

ЭВОЛЮЦИЯ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ

УДК 551.583

ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ОВЦЕБЫКА
И ПЕРВОБЫТНОГО БИЗОНА ВО ВТОРУЮ ПОЛОВИНУ
ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА – ГОЛОЦЕНА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ¹

© 2013 г. А.К. Маркова*, А.Ю. Пузаченко*, Т. ван Кольфсхотен**,
П.А. Косинцев***, Т.В. Кузнецова****, А.Н. Тихонов*****,
О.Н. Бачура***, Д.В. Пономарев*****,
Й. ван дер Плихт**, М. Кутиенс**

*Институт географии РАН, Москва

**Лейденский Университет, Нидерланды

***Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

****Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова

*****Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

*****Институт геологии Коми Научного Центра РАН, Сыктывкар

Поступила в редакцию 10.11.2012 г.

Введение. Пополнение базы данных PALEOFAUNA новыми данными о распространении млекопитающих во второй половине позднего плейстоцена – голоцена Северной Евразии и получение серии новых радиоуглеродных датировок удалось проследить основные тенденции изменений ареалов овцебыка и бизона. На обширных палеотериологических материалах выявлены особенности реакций этих крупных травоядных на изменяющиеся климатические условия – от сурового климата последнего оледенения (валдайского = вислинского) к разным интервалам голоценового межледниковья. Эти виды входили в “мамонтовый” комплекс, широко распространенный в период последнего оледенения. Резкое сокращение их ареалов и вымирание в голоцене (в числе 36% крупных млекопитающих, вымерших в Евразии в конце плейстоцена – в голоцене) связано, прежде всего, с климатическими изменениями.

Материал и методика. В работе использованы данные о находках остатков двух характерных представителей “мамонтовой фауны” семейства Bovidae – овцебыка *Ovibos moschatus* и первобытного бизона *Bison priscus* – из датированных радиоуглеродным методом² местонахождений и

также датированные отдельные кости этих видов. Для овцебыка использованы данные из 88 местонахождений и 224 радиоуглеродные даты, в том числе 181 датировка остатков. Для первобытного бизона проанализированы данные из 252 местонахождений, 433 радиоуглеродных даты, в том числе 121 прямая датировка остатков.

Построение электронных карт находок остатков овцебыка и бизона осуществлено в MapInfo с использованием информации базы данных PALEOFAUNA.

Основные геохронологические подразделения второй половины позднего плейстоцена (МИС 3 и 2) и голоцена (МИС 1). В настоящей статье анализируется динамика ареалов крупных травоядных от 45000 тыс. лет назад до позднего голоцена (рис. 1). Этот продолжительный интервал времени согласно геологическим, палеонтологическим, стратиграфическим, археологическим данным, а также результатам абсолютного датирования и другим исследованиям был крайне неоднороден и включал два принципиально разных в климатическом отношении интервала: вторую половину последнего оледенения (валдайского = вислинского = зырянского/сартанского/), коррелируемую с морскими изотопными стадиями 3 и 2 (МИС 3; МИС 2) и голоценовое межледниковье (МИС 1). Мегаинтерстадиал валдайского (=вислинского = зырянского) оледенения (МИС 3) продолжался в интервале 60–24 тыс. лет назад и характеризовался относительно теплым климатом.

¹ Работа поддержана грантами Нидерландской организации по научным исследованиям (NWO) № 47.009.004, 047.017.2006.014 и грантом НВО-РФФИ № 07-05-92312 НВО, грантом РФФИ № 10-05-00111.

² В статье возраст местонахождений представлен некалиброванными радиоуглеродными датами.

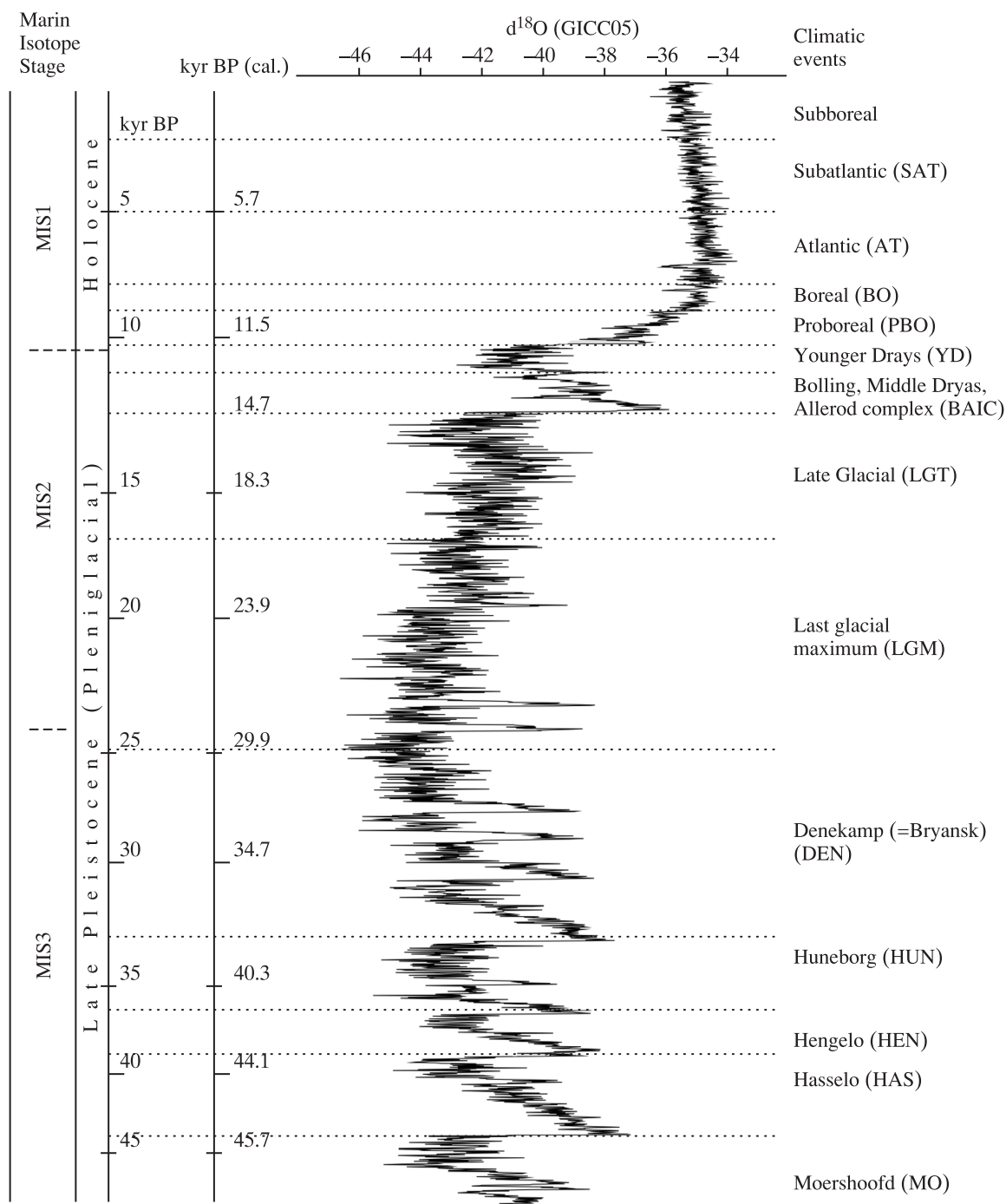


Рис. 1. Хронология климатических этапов позднего плейстоцена–голоцена Европы.

