



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МАМОНТ И ЕГО ОКРУЖЕНИЕ: 200 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ



ГЕОС

Российская академия наук
Палеонтологический институт

*И мамонта, могуч и страшен,
На битву равную охотник вызывал!*

МАМОНТ И ЕГО ОКРУЖЕНИЕ: 200 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ

Юбилейный сборник научных трудов

Ответственный редактор
А.Ю. Розанов

Москва
ГЕОС
2001

Шерстистые носороги: к истории рода

Н.В.Гарутт*, Г.Г.Боескоров**

*Горный музей Санкт-Петербургского Горного института (Технический университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, 21-я линия, д.2.

**Музей мамонта АН Республики Саха (Якутия), 677891 Россия, Республика Саха. Якутск, ул. Ленина, 39.

Анализ синэкологии, географии находок и радиоуглеродных датировок позволил предложить сценарий экогенеза шерстистых носорогов. Предполагается, что два синхронных вида рода *Coelodonta*: *C. lenensis* (Pallas, 1772) и *C. antiquitatis* (Blumenbach, 1799), дивертифицировались в пространстве ресурсов. Реконструированы изменения ареалов от начала экогенеза до вымирания обоих видов. Указаны антропогенные факторы вымирания. Приведены 34 прямые датировки, по остаткам *Coelodonta* и 13 косвенных – по возрасту стоянок.

Синэкология. Шерстистые носороги и мамонтовая фауна.

Остатки шерстистого носорога встречаются в различных по во из Северной Америки зросту местонахождениях позднего антропогена совместно с остатками таких крупных травоядных животных, как мамонт *Mammuthus primigenius* Blum., дикая лошадь *Equus caballus* L., бизон *Bison priscus* Vojanus, овцебык *Ovibos pallantis* H.Smith, гигантский олень *Megaloceros giganteus* Blum., сайга *Saiga tatarica* L., северный олень *Rangifer tarandus* L. Из остатков хищных, сопутствующих *C. antiquitatis* Blum., в различных регионах обычные такие виды, как пещерный лев *Panthera spelaea* Goldfuss, пещерная гиена *Crocuta spelaea* Goldfuss, большой пещерный медведь *Spelaearctos spelaeus* Rosenmuller et Heinroth, волк *Canis lupus* L., песец *Alopex lagopus* L., лисица *Vulpes vulpes* L., росомаха *Gulo gulo* L. Из мелких хищных совместно с шерстистым носорогом встречаются: черный хорек *Mustela putorius* L., перевязка *Vormela peregusna* Guld., горностаи *Mustela erminea* L., ласка *Mustela nivalis* L. Из грызунов отмечаются сибирский джемминг *Lemmus sibiricus* Kerr, сурки *Marmota baibacina* Kastschenko, *Marmota sibirica* Radde, зайцы: русак *Lepus europaeus* L. и беляк *Lepus timidus* L., пеструшка *Lagurus lagurus* Pall. Анализ этого набора таксонов позволяет уточнить синэкологическую характеристику шерстистых носорогов.

Больше половины перечисленных видов дожила до настоящего времени и составляют современную фауну Голарктики. Из них большинство крупных животных сократило площади

своих ареалов, а мелкие и сейчас широко распространены в северных и умеренных широтах Евразии.

На рубеже плейстоцен – голоцен вымирают преимущественно крупные виды травоядных: мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень и связанные с ними пищевой цепью в биоценозе крупные хищники: пещерный лев, гиена, медведь. Дожившие до нашего времени крупные копытные – «спутники» мамонта, такие как бизон, северный олень, овцебык, сайга, дикая лошадь имеют сейчас разобщенные ареалы и не относятся к одному фаунистическому комплексу. Северный олень и американский бизон представлены двумя формами: лесной и открытых пространств (первый вид – тундровый, второй – степной); сайга и дикая лошадь обитают в степях и полупустынях.

Разобщенность ареалов этих животных связана с усилением их морфологической и физиологической специализации в результате адаптации к новым условиям жизни. Плейстоценовый северный олень, в отличие от современного, был больше степной, чем тундровый вид. Он отличался более крупными размерами, крупными коронками зубов, приспособленных больше к травянистому корму, чем к кустарникам и лишайникам (Флеров, 1952; Кузьмина, 1977).

Все виды мамонтового фаунистического комплекса на протяжении продолжительного времени в плейстоцене были в большей степени однородны в своей морфологической адаптации к открытым ландшафтам, чем его потомки, дожившие до настоящего времени.

Биология и морфология всех сопутствующих шерстистому носорогу видов определялась усло-

виями обитания в степных и лесостепных ландшафтах. Поэтому совместные находки с шерстистыми носорогами в Северной Евразии могут указывать на сосуществование именно в этих ландшафтах.

В зоне лесостепей, площади которых в периоды потепления климата увеличивались, происходила частичная адаптация мамонтовой фауны к иным условиям, что в дальнейшем, при глобальных изменениях климата и ландшафтов в голоцене, обеспечило выживание многим видам, но не мамонтам и носорогам.

Анализируя различия в постледниковом эволюции видов, входивших в мамонтовую фауну, следует констатировать, что основным фактором, объединявшим эти элементы в систему, был фактор юрности. Другие параметры, определяющие ландшафт – продуктивность и сезонность, – как показала голоценовая история, были менее существенны. Применительно к носорогам рода *Coelodonta* это означает, что они с равным успехом могли обитать и в перигляциальных, и в обычных степях, а также на травянистых пространствах лесостепей. Мы считаем, что в плейстоцене существовало два вида *Coelodonta*: *C. lenensis* (Pallas, 1772) – обитатель степей, в том числе перигляциальных, и *C. antiquitatis* (Blumenbach, 1799) – преимущественно лесостепной. Исходя из географии находок, мы предполагаем, что *C. antiquitatis* был менее толерантен к низким температурам и жестким (абразивным) корням

География находок

Ф.Ф.Брандт (Brandt, 1877) дал подробную сводку всех находок остатков шерстистого носорога в Западной Европе, а именно – в Англии, Франции, Бельгии, Германии, Дании, Голландии, Швеции, Австрии. В монографии даны изображения и описания некоторых образцов.

