

УДК 56.017.551.891

П. В. Пучков

НЕКОМПЕНСИРОВАННЫЕ ВЮРМСКИЕ ВЫМИРАНИЯ

СООБЩЕНИЕ 5. КРИЗИС В ПАЛЕАРКТИКЕ

Раннее присутствие людей в регионе обусловило, как и в Палеотропике, раннее начало вызванных ими некомпенсированных вымираний при небольшом их размахе (сравнительно с Америкой и Австралией). Правда, до вюрма они терялись на фоне естественного оскудения биоты, определявшегося на севере похолоданием, а во многих южных районах — иссушением (Kurten, 1968; Алексеева, 1977; Синицын, 1980; и др.)*. Роль человека тогда ограничилась вытеснением им саблезубов (*Homotherium* и *Megantereon*) (Krantz, 1970; Martin, 1984) и угасанием некоторых толстокожих (эласмотерий, часть хоботных юга Палеарктики), вытесненных другими гигантами, более стойкими к антропогенному прессу (Пучков, 1989 б). В то же время доказанные (Ефименко, 1953; Семёнов, 1966, 1989; Freeman, 1973; Kurten, 1976; Кларк, 1977; Иванова, 1977; Борисковский, 1979; Mania, 1983; и др.) охоты археоантропов и палеоантропов на сменявших друг друга слонов мамонтовой линии (*Mammuthus meridionalis*, *M. trogontherii*, *M. primigenius*), лесных слонов (*Elephas antiquus*), гиппопотамов (*Hippopotamus amphibius*), лесных (*Dicerorhinus kirchbergensis*), степных (*D. hemitoechus*) и шерстистых (*Coelodonta antiquitatis*) носорогов не вызывали исчезновения этих животных (кроме как в некоторых маргинальных популяциях), ибо сами люди угнетались хищниками (Пучков, 1989 а, 1993) и другими факторами (Семёнов, 1966; Борисковский, 1979; и др.). Вымирание этих исполинов в позднем вюрме было предreshено с появлением неолитов (*Homo s. sapiens*), освободившихся от пресса хищников, более многочисленных и изобретательных охотников, чем прежние люди (Пучков, 1989 а, 1989 б, 1993). По ряду причин (там же) они преследовали гигантов ревностнее, чем в Палеотропике. Отныне природные факторы значили в вымираниях мегафауны меньше, чем человек, лишь ускоряя или замедляя развитие кризиса.

Вюрмские и раннеголоценовые вымирания. Они растянуты в промежутке 40—4 тыс. л. н., но на большей части территории их основная фаза приурочена к анагляциалу — 15—10 тыс. л. н.

Толстокожие. Похолодания около 38—35 и 24—14 тыс. л. н. сами по себе не могли погубить толстокожих юга Европы [Пучков, 1989 б]. Они слабо затронули Иберийский полуостров и некоторые другие территории, где сохранялась теплолюбивая биота [Crusafont-Pairo, 1960; Kurten, 1968; Freeman, 1973; Musil, 1985; и др.]. Но они резко сократили ареалы лесного слона, гиппопотама, лесного и степного носорогов [там же], чем облегчили их истребление людьми [Пучков, 1989 б]. Иссушение северо-западной Африки, начавшееся около 40 тыс. л. н. [Klein, 1984], оказало, по-видимому, сходное действие на местных слонов (*Loxodonta atlantica*, *Elephas iolensis*) и носорогов (*D. kirchbergensis*), «пощадив» не менее нуждавшихся в водопоях, но более плодовитых оленей, медведей и кабанов. Если бы спор за воду и пищу происходил без вмешательства человека, слоны отмирали бы после прочих мезофильных фитофагов [Owen-Smith, 1987, 1989; Пучков, 1992 а; и др.]. А в южной Европе, и в Магрибе слоны исчезают раньше

* Источники, не приведенные в списке литературы данного сообщения, приведены в таковых предыдущих сообщений (Пучков, 1991; 1992 а, 1992 б, 1993).

носорогов [Freeman, 1973; и др.], несмотря на свою большую эврибионтность. Это — следствие стадности первых, облегчавшей охоту.

