

ГЛАВА 2

Фаунистические ассоциации
и палеоэкология Приазовья
и сопредельных регионов в плейстоцене¹

Фауна наземных млекопитающих чутко реагирует на изменения условий окружающей среды. Климатические колебания приводят к направленным преобразованиям не только растительности как важнейшего элемента, но и ландшафтов. Причем такие трансформации не являются результатом действия исключительно абиотических факторов. Наряду с растительными ассоциациями, в значительной степени средообразующим фактором выступают и животные. В частности, массовые виды грызунов, копытных и хоботных способствуют поддержанию стабильности экосистем или, наоборот, ускоряют их перестройку. Поэтому данные о древних фаунах являются важными для палеоэкологических реконструкций региона.

На основании материалов по ископаемым млекопитающим с территории юга Восточной Европы, и в том числе из Приазовья, была выделена последовательность фаунистических комплексов (рис. 2.1), отражающих основные этапы развития сообществ на протяжении плейстоцена: хазарский, псекупский, таманский, хазарский и мамонтовый [Громов, 1948; Верещагин, 1957; Алексеева, 1977; 1990]. В последующем к их характеристике были привлечены данные по мелким млекопитающим и другим группам организмов [Александрова, 1976; Тесаков, 2004; Vajgusheva et al., 2001].

Основными критериями обоснования фаунистических комплексов служат не-

обратимая смена во времени форм слонов, лошадей, оленей, быков, полёвок и других млекопитающих. Некоторые из этих временных последовательностей представляют собой анагенетические филетические линии. Ключевой для выделения комплексов стала эволюционная линия мамонтоидных слонов *Archidiskodon meridionalis gromovi* – *A. m. meridionalis* – *A. m. tamanensis*; *Mammuthus trogontherii* – *Mammuthus intermedius* – *Mammuthus primigenius*.

Важны для биохронологии также эволюционные линии лошадей (*Equus (Allohippus) livenzovensis* – *E. (A.) major*, оленей *Eucladoceros dicranios tanaitensis* – *E. orientalis orientalis* – *E. o. pliotarandoides*); несколько филумов грызунов подсемейства полёвок (пеструшки *Borsodia* spp. – *Prolagurus ternopolitanus* – *Lagurus transiens* – *L. lagurus*; узкочерепные полёвки *Microtus (Stenocranium) hintoni* – *M. (S.) gregaloides* – *M. (S.) gregalis*, и др.). Реконструируемые филетические линии не только имеют прекрасное хроноиндикационное значение, но и показывают изменение биологии животных под воздействием трансформирующихся условий обитания. Другие таксоны позволяют выявить замещение сходных экологических форм и проследить влияние на биоценозы миграционных волн, например *Archidiskodon* – *Mammuthus*, *Equus (Allohippus)* – *Equus (Equus)*, *Stephanorhinus* – *Coelodonta*, *Paracamelus* – *Camelus*, *Eucladoceros* –

¹ Работа выполнена в рамках гранта РФФ № 22-27-00450.

Praemegaceros, *Leptobos* – *Bison*, *Lagurodon* – *Lagurus*). Трансформация полёвок *Allophaiomys* в многочисленные современные виды серых полёвок группы *Microtus* s.l. дает пример широкой адаптивной радиации. Стратиграфические рамки и последовательность фаунистических ассоциаций не остаются постоянными, а пересматриваются и корректируются. В частности, для интервала второй половины среднего – начала позднего неоплейстоцена предложено объединить ранее выделяемые сингильский (и шкурлатовский) комплексы с хазарским комплексом [Застрожнов и др., 2018]. Для териофаун теплых межледниковий начала

второй половины среднего плейстоцена (начала среднего неоплейстоцена) («большой лихвин», МИС 9 + МИС 11) предлагается использовать название «лихвинский» или «гуньковский» [Markova, 2007]. Однако на данный момент териоассоциация этого периода охарактеризована только мелкими млекопитающими. Существует и вариант выделения единого хазарского комплекса (с подкомплексами, например, с ранним лихвинским и поздним шкурлатовским) для фаунистического этапа между тираспольским комплексом начала среднего плейстоцена и мамонтовым комплексом позднего плейстоцена.

2.1. | Этапы развития фауны в плейстоцене

2.1.1. Хапровский фаунистический комплекс (2,6–2,2 млн лет, палеоплейстоцен, средний виллафранк, поздний вилланий)

Основой выделения комплекса является представительная коллекция остатков позвоночных из Хапровского, Ливенцовского, Мокро-Чалтырьского карьеров Северо-Восточного Приазовья, а также из ряда береговых и овражных обнажений (Мержаново, Морская, Воловая Балка и др.). В последующем сходные по возрасту ориктоценозы были открыты и в других районах Восточной Европы (например, местонахождения Этулия-3, Черевичное-2, Крыжановка-2, -3, Северо-Западное Причерноморье; Сабля, Ставрополье; Моздок, Северный Кавказ; Кушкун в Закавказье). В составе хапровской фауны обширно представлены животные, занимавшие именно лесостепные биотопы (около 11 % видов). К этой группе отнесены звери, ареалы современных аналогов которых связаны преимущественно с редкой древесной растительностью, колками и кустарниковыми зарослями, – слон Громова *Archidiskodon meridionalis gromovi*, носорог *Stephanorhinus*, верблюд *Paracamelus alutensis*, олень

Eucladoceros dicranios tanaitensis, *Arvernoceros* cf. *verestchagini*, *Metacervoceros rhenanus*, корнезубая полёвка рода *Pityimomys* и первая лесная полёвка *Clethrionomys primitivus*.

Типичными представителями степных ландшафтов (45 % видов) являются слепыш *Spalax* sp., хомячок *Allocricetus* sp., корнезубая полёвка-пеструшка (лагурина) *Borsodia praeungarica praeungarica* и плиомис *Pliomys ucrainicus*, лошади *Equus* (*Allohippus*) *livenzovensis* и *Equus* sp., антилопы *Gazellospira gromovae* и *Gazella* sp. Наличие в составе фауны страуса *Struthio* свидетельствует об отсутствии снежного покрова в холодные периоды. В разнообразной фауне хищников представлены собака *Canis* cf. *senezensis*, гиена *Pliocrocuta perrieri*, степная рысь *Lynx issiodorensis*, гепард *Acinonyx pardinensis*, саблезубая кошка *Homotherium crenatidens*.

Для хапровского ориктоценоза характерно малое количество остатков бовид – *Gazella*, *Gazellospira*, *Tragelaphinae*, *Leptobos* (около 1 %), обычных для степных и лесо-

степных ландшафтов плиоцена и плейстоцена всей степной и лесостепной зоны от Западной Европы до Китая. Обитателями пойменных и байрачных лесов и опушек считаются бугорчатозубый мастодонт *Anancus arvernensis alexeevae*, кабан *Sus strozii*, лось *Cervalces (Libralces) gallicus*, жирафа *Palaeotragus priasovicus*, медведь *Ursus* cf. *etruscus*, енотовидная собака *Nyctereutes megamastoides*, представители семейства кунных. Из представителей микротериофауны индикаторами облесённых ландшафтов являются лесная полёвка *Clethrionomys*. С околородными стациями были связаны полёвки *Mimomys praepliocaenicus* и *Dolomys*. Для древесной и кустарниковой растительности балок и водоразделов были характерны такие обитатели, как кроты и землеройки, избегающие как сильно переувлажненных, так и очень сухих мест [Титов, 2008].