Более поздние литературные источники описывают находки шерстистого носорога из Алжира, Чехословакии, Венгрии, Румынии и Польши (Pomel, 1895; Gorjanovic-Kramberger, 1913; Kubiak, 1969; Apostol, 1970 и др.).

Мы нанесли на карту все известные по литературным источникам и лично изученные находки остатков шерстистого носорога (рис. 1). При нанесении пунктов находок остатков шерстистого носорога на территории Западной Европы учитывались все находки, как черепов, так и костей посткраниального скелета. Если бы на карту были нанесены только находки целых черепов, то в Западной Европе таких пунктов было бы слишком мало. На территории Восточной Европы и Северной Азии на карту наносились только

пункты находок черепов, полных скелетов, и мумифицированных трупов шерстистого носорога.

Число местонахождений на единицу площади *Coelodonta* и количество их остатков на территории Западной Европы во много раз меньше, чем в Восточной, и сохранность их значительно хуже. Такое различие станет понятным, если посмотреть на физическую карту Европы. Гористый и горный рельеф занимает более 70% всей площади Западной Европы. Равнины обычно приурочены к приустьевой и среднерусловой частям крупных рек. Отсюда и происходит большинство находок остатков шерстистого носорога. За два века в музеях Западной Европы собрался скудный материал, представленный небольшим числом черепов, костями посткраниального скелета, отдельными зубами и фрагментами нижних челюстей.

Страны Скандинавии и Прибалтики наиболее скудны в этом отношении. В Швеции найден только один зуб носорога (селение Хелья, близ Мальме). В Прибалтике известны единичные находки из Эстонии и Латвии.

Все местонахождения шерстистого носорога в Англии расположены на равнинах ее южной части. Известны достаточно многочисленные находки из Стоунфилд близ Регби, из Дербишира, Оксфорда, Плимута, Кембриджа и Экса. Прибрежные области Германии, Голландии и Франции включают большую часть находок *Coelodonta* на территории Западной Европы. Почти все они располагаются в равнинной области или в областях с рельефом до 500 м. В Германии известны находки из Крайцберга и Кведлинбурга, Остероде, Ганновера, Люнена, Бургтоны, Балштадта, Геры, Штайнхайма, Гессена, Майнца, Страсбурга, Бадена. Во Франции известны местонахождения из окрестностей Парижа, Фонтенбло, Абевиля, Амьена, Орлеана, Лиона, Кан, Монпелье. Большая часть их найдена на стоянках позднелепестического человека. В Чехословакии находки известны из местонахождений Брно и Братиславы, в Венгрии описаны находки из района Будапешта, в Румынии остатки найдены близ г. Браилы.

Фрагменты нижних челюстей, отдельные зубы, кости посткраниального скелета шерстистого носорога обнаружены на севере Алжира, в районе Танжера (Pomel, 1895). Нетрудно заключить, что в северную Африку он проник через Гибралтарский перешеек по узкому участку равнины береговой области.

Малочисленность находок шерстистого носорога на территории Западной Европы можно

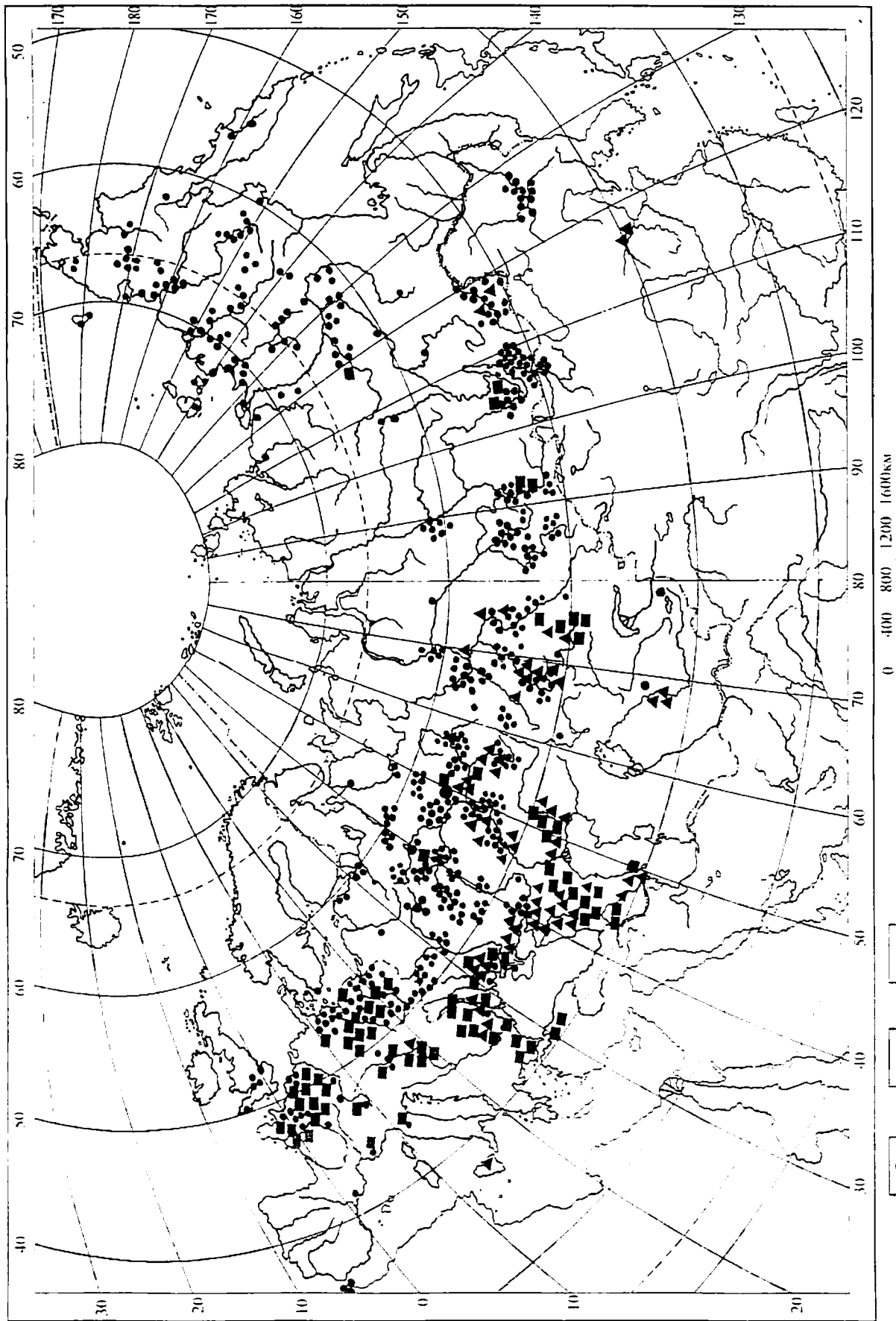


Рис. 1. Распределение трех родственных ископаемых моллюсков на территории Евразии:

1 — род *Caculodonta*, 2 — род *Discorbina*, 3 — род *Pasmothecium*

объяснить только малой площадью пригодных для обитания территорий, свободных от ледников, распространявшихся в плейстоцене с гор в долинные области. — и, соответственно, меньшей численностью животных.

