№1. 2010

Р. В. Кройтор

К истории северного оленя в палеолите Молдовы

R. V. Croitor.

The History of Reindeer in the Palaeolithic of Moldova.

The article describes fossil reindeers from main Palaeolithic sites of Moldova: Duruitoarea Veche, Brynzeni 1, Rascov 7, and Cosauti. Biometrical and statistical analyses of osteological remains revealed presence of several different forms of reindeer: a larger ancient woodland form Rangifer tarandus ssp. from Duruitoarea Veche and Brynzeni 1, a smaller younger form with comparatively small teeth Rangifer tarandus cf. guettardi from Rascov 7, which superficially resembles Upper Palaeolithic reindeer from Western Europe, and Rangifer tarandus constantini with very large cheek teeth similar to Upper Palaeolithic reindeer from Baikal Area and Russian Plain. The author discusses the ecology, systematics and evolution of the Upper Palaeolithic reindeer, as well as the demographic composition of osteological remains from the archaeological sites included in the study.

R. V. Croitor.

Despre istoria renului în paleoliticul Moldovei.

În articol este prezentată descrierea renului fosil din aşezările paleolitice principale din Moldova: Duruitoarea Veche, Brînzeni 1, Raşcov 7 şi Cosăuți. În urma analizelor biometrice şi statistice a materialului fosil, au fost stabili trei forme diferite ale renului fosil: formă arhaică de pădure de talie comparativ mare *Rangifer tarandus ssp.* din Duruitoarea Veche şi Brînzeni 1, formă târzie de talie mică cu dinți relativ mici *Rangifer tarandus cf. guettardi* din Raşcov 7, care prezintă analogii cu renul fosil din regiunea vest-europeană, şi subspecia cu dinți relativ mari *Rangifer tarandus constantini*, care a pătruns pe teritoriul Moldovei în timpul ultimei glaciațiuni din regiunile orientale al continentului Euroasiatic. În lucrare se vorbeşte despre ecologia, sistematica şi evoluția renului din pleistocenul tardiv, precum şi despre componența demografică a materialului osteologic din stațiunile paleolitice menționate.

Р. В. Кроитор.

К истории северного оленя в палеолите Молдовы.

В статье описывается ископаемый северный олень из основных палеолитических стоянок Молдовы: Старые Дуруиторы, Брынзены 1, Рашков 7 и Косэуць. Биометрический и статистический анализ ископаемого материала позволили выделить несколько форм ископаемого северного оленя: более крупную и древнюю лесную форму *Rangifer tarandus ssp.* из Старых Дуруритор и Брынзен 1, позднюю сравнительно мелкозубую и некрупную форму *Rangifer tarandus cf. guettardi* из Рашкова 7, которая проявляет внешнее сходство с западноевропейскими северными оленями, и крупнозубую форму *Rangifer tarandus constantini* проникшую на территорию Молдовы в эпоху последнего оледенения из восточных областей Евразии. В работе обсуждаются экология, систематика и эволюция позднеплейстоценового северного оленя и демографический состав костных остатков из включенных в исследование палеолитических стоянок.

Key words: Late Pleistocene, Reindeer, *Rangifer tarandus*, Systematics, Evolution, Ecology.

Cuvinte cheie: Pleistocen tardiv, ren, sistematica, evoluția, ecologia.

Ключевые слова: поздний плейстоцен, северный олень, систематика, эволюция, экология.

© Р. В. Кроитор, 2010.

Введение

Северный олень был одним из основных объектов охотничьего промысла доисторических людей на территории современной Молдовы, о чем свидетельствуют его многочисленные остатки в палеолитических стоянках. Однако на данный момент опубликовано весьма ограниченное количество работ, посвященных распространению и палеоэкологии ископаемого северного оленя в Молдове (Давид 1980; Давид, Кройтор 1997; Кройтор 1997; Croitor 1997; Weinstock 1997). Несмотря на многочисленность ископаемых остатков, систематическое положение ископаемых северных оленей Молдовы до сих пор не выяснено. Белан (1983) и вслед за ней Саблин и Кузьмина (1992) отнесли позднеплейстоценовых северных оленей из Восточной Европы к одному подвиду *Rangifer tarandus guettardi*, отметив, что, в отличие от современного тундрового оленя *Rangifer tarandus tarandus*, у позднеплейстоценовой формы более крупная голова, крупные зубы, укороченная диастема, высокое тело нижней челюсти и сравнительно более короткие конечности с расширенными эпифизами длинных костей. Однако аргументы в пользу сближения восточноевропейских палеолитических северных оленей с плохо известной ископаемой формой из Франции так и не были приведены.

В моих предыдущих работах (Croitor 1997; Кройтор 1997; Давид, Кройтор 1997) была предпринята попытка извлечь из крайне фрагментарного ископаемого материала свидетельства о палеоэкологии и функциональной морфологии позднеплейстоценового северного оленя. На основании сравнения размеров и пропорций эпифизов костей конечностей, а также морфологии костей передней конечности, образующих локтевой сустав, были выделены две экологические формы ископаемого северного оленя: более ранняя и крупная форма из палеолитических стоянок Брынзены 1 и Старые Дуруиторы, сходная с современным лесным северным оленем, и более поздняя мелкая форма из Косэуц, сходная с современным тундровым северным оленем. Однако окончательных выводов о таксономической принадлежности этих двух форм ископаемого северного оленя сделано не было.

Weinstock (1997) исследовал размеры ископаемых северных оленей из 17 местонахождений, относящихся к концу позднеледниковья (10–13 тыс. лет до н.э.) и показал, что ископаемые северные олени Молдавии были представлены наиболее крупной на европейском континенте формой, тогда как наиболее мелкие формы были отмечены для крайнего северо-запада Европы. Weinstock (1997) пришел к выводу о существовании клинальной изменчивости размеров северного оленя в позднем палеолите с северо-запада на юго-восток в соответствии с усилением континентальности климата. Однако Weinstock (1997), ссылаясь на неопубликованные данные Н. Г. Белан по северному оленю из Молдавии, не указывает местонахождение, откуда происходит эта крупная форма северного оленя. Таким образом, мы не знаем возраста северного оленя Молдавии, упомянутого в работе Weinstock (1997), и не можем сказать, насколько выводы о клинальной изменчивости размеров тела северного оленя в позднем палеолите соответствуют действительности. Не исключено, что крупный северный олень из Молдовы, упомянутый в работе Weinstock (1997), происходит из более древних местонахождений.

Остаётся неисследованным демографический состав материала из палеолитических стоянок, в частности, соотношение остатков самцов и самок, которое зависит от охотничьей стратегии и предпочтений палеолитических охотников. Половой диморфизм у северных оленей достаточно хорошо выражен, и в небольших выборках может значительно влиять на среднестатистические значения промеров посткраниального скелета. На данный момент отсутствует полное биометрическое описание костных остатков северного оленя, не изучены тафономические особенности ископаемого материала, которые могли бы стать источником ценной информации об образе жизни и охотничьей стратегии первобытных людей. Все эти неразрешенные вопросы в той или иной мере затрагиваются в данной статье.

Ископаемый материал, включенный в данное исследование, происходит из нескольких палеолитических стоянок в северной части Молдовы, расположенных в долинах рек Прут, Днестр и их притоков.

Наиболее древние остатки северных оленей, включенные в данную работу, происходят из раннепалеолитических слоёв III и IV палеолитической стоянки Старые Дуруиторы. Грот Старые Дуруиторы занимает особое место среди палеолитических местонахождений Молдовы, поскольку в нём обнаружены древнейшие на территории Молдовы следы обитания человека, датируемые домустьерским временем (Кетрару 1973: 11). Самый нижний, IV слой, а также расположенный непосредственно над ним III археологический слой со-

держат каменный инвентарь тейякского типа (Кетрару 1973: 16–18). Остатки северного оленя из этих слоёв немногочисленны, поэтому они рассматриваются в работе вместе.

Вышележащий II слой грота Старые Дуруиторы датируется предположительно ранним периодом мадленского времени позднего палеолита (Кетрару 1973: 81). Среди интересных находок из этого слоя следует упомянуть хорошей сохранности опавший рог северного оленя (происхождение этого рога из мадленского слоя документально не зафиксировано и вызывает сомнения, о чем будет сказано далее). В этом же слое обнаружены подвески, выполненные из зубов округлой формы с просверленным отверстием в корневой части (Кетрару 1965: 81, рис. 14–5), которые были впоследствии определены как молочные зубы северного оленя. Очевидно, это определение является ошибочным. Судя по изображениям, это постоянные верхние клыки благородного оленя, которые являются распространённым материалом для артефактов такого рода (Beldiman 2004: 73, рис. 3).

Археологическийкомплекснижнеготретьего слоя палеолитической стоянки Брынзены 1 уверенно может быть отнесён к раннему этапу верхнего палеолита, однако радиоуглеродные датировки, полученные для него, дали значительный разброс от 26 000 до 15 000 лет, (Chirica et al. 1996: 30). Типологический облик индустрии данного слоя допускает его соответствие среднему вюрму W II (40–31 тыс. лет назад), или, что вероятнее, его второй половине (31–28 тыс. лет назад) (Кетрару 1973: 73; Рогачёв, Аникович 1984: 165).

Остатки северного оленя являются доминирующими по численности в местонахождении Рашков 7. Определение возраста палеолитической стоянки Рашков 7 сопряжено с трудностями, которые вызваны несоответствием абсолютного возраста 12 220 ± 500 лет, известного по ранней радиоуглеродной дате, с эпиориньякским обликом археологического материала (Кетрару и др. 2007). Кетрару с соавторами (2007), исходя из археологических, археозоологических и палеоклиматических данных, предложили считать наиболее приемлемым возраст стоянки Рашков 7 в пределах 22–17 тыс. лет. Этот вывод был подтвержден результатами новых радиоуглеродных датировок, определяющих возраст костного материала из стоянки Рашков 7 как 19 100 ± 300 и 19 450 ± 220 лет (Сапожников и др. 2007).

Очень богатый материал по северному оленю происходит из многослойной палеолитической стоянки Косэуць (Borziyak 1993; Borziac и др. 1998; David и др. 2003). Костные остатки, принадлежащие северному оленю, исчисляются здесь количеством в 31 600 экземпляров и принадлежат 188-и особям (David и др. 2003: 87). Среди археологических находок из Косэуць очень многочисленны орудия труда и украшения, выполненные из рогов и костей скелета северного оленя (Borziyak 1993: 16–20; Borziac и др. 1998: 20, 22, 24–26). Следует заметить, что подвески, изображённые в работе И. А. Борзияка (Borziac et al. 1998: 23) на рисунках 4–5, 4–6 и 4–7 и выполненные якобы из моляров северного оленя, опять же являются верхними клыками благородного оленя. Северный олень из Косэуць включен в настоящую работу с некоторыми оговорками, поскольку ископаемый материал, первоначально привязанный к культурным слоям, охватывающим достаточно продолжительный период от 11 000 до 20 400 тысяч лет до нашего времени (Borziac 2008), при последующем хранении был смешан.

Материал и метод исследований

Исследование основывается на статистическом анализе биометрических данных костных остатков северного оленя из основных палеолитических стоянок Молдовы. Большая часть материала хранится в Институте зоологии Академии наук Молдовы (местонахождения Старые Дуруиторы, Брынзены 1, Рашков 7, Косэуць). Часть ископаемого материала из Старых Дуруитор и материал из Выхватинц (Офатинц) хранится в Музее этнографии и истории природы (Кишинёв). Большая часть костного материала фрагментирована, однако имеются несколько целых трубчатых костей. Промеры костей брались по методике fon den Driesch (1976). В качестве сравнительного материала использовались полные скелеты современных подвидов северного оленя, представляющих различные экологические формы: тундровый северный олень *Rangifer tarandus tarandus* (Европа), американский лесной северный олень *Rangifer tarandus terranovae* (Северная Америка) и карликовая островная форма *Rangifer tarandus platyrhynchus* (остров Шпицберген, Норвегия) (остеологическая коллекция млекопитающих Музея естествознания в Лондоне).

Биометрический анализ остеологических остатков северного оленя из палеолитических стоянок Молдовы выявил ясно выраженный диморфизм костей конечностей, который хо-

Таблица 1.

Упрощенная схема сроков сращивания эпифизов костей конечностей с диафизами у современного северного оленя по данным Hufthammer (1995)

(«–» — отсутствие сращивания, «+» — частичное сращивание, «+ +» — полное сращивание)

Кость	Эпифиз	Возраст в годах						
		1	2	3	4	5	6	7+
Phalanx I	проксимальный	–	+	+	+ +	+ +	+ +	+ +
Phalanx II	проксимальный	–	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
Calcaneus	дистальный	–	–	+	+ +	+ +	+ +	+ +
Metacarpus	проксимальный	–	+	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
Metatarsus	дистальный	–	+	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
Ulna	проксимальный	–	–	–	+	+ +	+ +	+ +
	дистальный	–	–	–	+	+ +	+ +	+ +
Radius	дистальный	–	–	–	+	+ +	+ +	+ +
Tibia	проксимальный	–	–	–	+	+ +	+ +	+ +
	дистальный	–	+	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
Humerus	проксимальный	–	–	–	+	+	+ +	+ +
	дистальный	+	+	+ +	+ +	+ +	+ +	+ +
Femur	проксимальный	–	–	+	+ +	+ +	+ +	+ +
	дистальный	–	–	–	+	+ +	+ +	+ +

Таблица 2.