Однако этот мегаинтерстадиал отличался многочисленными флуктуациями климатических параметров: чередованиями стадиалов и интерстадиалов разной интенсивности [5, 58, 66, 67, 69, 70].

К сожалению, мы не можем рассмотреть теориофауны, относящиеся к началу МИС 3, так как они находятся за пределами возможностей радиоуглеродного метода. Более поздняя часть МИС 3 включает интерстадиал моерсхофт (Moershoofd –

МО; ~46–44 тыс. л.н.), стадиал хассело (Hasselo – HAS; ~44–39 тыс. л.н.); интерстадиал хенгело (Hengelo – HEN; ~38–36 тыс. л.н.); стадиал хунеборг (Huneborg – HUN; ~36–33 тыс. л.н.), интерстадиал денекамп (=брянский, =дунаевский) (Denekamp – DEN; 33–>= 25 тыс. л.н.) [70].

В Восточной Европе для этого периода выделяют лишь три климатических интервала: ленинградский интерстадиал, шенское похолодание и

дунаевский интерстадиал, причем все эти климатические деления отнесены к брянскому интервалу [5]. В более поздней публикации даются несколько иные подразделения: обширный ленинградский интерстадиал, отвечающий интерстадиалам моерсхофт и хенгело и разделяющему их похолоданию хассело, шенское похолодание, видимо отвечающее стадиалу хунеборг, и дунаевский (брянский) интерстадиал [25].

Как видно из приведенных данных есть несоответствие в числе климатических делений в стратиграфических схемах Западной и Восточной Европы. В настоящей статье мы основываемся, прежде всего, на традиционной более детальной стратиграфической схеме для Западной Европы.

Максимальное похолодание позднего плейстоцена приходится на вторую стадию последнего оледенения (МИС 2), климатическая ситуация которой также была неоднородной. Основные климатические события этого времени следующие: максимальное похолодание валдайского (=вислинского) оледенения (Last Glacial Maximum – LGM; – 24–17 тыс. л.н.), позднеледниковье – (Late Glacial Transition – LGT; 17–12.4 тыс. л.н.), интерстадиальные потепления бёллинг и аллерёд, разделенные незначительным похолоданием среднего дриаса (Bölling – Alleröd Interstadials – BAIC; – 12.4–10.8 тыс. л.н.), стадиал поздний дриас (Younger Dryas – YD; 10.8–10.3 тыс. л.н.) [34, 21].

Климатические изменения голоцена Северной Евразии до последнего времени реконструировались главным образом опосредованно, по палинологическим данным. В работах [32, 33] предложены следующие реконструкции ландшафтов основных периодов голоцена: началу голоцена отвечает потепление пребореала (Preboreal – PB; 10.3–9.00 тыс. л.н.). Этот период характеризовался господством березовых и сосновых лесов в северо-западной и центральной частях Европы. Значительное потепление приходится на бореал (Boreal – BO; 9.00–8.00 тыс. л.н.). В начале бореала отмечается массовое распространение орешника. Во второй половине бореала начали появляться древостой смешанных дубовых лесов. На это время приходится начальный этап формирования современных зональных ландшафтов в Северной Евразии. Максимальное потепление голоцена отвечает атлантическому периоду (Atlantic – AT; 8.00–4.75 тыс. л.н.). В этот период происходит значительное усложнение и дифференциация растительных зон; расширение зоны лесов в южном и северном направлениях. В последовавший период суббореала климат в целом становится более

прохладным (Subboreal – SB; 4.75–2.10 тыс. л.н.), хотя в разные этапы этого периода он был неоднородным; в это время происходило снижение роли вяза и липы. Субатлантический период голоцена (Subatlantic – SA; 2.10 тыс. л.н. – настоящее время) характеризовался усилением океаничности климата [32].

Попытка реконструкций териокомплексов основных периодов голоцена Восточной Европы и Сибири была проведена ранее [53]. В настоящее время база данных PALEOFAUNA пополнилась новыми материалами. Поэтому реконструкции ареалов травоядных в голоцене проведены повторно.

Нужно отметить, что климатические события в плейстоцене и голоцене, а также отвечающие им изменения природных компонентов были метакронными в разных частях Евразии [18, 19]. Это, несомненно, сказывалось на всех природных компонентах, в том числе на распространении и составе териокомплексов.

Овцебык – *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780. Остатки овцебыков из позднеледниковья отложений Евразии обычно относят к виду *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780. Иногда ископаемых овцебыков позднего плейстоцена выделяют в отдельный подвид – *O. m. pallantis* H. Smith., 1827 [2; 7]. В 1827 г. H. Smith отнес овцебыка позднего плейстоцена к самостоятельному виду – *O. pallantis*. С этого времени часть исследователей относят позднеледниковья овцебыков Евразии к *O. moschatus*, а другие палеонтологи – к *O. pallantis*. Сравнительный анализ черепов современных *O. moschatus* Zimmermann, 1780 и позднеледниковья овцебыков Евразии показал их значительные различия по ряду важных таксономических признаков [31, 36, 60]. Однако анализ палео-ДНК подтвердил видовое единство позднеледниковья и современных овцебыков Азии и Северной Америки [41, 50]. Поэтому в данной работе используется видовое название – *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780.

Экология овцебыка свидетельствует о его высокой чувствительности к потеплению и увлажнению климата. Вид предпочитает открытые местообитания с низким снежным покровом и с низкой летней температурой [9]. Таким образом, находки его остатков в местонахождениях прошлого, в том числе в позднеледниковья и голоценовых, несомненно, свидетельствуют о суровых климатических условиях в районах обитания вида.

Наиболее ранние из рассматриваемых сведений о распространении овцебыка приходится на стадиала **хассело** (рис. 2а). Этому времени отвечают

Таблица. Новые радиоуглеродные датировки костных остатков бизона (*Bison priscus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) с территории России