В отложениях среднего и низов верхнего плейстоцена костные остатки носорога Мерка преобладают над остатками шерстистого носорога (Kahlke, 1977). Если учесть, что носорог Мерка относился к лесной экоморфе и питался преимущественно веточно-лиственным кормом, то можно заключить, что в это время лесные и лесостепные ландшафты преобладали. Степные станции могли длительное время сохраняться в ландшафтной мозаике широких долин больших рек: Сены, Рейна, Одера, Везера и Вислы, на что косвенно могут указывать более или менее многочисленные находки шерстистого носорога именно из этих районов. На незначительное развитие степных ландшафтов в плейстоцене на территории Западной Европы может указывать и отсутствие костных остатков эламотерия *Elasmotherium sibiricum*, ареал которого достаточно четко связан со степями как зональным типом ландшафта.

Наиболее древние остатки *Coelodonta* в Западной Европе известны из среднего плейстоцена Франкенхаузена (Kahlke, 1963) и Борнхаузена (Sickenberg, 1962). О. Зикенберг отмечает меньшую, чем у сибирских носорогов, специализацию зубов: округлые, а не угловатые коронки, менее шероховатую и более тонкую эмаль. Он предлагал выделить эту форму в отдельный подвид.

В подавляющем большинстве остатки шерстистого носорога из Западной Европы относятся к мелкой и более высоконозой форме — *S. antiquitatis*. Судя по морфологии, эта форма была хорошо адаптирована к жизни в мозаичных ландшафтах лесостепи и могла успешно сосуществовать с лесной и лесостепной экоморфами носорогов рода *Dicerorhinus*: *D. kirchbergensis* и *D. hemitoehus* (Гарутт, 1998).

На Восточно-Европейской равнине число находок *Coelodonta* гораздо больше (рис. 1). Это, по-видимому, связано с тем, что здесь гораздо шире распространены аллювиальные толщи — естественные коллекторы остатков позвоночных, а площади равнинных участков плакора, занятого степными сообществами, в том числе криоксерофитными, были больше, чем в Западной Европе.

Более 40% изученного черепного материала происходит из Центрального и Волжского регионов Европейской равнины. Наибольшее скопление остатков шерстистого носорога здесь и

восточнее — в Сибири, в основном между 60° и 50° северной широты, находится в границах распространения реликтовых почв — черноземов. Формирование последних было связано с большим приростом травяной массы в позднем плейстоцене в открытых степных ландшафтах при высокой инсоляции и высоких летних температурах, определявших необходимый для образования черноземов режим разложения мортмассы.

Такие местонахождения позднечетвертичной фауны, как полуостров Тунгуз и Мысы на Каме, подробно описанные в первой четверти XX века (Ососков, 1914; Яковлев, 1928; Беляева, 1939), вмещали грандиозные скопления костей вымерших млекопитающих, вымывавшихся ежегодно весенними половодьями Волги и Камы. Сборы только одного 1913 г. из местонахождения Тунгуз дали 1106 костей позднеплейстоценовых млекопитающих. Очевидно, что эта территория по климатическим и ландшафтным характеристикам была наиболее благоприятной для обитания шерстистого носорога. Разветвленная речная сеть и полноводность рек Восточно-Европейской равнины создавали хорошие условия в плейстоцене для существования не только степных и лесостепных, но и интразональных ландшафтов вблизи русловой части рек. Поэтому на данной площади органично сосуществовали носороги не только рода *Coelodonta*, но и родов *Elasmotherium* и *Dicerorhinus*, остатки которых нередко находят здесь вместе. Шерстистый носорог был многочисленным и доминирующим видом, а *Dicerorhinus* и *Elasmotherium*, занимали локальные участки со специфическими ландшафтными характеристиками (рис. 2).

Наибольшая плотность точек находок шерстистых носорогов (рис. 1) расположена между широтами 60° на севере и 50° на юге. Севернее и южнее этих широт количество находок *Coelodonta* резко уменьшается. Массовые находки и наилучшая их сохранность приходятся на верховья Иртыша, Оби и Енисея. Выше 60° широты, на севере Западно-Сибирской низменности, находки остатков *Coelodonta* очень редки. В среднем течении рек Оби и Енисея они единичны, а на Гыданском п-ове и Таймыре вовсе не найдены.

Та же закономерность наблюдается и в Европейской части России севернее 60°. Единичные находки черепов и костей посткраниального скелета известны на территории Вологодской, Архангельской областей и Республики Коми. Однако при малом числе остатков шерстистого носорога во всех этих районах часты находки зубов и посткраниального скелета мамонта, северного