Определение возрастной структуры остеологического материала северного оленя из местонахождений Брынзены 1 и Рашков 7.

Условные обозначения степени сращивания эпифизов такие же, как в таблице 1.

Кость	Эпифиз	Брынзены 1				Рашков 7			
		Всего	–	+	+ +	Всего	–	+	+ +
Phalanx I	проксимальный	22	1	1	20	4			4
Phalanx II	проксимальный	8	1		7	3			3
Calcaneus	дистальный	4			4	16	3		13
Metacarpus	проксимальный	4			4	4			4
Metatarsus	дистальный	10	3		7	86	21	3	62
Ulna	проксимальный	12			12	1			1
	дистальный	6	1	1	4	20	13		7
Radius	дистальный					20	7		13
Tibia	проксимальный					2	1		1
	дистальный	19	3	1	15	14		2	12
Humerus	проксимальный	2		2					
	дистальный	6			6	27		1	26
Femur	проксимальный	7	2	2	3	4	1		3
	дистальный	2			2				

рошо прослеживается на многих элементах посткраниального скелета в случае достаточной серийности материала. В тех случаях, где половой диморфизм ископаемых северных оленей достаточно хорошо прослеживается, помимо общей, производилась также статистическая обработка ископаемого материала раздельно по самцам и самкам. Соотношение полов в выборке ископаемого материала определяется по соотношению таранных костей. Выбор в данном случае продиктован хорошей сохранностью таранных костей в ископаемом материале, а также их довольно ранним завершением формирования в про-

цессе онтогенетического развития, что исключает возможность искажения результатов по причине незавершенности формирования кости у молодого животного и различного соотношения полов в разных возрастных группах (Weinstock 2000).

Индивидуальный возраст животных на момент гибели определялся по степени сращивания эпифизов костей конечностей с диафизами согласно наблюдениям Hufthammer (1995). По данным Hufthammer (1995) была составлена упрощенная схема определения возраста скелетных элементов северных оленей из тафоценоза (табл. 1), которая позволила определить количественное соотношение костных остатков ювенильных особей, возраст которых был не более трёх лет, и зрелых особей, возраст которых превышал три года (табл. 2). Полученные данные использовались для определения возрастной структуры ископаемого материала. Изучению возрастной структуры был подвергнут только материал из местонахождений Брынзены 1 и Рашков 7. Ископаемые остатки северного оленя из Старых Дуруитор не были включены в анализ возрастной структуры, поскольку значительная часть материала из этого местонахождения была утрачена.

Используемые в работе сокращения: RD — лучевая кость (*radius*); MC — пястная кость (*metacarpus*); TL — таранная кость (*talus*); n — количество; M — среднее значение, min — минимальное значение; max — максимальное значение; sigma — стандартное отклонение; CV — коэффициент вариации; DLM — латерально-медиальный промер; DAP — передне-задний промер; DT — максимальный диаметр дистального блока плечевой кости; L — длина; H — высота, D — ширина; ID — коллекционный номер, шифр, пол.

Описание

Семейство Cervidae Goldfuss 1820
Подсемейство Capreolinae Brookes 1828
Род *Rangifer* H. Smith 1827
Rangifer tarandus
(Linnaeus 1758)
Rangifer tarandus ssp. indet.

Старые Дуруиторы (III–IV). Остатки северного оленя из древнейших слоёв Старых Дуруитор сравнительно немногочисленны, поэтому их описание в данной работе нельзя считать в достаточной мере полным и статистически достоверным. Целая пястная кость из третьего слоя 17-MIII–90, судя по размерам, принадлежит самцу. Она относительно длинная (табл. 3), гораздо длиннее, чем у современного тундрового оленя, и несколько длиннее, чем у позднепалеолитического северного оленя из Жорэн (Франция), с исключительно широким дистальным эпифизом, приближаясь к пропорциям пясти лесного североамериканского оленя (рис. 1-A). Однако пястная кость из Дуруитор значительно короче, чем у современного лесного северного оленя из Европы, длина пястной кости которого составляет порядка 221–237 мм (по данным Кузьминой 1971: 98). Судя по промерам двух таранных костей («28M-III–30» и «17M-IV–30», максимальная длина соответственно — 41,2, 44,7 мм; дистальная ширина — 29,1, 28,8 мм) и дистальных эпифизов пястных костей («17M-III–90» и № 365, ширина соответственно — 47,0 и 42,8 мм; диаметр дистальных суставных блоков — 25,1 и 21,5 мм), эта форма ископаемого северного оленя не проявляет каких-либо отличий в размерах тела от более поздних северных оленей из верхних слоёв Старых Дуруитор и третьего слоя Брынзен (рис. 2-A).

Брынзены 1 (III). Две хорошо сохранившиеся целые пястные кости № 30–450 и № 30–2090, судя по их размерам, также принадлежат самцам. Абсолютная длина метакарпальных костей из Брынзен (табл. 3, рис. 1-A) значительно превышает длину пястных костей современного тундрового северного оленя, отличаясь от них также и более удлинёнными пропорциями. Размеры рассматриваемых пястных костей также превосходят аналогичные промеры северных оленей из позднего палеолита Западной Европы (Жорэн) (по данным Guerin, Valli 2000) и Северного Урала (по данным Кузьминой 1971). Пястные кости брынзенского оленя относительно длинные, со сравнительно узким дистальным эпифизом, занимают промежуточное положение между северными оленями из палеолита Франции и Северного Урала, с одной стороны, и раннедуруиторской и современной североамериканской лесной формами, с другой стороны. Следует отметить и сходство с длиной пястной кости (208 мм) у сочленённого скелета самца северного оленя из Виллестофта, Дания (по данным Aujard-Catot и др. 1979, 17), абсолютный возраст, которой составляет 12 000 лет (по данным Aaris-Sørensen и др. 2007: 916).

Плюсневая кость № 30–2092 значительно длиннее, чем плюсневые кости современно-

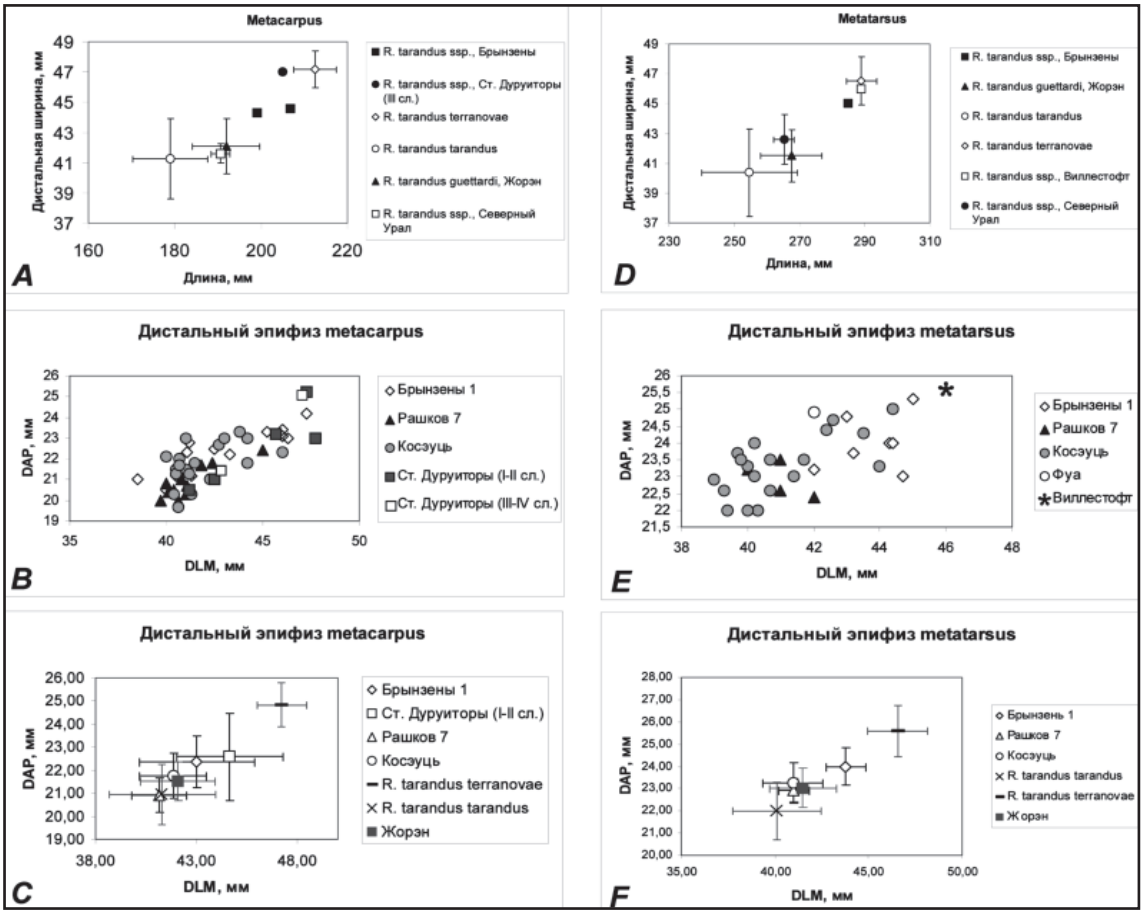

Рис. 1. Графическое сравнение промеров метаподий современных и ископаемых северных оленей. Здесь и далее: данные по северному оленю из местонахождения Жорэн приведены из работы Valli, Guerin (2000), данные по северным оленям из Фуа и Виллестофта приведены из работы Bouchud (1967).

го тундрового оленя и позднеплейстоценовой формы из Жорэн (табл. 4). По своим размерам и пропорциям он очень близок к современному ньюфаундлендскому карибу и приближается к позднеплейстоценовому оленю из Виллестофта (рис. 1-D).

Промеры эпифизов длинных костей брынзенского северного оленя (табл. 5, рис. 1, 2, 3) значительно перекрываются со значениями аналогичных промеров северных оленей из более поздних палеолитических стоянок. Размеры костей самок из Брынзен не отличаются существенно от размеров костей самок более мелких форм ископаемых северных оленей, однако максимальные промеры костных остатков брынзенских самцов заметно превышают аналогичные промеры самцов северных оленей из более поздних местонахождений (табл. 13). Наиболее резко половой диморфизм у брынзенских северных оленей прослеживается в размерах таранных, лучевых и пястных костей. Соотношение самцов и самок в выборке, основанное на подсчете таранных костей, составляет 41:59 %, т.е. количество самок несколько преобладает.

Две удовлетворительно сохранившиеся нижние челюсти (коллекционные номера 30–465 и 30–321) из Брынзен характеризуются относительно высоким телом нижней челюсти и длинным рядом щечных зубов, заметно превосходящим длину зубного ряда современного северного оленя и западноевропейского ископаемого подвида *R. tarandus guettardi* из местонахождения Жорэн (табл. 6, рис. 4-A). Изолированные нижние четвёртые премоляры соответственно в среднем крупнее, чем у западноевропейской формы (табл. 7, рис. 4-B).

Остатки рогов фрагментарны, причем многие из них опавшие, то есть их присутствие в материале не связано с охотничьем промыслом. На базальных фрагментах рогов можно отметить низкое положение надглазничного отростка, на расстоянии 5–8 см от ледяного отростка, который в свою очередь расположен прямо над розеткой. Мозговой череп зрелого самца с опавшими рогами (очевидно, добыт в зимний период) характеризуется следующими промерами: ширина черепа у наружных краёв роговых пеньков — 106,2 мм, ширина затылочных мыщелков — 69,75 мм; ширина за-

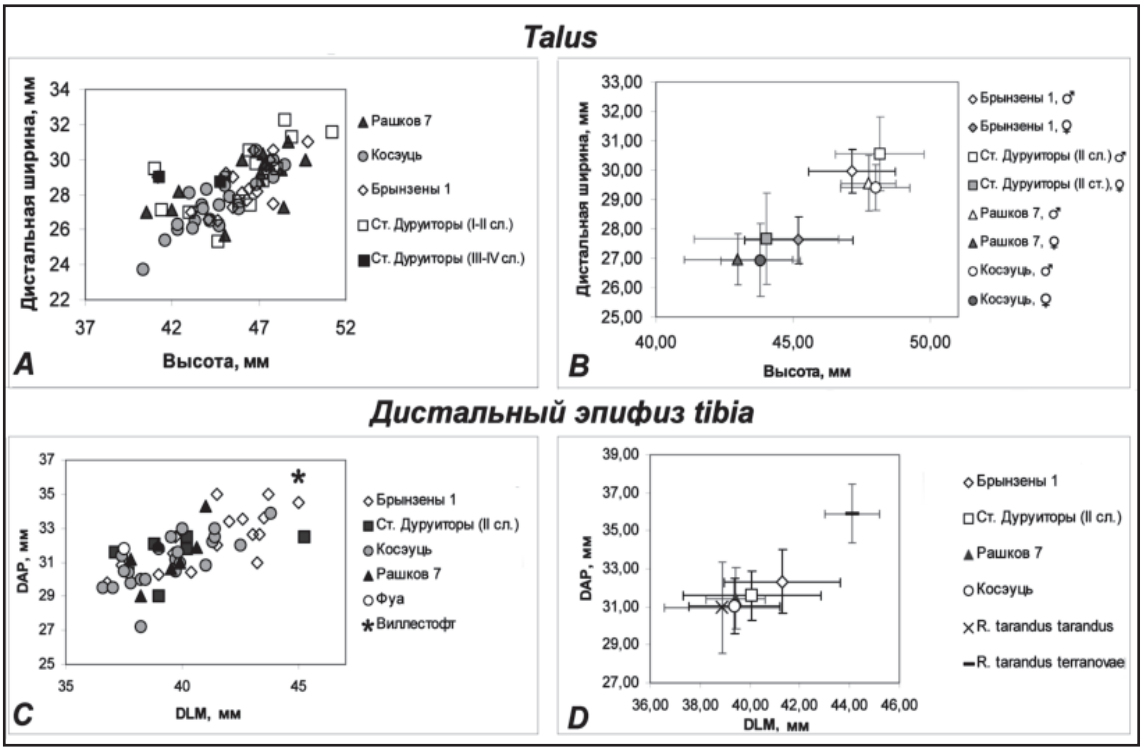

Рис. 2. A – размеры таранных костей (talus) ископаемых северных оленей Молдовы; B – графическое представление статистически обработанных промеров таранных костей самцов и самок ископаемых северных оленей Молдовы; C – размеры дистального эпифиза большой берцовой кости (tibia) ископаемых северных оленей Молдовы и Западной Европы; D – графическое представление статистически обработанных промеров дистального эпифиза современных подвидов северного оленя и ископаемых форм Молдовы.

