогноза. Атлас-монография. Вып. 2. Общая палеогеография. М.: ГЕОС. С. 64–88.
- Гричук В.П., Заклинская Е.Д.* 1948. Анализ ископаемых пыльцы и спор и использование этих данных в палеогеографии. М.: Географгиз. 240 с.
- Гричук В.П., Мальгина Е. А., Монозон М.Х.* 1969. Палеоботаническая характеристика основных разрезов // Последний ледниковый покров на северо-западе Европейской части СССР. М.: Наука. С. 71–106.
- Гричук В.П., Монозон М.М., Гричук М.П.* 1972. Основные этапы растительности юго-

- запада Русской равнины в позднем плейстоцене // Палинология плейстоцена. М.: Наука. С. 9–55.
- Громов И.М. 1981. Грызуны // Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука. С. 75–217.
- Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. 1965. Наземные беличьи (Marmotinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 2. М.: Наука. 466 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны // Определители по фауне России, издаваемые Зоол. ин-том РАН. СПб. Вып. 167. 522 с.
- Громова В.И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Vojanus) в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 2. Вып. 2–3.
- Громова В.И. 1949. История лошадей (род *Equus*) в Старом свете, т. I, II // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 17. Вып. 4. М.-Л. 374 с.
- Громова В.И. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука. 144 с.
- Губонина З.П. 1969. Растительный покров в позднем плейстоцене // Лёсс – перигляциал – палеолит на территории Средней и Восточной Европы (под ред. Герасимова И.П.). Париж. 745 с.
- Гуреев А.А. 1964. Зайцеобразные (Lagomorpha) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10. Л.: Наука. 275 с.
- Гуреев А.А. 1981. Зайцеобразные (Lagomorpha) // Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука. С. 60–74.
- Данилкин А.А. 1992. Арел // Европейская и сибирская косули. М.: Наука. С. 64–85.
- Деятова Э.И. 1969. Развитие поздне- и послеледниковой растительности в районе Иксинской депрессии и некоторые вопросы палеогеографии голоцена Архангельской области // Голоцен. М.: Наука. С. 152–165.
- Деятова Э.И. 1982. Природная среда позднего плейстоцена и ее влияние на расселение человека в северодвинском бассейне и в Карелии. Петрозаводск: Карелия. 155 с.
- Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет. 2002. Вып. 2. / Под ред. А.А. Величко. М.: ГЕОС. 232 с.
- Елина Г.А., Арсланов Х.А., Климанов В.А., Усова Л.И. 1995. Растительность и климатология голоцена Лавозерской равнины Кольского полуострова (по спорово-пыльцевым диаграммам бугристо-топяного болота // Ботан. журн. Т. 80. № 3. С. 1–16.
- Еловичева Я.К. 1985. Условия накопления карбонатных отложений голоцена Архангельской области // Озерные карбонаты нечерноземной зоны СССР. Межвуз. сб. науч. тр. Перм. политехн. ин-т. С. 69–78.
- Ербаева М.А. 1988. Пищухи кайнозоя. М.: Наука. 224 с.
- Ерохин Н.Г., Чаиркин С.Е. 1995. Пещера Лобинская пещера — положение, стратиграфия, хронология // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург. С. 3–16.
- Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–12.
- Жирнов Л.В., Бекенов А.Б., Грачев Ю.А. 1998. Абиотические или погодно-климатические факторы // Сайгак. Филогения, систематика, экология, охрана и использование (под ред. В.Е. Соколова, Л.В. Жирнова). М.: РАН. С. 233–240.
- Жуйкова И.А. 2002. Соответствие субрецентных поверхностных проб составу растительности Вятско-Камского региона // Методические аспекты палинологии. Материалы X палинологической конференции ИГиРГИ. С. 82–84.

- Загороднюк И.В. 1993. Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестн. зоол. № 6. С. 37-47.
- Зеликсон Э.М. 1994. К характеристике растительности Европы в аллерёде // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15000 лет. М.: ИГ РАН. С. 113-125.
- Зерницкая В.П., Жуховицкая А.Л., Власов Б.П., Курзо Б.В. 2001. Озеро Долгое (седиментогенез, стратиграфия донных отложений и этапы развития). Минск. 82 с.
- Зименков О.И., Вальчик М.А. 1989. Геохронология и палеогеография аллерёда на территории Белоруссии // Четвертичный период. Стратиграфия. М.: Наука. С. 104-115.
- Исаева-Петрова Л.С. 1979. О возможности палинологического исследования черноземных почв. // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 1. С. 80-87.
- Клейменова Г.И., Вишневская М., Латышева Н.М. 1984. История развития Арконской депрессии Балтийского моря в послеледниковое время // Вестник ЛГУ. Вып. 18. С. 45-56.
- Климанов В.А. 1989. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука. С. 29-33.
- Климанов В.А. 2002. Изменение климата Северной Евразии в позднеледниковье и голоцене и его естественное развитие // Пути эволюционной географии (итоги и перспективы). М.: ИГ РАН. С. 240-252.
- Кожаринов А.В. 1994. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене. Автореф. дис... докт. геогр. н. М. 47 с.
- Кондратене О.П., Чеботарева Н.С., Девириц А.Л., Добкина Э.И. 1965. Межстадиальные отложения южной Литвы // Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена (по радиоуглеродным данным). М.: Наука. С. 42-51.
- Корниец Н.Л., Гладких М.И., Зеликсон Э.М. и др. 1981. Межирич // Археология и палеогеография позднего палеолита Русской равнины. М.: Наука. С. 106-119.
- Короткевич С.А., Данилкин А.А. 1992. Филогения, эволюция, систематика // Европейская и сибирская косули. М.: Наука. С. 8-21.
- Косинцев П.А. 2003а. Позднеплейстоценовые и голоценовые крупные млекопитающие Урала // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. С. 55-72.
- Косинцев П.А. 2003б. Находки гигантского оленя (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) в голоцене Урала // Доклады РАН. Т. 390. С. 278-279.
- Косинцев П.А., Бачура О.П., Сериков Ю.Б., Орлова Л.А. 2005. Крупные млекопитающие севера Среднего Зауралья в конце позднего неоплейстоцена // Квартер-2005. Сыктывкар. С. 203-205.
- Косинцев П.А., Воробьев А.А. 2001. Биология большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Hein.) на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М. С. 266-278.
- Косинцев П.А., Воробьев А.А., Орлова Л.А. 2003. Абсолютные даты по ископаемым медведям (род *Ursus*) Среднего Урала // Териофауна России и сопредельных территорий. Мат-лы Межд. совещ. М. С. 174-175.
- Котлукова И.В. 1972. Краевые отложения центральной части Валдайской возвышенности и их перигляциальных частей. Краевые образования материковых оледенений. М.: Наука. С. 225-232.
- Кошечкин Б.И., Девятова Э.И., Каган Л.Я., Пуннинг Я.М. 1977. Послеледниковые морские трансгрессии в Онежском Беломорье // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода севера Европейской части СССР. Петрозаводск. С. 5-16.



- Кравцов А.Е., Лозовский В.М., Спиридонова Е.А. 1994. Материалы к обоснованию возраста стоянки Черная 1 // Древности Оки. Тр. Гос. Историч. музея. М. С. 117–132.
- Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Материалы симпоз. Владивосток. С. 12–30.
- Кременецкий К.В. 1997. Природная обстановка голоцена на нижнем Дону и в Калмыкии // Тр. Гос. Историч. музея. Вып. 97. С. 30–45.
- Кременецкий К.В., Беттер Т.Б., Климанов В.А., Тарасов А.Г., Юнге Ф. 1998. История растительности и климата Бузулукского бора в позднеледниковье и голоцене и ее палеогеографическое значение // Изв. РАН. Сер. Геогр. № 4. С. 60–73.
- Кузьмина И.Е. 1980. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь верхнего Дона. Млекопитающие Восточной Европы в антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 93. С. 91–118.
- Кузьмина И.Е. 1989. Сравнительная морфо-экологическая характеристика лошадей Северной Евразии в антропогене. Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 198. С. 83–102.
- Кузьмина И.Е. 1997. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 273. 224 с.
- Кузьмина Е.А., Смирнов Н.Г., Коурова Т.П. 2001. Фауны грызунов Южного Зауралья в позднем плейстоцене – голоцене // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург. С. 121–127.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 7. С. 839–851.
- Лаврушин Ю.А., Спиридонова Е.А. 1998. Геолого-палеоэкологические события и обстановки позднего плейстоцена в районе палеолитического поселения Сунгирь // Позднепалеолитическое поселение Сунгирь. М.: Научный мир. С. 189–218.
- Леонова Н.Б., Несмеянов С.А., Виноградова Е.А., Вогйкова О.А., Гвоздовер М.Д., Миньков Е.В., Спиридонова Е.А., Сычева С.А. 2006. Палеоэкология равнинного палеолита. М.: Научный мир. 340 с.
- Лийва А., Ильвес Э., Пуннинг Я.-М. 1966. Список радиоуглеродных дат Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР // Сер. биол. н. № 1. С. 112–121.
- Лисицин Н.Ф., Праслов Н.Д., Свеженцев Ю.С., Сеницын А.А., Сулержицкий Л.Д. 1997. Радиоуглеродная хронология палеолитического периода Восточной Европы и Северной Азии. 143 с.
- Малыгин В.М., Пантелейчик Сантуш Луиш Т.М. 1996. Морфологические критерии определения голотипов таксонов видов обыкновенных полевок (*Microtus*, Rodentia, Mammalia) // Докл. РАН. Т. 348. № 2. С. 282–286.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. 1965. Четвертичный период. М.: Изд-во МГУ. Т. 1. 371 с.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. 1965. Четвертичный период. М.: Изд-во МГУ. Т. 2. 435 с.
- Марков К.К. 1986. Палеогеография и новейшие отложения. Избранные труды. М.: Наука. 279 с.
- Маркова А.К. 1982а. Териофауна позднего валдая // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография (под ред. И.П. Герасимова, А.А. Величко). М.: Наука. С. 51–62.
- Маркова А.К. 1982б. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука. 182 с.

- Маркова А.К. 1998. Зоогеография мелких млекопитающих Русской равнины в новейшее время. Диссертация в виде научного доклада на соиск. уч. степени доктора геогр. наук. М. 75 с.
- Маркова А.К. 2000. Позднеплейстоценовые и голоценовые фауны мелких млекопитающих из местонахождений Верхнего Дона // Изв. РАН. Сер. Геогр. № 2. С. 84–89.
- Маркова А.К. 2004. Плейстоценовые фауны млекопитающих Восточной Европы // География, общество, окружающая среда. Т. 1. Структура, динамика и эволюция природных геосистем. М.: Городец. С. 583–598.
- Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю., Китаев Л.М. 2002. Природа Русской равнины во время брянского потепления (33–24 тыс. лет назад) // Изв. РАН. Сер. геогр. № 4. С. 45–57.
- Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. 2002. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24–18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Докл. РАН. Т. 386. № 5. С. 681–685.
- Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. 2003. Экосистемы Восточной Европы в эпоху оптимума атлантического потепления голоцена по флористическим и териологическим данным // Докл. РАН. Т. 391. № 4. С. 545–549.
- Маркова Е.А. 2002. Многомерный статистический анализ одонтологических признаков видов-двойников обыкновенных полевок из Уральского региона (на примере *M1*) // Биота горных территорий: история и современное состояние. Екатеринбург. С. 112–120.
- Межжерин С.В. 1991. Видовая самостоятельность *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоол. № 6. С. 34–40.
- Межжерин С.В., Загороднюк И.В. 1989. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоол. № 4. С. 55–59.
- Межжерин С.В., Зыков А.Е. 1991. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus s. lato* (Muridae, Rodentia) // Цитология и генетика. Т. 25. № 4. С. 51–59.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д. 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Докл. АН СССР. Т. 188. № 6. С. 1411–1414.
- Моносзон М.Х. 1985. Флора маревых в плейстоценовых отложениях Европейской территории // Палинология четвертичного периода. М.: Наука. С. 45–67.
- Морозова Т.Д., Нечаев В.П. 2002. Валдайская перигляциальная зона Восточно-Европейской равнины как область древнего холодного почвообразования // Пути эволюционной географии (итоги и перспективы). М.: ИГ РАН. С. 93–107.
- Насимович А.А. 1955. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Наука. 402 с.
- Нейштадт М.И., Хотинский Н.А., Девирц А.Л. 1965. Озеро Сомино (Ярославская область) // Палеогеография и геохронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. М.: Наука. С. 91–97.
- Нейштадт М.И., Хотинский Н.А., Девирц А.Л. 1965. Болото Мелехово (Ярославская область) // Палеогеография и геохронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. М.: Наука. С. 97–99.
- Немкова Н.К. 1978. Стратиграфия поздне- и послеледниковых отложений Предуралья // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа. С. 4–46.