Толстокожие Палестины и Сирии никак не могли вымереть по природным причинам. В силу расчлененности рельефа и влияния моря здесь при всех колебаниях климата сохранялись разнообразные растительные формации и смешанная лесостепупустынная фауна (Палеолит..., 1978; Tchernov, 1984). Это не помешало лесному и степному носорогам вымереть здесь в конце вюрма, а мамонту — даже около 33 тыс. л. н. — его тут уже не было в самую холодную и выгодную для него фазу (Tchernov, 1984). То же наблюдается в Крыму и на Кавказе, где мамонт и шерстистый носорог присутствуют в раннем вюрме, но отсутствуют в позднем (Верещагин, Барышников, 1985; и др.), несмотря на усиление континентальности климата. В Китае, как и повсюду, средневюрмское (38—35 тыс. л. н.) похолодание было слабей поздневюрмского (24—14 тыс. л. н.). Это доказывают, в частности, ископаемые почвы (Цзуй, Сье, 1982). Тем не менее в первое из этих похолоданий мамонты продвинулись южнее (там же). А вымерли они здесь после периода интенсивного промысла около 23—20 тыс. л. н., то есть в самый разгар поздневюрмского плейгляциала без малейшего намека на потепление (Лю, Ли, 1982; Liu, Li, 1984). Наскальное изображение намадийского слона (*Elephas namadicus*), известное из западной Монголии (Krause, 1978), доказывает, что этот зверь, продвигавшийся в межледниковья до юга Сибири, и в вюрме заходил далеко на север. Даже если вся область, куда проник мамонт (до Сычуани в среднем вюрме), стала для него климатически непригодной, в его распоряжении остались огромные территории южного Китая и большей части Японии. Наконец холод и вовсе не грозил популяциям этого вида, населявшим (Алексеев, 1978; Гарутт, 1986) Индо-Малайскую область. В Японии сей слон угас примерно в одно время с китайскими мамонтами (около 20 тыс. л. н.) и тоже после периода интенсивной охоты на него (Kamei, 1981; Камей и др., 1982).

Описанная депрессия толстокожих юга Палеарктики поначалу контрастировала с процветанием мамонта и шерстистого носорога в большей части Европы и Сибири, которое объясняют похолоданиями и экспансией перигляциальных ландшафтов [Величко, 1973; Томирдиаро, 1977; Musil, 1985; и мн. др.]. Неясно, однако, везде ли здесь в стадиалы среда улучшалась для мамонтов: сибирские и берингийские мамонты становились крупнее как раз в интерстадиальные потепления [Гарутт, 1965; Guthrie, 1990; и др.]. Однако в средневюрмский стадиал и в начале поздневюрмского происходил отток к югу части северного населения [Палеолит..., 1978; и др.], что ускоряло упадок толстокожих южных районов [Гладилин, 1974; Станко, 1989]. Зато этот отток мог временно облегчать положение северных гигантов.

Обилие остатков мамонтов в материалах палеолитических стоянок на Дону при переходе от слоев конца мегантерстадиала к таковым плейгляциала возрастает в 9 раз, что считают доказательством большей пригодности для мамонтов тундростепи по сравнению с лесостепью [Верещагин, Барышников, 1977]. Но это может свидетельствовать и о том, что мамонтов стали чаще и искуснее добывать. Только перепромысел мог удерживать популяции мамонтов и носорогов при плотности, ненасыщавшей среду, препятствуя тем самым реколонизации видами южных районов, где они обитали в раннем вюрме. Перепромысел же объясняет, почему несколько позже, но также до конца плейгляциала, депрессия затронула и популяции этих видов на части более северных территорий. Так, в Беларуси пока не найдено остатков мамонта и носорога моложе 19 тыс. л. н. [Калиновский, 1991], а в Северном Причерноморье [Станко, 1989] и в бассейне верхнего Енисея [Ермолова, 1977] — моложе 20 тыс. л. н. Сокращение количества мамонтов, опережавшее потепления анагляциала, отмечено также для бассейна Печоры [Бадер, 1974], Запада Украины [Татаринев, 1969; Богуцкий и др., 1974], ряда местностей Западной Европы [Ефименко, 1953; Kurten, 1968; и др.].

Все же мамонты и шерстистые носороги Европы и Сибири в максимальное похолодание (24—14 тыс. л. н.) упорно противостояли давлению человека. Этому способствовали климатическая стабильность, отсутствие серьезных конкурентов (возрастание к концу вюрма количества северных оленей было не причиной, а следствием упадка мамонтов) и давняя приспособленность указанных толстокожих к хищничеству людей. Свобода маневра в бескрайних тундростепях и криофитных саваннах помогала гигантам избегать преследователей. Развязку ускорили волны потеплений в анагляциале и начале голоцена. Они принесли неустойчивость погоды и облесение огромных пространств, усугубленное зимами с настом и глубоководным снежьем (Верещагин, 1971; и мн. др.). Подобные изменения в прежние потепления мало значили для многочисленных мамонтовых стад, торивших дороги сквозь снег и заросли, превращавших сплошные леса в парковые или даже в лесолугостепи (Пучков, 1992 а и др.) и быстро восстанавливавших потери в случае природной массовой гибели. Но теперь легкий прежде «экзамен» оказался тяжелым: средообразующая деятельность требовала насыщающей среду плотности популяций, поддерживать и восстанавливать которую мешали охота и сопряженная с нею «косвенная гибель» (Алексеева Э., 1980; Пучков, 1992 б). Потепления на севере Евразии были слишком незначительны, чтобы ослабить мясоядность людей: растительные и мелкие животные пищевые объекты остались скудными и почти недоступны в долгие зимы. Люди поддерживали свою численность, добывая оленей и другую добычу, включая уцелевших еще исполинов. Последних легко отыскивали по следам их деятельности, а облесение и заболачивание местности благоприятствовало устройству ловушек и засад. Стада и популяции, погибавшие от охотников, локальных катастроф, эпизоотий и вырождения, уже не восстанавливались (там же). Даже возврат в Европу перигляциальных ландшафтов в дриасовые похолодания 12,5—12 и 11—10 тыс. л. н. не приносил облегчения гигантам: их остатки возрастом моложе 12,5 тыс. л. н. единичны и в Западной (Coop, Lister, 1987), и в Восточной Европе (Алексеева, Тихомиров, 1989). На севере Сибири остаточные популяции мамонтов продержались до раннего (Юрибейский мамонт, 1982), а на о. Врангеля — до среднего голоцена (доклад С. Л. Вартамяна, Ленинград, 15. V. 1991). Отдельные, крайне малочисленные и не влиявшие на среду, популяции мамонтов и шерстистых носорогов могли существовать и позже (Пидопличко, 1951; Корниец, 1962), что, впрочем, мало вероятно (Верещагин, 1979). Во всяком случае версия о принадлежности к мамонтам ближневосточных слонов (Brentjes, 1969), перебитых к IX в. до н. э., не подтвердилась. Это — индийские слоны (*Elephas maximus*) (Hooijer, 1975 а), возможно, заселившие регион в голоцене (Olivier, 1978). Они могут быть и потомками местной популяции, жившей здесь (Палеолит..., 1978) в начале вюрма, а затем ввергнутой в глубокую депрессию (остатков вида нет в поздневюрмских и раннеголоценовых находениях — там же; Tchernov, 1984) и вновь размножившейся в период ослабления охоты на мегафауну между палеолитом и эпохой древних деспотий (Пучков, 1989 б).