Таблица 3.

Промеры целых пястных костей (*metacarpus*) северного оленя из палеолитических стоянок Молдовы

Местонахождение	Номер	L	DLMprox	DAPprox	DLMdist	DAPdist
R. tarandus ssp., Брынзены 1 (III сл.)	30–450	199,0	38,5	28,5	44,3	24,2
R. tarandus ssp., Брынзены 1 (III сл.)	30–2090	206,8	37,0	27,0	44,6	23,4
R. tarandus ssp., Ст. Дуруиторы (III сл.)	17-MIII–90	205,0			47,0	25,1

Таблица 4.

Промеры целых плюсневых костей (*metatarsus*) северного оленя из палеолитических стоянок Европы

Местонахождение	Номер	L	DLMprox	DAPprox	DLMdist	DAPdist
R. tarandus ssp., Брынзены 1	30–2092	285,0	34,7	36,3	45,0	25,3
R. tarandus ssp., Виллестофт	–	289,0	36,0	37,0	46,0	25,6
R. tarandus ssp., Жорэн	M	267,5	29,87	33,56	41,5	23,04
	sigma	9,51	2,03	2,08	1,76	0,9

Таблица 5.

Промеры костей посткраниального скелета северного оленя *Rangifer tarandus ssp*. из культурного слоя III грота Брынзены 1.

Trochlea humeri			Metacarpus					Tibia			Talus				Calcaneus			Metatarsus			
ID	DLM	DT	ID	DLM prox	DAP prox	DLM dist	DAP dist	ID	DLM dist	DAP dist	ID	L	DLM dist	DAP dist	ID	L tuber	D suste.	ID	DLM prox	DLM dist	DAP dist
30–1778	49,4	36,3	30–450♂	38,5	28,5	47,3	24,2	30–2007	41,5	35,0	30–1673♂	45,5	29,0	23,8	30–1608	62,5	25,5	30–2092	37,4	45,0	25,3
30–1838	46,5	34,0	30–2090♂	37,0	27,0	46,0	23,4	30–1844	40,4	30,4	30–1671♂	49,8	31,0	26,0	30–1598	64,6	26,4	30–2065		44,7	23,0
30–1936	49,1	35,3	30–1957♀			42,5	22,5	30–1999	43,7	35,0	30–1654♂	46,7	30,5	25,2	30–1609	56,0	25,8	30–1978		44,3	24,0
30–1928	47,5	36,7	30–1976♂			46,3	23,0	30–1851	43,5	33,6	30–1665♂	47,6	30,0	24,6	30–1603	62,6	27,1	30–1989		43,0	24,8
30–1975	48,0	35,3	30–1562♀			41,3	21,2	30–1874	43,0	32,6	30–1657♂	47,4	29,6	25,5	30–1596		23,5	30–1917		44,4	24,0
n	5	5	30–2028♀			43,3	22,2	30–2031	45,0	34,5	30–1668♂	47,8	30,5	25,2	30–1605		25,6	30–1943		43,2	23,7
min	46,5	34,0	30–1997			45,2	23,3	30–2003	39,6	31,5	30–1655♂	45,1	29,2	23,5	30–1597		30,0	30–1912		42,0	23,2
max	49,4	36,7	30–1974♀			40,5	21,2	30–1829	42,0	33,4	30–1667♀	41,2	29,0	24,4	30–1594		29,3	30–1935	30,5		
M	48,10	35,52	30–1963♀			40,0	20,5	30–1877	41,5	32,0	nn ♀	44,6	26,5	23,5	30–6010		29,6	30–1934	31,5		
sigma	1,19	1,05	30–2078			46,0	23,1	30–1857	37,4	30,8	30–1651♀	43,1	27,0	22,0	30–1602		26,7	30–1843	29,2		
CV	2,46	2,96	30–1910♀			38,5	21,0	30–2021	43,3	32,6	30–665♀	46,4	28,3	23,3	30–1600		26,2	30–1892	31,0		
Radius, prox. epiph.			nn ♀			41,2	22,8	30–1884	39,7	32,5	30–1670♀	46,3	27,7	23,2				30–1967	28,7		
ID	DLM	DAP	30–1933♀			41,1	22,3	30–2009	43,2	31,0	30–1659♀	46,9	28,2	24,3							
30–1981	43,7	24,7	30–1888♀	35,4	25,2			30–2079	36,8	29,8	30–1661♀	44,1	26,6	23,6							
30–8861	47,2	26,1	30–1929♀	33,0	23,3			30–1836	39,8	30,8	30–1663♀	47,8	27,5	23,5							
30–1960	45,0	26,0						30–1730	42,6	33,5	30–1662♀	45,5	27,3	23,5							
30–1885	41,7	27,0						30–2000	39,0	30,3	30–1660♀	46,0	28,1	24,5							
30–2036	44,7	25,2																			
nn	48,5	26,5																			
30–2005		24,6																			
n	6	7	n	4	4	13	13	n	17	17	n	17	17	17	n	4	11	n	6	7	7
min	41,7	24,6	min	33,0	23,3	38,5	20,5	min	36,8	29,8	min	41,2	26,5	22,0	min	56,0	23,5	min	28,7	42,0	23,0
max	48,5	27,0	max	38,5	28,5	47,3	24,2	max	45,0	35,0	max	49,8	31,0	26,0	max	64,6	30,0	max	37,4	45,0	25,3
M	45,13	25,73	M	35,98	26,00	43,02	22,36	M	41,29	32,31	M	45,99	28,59	24,09	M	61,43	26,88	M	31,38	43,80	24,00
sigma	2,44	0,92	sigma	2,35	2,25	2,85	1,10	sigma	2,32	1,67	sigma	2,02	1,41	1,01	sigma	3,74	2,00	sigma	3,13	1,09	0,82
CV	5,40	3,56	CV	6,54	8,65	6,64	4,92	CV	5,62	5,18	CV	4,39	4,93	4,17	CV	6,09	7,43	CV	9,99	2,48	3,43

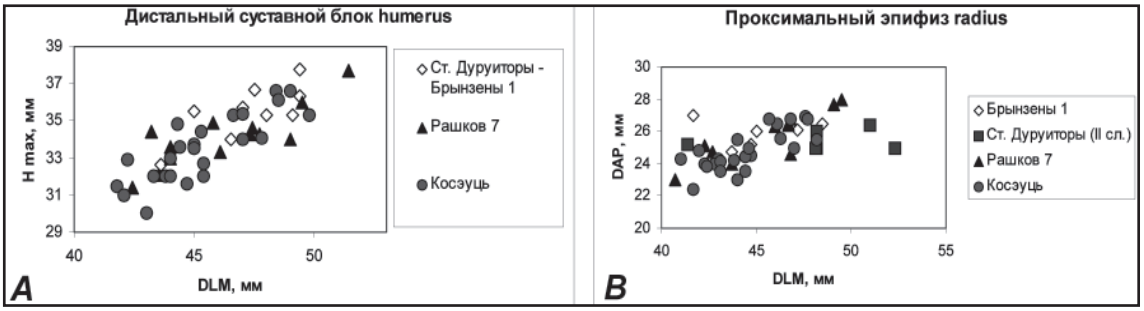

Рис. 3. А — ширина и высота дистального суставного блока плечевой кости (trochlea humeri) ископаемых северных оленей Молдовы; В — проксимальный эпифиз лучевой кости (radius) ископаемых северных оленей Молдовы.

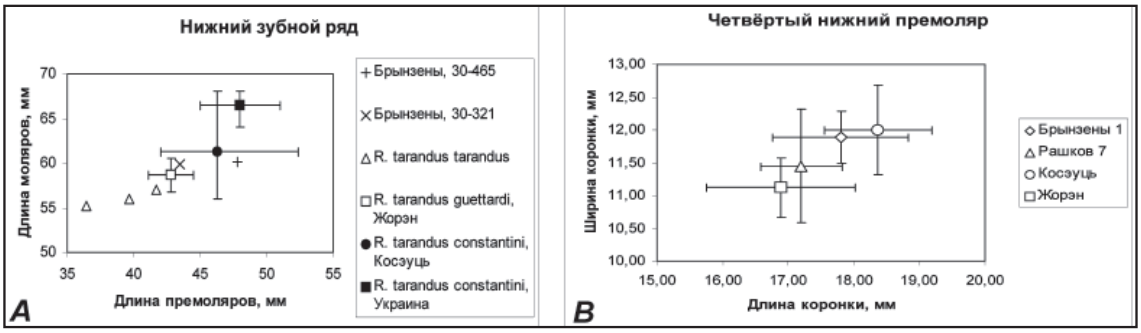

Рис. 4. А — сравнение размеров сегментов щёчных зубов нижней челюсти ископаемых и современных северных оленей. В — сравнение размеров четвертого нижнего премоляра ископаемых форм северного оленя. Данные по ископаемому северному оленю из Косэуць приведены из работы David и др. (2003), данные по ископаемому северному оленю из Украины приведены из работы Белан (1983).

Таблица 6.

Промеры нижних челюстей ископаемых и современных форм северного оленя (мм).

Данные из местонахождения Жорэн приведены из работы Valli, Guérin (2000), Косэуць — из работы David и др. (2003), Украины — из Белан (1983).

Подвид, местонахождение	No	P_2-M_3	C-P_4	P_2-P_4	M_1-M_3	H диастемы	H/M_1
R. tarandus ssp. (Брынзены 1, Молдова)	30–465	107,0		47,8	60,1	19,2	32,1
	30–321	103,0		43,5	59,9		
R. tarandus tarandus (современный, Норвегия)	702i	95,2		39,7	56,0	15,6	29,0
	702g	92,3		36,4	55,2	17,0	30,1
	11,04,1996	96,8		41,7	57,0	11,8	28,3
R. tarandus guettardi (Жорэн, Франция)	M	99,42		42,79	58,64		
	min	96,5		41,0	57,0		
	max	102,5		44,5	60,5		
R. tarandus constantini (Косэуць, Молдова)	M	103,8	83,6	46,3	61,3	16,1	31,0
	min	97,0	82,0	42,0	56,0	14,5	30,0
	max	110,0	87,0	52,4	68,0	19,0	32,0
R. tarandus constantini (Украина)	M	-	74,2	47,93	66,5	16,58	30,0
	min	108,5	70,0	45,0	64,0	14,0	
	max	119,0	78,0	51,0	68,0	18,0	

Таблица 7.

Промеры нижнего четвёртого премоляра (P_4) ископаемых форм северного оленя.

L — длина коронки зуба, D — ширина коронки зуба (мм).

Брынзены			Косэуць			Рашков		
номер	L	D	номер	L	D	номер	L	D
30–1711	16,2	11,6	nn	19,4	12,9	nn	18,1	12,6
30–1744	17,5	11,7	--	18,5	11,0	--	17,0	11,4
30–1748	19,6	12,2	--	19,2	12,3	--	17,0	10,5
30–1757	18,0	11,2	--	18,5	12,0	--	16,7	11,3
30–1763	18,3	11,8	--	17,2	11,2	n	4	4
30–1611	18,5	12,2	--	17,4	12,4	min	16,7	10,5
30–465	17,0	12,4	--	18,4	12,2	max	18,1	12,6
30–321	17,3	12,0				M	17,20	11,45
n	8	8	n	7	7	sigma	0,62	0,87
min	16,2	11,2	min	17,2	11,0	CV	3,58	7,56
max	19,6	12,4	max	19,4	12,9	Жорэн (Valli, Guerin 2000)		
M	17,80	11,89	M	18,37	12,00	n	9	17
sigma	1,04	0,39	sigma	0,83	0,68	M	16,89	11,12
CV	5,84	3,29	CV	4,50	5,63	sigma	1,14	0,45

тылка — 108,2 мм, высота затылка — 86,1 мм, длина зарогового отдела черепа — 46,7 мм.