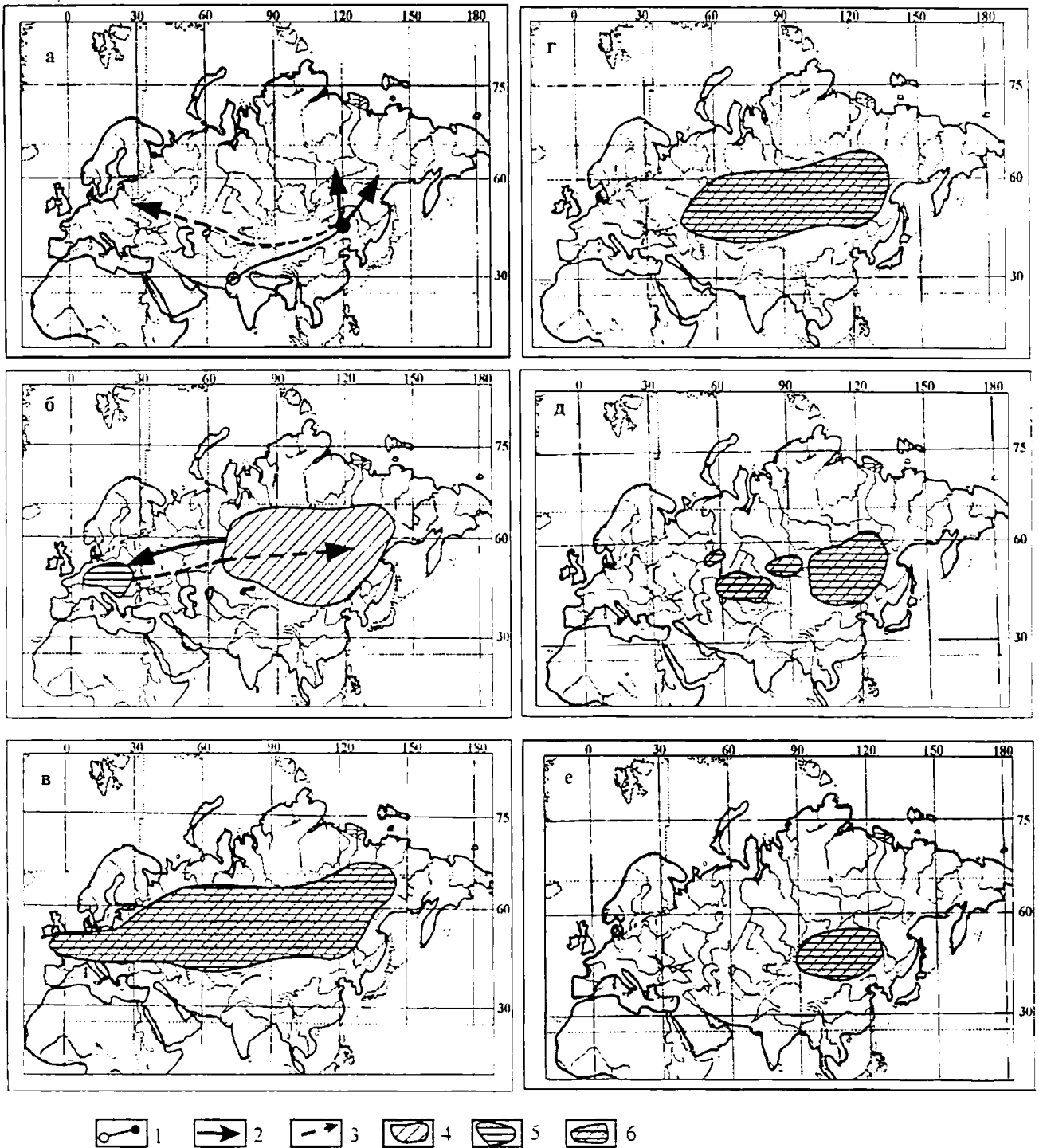


Рис. 2. Распространение носорогов рода *Coelodonta* в плиоцен – плейстоцене и динамика их ареалов.

1 – гипотетическая миграция ранних *Coelodonta* из Индии в Центральную Азию. 2 – миграции *C. lenensis*. 3 – миграции *C. antiquitatis*. 4 – первичный ареал *C. lenensis*. 5 – первичный ареал *C. antiquitatis*. 6 – общий ареал *C. lenensis* и *C. antiquitatis*.

а – поздний плиоцен – ранний плейстоцен. Начальные этапы экогенеза *Coelodonta*: проникновение в Ц.Азию, разделение на 2 вида, миграция *C. antiquitatis* в Европу; б – средний – начало позднего плейстоцена. Становление ареалов европейского *C. antiquitatis* и азиатского *C. lenensis*; начало совмещения ареалов; в – первая треть позднего плейстоцена. Совмещение ареалов; г, д – вторая половина позднего плейстоцена. Сужение общего ареала и распадение его на локальные ареалы; е – конец позднего плейстоцена. Совмещенный ареал носорогов рода *Coelodonta* перед голоценовым (?) вымиранием

олени, овцебыка, реже – бизона. Вероятно, на данных территориях в среднем и позднем плейстоцене природные условия для *Coelodonta* были менее благоприятны.

Севернее 60° широты создавался своеобразный природный «фильтр», через который проникали только виды с широким спектром адаптации к различным ландшафтам и высокой миграционной способностью. К таковым можно отнести уже упомянутых мамонта, северного оленя, овцебыка, отчасти бизона. Можно предполагать, что на протяжении практически всего плейстоцена северные области Тиманского кряжа и Западно-Сибирской низменности были непригодны или малопригодны для обитания шерстистого носорога: возможно, здесь раньше, чем на Востоке располагались заболоченные тундры и лесотундры, бедные кормовыми ресурсами, пригодными для шерстистых носорогов.

Количество остатков шерстистого носорога значительно увеличивается на территории северо-востока Сибири. Многочисленные местонахождения костных остатков, рогов и трупов распространяются далеко на север, до 72° с.ш. на побережьях моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Смещение границы находок на 10° к северу связано прежде всего с тем, что в Сибири преобладало почвенное оледенение в противовес материковому в Европе и Северной Америке.

Шерстистый носорог расселялся в долинах Лены, Яны, Индигирки и Колымы и на их низких водоразделах. Основными факторами, которые препятствовали расселению шерстистого носорога в горных областях, вероятно, были горные оледенения и поясное распределение растительности, где площади пастбищ слишком малы, чтобы на них могли обитать большие популяции травоядных. На территории Чукотки число находок резко уменьшается, что может свидетельствовать о том, что горные области были значительным препятствием для расселения шерстистого носорога. На протяжении среднего и позднего плейстоцена область Чукотки была занята ледниками, которые спускались с горных хребтов. При высоком уровне океана лишь небольшая прибрежная кромка, узкий участок суши, пригодный для обитания животных, соединял Чукотку с Северной Америкой. Именно на этой территории и обнаружены немногочисленные находки костей и рогов шерстистого носорога. Через этот участок суши – «Берингийский мост» – происходили миграционные сезонные кочевки многих видов млекопитающих. За крупными травоядными проникли в Америку первые охотники.