Таким образом, ландшафты Приазовья и Предкавказья, примыкавшие к Куяльницкому морю (Акчагыльскому морю в Прикаспии), во время существования хапровского териокомплекса представляли собой лесостепные саванноподобные ландшафты – обширные степные пространства на водоразделах, перемежающиеся с колками древесной и кустарниковой растительности, а также пойменными и байрачными лесами. Фаунистическое сообщество по своему внешнему облику и наличию форм, таких как слоны, носороги, лошади, жирафы и антилопы, напоминает ассоциацию современных африканских саванн. Однако от древних и рецентных африканских ассоциаций

фауна юга Восточной Европы значительно отличается на родовом и видовом уровнях [Алексеева, 1977; Титов, 2008; Agambourg, 1979; Geraads, 1997; Geraads, Amani, 1998]. Реконструируемый климат этого времени достаточно теплый, с хорошо выраженным жарким сухим сезоном и мягким зимним периодом.

Структура хапровской ассоциации позволяет выявить своеобразие этого сообщества, заключающееся в сочетании обычных для начала раннего плейстоцена (среднего виллафранка) всей Палеарктики форм (*Nyctereutes*, *Canis*, *Pannonictis*, *Pliocrocota*, *Homotherium*, *Acinonyx*, *Lynx*, *Anancus*, *Equus (Allohippus)*, *Gazella*, *Eucladoceros*) и эндемичной для Причерноморья формы мелкого верблюда *Paracamelus alutensis*. Географическое положение Приазовья обусловило существование на данной территории в течение раннего плейстоцена, наряду с азиатскими формами (*Elasmotherium*, крупными *Paracamelus*, *Gazellospira*), животных, характерных преимущественно для территории Центральной и Южной Европы (*Archidiskodon*, *Hipparion*, крупные *Equus (Allohippus)*, *Sus strozii*, *Arvernoceros*) [Титов, 2008].

Однозначных находок, свидетельствующих о существовании человека в это время нет. Однако в обнажениях хапровских слоев, вскрывающихся в районе пос. Матвеев Курган (Ростовская область), были обнаружены отдельные находки камней с предполагаемыми следами воздействия человека [Хохловкина, 1940; Kachevskiy, Litvinenko, 2010].

2.1.2. Псекупский фаунистический комплекс (2,2–1,6 млн лет, палеоплейстоцен, поздний виллафранк, конец позднего виллания – начало раннего бихария)

Изначально эта ассоциация была описана с территории Северного Кавказа (р. Псекупс, местонахождения Бакинская, Саратовская), но в последующем его находки были определены и в других местонахождениях с территории юга Восточной Европы и сопредельных регионов (Большая Камыше-

ваха, Северное Причерноморье; Георгиевск, Палан-Тюкан, Мухкай II, Северный Кавказ) [Гарутт, Сафронов, 1965; Алексеева, 1977; Титов, Швырёва, 2016; Amirkhanov et al., 2016]. Типичными представителями этой ассоциации являются слоны *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Phanogoroloxodon*

mammothoides, носорог *Stephanorhinus* aff. *etruscus*, лошади *Equus (Allohippus)* cf. *major*, *E. (A.) ex gr. stenonis*, верблюд *Paracamelus alutensis*, жираф *Palaeotragus* cf. *priasovicus*, олени *Eucladoceros orientalis orientalis*, *Megaloceros stavoropolensis*, бык *Leptobos* cf. *etruscus*, антилопа *Gazellospira torticornis* и козёл *Gallogoral meneghinii*. В древних псекупских фаунах из грызунов обычными были относительно высококоронковые корнезубые полёвки лагурины группы *Borsodia newtoni-arankoides*, *Mimomys pliocaenicus* и *Pitymimomys pitymyoides*; появляются примитивные слепушонки *Ellobius (Ellobius)* cf. *kujalnikensis*. Становятся многочисленными лесные полёвки *Clethrionomys kretzoi*. В поздних псекупских (одесских) фаунах (Тиздар) появляются первые некорнезубые полевки *Allophaiomys deucalion* и *Lagurodon/Prolagurus*. Общий облик псекупской фауны сходен с таковым у хапровского. Что предполагает широкое распространение лесостепных ландшафтов саванноподобного типа и в целом теплого климата.

Конец палеоплейстоцена охарактеризован рядом местонахождений, свидетельствующих о существовании на территории Кавказа на этом уровне представителей рода *Homo*. Орудия труда совместно с костными остатками животных известны, например, из памятников Кермек (разрез Тиздар, Та-

манский полуостров) и Мухкай II (Дагестан) [Amirkhanov et al., 2016; Shchelinsky et al., 2016]. Это уровень хорошо согласуется с близким по возрасту местонахождением Дманиси (Закавказье), откуда известны останки *Homo erectus ergaster* [Lordkipanidze et al., 2013].

Фрагмент метаподии верблюда со следами надразов [Саблин, Гиря, 2010], происходящий из окрестностей г. Ростова-на-Дону, является косвенным свидетельством проникновения древнейших людей и на северное побережье Куяльницкого моря. Находка была сделана Н.К. Верещагиным в 1954 г. в Ливенцовском карьере, когда карьер еще только начинал разрабатываться. По свидетельству В.С. Байгушевой (устное сообщение, 2010), на момент находки были вскрыты только верхние слои аллювиальной толщи. Из этой верхней пачки пойменной фации песков в последующем обнаружили остатки грызунов псекупского фаунистического комплекса [Тесаков, 2004]. В то время как основная масса находок хапровского фаунистического комплекса из данного карьера происходит из нижней русловой толщи хапровского аллювия [Титов, 2008]. Поэтому артефакт с явными следами обработки нужно относить ко времени существования псекупского терриокомплекса.