- Никифорова Л.Д. 1978. Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги северо-востока Европейской части СССР // Ботан. журн. Т. 63. № 8. С. 868–885.
- Никонов А.А., Пахомов М.М., Черкинский А.Е., Чичагова О.А. 1993. К палеогеографии Керченского полуострова в голоцене и конце позднего плейстоцена // Докл. РАН. Т. 328. № 2. С. 221–225.
- Олдендерфер М.С., Блэшфилд Р.К. 1989. Кластерный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. С. 39–214.
- Ошибкина С.В. 2000. Доместикация и использование собаки в мезолите. // Исторический ежегодник. Омск. С. 148–155.
- Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. 1982. / Ред. И.П. Герасимов, А.А.Величко. М.: Наука. 156 с.
- Панин А.В., Малаева Е.М., Голосов В.Н. и др. 1998. Геолого-геоморфологическое строение и голоценовая история развития Берестовской балки (Ростовская область) // Геоморфология. № 4. С. 70–85.
- Панин А.В., Сидорчук А.Ю., Баслеров С.В. и др. 2001. Основные этапы истории речных долин центра Русской равнины в позднем валдае и голоцене: результаты исследований в среднем течении р. Сейм // Геоморфология. № 2. С. 19–34.
- Пахомова О.М. 2004. История растительности Вятско-Камского Приуралья в позднем плейстоцене и голоцене (по материалам спорово-пыльцевого анализа): Дис. ... канд. геогр. н. М. 115 с.
- Пашкевич Г.А. 1977. Палинологическое исследование разреза стоянки Кормань IV // Многослойная палеолитическая стоянка Кормань IV. М.: Наука. С. 105–112.
- Пашкевич Г.А. 1987. Палинологическая характеристика отложений многослойной стоянки Молодово V // Многослойная палеолитическая стоянка Молодово V. Люди каменного века. М.: Наука. С. 141–152.
- Пидопличко И.Г. 1954. О ледниковом периоде. Киев: Наукова думка.
- Пономарев Д.В. 2001. Крупные млекопитающие Европейского Северо-Востока в позднем плейстоцене и голоцене. Сыктывкар: Коми Научный центр УрО РАН. 48 с.
- Праслов Н.Д., Левковская Г.М., Кулькова Т.Ф. 1977. Условия залегания культурного слоя Гмелинской позднелепелитической стоянки в Костенках // Палеоэкология древнего человека. М.: Наука. С. 84–95.
- Прокашев А.М., Жуйкова И.А., Пахомов М.М. 2003. История почвенно-растительного покрова Вятско-Камского края в послелепелитовье. Киров. 142 с.
- Пузаченко А.Ю. 2005. Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей *Nannospalax* Palmer, 1903 (Rodentia) // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 306. С. 142–179.
- Пузаченко Ю.Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Изд. центр «Академия». 416 с.
- Радиоуглеродная хронология палеолита Восточной Европы и Северной Азии. Проблемы и перспективы (под ред. А.А. Сеницына и Н.Д. Праслова). СПб. 1997.
- Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. 1993. / Под ред. А.А. Величко. М.: Наука. Вып. 1. 102 с.
- Раменский Л.Г. 1924. Основные закономерности растительного покрова и методы его изучения // Вестник опытного дела Средне-Черноземной области. Воронеж. С. 37–73.
- Рековец Л.И. 1985. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наукова думка. 168 с.

- Рековец Л.И., Топачевский В.И. 1988. Зайцеобразные (Lagomorpha, Mammalia) Межирической позднепалеолитической фауны // Палеонтол. сб. № 25. Львов. С. 56–60.
- Саблин М.В. 2001. Новые данные о составе фауны крупных млекопитающих центра Русской равнины в позднем вюрме, динамика относительной численности ряда видов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М. С. 262–265.
- Савина С.С., Хотинский Н.Г. 1985. Палеоклиматические схемы территории СССР в борейальном, атлантическом и суббореальном периодах голоцена // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. № 4. С. 18–33.
- Санько А.А. 1987. Неоплейстоцен северо-востока Белоруссии и сопредельных территорий. Минск: Наука и техника. 176 с.
- Семеново Л.Т., Алешиинская З.В., Арсланов Х.А. и др. 1981. Опорный разрез верхнего плейстоцена у фабрики Первое Мая Дмитровского района Московской области (отложения древнего Татищевского озера) // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии верхнего плиоцена и плейстоцена центральных районов Европейской части СССР. М.: Геол. фонд РСФСР. С. 121–136.
- Семенова Л.Р., Савельева Л.А., Арсланов Х.А. и др. 2002. Стратотип голоценовых отложений на Кольском полуострове (г. Апатиты) // Мат-лы 3-го Всеросс. совещ. по изучению четвертичного периода. Смоленск. Изд-во Ойкумена. С. 62–63.
- Серебрянная Т.А. 1972. Палеофитологическая характеристика лёссов из разреза у пос. Карачиж в районе г. Брянска // Палинология плейстоцена. М.: Наука. С. 55–72.
- Серебрянная Т.А. 1978. Развитие растительности Среднерусской возвышенности в голоцене: Дис. ... канд. геогр. н. М. 190 с.
- Серигов Ю.В., Кузьмина И.Е. 1985. Мезолитическая Кокшаровско-Юрьинская стоянка в Среднем Зауралье // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 131. С. 89–92.
- Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. 2005. Реконструкция растительного покрова Русской равнины во второй половине позднего неоплейстоцена и среднего голоцена // Биосфера – экосистема – биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. М.: Наука. С. 404–430.
- Синицын А.А., Свеженцев Ю.С., Праслов Н.Д., Сулержицкий Л.Д., Лисицын Н.Ф. 1997. Радиоуглеродная хронология палеолита Восточной Европы и Северной Азии. СПб: Институт истории материальной культуры РАН. 142 с.
- Смирнов Н.Г. 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука. 64 с.
- Смирнов Н.Г. 1995. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург: Екатеринбург. С. 24–57.
- Смирнов Н.Г. 1996. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Екатеринбург. С. 39–83.
- Смирнов Н.Г. 1999. Новое в четвертичной палеотериологии Европейского Северо-Востока // Геология и минеральные ресурсы Европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. Т. 2. Сыктывкар. С. 286–288.
- Смирнов Н.Г. 2001. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение. 200 лет изучения. М.: ГЕОС. С. 209–219.



- Смирнов Н.Г. 2002. Скорость морфологических изменений в популяциях как одна из характеристик хронологической структуры эволюционного процесса // Популяция, сообщество, эволюция. V Всерос. Популяционный семинар. Казань: Новое знание. Ч. 2. С. 190–210.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И., Ольшванг В.Н., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 243 с.
- Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. 1997. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Рифей. С. 60–90.
- Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. 1999. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УрО РАН. С. 68–77.
- Спиридонова Е.А. 1991. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене – голоцене. М.: Наука. 221 с.
- Спиридонова Е.А. 2002. Палинологическое обследование возраста отложений стратиграфической колонки стоянки Костенки 14 (Маркина гора) // Костенки в контексте палеолита Евразии. СПб. С. 237–247.
- Судакова Н.Г., Ренгартен Н.В., Базилевская Л.И., Глушанкова Н.И., Болиховская Н.С. 1997. Надморенная толща. Долина верхней Оки // Разрезы отложений ледниковых районов центра Русской равнины. М.: МГУ. С. 160–165.
- Сулержский Л.Д. 1997. Черты радиоуглеродной хронологии мамонтов Сибири и севера Восточной Европы (как субстрат для расселения человека) // Человек заселяет планету Земля. М. С. 184–202.
- Сурова Т.Г., Кренке А.Н. 1992. К истории растительности и изменений климата Воронежской области в голоцене // Материалы метеорологических исследований. № 15: Проблемы климата. М. С. 100–110.
- Тарасов П.Е. 2000. Реконструкции климата и растительности Северной Евразии позднего плейстоцена по палинологическим данным // Проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена. М.: Изд-во МГУ. С. 70–97.
- Тетерина А.А. 2003. История мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург. С. 147–157.
- Титов В.С. Некоторые проблемы возникновения и распространения производящих форм хозяйства в Юго-Восточной Европе и на юге Средней Азии // Краткие сообщения института археологии АН СССР. Вып. 180. С. 71–78.
- Тихонов А.Н. 1994. Pleistocene musk ox (*Ovibos pallantis*) of the Urals and Western Siberia // Тр. Зоол. ин-та РАН. Л. Т. 256. С. 92–110.
- Топачевский В.А., Емельянов Г.И., Рековец Л.И., Крахмальная Т.В. 2000. Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины // Экологія та ноосферологія. Т. 9. № 1–2. С. 25–34.
- Удра И.Ф. 1988. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова думка. 200 с.
- Украинцева В.В. 1991. О причинах вымирания мамонтов и сопутствующей фауны // Палеотериологические исследования фауны СССР (под ред. Г.Ф. Барышникова и И.Е. Кузьминой). Тр. Зоол. ин-та РАН. Л. Т. 238. С. 167–184.

- Фадеева Т.В. 2003. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург. С. 133–146.
- Фаустова М.А. 1994. Дегляциация и типы ледникового рельефа на территории европейской части СССР // Палеогеографическая основа современных ландшафтов. М.: Наука. С. 30–40.
- Федорова Р.В. 1976. Природные ландшафты голоцена и их изменения под влиянием деятельности человека. История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С.132–146.
- Флеров К.К. 1951. Кабарги и олени // Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л. Т. 1, 2. 256 с.
- Флеров К.К. 1979. Систематика и эволюция // Зубр. М. С. 9–127.
- Флинт В.Е., Чугунов У.Д., Смирин В.М. 1970. Млекопитающие СССР. М.: Мысль. 437 с.
- Хмелев К.Ф. 1979. История растительного покрова Центрального Черноземья в голоцене // Биол. н. № 1. С. 57–66.
- Хотинский Н.Г. 1977. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 198 с.
- Хотинский Н.Г., Безусько Л.Г., Черкинский А.Е. 1994. Изменение растительности центральных и западных районов Русской равнины // Палеогеографическая основа современных ландшафтов. М.: Наука. С. 111–118.
- Хотинский Н.А., Климанов В.А. 2002. Растительность голоцена. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: Поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза. Атлас-монография. Вып.2: Общая палеогеография. М.: ГЕОС. С. 89–104.
- Цалкин В.И. 1966. Древнее животноводство племен Восточной Европы и Средней Азии. М.: Наука. 60 с.
- Чеботарева Н.С., Макарычева И.А. 1974. Последнее оледенение Европы и его геохронология. М.: Наука. 254 с.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Чупина Л.Н. 1970. Спорово-пыльцевые спектры современных отложений Восточного Казахстана // Вопросы географии Казахстана. Вып. 15. Изд-во АН Казахской ССР. С. 139–150.
- Шаландина В.Т. 1985. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры хвойных лесов Марийской АССР // Ботан. жур. Т. 71. № 2. С. 215–222.
- Шварц Е.А., Пушкарев С.В., Кревер М.П., Островский М.А. 1996. География видового богатства млекопитающих Северной Евразии (на примере территории бывшего СССР) // Докл. РАН. Т. 346. № 5. С.682–686.
- Шер А.В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 310 с.
- Шер А.В. 1997. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становление современных экосистем // Криосфера Земли. Т 1. №. 1. С. 21–29.
- Шнирельман В.А. 1980. Происхождение скотоводства. М.: Наука. 334 с
- Шнирельман В.А. 1989. Возникновение производящего хозяйства. М.: Наука. 444 с.
- Шовкопляс И.Г., Корниец Н.Л., Пашикевич Г.А. 1981. Добраничевская стоянка // Археология и палеогеография позднего палеолита Русской равнины. М.: Наука. С. 97–106.
- Яковлев А.Г. 2003. Микрорепертуарные исследования неоплейстоцена и голоцена Южного Предуралья и западного макросклона Южного Урала // Четвертичная

- палеозоология на Урале. Екатеринбург. С. 116–122.
- Якушко О.Ф., Рачевский А.Н., Жухлицкая А.Л. и др. 1992. История озер севера Восточно-Европейской равнины // История озер Белоруссии. СПб.: Наука. С. 144–168.
- Aaris-Sørensen K. 2001. The Danish fauna throughout 20,000 years from Mammoth steppe to cultural steppe – a guide to an exhibition about the changeability of nature. Zool. Museum University of Copenhagen. 44 pp.
- Aaris-Sørensen K., Liljegren R. 2004. Late Pleistocene remains of giant deer (*Megaloceros giganteus* Blumenbach) in Scandinavia: chronology and environment // *Boreas*. Vol. 33. P. 61–73.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. 2005. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae) // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 244. P. 11–29.
- Adams J.M., Faure H. 1997. Preliminary Vegetation Maps of the World since the Last Glacial Maximum: An Aid to Archaeological Understandin // *Journal of Archaeological Science*. Vol. 24. P. 623–647.
- Aldhouse-Green S., Pettitt P. 1988. Paviland Cave: contextualizing the «Red Lady» // *Antiquity*. Vol. 72. P. 756–772.
- Altuna J. 1994. Los macromamíferos durante el Solutrense en la Península Iberica // *Ferredes*. No. 1. P. 47–55.
- Altuna J. 1999. Mammal changes between the Dryas and the Holocene in Northern Spain // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna. Modern aspects of research* (ed. N. Benecke). *Archaeologie in Eurasien*. Vol. 6 P. 1–8.
- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M., Bigler M.P., Biscaye B., Caillon N., Chappellaz J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Flückiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Grönvold K., Gundestrup N.S., Hansson M., Hube, C., Hvidberg C.S., Johnsen S.J., Jonsel U., Jouze J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmott V., Mille H., Motoyam H., Narita H., Pop T., Rasmussen S.O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffense J. P., Stocke T., Sveinbjörnsdóttir A.E., Svensso A., Takat M., Tison J.-L., Thorsteinsson Th., Watanab O., Wilhelms F., White J.W.C. et al. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period // *Nature*. Vol. 43. P. 147–151.
- Andree I. 1933. Über diluviale Moschusochsen // *Abh. a.d. Westfal. Provinzial-Museum f. Nafurk*. Vol. 4. P. 5–34.
- Andrieu V., Hung C.C., Connell M.O., Paus A. 1993. Lateglacial vegetation and environment in Ireland: first results from four western sites // *Quaternary Science Review*. Vol. 12. P. 681–705.
- Anisimov O.A., Nelson F.E. 1996. Permafrost distribution in the northern hemisphere under scenarios of climatic change // *Global and Planetary Change*. Vol. 14. P. 59–72.
- Azzaroli A. 1990. The genus *Equus* in Europe // *European Neogene Mammal Chronology*, N.-Y. P. 339–356.
- Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene-Holocene. 1992. Budapest – Stuttgart. 153 p. + 79 maps.
- Bachura O.P., Podoprigrora I.N., Bobkovskaya N.E. 2003. Morphology of genuine horses (*Equus* (*Equus*) p. s.) Ural in Late Pleistocene // *European Mammology 2003: 4th Europ. Congr. of Mammology, Brno, Czech Republic, July 27 – Aug. 1, 2003: Progr. and Abstr.* (Ed. by M. Macholan et al.). Brno. P. 54.
- Bakels C.C. 1995. Late Glacial and Holocene pollen diagrams Maizy-Cuiry and Bazoches // *Neogene and Quaternary geology of North-West Europe*. Vol. 52. P. 223–234.