Прочая растительоядная мегафауна. Раннеголоценовую депрессию сибирских и аляскинских **бизонов** (*Bos priscus* s. l.), **овцебыков** (*Ovibos moschatus*) и **лошадей** (*Equus caballus* s. l.) обоснованно связывают с экспансией медленно растущей, мало питательной и даже, отчасти, токсичной тундровой и таежной растительности [Верещагин, 1988; Gurthie, 1990; и др.]. Такая экспансия была ограничена в прежние потепления из-за огромных стад мамонтов, формировавших [Пучков, 1989 а; 1992 а] криофитные саванны, где преобладала [Верховская, 1988; и др.] луговая растительность, питательная и быстро растущая. Она доминировала потому, что мамонты расчленили массивы тайги и кустарников, бизоны, лошади, овцебыки и олени разбивали моховый покров, все вместе, но, в первую очередь — мамонты, удобряли почву огромным количеством навоза. Из-за выпаса мамонтов было много молодых, химически слабо защищенных, отравивших в силу компенсаторного роста побегов древесно-кустарниковой и травянистой растительности. Они служили прочим крупным фитофагам основой питания. Бизоны, лошади и овцебыки больше нуждались в улучшении пастбищ мамонтами, чем менее крупные и прожорливые северные олени. Ма-

монты облегчали копытным зимовку, широкомасштабно утаптывая снег и взламывая наст. Вот почему рассматриваемые формы процветали при обилии мамонтов и на севере [Вангенгейм, 1977] и на юге [Верховская, 1988] Сибири в ресс-вюрме, но испытали депрессию на рубеже голоцена. Без мамонтов они не смогли долго поддерживать оптимальные для себя формации даже в центральной Якутии с ее мало-снежной зимой без оттепелей и весьма богатыми травой лиственниками. Тем труднее им было удержаться там, где воцарялась темной хвойная тайга и зимы с оттепелями, настом и глубокоснежьем — мамонты больше не прокладывали зимних и летних дорог и не поддерживали обширных лугов и березняков среди елового леса. Миграционные пути копытных блокировались, их популяции фрагментировались, уменьшались, оттеснялись в изолированные, наиболее благоприятные, участки. Это снижало их способность противостоять погодным неурядицам, эпизоотиям, волкам и охотникам. Овцебыки, бизоны и лошади постепенно сдавали позиции северному и другим оленям, оказавшимся в среде без мамонтов более конкурентоспособными. Специализация охотничьих племен к охоте на оленей могла, в силу уже рассмотренных [Пучков, 1992 б] закономерностей «первобытного недопромысла» [т. е. недостаточно интенсивного промысла взрослых особей плодотворной и конкурентно преуспевающей жертвы] еще более ускорять рост поголовья последних [Krantz, 1970]. Овцебыки держались еще около 3 тыс. л. н. на Таймыре [Верещагин, Барышников, 1985], а бизоны — до 2 тыс. л. н. на северо-востоке Сибири [Флеров, 1977]. Это были остаточные популяции, подобные существующим и теперь в Канаде.