Учитывая, что по этому участку в то время проходили огромные массы кочующих крупных травоядных мамонта, бизона, лошади, овцебыка, северного оленя, – риск перевыпаса и ресурсного дефицита был очень высок. Возможно, что это был один из основных факторов, который препятствовал расселению малочисленной популяции шерстистого носорога и который к тому же, по сравнению с другими стадными видами крупных млекопитающих, обладал более низким миграционным потенциалом, поскольку носороги стад не образуют.

В работе К.Греве (Greve, 1894) упоминается череп шерстистого носорога из Северной Америки, хранившийся в геологическом музее Дерптского университета (ныне университет г. Тарту, Эстония). Ныне это сообщение нельзя ни подтвердить, ни опровергнуть. Однако, поскольку остатки шерстистого носорога встречаются на Чукотке, то не исключено, что они могут быть найдены и на Аляске. То, что их до сих пор там не обнаружили, может свидетельствовать об очень малых размерах гипотетической популяции этого носорога. В любом случае, у нас нет оснований считать *Coelodonta* удачливым мигрантом в Новый Свет. Пребывание в Берингиде – еще не переселение в Северную Америку.

Южная граница распространения многочисленных костных остатков шерстистого носорога в этом районе Азии находится на 46° с.ш. и охватывает область Монголии и Северного Китая.

Датировки. Первые радиоуглеродные датировки по мягким тканям мумифицированных остатков шерстистого носорога, происходящих из Якутии, были получены в лаборатории Радиоактивного датирования при Физическом институте норвежской высшей школы в г. Трондгейм (Норвегия). Материал был обработан и направлен для датирования В.Е.Гаруттом при содействии А.Е.Гейнца, директора Палеонтологического музея в г. Осло (Норвегия) (Гейнц, Гарутт, 1964; Heintz, Garutt, 1965; Heintz, 1966).

Позднее в лаборатории радиоактивного датирования Геологического института РАН Л.Д.Сулержицким были получены многочисленные датировки по костям мамонта и шерстистого носорога из различных областей России. Часть этого материала происходит из культурных слоев палеолитических стоянок.

Радиоуглеродные датировки из местонахождений Центрально-Европейского региона укладываются в интервал от 12 до 30 тыс. лет. Средние, наиболее многочисленные их значения, находятся в интервале от 19 до 25 тыс. лет (табл. 1, 2).

Таблица 1. Радиоуглеродные датировки костей и мумифицированных тканей шерстистого носорога

№ п/п	Лаборатория, № датированных образцов	Образец	Местонахождение	Абсолютный возраст по ^{14}C
1	Лаб. рад. датирования при Физическом институте (Трондгейм, Норвегия)	Мягкие ткани с ноги	Дол. р. Эльги, лев. приток Индигирки	38 000
2	Там же	Мягкие ткани и кожа с головы Верхоянского носорога	р. Халбуй, приток р. Яны, близ Верхоянска	33 000
3	Лаб. рад. датир. Польской акад. наук	Мягкие ткани мумифицированного трупа Старуньского носорога (находка 1907г.)	С. Старуни, Галиция (ныне в границах Украины)	27 000
4	Там же	Мягкие ткани мумифицированного трупа носорога (находка 1929г.)	С. Старуни, Галиция	33 000
5	Лаб. Рад. датиров. Геологич. ин-та РАН (ГИН РАН) №6005	Фрагм. тазовой кости	Прав. берег р. Колымы, Якутия	26 000
6	ГИН 6006	Фрагм. больш. берцовой кости	р. Буордах, Якутия	41 600
7	ГИН 6007	Фрагм. тазовой кости	Бассейн р. Березовки. Юкагирское плоскогорье, Якутия	28 600
8	ГИН 6008	Лучевая кость	р. Большая Чукочьа, Якутия	37 000
9	ГИН 6009	Большая берцовая кость	Там же	37 000
10	ГИН 6010	Локтевая кость	Пр. берег р. Колымы, устье р. Ирелях-Сиенэ, Якутия	39 000
11	ГИН 3400	Кости посткраниального скелета	Камчатка	20.800±200
12	ГИН 3424	Кости посткраниального скелета	Камчатка	46.700±1200
13	ГИН 9594	Кости посткраниального скелета, вмещающие растит. органик	Лено-Амгинское междуречье п. Чурапча	19.500±120
14	ГИН	Кости посткраниального скелета	Остров Врангеля	29.800±340
15	ГИН 6011	Лучевая кость	р. Берелех, у возвыш. Джелон-Сиенэ, Якутия	40 500
16	ГИН 6012	Бедренная кость	р. Сартан, Якутия	31 500
17	ГИН 6013	Тазовая кость	р. Омолон, обн. Эмиге, Якутия	49 000
18	ГИН 6014	Лучевая кость	р. Хетечан, левобережье р. Б.Анюй, Якутия	42 300
19	ГИН 6015	Лучевая кость	р. Балтагай, приток р. Слезовки, правобережье Колымы, Якутия	42 300
20	ГИН 6017	Берцовая кость	р. Аччыгый-Аллаанха, Якутия	32 000
21	ГИН 6018	Большая берцовая кость	р. Малый Анюй, Чукоька	27 300
22	ГИН 6020	Большая берцовая кость	р. Индигирка, Якутия	15 850
23	ГИН 6021	Большая берцовая кость	р. Хрома, Якутия	20 400
24	ГИН 6022	Нижн. челюсть	р. Б.Хомус-Юрях	30 900
25	ГИН 6023	Тазовая кость	р. Б.Хомус-Юрях	15 300
26	ГИН 6023	Плечевая кость	Там же	30 400
27	ГИН 6024	Фрагм. черепа	Там же	15 300
28	ГИН 5926	Тазовая кость	Устье р. Тюнг, Якутия	43 000

Таблица 1. Окончание

29	ГИН	Кости скелета	О-в Врангеля	более 30 000
30	ГИН 6025	Фрагм. черепа	с. Веденяпино, Пензенская обл.	24 000
31	ГИН 6026	То же	Казанская обл., Наровчатский р-н	26 000
32	ГИН 6027	То же	Ср. Волга, р. Юнга, д. Елкино	24 000
33	ГИН 6028	То же	Чебоксарский р-н Казанской обл.	24 700
34	ГИН 6029	То же	Казанская обл., Ср. Волга	27 000