Количество остатков молодых оленей в возрасте до трёх лет составляет 14,6 % от общего количества костей, из них в возрасте до двух лет — приблизительно 10 %, в возрасте два-три года — 3,6 %.

Старые Дуруиторы (II). Северный олень из верхнего позднепалеолитического слоя по основным доступным для наблюдения промерам костей (табл. 8) очень сходен с брынзенской формой. Сходство проявляется и в несколько более крупных размерах, а также и в более широком размахе вариаций некоторых промеров (ширина дистального эпифиза пястной кости, ширина проксимального эпифиза лучевой кости, ширина дистального эпифиза большой берцовой кости), обусловленном более крупными размерами костей самцов (рис. 1, 2, 3). Отсутствие хорошо сохранившихся челюстей, зубных рядов и целых трубчатых костей не позволяют провести более детальное сравнение материала. Костные остатки самцов составляют приблизительно половину от всей выборки (соотношение количества таранных костей самцов и самок в выборке составляет 50:50 %).

Rangifer tarandus cf. guettardi
Desmarest 1822

Рашков 7. Это одна из самых мелких ископаемых форм северного оленя, найденного на территории Молдовы. Промеры элементов посткраниального скелета (табл. 9) очень близки к аналогичным значениям современного тундрового оленя (рис. 1-C, F, 2-D). Судя по размерам четвёртого нижнего премоляра, зубы северного оленя из Рашкова так же пропорционально уменьшены (табл. 2, рис. 4-B). Некоторые кости, такие как проксимальный эпифиз лучевой кости и таранная кость, проявляют резкий половой диморфизм. Судя по распределению наиболее многочисленных костных элементов по размерным группам, самцы в выборке материала из Рашкова составляли большинство, порядка двух третей (69 % таранных костей). Остатки рогов, как опавшие, так и в соединении с роговыми пеньками, в значительной степени фрагментарны. Количество остатков особей в возрасте до трёх лет составляет 23,2 % от общего количества материала.

Rangifer tarandus constantini
Flerow 1934

Косэуць. Это, в общем, некрупная форма северного оленя, размеры посткраниальных элементов которого (табл. 10) очень близки к размерам современного скандинавского тундрового оленя, а также ископаемых форм из Рашкова и Фуа (Франция) (рис. 1-C, F, 2-D, 3). Целая большая берцовая кость из Косэуць (без номера), судя по промерам, принадлежала некрупной самке (табл. 11). Она несколько короче, чем большая берцовая кость северного оленя из палеолита Франции, однако она близка к среднему значению современного тундрового северного оленя (табл. 12, рис. 5). Пропорции большой берцовой кости из Косэуць также подчёркивают сходство с

Таблица 8.

Промеры костей посткраниального скелета северного оленя *Rangifer tarandus ssp*. **из слоя II грота Старые Дуруиторы.**

Radius			Metacarpus			Tibia			Talus				Trochlea humeri		
ID	DLM prox	DAP prox	ID	DLM dist	DAP dist	ID	DLM dist	DAP dist	ID	L	DLM dist	DAP dist	ID	DLM	DT
281♂	48,2	25,0	SD–59♀	43,5		299	45,2	32,5	nn ♂	48,5	32,3	29,5	7KT–59	45,0	35,5
6MI–50♂	52,3	25,0	nn ♀	42,5	21,0	297	40,2	31,8	9E2–467♂	48,9	31,3	25,5	24M2–73	43,6	32,6
18MII–90♂	51,0	26,4	9K2♂	47,3	25,2	27M2–70	37,1	31,6	28L2–427♂	48,0	29,5		279	49,4	37,8
289♂	48,2	26,0	9K2♂	45,7	23,2	35P1–17/2	38,8	32,1	283–2♂	46,8	29,8	24,6	280	47,0	35,7
291♀	41,4	25,2	368♂	47,7	23,0	8K-I–50	39,0	29,0	81-I–50♂	46,4	30,5	25,4	n	4	4
6PI–90♂	48,1	25,0	8L-I–50♀	41,2	20,5	nn	40,2	32,5	18-M-II90♂	51,2	31,6	26,4	min	43,6	32,6
									28L2–427♂	48,0	29,5		max	49,4	37,8
									7-M-I50♂	47,2	28,8	24,6	M	46,25	35,40
									CK–2♀	46,8	29,8	25,1	sigma	2,52	2,14
									nn♀	43,0	27,0	22,4	CV	5,45	6,04
									18-M-II90♀	45,8	27,6	24,0			*Calcaneus*
									7-M-I50♀	46,5	27,4	23,6	ID	L tuber.	DLM sustent.
									31M2–614♀	44,6	25,3	22,2	8Л-I–50		25,0
									9E2–468♀	41,4	27,1		СД59–8Л–50		26,0
									28L2–427♀	41,0	29,5		СД59	68,0	29,0
													7M-I–10	68,0	29,2
n	6	6	n	6	5	n	6	6	n	15	15	11	n	2	4
min	41,4	25,0	min	41,2	20,5	min	37,1	29,0	min	41,0	25,3	22,2	min		25,0
max	52,3	26,4	max	47,7	25,2	max	45,2	32,5	max	51,2	32,3	29,5	max		29,2
M	48,20	25,43	M	44,65	22,58	M	40,08	31,58	M	46,27	29,13	24,85	M		27,30
sigma	3,77	0,61	sigma	2,66	1,89	sigma	2,75	1,32	sigma	2,79	1,94	2,01	sigma		2,12
CV	7,81	2,41	CV	5,95	8,36	CV	6,87	4,17	CV	6,03	6,67	8,07	CV		7,76

Таблица 9.

Промеры костей посткраниального скелета северного оленя *Rangifer tarandus cf. guettardi* **из палеолитической стоянки Рашков 7.**

Radius			Trochlea humeri		Metacarpus					Tibia		Talus				Calcaneus		Metatarsus	
пол	DLM prox	DAP prox	DLM	DT	пол	DLM dist	DAP dist	DLM prox	DAP prox	DLM dist	DAP dist	пол	L	DLM dist	DAP dist	L tuber.	D sustent.	DLM dist	DAP dist
♂	46,8	24,6	49,5	36,0	♂	41,8	21,7	29,8	24,1	41,0	34,3	♀	45,0	26,9	24,0	61,1	28,2	41,0	22,6
♂	49,1	27,7	42,4	31,4	♀	39,7	20,0	34,7	24,6	39,5	30,6	♀	40,5	27,0	22,1	63,2	26,6	42,0	22,4
♂	49,5	28,0	49,0	34,0	♀	40,0	20,8	33,5	24,2	40,6	31,9	♀	42,0	27,1	22,5	60,0	25,0	40,0	23,2
♀	42,7	24,7	47,7	34,3	♀	40,6	20,0	34,0	25,1	38,2	29,0	♀	42,4	28,2	23,6	62,6	25,3	41,0	23,5
♀	42,3	25,1	44,0	33,0	♀	41,1	20,7	33,8	24,5	37,8	31,2	♂	45,0	25,7	23,3	59,0			21,0
♀	40,7	23,0	45,0	34,9	♀	41,1	21,5			39,0	32,0	♂	48,3	29,4	24,6	63,0	26,4		23,4
♂	46,7	26,4	44,0	33,6	♀	41,0	20,3			39,9	31,0	♂	47,3	29,8	24,7	58,2			21,2
♂	46,7	26,5	46,1	33,3	♂	45,0	22,4					♂	47,2	30,3	24,5	65,3	25,0		23,0
♂	46,0	26,3	43,2	34,4	♀	40,4	20,5					♂	48,7	31,0	25,7	66,5	25,8		23,1
♂	43,7	24,0	47,3	34,3	♂	42,4	21,8					♂	46,0	30,0	25,2	56,0			21,0
♂	46,8	26,8	43,5	32,1	♀	40,1	20,4					♂	47,6	29,7	25,3	61,8	23,7		
			51,4	37,7	♀	41,1	20,7					♂	47,0	28,9	25,5		29,0		
			47,4	34,6	♀	40,8	21,0					♂	47,1	29,2	23,7				
												♂	47,6	29,7	25,3				
												♂	48,4	27,3	24,6				
												♂	49,7	30,0	24,4				
n	11	11	13	13	n	5	5	13	13	7	7	n	16	16	16	11	9	4	10
min	40,7	23,0	42,4	31,4	min	29,8	24,1	39,7	20,0	37,8	29,0	min	40,5	25,7	22,1	56,0	23,7	40,0	21,0
max	49,5	28,0	51,4	37,7	max	34,7	25,1	45,0	22,4	41,0	34,3	max	49,7	31,0	25,7	66,5	29,0	42,0	23,5
M	45,55	25,74	46,25	34,12	M	33,16	24,50	41,16	20,91	39,43	31,43	M	46,24	28,76	24,31	61,52	26,11	41,00	22,44
sigma	2,83	1,57	2,76	1,61	sigma	1,93	0,39	1,36	0,74	1,18	1,61	sigma	2,62	1,53	1,05	3,09	1,66	0,82	1,00
CV	6,20	6,11	5,96	4,71	CV	5,82	1,61	3,32	3,53	3,00	5,13	CV	5,66	5,32	4,33	5,03	6,36	1,99	4,48

Таблица 10.

Промеры костей посткраниального скелета северного оленя *Rangifer tarandus constantini* **из палеолитической стоянки Косэуць.**

Trochlea humeri			Radius			Metacarpus					Tibia			Talus				Calcaneus			Metatarsus		
ID	DLM	DT	ID	DLM prox	DAP prox	ID	DLM prox	DAP prox	DLM dist	DAP dist	ID	DLM dist	DAP dist	ID	L	DLM dist	DAP dist	ID	L tuberos.	D sustent.	ID	DLM dist	DAP dist
425♀	44,0	33,0	1249♂	46,3	25,6	189♀/227♀	33,5	24,2	40,7	22,0	nn ♀	39,5	32,5	772♂	46,8	28,6	23,6	563	64,5	25,1	226	42,4	24,4
405♀	43,8	32,0	nn-♀	43,0	24,3	220♀/182♀	32,5	23,7	41,0	21,5	457	37,7	30,6	707♂	46,8	30,5	26,0	568	61,5	24,0	244	40,0	22,0
418♂	49,8	35,3	1771♀	43,8	24,2	204♀/167♀	33,1	24,0	41,0	21,5	nn	37,8	29,8	758♂	48,5	29,7	26,0	576	68,5	27,8	205	41,4	23,0
421♀	45,3	34,4	1277♂	48,2	25,5	150♂/258♂	35,4	27,1	44,2	21,8	540	36,6	29,5	742♂	47,8	30,0	23,7	572	62,0	24,7	169	39,4	22,0
454♀	45,4	32,0	1280♀	42,8	24,0	301♂/192♂	36,6	26,3	44,2	23,0	523	39,7	31,2	786♂	47,8	29,0	24,8	602	59,0	23,8	279	40,7	23,5
422♀	45,0	33,7	1283♀	42,3	24,0	157♀/156♀	31,0	23,0	41,2	21,3	451	41,3	32,2	760♀	45,0	29,0	24,0	594	59,0	23,7	nn	40,2	24,0
385♀	41,8	31,5	1269♀	44,0	23,0	170♂/179♂	36,0	25,5	46,0	22,3	522	42,5	32,0	765♀	44,7	26,2	23,0	565		26,3	215	40,3	22,0
403♀	44,4	33,6	2971♀	44,7	24,5	264♂/214♂	34,7	25,5	42,7	22,7	468	39,7	30,6	785♀	42,3	26,0	22,0	562		24,5	201	44,0	23,3
387♀	47,0	34.	1248♂	46,8	26,8	254♀/253♀	33,3	24,7	40,0	22,1	488	38,2	30,0	769♀	43,3	26,5	21,3	580		24,9	206	43,5	24,3
440♀	42,1	31,0	1245♀	44,4	23,5	186♀/223♂	34,6	24,0	43,8	23,3	459	38,2	27,2	787♀	44,2	26,6	23,1	390		24,0	253	39,3	22,6
431♀	44,3	34,8	1251♂	47,6	26,9	271♀/229♀	33,9	23,7	40,5	21,5	495	39,9	31,0	712♀	43,7	27,4	23,1	585		26,0	255	42,6	24,7
415♀	46,6	35,3	1226♀	43,1	24,1	202♀/339♀	33,6	23,5	40,5	21,3	485	39,0	31,8	703♀	45,8	27,4	24,3	575		27,3	161	44,4	25,0
413♀	44,0	32,0	1229♀	42,0	24,8	280♀/338♀	32,0	24,6	41,0	23,0	479	41,4	32,5	716♀	44,0	28,3	23,6	571	60,5		178	40,0	22,0
386♀	43,3	32,0	1267♂	46,1	26,5	248♀			40,7	21,7	541	38,4	30,0	713♀	44,2	26,5	22,8	600	65,5	27,3	193	39,0	22,9
399♂	48,0	36,0	1152♂	47,7	26,8	286♀			40,6	19,7	526	43,8	33,9	718♀	43,0	28,1	24,6	589	60,0	25,0	270	39,7	23,7
416♂	48,5	36,1	1234♂	47,0	25	339♀			42,3	21,0	497	37,4	31,4	669♀	41,6	25,4	21,1	109	57,3	24,2	194	40,2	23,0
404♀	47,8	34,1	1264♀	42,4	23,8	308♀			41,3	20,3	450	40,0	33,0	788♀	45,8	27,2	24,0	577	59,6	25,1	231	40,0	23,3
427♀	42,2	32,9	1255♀	41,7	22,4	180♀			40,4	20,3	520	39,8	31,6	705♀	40,3	23,7	21,6	583	58,2	24,2	208	41,7	23,5
410♀	45,0	33,5	1260♀	41,0	24,3	217♀			41,5	21,8	470	37,0	29,5	759♀	42,3	26,3	26,0	566	66,1	28,3	224	40,7	22,6
407♀	45,4	32,7	1232♀	43,1	23,5	200♂			43,0	23,0	472	39,7	30,5	720♀	43,2	26,1	22,0	561	60,0		216	39,8	23,5
398♀	47,0	35,4	1243♀	44,4	24,4	176♀	31,3	23,0			528	41,0	30,8	724♀	45,0	28,5	24,6	569	63,0	26,6			
402♀	43,0	30,0	1233♂	45,7	26,8	203♀	34,3	24,0			325	41,4	33,0	706♀	43,8	27,2	22,7						
437♂	49,0	36,6	1227♀	44,6	25	265♀	31,0	23,0			542	37,7	30,4	715♀	45,3	27,9	23,5						
436♀	44,7	31,6	1220♀	44,0	25,5	199♀	32,4	24,0			537	37,5	30,5	779♀	44,7	27,4	22,7						
n	24	24	n	24	24	n	17	17	20	20	n	24	24	n	24	24	24	n	15	19	n	20	20
min	41,8	30,0	min	41,0	22,4	min	31,0	23,0	40,0	19,7	min	36,6	27,2	min	40,3	23,7	21,1	min	57,3	23,7	min	39,0	22,0
max	49,8	36,6	max	48,2	26,9	max	36,6	27,1	46,0	23,3	max	43,8	33,9	max	48,5	30,5	26,0	max	68,5	28,3	max	44,4	25,0
M	45,33	33,50	M	44,45	24,80	M	33,48	24,34	41,83	21,76	M	39,38	31,06	M	44,58	27,48	23,50	M	61,65	25,41	M	40,97	23,27
sigma	2,25	1,81	sigma	2,06	1,27	sigma	1,68	1,17	1,63	0,97	sigma	1,84	1,45	sigma	2,04	1,58	1,40	sigma	3,25	1,46	sigma	1,61	0,91
CV	4,97	5,41	CV	4,64	5,13	CV	5,00	4,79	3,91	4,48	CV	4,67	4,65	CV	4,57	5,74	5,96	CV	5,26	5,73	CV	3,94	3,93