В степях угасание толстокожих снизило мозаичность фитоценозов, а также усилило и участило пожары, ибо больше, чем прежде высокой травы успевало засохнуть. Это затруднило разделение ниш между копытными разных видов. В американских прериях подобная ситуация, усугубленная «эффектом первобытного недопромысла» (Krantz, 1970; Пучков, 1992 б), обусловила эксплозивное размножение бизонов и вытеснение ими лошадей и прочих копытных (Пучков, 1988; 1989 б). В степях Евразии бизоны «свой шанс» упустили, ибо медленность и постепенность угасания гигантов вызвала столь же плавное изменение среды и условной конкуренции, позволявшее и другим копытным поспевать за переменами: временное угнетение тех или иных видов не было настолько глубоким, чтобы индивидуальный и групповой отбор не восстанавливали положение. Это клало предел плавному нарастанию численности видов, исходно более конкурентоспособных в новой среде. Стабильная обычность нескольких видов копытных вынуждала людей регулярно добывать все эти виды. В результате «эффект недопромысла» лишь ненадежно укреплял доминирующее положение наиболее многочисленной формы, не приводя к вытеснению ею прочих. Таким было поздневюрмское господство бизонов (*Bos priscus* s. l.) на значительной части степной зоны (Станко, 1989; и др.). Оно окончилось, когда в связи с голоценовым потеплением в степи и лесостепи продвинулся тур (*Bos primigenius*). В прежние межледниковья обоим быкам (достигавшим благодаря выпасу на пастбищах, улучшенных толстокожими, и селективной деятельности пещерных львов и гнен огромных размеров) не было тесно ни в открытых, ни в лесистых местностях (Kurten, 1968; Верещагин, 1979). Очевидно, они делили биотопы, разнообразие которых повышалось деятельностью толстокожих. В отсутствие последних тур, невзирая на меньшее смягчение климата по сравнению с межледниковьями, оказался способен изгнать бизона из большего количества биотопов степной зоны. Когда туров стало больше, их добывали гораздо чаще, чем бизонов (Станко, 1989). В силу «эффекта первобытного недопромысла» (см. выше) преимущество тура могло еще более возрасти.

По другой версии (Станко, 1989), крах степных бизонов вызван резким усилением их истребления людьми. Этой версии противоречит высокая плодовитость бизонов и их процветание в прериях, невзирая на интенсивное (по палео- и мезолитическим меркам) истребление индейцами. Но истребление людьми остаточных бизоньих стад из популяций, изреженных иными причинами, вполне могло иметь место. Немно-

гочисленные популяции измелъчавших бизонов продержались в донских степях до XIII в. н. э., а в южносибирских — до VII в. н. э., будучи, как и туры, вытесненными не столько охотой, сколько конкуренцией со скотом (Верещагин, Барышников, 1985). В лесах Европы и Кавказа бизон уцелел, превратившись в зубра (там же).

Угасание **забайкальского бубала** (*Parabubalis capricornis*), **кяхтинского винторога** (*Spirocerus kiakhtensis*), **байкальского яка** (*Bos grunniens baikalensis*), то целиком относят к вюрму, то считают растянувшимся до исторического времени (Верещагин, 1971 и др.; Кожамкулова, 1981; и др.). Вероятно, эти обитатели аридных степей и нагорий юга Сибири и Центральной Азии зависели от преобразования пастбищ шерстистыми носорогами сильнее выживших копытных и хуже их противостояли волкам, размножившимся из-за угасания крупнейших хищников (Пучков, 1989 б). Последний фактор мог погубить **европейского тара** (*Hemitragus bonali*).

Считается, что европейского **большеорогого оленя** (*Megaceros giganteus*) погубила экспансия лесов в голоцене [Kowalski, 1967; Reed, 1970]. Но почему тогда зверь процветал среди более пышных лесов рисс-вюрма и миндель-рисса? Разгадка в том, что в межледниковья лесные слоны и бегемоты либо мамонты создавали среди лесов луга [Stuart, 1976; Stuart, Hibbard, 1986; Пучков, 1989 а], расширяя зону жизни этого оленя [Пучков, 1989 б]. К позднему вюрму похолодание вытеснило большеорогого оленя с части ареала, но он остался обычен во многих странах Европы [Громова, 1965; Musil, 1985]. Начавшийся упадок хоботных поначалу не был ему опасен из-за климатогенной изреженности древесного покрова. Потепления в анагляциале были относительно слабыми, а климатогенная экспансия лесов — не очень интенсивной. Большие стада бизонов, лошадей, северных оленей и без слонов поддерживали обширные луга и пустоши, достаточные для большеорогих оленей. Деятельность стадных копытных оказалась недостаточной для спасения зоогенных лугов, когда началось более мощное потепление раннего голоцена. Леса достигли густоты, невиданной в прежние межледниковья [Пучков, 1989 б]. Остаточные популяции большеорогих оленей отступили к опушкам, заливым лугам и редким полянам. Эти популяции стали слишком малы и изолированы, чтобы противостоять прессе охотников, волков, погодных неурядиц, конкуренции с другими копытными.