- Bard E., Hamelin B., Fairbanks R.G.* 1990. U-Th ages obtained by mass spectrometry in corals from Barbados: sea level during the past 130,000 years // *Nature*. Vol. 346. P. 456–458.
- Barnosky A. D., Koch P.L., Feranec R.S., Wing S.L., Shabel A.B.* 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents // *Science*. Vol. 306. P. 70–75
- Bartosiewicz L.* 1999. The emergence of Holocene faunas in the Carpathian Basin: A review. The Holocene history of the European vertebrate fauna // *Archäologie in Eurasien*. Vol. 6. P. 73–90.
- Baryshnikov G.F.* 1987. The cave bear from the Palaeolithic of the Crimea // *Pleistocene mammals of the Northern Eurasia*. L. P. 38–65.
- Baryshnikov G.F.* 1999. Chronological and geographical variability of *Crocota spelaea* (Carnivora, Hyenidae) from the Pleistocene of Russia // *Mammoths and the Mammoth Fauna*. Deinsea. Vol. 6. P. 155–173.
- Baryshnikov G.F., Markova A.K.* 1992. Main mammal assemblages between 24,000 and 12,000 yr BP // *Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere (Late Pleistocene – Holocene)*. B. Frenzel, M. Pechi, A. Velichko (Eds.). Budapest – Stuttgart. P. 127–129, map on page 61.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov A.V.* 2002. New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // *Russian J. Theriol.* Vol. 1. No. 2. P. 133–149.
- Benecke N.* 1993. Tierdomesticationen in Europa in vor- und frühgeschichtlicher Zeit-Neue Daten zu einem alten Thema // *Vortrag zur Jahressitzung 1993 der Römisch-Germanischen Kommission*. Bericht der Römisch-Germanischen Kommission. Bd. 74. S. 5–47.
- Benecke N.* 1999. The evolution of the vertebrate fauna in the Crimean mountains from the Late Pleistocene to the mid-Holocene // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna*. Modern aspects of research (ed. N. Benecke). *Archaologie in Eurasien*. Vol. 6. P. 43–57.
- Ber A.* 2000. Pleistocene of north-eastern Poland and neighboring areas against crystalline and sedimentary basement // *Pracy Panstwowego Instytutu Geologicznego*. Warsaw. Vol. 170. 89 pp.
- Berger G.W., Melles M., Banerjee D.* et al. 2004. Luminescence chronology of non-glacial sediments in Changeable Lake, Russian High Arctic, and implications for limited Eurasian ice-sheet extent during the LGM // *Quaternary Science*. Vol. 19. P. 513–523.
- Berglund B.E., Björck S., Lemdahl G.* et al. 1994. Late Weichselian environmental change in southern Sweden and Denmark // *Quaternary Science*. Vol. 9. No. 2. P. 127–132.
- Birks H.* 2000. The importance of plant macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway and Minnesota, USA // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 22. P. 453–473.
- Biryukov V.Y., Faustova M.A., Kaplin A.A., Pavlidis Y.A., Romanov A.E., Velichko A.A.* 1988. The paleogeography of Arctic shelf and coastal zone of Eurasia at time of the last glaciation (18,000 yr. BP) // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*. Vol. 68. P. 117–125.
- Bjorkman L., Feurdean A., Cinthi K.* et al. 2002. Late glacial and early Holocene vegetation development in the Gutaiului Mountains, northwestern Romania // *Quaternary Science Review*. Vol. 21. P. 1039–1059.
- Björck S., Rundgren M., Ingolfsson O., Funder S.* 1997. The Preboreal oscillation around the Nordic Seas: terrestrial and lacustrine responses // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 12. P. 455–465.
- Bodnariuca A., Bouchettea A., Dedoubata J.J.* et al. 2002. Holocene vegetational history of the



- Apuseni Mountains, central Romania // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21. P. 1465–1488.
- Boessneck I.* 1961. Haustierfunde Präkeramisch-Neolithischer Zeit aus Thessalien // *Zeitschrift für Tierzucht und Zuchtungsbiologie*. Bd. 76. H. 1. S. 39–41.
- Bohncke S.J.P.* 1988. Vegetation and Habitation History of the Callanish Areas, Isle of Lewis, Scotland // *The cultural landscape: past, present and future*. Cambridge University Press. P. 445–461.
- Bohncke S.J.P.* 1993. Lateglacial environmental changes in the Netherlands: spatial and temporal patterns // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 12. P. 707–717.
- Bohncke S., Wijmstra L., Van Der Woude J., Sohl H.* 1988. The Late-Glacial infill of three lake successions in the Netherlands: Regional vegetational history in relation to NW European vegetational developments // *Boreas*. Vol. 17. P. 385–402.
- Bohncke S.J.P., Vandenberghe J.* 1991. Paleohydrological Development in the Southern Netherlands During the last 15000 Years // *Temperate Palaeohydrology* (L. Starkel, K.J. Gregory and J.B. Thornes, eds.). Chichester: Wiley and Sons. P. 253–281.
- Bohncke S., Kasse C., Vandenberghe J.* 1995. Climate Induced Environmental Changes During The Vistulian Lateglacial At Zabinko, Poland // *Quaestiones Geographicae*. P. 43–64.
- Bökönyi S.* 1974. History of Domestic Mammals in Central and Eastern Europe. Budapest: Akademiai Kiadó.
- Boone J.L.* 2002. Subsistence strategies and early human population history: an evolutionary ecological perspective // *World Archaeology*. Vol. 34. No. 1. P. 6–25.
- Borgen U.* 1979. Ett fynd av fossil myskoxe I jamtland och nagot om myskoxarnas biologi och historia // *Fauna och flora*. Sver. Vol. 74. No. 1. P. 1–12.
- Bos H.* 1988. Aspects of the Lateglacial – Early Holocene vegetation development in Western Europe. LPP Foundation, Utrecht. LPP contribution series 10. 240 pp.
- Bos J.A.A., Bohncke S.J.P., Kasse C., Vandenberghe J.F.* 2001. Vegetation and climate during the Weichselian Early Glacial and Pleniglacial in the Niederlausitz, eastern Germany-macrofossil and pollen evidence // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 16. P. 269–289.
- Bosirski G.* 1981. Gönnersdorf-Eiszeitjäger am Mittelrhein. Band 2 der Schriftenreihe der Bezirksregierung Koblenz. Koblenz: Rhenania-Verlag. 160 S.
- Bowen D.Q., Phillips F.M., Mc Cabe A.M., Knutz P.C., Sykes G.A.* 2002. New data for the Last Glacial Maximum in Great Britain and Ireland // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21. P. 89–101.
- Bozilova E.* 1975. Changes of vegetation belts in Rila Mountains during Late and Post Glacial time // *Bulletin of geology*. Vol. 19. P. 93–99.
- Burger J., Rosendahl W., Loreille O.* et al. 2004. Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea* // *Molecular phylogenetics and evolution*. Vol. 30. P. 841–849.
- Burroughs W.J.* 2005. Climate change in Prehistory. The end of the Reign of Chaos. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caspers G.* 1997. Die Eem und Weichselzeitliche Hohlform von Grob Todtshorn (Kr. Hamburg; Niedersachsen). Geologische und palynologische Untersuchungen zu Vegetation und Klimaverlauf der letzten Kaltzeit // *Vegetation und Paläoklima der Weichsel-Kaltzeit im nördlichen Mitteleuropa* (Freund, Casper eds.). Schriftenreihe der Deutschen Geologischen Gesellschaft. Bd. 4. S. 7–61.
- Cattell R.B.* 1966. The scree test for the number of factors // *Multivariate Behavioral Research*. Vol. 1. P. 245–276.
- Charles R.* 1996. Back into the north: the radiocarbon evidence for the human recolonisation of

- the north-western Ardennes after the Last Glacial Maximum // *Proceedings of the Prehistoric Society*. Vol. 62. P. 1–17.
- Clements F.E.* 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation // *Carnegie Institution of Washington*. No. 242. 512 pp.
- Clottes J.* 1999. Art between 30,000 and 20,000 yr BP // *Hunters of the Golden Age*. *Analecta Praehistorica Leidensia* 31. Leiden. P. 87–104.
- Clutton-Brock J.* 1981. *Domesticated Animals from Earlier Times*. Austin: University of Texas Press.
- Coard R., Chamberlain A.T.* 1999. The nature and timing of faunal change in the British Isles across the Pleistocene – Holocene transition // *The Holocene*. Vol. 9. No. 3. P. 372–376.
- Collcutt S.N., Currant A.P., Hawkes C.J.* 1981. A further report on the excavations at Sun hole, Cheddar // *Proc. Univ., Bristol Spelaeol. Soc.* Vol. 16. No. 1. P. 21–38.
- Coope G.R., Lemdahl G., Lowe J.J., Walking A.* 1998. Temperature gradients in northern Europe during the Last glacial – Holocene transition (14–9 <sup>14</sup>C kyr BP) interpreted from coleopteran assemblages // *Quaternary Science*. Vol. 13. No. 5. P. 419–433.
- Coope G.R., Lemdahl G.* 1995. Regional differences in the Lateglacial climate of Northern Europe based on coleopteran analysis // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 13. P. 419–433.
- Cordy J.M.* 1974. Etude preliminaire de deux faunes a rongeurs du tardiglaciaire Belge // *Annales de la Societe Geologique de Belgique* Vol. 97. P. 5–9.
- Crégut-Bonoure E.* 1984. The Pleistocene Ovibovinae of Western Europe: temporospatial expansion and paleoecological implications // *Biol. Pap. Univ. Alaska Spec. Rep.* Vol. 4. P. 136–144.
- Currant A., Jacobi R.* 2001. A formal mammalian biostratigraphy for the Late Pleistocene of Britain // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 20. P. 1707–1716.
- Currant A.P.* 1996. Pleistocene vertebrate remains from Little Hoyle // *Green S. Excavations at Little Hoyle (Longburg Bank). Wales in 1984. Studies in the Upper Paleolithic of Britain and Northwest Europe*. BAR International Series 296. P. 113–115.
- Danukalova G.A., Jakovlev A.G., Puchkov et al.* 2002. Upper Pliocene and Pleistocene of the Southern Urals region and its significance for correlation of the Eastern and Western parts of Europe. Ufa. 138 pp.
- David A.I.* 1999. Theriofauna formation in the Late Pleistocene and Holocene on the territory of the Republic of Moldova // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna. Modern aspects of research* (ed. N. Benecke). *Archaeologie in Eurasien*. Vol. 6. P. 59–72.
- Davis S.J.M.* 1987. *The archaeology of animals*. New Haven: Yale University Press.
- Davis B.A.S., Brewer S., Stevenson A.C., Guiot J., Data Contributors.* 2003. The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 22. P. 1701–1716.
- De Beaulieu J.-L., Reille M.* 1984. A long Upper Pleistocene pollen records from Les Echets, near Lyon, France // *Boreas*. Vol. 13. P. 112–113.
- De Beaulieu J.-L., Reille M.* 1992. The last Climatic cycle at la Grande Pile (Vosges, France) a new pollen profile // *Quaternary Science Review*. Vol. 11. P. 431–438.
- De Jong J.* 1995. Alfabetische lijst van Kerkorgels in Friesland. Met stichtingsjaar en bouwer. Geillustreerd. Papier. 8vo. 12 pp.
- Ehlers J., Gibbard P.L.* (Eds.). 2004. *Quaternary Glaciations — Extent and Chronology in Europe*. Vol. 1. Elsevier, Amsterdam.
- Eisenmann V.* 1988. Tentative typology and biostratigraphy of some Middle and Late Pleistocene