2.1.3. Таманский фаунистический комплекс (1,6–0,8 млн лет, эоплейстоцен, конец позднего виллафранка – начало галерия, ранний бихарий)

Остатки животных таманского терриокомплекса известны из целого ряда местонахождений Таманского полуострова (Цимбал, Ахтанизовская, Синяя Балка/Богатыри), Северо-Восточного Приазовья и Нижнего Дона (Порт-Катон, Семибалки, Ногайск, Саркел) [Верещагин, 1957; Топачевский, 1965; Рековец, 1994; Байгушева, 2000; Байгушева, Титов, 2008; Tesakov et al., 2007; Sotnikova, Titov, 2009; Vislobokova, Titov, 2020]. Фауны этого уровня известны и из Северо-Западного Причерноморья: Западные Каиры, Ушкалка, Роксоланы,

Чишмикиой [Маркова, 1982; Тесаков, 2004]. Характерными формами ассоциации являются собаки *Canis tamanensis*, *Canis (X.) lycaonoides*, выдра *Lutra simplicidens tamanensis*, гиена *Pachycrocuta brevirostris*, леопард *Panthera* sp., саблезубая кошка *Homotherium latidens*, слон *Archidiskodon meridionalis tamanensis*, носорог-эласмотерий *Elasmotherium caucasicum*, лошади *Equus (A.)* cf. *major*, *E. (A.)* cf. *suessenbornensis*, олень *Eucladoceros orientalis pliotarandoides*, бизон *Bison tamanensis* и антилопа *Pontoceros ambiguus*. Для местонахождений этого уров-

ня характерно сочетание корнезубых полёвок рода *Mimomys*, а также некорнезубых полёвок *Allophaiomys pliocaenicus*, пеструшек *Prolagurus pannonicus* и *Lagurodon arankaе*. Обычные для палеоплейстоцена *Pliocrocota*, *Anancus*, *Paracamelus*, *Arvernoceros*, *Palaeotragus*, *Gazellospira* и *Leptobos* в период существования таманского комплекса становятся крайне редкими или совсем исчезают. Становятся обычными *Eolagurus*, *Panthera*, *Pontoceros*, *Bison*. В позднетаманское время миграционно появляются по-

лётки *Stenocranius*. Палеотериологические и палинологические материалы указывают на распространение в Приазовье по берегам Гурийского бассейна и впадающих в него рек степных и лесостепных ландшафтов [Shchelinsky et al., 2010]. Климат на юге Восточной Европы в эоплейстоцене оставался достаточно теплым и, вероятно, без суровых зим. Однако в это время в зоне открытых и полукрытых ландшафтов на юге Восточной Европы большей степени стала проявляться усиливающееся влияние аридизации.

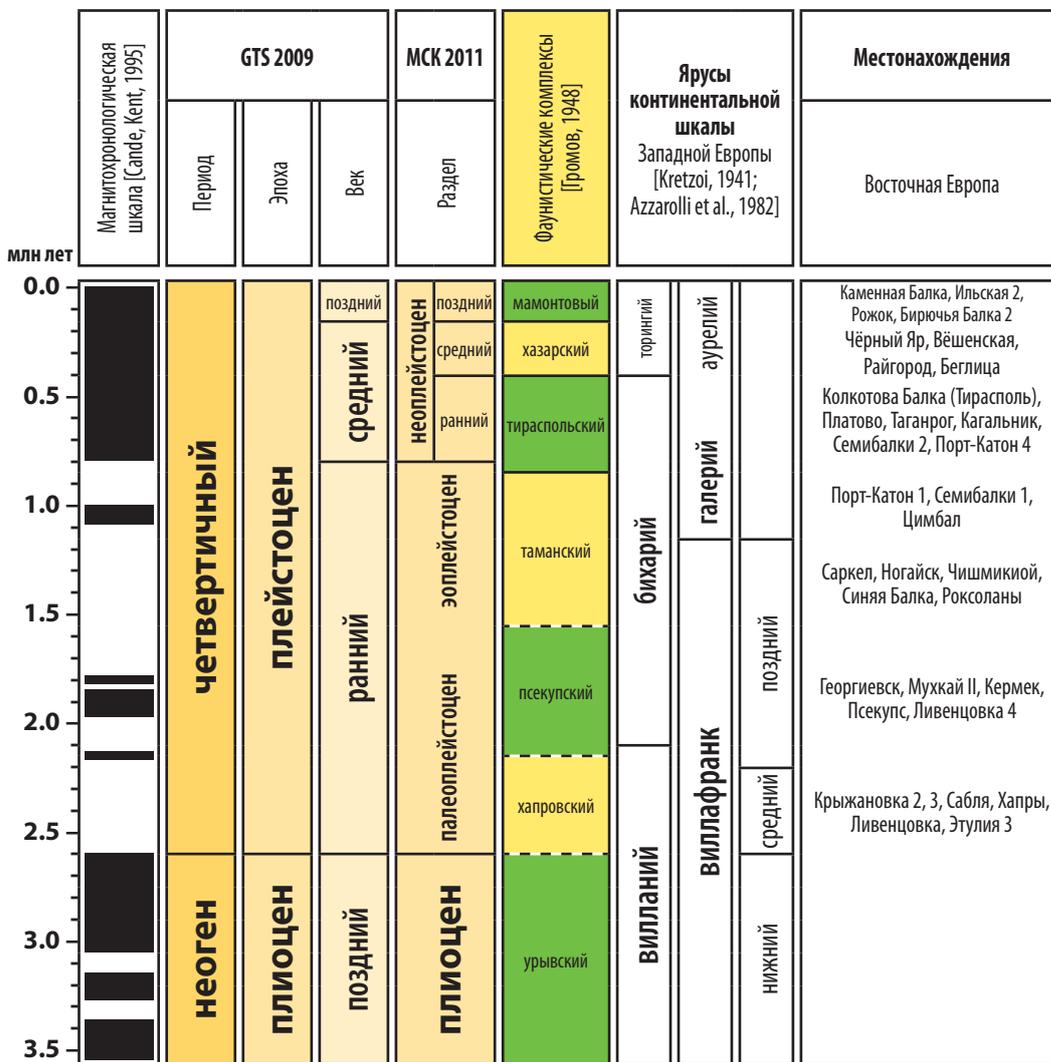


Рис. 2.1. Стратиграфическая последовательность важнейших плейстоценовых местонахождений фауны юга Восточной Европы

На Таманском полуострове к ряду местонахождений таманского фаунистического комплекса приурочены находки орудий древнейшего человека (Родники-1, -2;

Цимбал). В частности, многочисленные раннепалеолитические каменные изделия происходят из типового местонахождения таманской фаунистической ассоциации Си-

ней Балки / Богатыри [Shchelinsky et al., 2010]. Здесь суммарно, по данным Н.К. Верещагина [1957], И.А. Дуброво [1964] и авторов, на момент 2020 г. обнаружены остатки не менее чем от 100 особей слонов и 45 особей эласмотериев. Формирование этого уникального тафоценоза было, вероятно, связано с кальдерой одного из крупных грязевых вулканов, типичных для Таманского полуострова. В результате целого ряда факторов в этом месте происходила гибель и захоронение скелетов крупных, преимущественно толстокожих животных – слонов и носорогов. Животные гибли в этом месте, увязая в топкой грязи, не имея возможности выбраться из котловины с крутыми берегами, становились легкой добычей для хищников или погибали от периодически выбрасываемых вулканом ядовитых газов. Накопление туш происходило не одномоментно, а на протяжении

относительно продолжительного времени. Погибали здесь животные разного индивидуального возраста, как молодые, так и старые особи. Однако наиболее многочисленные остатки принадлежат половозрелым и взрослым животным. Подобное соотношение возрастных групп наблюдается в стадах современных слонов и носорогов.