Вероятно, сходно протекало вымирание **китайского большеорогого оленя** (*M. ordosianus*), тоже пережившего в Японии намадийского слона (Kamei, 1981); правда в другой работе (Камей и др., 1982) говорится об их одновременном вымирании. В Северо-Западной Африке необходимая **алжирскому большеорогому оленю** (*M. algericus*) мозаика леса и открытых пространств определялась орографически и, с 12 тыс. л. н., — деятельностью африканского слона. Этот олень дожил до 5—6 тыс. л. н. (Reed, 1970; Klein, 1984) и вымер, скорее всего, из-за конкуренции со скотом, усугубленной охотой.

Европейский осёл (*Equus hydruntinus*) избегал как засушливых степей, так и сплошных лесов (Громова, 1965). Это осложнило в голоцене положение его европейских популяций, когда резко сократилась площадь открытых пространств и лесостепных экотонов. Из Франции и Средней Европы он исчез в связи с облеснением, а на юге континента его вымирание, растянувшееся местами до среднего неолита (там же; Воконү, 1978), было связано с конкуренцией домашнего скота и охотой. Те же причины угнетали его в Передней Азии, дополняя эффект конкуренции с онагром (*E. hemionus*) (Пучков, 1989 б).

Лошадь (*E. caballus* s. l.) удержала позиции не только в степной, но и, частично, в лесной зоне. В Британии её остаточные популяции превратились, по-видимому, в пони (Clutton-Brock, 1983), а в материковой Европе — в лесных тарпанов (Fremant, 1973; Кузьмина, 1989). Тем не менее налицо голоценовая депрессия европейских лесных лошадей, которой не было в межледниковья (Kurten, 1968; Mania, 1983). Голоценовым лесным тарпанам и зубрам Европы по климатическим причинам (Флевров, 1977) было легче, чем сибирским лошадям и бизонам (см. выше). Но не следует

забывать, что в межледниковья хоботные создавали для этих копытных подходящие формации по всей лесной зоне (Пучков, 1989 б и др.).

Подвергшиеся справедливой критике (Kurten, 1976; Пучков, 1989 б) версии вымирания пещерных медведей (*Ursus spelaeus*, *U. rossicus*) содержат и верные идеи. Заслуживает внимания мысль (Kowalski, 1967) об исчезновении их специфической ниши. Только исчезла она не из-за голоценового потепления (там же), а вследствие вымирания толстокожих. В этом убеждает как переживание медведями межледниковий, так и то, что угасание зверей началось не в конце, а приблизительно с середины вюрма (Kurten, 1968; 1976) и медленно прогрессировало параллельно упадку толстокожих (см. выше). Вероятно, выпас мамонтов и (или) лесных слонов создавал в каких-то типах фитоценозов высокую концентрацию растений, ценных для пещерных медведей, к примеру с питательными подземными частями. Допустима аналогия с бородавочником в Уганде, зависящим в сухой сезон от корневищ злака *Alternanthera pungens*, разрастающегося после выпаса бегамотов (Lock, 1972). В горах зависимость медведей от толстокожих была ниже или отсутствовала, ибо богатство и мозаичность горной растительности и в плейстоцене определялись в первую очередь рельефными причинами. Однако представления о том, будто огромный *U. spelaeus* в отличие от *U. rossicus* вовсе не населял равнины (Верещагин, 1979; и др.) не согласуются с обитанием первого (там же) в горах Крыма, Кавказа, Жигулей и Урала. Звери не проникли бы в эти обособленные горы, если бы не обитали и на равнинах, пусть даже при сниженной плотности. Не исключена и конспецифичность *U. spelaeus*, с *U. rossicus*.

Вымирание толстокожих и изреживание популяций части стадных копытных привело к монотонизации ландшафтов, особенно на равнинах. Предпочитавшиеся пещерными медведями растения стали редки или локализовались на ограниченных участках. Спасти медведей мог переход либо ко всеядности либо к эффективному использованию фоновой растительности изменившихся фитоценозов. Но с последней задачей не справились даже некоторые копытные (см. выше), а не только пещерные медведи с их ограниченными (Габуння, 1969) возможностями приспособления к строгой фитофагии. Во всеядной нише *U. spelaeus* и *U. rossicus* были вынуждены теснее, чем прежде, конкурировать с бурым медведем и (на юге) с кабаном в условиях давления человека, охотившегося на всех четверых. Пещерные медведи проигрывали конкуренцию, уступая свиньям в плодовитости, а бурым медведям — в способности добывать копытных, столь важной для медведей при скудости других кормов, на пример ранней весной (Гептнер, Наумов, 1967; Филонов, 1989; и др.), а порой и перед зимней спячкой (Кучеренко, 1985). Пещерные медведи, судя по анатомическим особенностям, очень уступали бурым в выносливости скоростных качеств (Kurten, 1976; Верещагин, 1979). Ненажировавшиеся звери гибли от голода. Вероятно, первыми отмирали крупные прожорливые самцы: в некоторых пещерах Бельгии и Моравии (Kurten, 1976), а также Урала (П. А. Косинцев — устное сообщение) в слоях, предшествующих времени вымирания вида, процент молодых особей или (Musil — цит. по Kurten, 1976) мелких самок резко возрастает.