Местоположение		Широта	Долгота	AMS дата, лет назад	Лаб. код
<i>Bison priscus/bonanus</i>					
оз. Нейто, п-ов Ямал, Ямало-Ненецкий АО	кость	70.12	70.461	44000 (+700, –550)	GrA-41250
п. Красноборск, Красноборский р-н, Архангельская обл.	череп	61.558	45.938	42400 (+550, –450)	GrA-42200
Чаунская губа, Чаунский р-н, Чукотский АО	кость	69.642	167.933	40200 (+600, –800)	GrA-41643
п. Красноборск, Красноборский р-н, Архангельская обл.	череп	61.558	45.938	39350 (+370, –330)	GrA-42201
Келколово (карьер), Кировский р-н, Ленинградская обл.	лопатка	59.800	31.005	35520 (+230, –210)	GrA-38820
р. Камчатка, п-ов Камчатка, Камчатский край	мета-карпalia	56.0	159.75	33000 (±2000)	GIN-3421
п-ов Ямал, Ямало-Ненецкий АО	кость	68.653	71.75	31200 (±200)	Ki-15488
побережье Финского залива в окр. п. Комарово, Курортный р-н, г. Санкт-Петербург	череп	60.179	29.765	31080 (+200, –180)	GrA-41239
Исовский прииск, Верхнесалдинский городской округ, Свердловская обл.	кость	58.017	60.534	30930 (±650)	SOAN-5881
Келколово (карьер), Кировский р-н, Ленинградская обл.	кость	59.800	31.005	30650 (+190, –180)	GrA-41236
грот Миасский, Челябинская обл.	кость	55.334	61.9	23500 (±210)	SOAN-5309
р. Нижняя Тавда, Тюменская обл.	кость	57.41	66.12	19910 (±170)	SOAN-5298
пещера Шайтанская, Свердловская обл.	кость	60.167	60.35	19140 (±205)	SOAN-5224
пещера Шайтанская, Свердловская обл.	плечевая кость	60.167	60.35	19050 (±50)	SOAN-5225
Ладейный, Александровский р-н, Пермский край	кость	59.15	57.517	15310 (±70)	OxA-14556
Хаиргас, Иркутская обл.	кость	59.416	116.8	13620 (±140)	AA-79322
Балатукай, Республика Башкортостан	кость	52.633	57.05	13450 (±120)	Ki-14960
бассейн р. Свирь, Подпорожский р-н, Ленинградская обл.	череп	60.819	33.875	10390 (±50)	GrA-41241
р. Оять, Вологодская обл.	череп	60.416	35.317	3045 (±35)	GrA-41240
<i>Ovibos moschatus</i>					
п. Красноборск, Красноборский р-н, Архангельская обл.	череп	61.558	45.938	41860 (+500, –420)	GrA-42204
грот Дроватницкий, Троицко-Печерский р-н, Респ. Коми	зуб	62.917	58.333	13680 (±60)	GrA-39244

9 местонахождений, в том числе 4 расположенные севернее 73° с.ш., (о. Большой Ляховский, полуостров Таймыр, архипелаг Новосибирские острова). Новая дата получена нами для севера Восточной Европы (Архангельская обл., табл.). В нашей выборке нет датированных местонахождений, расположенных южнее 60° с.ш.

Несколько иная картина получена для следующего по времени интерстадиала **хенгело** (рис. 2б). В это время видимо были широко

распространены перигляциальные условия на большей части Северной Евразии. В Европе обнаружено местонахождение овцебыка на 50° с.ш. в Польше [73] и на современном шельфе Северного моря [54]. На стадиях **хунеборг** приходится семь датированных местонахождений вида (рис. 2в). Наиболее южное местонахождение в Западной Европе (Потоцкая пещера, Словения) датировано по остаткам пещерного медведя [57, 45]. В Азии местонахождения расположены на

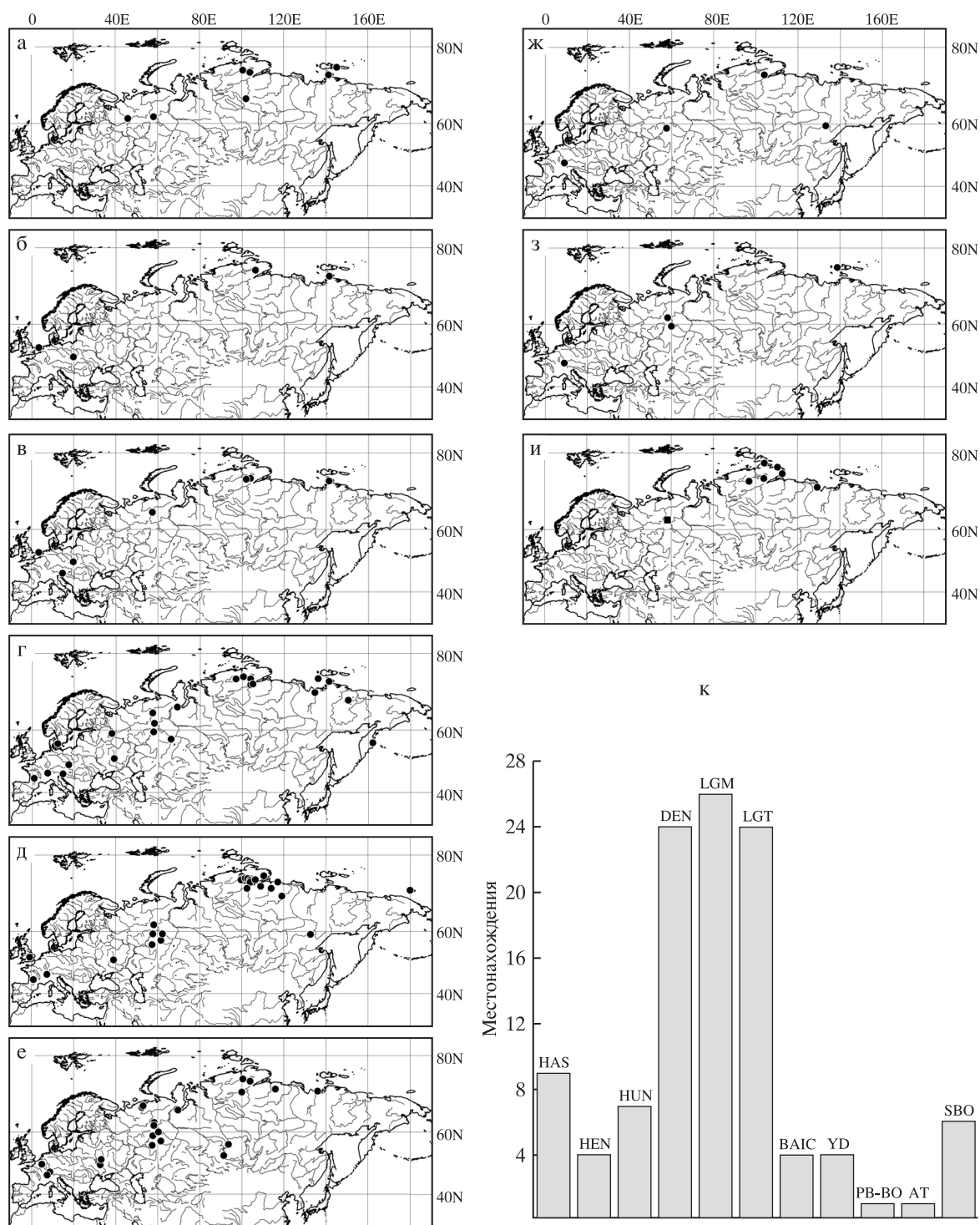


Рис. 2. Местонахождения овцебыка в позднем плейстоцене Евразии, имеющие радиоуглеродные датировки: *а* – хассело, *б* – хенгело, *в* – хунеборг, *г* – денекамп, *д* – максимум похолодания, *е* – позднеледниковье, *ж* – межстадиальное потепление бёллинг-аллёрд, *з* – поздний дриас, *и* – пребореал (квадрат) и суббореал (круг), *к* – распределение числа датированных местонахождений по временным интервалам.

полуострове Таймыр и на Новосибирских островах (о. Большой Ляховский) [62, 41]. К сожалению, незначительное количество находок не позволяет достоверно реконструировать ареал вида в ранние интервалы МИС 3.

Большее количество находок отвечает продолжительному межстадиалу **денекамп (=брянскому)**. Потепление денекамп охватывало почти 10 тысяч лет и представляло из себя череду резких потеплений и глубоких похолоданий (рис. 1).