Таблица 2. Радиоуглеродные датировки костей млекопитающих из культурных слоев позднелеолитических стоянок древнего человека, в которых были найдены кости шерстистого носорога

№ п/п	Стоянка	Местоположение	Образец	Абсолютный возраст по ^{14}C
Украина				
1	Кирилловская	г. Киев, Подол, Кирилловская ул.	Череп носорога	19 200 ± 250
2	Мезинская	Правый берег р. Десны	Кости посткраниального скелета от 2 особей	15 000 ± 29 000
3	Чулатовская	Пр. берег Десны, ниже Новгород-Северска	Кости посткраниального скелета от 2 особей	18 690 ± 170
4	Новгород-Северская	Правый берег р. Десны	Кости посткраниального скелета от 7 особей	19 880 ± 350
5	Пушкарские I и II	Правый берег р. Десны	Кости посткраниального скелета от 2 особей	21 000 ± 400
Россия. Центральная-Европейская часть				
6	Авдеево	Курская обл. Лев. берег р. Ругозны прав. приток р. Сейма, у восточного конца д. Авдеево	Череп от 4 особей	19 500 ± 23 700
7	Карачаровская	Басс. р. Днестра	Кости посткран. скелета	15 800
8	Гагарино	Басс. р. Дона	Кости посткран. скелета от 3 особ.	21 800 ± 300
9	Александровская (Костенки IV)	Воронежская обл., прав. берег р. Дона	Малые фрагменты костей	17 200 ± 150
Урал				
11	Талицкая	Пермская обл., прав. берег р. Чусовой	Кости посткран. скелета 1 особи	18 000
Приангарье				
12	Мальта	Лев. берег р. Белой, у с. Мальта, в 85 км западнее Иркутска	Череп, зубы, множ. костей посткр. скелета	14 750
13	Верхоленская	Прав. берег Ангары, 30км ниже Иркутска	Череп, кости посткран. скелета	12 570

Для северо-востока Сибири можно выделить две группы датировок. Одна группа укладывается во временной интервал от 30.000 до 50.000 лет, т.е. подходит к крайнему рубежу возможностей датирования по изотопам ^{14}C . При этом сохранность коллагена в костях остается хорошей. Можно предполагать, что геологический возраст некоторых образцов костей из этих районов имеет возраст более 50.000 лет. Другая группа датировок, в интервале от 15.000 до 30.000 лет, менее

многочисленная, и по цифровым значениям больше смещена к максимальному показателю временного интервала.

Датировок возраста из бассейна р. Ангары немного, и все они сделаны по костям, собранным из культурного слоя позднелеолитических стоянок Мальта и Буреть. Обращает на себя внимание многочисленность костных остатков шерстистого носорога на этих стоянках, возраст которых от 12.000 до 14.000 лет.

Из анализа географического распределения радиоуглеродных датировок можно предполагать, что в Европу этот вид мог распространиться не ранее среднего плейстоцена и наиболее многочисленным был в интервале 20–30 тыс. лет. В Азиатском регионе, который ближе всего располагался к центру возникновения данного вида, шерстистый носорог обитал на протяжении всего плейстоцена.

Эволюционный сценарий.

Обсуждая проблему происхождения носорогов рода *Coelodonta*, следует иметь в виду следующие обстоятельства:

1. Наиболее близкими к шерстистым носорогам являются *Elasmotheriinae* (Protero et al., 1986).
2. *Elasmotheriinae* появляются в геологической летописи уже в среднем миоцене Центральной Азии, в то время как древнейшие находки *Coelodonta* происходят из плиоцена северной Индии.
3. *Coelodonta* гораздо менее специализированны, чем *Elasmotheriinae* позднего миоцена – плейстоцена.

Если тезис (1) справедлив или является наиболее вероятной гипотезой, то, учитывая факты (2) и (3), можно предположить, что филогенетическая линия, в конце которой находятся *Coelodonta*, отделилась от общей с *Elasmotheriinae* ветви в первой половине миоцена. Экогенез предков шерстистых носорогов происходил, вероятно, на водораздельных пространствах, что может объяснить отсутствие их остатков в миоценовых отложениях и редкую встречаемость в плиоценовых (только Индия).

Возможно, внимательный взгляд на некоторых эласмотериинов – вроде *Iranotherium* – обнаружит, что находок предков *Coelodonta* больше, чем мы считаем сейчас. Однако исследователям пока ничего не остается, кроме как, соединив места самых древних находок остатков рода и учтя разницу в их возрасте, предположить их миграцию из Индии в Северный Китай в эоплейстоцене (рис. 1. а). Первые находки *Coelodonta* Центральной Азии датируются концом эоплейстоцена (Тологой в Забайкалье и Нихэвань в Сев. Китае).

Экогенез шерстистых носорогов начался в плиоцене, в условиях безморозного климата. Адаптации к снежному покрову могли возникнуть на фоне климатических колебаний, проявившихся в эоплейстоцене на территории, включавшей Гималаи (Кришнан, 1954) и Северный Китай (Barbour, 1930 a,b, 1931, 1934; Teilhard de Chardin, Hsu, 1933; Young, 1934), не говоря уже о более северных территориях. Разли-

чия в эволюционной продвинутости между эоплейстоценовым *Coelodonta* из Нихэвани и более поздним, раннеплейстоценовым носорогом из Чжоукоудянь, давно являющиеся предметом полемики (Movius, 1944; Kurten, 1959; Oakley, 1962; Kahlke, 1961, 1962), возможно, указывают на пути становления холодолюбивых популяций.

В условиях холодного климата открытых ландшафтов Центральной Азии сформировалась популяция носорогов, которые отличались крупными размерами, длинным и массивным черепом с развитым затылочным гребнем и укороченными костями конечностей. Призматические гипсодонтные коронки зубов с плоской жевательной поверхностью и грубой толстой эмалью были хорошо приспособлены к перетиранию абразивного травянистого корма. С таким морфотипом связано, по-видимому, появление в раннем плейстоцене степного вида шерстистого носорога, за которым авторы предлагают закрепить палласовское название *Coelodonta lenensis* (см. статью Н.В.Гарутт в данном сборнике). Он быстро проник в северные широты и распространился в Забайкалье и Якутии (рис. 2, а).