Таким образом, никакой выборочности в гибели животных не наблюдается. Среди многочисленных костей слонов и эласмотериев в данном местонахождении найдены отдельные остатки хищников – волков и гомотериев [Казанов и др., 2019; Sotnikova, Titov, 2009]. Все эти факты дают основание предполагать, что скопление туш привлекало, наряду с хищниками и падальщиками, людей, которые при помощи своих массивных каменных орудий могли добывать здесь ценные пищевые ресурсы [Титов и др., 2018].

2.1.4. Тираспольский фаунистический комплекс

(0,8–0,4 млн лет, ранний неоплейстоцен, галерий, поздний бихарий)

Стратотипический разрез, откуда происходит наиболее представительная ассоциация тираспольского фаунистического комплекса приурочен к V надпойменной террасе Днестра. Он вскрывался в гравийных карьерах Колкотовой балки близ Тирасполя (г. Тирасполь, Приднестровье). В Приазовье остатки представителей этой ассоциации известных из аллювиально-дельтовых отложений в местонахождениях Платово, Таганрог, Кагальник, Семибалки-2, Порт-Катон-4.

Изолированные находки представителей комплекса известны и из других районов Северного Приазовья и Предкавказья, например, из нижних горизонтов карьера Гирей (Краснодарский край). Наиболее характерными представителями териокомплекса являются трогонтериевый мамонт *Mammuthus trogontherii*, лошади *Equus suessenbornensis*, *E. cf. mosbachensis*, носороги *Stephanorhinus hundsheimensis*, *S. kirchbergensis*, олени *Praemegaceros*

verticornis, *Cervus acoronatus* и *C. elaphoides*, косуля *Capreolus suessenbornensis*, лось *Alces latifrons*, бизон *Bison schoetensacki*, а также древние пещерные хищники: медведь *Ursus (Spelaearctos) deningeri*, кошка *Panthera spelaea* и др. [Верещагин, 1959; Плейстоцен Тирасполя, 1971; Вислобокова, 1990]. Произошла значительная трансформация фауны грызунов, среди которых представлены прямые предки многих современных видовых таксонов: пеструшки *Lagurus transiens*, древние полёвки-экономки *Microtus* gr. *ratticepoides*, серые полёвки *Microtus nivaloides*, узкочерепные полёвки *Microtus (Stenocranius) gregaloides* [Вангенгейм и др., 2001].

В начале среднего плейстоцена (неоплейстоцена) в Приазовье сформировалась фауна, которая уже содержала множество элементов, доживших до наших дней, – благородный олень, серый волк, рыжая лисица, сурки, суслики, пеструшки. С этого периода на данной территории ста-

ли преобладать степные участки над лесостепными. С этого же времени уже нельзя говорить о преобладании на описываемой территории саванноподобных ландшафтов, которые были характерны для предшествовавших хапровского, псекупского и ранне-таманского комплексов, существовавших в сравнительно более гумидных и теплых условиях.

В период мучкапского межледниковья (около 470–500 тыс. л.н.) в регионе сформировалась буроокрашенная воронская ископаемая почва. Ее свойства говорят о принадлежности к группе субтропических почв саванн. Характеристики палеопочвы позволили реконструировать климатические условия данного отрезка времени: январские температуры были близки к +12...+14 °С, июльские температуры +24...+25 °С, годовая сумма осадков составляла около 550–650 мм [Величко и др., 2012]. Этот период ознаменовался образованием широкого Манычского пролива, через который происходил сток из солонатоводного Бакинско-Каспийского бассейна в Чаудинский Азовского моря [Янина, 2005]. Стоит от-

метить высокую продуктивность экосистем зоны открытых ландшафтов, поскольку в составе тираспольского териокомплекса присутствует значительное количество самых крупных для плейстоцена зверей – трогонтериевого мамонта, носорога Мерка, бизона Шотензака, широколобого лося. С нижнего неоплейстоцена и до конца плейстоцена для юга Восточной Европы была обычна желтая пеструшка *Eolagurus luteus* (включая архаичные хроноподвиды) – индикатор засушливых степных ландшафтов. На сегодняшний день этот вид обитает в пустынях Зайсанской котловины, Западной Монголии, Северо-Западного Китая и Внутренней Монголии к югу до окраинных хребтов Тибетского нагорья [Громов, Ербаева, 1995].

На данный момент в Приазовье не выявлены следы деятельности человека, приуроченные к местонахождениям тираспольского фаунистического комплекса. С территории Дагестана известна раннеашельская стоянка Дарвагчай-1, связанная с бакинскими отложениями [Деревянко и др., 2012].

2.1.5. Хазарский фаунистический комплекс (0,4–0,08 млн лет, конец среднего неоплейстоцена – начало позднего неоплейстоцена, аурелий, торингий)

Основная масса типовых местонахождений этого комплекса приурочена к разрезам Нижней Волги (Чёрный Яр, Никольское, Копановка, и др.). Отдельные находки хазарского териокомплекса известны также из Саратовского Поволжья, Северо-Восточного Приазовья (Беглица), бассейнов Среднего Дона (Вёшенская) и Северского Донца (Хрящи, Михайловское), а также Таманского полуострова (Протока). Поздний этап развития этого комплекса (начало позднего плейстоцена, микулинское межледниковье) фиксируется в ряде среднепалеолитических памятников Приазовья (Герасимовка, Рожок I, II, Бирючья Балка – 2) и предгорьев Северо-Западного Кавказа (Ильская-2). Типичными представителями этой

ассоциации являются малые пещерные медведи *Ursus (Spelearctos) savini rossicus*, слоны *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *M. intermedius*, *Palaeoloxodon antiquus*, носороги *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, верблюды *Camelus knoblochi*, олени *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, быки *Bison priscus*, *Bos primigenius*, антилопа *Saiga tatarica* [Громов, 1933, 1936; Алексеева, 1969; 1990; Додонов и др., 2007а; Titov, 2008; Titov, Golovachev, 2017; Головачёв, Титов, 2018; 2019]. Хорошими индикаторами разнообразных биотопов являются мелкие млекопитающие. Так, на присутствие околоводных местообитаний лугового типа указывают остатки бобров *Castor fiber*, водяной полёвки *Arvicola chosaricus*, по-

лѐвки-экономки *Microtus oeconomus*, обыкновенной полѐвки *Microtus arvalis*. Такие виды как суслик *Spermophilus pygmaeus*, хомячок *Cricetulus migratorius*, слепушонка *Ellobius talpinus*, пеструшка *Lagurus lagurus* и полѐвка *Microtus gregalis* свидетельствуют о широком распространении степных биотопов. Наличие полупустынных и пустынных участков подтверждается наличием в ассоциациях песчанки *Meriones* и желтой пеструшки *Eolagurus luteus*.