Таблица 11.

Промеры и пропорции больших берцовых костей (*tibia*) ископаемых северных оленей.

Местонахождение	Источник и примечания	L	DLMprox	DLMdist	DAPdist	DLMprox/L	DLMdist/L
Косэуць,	nn, ♀	305	54,5	39,5	32,5	17,9	13,0
Фуа (Франция)	Bouchud (1967)	309	58	37,5	31,8	18,8	12,1
Виллестофт (Дания)	Bouchud (1967)	331	69	45	36	20,8	13,6
Северный Урал	Кузьмина (1971), M	300,6	61,2	40,2			13,4

Rangifer tarandus tarandus. Половой диморфизм четко просматривается в размерах всех костей посткраниального скелета (табл. 13), причем в различных скелетных элементах соотношение костных остатков самцов и самок сходно. Подавляющее большинство костей принадлежат самкам, которые составляют порядка трёх четвертей от всей выборки костей (76 % таранных костей принадлежат самкам). Остатки самцов заметно уступают в размерах аналогичным скелетным элементам самцов из Старых Дуруитор и Брынзен, тогда как в размерах костных остатков самок контраст менее выражен.

Отличительной особенностью северного оленя из Косэуць является относительно крупные зубы, абсолютно и относительно более крупные, чем у современного тундрового подвида северного оленя, но также сравнительно крупнее, чем у других ископаемых форм Молдовы, рассмотренных в данной работе (табл. 6, 7). Средняя длина сегментов нижнего зубного ряда у косэуцской формы несколько превосходит аналогичные промеры нижних челюстей из Брынзен, и значительно превосходит значения современного тундрового оленя (рис. 4-A). График, показывающий сопоставление статистически обработанных данных по длине и ширине четвёртого нижнего премоляра (P_4) северных оленей из различных палеолитических местонахождений, так же хорошо иллюстрирует крупнозубость ископаемой формы из Косэуць не только по сравнению с мелкой формой из Рашкова, но также и в сравнении с крупным оленем из Брынзен (рис. 4-B).

Обсуждение

Систематическое положение молдавских находок. В позднем плейстоцене Евразии описаны две ископаемые формы северного оленя: *Rangifer tarandus guettardi* Desmarest из позднего палеолита Франции и *Rangifer tarandus constantini* Flerow из позднего палеолита Прибайкалья.

Первоначально ископаемый вид *Rangifer guettardi* был описан по фрагментам рогов, сходных по форме с рогами тундрового оленя, происходившими из позднепалеолитического местонахождения Этамп (Etampes) на юге Франции (Desmarest 1822). Bouchud (1967: 558) отнёс к этому виду почти полный череп и серию посткраниальных костей молодого самца из раннеголоценового (возраст порядка 7 100 лет до нашей эры) местонахождения Фуа (Foix). Северный олень из Фуа характеризуется относительно некрупными щечными зубами и несколько расширенным черепом в его лицевой части, однако он является довольно узкорылым в сравнении с современными формами *Rangifer tarandus*. Отношение ширины лицевой части на уровне вторых премоляров (P_2) к высоте черепа у входа в носовое отверстие (высота точки *rhynion*) составляет 68,6 % (индекс вычислен по данным из работы Bouchud: 1967). Для сравнения, у современного североамериканского тундрового подвида *R. tarandus groenlandicus* этот индекс составляет 81,9 %.

Трубчатые кости конечностей у оленя из Фуа сравнительно коротки, с зауженными эпифизами, проявляют сходство с современным тундровым северным оленем (рис. 5). Это позволило Bouchud (1967, 559) прийти к выводу, что ископаемый северный олень Европы представлял собой тундровую экологическую форму.

Северный олень из позднеплейстоценового местонахождения Франции Жорэн (абсолютный возраст 29 300 — 32 600 лет), описанный в работе Valli, Guérin (2000), судя по промерам элементов посткраниального ске-

Таблица 12.

Промеры некоторых костей посткраниального скелета современных подвидов северного оленя *R. tarandus tarandus* и *R. tarandus caribou* (коллекция Лондонского музея истории природы).

Ssp.	Промер / Номер	Trochlea humeri		Radius		Metacarpus					Tibia		Talus			Metatarsus		
		DLM	DT	DLM prox.	DAP prox.	L	DLM prox.	DAP prox.	DLM dist.	DAP dist.	DLM dist.	DAP dist.	L	DLM dist.	DAP dist.	L	DLM dist.	DAP dist.
Rangifer tarandus tarandus	nn	43,4	31,1	41,7	23,8						36,3	29,2	41,4	25,5	21,8			
	1846,6,10,1	49,0	32,6	44,8	26,2	169,1	30,5	22,0	37,6	19,3	40,2	32,1	44,2	27,9	22,6		37,0	20,5
	702i ♂	45,5	34,3	41,6	24,9	188,1	34,3	25,0	43,1	22,1	38,8	29,3	45,8	26,9	22,7	238,0	41,4	23,6
	1881,9,28,2 ♀	51,0	35,3	47,3	27,6	184,0	33,3	24,0	43,3	21,9	42,0	34,7	46,0	28,6	23,4	266,0	42,3	22,2
	1956,4,13,1 ♂	44,0	34,0	45,7	26,7	174,7	35,2	21,6	41,1	20,6	37,0	29,5	43,2	27,3	23,5	260,0	39,6	21,7
	n	5	5	5	5	4	4	4	4	4	5	5	5	5	5	3	4	4
	min	43,4	31,1	41,6	23,8	169,1	30,5	21,6	37,6	19,3	36,3	29,2	41,4	25,5	21,8	238,0	37,0	20,5
	max	51,0	35,3	47,3	27,6	188,1	35,2	25,0	43,3	22,1	42,0	34,7	46,0	28,6	23,5	266,0	42,3	23,6
	M	46,58	33,46	44,22	25,84	178,98	33,33	23,23	41,28	20,98	38,86	30,96	44,12	27,24	22,80	254,67	40,08	22,00
	sigma	3,29	1,63	2,51	1,50	8,65	2,04	1,68	2,64	1,30	2,33	2,41	1,91	1,17	0,69	14,74	2,34	1,28
	CV	7,07	4,89	5,68	5,81	4,83	6,11	7,23	6,41	6,20	5,99	7,79	4,33	4,28	3,02	5,79	5,83	5,83
Rangifer tarandus terranovae	nn			47,7	24,7													
	1908,1,19,1	50,3	37,3	49,6	26,8	220,0	36,7	28,0	46,8	26,2								
	1908,1,19,1	51,0	34,6	50,0	25,6	210,0	41,0	29,2	49,0	24,6	43,0	35,0	50,8	31,5	22,1	294,0	46,6	26,0
	1908,1,19,2	50,6	37,8	53,7	26,2	210,0	39,1	30,1	46,7	24,6	44,0	35,1	49,5	30,8	25,8	285,0	44,9	24,3
	1855,5,14,2	54,5	39,1	48,4	25,0	210,0	39,0	30,2	46,3	24,0	45,2	37,7	49,8	33,7	28,0	288,0	48,1	26,5
	n	4	4	5	5	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
	min	50,3	34,6	47,7	24,7	210,0	36,7	28,0	46,3	24,0	43,0	35,0	49,5	30,8	22,1	285,0	44,9	24,3
	max	54,5	39,1	53,7	26,8	220,0	41,0	30,2	49,0	26,2	45,2	37,7	50,8	33,7	28,0	294,0	48,1	26,5
	M	51,60	37,20	49,88	25,66	212,5	38,95	29,38	47,20	24,85	44,07	35,93	50,03	32,00	25,30	289,00	46,53	25,60
	sigma	1,95	1,89	2,33	0,86	5,0	1,76	1,02	1,22	0,94	1,10	1,53	0,68	1,51	2,98	4,58	1,60	1,15
	CV	3,79	5,09	4,66	3,35	2,35	4,52	3,48	2,58	3,80	2,50	4,26	1,36	4,73	11,79	1,59	3,44	4,50

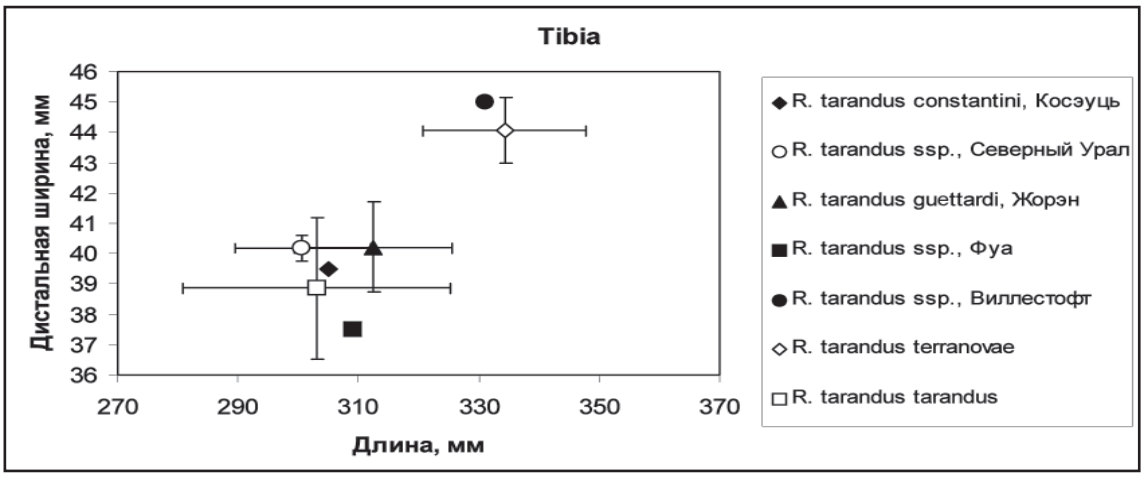

Рис. 5. Сравнение промеров целых больших берцовых костей ископаемых и современных форм северных оленей. Данные по позднеплейстоценовому северному оленю с Северного Урала приведены из работы Кузьминой (1971).