В это время были широко распространены перигляциальные ландшафты и представители мамонтового комплекса [52]. Ареал овцебыка в денекампе занимал значительные территории Евразии (рис. 2з) и его южная граница достигала в Западной Европе 45° с.ш. (Abri Pataud, Франция) [40] и, как минимум, 56° с.ш. – на востоке Азии (р. Камчатка, п-ов Камчатка). Наиболее северное местонахождение вида в Западной Европе выявлено на территории современной Дании на 56° с.ш. [49].

В период максимального похолодания (LGM) ареал овцебыка не претерпел существенных изменений (рис. 2д). На этот интервал приходится максимальное число датированных местонахождений вида (26). Наибольшая концентрация находок остатков овцебыка отмечена в районе полуострова Таймыр [51; 62] и на Урале [41]. Южная граница ареала в Европе проходила на юге Франции (Abri Pataud), в центре Русской равнины (Костенки) [43], в Азии – не севернее бассейна р. Алдана [22]. В Европе влияние скандинавского ледника отразилось, видимо, в смещении на юг, юго-восток северной границы видового ареала.

В позднеледниковье (LGT) общие очертания ареала овцебыка в целом изменились не существенно (рис. 2е). Заметное сокращение и, вероятно, распад ареала произошли в Европе, где наиболее поздние находки вида на западе и востоке приурочены к горным районам. Косвенные данные (датировки по останкам мамонта) указывают на присутствие овцебыка на Русской равнине между 15 и 13 тыс. лет назад (Костенки) [26] и на территории Северо-Восточной Европы (таблица). В Северной Азии овцебык отмечен на широте 53° с.ш. в бассейне Нижнего Енисея [11].

Катастрофическое, быстрое сокращение ареала овцебыка произошло в период межстадиальных потеплений бёллинг-аллёрд. На этот интервал приходится всего четыре датированных местонахождения, находящиеся на больших расстояниях друг от друга и отражающих распад ареала в Евразии на реликтовые популяции (рис. 2ж): Западная Европа – Швабские Альпы (пещера Zigeunerfels) [73], Восточная Европа – Приуралье (Новокубахинская пещера), Азия – полуостров Таймыр [62], бассейн р. Алдан [23]. Для периода короткого похолодания позднего дриаса подтверждается существование реликтовых популяций (рис. 2з): в Европе – Швабские Альпы [73], на Среднем Урале (пещеры Каква-4, Медвежья пещера) [41], на севере Азии – о. Котельный [17] и, вероятно, полуостров Таймыр и район дельты р. Лена.

В раннем голоцене (пребореал, бореал) вид вероятно сохранялся на Урале (грот Дроватницкий [29] и на Таймыре [41]. В дальнейшем, последние в Евразии популяции овцебыка обитали на полуострове Таймыр и в устье Лены (рис. 2и) существовали до позднего голоцена (суббореал). Их вымирание датируется: Таймыр – 2700 ± 70 (GIN-3803) – 2754 ± 27 (ОхА-17062) лет назад [62, 64], устье р. Лена – 3180 ± 100 (GIN-10259) лет назад [48].

На рис. 2к показано количество датированных местонахождений овцебыка в разные интервалы МИС 3, МИС 2 и МИС 1. Наибольшее число местонахождений попадает в интервал максимального похолодания LGM. Возможно, что именно в это время ареал вида в Евразии достиг максимальной площади. Его сокращение в Евразии началось в LGT, что, несомненно, связано с потеплением и увлажнением климата и сопутствующими им изменениями ландшафтов. Наиболее резко (катастрофично) ареал вида в Евразии сократился в самом конце плейстоцена (в потепления бёллинг-аллёрд и стадиял позднего дриаса).

В целом, овцебык был относительно малочисленным представителем “мамонтовой фауны” на протяжении всего рассматриваемого периода времени. В последние 50 тыс. лет его низкая численность особенно ярко выявляется на фоне многочисленных находок остатков мамонта (более экологически пластичного вида) [20]. Согласно последним палеогенетическим реконструкциям, вымирание овцебыка в Евразии не было связано с деятельностью первобытного человека, но целиком обусловлено изменениями климата [41, 49].

Первобытный бизон – *Bison priscus* Bojanus, 1827. Существует гипотеза, что в истории бизонов Евразии была одна эволюционная линия *B. schoetensacki* (Hamilton-Smith, 1827) – *B. priscus* – *B. bonasus* (Linnaeus, 1758) (*B. bison* (Linnaeus, 1758) [7, 16]. Есть, однако, данные, что степные бизоны *B. priscus* существовали в степях юга Русской равнины до начала голоцена, а дивергенция между первобытным бизоном и зубром началась еще в плейстоцене [6, 24]. Таким образом, если верна вторая гипотеза, то костные остатки бизонов из позднеледниковых местонахождений должны определяться как принадлежащие и к *B. priscus* и к *B. bonasus*. Зубр – типичный обитатель равнинных и горных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, имеет ряд специфических адаптаций зубной системы для поедания веточных кормов и коры деревьев [24]. Тем не менее морфологически зубр и первобытный бизон очень близки, особенно по сред-

ним значениям пропорций костей конечностей. Поэтому их разделение на основании костного материала крайне сложно. Во всех публикациях позднеплейстоценовые остатки бизонов относят к таксону *B. priscus*. Ископаемые *Bison* голоцена Европы определяют как *B. bonasus*. Возможно, анализ палео – ДНК позволит в будущем внести ясность в проблему перехода от первобытного бизона к зубру. Азиатские популяции *B. priscus* сближают с американскими бизонами, особенно с современным лесным бизоном *B. b. athabasca* Rhoads, 1897. В настоящее время признается, что позднеплейстоценовые евразийские и американские *Bison* имели общего предка *B. priscus*, а их разделение произошло около 160 тыс. л. назад [61, 38]. В данной работе мы рассматриваем позднеплейстоценовые и голоценовые остатки, относимые к *Bison*.

Анализ базы данных PALEOFAUNA позволил поэтапно проследить изменения ареала бизонов в позднем плейстоцене на территории Евразии. Девять датированных местонахождений относится к межстадиалу **моерсхофт** (Британские острова, Западная и Средняя Европа, п-ов Ямал, и Сибирь) (рис. 3а). Вероятно, что мы не располагаем достаточным количеством данных, чтобы реконструировать южную границу ареала в этом временном интервале. Имеющиеся в базе четырнадцать дат (в том числе 6 дат по остаткам бизона) в интервале 47–70³ тыс. лет назад указывают на распространение вида на Пиренейском п-ове (местонахождение Castillo), на территории современной Франции (La Chapelle-aux-Saints, Fosseigner) в Европе и на территории северо-востока Китая в Азии (Yan Jia Gang) [46, 59; 61, 68]. Поэтому можно предполагать, что и в межстадиал **моерсхофт** южная граница ареала степного бизона проходила в Евразии не севернее 43°–45° с.ш.

Более достоверная картина может быть представлена для следующего стадиала **хассело** (рис. 3б). Расположение местонахождений, несомненно, указывает на очень широкое распространение первобытного бизона: от Британских островов на западе, до крайнего северо-востока Сибири; от Заполярья до юга Западной, Центральной и Восточной Европы (Крым, Западный Кавказ), юга Западной и Восточной Сибири. Новые датировки были получены для северо-востока Европы (Архангельская обл., таблица) [27].