- western European horses // *Quaternario*. Vol. 1. No. 2. P. 103–109.
- Eisenmann V.* 1991. Les chevaux quaternaires Europeens (Mammalia, Perissodactyla). Taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie // *Geobios*. Vol. 24. No. 6. P. 747–759.
- Ermolli E., Pasquale G.* 2002. Vegetation of southwestern Italy in the last 28 kyr inferred from pollen analysis of a Tyrrhenian Sea core // *Vegetation History and Archeobotany*. Vol. 11. P. 211–219.
- Eusterhues K., Lechterbeck J., Schneider J., Wolf-Brozio U.* 2002. Late- and Post-Glacial evolution of Lake Steisslingen (I). Sedimentary history, palynological record and inorganic geochemical indicators // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 187. P. 341–371.
- Faunmap.* 1994. A database Documenting Late Quaternary Distributions of Mammal Species in the United States. (Co-Directors and Principal Authors: R.W. Graham and E.L. Lundelius, Jr.). Illinois State Museum Scientific papers. Vol. 25. No. 1 and No. 2. P. 287 and P. 690.
- Faunmap Working Group.* 1996. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations // *Science*. Vol. 272. P. 1601–1606.
- Fladerer F.A.* 1995. Zur Frage des Aussterbens des Höhlenbären in der Steiermark. Südost-Osterreich // II Internationales Höhlenbären-Symposium in Lunz am See, Niederösterreich, Wien. S. 1–3.
- Forsten A.* 1988. The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene // *J. Anim. Breed. Genet.* Vol. 105. P. 161–176.
- Fossitt J.A.* 1996. Late Quaternary vegetation history of the Western Isles of Scotland // *New Phytol.* Vol. 132. P. 171–196.
- Frenzel B., Pechi M., Velichko A.* (Eds.) 1992. Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere (Late Pleistocene – Holocene). Budapest – Stuttgart.
- Gamble C.* 1993. *Timewalkers: the prehistory of global colonization*. London: Penquin.
- Gaston K.J.* 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford: Oxford University Press.
- Gerasimenko N.* 1987. Late Pleistocene vegetation history of Kabazi II. The Middle Paleolithic of Western Crimea // *ERAUL*. Vol. 2. P. 115–143.
- Germonpre M.* 2004. Two cave bear assemblages from Goyet (Chamber A, horizon 1 and 3), Belgium // *Revue de Paléobiologie, Genève*. Vol. 23. No. 2. P. 855–875.
- Germonpre M.* 2004. The Pleniglacial cave bears from Goyet, Belgium taphonomic and palaeobiological characteristics // *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*. T. 74. P. 213–229.
- Germonpre M.* 1997. The Magdalenian upper horizon of Goyet and the late Upper Palaeolithic recolonisation of the Belgian Ardennes // *Bull. de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*. Vol. 67. P. 167–182.
- Gleason H.A.* 1926. The individualistic concept of the plant association // *Readings Ecology* (Kormody E.J., ed.). Englewood Cliffs. Prentice Hall. P. 153–159.
- Goni M.F.S.* 1994. The identification of European Upper Paleolithic Interstadials from cave sequences // *AASP contribution series*. Vol. 29. P. 61–182.
- Gonzalez S., Kutchener A.C., Lister A.M.* 2000. Survival of the Irish elk into the Holocene // *Nature*. Vol. 405. P. 753–754.
- Görner M., Hackethal H.* 1987. *Säugetiere Europas*. Leipzig: Radebeul: Neuman Verlag. 372 S.
- Gozhik J.* 1986. Structures de fente à remplissage primaire sableux du vistulien en pologne et leur emportance paleogéographique // *Biuletyn Peryglacjalny*. Vol. 31. P. 71–105.
- Gozhik P., Matviishina Zh., Gerasimenko N.* et al. 2001. Quaternary stratigraphy. The Ukraine

- Quaternary Explored // The Middle and Upper Pleistocene of the Middle Dnieper Areas and its importance for East-West European correlation. Excursion guid. Kiev. P. 8–12.
- Gozlar T., Balaga K., Arnold M., Tisnerat N.* et al. 1999. Climate-related variations in the composition of the Lateglacial and Early Holocene sediments of Lake Perespilno (eastern Poland) // *Quaternary Science Review*. Vol. 18. P. 899–911.
- Graham R.W.* 1985. Diversity and community structure of the late Pleistocene mammal fauna of North America // *Acta Zool. Fennica*. Vol. 170. P. 181–192.
- Graham R.W.* 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary // *Community ecology* (J. Diamond and T.J. Case, Eds.). New York: Harper and Row. P. 300–313.
- GRIP (Greenland Ice-core Project) Members.* 1993. Climate instability during the last interglacial period recorded in the GRIP ice core // *Nature*. Vol. 364. P. 203–207.
- Grosswald M.G., Hughes T.J.* 2002. The Russian component of an Arctic Ice Sheet during the Last Glacial Maximum // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21. P. 121–146.
- Guitier F., Triganon A., Andrieu-Ponel V., Ponel P., Hébrar J.-P., Nicoud G., De Beaulieu J.-L., Brewer S., Guibal F.* 2005. First evidence of «in-situ» Eemian sediments on the high plateau of Evian (Northern Alps, France): implications for the chronology of the last Glaciation // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 24. P. 35–47.
- Guthrie R.D.* 1990. Late Pleistocene faunal revolution – a new perspective on the extinction debate // L.D. Agenbroad, J.I. Mead, L.W. Nelson (eds.). *Megafauna and man: discovery of America's heartland*. Hot Springs: The Mammoth site of Hot Springs, South Dakota, Inc. (Scientific papers, volume 1). P. 42–53.
- Guthrie R.D.* 1990a. Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of Blue Babe. London // Chicago: University of Chicago Press.
- Hakansson H., Kolstrup E.* 1987. Diatom analysis and vegetational development. Early and middle Holocene developments in Herrestads moss (Scania, South Sweden) // *Lundqua Report*. Vol. 28. P. 1–18.
- Hartman A.A.* 1968. A study of pollen dispersal and sedimentation in the western part of the Netherlands. 49 pp.
- Hayden B., Chisholm B., Schwarcz H.P.* 1987. Fishing and foraging: marine resources in the Upper Palaeolithic of France // O. Soffer (ed.). *The Pleistocene Old World: regional perspectives*. New York/ London: Plenum Press. P. 279–291.
- Heikkila M., Seppä H.A.* 2003. 11,000 yr paleotemperature reconstruction from the southern boreal zone in Finland // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 22. P. 541–554.
- Henriksen M., Mangerud J., Matiouchkov A.* et al. 2003. Lake stratigraphy implies an 80 000 yr delayed melting of buried dead ice in northern Russia // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 18. No. 7. P. 663–679.
- Hilzheimer M.* 1918. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten // *Arch. f. Naturgeschichte*. Abt. A. Bd. 84. H. 6. S. 41–87.
- Hoek W.* 1997. *Paleogeography of Lateglacial Vegetations*. Utrecht/Amsterdam. 147 pp.
- Hoek W.* 1997a. *Atlas to Palaeogeography of Lateglacial Vegetations*. Utrecht/Amsterdam. 165 pp.
- Hoek W., Bohncke S.J.P.* En1997. vironmental and climate changes in the Netherlands during the Lateglacial and Early Holocene // *Paleogeography of Lateglacial Vegetations*. Utrecht/ Amsterdam. P. 113–123.
- Hofreiter M., Serre D., Rohland N., Rabeder G., Nagel D., Conard N., Münzel S., Pääbo S.*



2004. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation // *PNAS*. Vol. 101. No. 35. P. 12963–12968.
- Hofreiter M., Rabeder G., Jaenicke-Després V., Withalm G., Nagel D., Paunovic M., Jambrišić G., Pääbo S. 2004. Evidence for Reproductive Isolation between Cave Bear Populations // *Current Biology*. Vol. 14. P. 40–43.
- Hofreiter M., Capelli C., Krings M., Waits L., Conard N., Münzel S., Rabeder G., Nagel D., Paunovic M., Jambrišić G., Meyer S., Weiss G., Pääbo S. 2002. Ancient DNA analyses Reveal high mitochondrial DNA sequence diversity and parallel morphological evolution of Late Pleistocene Cave Bears // *Molecular Biology and Evolution*. Vol. 19. P. 1244–1250.
- Holliday T.W. 1997. Body proportions in Late Pleistocene Europe and modern human origins // *Journal of Human Evolution*. Vol. 32. P. 423–447.
- Houmark-Nielsen M. 1989. The last interglacial – glacial cycle in Denmark // *Quaternary International*. Vol. 3–4. P. 31–39.
- Housley R.A. 1991. AMS dates from the Late Glacial and early Postglacial in North-west Europe: A review // *The Late Glacial in north-west Europe*. P. 25–39.
- Housley R.A., Gamble C.S., Street M., Pettitt P. 1997. Radiocarbon evidence for the late glacial human recolonisation of Northern Europe // *Proceedings of the Prehistoric Society*. Vol. 63. P. 25–54.
- Hubberten H.W., Andreev A., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Jakobsson M., Kuzmina S., Larsen E., Lunkka J.P., Lyså A., Mangerud J., Möller P., Saarnisto M., Schirmer L., Sher A.V., Siegert C., Siegert M.J., Svendsen J.I. 2004. The periglacial climate and environment in northern Eurasia during the Last Glaciation // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 23. No. 11-1. P. 1333–1357.
- Hufthammer A. 2001. The Weichselian vertebrate fauna of Norway // *Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution*. (Eds. Lorenzo Rook and Danilo Torre). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. Vol. 40. No. 2. P. 201–208.
- Huijzer A., Isarin R. 1997. The reconstruction of past climates using multi-proxy evidence; an example of the Weichselian Pleniglacial in north-west and central Europe // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 16. P. 513–533.
- Huijzer A., Vandenbergh J. 1998. Climatic reconstruction of the Weichselian Pleniglacial in north-western and central Europe // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 13. P. 391–417.
- Isarin R. 1997. Permafrost distribution and temperatures in Europe during the Younger Dryas // *Permafrost and Periglacial Processes*. Vol. 8. No. 3. P. 313–333.
- Isarin R., Bohncke S.J.P. 1999. Mean July temperature during the Younger Dryas in Northwestern and Central Europe as inferred from climate indicator plant species // *Quaternary Research*. Vol. 51. P. 158–173.
- Isarin R.F.B., Renssen H., Koster E.A. 1997. Surface wind climate during the Younger Dryas in Europe as inferred from aeolian records and model simulations // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 134. P. 127–148.
- James F.C., McCulloch Ch.E. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematic: panacea or Pandora's box // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 21. P. 129–166.
- Kahlke R.-D. 1994. Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozanen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Grossaufer) // *Abh. der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*. Frankfurt am Main. Nr. 546. 164 S.
- Kasse C. 1997. Cold-climate aeolian sand sheet formation in North-western Europe (c. 14–12.4 ka); a response to permafrost degradation and increased aridity // *Permafrost and Peri-*

glacial Processes. Vol. 8. P. 295–311.

*Kasse C., Bohnke S.J.P.* 1992. Weichselian Upper Pleniglacial Aeolian and Ice cored Morphology in the Southern Netherlands (Noord-Brabant, Croote Peel) // *Permafrost and Periglacial Processes*. Vol. 3. P. 327–342.

*Kasse C., Huijzer A.S., Krzyszkowski D., Bochncke S.J.P., Coope G.R.* 1998. Weichselian Late Pleniglacial and Late Glacial depositional environments, Coleoptera and periglacial records from Central Poland (Belchatow) // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 13. P. 455–469.

*Kiel F.-R.A.* 1987. Geobotanische Untersuchungen bei Bad Oldesloe // *Berliner Geographische Studien*. Bd. 23. S. 19–54.

*Kolstrup E.* 1980. Climate and stratigraphy in Northern Europe between 30.000 B.P. and 13.000 B.P., with special reference to the Netherlands // *Publicaties van het Fysisch Geografisch en Bodemkundig Laboratorium van de Universiteit van Amsterdam*. Vol. 31. 240 pp.

*Kolstrup E.* 1983. Cover sands in Southern Jutland (Denmark) // *Permafrost*. Fourth International Conference. National Academy Press. Washington. P. 639–644.

*Kolstrup E., Grün K., Mejdanl V., Packman S., Wintle A.* 1990. Stratigraphy and termoluminescence dating of Late Glacial cover sand in Denmark // *Quaternary Science*. Vol. 5. No. 3. P. 207–224.

*Kortfunke C.* 1992. Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des Donaumooses und seiner Umgebung. Berlin–Stuttgart. 377 S.

*Koster E.A.* 2005. Recent advances in luminescence dating of Late Pleistocene (cold climate) aeolian sand and loess deposits in Western Europe // *Permafrost and Periglacial Processes*. Vol. 16. P. 131–143.

*Kowalski K.* 2001. Pleistocene rodents of Europe // *Folia Quaternaria*. Vol. 72. Krakow. 389 pp.

*Kozarski S.* 1993. Late Plenivistulian deglaciation and expansion of the periglacial zone in NW Poland // *Geologie en Mijnbouw*. Vol. 72. P. 143–157.

*Kruskal J.B.* 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. Vol. 29. No. 1 P. 1–27.

*Kühn R., Schröder, Rottmann O.* 2001. Sequencing mtDNA of the cave bear *Ursus spelaeus* from the Bavarian Alps is feasible by nested and touchdown PCR // *Acta Theriologica*. Vol. 46. No. 1. P. 61–68.

*Kullback S.* 1959. *Information theory and statistics*. New York: Wiley. 395 pp.

*Kullback S., Leibler R.A.* 1951. On Information and Sufficiency // *Ann. Math. Statist.* Vol. 22. P. 79–86.

*Kurtén B.* 1968. *Pleistocene Mammals of Europe* // Weidenfeld and Nicolson. London. 317 pp.

*Kurtén B.* 1962. The spotted hyaena (*Crocota crocuta*) from the middle Pleistocene of Mosbach at Wiesbaden, Germany // *Comment. Biol.* Vol. 21. P. 3–9.

*Kutbash J., Gallimore R., Harrison S., Behling P., Selin R., Laarif F.* 1998. Climate and biome simulation for the past 21,000 years // *Quaternary Science Review*. Vol. 17. P. 473–506.