Хазарский комплекс сформировался во время лихвинского межледниковья или сразу после него, а просуществовал он до последнего микулинского межледниковья. В Чёрном и Азовском морях за это время древнеэвксинская трансгрессия перешла в узунларскую, а потом в позднеэвксинскую и карангатскую; отмечались неоднократные соединения Каспийского и Азово-Черноморских бассейнов через долину Маныча [Янина, 2005]. На это период пришлось несколько этапов аридизации и гумидизации ландшафтов. В береговых обрывах Приазовья легко читаются инжавинская, каменная и мезинская палеопочвы, которые позволяют охарактеризовать климатические характеристики в теплые периоды. Черноземовидная инжавинская почва (лихвинское межледниковье, 300–340 тыс. л.н.) указывает на распространение высокотравных прерий, а также январскую 0... +2 °С, и июльскую температуры +22... +24 °С, годовую сумму осадков 600–700 мм. Каменная ископаемая почва (каменское межледниковье, около 190–220 тыс. л.н.) имеет сходство с современны-

ми буровато-серыми и коричневатого-серыми почвами бассейна Дуная в Центральной Европе, где сочетаются лесные и степные экосистемы. Таким экосистемам соответствует климат со слабо отрицательными температурами января 0...+2 °С, июля – около +20 °С, и годовой суммой осадков 500–700 мм. К началу позднего плейстоцена относится мезинский педокомплекс, отвечающий времени микулинского межледниковья (около 135–117 тыс. л.н.). Его характеристики позволяют говорить о господстве степей с почвенным покровом, в котором доминировали черноземы выщелоченные и лугово-черноземные почвы с типично степной растительностью, близкой к современной. Климатические условия характеризовались снижением зимних температур по сравнению с предшествующим каменским межледниковьем (до –2... –4 °С) при дальнейшем снижении годовой суммы осадков (до 500–600 мм). Летние температуры составляли около +20...+21 °С [Величко и др., 2012]. В целом на территории Приазовья, Северного Кавказа в зоне открытых ландшафтов во второй половине неоплейстоцена и начале позднего неоплейстоцена были характерны преимущественно степные ландшафты, а степень развития пойменных и байрачных лесов (ольховники, березняки с небольшим участием темнохвойных пород) изменялась. В периоды потеплений с расширением площадей широколиственных лесов, происходило увеличение доли лесных форм, активизировались миграционные волны ряда крупных растительноядных животных (лесные слоны, мамонты).

2.1.6. Мамонтовый фаунистический комплекс

(80–11,7 тыс. лет, поздний неоплейстоцен, аурелий, поздний торингий)

Время существования мамонтового териокомплекса связано с валдайской ледниковой эпохой. Несмотря на то, что территория юга Восточно-Европейской равнины на протяжении плейстоцена не затрагивалась покровными оледенениями даже в самые холодные этапы, чередование холод-

ных и теплых фаз позднего плейстоцена отражалось на особенностях развития фаунистических и флористических ассоциаций ландшафта. В валдайскую эпоху в зоне открытых ландшафтов были распространены перигляциальные степи, граничившие с севера с зоной тундростепей. Их типичными

обитателями были лошади *Equus caballus latipes*, *Equus hydruntinus* и зубры *Bison priscus*. К интразональным стациям были приурочены биотопы кабанов *Sus scrofa*, оленей *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus* и лосей *Alces alces*. В периоды миграций на территорию Северного Приазовья, Нижней Волги заходили северный олень *Rangifer tarandus* и сайгак *Saiga tatarica*. Среди хищников были обычны волк *Canis lupus*, лисы *Vulpes vulpes*, *V. corsac*, красный волк *Canis (Cuon) alpinus caucasicum*, медведи *Ursus arctos*, *Ursus spelaeus*, гиена *Crocota spelaea*. Обычными видами грызунов были пеструшки *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, узкочерепная полёвка *Microtus (Stenocranius) gregalis*. В холодные и засушливые периоды через территорию перигляциальных степей по долинам рек мигрировали *Mammuthus primigenius* в сторону предгорий. Ландшафты Приазовья и Нижнего Дона в валдайскую эпоху при общем преобладании степного ландшафта, включали разнообразные биотопы, в том числе пойменные и байрачные леса. Присутствие в составе грызунов желтой пеструшки *Eolagurus luteus* свидетельствует о том, что даже в относительно благоприятные с точки зрения климата периоды для региона были характерны более засушливые условия и более аридные ландшафты, по сравнению с современными [Леонова и др., 2006; Додонов и др., 2007а]. В большинстве случаев остатки мегафауны происходят из многочисленных мустьерских и позднепалеолитических стоянок (рис. 2.2). Одним из немногих исключений является находка возле пос. Порт-Катон остатков целого стада бизонов (более 47 особей), погибшего в результате какого-то стихийного бедствия [Байгушева и др., 2009; 2014].

Важным для понимания особенностей условий обитания на юге Восточно-Европейской равнины в период наибольшего похолодания является палеонтологический материал из верхнепалеолитической стоянки Мураловка (Северо-Восточное Приазовье, низовья

р. Миус; 19,6–18,8 тыс. л.н.) [Палеолит СССР, 1984]. Этот период совпадает с началом максимума валдайского оледенения. Растительность отличалась преобладанием травянистых растений [Спиридонова, 1991; Леонова и др., 2006]. Из культурного слоя происходят остатки *Alopex lagopus rossicus*, *Bison priscus*, *Equus caballus* ssp., *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus* и *Saiga tatarica*. Ассоциация грызунов представлена степными и лесостепными формами: *Citellus superciliosus* cf. *fulvoides*, *Citellus* sp., *Ellobius talpinus*, *Spalax* sp., *Arvicola terrestris*, *Microtus* sp. (определения И.М. Громова) [Праслов, 1964а]. Общий фаунистический облик, как и палинологические данные местонахождения Мураловка, не указывают на наличие суровых климатических условий. О довольно благоприятных условиях свидетельствует фауна наземных моллюсков *Cepaea vindobonensis*, *Chondrula tridens*, *Vallonia pulchella*, “*Helicella*” *krynickyi*, *Succinea oblonga* и пресноводных – *Unio* sp., *Lentidium mediterraneum*, “*Purgula*” *lindholmiana* (определения Я.И. Старобогатова, цит. по: [Праслов, 1964а]). Эти формы моллюсков типичны для современной степной зоны Средиземноморья, Причерноморья, Предкавказья и Средней Азии. Увеличение доли холодоустойчивых видов (песца, северного оленя, сайги), обычных для тундры и лесотундры, было связано, вероятно, с усилением их миграции из более северных районов. Вообще на территории юга Восточной Европы их находки не редкость. Остатки сайги характерны для мустьерских стоянок Крыма (Киик-Коба, Кош-Коба, Чокурча-1, -2 и др.), Нижнего Поволжья (Сухая Мечётка), предгорьев Северо-Западного Кавказа (Ильская) [Барышников и др., 1990]. Отдельные находки костей северного оленя известны как из мустьерских (Рожок I, Сухая Мечётка и др.), так и из позднепалеолитических стоянок Восточной Европы (например, Каменная Балка I, II). Широко распространенный в позднем плейстоцене на территории средней полосы России, севера Европы