Предок лесостепного вида, за которым авторы предлагают закрепить нынешнее название *Coelodonta antiquitatis*, – менее крупный и более легкий по строению тела, также, вероятно, существовал в эоплейстоцене Северного Китая. Видообразование могло произойти вследствие разделения популяций в пространстве ресурсов.

Проникнув в раннем плейстоцене (рис. 2, а) в Западную Европу, предки *C. antiquitatis* не стали там доминантами. Остатки носорогов рода *Dicerorhinus* более многочисленны в среднеплейстоценовых отложениях Западной Европы, чем остатки *C. antiquitatis*. Последний стал здесь мельче и приобрел ряд адаптаций для жизни в залесенных ландшафтах. Только в позднем плейстоцене, на рубеже вюрмского оледенения, мелкая модифицированная форма *C. antiquitatis* стала доминировать над носорогом Мерка, который к тому времени стал вымирать из-за сокращения пригодных для его жизни ландшафтов.

В холодные ледниковые фазы среднего и позднего плейстоцена, во время максимального развития открытых ландшафтов в Евразии, крупный степной вид шерстистого носорога, *C. lenensis*, широко расселился в азиатской ее части и в Восточной Европе, на территории Восточно-Европейской равнины (рис. 2. б). Очевидно, в начале позднего плейстоцена этот вид проникает в Западную Европу, но не имеет там широкого распространения: местный вид шерстистого носорога продолжает доминировать в лесостепях.

В свою очередь, лесостепной вид *S. antiquitatis* во время теплых межледниковых фаз позднего плейстоцена из Западной Европы начинает проникать на территорию Восточно-Европейской равнины и далее в Сибирь (рис. 2. б). Вероятно, в это время происходит объединение ареалов двух видов, существовавших в разных биотопах на одной территории (рис. 2. в). Межвидовая конкуренция ослаблена, поскольку разделены и пространство ресурсов, и пространство обитания. В Восточной Европе, а также в пределах широт 60–50° с.ш. юга Западной Сибири и Забайкалья преобладал степной вид, в то время как в Западной Европе и высоких широтах Сибири – лесостепной вид. В южных широтах, восточноевропейской и азиатской частях Евразии локальные (специфические по условиям обитания) ареалы в среднем и позднем плейстоцене занимали популяции носорогов родов *Dicerorhinus* и *Elasmotherium* (рис. 1).

Во второй половине вюрмского гляциала численность носорогов рода *Coelodonta* в Западной Европе резко уменьшается, что в дальнейшем привело к полному их вымиранию (рис. 2. г), вероятно, под воздействием возросшего антропогенного фактора.

В Восточной Европе в это время область распространения обоих видов значительно сужается. Очевидно, это связано с деградацией в конце плейстоцена в субарктической части Восточной Европы и Западной Сибири криоксерофильных степных ландшафтов. Возможно, что при сокращении общей численности двух видов шерстистого носорога территория их распространения распалась на небольшие локальные ареалы, разделенные большими пространствами (рис. 2. д). К этому времени полностью вымирают представители носорогов родов *Dicerorhinus* и *Elasmotherium*.

Последние представители носорогов рода *Coelodonta*, исходя из самых поздних датировок по ¹⁴C (около 15000 лет) костей из культурного слоя палеолитического памятника Мальта и Буреть (Приангарье), вероятно, обитали на территории Центральной Азии. Таким образом, на рубеже позднего плейстоцена и голоцена ареал шерстистого носорога постепенно сократился до первоначального (раннеплейстоценового) на территории прародины – Монголии и Северного

Китая (рис. 2, е). Очевидно, здесь и вымерли последние представители рода.

Вымирание носорогов – частный случай общего сокращения разнообразия непарнопалых, начавшегося еще в олигоцене на фоне роста разнообразия и численности бовид и некоторых других парнопалых. Тем не менее, некоторые немногочисленные формы непарнопалых оказались весьма резистентными даже к стрессу ледникового периода, например, *Equus*, *Dicerorhinus*, *Elasmotherium*, *Coelodonta*.

Причин вымирания хорошо адаптированных к суровым климатическим условиям плейстоцена представителей рода *Coelodonta*, очевидно, несколько. Главная из них, по мнению авторов, – сокращение пригодных для их жизни пространств обитания и ресурсов, что привело к уменьшению численности: это сокращение численности должно было бы снизить интерес к носорогу как объекту охоты, однако судьбу этого вида могли определить и другие антропогенные факторы.

В архаичных верованиях и обрядах народов нередко сохраняется информация об отношении древнего человека к определенному виду животных и использовании его в хозяйственной деятельности и религиозных культах. Хорошо известен культ пещерного медведя у неандертальцев и кроманьонцев. В позднелепеолитических памятниках Мальта и Буреть были найдены не только многочисленные кости шерстистого носорога, но и его рога. Возможно, это указывает на промысел животного в том числе в ритуальных целях. (Может быть, отсюда происходит стойкая вера восточных народов в чудодейственную силу носорожьего рога, якобы усиливающего репродуктивные функции. Резкое сокращение численности, грозящее вымиранием современных видов носорогов, напрямую связано с этим архаичным заблуждением и продолжением охоты ради их рогов как ранее) При этом надо учесть, что крупные размеры животных и медленное воспроизводство (вынашивание эмбрионов длится от 15 до 18 месяцев) не способствовали восстановлению численности популяции. При общем кризисе мамонтовой фауны *Coelodonta* оказался одним из самых уязвимых членов сообщества, но точку в конце его эволюции поставил человек.

Литература

- Беляева Е.И. Заметки об остатках млекопитающих полуострова Тунгуз // Бюлл. МОИП. сер. геол. Т. XVII. Вып. 6, 1939. С. 76–79.
- Гарутт Н.В. Шерстистый носорог (морфология, систематика, геологическое значение). Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. С-Пб, 1998.
- Гейнц А.Е., Гарутт В.Е. Определение абсолютного возраста ископаемых остатков мамонта и шерстистого носорога из вечной мерзлоты // Докл. АН СССР. Т. 154. № 6, 1964. С. 1306–1370.
- Кришнан М.С. Геология Индии и Бирмы. М.: Иностран. литер., 1954. 450 с.