*Lang G.* 1963. Chronologische Probleme der Späteiszeitlichen Vegetationsentwicklung in Südwestdeutschland und im Französischen Zentralmassiv // *Pollen et spores*. Vol. 1. P. 129–142.

Late Quaternary environments of the Soviet Union (Velichko A.A. ed.). 1984. University of Minnesota Press, Minneapolis. 327 pp.

*Linder L., Marks L.* 1994. Pleistocene glaciations and interglacials in the Vistula, the Oder, and the Elbe drainage basins (Central European Lowland) // *Acta Geol. Pol.* Vol. 44. No. 1–2. P. 153–165.

*Lister A.M.* 1991. Lateglacial mammoths in Britain // Barton N., Roberts A.J., Roe D.A. (Eds.).

- The Late Glacial in North-West Europe: Human Adaptation and Environmental change at the end of Pleistocene. CBA Research report 77. P. 51–59.
- Lister A.M., Sher A.V. 1995. Ice cores and mammoth extinction // *Nature*. Vol. 378. P. 23–24
- Litt Th. 1992. Fresh investigation into the natural and anthropogenically influenced vegetation of the earlier Holocene in the Elbe-Saale region, Central Germany // *Veg. History and Archaeobotany*. Vol. 1. P. 69–74.
- Litt T., Stebich M. 1999. Bio- and chronostratigraphy of the Lateglacial in the Eifel region, Germany // *Quaternary International*. Vol. 61. P. 5–61.
- Lotter A. 1988. Paläoökologische und paläolimnologische Studien des Rotsees bei Luzern // *Dissertationes botanicae*. Nr. 124. Berlin–Stuttgart. 187 S.
- Lotter A.F., Birks H.J.B., Eicher U., Hofmann W., Schwander J., Wick L. 2002. Younger Dryas and Allerød summer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 159. P. 349–361.
- Lõugas L., Ukkonen P., Jungner H. 2002. Dating the extinction of European mammoths: new evidence from Estonia // *Quaternary Science Reviews*. No. 21. P. 1347–1354.
- Lowe J.J., Walker M.J.C. 1997. *Reconstructing Quaternary environments*. 2nd edition. Longman, Harlow.
- Lundqvist J. 1986. Late Weichselian glaciation and deglaciation in Scandinavia // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 5. P. 269–292.
- MacPhee R. de, Tikhonov A.N., Dick Mol, Greenwood A.D. 2005. Late Quaternary loss of genetic diversity in muskox (*Ovibos*) // *BMC Evolutionary Biology*. No. 5. P. 49. [www.biomedcentral.com/1471-2148/5/49](http://www.biomedcentral.com/1471-2148/5/49).
- Magnus Th. 1989. Late Quaternary vegetation history and palaeohydrology of the Sandsjon-Arshult areas, southwestern Sweden // *LUNDQUA THESIS*. P. 26–77.
- Magny M., Guiot J., Schoellammer P. 2001. Quantitative reconstruction of Younger Dryas to Mid-Holocene paleoclimates at Le Locle, Swiss Jura, using pollen and lake-level data // *Quaternary Research*. Vol. 56. P. 170–180.
- Magny M., Thew N., Hadron Ph. 2003. Late-glacial and early Holocene changes in vegetation and lake-level at Hauterive/Rouge-Terres, Lake Neuchatel (Switzerland) // *Quaternary Science*. Vol.18. No. 1. P. 31–40.
- Mangerud J., Astakhov V., Svendsen J.I. 2002. The extent of the Barents-Kara ice sheet during the Last Glacial Maximum // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21. P. 111–119.
- Markova A.K. 1992. Influence of paleoclimatic changes in the Middle and Late Pleistocene on the composition of small mammal faunas: data from Eastern Europe // *Mammalian migration and dispersal events in the European Quaternary*. Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. Vol. 153. P. 93–100.
- Markova A.K., Puzachenko A.Yu. 2007. Late Pleistocene mammals of Northern Asia and Eastern Europe. Vertebrate records // *Encyclopedia of Quaternary Science*. Volume 4 (Editor-in-Chief: Scott A. Elias). Elsevier B.V. P. 3158–3174.
- Markova A.K., Smirnov N.G., Kozharinov A.V., Simakova A.N., Kitaev L.M. 1995. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia (PALEOFAUNA database) // *Paleontologia and Evolucio*. Vol. 28/29. P. 1–143.
- Markova A.K., Smirnov N.G., Kosintcev P.A., Khenzykhenova F.I., Simakova A.N., Alexeeva N.V., Kitaev L.M., Kozharinov A.V. 2001. Zoogeography of Holocene mammals in Northern Eurasia // *Lynx. Praha*. Vol. 32. P. 233–245.

- Markova A.K., Simakova A.N., Puzachenko A.Yu., Kitaev L.M. 2002. Environments of the Russian Plain during the Middle Valdai Briansk Interstade (33,000–24,000 yr B.P.) indicated by fossil mammals and plants // *Quaternary Research*. Vol. 57. No. 3. P. 391–400.
- McCormick F. 1999. Early evidence for wild animals in Ireland // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna*. Archäologie in Eurasien. Leidorf. Bd. 6. P. 355–371.
- Mednikova M., Trinkaus E. 2001. Femoral midshaft diaphyseal cross-sectional geometry of the Sunghir 1 and 4 Gravettian human remains // *Anthropologie*. Vol. 39. No. 2/3. P. 103–109.
- Merkt J., Muller H. 1999. Varve Chronology and palynology of the Lateglacial in Northwest Germany from lacustrine sediments of Hamelsee in Lower Saxony // *Quaternary International*. Vol. 61. P. 41–59.
- Mojski J.E. 1985. *Geology of Poland*. V.1. Stratigraphy. Part 3b. Cainozoic. Warsaw. 244 pp.
- Mol J. 1995. Weichselian and Holocene river dynamics in relation to climate change in the Halle-Leipziger Tieflandsbucht (Germany) // *Eiszeitalter u. Gegenwart*. Hannover. Vol. 45. P. 32–41.
- Mol J. 1997. Fluvial response to Weichselian climate changes in the Niederlausitz (Germany) // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 12. P. 43–60.
- Mol J., Vandenberghe J., Kasse C. 2000. River response to variations in periglacial climate in mid-latitude Europe // *Geomorphology*. Vol. 33. No. 3–4. P. 131–148.
- Musil R. 1985. Paleobiography of Terrestrial Communities in Europe during the Last Glacial // *Sbornik Narodniho Muzea v Praze. Acta musei nationalis Prague*. Vol. 41. No. 1/2. 83 pp.
- Nadachowski A. 1982. Late Quaternary rodents of Poland, with special morphotype dentition analysis of voles. Warszawa–KraKow: Polish Academy of Sciences. 220 pp.
- Nagel D., Rohland N., Hofreiter M. 2004. Phylogeography of the cave hyaena (*Crocota crocuta spelaea*) — morphology versus genetics // *Terra Nostra*. Vol. 2. 190 pp.
- Ninov L.K. 1999. Vergleichende Untersuchungen zur Jagd und zum Jagdwild während des Neolithikums und Aneolithikums in Bulgarien. // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna*. Archaologie in Eurasien. Vol. 6. P. 323–338.
- Nobis G. 2000. Vom Wildpferd zum Hauspferd. Koln: Bohlan Verlag.
- Noryskiewicz B. 1982. Lake Steklin a reference site for the Dobrzyn–Chelmno Lake District, N. Poland // Report on palaeoecological studies for the IGCP - Project No. 158 B. *Acta Palaeobotanica*. Vol. 22. No. 1. P. 65–83.
- Oldfield F. 1964. Late Quaternary vegetation history in southwest France // *Pollen et spores*. Vol. 5/6. No. 1. P. 157–168.
- Otte M. 1981. Le Gravettien en Europe Centrale // *Dissertationes Archaeologicae Gandensis*. Brugge: De Tempel. Vol. 20.
- Paunescu A-C. 1996–1998. Les Microvertèbres de la grotte Gura Cheii-Rasnov (departement de Brasov, Roumanie): paleontologie et paleoecologie // *Buletinul Muzeului «Teohari Antonescu»*. No. 2–4. Ciurgiu. P. 7–32.
- Paus A. 1989. Late Weichselian vegetation, climate, and floral migration at Liastemmen, North Rogaland, south-western Norway // *Quaternary Science*. Vol. 4. No. 3. P. 223–242.
- Pavlov P., Indrelić S. 2000. Human occupation in Northeastern Europe during the period 35,000–18,000 B.P. // W. Roebroeks, M. Mussi, J. Svoboda, K. Fennema (eds.). *Hunters of the Golden Age: the Mid Upper Palaeolithic of Eurasia 30,000–20,000 BP*. Leiden: University of Leiden. P. 165–172.
- Petit J.R. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctic // *Nature*. Vol. 399. P. 429–436.



- Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., Basile I., Benders M., Chappellaz J., Davis M., Delayque G., Delmotte M., Kotlyakov V.M., Legrand M., Lipenkov V.Y., Lorius C., Pepin L., Ritz C., Saltzman E., Stievenard M.* 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature*. Vol. 399. P. 429–436.
- Petit R., Aguinagalde I., de Beaulieu J.-L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Muller-Starck G., Demesure-Musch B., Palme A., Martyn J.-P., Rendell S., Veldramin G.* 2003. Glacial Refugia: Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity // *Science*. Vol. 300. P. 1563–1565.
- Peyron O., Guiot J., Cheddadi R., Tarasov P., Reille M., Beaulieu J.-L. de, Bottema S., Andrieu V.* 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data // *Quaternary Research*. Vol. 49. P. 183–196.
- Pini R.* 2002. A high-resolution Late-Glacial – Holocene pollen diagram from Plain di Gembro (Central Alps, Northern Italy) // *Vegetation History and Archaeobotany*. Vol. 11. P. 251–262.
- Plonka T., Wisniewski A.* 2004. New Gravettian site in Lower Silesia (SW Poland) // J.A. Svoboda, L. Sedláčková (Eds.). *The Gravettian along the Danube*. Brno: Archeologický ústav AV ČR. Vol. 11. P. 164–185.
- Pons A., Reille M.* 1988a. The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): A New Study // *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 66. P. 243–263.
- Pons A., Reille M.* 1988b. History of the Würm and Holocene vegetation in western Velay (Massif Central, France): a comparison of pollen analysis from tree corings et Lac du Bouchet // *Review of Paleobotany and Palynology*. Vol. 54. P. 223–248.
- Popov V.V.* 1994. Quaternary small mammals from deposits in Temnata-Prohodna Cave system // *Temnata Cave excavations in Karlukovo Karst Area, Bulgaria*. Cracow: Jagellonian Univ. Press. P. 11–53.
- Prat F.* 1968. Recherches sur les Equides pleistocenes en France // *These de Sciences Naturelles*. Fac. Sci. Bordeaux. Vol. 4. 696 pp.
- Prentice C., Jolly D. and BIOME 6000 participants.* 2000. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // *Journal of Biogeography*. Vol. 27. P. 507–519.
- Rabeder G.* 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Wien. 102 S.
- Ralska-Jasiewiczowa M., Goslar T., Rozanski K., Wacnik A., Czernik J., Chrost, L.* 2003. Very fast environmental changes at the Pleistocene/Holocene boundary, recorded in laminated sediments of Lake Gosiaz, Poland // *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 193. P. 225–247.
- Renka R.J.* 1988. Multivariate Interpolation of Large Sets of Scattered Data // *ACM Transaction on Mathematical Software*. Vol. 14. No. 2. P. 139–148.
- Richards M.P., Jacobi R., Currant A., Stringer C., Hedges R.E.M.* 2000. Gough's Cave and Sun Hole Cave human stable isotope values indicate a high animal protein diet in the British Upper Palaeolithic // *Journal of Archaeological Science*. Vol. 27. P. 1–3.
- Richards M.P., Pettitt P.B., Stiner M.C., Trinkaus E.* 2001. Stable isotope evidence for increasing dietary breadth in the European mid-Upper Paleolithic // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. Vol. 98. P. 6528–6532.
- Rodden R.I.* 1962. Excavations at the Early Neolithic Site at Nea Nikomedia, Greek Macedonia // *Proceedings of the Prehistoric Society*. Cambridge. Vol. 28. P. 271–273.
- Rose J.* 1985. The Dimlington Stadial / Dimlington Chronozone: a proposal for naming the