лета, характеризовался некрупными размерами (рис. 1-A, C, D, F). Его коренные зубы сравнительно мелкие, проявляют сходство с современным тундровым северным оленем, а также с ископаемой формой из Рашкова (рис. 4). Немногочисленные остатки рогов северного оленя из Жорэн также проявляют внешнее сходство с тундровым оленем (Valli, Guérin 2000, рис. 3, пл. 2, рис. 1). В дистальной ветвящейся части рога лопатообразное расширение отсутствует. Ледяной и надглазничный отростки расположены очень близко друг к другу, что типично для подвидов Евразии. Судя по имеющимся биометрическим данным, олень из Жорэн мало чем отличается от раннеголоценового северного оленя из Фуа.

Bouchud (1967) сближал с *R. tarandus guettardi* сравнительно крупного северного оленя из Виллестофта (Дания) с мощными лопатообразными расширениями на рогах, возраст которого составляет порядка 10 000 лет до нашей эры (Aaris-Sørensen и др. 2007: 916). Северный олень из Виллестофта характеризуется большими размерами и крупными гиперморфными рогами с лопатообразными расширениями на концах базальных отростков и основной штанги. Форма рогов проявляет некоторое сходство с рогами современного лесного подвида, размеры зубов относительно некрупные, в чем проявляется сходство с современными мелкозубыми северными оленями. Размеры носовых костей и длина верхнего зубного ряда оленя из Виллестофта, приведённые в работе Bouchud (1967), близки к аналогичным значениям современного тундрового северного оленя Скандинавии, опубликованным в работе Lönnberg (1909). Отличительной чертой ископаемой датской формы является относительная узость черепа, особенно в его ростральной части: отношение ширины лицевой части на уровне вторых премоляров к высоте черепа у входа в носовое отверстие составляет 58,0 % (по данным Bouchud 1967).

Второй ископаемый подвид северного оленя первоначально был описан Флёровым (Flerov 1934) как вид *Rangifer constantini*. Череп из палеолитической стоянки Мальта, близ Иркутска (возраст порядка 16 000 лет до нашей эры: Bouchud 1967: 557; Ермолова 1978: 131), по которому ископаемая форма впервые была описана, к сожалению, был утрачен во время Второй мировой войны (Bouchud 1967). Основными диагностическими признаками этой формы северного оленя были очень крупные щечные зубы и резцы, а также очень узкая лицевая часть черепа вследствие уменьшенного объёма носовой полости (Flerov 1934: 239; Флёров 1952: 227). Относительная ширина лицевой части (отношение ширины у P_2 к высоте носового отверстия) составляет 57,9 %. Большой объём носовой полости у северных оленей является адаптацией к дыханию холодным воздухом, который должен стать достаточно теплым и увлажнённым до поступления в верхние дыхательные пути (Соколов 1995: 639). Очевидно, у прибайкальского ископаемого северного оленя адаптация к дыханию холодным воздухом была не столь выражена. В этом отношении с ним сходен самый южный подвид *R. tarandus angustirostris*, или так называемый узкорылый северный олень, распространённый в наши дни в горных районах Забайкалья (Флёров 1952: 244). Судя по промерам черепов, приведённым в работе Bouchud (1967), череп северного оленя из Мальты был значительно более узким в сравнении с черепами современных северных оленей и ископаемой формы из Фуа, проявляя в своих пропорциях

Таблица 13.

Статистическая обработка промеров костей посткраниального скелета северного оленя, проявляющих резкий половой диморфизм.

Местонахождение	промер	пол	n	min	max	M	sigma	CV
Старые Дуруиторы (II сл.)	MC DLM dist	♂	3	45,7	47,7	46,9	1,06	2,26
		♀	3	41,2	43,5	42,4	1,15	2,72
	MC DAPdist	♂	3	23,0	25,2	23,8	1,22	5,11
		♀	3	20,5	21,5	21,0	0,50	2,38
	TL L	♂	7	46,4	51,2	48,1	1,62	3,37
		♀	7	40,0	46,8	44,0	2,63	5,97
	TL DLM dist	♂	7	28,8	32,3	30,5	1,26	4,11
		♀	7	25,3	29,8	27,7	1,55	5,59
Брынзены 1 (III сл.)	RD DLM prox*	♂	7	47,2	52,3	49,1	1,85	3,76
		♀	5	41,4	45,0	43,3	1,67	3,86
	RD DAP prox*	♂	7	25,0	26,5	25,7	0,69	2,68
		♀	6	24,6	27,0	25,5	0,91	3,56
	MC DLM dist	♂	5	45,2	47,3	46,2	0,76	1,64
		♀	8	38,5	43,3	41,1	1,47	3,58
	MC DAP dist	♂	5	23,0	24,2	23,4	0,47	2,03
		♀	8	20,5	22,8	21,7	0,84	3,85
	TL L	♂	7	45,1	49,8	47,1	1,57	3,34
		♀	10	41,2	47,8	45,2	1,97	4,36
	TL DLM dist	♂	7	29,0	31,0	30,0	0,74	2,47
		♀	10	26,5	29,0	27,6	0,80	2,89
Рашков 7	RD DLM prox	♂	7	46,0	49,5	47,4	1,35	2,85
		♀	4	40,7	43,7	42,4	1,25	2,95
	RD DAP prox	♂	7	24,6	28,0	26,6	1,11	4,16
		♀	4	23,0	25,1	24,2	0,92	3,80
	MC DLM dist	♂	3	41,8	45,0	43,1	1,70	3,95
		♀	10	39,7	41,1	40,6	0,52	1,27
	MC DAP dist	♂	3	21,7	22,4	22,0	0,38	1,72
		♀	10	20,0	21,5	20,6	0,46	2,23
	TL L	♂	11	46,0	49,7	47,7	1,00	2,10
		♀	5	40,5	45,0	43,0	1,98	4,60
	TL DLM dist	♂	11	27,3	31,0	29,6	0,94	3,17
		♀	5	25,7	28,2	27,0	0,89	3,29
Косэуць	RD DLM prox	♂	8	45,7	84,2	46,9	0,87	1,85
		♀	16	41,0	44,7	43,2	1,12	2,60
	RD DAP prox	♂	8	25,0	26,9	26,2	0,75	2,86
		♀	16	22,4	25,5	24,1	0,75	3,13
	MC DLM dist	♂	6	42,7	46,0	44,0	1,17	2,65
		♀	14	40,0	42,3	40,9	0,56	1,38
	MC DAP dist	♂	6	21,8	23,3	22,7	0,55	2,42
		♀	14	19,7	23,0	21,4	0,84	3,93
	TL L	♂	6	46,8	50,2	48,0	1,27	2,64
		♀	19	40,3	45,8	43,8	1,45	3,32
	TL DLM dist	♂	6	28,6	30,5	29,4	0,79	2,68
		♀	19	23,7	29,0	26,9	1,26	5,45

* объединённые данные по Старым Дуруиторам и Брынзенам.

некоторое сходство с оленем из Виллестофта. Рога позднеплейстоценового оленя из Мальты были длинными, маловетвистыми, со стволом почти цилиндрической формы, обнаруживая сходство с современным тундровым оленем (Ермолова 197: 31). Banfield (1961) полагал, что *Rangifer constantini* был предковой формой современного лесного подвида северного оленя *R. tarandus fennicus*. Однако, судя по данным о морфологии палеолитического оленя из Прибайкалья, которыми мы располагаем, это предположение лишено основания. Подводя черту под обсуждением ископаемых подвидов северного оленя, следует отметить, что относительные размеры зубов являются существенным диагностическим признаком, отличающим крупнозубый прибайкальский подвид *R. tarandus constantini* от сравнительно мелкозубого западноевропейского подвида *R. tarandus guettardi*. План строения рогов известных позднепалеолитических и раннеголоценовых форм северного оленя Европы в об-

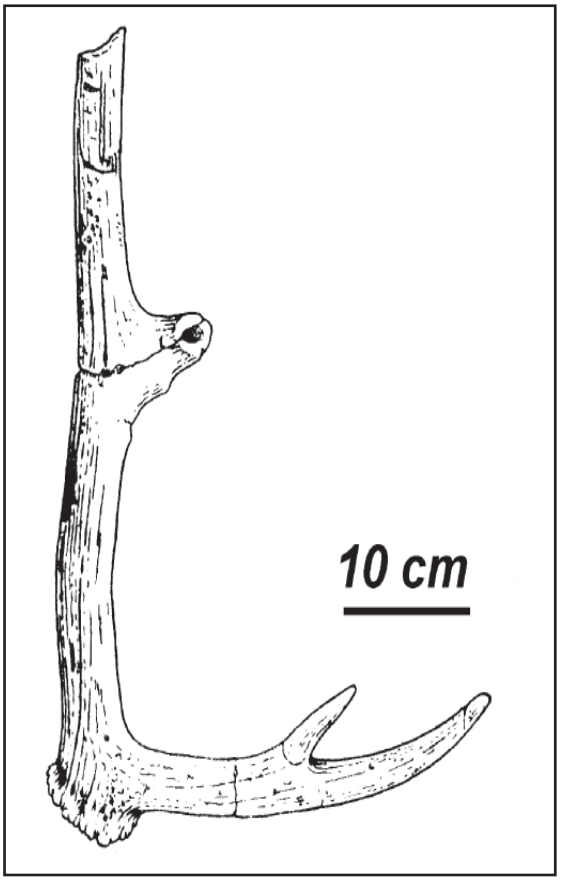

Рис. 6. Опавший рог северного оленя из грота Старые Дуруиторы (по изображению в работе Давида 1980).

щем однотипен и очень близок к форме рогов современного тундрового оленя

Все ископаемые северные олени Восточной Европы отнесены к одному подвиду *R. tarandus guettardi* (Белан 1983; Саблин, Кузьмина 1992), что, по-видимому, является упрощением реальной картины таксономического разнообразия. Фрагментарный характер ископаемого материала зачастую затрудняет возможность определить точное систематическое положение некоторых ископаемых форм, найденных на территории Молдовы, однако морфологическая неоднородность изученного в данной работе ископаемого материала очевидна.

Прежде всего, на территории Молдовы следует выделить несколько более крупную форму северного оленя, найденную в третьем слое стоянки Брынзены 1 и втором слое Старых Дуруитор. Пока сложно определить происхождение и систематическое положение более древних северных оленей из Старых Дуруитор и Брынзен. Эта одна из самых крупных форм позднепалеолитического северного оленя Европы, однако, несколько уступающая по размерам современным лесным северным оленям. Длина метаподий приближается к таковой современных лесных подвидов Северной Америки, но они менее массивны. В сравнении с современными лесными формами, у северного оленя из Брынзен корен-

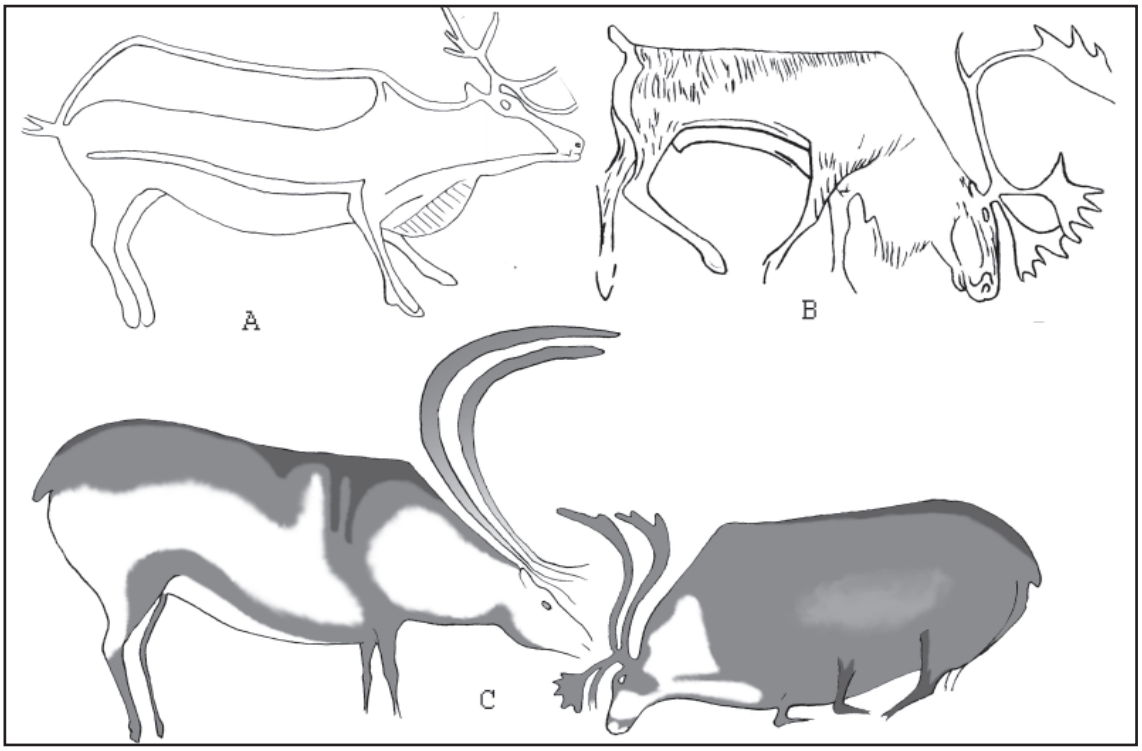

Рис. 7. Палеолитические изображения северного оленя: A — Ле Труа Фрэр (по Leroi-Gourhan 1965); B — Таинген (по Merk 1876); C — Фон-де-Гом (по Монгайту 1973).