Пещерные медведи вначале исчезают с равнин и низкогорий, а вымирание горных популяций протекает разновременно; ареал становится всё клочковатее; отдельные популяции в горах Средней Европы и Кавказа продержались до мезолита (Kurten, 1968; 1976; Верещагин, 1979 и др.). Даже богатство горной флоры не смогло неограниченно долго поддерживать маленькие, теперь уже действительно изолированные и вырождавшиеся популяции, всё менее способные противостоять конкурентам и восполнять от врагов-людей и локальных катастрофических событий (Пучков, 1989 б).

Хищники. Несмотря на угнетение людьми льва (*Felis leo spelaea*), гиены (*Crocuta spelaea*) и леопарда (*F. pardus*) [Пучков, 1993], они не выпадали из экосистем, пока сохранялось обилие разнообразной добычи. Лишь оскудение последней к концу вюрма предопределило их вымирание или отступление к югу [Верещагин, Барышников, 1985]. Страдали эти хищники и от голоценовых глубоководных и настообразованных [Верещагин, 1971; 1971 а]. Известно, что многоснежье часто облегчает тигру охоту на кабана, но отнюдь не на оленьих, сохраняющих преимущество в скорости бега [Кучеренко, 1985; Юдаков, Нико-

лаев, 1987]. Только очень прочный наст удерживает тигра, а обычный, пригодный для волка,— ломается, пугая треском жертвы и травмируя тигру лапы [там же; Владыка..., 1966]. Неудивительно, что тигры так охотно используют зимой лесовозные дороги [там же]. В межледниковья роль «лесовозов» для пещерных львов выполняли мамонты, утаптывавшие снег и взламывавшие наст [Пучков, 1989 б].

Количество волков, возраставшее по мере падения роли крупнейших хищников [Пучков, 1993], должно было дополнительно увеличиться, когда последние исчезли полностью. Амурские тигры [Капланов, 1948; Владыка..., 1966; Гептнер, Слудский, 1972; Крупные..., 1976; Кучеренко, 1985; Волк, 1985] и леопарды Копет-Дага [В. С. Лукаревский — устное сообщение] ревностно уничтожают волков или изгоняют их из своих угодий. В то же время тигры причиняют равнинным [кроме кабана] и горным копытным меньший урон, чем волки, размножающиеся в отсутствие первых [Владыка..., 1966; Крупные..., 1976; Кучеренко, 1985; Филонов, 1989]. Поэтому волки в вымирании остаточных популяций ряда копытных, вероятно, играли не последнюю роль [Пучков, 1989 б].

Красные волки (*Cuon alpinus*) населяли Европу с эоплейстоцена до конца юр-ма, невзирая на многократные изменения климата и ландшафта (Kurten, 1968; Musil, 1985). Их приспособляемость проявляется и теперь. Они то добывают в одиночку или мелкими группами грызунов (дождевые леса Суматры — Strien, 1986), то охотятся на копытных средними или крупными стаями (Гептнер, Слудский, 1972; Bueler, 1974). Стаи в 20—35 особей опасны даже тиграм (Guggisberg, 1975), они распугивают добычу и вынуждены кочевать по огромной территории. Поэтому природная плотность и экологическая роль красных волков в конечном итоге гораздо ниже, чем у крупных кошек. Крупные стаи могли существовать и у красных волков Европы и северной Азии, пока сохранялось обилие и разнообразие копытных. Оскудение добычи потребовало расчленения стай. Но при мелкогрупповой организации красные волки не смогли долго конкурировать с более крупными серыми волками, возросшими в числе по угасанию львов, гиен и леопардов (см. выше). Едва ли случайно, что ареалы обоих волков перекрываются почти исключительно там, где обитают и крупные кошки.

Мелкие млекопитающие. Им были свойственны не полные вымирания, а климатогенные изменения ареалов, сопровождавшиеся, порой, превращением в новые виды (Kurten, 1968; Рековец, 1985; и мн. др.). Возможным исключением является заяц *Lepus tanaiticus*, вероятно, вытесненный современными видами, более конкурентоспособными в голоценовых фитоценозах (Пучков, 1989 б); правда не исключено, что он — лишь экотип беляка (П. А. Косинцев — устное сообщение). Вымирание на Кавказе сурков (*Marmota palaeocaucasica*) (Барышников, 1980) могло быть обусловлено не только увлажнением климата, но и снижением людьми поголовья копытных, переставших «стричь» субальпийские луга столь интенсивно, как раньше. Известно, что сурки плохо кормятся по высокотравью и легко добываются в нём хищниками (нет обзора), в связи с чем нередко исчезают, когда прекращается выпас скота (Абатуров, Кузнецов, 1973)

Членистоногие и растения. Вымерли желудочный овод (*Kobboldia rusanovi*) — паразит мамонта (Верещагин, Барышников, 1985) и ряд панцирных клещей (*Svalbardia rostralis*, *Ceratoppia rotundirostris* и другие *Oribatidae*) (Юрибейский мамонт, 1981; Криволуцкий, Друк, 1982). Эти почвенные клещи вымерли из-за изменения почвенного режима вследствие прекращения выпаса мамонтов и их спутников (Пучков, 1989 б). Возможно, будут выявлены и другие вымершие членистоногие, зависевшие от крупных фитофагов или от их воздействия на среду. Могли существовать и такие растения, например, плаун *Selaginella pleistocenica*, произраставший в Якутии около 37 тыс. л. н. (Украинцева, 1977).