- main glacial episode of the Late Devensian in Britain // *Boreas*. Vol. 14. P. 225–230.
- Ryziewicz Z. 1955. Systematic place of the fossil musk-ox from the Eurasian Diluvium // *Prace Wroclawskiego Towarzystwa Naukowego*, Wroclaw. Ser. B. Vol. 49. 74 pp.
- Saarnisto M., Saarinen T. 2004. Deglaciation chronology of the Scandinavian ice sheet from the Lake Onega Basin to the Salpausselka End Moraines // *Global and Planetary Change*. Vol. 31. P. 387–405.
- Sablin M.V., Khlopachev G.A. 2002. The earliest Ice Age dogs: evidence from Eliseevichi I // *Current Anthropology*. Vol. 34. P. 795–799.
- Sala B. 1983. Variations climatiques et sequences chronologiques sur la base des variations des associations fauniques a grands mammiferes // *Estratto da Rivista di scienze preistoriche*. Vol. 38. No. 1–2. P. 161–180.
- Samson P. 1975. Les Equides fossiles de Roumanie // *Geologica Romana*. Vol. 5. No. 14. P. 165–352.
- Sejrup H.P., Hafliðason H., Aarseth I., King E., Forsberg C.F., Long D., Rokoengen K. 1994. Late Weichselian glaciation history of the northern North Sea // *Boreas*. Vol. 23. P. 1–13.
- Semino O., Passarino G., Oefner P.J., Lin A.A., Arbuzova S., Beckman L.E., De Benedictis G., Francalacci P., Kouvatzi A., Limborska S., Marcikiae M., Mika A., Mika B., Primorac D., Santachiara-Benerecetti A.S., Cavalli-Sforza L.L., Underhill P.A. 2000. The genetic legacy of paleolithic Homo sapiens sapiens in extant Europeans: a Y-chromosome perspective // *Science*. Vol. 290. P. 1155–1159.
- Semken Jr., H.A. 1988. Environmental interpretations of the «disharmonious» Late Wisconsinian biome of South-eastern North America // R.S. Laub, N.G. Miller, D.W. Steadman (Eds.). *Late Pleistocene and Early Holocene Paleocology and Archeology of the Eastern Great Lakes Region*. Bulletin of Buffalo Society of Natural Sciences. Vol. 33. P. 185–194.
- Serebrianny L.R., Malyasova E. 1998. The Quaternary vegetation and landscape evolution of Novaya Zemlya in the light of palynological records // *Quaternary international*. Vol. 45. No. 46. P. 59–70.
- Shepard B.N. 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // *Psychometrika*. Vol. 27. No. 2. P. 125–140.
- Sidall M., Rohling E.J., Almogi-Labin A., Hemleben Ch., Meischner D., Schmelzer I., Smeed D.A. 2003. Sea-level fluctuations during the last glacial cycle // *Nature*. Vol. 423. P. 853–858.
- Sidorchuk A., Borisova O., Panin A. 2001. Fluvial response to the Late Valdai/Holocene environmental change on the East European Plain // *Global and Planetary Change*. Vol. 28. P. 303–318.
- Siegert M.I., Dowdeswell J.A., Svendsen J-I., Elverhoi A. 2002. The Eurasian Arctic During the Last Ice Age // *American Scientist*. Vol. 90. P. 32–39.
- Simakova A.N., Puzachenko A. Yu. 2005. Paleovegetation of Europe during the Bølling–Allerød interstadial complex warming (12.4–10.9 ? ka BP) // *Polish Geological Institute Special Papers*. Vol. 16. P. 116–122.
- Soffer O. 1985. *The Upper Paleolithic of the Central Russian Plain*. Orlando: Academic Press.
- Sokal R.R., Sneath P.H. 1973. *A Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman, Co. 513 pp.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1981. *Biometry*. New York: W.H. Freeman, Co. 837 pp.
- Sokolov V.E., Gromov V.S. 1990. The contemporary ideas of roe deer (*Capreolus* Gray, 1821) systematization: morphological, ethological and hybridological analysis // *Mammalia*. Vol. 54. No. 3. P. 431–444.

- Sommer R.S., Nadachowski A. 2006. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records // *Mammal Rev.* Vol. 36. No. 4. P. 251–265.
- Sotnikova M., Nikol'skiy P. 2006. Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based on cranial and dental characters // *Quaternary International.* No. 142–143. P. 218–228.
- Spassov N., Iliev N. 1998. The Late Pleistocene and Holocene Wild Horses of East Europe and the Polyphyletic Origin of the Domestic Horse // *The Steps Of James Harvey Gaul.* Vol. 1. P. 371–389.
- Spassov N., Raychev D. 1997. Late Würm *Panthera pardus* remains from Bulgaria: the European fossil leopard and the question of the probable species survival until the Holocene on the Balkans // *Historia naturalis bulgarica.* Vol. 7. P. 71–96.
- Stafford T.M., Semken H.A., Graham R.W., Klipel W.F., Markova A., Smirnov N., Southon J. 1999. First accelerator mass spectrometry <sup>14</sup>C dates documenting contemporaneity of nonanalogue species in late Pleistocene mammal communities // *Geology.* Vol. 27. P. 903–906
- Stancitaite M., Kisieliene D., Strimaitine A. 2004. Vegetation response to the climatic and human impact changes during the Late Glacial and Holocene: case study of the marginal area of Baltija Upland, NE Lithuania // *Baltica.* Vol. 17. No. 1. P. 17–33.
- Stewart J.R., Kolfshoten T. van, Markova A.K., Musil R. 2003a. The Mammalian faunas of Europe during the Oxygen Isotope Stage Three // T.H. van Andel, W. Davies (eds.). *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation.* Mc.Donald Institute Monographs. Cambridge. P. 103–130.
- Stewart J.R., Kolfshoten T. van, Markova A.K., Musil R. 2003b. Neanderthals as Part of the Broader Late Pleistocene Megafaunal Extinctions. // T.H. van Andel, W. Davies (eds.). *Neanderthals and modern humans in the European landscape during the last glaciation.* Mc.Donald Institute Monographs. Cambridge. P. 221–232.
- Stiner M.C., Munro N.D., Surovell T.A. 2000. The tortoise and the hare: small game use, the Broad Spectrum Revolution, and Palaeolithic demography // *Current Anthropology,* Vol. 41. P. 39–73.
- Storch G., Luth O. 1989. Artstatus der Alpenwaldmaus, *Apodemus alpicola* Heinrich, 1952 // *Z. Säugetierk.* Vol. 54. P. 337–346.
- Storch G. 1974. Zur Pleistozin–Holozin–Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands // *Zeitschrift für Säugetierkunde.* Bd. 39. H. 2. S. 89–97.
- Street M., Baales M. 1999. Pleistocene–Holocene changes in the Rhineland fauna in a northwest European context // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna. Archaologie in Eurasien.* Bd. 6. P. 9–38.
- Stringer C.B., Carrant A.P., Schwarcz H.P., Collcutt S.N. 1986. Age of Pleistocene faunas from Bacon Hole, Wales // *Nature.* Vol. 320. No. 6057. P. 59–62.
- Stuart A.J. 1982. *Pleistocene Vertebrates in the British Isles.* London: Longman.
- Stuart A.J. 1983. Pleistocene bone caves in Britain and Ireland // *Studies in Speleology.* Vol. 4. No. 9. P. 9–36.
- Stuart A.J. 1991. Mammalian extinction in the Late Pleistocene of northern Eurasia and North America // *Biological Review.* Vol. 66. P. 453–562.
- Stuart A.J. 1993. The failure of evolution: Late Quaternary mammalian extinctions in the Holarctic // *Quaternary International.* Vol. 19. P. 101–107.
- Stuart A.J. 2005. The extinction of woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and straight-tusked elephant (Vol. 1.) in Europe // *Quaternary International.* Vol. 126/128. P. 171–177.

- Stuart A.J., Lister A.M. 2001. The Late Quaternary extinction of woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*), straight-tusked elephant (*Palaeoloxodon antiquus*) and other megafauna in Europe // *The World of Elephants*. Roma. P. 722–723.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M. 2004. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // *Nature*. Vol. 431. P. 684–689.
- Stuart A.J., Sulerzhitsky L.D., Orlova L.A., Kuzmin Y.V., Lister A.M. 2001. The latest woolly mammoths (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia: a review of the current evidence // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 21. P. 1559–1569.
- Stuiver M., Grootes P.M., Braziunas T.F. 1995. The GISP2  $\delta^{18}\text{O}$  climate record of the past 16,500 years and the role of the sun, ocean, and volcanoes // *Quaternary Research*. Vol. 44. P. 341–354.
- Svendsen J.I., Astakhov V.I., Bolshiyakov D.Y., Demidov I., Dowdeswell J.A., Gataullin V., Hjort C., Hubberten H.-W., Larsen E., Mangerud J., Melles M., Mölle P., Saarnisto M., Siegert M.J. 1999. Maximum extent of the Eurasian ice sheets in the Barents and Kara Sea region during the Weichselian // *Boreas*. Vol. 28. P. 234–242.
- Terberger T., Street M. 2002. Hiatus or continuity? New results for the question of pleniglacial settlement in Central Europe // *Antiquity*. Vol. 76. P. 691–698.
- Tringham R. 1971. *Hunters, Fishers and Farmers of Eastern Europe 6000–3000 B. C.* London.
- Turner C., Goni M.-F.S. 1997. Late Glacial landscape and vegetation in Epirus // *Palaeolithic settlement and Quaternary landscapes in northwest Greece*. P. 559–585.
- Uerpmann H.-P. 1990. Die Domestikation des Pferdes in Chalkolithicum West- und Mitteleuropas // *Madriider Forschungen*. Vol. 31. P. 109–142.
- Ukkonen P., Lunkka J.P., Jungner H., Donner J. 1999. New radiocarbon dates from Finnish mammoths indicating large ice-free areas in Fennoscandia during Middle Weichselian // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 14. P. 711–714.
- Vandenbergh J. 2000. A global perspective of the European chronostratigraphy for the past 650 ka // *Quaternary Science Reviews*. Vol. 1. P. 1701–1707.
- Vandenbergh J., Bohncke S.P.J. 1985. The Weichselian Late Glacial in a small lowland valley (Mark river), Belgium and The Netherlands // *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*. Vol. 2/3. P. 167–175.
- Vandenbergh J., Bohncke S.P.J., Lammers W., Silberberg L. 1987. Geomorphology and palaeoecology of the Mark valley (southern Netherlands): geomorphological valley development during the Weichselian and Holocene // *Boreas*. Vol. 16. P. 55–67.
- Vandenbergh J., Van Huissteden K. 1988. Fluvio-aeolian interaction in a region of continuous permafrost // *Proceedings of the 5th International Conference on Permafrost, Trondheim*. P. 876–881.
- Van der Hammen T., Wijmstra T.A. 1971. The Upper Quaternary of the Dinkel Valley // *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*. Vol. 22. P. 59–72.
- Van der Plicht J., Van Geel B., Bohncke S.J.P., Bos J.A.A., Blaauw M., Speranza A.O.M., Muscheler R., Björck S. 2004. The Preboreal climate reversal and a subsequent solar-forced climate shift // *Journal of Quaternary Science*. Vol. 19. P. 263–269.
- Van Geel B., Coope G.R., Van der Hammen T. 1989. Paleoeecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (the Netherlands) // *Review of Paleobotany and Palynology*. Vol. 39. P. 25–129.
- Van Zeist S., van der Spoel-Walvius M.R. 1980. A palynological study of the Late-Glacial and the Postglacial in the Paris basin // *Palaeohistoria*. Vol. 22. P. 67–109.
- Vasari Y. 1965. *Studies on the vegetational history of the Kuusamo district (North East Fin-*



- land) during the Late-quaternary period. III Maanselansuo, a Late-glacial site in Kuusamo // *Annales Botanici Fennici*. Vol. 2. P. 219–235.
- Velichko A.A., Andreev A.A., Klimanov V.A.* 1997. Climate and vegetation dynamics in the tundra and forest zone during the Late Glacial and Holocene // *Quaternary International*. Vol. 41/42. P. 71–96.
- Velichko A.A., Catto N., Drenova A.N., Klimanov V.A., Kremenetski K.V., Nechaev V.P.* 2002. Climate changes in East Europe and Siberia at the Late glacial – Holocene transition // *Quaternary International*. Vol. 91. P. 75–99.
- Velichko A.A., Faustova M.A., Gribchenko Yu. N.* et al. 2004. Glaciations of the East European Plain – distribution and chronology // *Quaternary Glaciations – Extent and Chronology* (eds. J. Ehlers and P.L. Gibbard). Elsevier B.V. P. 237–354.
- Velichko A.A., Kononov Y.M., Faustova M.A.* 1997. The last glaciation of Earth: size and volume of ice-sheets // *Quaternary International*. Vol. 41/42. P. 43–51.
- Velichko A.A., Zelikson E.M.* 2005. Landscape, climate and mammoth food resources in the East European Plain during the Late Paleolithic epoch // *Quaternary International*. Vol. 126–128. P. 137–151.
- Verburggen C.L.N.* 1979. Vegetational and paleoecological history of the Lateglacial period in Sandy Flanders (Belgium) // *Paleohydrology of the temperate zone*. University of Oulu. P. 133–142.
- Verpoorte A.* 2002. Radiocarbon dating the Upper Palaeolithic of Slovakia: results, problems and prospects // *Archaeologisches Korrespondenzblatt*. Vol. 32. No. 3. P. 311–325.
- Verpoorte A.* 2004. Eastern Central Europe during the Pleniglacial // *Antiquity*. Vol. 78. P. 257–266.
- Von Wole L.* 1991. Die Niederterrassen der Zwickauer Mulde, der Chemnitz und der Zschopau // *Z. geol. Wiss.* Bd. 19. H. 3. S. 347–363.
- Walker M.J.C., Coope G.R., Lowe J.J.* 1993. The Devensian (Weichselian) Lateglacial paleoenvironmental records from Gransmoor, East Yorkshire, England // *Quaternary Science Review*. Vol. 12. P. 659–680.
- Webb S.D., Graham R.W., Barnovsky A.D.* et al. 2003. Vertebrate Paleontology // A.R. Gillespe, S. Porter, B.F. Atwater (Eds.). *The Quaternary period in the United States*. Developments in Quaternary Sciences Series. P. 519–538.
- Wick L.* 2000. Vegetational response to climatic changes recorded in Swiss Late Glacial lake sediments // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 159. P. 231–250.
- Willis K.J., Sümegei P., Braun M., Tóth A.* 1995. The late Quaternary environmental history of Bátorliget, N.E. Hungary // *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*. Vol. 118. P. 25–47.
- Zagwijn W.H.* 1992. Migration of vegetation during the Quaternary in Europe // *Courier Forsh.-Inst. Senckenberg*. Vol. 153. P. 9–20.
- Zagwijn W.H.* 1994. Reconstruction of climate change during the Holocene in western and central Europe based on pollen records of indicator species // *Vegetation History and Archaeobotany*. Vol. 3. P. 65–88.
- Zelikson E.M.* 1986. On the palynological characteristic of Late Valdai loesses in the centre of Russian plain // *Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska. Lublin*. Vol. 41. No. 8B. P. 137–148.