и в Сибири песок на юге Восточной Европы известен только из Крымских стоянок [Верещагин, Барышников, 1980]. Именно совместное нахождение этих таксонов и отсутствие доминирования других форм копытных (бизонов и лошадей), обычных для других этапов позднего плейстоцена, дает нам возможность коррелировать фауну Мураловки с холодным периодом поздневалдайского стадиала [Байгушева и др., 2017]. На Северном Кавказе время последнего ледниковья ознаменовалось экспансией степных ландшафтов в современной горно-лесной зоне и значительной редукцией лесных стадий и понижением высоты зоны альпийских лугов. Показательный пример микротериоассоциацию

дают материалы позднепалеолитических памятников Губского ущелья (Северо-Западный Кавказ). В фауне мелких млекопитающих доминировали формы степных и лесостепных териоассоциаций – суслики *Spermophilus ex gr. minor*, хомяки *Cricetus cricetus*, слепыши *Spalax micophthalmus*, обыкновенные полёвки *Microtus arvalis*, а так же формы – индикаторы горных ландшафтов – снежные полёвки *Chionomys nivalis*. При этом сохраняются и участки древесно-кустарниковой растительности, на которые указывают находки лесных мышей *Apodemus (Sylvaemus)* и околородные стадии, представленные водяной полевкой *A. terrestris* и землеройкой кутурой *Neomys* [Леонова и др., 2006].

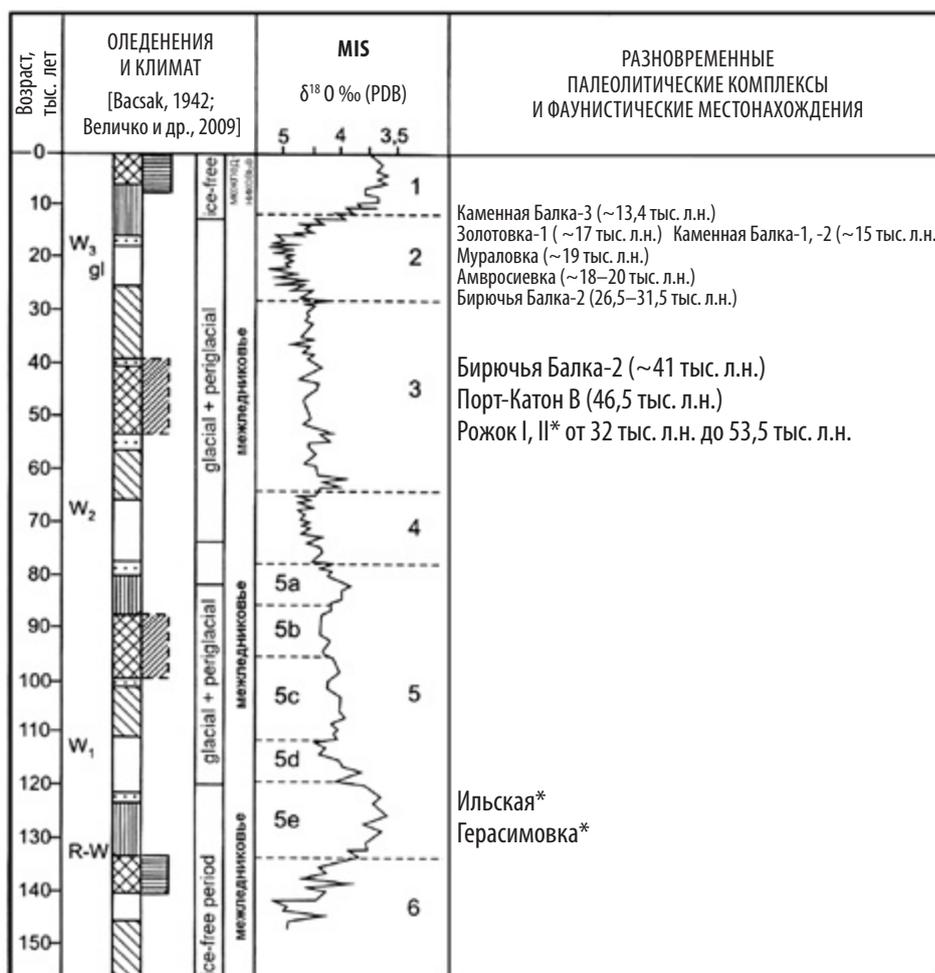


Рис. 2.2. Стратиграфическое положение основных позднеплейстоценовых местонахождений Приазовья и Предкавказья с остатками мегафауны (сост. по: [Палеоклиматы и палеоландшафты ... 2009, с. 33])

Примечание: * – не имеют абсолютных датировок.

Время максимального похолодания (20–18 тыс. л.н.) ознаменовалось самой большой (за поздний плейстоцен) регрессией вод Мирового океана и связанных с ним водоемов. Уровень моря понижался ниже современного примерно на 120 м [Матишов, 1987]. В черноморском бассейне произошла новоэвксинская регрессия. Уровень новоэвксинского бассейна в эпоху наибольшего снижения достигал –90... –110 м [Островский и др., 1977].

Это был почти пресный водоем с односторонним стоком в Средиземное море. В период регрессии участки мелководного шельфа были подвержены существенному обмелению и даже полному осушению. Долина Дона пересекала высохшее морское дно Азовского моря и проходила в Черноморскую впадину через Керченский пролив. Основное пространство высохшего дна Азовского моря было занято озерно-аллювиальной равниной, которую пересекали долины нескольких степных рек Приазовья. Почти полное опреснение и смена типа бассейна с морского на полупресноводный вызвали коренные изменения в составе водных сообществ. Морские организмы полностью вымерли, исчезли в основном и солоноватоводные элементы (*Didacna*). В составе фауны остались только пресноводные и слабосоленатоводные организмы. Количество видов уменьшились в десятки раз [Динамика ... 2002].

В это время на Дону стали обычными люди: сначала неандертальцы, сформировавшие позднемустьерскую среднепалеолитическую культуру, а затем и кроманьонцы, обитавшие здесь во времена позднего палеолита. Ввиду малой численности человеческого населения они не оказывали существенного влияния на средообразующие компоненты экосистем, воздействуя преимущественно только на крупных копытных – зубров, лошадей и в меньшей степени на оленей, лосей, плейстоценовых

ослов, хищников и крупных грызунов. При этом свидетельств охоты древнего человека на таких гигантов, как шерстистые мамонты и шерстистые носороги, в степной зоне Приазовья и Предкавказья нет. Кроме того, учитывая преобладание остатков плейстоценовых зубров в мустьерских и позднепалеолитических памятниках зоны открытых ландшафтов юга Восточной Европы можно сделать вывод о том, что в регионе сформировался тип «охотников на бизонов» [Леонова и др., 2006; Байгушева, Титов, 2007].