- Кузьмина И.Е. О происхождении и истории териофауны Сибирской Арктики // Тр. Зоол. ин-та АН, Т. 63., Л. Наука, 1977. С.18–55.
- Осоков П. Предварительное сообщение об открытии «кладбища» костей послетретичных млекопитающих в береговом гравии на левом берегу р. Волги, между г. Сенгилеем и с. Новодевичьим // Bull. Soc. Imper. Naturalistes of Moscou, nov. ser. 1913/1914. Т. XXVII, №4, С. 30–40.
- Флеров К.К. Млекопитающие. Кабарги и олени // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. М.–Л. Сер.55, 1952. 255с.
- Яковлев Д. Описание полуострова Тунгуз и местонахождения на нем костей четвертичных животных // Известия Геологического Комитета. Л. Т.XLVII. №5, 1928. С.533–549.
- Apostol L. L'etude de l'espece *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) du quarnaire de Chiscani (dep. Braila) // Extrait de Travaux du Museum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». V. X, 1970. P.383–396.
- Barbour G.B. The paote and Chingshui physiographic stages and their significance // Bull. Geol.Soc.China. Т. 9, 1930a. P. 45–48.
- Barbour G.B. The superficial deposits of Yutaoho // Bull. Geol.Soc.China. Т. 9, 1930b. P. 347–354.
- Barbour G.B. The Taiku deposits and the problem of Pleistocene climate // Bull. Geol. Soc. China. Т. 10, 1931. P.71–104.
- Barbour G.B. Physiographic stages of Central China // Bull. Geol. Soc. China. Т.13, 1934. P. 455–467.
- Brandt F.F. Monographie der tichorhinen Nashornet // Mem. Acad. imp. Sci. S-Pb.. V.XXIV. N 4, 1877. 135 s.
- Heintz A., Garutt V. Determination of the fossil remains of mammoth and woolly rhinoceros from the permafrost in Siberia by the help of radiocarbon (^{14}C) // Reprint from Norsk Geologisk tidsskrift. V.45. P.2, 1965. P.74–79.
- Heintz A. New radio carbon (^{14}C) age determinations of mammal remains from the permafrost in Siberia // Offprint from Norsk Geologisk tidsskrift. V.46. P.2, 1966. P.215–217.
- Greve C. Ein Schädel von *Rhinoceros tichorhinus* aus dem Gouvernement Moskau und die Verbreitung dieses Nashorns in Russland // Korrespondenzblatt Naturforscher-Vereins zu Riga. Redigist von J. Schweder. T.XXXVII, 1894. S.34–44.
- Gorjaovic – Kramberger C. Fossilni rinocerotidi Hrvatske i Slavonije Zagrebu, Duro Trpinac. Dionicke tiskare, 1913. 70p.
- Kahlke H.D. On the complex of the Stegodon–Ailurogoda fauna of South China and the chronological position of *Gigantopithecus blacki* V.Koenigswald // Vertebrata Palasiatica. T.2, 1961. S.83–108.
- Kahlke H.D. Zur relativen Chronologie ostasiatischer Mittel Pleistozanfaunen und Hominoidea Funde // Stuttgart, 1962. S. 84–107.
- Kahlke H.D. Oribos aus den Kiesen von Sussenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Oribosinen und zur Stratigraphie des Pleistozans // J.Geologie. Berlin. Bd.12, N 8. 1963. S.942–972.
- Kahlke H.D. Die Rhinocerotidentinenreste aus den Travertinen von Taubach // Quartärpaläontologie. Berlin. T.2, 1977. S.305–359.
- Kubiak H. Über die Bedeutung der Kadaver des Wollhaarnashorns von Starunia // Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A. geol., Paläont., Berlin. T.14. Nr3, 1969. S.345–347.
- Kurten B. New evidance on the age of Peking man // Vertebrata Palasiatica. Vol.3, 1959. P.20–35.
- Movius L. Early man and Pleistocene stratigraphy in Southern and Eastern Asia // Harvards Univ., Peabody Mus. Papers. Vol.19, N 3. 1944. P.11–23.
- Oakley K.P. Dating the emergence of man // Advance-ment Sci.. Vol.18, N 75, 1962. P.157–169.
- Pomel A. Rhinoceros quaternaires Paleontologie monographies. Alger. Imprimerie P. Fontana., 1895. 49 s.
- Protero Donald R., Nabbing Earl and Hanson C. Bruce. The phylogeny of the Rhinocerotidea (Mammalia, Perissodactyla) // Zool.J. of the Linnean Society. V.87, 1986. P.341–366.
- Sickenberg O. Die Saugetierreste aus den elsterzeitlichen Kiesen (Pleistozan) von Bornhausen am Harz // J.Geologie, Jb.79. Hannover. 1962. S.707–736.
- Teihard de Chardin P., Hsu Y.T. The geology of Chang Sha Hsiangtan, Tengshan. Hangyang, Hsianghsia and Shaoyang Districts, Central Hunan // Bull. Geol.Sur Hunan. Vol.15, 1933. P.47.
- Young C.C. A review of the Early Tertiary Formations of the China // Bull. Geol. Soc. China. Vol. 13, 1934. P.469–502.

Woolly Rhinoceros: On the History of the Genus

N.V.Garutt* and G.G.Boeskorov**

*Geological Department, Mining Museum, Institute of Mines (Technical University),

21-Line 2. St. Petersburg, 119026 Russia

**Mammoth Museum, Academy of Sciences of Yakutia,

ul. Lenina 39, Yakutsk. 677891 Russia

The analysis of synecology, occurrence, and radiocarbon dating showed the scenario of woolly rhinoceros ecogenesis. It is proposed that two synchronous species of the genus *Coelodonta*, *C. lenensis* (Pallas, 1772) and *C. antiquitatis* (Blumenbach, 1799), diverted in the space of resources. The changes of the ranges from the beginning of ecogenesis to extinction of either species are reconstructed. The anthropogenic factors of extinction are indicated. Dating of woolly rhinoceroses are considered, including 34 direct estimates and 13 indirect dates based on the ages of human sites.