## Авторы

**Бохнкке Шьют.** PhD. Палинолог. Университет Врие, факультет наук о Земле, отдел палеоклиматологии и геоморфологии. Амстердам, Нидерланды.

**Верпоорте Александр.** PhD. Археолог. Лейденский университет, факультет археологии. Лейден, Нидерланды.

**Головачев Илья Борисович.** Младший научный сотрудник. Палеонтолог. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, Россия.

**Кольфсхотен Таис ван.** Профессор. Палеонтолог. Лейденский университет, факультет археологии. Лейден, Нидерланды.

**Косинцев Павел Андреевич.** Кандидат биологических наук. Старший научный сотрудник. Палеонтолог. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, Россия.

**Маркова Анастасия Константиновна.** Доктор географических наук. Ведущий научный сотрудник. Палеонтолог. Биогеограф. Институт географии РАН. Москва, Россия.

**Мол Иоанна.** PhD. Специалист по изучению перигляциальных процессов. Лейденский университет, факультет археологии. Лейден, Нидерланды.

**Пузаченко Андрей Юрьевич.** Кандидат географических наук. Ведущий научный сотрудник. Зоолог. Специалист по компьютерному картографированию и математическим методам. Институт географии РАН. Лаборатория биогеографии. Москва, Россия.

**Симакова Александра Николаевна.** Научный сотрудник. Палинолог. Геологический институт РАН. Лаборатория стратиграфии четвертичного периода. Москва, Россия.

**Смирнов Николай Георгиевич.** Член-корреспондент РАН. Профессор. Палеонтолог. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, Россия.

## Authors

**Sjoerd J.P. Bohncke** — PhD, palynologist, Vrije Universiteit, Faculty of Earth and Life Sciences, Department of Palaeoclimatology and Geomorphology, Amsterdam, The Netherlands.

**Ilya B. Golovachev** — younger scientific researcher, palaeontologist, Institute of Plant and Animal Ecology RAS, Ekaterinburg, Russia.

**Thijs van Kolfschoten** — Professor, palaeontologist, Leiden University, Faculty of Archaeology, Leiden, The Netherlands.

**Pavel A. Kosintsev** — Candidate of Biological Sciences (PhD), senior scientific researcher, palaeontologist, Institute of Plant and Animal Ecology RAS, Ekaterinburg, Russia.

**Anastasia K. Markova** — Doctor of Geographical Sciences, leading scientific researcher, palaeontologist, biogeographer, Institute of Geography RAS, Moscow, Russia.

**Joanne Mol** — PhD, the specialist in periglacial processes, Leiden University, Faculty of Archaeology, Leiden, The Netherlands.

**Andrei Yu. Puzachenko** — Candidate of Geographical Sciences (PhD), leading scientific researcher, zoologist, the specialist in GIS and mathematical methods, Institute of Geography RAS, Moscow, Russia.

**Alexandra N. Simakova** — scientific researcher, palynologist, Geological Institute RAS, Moscow, Russia.

**Nikolai G. Smirnov** — Corresponding Member of RAS, Doctor of Biological Sciences, Professor, palaeontologist, Institute of Plant and Animal Ecology RAS, Ekaterinburg, Russia.

**Alexander Verpoorte** — PhD, archaeologist, Leiden University, Faculty of Archaeology, Leiden, The Netherlands.



Таис ван Кольфсхотен



Анастасия Маркова



Иоанна Мол



Николай Смирнов



Павел Косинцев



Александр Верпоорте



Шьют Бохнке



Александра Симакова



Андрей Пузаченко



Илья Головачев



# Содержание

Введение, <i>T. van Kolfshoten, A.K. Маркова</i> .....	5
Introduction, <i>Th. van Kolfshoten &amp; A. Markova</i> .....	7
<b>Глава 1. Структура баз данных и географическое положение местонахождений млекопитающих и растений,</b> <i>А.К. Маркова, И.Б. Головачев</i> .....	11
<b>Глава 2. Методические подходы</b> .....	27
2.1. Методы интерпретации спорово-пыльцевых спектров, <i>Ш. Бохнке, А.Н. Симакова</i> .....	27
2.2. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих, <i>А.К. Маркова</i> .....	29
2.3. Проблемы систематики млекопитающих. Таксономические замечания, <i>П.А. Косинцев</i> .....	40
2.4. Методика статистического анализа данных, <i>А.Ю. Пузаченко</i> .....	48
2.5. ГИС-технология, <i>А.Ю. Пузаченко</i> .....	67
<b>Глава 3. Определение временных интервалов. Изменение климата и ландшафтов Европы в последнее оледенение; обзор данных, <i>И. Мол</i> .....</b>	<b>73</b>
<b>Глава 4. Комплексы млекопитающих Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене (&lt;=24 – &gt;=8 тыс. л. н.)</b> .....	<b>91</b>
4.1. Комплексы млекопитающих максимальной стадии последнего оледенения (Last Glacial Maximum — LGM) (<=24 – >=17 тыс. л. н.), <i>А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	91
4.2. Комплексы млекопитающих позднеледниковья (Late glacial transition — LGT) (<17 – >=12,4 тыс. л. н.), <i>А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	117
4.3. Комплексы млекопитающих межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (Bølling–Allerød Interstadial Complex — BAIC) (<12,4 – >=10,9 тыс. л. н.), <i>А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	161
4.4. Комплексы млекопитающих позднего дриаса (Younger Dryas — YD) (<=10,9 – >10,2 тыс. л. н.), <i>Н.Г. Смирнов</i> .....	207
4.5. Комплексы млекопитающих раннего голоцена (пребореал–бореал) (Preboreal–Boreal — PB–BO) (<10,2 – >=8,0 тыс. л. н.), <i>П.А. Косинцев</i> .....	233
4.6. Вымириания млекопитающих на территории Европы в конце плейстоцена – голоцене, <i>П.А. Косинцев</i> .....	259
4.7. Одомашнивание млекопитающих, <i>П.А. Косинцев</i> .....	271
4.8. Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен – ранний голоцен), <i>А.Ю. Пузаченко, А.К. Маркова</i> .....	275

4.9. Динамика ареалов млекопитающих и их комплексов при переходе от плейстоцена к раннему голоцену ( $\leq 24,0 - \geq 8,0$ тыс. л. н.), <i>А.К. Маркова</i> .....	299
---	-----

## **Глава 5. Растительность Европы в конце плейстоцена – раннем голоцене (24,0 – 8,0 тыс. л. н.)** .....

5.1. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (LGM) ( $\leq 24,0 - \geq 17,0$ тыс. л. н.), <i>А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	315
5.2. Растительность в позднеледниковье (LGT) ( $< 17,0 - \geq 12,4$ тыс. л. н.), <i>А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	342
5.3. Растительность в период межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (BAIC) ( $< 12,4 - \geq 10,9$ тыс. л.н.), <i>А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	369
5.4. Растительность в похолодание позднего дриаса (YD) ( $< 10,9 - \geq 10,2$ тыс. л. н.), <i>Ш. Бохнке</i> .....	396
5.5. Растительность в раннем голоцене (пребореальный и бореальный периоды) (PB-BO) ( $< 10,2 - \geq 8,0$ тыс. л. н.), <i>А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	415
5.6. Растительность в конце позднего плейстоцена – раннем голоцене ( $\leq 24,0 - \geq 8,0$ тыс. л. н.), <i>А.Н. Симакова</i> .....	446

## **Глава 6. Экосистемы Европы при переходе от плейстоцена к голоцену** .....

6.1. Экосистемы максимального похолодания последнего оледенения (LGM) ( $\leq 24 - \geq 17$ тыс. л. н.), <i>Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	459
6.2. Экосистемы позднеледниковья (LGT) ( $< 17,0 - \geq 12,4$ тыс. л. н.), <i>Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	466
6.3. Экосистемы межстадиальных потеплений бёллинг–аллерёд (BAIC) ( $< 12,4 - \geq 10,9$ тыс. л. н.), <i>Т. ван Кольфсхотен, А.К. Маркова, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко</i> .....	473
6.4. Экосистемы раннего голоцена (пребореал–бореал) (PB–BO) ( $< 10,2 - \geq 8,0$ тыс. л. н.), <i>П.А. Косинцев, А.Н. Симакова, А.Ю. Пузаченко, Т. ван Кольфсхотен</i> .....	479

## **Глава 7. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе от плейстоцена к голоцену ( $< 25 - \geq 8$ тыс. л. н.), *А. Верпоорте*** .....

Заключение, <i>А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен</i> .....	519
Conclusion, <i>А. Markova &amp; Th. van Kolfshoten</i> .....	521
Литература .....	523
Авторы .....	550

# CONTENTS

Introduction [in Russian], <i>Th. van Kolfschoten &amp; A. Markova</i> .....	5
Introduction, <i>Th. van Kolfschoten &amp; A. Markova</i> .....	7
<b>Chapter 1. Databases and the geographical distribution of localities,</b> <i>A. Markova &amp; I. Golovachev</i> .....	11
<b>Chapter 2. Analytic approaches</b> .....	27
2.1. Methods to interpret spore-pollen assemblages, <i>S.J. Bohncke &amp; A. Simakova</i> .....	27
2.2. Indicator species and ecological groups of mammals, <i>A. Markova</i> .....	29
2.3. Problems in systematics of mammals. Taxonomical remarks, <i>P. Kosintsev</i> .....	40
2.4. Statistic analysis of database, <i>A. Puzachenko</i> .....	48
2.5. GIS technology, <i>A. Puzachenko</i> .....	67
<b>Chapter 3. Definition of the time slices. Landscape and climate change during the Last Glaciation in Europe; a review, <i>J. Mol</i></b> .....	73
<b>Chapter 4. Mammal assemblages of Europe during the Pleistocene – Holocene transition (&lt;=24 – &gt;=8 kyr BP)</b> .....	91
4.1. Mammal assemblages during the Last Glacial Maximum (LGM) (<=24 – >=17 kyr BP), <i>A. Markova &amp; A. Puzachenko</i> .....	91
4.2. Mammal assemblages during the Late Glacial transition (LGT) period (<17 – >=12.4 kyr BP), <i>A. Markova &amp; A. Puzachenko</i> .....	117
4.3. Mammal assemblages during the Bølling–Allerød Interstadial Complex (BAIC) (<12.4 – >=10.9 kyr BP), <i>A. Markova &amp; A. Puzachenko</i> .....	161
4.4. Mammal assemblages of the Younger Dryas (YD) (<=10.9 – >=10.2 kyr BP), <i>N. Smirnov</i> .....	207
4.5. Mammal assemblages during the Early Holocene (Preboreal–Boreal — PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP), <i>P. Kosintsev</i> .....	233
4.6. Mammals extinctions during the Pleistocene – Holocene transition in Europe, <i>P. Kosintsev</i> .....	259
4.7. Domestication of mammals, <i>P. Kosintsev</i> .....	271
4.8. Space-time dynamics of European mammal diversity (Late Pleistocene – Holocene), <i>A. Puzachenko &amp; A. Markova</i> .....	275
4.9. European mammal ranges and assemblages dynamics during the Pleistocene – Holocene transition (<=24.0 – >=8.0 kyr BP), <i>A. Markova</i> .....	299
<b>Chapter 5. European vegetation during the Late Pleistocene – Holocene transition (24.0 – 8.0 kyr BP)</b> .....	315
5.1. The vegetation during the Last Glacial Maximum (LGM) (<=24.0 – >=17.0 kyr BP), <i>A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	315

5.2. The vegetation during the Late Glacial transition (LGT) (<17.0 – >=12.4 kyr BP), <i>A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	342
5.3. The vegetation during the Bølling–Allerød Interstadial complex (BAIC) (<12.4 – >=10.9 kyr BP), <i>A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	369
5.4. The vegetation during the Younger Dryas (YD) (<10.9 – >=10.2 kyr BP), <i>S.J. Bohncke</i> .....	396
5.5. The vegetation during the Early Holocene (Preboreal and Boreal periods) (PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP), <i>A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	415
5.6. The vegetation dynamics during the Pleistocene-Holocene transition (<=24.0 – >=8.0 kyr BP), <i>A. Simakova</i> .....	446
<b>Chapter 6. The European ecosystems during the Pleistocene – Holocene transition</b> .....	459
6.1. The Last Glacial Maximum ecosystems (LGM) (<=24 – >=17 kyr BP), <i>Th. van Kolfschoten, A. Markova, A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	459
6.2. The Late glacial transition period ecosystems (LGT) (<17.0 – >=12.4 kyr BP), <i>Th. van Kolfschoten, A. Markova, A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	466
6.3. The ecosystems during the Bølling–Allerød interstadial complex (BAIC) (<12.4 – >=10.9 kyr BP), <i>Th. van Kolfschoten, A. Markova, A. Simakova &amp; A. Puzachenko</i> .....	473
6.4. The Early Holocene (Preboreal–Boreal) ecosystems (PB–BO) (<10.2 – >=8.0 kyr BP), <i>P. Kosintsev, A. Simakova, A. Puzachenko &amp; Th. van Kolfschoten</i> .....	479
<b>Chapter 7. The geographic range of modern humans: dynamics of the northern range limit at the Pleistocene–Holocene boundary (&lt;25 – &gt;=8 kyr BP), <i>A. Verpoorte</i> .....</b>	489
Conclusion [in Russian], <i>A. Markova &amp; Th. van Kolfschoten</i> .....	519
Conclusion, <i>A. Markova &amp; Th. van Kolfschoten</i> .....	521
References .....	523
Authors .....	550



# КНИГИ ТОВАРИЩЕСТВА НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК

## БИОЛОГИЯ

### **СЕРИЯ «ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ РОССИИ»** (Формат 170 x 240 мм.)

**Деревья и кустарники зимой.** 2-е изд. [Вып.9]. Е.Т. Валягина-Малюткина. 2007. 268 с. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы.** [Вып.8]. А.Л. Львовский, Д.В. Моргун. 2007. 443 с., 8 цв.вкл. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Флора Северо-Западного Кавказа.** [Вып.7]. А.С. Зернов. 2006. 664 с. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Флора Нижнего Поволжья. Том 1** (споровые, голосеменные, однодольные). [Вып.6]. А.К. Скворцов (ред.). 2006. 435 с. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Ивы европейской части России.** [Вып.5]. Е.Т. Валягина-Малюткина. 2004. 217 с. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Булавоусые чешуекрылые Северной Азии.** [Вып.4]. Ю.П. Коршунов. 2002. 424 с. с портр., илл. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Наземные звери России. Справочник-определитель.** [Вып.2]. И.Я. Павлинов и др. 2002. 298 с. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Планируется: З.Н. Рябина, М.С. Князев. Определитель сосудистых растений Оренбургской области.