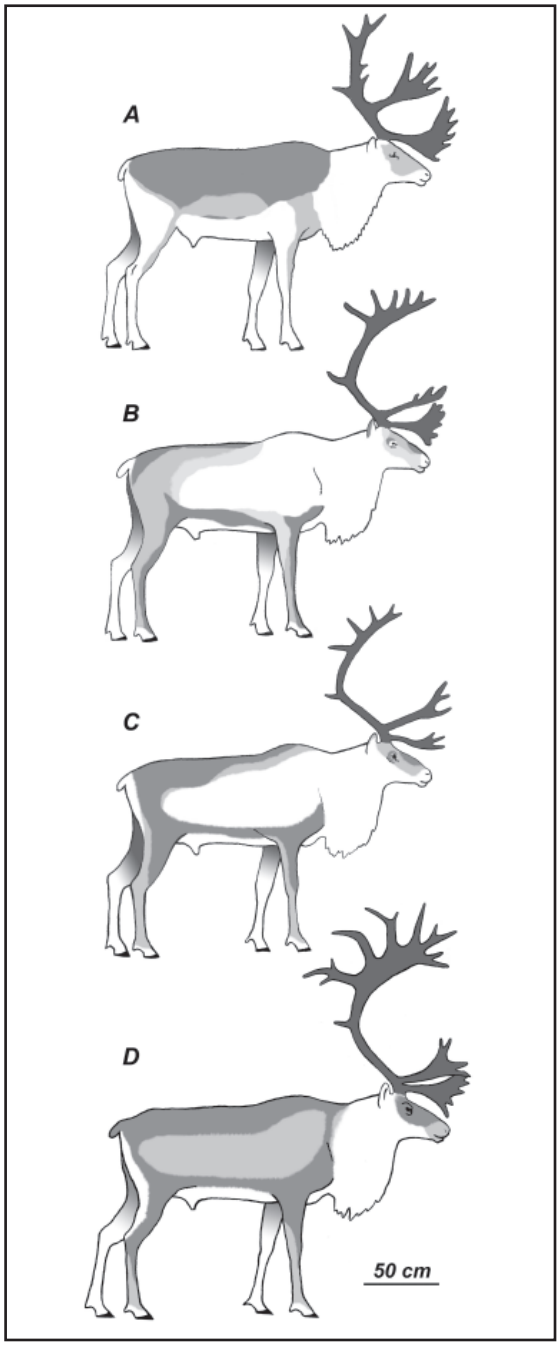

Рис. 8. Экстерьер современных подвидов и реконструкция экстерьера ископаемых форм северного оленя: A — североамериканский лесной подвид Rangifer tarandus terranovae (по Geist 1998); B — евроазиатский тундровый подвид Rangifer tarandus tarandus (по Geist 1998); C — позднепалеолитический тундростепной подвид Rangifer tarandus constantini из Косэуць (реконструкция рогов выполнена на основании фрагментов рогов найденных в третьем слое стоянки Косэуць, окрас выполнен в соответствии с позднепалеолитическим изображением северного оленя из Таингена); D — крупная форма северного оленя заключительной фазы последнего оледенения из Виллестофта, сходная с лесными подвидами (реконструкция основана на фотографии сочленённого скелета из Aaris-Sørensen и др. 2007, окрас выполнен в соответствии с позднепалеолитическим изображением северного оленя из Фон-де-Гом).

ные зубы относительно крупнее, хотя они относительно и абсолютно уступают по размерам коренным зубам *R. tarandus constantini*. Сравнительно крупные размеры костей конечностей самцов из Брынзен и Старых Дуруитор не могут быть однозначно интерпретированы. Сильно выраженный половой диморфизм отмечен для современных лесных подвидов северного оленя, что отличает его от современных тундровых форм, у которых половой диморфизм проявляется в меньшей степени (Geist 1998: 331). Более крупные размеры тела у самцов лесных северных оленей связываются с их оседлым образом жизни, что сопровождается необходимостью самцам вступать в поединки с соперниками во время гона, защищая свой гарем. Преимущества в таких состязаниях получают более крупные и сильные самцы, что и ведёт к эволюционному отбору в направлении увеличения размеров тела у самцов и усиления выраженности полового диморфизма. Тундровые северные олени во время гона собираются в большие мигрирующие стада, и у самцов нет необходимости защищать свой гарем. Поединки между самцами кратковременны, при этом большое значение имеет выбор партнёра для спаривания самкой, при этом выбор обуславливается величиной и общей длиной рогов, которые свидетельствуют о хорошем здоровье и физической форме претендента на спаривание (Geist 1998: 331). Возможно, относительно крупные размеры самцов и более выраженный половой диморфизм северных оленей из Брынзен и Старых Дуруитор является подтверждением их адаптации к жизни в условиях лесных биотопов. Однако не стоит забывать, что изучаемый в этой работе остеологический материал является результатом охотничьего промысла палеолитического человека, поэтому некоторая селективность первобытных охотников в пользу более крупных особей не может быть исключена, о чем подробнее будет сказано ниже.

Очень интересен единственный рог хорошей сохранности из Старых Дуруитор, происходящий предположительно из мадленского (второго) слоя (рис. 6). Обращает на себя внимание большое расстояние между ледяным базальным отростком, расположенным у самого основания рога, и вторым отростком, расположенным на 40 сантиметров выше от первого. Этот признак сближает северного оленя из Старых Дуруитор с современными лесными североамериканскими подвидами, и отличает его от современных северных оленей Старого Света, у которых надглазничный отросток рога расположен очень близко к ледя-

ному. На данный момент сложно определить значимость этого признака: он может представлять вариант индивидуальной изменчивости, но может иметь так же и систематическое значение. Трудность в адекватной оценке признаков рога из Дуруитор усугубляется неясностью его стратиграфического происхождения, поскольку, по мнению Кетрару (устное сообщение), его принадлежность к мадленскому слою может быть поставлена под сомнение.

Отличительные черты в строении рогов самцов лесных северных оленей обусловлены необходимостью защищать гарем в турнирных боях с соперниками. Основная функция рогов в этом случае — защита от увечий во время турнира (Geist 1998: 331). Наиболее отчетливо защитная функция рогов прослеживается у североамериканских подвидов *Rangifer tarandus caribou* и *Rangifer tarandus terranovae*, у которых сильнее всего выражены адаптации к лесным биотопам. У карибу относительно короткие рога, что является адаптацией к уменьшению момента силы при столкновениях во время турнира; высоко расположенный очень мощный и уплощенный второй отросток и дополнительный отростки на переднем краю штанги в дистальной части рога должны удерживать рога соперника на безопасном расстоянии от головы и предупреждать увечья во время турниров (рис. 8-А). На первый взгляд, необычно высоко расположенный второй отросток на роге из Старых Дуруитор может свидетельствовать о сходстве с североамериканскими карибу. Также не исключена возможность того, что высоко расположенный второй отросток рога из Старых Дуруитор возник независимо в результате эволюции в условиях лесных биотопов. Можно предположить, что северный олень из Брынзен и мадленского слоя Старых Дуруитор является лесной формой эпохи межледниковья, которая существовала в карпатско-балканском рефугиуме. Возможно, более древние остатки северных оленей из третьего и четвёртого слоёв Старых Дуруитор также представляют эту архаичную лесную форму. И, наконец, необычная форма рога из Старых Дуруитор может быть просто индивидуальным вариантом изменчивости.

Северный олень из Рашкова заметно отличается от предыдущей формы своими более мелкими размерами. Размеры щечных зубов также пропорционально уменьшены. Промеры элементов посткраниального скелета оленя из Рашкова близки к северным оленям из палеолита Западной Европы. Надглазничный отросток рога расположен достаточно низко, вблизи ледяного отростка, который, в свою очередь, расположен прямо над розеткой (Кетрару и др. 2007: 123, рис. 78–3). На основании вышеперечисленных признаков я определяю северного оленя из Рашкова как *R. tarandus cf. guettardi*, допуская, что его сходство с западноевропейским подвидом может быть внешним по ряду причин экологического характера. Палинологический анализ осадочных пород из Рашкова показал преимущественное содержание пыльцы травянистых растений, из древесных пород первостепенное значение имели сосна и берёза (Попова 2007). Палинологическая структура указывает на преимущественно открытые пространства (лесостепь, приближающаяся к степи), а также на холодные и сухие климатические условия (там же). В контексте палеоботанических данных можно предположить также, что северный олень из этого местонахождения является измельчавшим под воздействием неблагоприятных условий потомком более ранних и крупных лесных северных оленей.

Северный олень из Косэуць резко отличается от предыдущих ископаемых форм. Это мелкая форма с относительно массивными конечностями, по размерам близкая к современному тундровому *R. tarandus tarandus*. Рога маловетвисты, почти без лопатовидных расширений (рис. 8-С), надглазничный отросток расположен близко к основанию рога и к ледяному отростку, как у современных подвидов Евразии. Наиболее характерной чертой являются очень крупные щёчные зубы, относительно и абсолютно крупнее, чем у древних форм из Старых Дуруитор и Брынзен, и значительно крупнее, чем у современных подвидов. Все отмеченные признаки сближают косэуцского северного оленя с *R. tarandus constantini* из Мальты.

К этому же подвиду, возможно, следует отнести и северного оленя из палеолитических стоянок близ Костёнок (Верхний Дон, Россия), описанного в работе Саблина и Кузьминой (1992). Это некрупная форма северного оленя с укороченными массивными костями конечностей и относительно крупными зубами (длина нижних коренных M_1-M_3 у единственного экземпляра удовлетворительной сохранности составляет 58 мм). Основные промеры костей конечностей сравнительно древнего костёнковского северного оленя, возраст которого составляет порядка 20–30 тысяч лет (Саблин, Кузьмина, 1992: 72), ближе всего стоят к геологически более позднему материалу из Косэуць.

Aujard-Catot с соавторами (1979) описывают почти полный скелет *Rangifer tarandus tarandus* из французского местонахождения л'Аван де План (l'Aven des Planes), предположительно датируемого заключительным

этапом Вюрма и ранним послеледниковым периодом. По моим наблюдениям, пропорции костей конечностей ископаемого оленя из л'Аван де План, впрочем, как и экземпляров из Фуа и Виллестофта, практически не отличаются от пропорций звеньев костей конечностей современных подвидов северного оленя (в том числе и карликового островного *Rangifer tarandus platyrhynchus*!). Это может свидетельствовать о том, что основные адаптации северного оленя к передвижению по снежному покрову и добыванию корма из-под снега являются определяющими в морфологии посткраниального скелета у всех экологических форм: лесных, тундровых и карликовых островных. Примечательны размеры зубов северного оленя из л'Аван де План: длина серии верхних моляров составляет 56,5 мм, что существенно больше, чем у современных подвидов северного оленя и ископаемого оленя из Виллестофта, соответствуя крупным экземплярам из Косэуць. Длина трубчатых костей конечностей у французской формы (лучевая кость — 267 мм, большая берцовая кость — 321 мм) сопоставимы с промерами единичных целых костей северного оленя из Косэуць (лучевая кость — 268 мм, большая берцовая кость — 308 мм), и уступают аналогичным промерам экземпляра из Виллестофта (лучевая кость — 282 мм, большая берцовая кость — 331 мм). Судя по размерам моляров оленя из л'Аван де План, он представляет архаичную крупнозубую форму, сходную с косэуцской, и не может быть отнесён к современным подвидам.

Эволюция и экология палеолитических северных оленей. Происхождение северного оленя связывается с североамериканским континентом или Берингией (Флёров 1950: 64; Geist 1998: 332). Наиболее примитивными подвидами северного оленя, по мнению Geist (1998: 321, рис. 12–4), является лесной североамериканский *Rangifer tarandus caribou* и близкий к нему лесной островной подвид *R. tarandus terranovae*. Для этих подвидов характерны сильно уплощённые рога с высоко расположенным вторым отростком, а продольная тёмная полоса на боках тела отсутствует. Более продвинутые тундровые североамериканские олени характеризуются более округлым сечением рогов, второй отросток рога расположен в непосредственной близости к первому, на боках тела всегда присутствует темная продольная полоса, которая тянется от локтя к паху (Geist 1998: 322, рис. 12–5). Именно североамериканские тундровые северные олени, по мнению цитируемого автора, имеют общее происхождение с современными евроазиатскими формами (как лесными, так и тундровыми) северных оленей. Geist (1998: 332) полагает, что имели место несколько эпизодов экспансии (синхронно с ледниковыми периодами) и колонизации северным оленем из Северной Америки просторов Евразии.