Вымирания на островах Средиземного моря многочисленны и не могут быть здесь рассмотрены. Почти каждый остров населяла своеобразная териофауна, уничтоженная первопоселенцами (преимущественно неолитическими) и завезёнными ими животными (Davis, 1987; и мн. др.). Например, карликовые слоны *Elephas a. falco-*

perii, достигавшие в холке всего 0,9—1,0 м, на о. Тилос (юго-восток Эгейского моря), на многие тысячелетия пережили нормальную материковую расу *E. antiquus*, благодаря тому, что палеолитические охотники его не заселили. Неолитические рыбаки и земледельцы, вероятно, шадидли слоников по эстетическим и религиозным мотивам, и животные дожили до 4,5 тыс. л. н., то есть до раннеминойской эпохи (Vachmauer et al., 1976, и др.). Карликовые слоны и бегемоты имеют, по-видимому, голоценовый возраст и на Кипре (Davis, 1987), откуда фараоны XVIII династии получали слоновую кость (Lexikon..., 1975). Вероятно, при этом эксплуатировались уже не живые слоны, а их субфоссильные остатки (Пучков, 1989 б). Смутные воспоминания об островных слонах, возможно, сохранились до эпохи Платона, «населившего» слонами сочинённую им Атлантиду (Платон, 1971, с. 554—555). Это тем вероятнее, что прототипом последней была, по-видимому, крито-минойская цивилизация (Резанов, 1975; Кондратов, 1986), охватывавшая Тилос и влиявшая на древний Кипр.

Заключение. Таким образом, вымирание толстокожих повлекло серьезные изменения среды существования и условий конкуренции ряда палеарктических животных. Однако постепенность вымирания толстокожих облегчала приспособление к этим изменениям, благодаря чему в Палеарктике вымерло намного меньше видов, чем в Америке [Пучков, 1989 б].

- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Млекопитающие в биогеоценозе // Природа.— 1973.— № 10.— С. 59—69.
- Алексеева Л. И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы.— М.: Наука, 1977.— 215 с.
- Барышников Г. Ф. Сурик в палеолите Кавказа // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене.— Л., 1980.— С. 50—59.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Там же.— С. 3—20.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Ледниковая теория и палеофаунология // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва.— 1977.— 109, № 2.— С. 122—129.
- Гарутт В. Е. Ископаемые слоны Сибири // Антропогенный период в Арктике и Субарктике.— М.; Л., 1965.— С. 106—130.
- Гептнер В. Г., Наумов Н. П. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2, ч. 1. Морские коровы и хищные.— М., 1967.— 600 с.
- Громова В. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы.— М., 1965.— 143 с.
- Калиновский П. Ф. Палеогеография позднеледниковья и голоцена Белоруссии по териологическим данным // VI координационное совещание по изучению мамонтов и мамонтовой фауны.— Л., 1991.— С. 27—29.
- Камей Т., Асо М., Сакаи И. Озеро Нодзир: позднеплейстоценовая охота в... Японии... // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл.— М., 1982.— Ч. 1.— С. 111.
- Капанов Л. Г. Тигр, изюбрь, лось.— М., 1948.— 127 с.
- Кожамкулова Б. С. Позднекайнозойские копытные Казахстана.— Алма-Ата: Наука, 1981.— 145 с.
- Кондратов А. М. Атлантиды моря Тетис.— Л., 1986.— 168 с.
- Кривошницкий Д. А., Друк А. Я. Панцирные клещи... в четвертичных отложениях СССР // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл.— М., 1982.— Ч. 3.— С. 183—184.
- Крупные хищники / Под ред. А. А. Калецкого.— М., 1976.— 190 с.
- Кузьмина И. Е. Сравнительно-морфологическая характеристика лошадей Северной Евразии в антропогене // Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии.— Л., 1989.— С. 83—102.
- Лю Доншен, Ли Синго. Время существования мамонта в Китае и значение его распространения // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл.— М., 1982.— Т. 2.— С. 153—154.
- Палеолит Ближнего и Среднего Востока / Под ред. П. И. Борисковского.— Л.: Наука, 1978.— 264 с.
- Платон. Сочинения. Т. 3, ч. 1.— М., Мысль, 1971.— 688 с.
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1... // Вестн. зool.— 1991.— № 5.— С. 45—53.
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2... // Там же.— 1992 а.— № 1.— С. 58—66.
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3... // Там же.— 1992 б.— № 4.— С. 73—81.
- Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 4... // Там же.— 1993.— № 1.— С. 63—71.
- Резанов И. Атлантида: фантазия или реальность?— М.: Наука, 1975.— 136 с.
- Станко В. Н. Палеоэкологическая обстановка в позднем палеолите... // Проблемы культурной адаптации в эпоху верхнего палеолита.— Л., 1989.— С. 27—29.
- Украинцева В. В. Реконструкция флоры по палинологическим данным // Флора и фауна антропогена северо-востока Сибири.— Л., 1977.— С. 223—247.