### **ПРОЧИЕ ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ**

**Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас.** И.А. Шанцер. 2-е изд. 2007. 470 с., цветной фотоатлас. Бум. мелов. Формат 125 x 170 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря.** Н.Н. Марфенин, С.А. Белорусцева (ред.). 2006. 312 с., цветной фотоатлас. Бум. мелов. Формат 150 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Иллюстрированный определитель сосудистых растений Ленинградской области.** Л.В. Аверьянов и др. 2006. 799 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Флора средней полосы европейской части России.** 10-е изд. П.Ф. Маевский. 2006. 600 с. Формат 210 x 290 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага.** К.В. Киселёва и др. 2004. 175 с., цв. фото. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России.** В.Э. Скворцов. 2004. 506 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб. — **Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т.3.** И.А. Губанов и др. 2004. 520 с. Формат 210 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб. **Т.2** (распродан) — **Т.1.** 2002. 526 с. с портр. — Цена 280 руб. — **Флора мхов средней части Европейской России. Т.2.** М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. 2004. С.609-944. Бум. мелов. Формат 195 x 270 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. **Т.1.** 2003. С.1-608, илл. — Цена 500 руб. — **Определитель грибов России. Дисккомицеты. Вып.1. Копротрофные виды.** В.П. Прохоров. 2004. 255 с. Формат 145 x 218 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

Планируется: Е.А. Коблик, Е.Н. Курочкин. Атлас птиц запада России.

### **СЕРИЯ «РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНЫХ»**

**Пернатые многоженцы** [Вып.4]. В.А. Паевский. 2007. 144 с., 12 с. цв. вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 150 руб. — **Мамонт** [Вып.3]. А.Н. Тихонов. 2005. 90 с., цв. вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб. — **Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней** [Вып.1]. С.Д. Степаньянц и др. 2003. 101 с. + цв.вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб.

### **УЧЕБНИКИ ДЛЯ ВУЗОВ**

**Морская биогеоценология.** И.В. Бурковский. 2006. 285 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Основы микологии (морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов).** Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. 2005. 220 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Малый практикум по зоологии беспозвоночных.** 2-е изд. И.А. Тихомиров и др. 2008. 304 с., 14 ч/б вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — **Основы биогеографии.** В.Г. Мордкович. 2005. 236 с., 1 цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Лекции о клеточном цикле.** О.И. Елифанова. 2-е изд. 2003. 160 с. Формат 140 x 200 мм. В обл. — Цена 70 руб.

Планируется: В. Вестхайде, Р. Ригер (ред.). Руководство по зоологии. Беспозвоночные (пер. с нем.). — И.А. Тихомиров (СПбГУ). Малый практикум по зоологии беспозвоночных (часть 2).

—И.А. Жирков. Жизнь на дне. — К. Хаусман. Протистология (пер. с англ.).

### **СЕРИЯ «СОВРЕМЕННАЯ ОТЕЧЕСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ»**

**Избранные труды.** В.В. Кучерук. 2006. 523 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — **Избранные труды.** Е.Н. Матюшкин. 2005. 658 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Избранные труды по эволюционной биологии.** А.П. Расницын. 2005. iv + 347 с. с портр., 16 фототаблиц. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Избранные труды. Организм, геном, язык.** Б.М. Медников. 2005. 452 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.  
*Планируется:* С.М. Разумовский. Избранные труды. — Н.В. Кокшайский. Избранные труды.

### **СПРАВОЧНЫЕ ИЗДАНИЯ, ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ**

**Введение в палеознтомологию.** В.В. Жерихин и др. 2008. 371 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 300 руб. — **Защита самолётов и других объектов от птиц.** В.Д. Ильичев и др. 2007. 320 с., 18 цв. вкл., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 200 руб. — **Насекомые в музеях (Биология. Профилактика заражения. Меры борьбы).** 2007. 220 с., 16 цв. вкл., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 180 руб. — **Мировая коррелятивная база почвенных ресурсов: основа для международной классификации и корреляции почв.** Пер. с англ. 2007. 278 с., в обл. Формат 145 x 215 мм. — Цена 150 руб. — **Мозаика судеб биофаковцев МГУ 1930-1960 годов поступления. Том II. 1951-1960-е годы.** Л.И. Лебедева (сост.). 2007. 640 с., тв. перепл. Формат 145 x 220 мм. — Цена 300 руб. — **Том I. 1930-1950-е годы.** 2007. 479 с., тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Ваш любящий Валя. Валентин Александрович Догель (1882-1955). Письма домой.** С.И. Фокин (ред.). 2007. 266 с., + 40 с., ил., в обл. Формат 145 x 210 мм. — Цена 150 руб. — **Принципы и методы определения возраста млекопитающих.** Г.А. Клевезаль. 2007. 283 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 180 руб. — **Эрнст Майр и современный эволюционный синтез.** Э.И. Колчинский. 2006. 149 с., ч/б вкл., в обл. Формат 145 x 215 мм. — Цена 100 руб. — **Александр Николаевич Формозов: Жизнь русского натуралиста.** А.А. Формозов. 2006. 208 с., в обл. Формат 135 x 203 мм. — Цена 100 руб. — **Пока горит свеча...** Очерки по истории кафедр зоологии беспозвоночных МГУ. 2-е изд. В.В. Малахов. 2006. 153 с., бум. мелов., в обл. Формат 145 x 210 мм. — Цена 120 руб. — **Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России.** С.Л. Кузьмин, Д.В. Семенов. 2006. 139 с., в тв. перепл. Формат 145 x 210 мм. — Цена 150 руб. — **Список птиц Российской Федерации.** Е.А. Коблик и др. 2006. 281 с., бум. мелов., печать двухцветная, в обл. Формат 145 x 215 мм. — Цена 200 руб. — **Биологический факультет МГУ.** А.И. Нетрусов и др. (ред.). 2005. 242 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 180 руб. — **Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира.** Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). 2005. 308 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм. — Цена 150 руб. — **Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). часть 1 (Япония и Корея).** В.И. Грубов (ред.). 2004. 188 с., ил. Формат 140 x 205 мм. В обл. — Цена 80 руб. — **Международный кодекс зоологической номенклатуры.** Изд. 4-е. 2-е изд. русск. пер. 2004. 223 с. Формат 143 x 213 мм. — Цена 70 руб. — **Биология гидротермальных систем.** А.В. Гёбрук (ред.). 2002. 543 с. с цв. вкл., в тв. перепл. Формат 210 x 260 мм. — Цена 300 руб.

*Планируется:* Г.Ю. Любарский. История Зоологического музея МГУ. — Д.Л. Матюхин, О.С. Манина, Е.С. Сысоева. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 2. Риса А. Dietr., Thuja L. — М.М. Диев. Большая энциклопедия цветочных многолетников.

### **НАУЧНЫЕ МОНОГРАФИИ**

**Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни.** Ю.В. Чайковский. 2008. 726 с., ил. Формат 150 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 350 руб. — **Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоёмах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского).** 2007. 645 с., ил., с цв. портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 500 руб. — **Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Часть 1. Аннотированный список флоры и её общий анализ.** Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов. 2007. 457 с., ил. + 16 с. цв.вкл., вложенный лазерный диск.

Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии.** Д.И. Берман и др. 2007. 261 с., ил. + 28 с. цв.вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Паразитизм как форма симбиотических отношений.** В.А. Ройтман, С.А. Беэр. 2008. 310 с., ил. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Пространственная экология почвенных животных.** А.Д. Покаржевский и др. 2007. 174 с., ил. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область).** А.Ю. Доронина. 2007. 574 с., ил. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды.** А.В. Крылов, А.А. Бобров (отв. ред.). 2007. 372 с., ил. + 8 с. цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова.** А.И. Кафанов (отв.ред.). 2007. 306 с. с портр. Формат 145 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования).** О.Т. Русинек. 2007. 571 с., ил. + 24 с. цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — **Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. К 100-летию проф. Г.Г. Винберга.** 2006. 329 с., ил., портр. Формат 150 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Позвоночные животные северо-востока центрального региона России.** В.А. Зайцев. 2006. 513 с., ил., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Экология рыб Обь-Иртышского бассейна.** Д.С. Павлов, А.Д. Мочек (ред.). 2006. 596 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова.** С.В. Рожнов (отв. ред.). 2006. 600 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение её видов.** В.Б. Куваев. 2006. 568 с., ч/б вкл. Формат 170 x 245 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб. — **Травы на градиенте влажности почвы.** С.Н. Шереметьев. 2005. 271 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины.** Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. 2005. 234 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Полорогие А.А. Данилкин.** 2005. 550 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — **Земноводные российского Дальнего Востока.** С.Л. Кузьмин, И.В. Маслова. 2005. 434 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Биология возбудителя описторхоза.** С.А. Беэр. 2005. 336 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Почвы, биогеохимические циклы и биосфера. Развитие идей Виктора Абрамовича Ковды. К 100-летию со дня рождения.** Н.Ф. Глазовский (отв. ред.). 2004. xii + 403 с. с портр. и ч/б фото. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — **Зоогенная дефолиация и лесное сообщество.** Е.Н. Иерусалимов. 2004. 263 с. Формат 148 x 213 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

## ГЕОГРАФИЯ, ПУТЕШЕСТВИЯ

**Оценка воздействия на окружающую среду и российская общественность 1979-2002 годы.** А.В. Дроздов (отв. ред.). 2006. 427 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб. — **Избранные труды. Том 1. Геохимические потоки в биосфере.** Н.Ф. Глазовский. 2006. 535 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **Под открытым небом.** Б.Б. Родман. 2-е изд. 2006. 182 с. Формат 140 x 210 мм. В обл. — Цена 100 руб. — **Ландшафтное планирование с элементами инженерной биологии.** Учебное пособие. А.В. Дроздов (ред.). 2006. 239 с., цв. вкл. Формат 150 x 225 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — **Мэтры глубин: Человек познаёт глубины Океана. От парусно-парового корвета “Челленджер” до глубоководных обитаемых аппаратов.** Л.И. Москалев. 2005. 249 с. Формат 164 x 240 мм. В обл. — Цена 120 руб. — **Многоликая география. Развитие идей Иннокентия Петровича Герасимова (к 100-летию со дня рождения).** Н.Ф. Глазовский (ред.). 2005. 357 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — **Устойчивое развитие сельского хозяйства и сельских территорий. Зарубежный опыт и проблемы России.** Н.Ф. Глазовский (ред.). 2005. 615 с. Формат 167 x 238 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — **В тростниках Прибалхашья (Жизнь и приключения ссыльного натуралиста 1941–1946 гг.).** Б.К. Штегман. 2004. 208 с. с портр. Формат 140 x 203 мм. —

Цена 60 руб. — **Пятеро на Рио-Парагвай.** Документальная повесть. В.Н. Танасийчук. 2003. 253 с. + ч/б фото. Формат 143 x 213 мм. В обл. — Цена 70 руб.

Планируется: М.А. Черемных. Возвращение в Сары-Челек (записки геоботаника).

Заказать эти и другие издания (биология, медицина, история) изд-ва КМК можно по адресу:

123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК, Михайлову Кириллу Глебовичу

Комп. почта: kmk2000@online.ru или mikhailov2000@gmail.com

Интернет: <http://webcenter.ru/~kmk2000> (аннотации изданных книг)

Факс: (495) 629-4825

Тел. (495) 692-5894 раб.



---

---

*Научное издание*

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

## **ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЫ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПЛЕЙСТОЦЕНА К ГОЛОЦЕНУ**

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 556 с.

Редактор издательства: *К.Г. Михайлов*

Верстка: *Ю.А. Багринцева, Д.В. Моргун, К.Г. Михайлов*

*Для заявок: 123100 Москва, а/я 16, изд-во КМК*

*эл. почта: kmk2000@online.ru или mikhailov2000@gmail.com*

*см. также: <http://webcenter.ru/~kmk2000>*

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

Москва, 5-я Кабельная ул., 2б

Подписано в печать 18.04.2008.

Формат 70x100/16. Объем 35 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 1000 экз.