В межстадиале **хенгело** и стадиале **хунеборг** остатки бизонов обнаруживаются на огромных территориях от Заполярья до Пиренейского,

Апеннинского и Балканского полуостровов, Крыма, Кавказа и Южной Сибири р. 3б–г). Стадиалом **хунеборг** датируется находка вида на п-ове Камчатка и на северо-западе Восточной Европы (таблица).

Высокая насыщенность находками костей бизона отмечена для продолжительного межстадиала **денекамп (=брянского)**. Особенно высокая концентрация местонахождений в центре и на юге Западной Европы. Южная граница ареала определяется местонахождениями на юго-западе Пиренейского полуострова (38.7° с.ш.), на Апеннинском (40.5° с.ш.) и Балканском (42.9° с.ш.) полуостровах, в Крыму, на Кавказе (42.3° с.ш.), Алтае и Забайкалье (51.4°–51.7° с.ш.) и на северо-востоке Китая (45.6° с.ш.) (рис. 3д). Северная граница в Западной Европе проходила, вероятно, в районе 53° с.ш. (Британские острова). К рассматриваемому времени относятся две новые даты (таблица), фиксирующие северную границу ареала вида на северо-западе Восточной Европы около 60° с.ш. На крайнем северо-востоке Европы (Ямал) граница достигала примерно 69° с.ш, а в Азии, на полуострове Таймыр, еще севернее – до 75.5° с.ш. На востоке Евразии ареал вида, вероятно, охватывал Камчатку и Чукотку, но датированных местонахождений первобытного бизона с этих территорий пока не получено. Таким образом, в денекампе первобытный бизон занимал максимальный ареал в Евразии за весь рассматриваемый период позднего плейстоцена.

В максимальное похолодание последнего оледенения (**LGM**) северная граница ареала бизона существенно сместилась к югу (рис. 3е). В Западной Европе наиболее северное местонахождение бизона находилось на 51.3° с.ш. [42]. На востоке граница спускалась к югу, примерно, до 46.4° с.ш. (La Balme d'Eru, Франция) [44]. Далее, в Центральной Европе она проходила по 48°–48.3° с.ш к северу от Альп (Willendorf, Австрия, пещера Balla, Венгрия) [55, 39]. В Восточной Европе граница ареала постепенно поднималась к северу в северо-восточном направлении (бассейн р. Десна, 52.7° с.ш., Юдиново, Украина) и достигала 60°–62° с.ш. в Предуралье и на Урале (пещеры Медвежья и Шайтанская) [14, 37; таблица]. В Западной Сибири граница ареала проходила южнее – по бассейнам Нижней Тавды, Ишима, верхнего течения Оби (57.1°–57.4° с.ш.) [14, 63; таблица]. В Восточной Сибири северная граница ареала простиралась в северо-восточном направлении от, примерно, 57° с.ш. в бассейне Енисея (Красноярский край), 58° с.ш. в бассейне Витима (Иркутская обл.), 63.1° с.ш. в бассейне Алдана (Якутия) до Западной Чукотки (67.5° с.ш.) и о. Врангеля

³ Часть датировок получена термолуминесцентным методом.

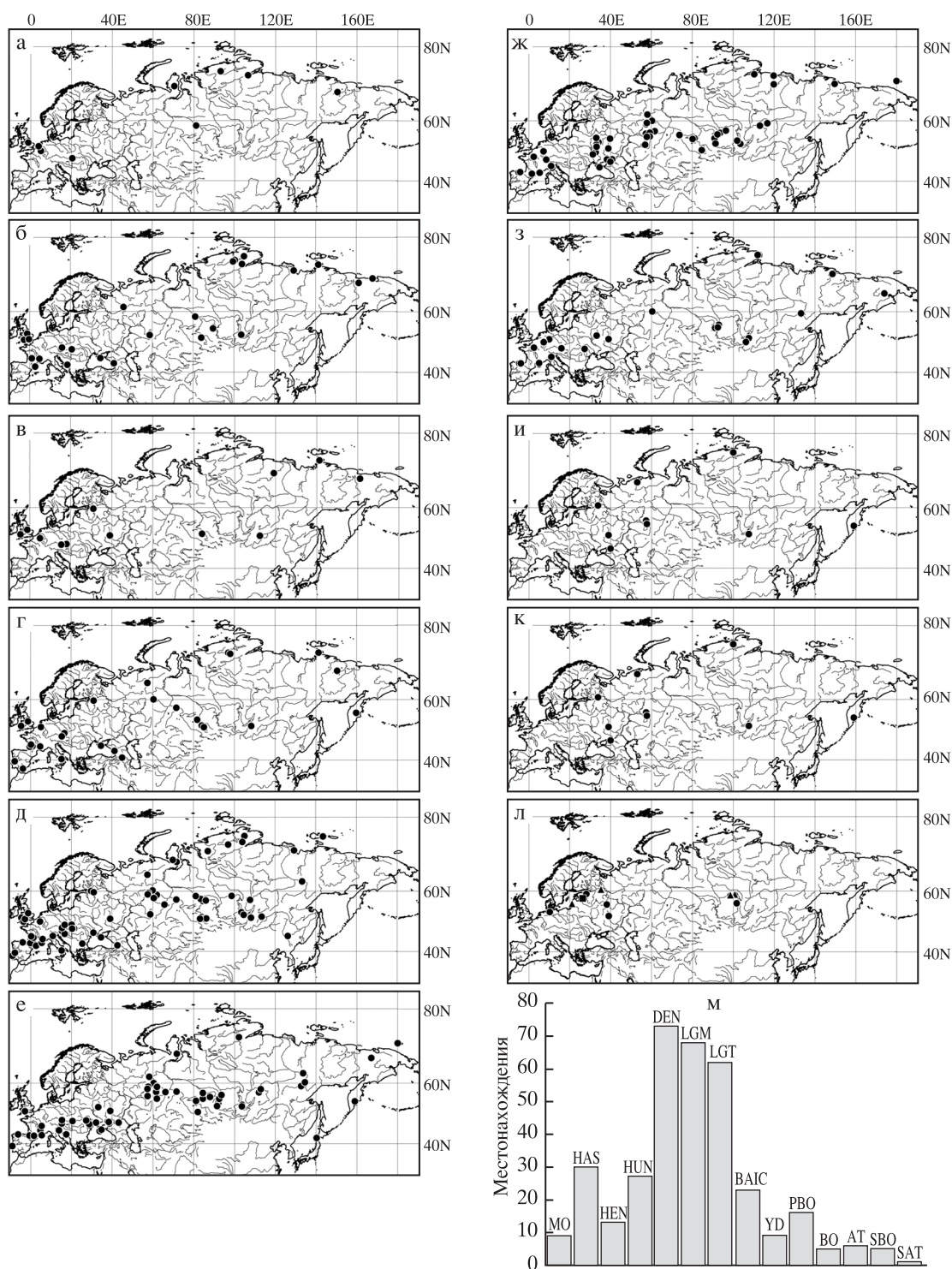


Рис. 3. Местонахождения бизонов (*Bison*) в позднем плейстоцене Евразии, имеющие радиоуглеродные датировки: а – моерсхофт, б – хассело, в – хенгело, г – хунеборг, д – денекамп, е – максимум похолодания, ж – позднеледниковые, з – межстадиальное потепление бёллинг-аллеред, и – поздний дриас, к – пребореал (круг) и бореал (квадрат), л – атлантика (круг), суббореал (треугольник), субатлантика (квадрат), м – распределение числа датированных местонахождений по временным интервалам.