После окончания позднеплейстоценовой валдайской холодной фазы и в начале голоценового шуваловского межледникового сформировался современный фаунистический комплекс, который отличается от предшествовавшего этапа постепенным вымиранием типичных представителей мамонтовой фауны: крупных травоядных – шерстистых мамонтов *Mammuthus* и носорогов *Coelodonta*, гигантских оленей *Megaloceros*, а также пещерных хищников – пещерной гиены, пещерной кошки, – которые становятся сначала редкими, а затем и совсем исчезают. Их вымирание можно связывать как с климатическими изменениями, так и с деятельностью человека. Низкая численность мамонтов и носорогов на территории Приазовья являлась фактором, который практически исключал этих животных из объектов охоты на данной территории. Более интенсивное воздействие со стороны человека на эти виды происходило в местах значительного скопления этих животных – об этом говорят их многочисленные остатки в средне-позднепалеолитических памятниках на Среднем Дону, в Поволжье, Предкавказье. На равнинах основной причиной низкой численности представителей мамонтовой фауны становилось общее уменьшение плотности популяций этих видов и изменение климата, приводившее к трансформации растительности.

2.2. | Основные экосистемные перестройки в плейстоцене

Плейстоценовый этап развития наземной биоты Голарктики характеризовался достаточно быстрыми сменами и трансформациями биотических сообществ в связи с серией похолоданий. Во внеледниковой зоне юга Русской равнины влияние климатической цикличности проявлялось в меньшей степени, чем на севере. Для сообществ юга Восточной Европы выделяется несколько этапов заметных биоценотических преобразований: на границе плиоцена/плейстоцена, при переходе от палеоплейстоцена к эоплейстоцену, от эоплейстоцена к неоплейстоцену, в начале позднего неоплейстоцена и в начале голоцена.

Для начала плейстоцена были характерны средневиллафранкские евроазиатские фауны (хапровский териокомплекс). При переходе от плиоцена к палеоплейстоцену (~2,6 млн л.н.) родовой состав сообщества млекопитающих сохранился на 70 % в сравнении с поздним плиоценом. Основная трансформация произошла на уровне видов и подвидов в целом ряде филогенетических линий, а также появились новые роды (~20 %).

В дальнейшем по мере нарастания аридизации происходило всё большее остепнение евразийских ландшафтов. В течение раннего плейстоцена выделяется несколько фаз климатических изменений, заключавшихся в чередовании кратковременных периодов потепления и увеличения влажности и сопровождавшихся сукцессией лесостепей, с периодами похолодания, приводившими к усилению аридности климата [Зубаков, Борзенкова, 1983; Изменения климата ... 1999]. По всей видимости, такие колебания не играли существенной роли в общем изменении мегафауны южной части Палеарктики. Общий состав крупных животных Европы и Азии свидетельствует о постоянном увеличении количества животных, приспособленных к обитанию на обширных открытых пространствах степного типа и

усилении приспособительных черт в отдельных филогенетических линиях. Аридизация, сопровождавшаяся усилением прессы травоядных на саванноподобные экосистемы, привела к существенному расширению открытых пространств. При переходе к следующей стадии палеоплейстоцена, для которой характерны фауны начала и середины позднего вилафранка (псекупский териокомплекс), значительных изменений на уровне родов в ассоциации млекопитающих не произошло (~80 % сходных родов).

Следующий этап развития ассоциаций Восточной Европы представлен эоплейстоценовым таманским фаунистическим комплексом, который имеет около 70 % родов, общих с предыдущими этапами (рис. 2.3). В это время происходит более заметное изменение родового состава, причинами которого является как вымирание новых таксонов (~15 %), так и их появление (~15 %).

Похолодание, произошедшее в конце эоплейстоцена (в период холодной морозовской фазы развития таманского комплекса), а также общая тенденция к усилению аридизации привели к резкому сокращению или вымиранию наиболее теплолюбивых форм животных (рода *Lagurodon*, *Archidiskodon*, *Equus (Allohippus)*, *Eucladoceros*, *Pontoceros*, *Pachycrocuta*, *Homotherium*, *Gazella* и др.), что привело к значительному преобразованию фауны [Vajgusheva et al., 2001].

В общем, для этого периода стало характерным преобладание степных ландшафтов над лесостепными. В результате таких изменений раннеоплейстоценовая тираспольская териофауна в значительной степени стала отличаться от преимущественно теплолюбивой таманской фауны (~45 % новых родов). Этот этап стал переломным в преобразовании фаунистической ассоциации в современный тип в ходе расширения степных ландшафтов. Эта ассоциация считается относительно холодоустойчивой,

поскольку состоит преимущественно из потомков тех животных, которые смогли пережить эпохи предшествующих похолоданий. В теплые периоды происходило

увеличение доли пойменных и байрачных широколиственных лесов, сопровождавшееся более широким расселением лесных форм животных.

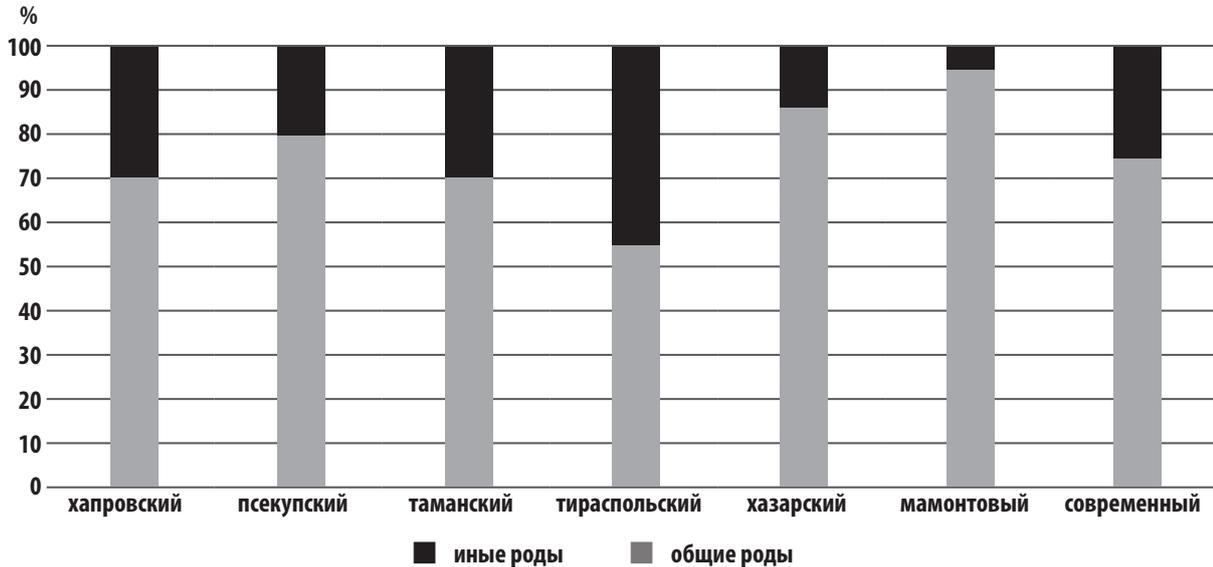


Рис. 2.3. Изменение соотношения состава родов / подродов плейстоценовых териокомплексов (сравнивается последующий этап с предыдущим)

Несмотря на ряд холодных фаз, произошедших в раннем и среднем неоплейстоцене, состав териофауны сильно не изменялся. Состав среднеплейстоценового хазарского фаунистического комплекса, сформировавшегося после окского оледенения и последующего лихвинского межледниковья, на родовом уровне изменился не более чем на 15 % по сравнению с тираспольским (рис. 2.3). Остальные таксономические изменения произошли на видовом / подвидовом уровнях [Титов и др., 2014].