- Филонов К. П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях.— М.: Наука, 1989.— 249 с.
- Цуй Чжицзю, Сье Юю. О... перигляциальных условиях на севере Китая // XI конгр. ИНКВА: Тез. докл.— М., 1982.— Т. 2.— С. 318—319.
- Bachmayer F., Simeonidis N., Seeman R. Die Ausgrabungen ... auf der Insel Tilos (Dodecanes, Griechenland) :: // Ann. Naturh. Mus. Wien.— 1976.— 80.— S. 113—144.
- Bökönyi S. History of domestic animals in Central and Eastern Europe.— Budapest, 1974.— 597 p.
- Brentjes B. Der syrische Elefant als Sudform des Mammuts? // Saugetierkundl. Mitteil.— 1969.— 17, N 3.— S. 211—214.
- Clutton-Brock J. New dates for old animals ... // Animals and Archaeology. 1. Hunters and their prey.— Oxford, 1983.— P. 111—116.
- Crusafont-Pairo M. Le quarternaire espagnol ... // Mammalia pleistocenica.— Brno, 1960.— Vol. 1.— P. 55—69 (Anthropos, suppl).
- Davis S. J. The archaeology of animals.— London, 1987.— 224 p.
- Hooijer D. A. The identity of the bronze age elephant of Ras Shamra, Ugarit // Netherlands J. Zool.— 1975 a.— 25, N 3.— P. 371—372.
- Lexikon der Agyptologie., B. 1. A — Ernte.— Wiesbaden, 1975.— 1271 p.
- Stuart A. The history of the mammal fauna ... in England // Philosophical Trans. Roy. Soc. London.— 1976.— 276, N 945.— P. 221—250.
- Stuart A., Gibbard Ph. Pleistocene occurrence of Hippopotamus in Britain // Quartärpaläontologie.— 1986.— 6.— S. 185—193.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 05.02.92

НЕКОМПЕНСОВАНИ ВЮРМСЬКИ ВИМИРАННЯ. 5. КРИЗА У ПАЛЕАРКТИЦІ. Пучков П. В.— Вестн. зоол., 1993, № 4.— Розглянуто хід вюрмських вимирань у Палеарктиці.

UNCOMPENSATED EXTINCTIONS IN WURM. 5. CRISIS IN THE PALEAARCTIC. Putshkov P. V.— Vestn. zool., 1993, N 4.— Predation by man is the principal cause of the extinction of mammoth, forest and namadic elephants, all Palaeartic rhinos. With the depression of these giants peculiar plant communities, sustained by their activity (mosaic woodlands, parklands and cryophytic savannah associations), were supplanted, according to each climatic zone, by tundras, taiga or dense leaf-bearing forests. Ungulates and carnivores could not use «mammoths' paths» through thickets and snow any more. In steppes (both on plains and on highlands) vegetation became less mosaic, and fires more frequent and intensive (in absence of gigantic grazers more grass than before rested uneaten and dried up). Because of all this, territories, fit for viable populations of such herbivores as *Ursus spelaeus*, *U. rossicus*, *Megaceros* spp., *Spirocerus kiakhtensis*, *Parabubalis capricornis*, *Ovibos moschatus*, *Bos grunniens baikalensis*, siberian race of *Bos (Bison) priscus*, *Equus hydruntinus*, forest races of *E. caballus* s. l. drastically shranked. Diminishing populations of these species became more and more isolated and were gradually ousted by multiplying populations of extant herbivores more fit for existence in the environment without pachyderms. So successful competitors of *Bos priscus* in Siberia were extant Cervidae, in steppic zone it was *Bos primigenius*. Subsidiary factors of extinction of the mentioned herbivores were changes of the competitive conditions caused by human hunting and burning activity. The predation from packs of wolves that multiplied because of the decline of their foes (lions, leopards, cave hyenas) could also accelerate the decline of populations of herbivores, depressed by afore-mentioned environmental changes. It may be the main reason of extinction of european tahr (*Hemitrogus bonali*). The principal cause of the decline of cave lions, cave hyenas, leopards and dholes in Northern Eurasia was the impoverishment of large prey. Besides this the 3 first species unsuccessfully competed with man, and dhole—with wolf, previously suppressed by larger predators. The extinction of a series of soil mites belonging to Oribatidae is linked with the change of soil conditions after the cessation of grazing activity of mammoths and other extinct herbivores.

Extinction of Palaeartic pachyderms was long-lasing and gradual. Therefore considerably more forms than in America could adapt themselves to environmental changes. This is the main reason of the conservation of horses in Palaeartic and their expiration in America. Climatic factors played only subsidiary role in Würm extinctions by accelerating or retarding the process.