(71.5° с.ш.) [10, 12, 30, 56, 71]. Возможно, что последние два местонахождения вместе с находками бизона на Ямале и Таймыре представляют “заходы” животных из основного ареала в кратко-

временные потепления климата в интервале 23.5–24 тыс. лет назад и на завершающем этапе **LGM** (рис. 1). Следует отметить единственное известное датированное проникновение первобытного

бизона на Японские о-ва (о. Хоккайдо и, возможно, о. Хонсю), соединенные в это время с материком через Сахалин [47]. В целом ареал вида в максимум похолодания сократился по сравнению с денекампом, а наибольшая концентрация местонахождений его остатков сосредоточена в центре и на юге Западной и Восточной Европы, Среднем и Южном Урале и на юге Сибири.

В позднеледниковье (LGT) сходная близкая картина распространения бизона (рис. 3ж) при меньшем числе местонахождений. В Восточной Сибири северная граница ареала проходила по побережью Ледовитого океана, о чем свидетельствуют находки бизонов в нижнем течении рек Оленек и Индигирка. Не датированные остатки вида в позднеледниковских местонахождениях указывают на распространение бизона на юго-западе Восточной Европы (бассейн Буга и Прут) [1, 28 и др.].

В межстадиальные потепления **бёллинг-аллерёд** количество местонахождений *Bison* в Евразии значительно сокращается (рис. 3з), что может косвенно указывать как на снижение численности популяций, так и на начало распада ареала. В следующий короткий, стадиял позднего дриаса (YD) единичные датированные местонахождения бизонов известны только для Восточной Европы и Сибири (рис. 3и). Это четко указывает на продолжение снижения как численности, так и на распад ареала при переходе от плейстоцена к голоцену. По-видимому, отдельные популяции ("стада") бизонов существовали в это время, как на юге, так и на севере исходного ареала. Отметим, с одной стороны, присутствие *Bison* в бассейне рек Свири (Ленинградская область) и Печоры (Ненецкий АО), на Таймыре, а с другой – на нижнем Дону в Приазовье, в Забайкалье и на Камчатке.

В раннем голоцене (**пребореале** и **бореале**) бизон представлен в значительном количестве местонахождений на севере Западной Европы и единично на севере Русской равнины, на юге Западной Сибири (верховья Оби), в Предбайкалье (бассейн Ангары), в на юге Таймыра (бассейне р. Катанга) (рис. 3к). Наиболее вероятно, что голоценовых бизонов в европейской части ареала следует относить уже к современному таксону *B. bonasus*. Таксономический статус голоценовых бизонов Сибири остается неопределенным.

В **среднем и позднем голоцене** Евразии (рис. 3л) немногочисленные датированные остатки бизонов обнаружены вдоль южного побережья Балтийского моря, на Среднерусской возвышенности (бассейн Волги), а в Азии только в бассейне р. Ангары. Находки в неолитических поселениях

человека указывают на то, что бизоны (зубр) обитали также на Кавказе и в Прикарпатье [3; 8, 13].

Максимальное количество датированных местонахождений бизона в Евразии приходится на межстадиал денекамп (рис. 3м). Резкое сокращение числа местонахождений и распад ареала происходит в конце плейстоцена. В голоцене бизон/зубр постепенно вымирает. В азиатской части ареала бизон вымирает не ранее суббореала (Северное Приангарье, около 4500–4400 тыс. лет назад), а возможно и позже [4]. Сокращение популяций европейского зубра *B. b. bonasus* (Linnaeus, 1758) в голоцене происходило в результате постепенного уничтожения лесной растительности в Западной и Центральной Европе и в результате охоты. Этот подвид обитал в равнинных смешанных лесах и был полностью истреблен в природе в 20-х годах прошлого века. На Кавказе приспособленный к горным условиям подвид зубра (*B. b. caucasicus* Satunin, 1904) был так же окончательно истреблен в 1927 г. [24].

Заключение. Исследование распространения овцебыка и бизона на территории Евразии в конце плейстоцена-голоцене выявило существенные флуктуации границ их ареалов. У обоих видов изменения ареалов происходило под влиянием климатических факторов. Наиболее холодовыносливый представитель мамонтовой фауны – овцебык имел максимальный ареал в LGM и LGT – в наиболее суровые периоды последнего оледенения. Бизон имел наиболее широкое распространение на протяжении относительно теплого межстадиала денекамп (=брянский). В максимум последнего оледенения его ареал заметно сократился, особенно в Европе, что, несомненно, было связано с ухудшением природных условий под влиянием увеличения объема скандинавского ледникового щита.

В голоцене ареал овцебыка сокращался более быстрыми темпами, чем у бизона. Вымирание этого вида непосредственно связано с ростом температуры и перестройкой экосистем в самом конце плейстоцена – голоцене, а также с распадом его ареала на отдельные небольшие фрагменты.

Сокращение ареала бизона связано с деградацией обширных открытых перигляциальных ландшафтов и увеличением высоты снежного покрова в начале голоцена [35]. Однако сходные изменения экосистем Северной Америки, как известно, не привели к вымиранию американских бизонов генетически очень близких к евразийским [61]. Вероятно, на вымирание бизонов в Северной Евразии помимо климатических причин значительное влияние оказывал и антропогенный прессинг. Несомненно, что именно человек сыграл ключевую роль в вымирании европейских

зубров, а возможно в среднем-позднем голоцене и локальных популяций *Bison* в Азии.