Максимальное днепровское/московское оледенение с последующим микулинским межледниковьем привело к трансформации хазарского в позднеплейстоценовый (мамонтовый) териокомплекс и полному исчезновению форм, не адаптированных к обитанию в резко континентальном климате с холодными зимами. Состав родов млекопитающих обновился примерно на 20 %. В позднем неоплейстоцене заметных трансформаций биоты на юге Русской равнины не происходило. При переходе от более теплолюбивого хазарского териокомплекса,

существовавшего в среднем неоплейстоцене и в период микулинского межледниковья, к мамонтовому, который обитал в зоне открытых ландшафтов в период валдайского оледенения позднего плейстоцена, состав фауны практически не менялся (~95 % общих родов). Изменения на видовом уровне были также минимальными. Следующий период заметного снижения разнообразия произошел уже в начале голоцена, когда число родов изменилось примерно на 25 %, в первую очередь за счет их сокращения (17 %).

На протяжении плейстоцена на юге Русской равнины были представлены ландшафты открытого и полукрытого типа – степь и лесостепь. Изменения в соотношении древесной и травянистой растительности были связаны с чередованием ледниковых и межледниковых периодов. Ни одно из четырех наиболее сильно выраженных покровных плейстоценовых оледенений не затрагивало южных регионов Европы, поэтому они оказывали опосредованное влияние на биотические сообщества на рассматриваемой территории в зависимости от смещения

границ перигляциальной зоны. Периоды глобальных похолоданий сопровождались аридизацией, в большей или меньшей мере затрагивавшей экосистемы. Выявлена общая тенденция, заключающаяся в уменьшении увлажнения и увеличении доли засухоустойчивых растений и животных от начала плейстоцена к его концу.

На территории открытых ландшафтов юга Восточной Европы фазы похолоданий приводили сначала к исчезновению теплолюбивых форм и уменьшению доли обитателей лесостепных и лесных стадий. Последние могли выживать благодаря наличию обширных пойм крупных рек (палео-Дон, палео-Волга, и др.), покрытых пойменным лесом, а также достаточно сложному рельефу региона, способствующему произрастанию байрачных лесов и кустарников. Это происходило на фоне постепенного увеличения в составе сообществ доли видов, приспособленных к обитанию в ландшафтах степного типа, к питанию более жесткой растительной пищей, чему способствовали увеличение гипсодонтии зубов, усложнение жевательной поверхности зубов травоядных, более быстрому передвижению по открытой местности благодаря преобразованию локомоторного аппарата.

В периоды усиления похолодания и аридности по долинам крупных рек происходили миграции ряда крупных травоядных из бедных фитомассой перигляциальных районов в более богатые растительностью предгорья Кавказа, Карпат (например, *Mammuthus*, *Coelodonta*). В иные периоды степные районы Приазовья были недостаточно продуктивными для этих гигантов.

В периоды потеплений увеличивалось количество обитателей лесных стадий (например, *Clethrionomys*, *Elephas* (*Palaeoloxodon*)), в том числе за счет инвазии с территории юго-западной Европы и, возможно, Закавказья [Bajgusheva, Titov, 2008]. Оптимумы теплых фаз характеризовались увеличением запасов фитомассы [Зеликсон и др., 2002].

В результате к началу голоцена после ряда смен плейстоценовых холодных и теплых фаз на территории открытых ландшафтов юга Восточной Европы сформировался комплекс животных, представленных преимущественно малоспециализированными растительноядными видами, обладающими достаточно обширным спектром пищевых объектов (сочетание травоядения и листо-веткоядения), хорошо приспособленных к обитанию в континентальном климате.

Существует несколько точек зрения на роль фаунистических сообществ на расселение людей из Африки в Евразию в раннем плейстоцене. Одни исследователи полагают, что для расселения представителей рода *Homo* основополагающим являлось наличие подходящих условий обитания и кормовых ресурсов на заселяемой территории [Kahlke et al., 2011]. Другие считают, что древнейшие люди расселялись по Евразии вслед за мигрирующими массовыми формами копытных – бизонов и лошадей, например [Made, 2011; 2013]. Мы, не отрицая второй гипотезы, предполагаем, что именно сходные характеристики окружающей среды были в большей степени определяющим фактором этого процесса.

УДК 903.5'16:903.211:551.79:56.074.6(470.6)
Р22

Издано при поддержке гранта РФФИ № 22-27-00450

Рецензенты:

д.и.н. *Васильев С.А.*, научный руководитель, заведующий Отделом палеолита,
Институт истории материальной культуры РАН, г. С.-Петербург

д.г.н., член-корр. РАН *Панин А.В.*, заведующий отделом палеогеографии четвертичного периода,
Институт географии РАН, г. Москва

Редакторы:

к.и.н. *Очередной А.К.*,
к.б.н. *Титов В.В.*

Коллектив авторов:

*В.Е. Щелинский, А.К. Очередной, В.В. Титов, А.С. Тесаков, А.В. Колесник,
А.Ю. Данильченко, Дж.Ф. Хоффекер, Дж. Соутон, А.В. Зубова, В.Г. Моисеев,
А.М. Кульков, К.А. Колобова, Е.В. Воскресенская, Н.И. Ромащенко, Ю.Н. Зоров, Д.А. Зенюк*

Ранний и средний палеолит Приазовья: современное состояние исследований: [монография] /
Р22 В.Е. Щелинский, А.К. Очередной, В.В. Титов и др.; под ред. А.К. Очередного, В.В. Титова. –
Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2022. – 304 с. – ISBN 978-5-4358-0227-6.

Коллективная монография содержит результаты археологических, палеоантропологических и палеонтологических исследований материалов из ряда стоянок раннего и среднего палеолита с территории Северного и Южного Приазовья

Особое внимание уделяется стоянкам таманского раннепалеолитического комплекса и среднепалеолитическим памятникам, расположенным по берегам Таганрогского залива. В монографии представлены результаты применения радиоуглеродного метода датирования к фаунистическим коллекциям памятника *Рожок I*, а также таксономического анализа моляра человека из 6-го культурного горизонта данного местонахождения. Проводится систематизация работ последних лет для среднепалеолитического памятника *Носово I* и археологического комплекса *Марьева Гора*. Продемонстрированы результаты новейших разведок по южному берегу Таганрогского залива. Часть материалов публикуется впервые.

Издание предназначено для археологов, палеоантропологов, палеогеографов, палеонтологов и краеведов.

УДК 903.5'16:903.211:551.79:56.074.6(470.6)

*Утверждено на заседании Ученого совета ЮНЦ РАН,
протокол № 2 от 11.06.2020*

ISBN 978-5-4358-0227-6

© ЮНЦ РАН, 2022
© ИИМК РАН, 2022