Приведенные в настоящей работе выводы о динамике ареалов овцебыка и бизона Евразии соответствуют в целом результатам, полученным на основании моделирования их ареалов и эффективной численности популяций [49], где изменения ареалов этих видов рассматриваются для четырех временных интервалов. Наши данные дополняют представленную в [49] детальную схему эволюции ареалов овцебыка и бизона для десяти климатических интервалов второй половины позднего плейстоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анисяткин Н.К., Борзяк И.А., Кетрару Н.А. Первобытный человек в гротах Тринка I-III. Кишинев, Штиинца, 1986. 123 с.
2. Барышников Г.Ф. Order Artiodactyla / Каталог млекопитающих СССР (плицен – современность). Л.: Наука, 1981. С. 343–408.
3. Бендукидзе О.Г. Голоценовая фауна позвоночных Грузии. АН ГССР. Ин-т палеобиологии. Тбилиси: Мецниереба, 1979. 108 с.
4. Васильевский Р.С., Бурилов В.В., Дроздов Н.И. Археологические памятники Северного Приангарья. Новосибирск: Наука, 1988. 225 с.
5. Величко Ф.Ф., Фаустова М.А. Развитие оледенений в позднем плейстоцене // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. М.: ГЕОС, 2009. С. 32–41.
6. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 131. 1985. С. 3–38.
7. Громова В.И. Первобытный зубр (*Bison priscus* Vojanus) в СССР // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Л. Т. 2. Вып. 2–3. 1935.
8. Давид А.И. Формирование териофауны Молдавии в антропогене / А.И. Давид. Кишинев: Штиинца, 1982. 152 с.
9. Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 550 с.
10. Дроздов Н.И. Археология, геология и палеогеография памятников юга Средней Сибири (Северо-Минусинская впадина, Кузнецкий Алатау и Восточный Саян). Красноярск, 1992. 129 с.
11. Дроздов Н.И., Чеха В.П., Лаухин С.А., Акимов Е.В. и др. Хроностратиграфия палеолитических памятников Средней Сибири (бассейн Енисея): (Экскурсия № 2): Путеводитель Междунар. симпоз. “Хроностратиграфия палеолита Сев., Центр., Вост. Азии и Америки (палеоэкол. аспект)”. К XIII конгр. INQVA (КНР, 1991). Новосибирск: 1990. 184 с.
12. Инешин Е.М., Клементьев А.В., Сулержитский Л.Д., Орлова Л.А. Фаунистические остатки Байкало-Потомского нагорья в свете радиоуглеродной хронологии // Изв. Лаборатории древних технологий. Иркутск, 2005. С. 49–59.
13. Кетрару Н.А. Памятники эпох палеолита и мезолита // Археологическая карта Молдавской ССР. Вып. 1. Кишинев: Штиинца, 1973. 179 с.
14. Косинцев П.А., Бобковская Н.Е. Крупные млекопитающие неоплейстоцена широтного отрезка Иртыша // Четвертичная палеозоология на Урале, Екатеринбург, 2003. С. 226–231.
15. Косинцев П.А., Бачура О.П., Сериков У.В., Орлова Л.А. Крупные млекопитающие севера Среднего Зауралья в конце позднего неоплейстоцена // Квартер-2005. IV Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода. Сыктывкар, 2005. С. 203–205.
16. Кройтор Р., Критические замечания о бизонах (*Bison*, Bovidae, Mammalia) из плейстоцена Молдовы // Revista Arheologică, serie nouă, V. 5. № 1. 2010. P. 172–188.
17. Макеев В.М., Арсланов Х.А., Барановская О.Ф., Пономарева Д.П. Стратиграфия, геохронология и палеогеография позднего плейстоцена и голоцена о-ва Котельного // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. Т. 58. 1989. С. 58–69.
18. Марков К.К. Палеогеография (Историческое земледование). Изд-во МГУ, 1960. 266 с.
19. Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период (ледниковый – антропогенный период). Т. 1. Территория СССР. Изд-во МГУ, 371 с. и Т. 2. Изд-во МГУ, 1965. 435 с.
20. Маркова А.К., Пузаченко А.Ю., ван дер Плихт Й., ван Кольфсхотен Т. и др. Новейшие данные о динамике ареала мамонта *Mammuthus primigenius* в Европе во второй половине позднего плейстоцена – голоцене // Доклады Академии Наук, 2010. Т. 431. № 4. С. 547–550.
21. Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т., Бохикке Ш., Косинцев П.А. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.). М.: Издательство КМК, 2008. 556 с.
22. Мочанов Ю.А. Дюктайская пещера – новый палеолитический памятник Северо-Восточной Азии / По следам древних культур Якутии. Якутск, 1970. С. 40–64.
23. Мочанов Ю.А. Древнейшие этапы заселения человеком Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1977. 263 с.
24. Немцев А.С., Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Супко Т.П. и др. Зубр на Кавказе. М.: Майкоп: Качество, 2003. 292 с.
25. Новенко Е.Ю., Зюганова И.С., Писарева В.В., Фаустова М.А. и др. Палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции для микулинского межледниковья и валдайского оледенения // Динамика лесных экосистем юга Валдайской возвышенности в позднем плейстоцене и голоцене. М.: ГЕОС, 2011. С. 52–67.
26. Пидопличко И.Г. Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине. Киев: Наукова Думка, 163 с.

27. Пономарев Д.В., Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т., ван Плихт Й. и др. Радиоуглеродные датировки остатков позднечетвертичных млекопитающих Архангельской области и их значение для реконструкций последнего ледникового покрова Восточной Европы // ДАН. 2012. Т. 444. № 6. С. 635–639.
28. Савич В.П. Позднепалеолитические поселения на горе Куличивка в г. Кременец (Тернопольский р-н УССР) // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. 1975. № 44. С. 41–51, 529.
29. Смирнов Н.Г. Новое в четвертичной палеотерииологии европейского северо-востока // Геология и минеральные ресурсы европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. Т. II. Сыктывкар, 1999. С. 286–288.
30. Сулержитский Л.Д., Романенко Ф.А. Возраст и расселение “мамонтовой” фауны азиатского Заполярья (по радиоуглеродным данным) // Криосфера земли. 1997. V. 1. № 4. Р. 12–19.
31. Тихонов А.Н. Плейстоценовый овцебык (*Ovibos pallantis*) Урала и Западной Сибири // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 256. 1994. С. 92–110.
32. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.
33. Хотинский Н.А., Климанов В.А. Растительность голоцена // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза. Атлас – монография. Вып. 2. Общая палеогеография. М.: ГЕОС, 2002. С. 89–104.
34. Фаустова М.А. Дегляциация и типы ледникового рельефа на территории европейской части СССР / Палеогеографическая основа современных ландшафтов. М.: Наука, 1994. С. 30–40.
35. Флеров К.К., Заблочкий М.А. О причинах изменения ареала бизонов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. LXVI (6). 1961. С. 99–109.
36. Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 310 с.
37. Abramova Z.A. Terminal Paleolithic Adaptation / Ed. Soffer O., Praslov N. From Kostenki to Clovis: Upper Paleolithic-Paleo-Indian Adaptions (Interdisciplinary Contributions to Archaeology), 1993. P. 85–100.
38. American Bison: Status Survey and Conservation Guidelines. Ed. by Gates C.C., Freese C.H., Gogan P.J.P., Kotzman M. // IUCN, Gland, Switzerland. 2009. 134 p.
39. Allsworth-Jones P. The Szeletian and the transition from Middle to Upper Palaeolithic in Central Europe. Clarendon press. Oxford, 1986. 249 p.
40. Bouchud J. Etude de la faune de l'abri Pataud, les Eyzies, Dordogne / Movius, H.L. / Ed., Excavation of the Abri Pataud, Les Eyzies (Dordogne). Contributors // Amer. School of Prehistoric Res. 30, Peabody Museum, Harvard University, Cambridge, 1975. P. 65–153.
41. Campos P., Willerslev E., Sher A., Orlando L. et al. Ancient DNA analyses exclude humans as the driving force behind late Pleistocene musk ox (*Ovibos moschatus*) population dynamics // Proc Nat. Acad. Sci. USA 105. 2010. P. 8327–8332 (PR CO).
42. Currant A., Jacobi R. A formal mammalian biostratigraphy for the Late Pleistocene of Britain // Quat. Sci. Rev. 2001. V. 20. № 16–1. P. 1707–1716.
43. Damblon F., Haesaerts P. & van der Plicht J. New datings and considerations on the chronology of Upper Palaeolithic sites in the Great Eurasian Plain // Préhistoire Européenne. 1996. № 9. P. 177–231.
44. Evin J., Marien G., Pachiardi Ch. Lyon natural radiocarbon measurements IV // Radiocarbon. 1973. V. 15. № 3. P. 514–533.
45. Fiebig M., Pacher M. Alpine cave bears and climate in marine isotope stage 3 // AUTH. 2006. № 9. P. 251–256.
46. Hedges R.E.M., Housley R.A., Law I.A., Perry C., Gowlett J.A.J. Radiocarbon dates from the Oxford AMS system: archaeometry datelist 6 // Archaeometry. 1987. V. 29 (2). P. 289–306.
47. Iwase A., Hashizume J., Izuho M., Takahashi K., Sato H. Timing of megafaunal extinction in the Late Pleistocene on the Japanese Archipelago // Quat. Intern. 2012. V. 255. P. 114–124.
48. Kuznetsova T.V., Sulerzhitsky L.D., Siegert Ch. New data on the “Mammoth” fauna of the Laptev Shelf Land (Arctic Siberia) / Proceedings of the First International Congress “The World of Elephants”. Rome. 16–20 October. 2001. P. 289–292.
49. Lorenzen E.D., Nogues-Bravo D., Orlando L. et al. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans // Nature. 2011. V. 479. P. 359–365.
50. MacPhee R., Tikhonov A.N., Mol D., Greenwood A.D. Late Quaternary loss of genetic diversity in muskox (*Ovibos*) // BMC Evolut. Biology. 2005. P. 5–49.
51. MacPhee R.D.E., Tikhonov A.N., Mol D., de Marliave C. et al. Radiocarbon chronologies and extinction dynamics of the Late Quaternary mammalian megafauna of the Taimyr Peninsula, Russian Federation // J. Archaeol. Sci. 2002. V. 29. № 10. P. 1017–1042.
52. Markova A.K., Puzachenko A.Yu., Kolfschoten T. van. The North Eurasian mammal assemblages during the end of MIS 3 (Brianskian-Late Karginian – Denekamp Interstadial) // Quat. Intern. 2010. P. 149–158.
53. Markova A.K., Smirnov N.G., Kosincev P.A., Khenzykhenova F.I. et al. Zoogeography of Holocene mammals in Northern Eurasia // Lynx, Praha, 2001. V. 32. P. 233–245.
54. Mol D., Post K., Reumer J., van der Plicht J. et al. The Eurogeul-first of the palaeontological, palynological and archaeological investigations of this part of the North Sea // Quat. Intern. 2006. V. 142–143. P. 178–185.
55. Musil R. Hunting game of the cultural layer of Pavlov / Ed. J. Svoboda, Pavlov I: Excavations 1952–1953. The Dolní Vestonice Studies 2 / ERAUL 66. Université de Liège, Liège. 1994. P. 183–201.

56. Orlova L.A., Kuzmin Ya.V., Dementiev V.N. A review of the evidence for extinction chronologies for five species of upper Pleistocene megafauna in Siberia // Radiocarbon. 2004. V. 46. № 1. P. 301–329.
57. Pacher M. Die Höhlenbärenreste der Sammlung Groß aus der Uschowa Höhle (Potocka zijalka/Slowenien) // Carinthia II. 1998. V. 108. S. 633–642.
58. Rasmussen S.O., Andersen K.K., Svensson A.M., Steffensen J.P. et al. A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination // J. Geophys. Res. 2006. V. 111. D06102, doi:10.1029/2005JD006079
59. Raynal J.-P., Pautrat Y. La Chapelle-aux-Saints et la Préhistoire en Corrèze // Edité par l' Association pour la Recherche Archéologique en Limousin, Limoges. 1990. P. 28–35.
60. Ryziewicz Z. Systematic place of the fossil musk-ox from the Eurasian diluvium // Prace Wroclawsk. Towar. Naukow. Ser. B. 49. 1955. 74 p.
61. Shapiro B., Drummond A.J., Rambaut A., Wilson M.C. et al. // Sci. 2004. V. 306. P. 1561–1565.
62. Sher A.V., Kuzmina S.A., Kuznetsova T.V., Sulerzhitsky L.D. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals // Quat. Sci. Rev. 2005. V. 24. № 5–6. P. 533–569.
63. Shpansky A.V. Quaternary mammals remains from the Krasniy Yar locality (Tomsk region, Russia) // Quat. Intern. 2006. V. 142–143. P. 203–207.
64. Stuart A.J., Lister A.M. Extinction chronology of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* in the context of late Quaternary megafaunal extinctions in northern Eurasia // Quat. Sci. Rev. 2012. V. 51. P. 1–17.
65. Stuiver M., Polach H.A. Discussion: Reporting of ¹⁴C Data // Radiocarbon. 1977. V. 19(3). P. 355–363.
66. Svensson A., Andersen K.K., Bigler M., Clausen H.B. et al. A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology // Climate of the Past. 2008. V. 4. P. 47–57.
67. Zagwijn W.H. Vegetation, climate and radiocarbon datings in the Late Pleistocene of The Netherlands. Part II: Middle Weichselian // Mededelingen Rijks Geologische Dienst. V. 25. № 3. 1974.
68. Valladas H., Chadelle J.P., Geneste J.-M., Joron J.-L. et al. Datations par la thermoluminescence de gisements mouste'riens du Sud de la France // L'Anthropologie 1987. V. 91. P. 211–226.
69. Vandenbergh J.F. The relation between climate and river processes, landforms and deposits during the Quaternary // Quat. Intern. 2002. V. 91. P. 17–23.
70. Van Huissteden J. Tundra rivers of the Last Glacial: sedimentation and geomorphological processes during the Middle Pleniglacial in the Dinkel valley (eastern Netherlands) // Mededelingen Rijks Geologische Dienst. 1990. V. 44-3. 1990. P. 3–138.
71. Vartanyan S.L., Arslanov K.A., Karhu J.A., Possnert G. et al. Collection of radiocarbon dates on the mammoths (*Mammuthus primigenius*) and other genera of Wrangel Island, northeast Siberia, Russia // Quat. Res. 2008. V. 70. P. 51–72.
72. Von Königswald W., Taute W. Mensch und Fauna unter dem Einfluß des Klimawandels an der Grenze vom Pleistozän zum Holozän // Nachrichten Deutsche Geologische Gesellschaft. 1974. V. 9. S. 145–150.
73. Wojtal P. Zooarchaeological studies of the Late Pleistocene sites in Poland. Krakow, 2007. 189 p.

Dynamics of Northern Eurasian Musk ox and Primitive Bison Ranges During the Second Part of Late Pleistocene – Holocene

A.K. Markova*, A.Yu. Puzachenko*, T. van Kolfschoten, P.A. Kosintsev***, T.V. Kuznetsova****, A.N. Tikhonov*****, O.N. Bachura***, D.V. Ponomarev*****, J. van der Pliht**, M. Cutiens****

* Institute of Geography, Russian Academy of Sciences

** Leiden University, The Netherlands

*** Institute of Plant and Animal Ecology, Siberian Branch, Yekaterinburg

**** Lomonosov Moscow State University, Moscow

***** Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

***** Institute of Geology, Komi Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

The dynamics of the musk ox and primitive bison ranges during the ten different intervals of the Late Pleistocene – Holocene is analyzed, as well as their changes under the climatic influence. The cold-adapted musk ox had the maximum range during LGM and LGT (the coldest intervals of the last glaciation). The more temperate bison had the maximum range during the Denekamp (=Briansk) Interstadial. Bison' area became significantly smaller during the LGM under the influence of cold climate. The velocity of decreasing of musk ox range was higher than decreasing of bison range during the Holocene, what could be explained by progressive warming, uncomfortable for the musk ox. The new ¹⁴C data obtained during this work in Groningen and other radiocarbon laboratories help to reconstruct the distribution of musk ox and primitive bison in Northern Eurasia during last 50 000 years.