Наиболее древние остатки северного оленя в Европе были описаны как *Rangifer arcticus stadelmanni* из среднеплейстоценовой фауны Зюссенборна, Германия (Kahlke 1969: 600). Находка из Зюссенборна представлена проксимальной частью рога, соединённого с лобной костью. Хотя фрагментарный характер материала не позволяет дать достаточно полную характеристику этого подвида, на основании формы рогов его сближают с современной североамериканской тундровой формой, или так называемым типом «*arcticus*» (Bouchud 1967: 564; Kahlke 1969: 603). Анализ микроизноса коренных зубов среднеплейстоценового северного оленя эпохи похолодания из пещеры Араго (Франция), возраст которого составляет порядка 570–530 тысяч лет, показал, что рацион древних северных оленей включал большое количество достаточно абразивной и жесткой пищи и имел смешанный характер, отличаясь от специализированного питания мягкими кормами современных северных оленей (Rivals, Solounias 2007; Rivals и др. 2008). Северный олень из Араго представляет собой добычу палеолитических охотников, пойманную во время сезонных миграций, поскольку соотношение самцов и самок в материале близко к естественной половой структуре в стадах современного тундрового северного оленя (Rivals, Solounias 2007). В том же исследовании было показано, что в периоды межледниковья северные олени питались более сочной и мягкой растительностью, что указывает на значительную экологическую пластичность этого вида.

В позднем палеолите Западной Европы северный олень был представлен сравнительно мелким подвидом *R. tarandus guettardi*. По-видимому, это была мигрирующая форма, адаптированная к жизни в открытых пространствах и питанию смешанным абразивным кормом, включая и жесткие злаковые растения, в связи с чем его щечные зубы довольно крупны по сравнению с современными формами. Согласно Aaris-Sørensen и др. (2007), южно-скандинавский регион в эпоху позднего палеолита посещался северными оленями только в летний сезон и служил им местом для размножения и летнего выпаса. Не исключено, что на начальных этапах последнего оледенения этот подвид проник и на территорию

современной Молдовы, вытеснив более крупную лесную форму из Дуруитор и Брынзен. Позднепалеолитические изображения северного оленя из Западной Европы свидетельствуют о том, что его экстерьер и окрас ничем не отличаются от современного тундрового оленя (рис. 7). Выгравированное изображение северного оленя на роге из позднепалеолитической стоянки Таинген (Tayngen, около 11 000 лет до нашей эры), Швейцария (Merk 1876, пл. XII, рис. 71), доносит до нас ряд признаков, которые являются типичными и для современного тундрового подвида (рис. 7-B). Его рога несут небольшие уплощения на верхушке и на концах ледяного и надглазничных отростков, надглазничные отростки расположены очень низко, рядом с ледяным отростком и основанием рога. Спина оленя темная, фронтальная часть передних конечностей, задняя часть туловища и бёдра тоже тёмные, в области хвоста различимо светлое «зеркало». Сбоку туловища, в нижней части, четко изображена продольная темная полоса, характерная для тундровых северных оленей. Из приведенного описания следует полагать, что экстерьерные особенности животного переданы очень точно.

Сходный окрас северного оленя передан на монохромном изображении из пещеры Ле Труа Фрэр (Les Trois-Frères, Ariège, средний мадлен, около 12 000 лет до нашей эры), иприведённом в работе Leroi-Gourhan (1965: рис. 116): спина тёмная от холки до основания хвоста, лицевая часть тёмная, вдоль тела проходит боковая тёмная линия, начиная от локтевого сустава (рис. 7-A).

Выгравированное изображение северного оленя из Ложгери-Басс (Laugerie-Basse, Dordogne) даёт представление о форме рогов, оканчивающихся большим лопатообразным расширением с четырьмя отростками по его заднему краю (Leroi-Gourhan 1965: 374, рис. 467).

Окрас тела северного оленя, изображённого в пещере Фон-де-Гом (Font De Gaume, 17 000 тысяч лет назад) на юго-западе Франции заметно отличается (рис. 7-C). Общий окрас туловища более тёмный, включая спину, холку, полностью передние конечности (Монгайт 1973: 56). Зеркало в хвостовой части не обозначено. Светлая продольная полоса на боках туловища в одном случае хорошо обозначена, в другом случае едва намечена. Шея животных очень светлая, резко отличается по цвету от туловища. Такой тип окраски характерен для современных лесных подвидов северных оленей Евразии из южной части ареала, в частности, для современного баргузинского северного оленя *R. tarandus angustirostris* (Флеров 1952: 244). Таким образом, основываясь на изображении северных оленей из пещеры Фон-де-Гом, мы можем предполагать, что северный олень Западной Европы в определённую эпоху (возможно, потепления) обладал окрасом, характерным для типичных лесных форм. На рисунке 8 предложены реконструкции ископаемых форм северного оленя из Косэуць (рис. 8-C) и Виллестофта (рис. 8-D), которым придан окрас, подобный изображениям из Таингена и Фон-де-Гом соответственно. Для наглядности на этом же рисунке помещены изображения современного североамериканского лесного подвида *Rangifer tarandus terranovae* (рис. 8-A) и современного евроазиатского тундрового подвида *Rangifer tarandus tarandus* (рис. 8-B).

R. tarandus constantini представляет собой крайнюю специализацию северного оленя к засушливым и континентальным условиям внутренних областей Евразии в эпоху ледниковья. Средой обитания этого ископаемого подвида северного оленя была так называемая «тундростепь» — уникальный биотоп, не имеющий аналогов в природных зонах нашей эпохи. Относительно крупные щечные зубы и резцы *R. tarandus constantini*, отличающие этот подвид от всех остальных ископаемых и современных форм северного оленя, являются приспособлением к питанию жесткой травянистой растительностью, в отличие от современных мелкозубых подвидов северного оленя (Флёров 1952: 232; Ермолова 1978: 131). Укороченные и массивные кости конечностей также выдают в этом олене типичного представителя открытых пространств (Croitor 1997). Длинные маловетвистые рога этого оленя мало подходят для турнирных боёв и свидетельствуют о том, что для самцов *R. tarandus constantini* не были характерны формирование и защита гарема во время гона. Очевидно, гон у этой формы северного оленя проходил, как и у современных тундровых подвидов, в больших стадах во время сезонных миграций. В отличие от современных северных оленей, у *R. tarandus constantini* относительно узкое рыло, что свидетельствует об отсутствии продвинутой адаптации к дыханию холодным воздухом. Похолодание и иссушение климата в Европе во время последнего оледенения привело к расширению ареала ископаемой сибирской формы северного оленя, который проникает сначала на Восточно-Европейскую равнину (Костёнки), и затем в юго-восточную окраину Европы, о чем свидетельствует многочисленный материал из Косэуць. В конце вюрма *R. tarandus constantini* проникает на

территорию Франции, о чем мы можем судить по находке из л'Аван де План.

Формирование современных евроазиатских подвидов северного оленя произошло, по геологическим меркам, совсем недавно и связано с исчезновением тундростепи, распространением лесов и смещением ареала *Rangifer tarandus* к северу, в тундровую и лесотундровую зону. По мнению Rankama и Ukkonen (2001), тундровый северный олень *R. tarandus tarandus* проник в голоцене с запада вдоль норвежского побережья на Скандинавский полуостров после его освобождения от ледника. Очевидно, крупный северный олень из Виллестофта может рассматриваться как форма, уже близкая к современным подвидам. Современный северный олень обладает рядом уникальных адаптаций и специализаций, которые позволяют ему успешно выживать в суровых арктических условиях. В литературе отмечаются несколько групп таких приспособлений. К адаптациям северного оленя к низким температурам относятся: увеличенный объем носовой полости, развитие специального спиралевидного выступа внутри носовой полости для прогревания и увлажнения холодного воздуха и удержания влаги при выдыхании; хорошо развитый мех, состоящий из густого подшерстка и длинной полой внутри ости; отсутствие характерного для оленевых голого участка кожи над верхней губой; специальное приспособление теплообмена между приводящими и отводящими кровь сосудами конечностей, что позволяет минимизировать потерю тепла при кровоснабжении конечностей (Флёров 1952: 227; Соколов 1959: 269; Соколов 1995: 639). Приспособления к глубокому снежному покрову включают адаптации к передвижению по нему (расширенные дистальные эпифизы метаподий, сильно прогибающиеся пальцы, способные раздвигаться, тем самым увеличивая площадь опоры, хорошо развитые боковые пальцы и копыта, также участвующие в опоре на субстрат) (Флёров 1952: 226–227; Ермолова 1978: 136–142), а также адаптации к добыче корма, залегающего под снежным покровом. К последним следует отнести укороченные мощные пястные кости, расширенные роговые чехлы копыт на передних конечностях (сами копытные фаланги по форме мало чем отличаются от копытных фаланг задних конечностей) (Тарасов 1956: 81), развитие большого лопатообразного расширения на асимметричном первом базальном отростке, который также используется для расчистки площадки от снега при поиске корма (этот отросток непарный [1], развивается на одном из рогов и занимает сагиттальное положение по отношению к голове, на втором роге первый базальный отросток, как правило, остаётся недоразвитым), также косвенно к добыче корма из-под снега относится и развитие рогов у самок северного оленя. При добыче корма в стаде северных оленей нередко наблюдается кормовой паразитизм, когда более сильные и вооруженные рогами особи отгоняют более слабых и уязвимых от уже расчищенного от снега участка с кормом (Тарасов 1956: 81; Ермолова 1978: 131). Однако безрогие самки у северных оленей также иногда встречаются (по материалам таймырской популяции порядка 15,4 %: Зырянов 1980: 341), особенно часто у лесных подвидов (Ермолова 1978: 132). Ряд особенностей зубной системы северных оленей вызваны адаптацией к питанию мягкими и высокопитательными кормами, такими как лишайники (основная часть рациона в зимний период), почки, соцветия, ягоды, грибы, сочные части растений, которые в основном составляют рацион северного оленя в наши дни (Флёров 1952: 232; Соколов 1959: 283; Семёнов-Тян-Шанский 1977). Щёчные зубы современного северного оленя относительно мелкие, третья доля нижнего третьего моляра имеет склонность к редукции, нижние резцы и клыки также мелки и не принимают участие в процессе захвата пищи, поскольку корм современный северный олень захватывает губами (Ермолова 1978: 134).

Приспособительные особенности европейского лесного подвида северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus*) имеют вторичный характер и возникли недавно вследствие распространения лесов в послеледниковую эпоху (Geist 1998: 322; Røed 2005: 28). Lönnberg (1909) отмечает такие особенности в морфологии лесного северного оленя *R. tarandus fennicus*, как выпуклые носовые кости, увеличенная лицевая часть черепа, относительно более мелкие зубы, более крупные размеры и уплощенные рога с лопатообразными расширениями. По мнению Баскина (1989), большие размеры лесных северных оленей определяются лучшим питанием в таёжной зоне. Тот же ав-

[1] В западной литературе этот непарный лопатообразный базальный отросток еще называется «ледяным» (andouiller de glace), согласно предположению, что северные олени используют этот отросток для разбивания наста и расчистки снега при добычи корма. Соколов (1959) в сноске на странице 269 отмечает, что ледяным отростком называется второй, расположенный над базальным, парный отросток, что, очевидно, является недоразумением или механической ошибкой.

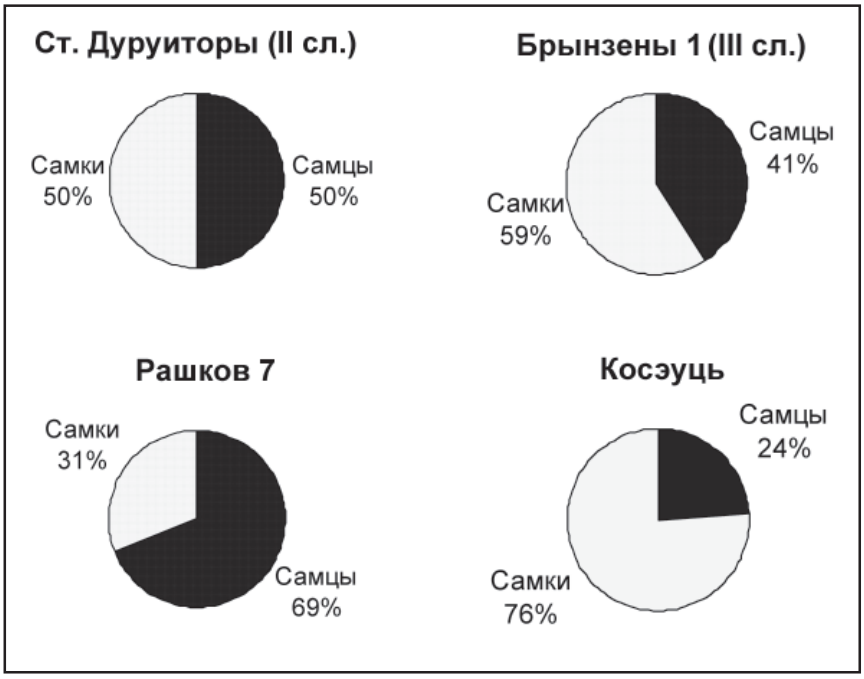

Рис. 9. Половая структура ископаемых остатков северных оленей из различных палеолитических стоянок Молдовы, основанная на подсчете таранных костей.

тор указывает, что особенно быстро отвечает на изменение условий рост метаподий. Как показал Сутула (1990), важной адаптацией к лесным местообитаниям является удлинение конечностей по отношению к длине грудопоясничного отдела позвоночника северного оленя, что отражает его приспособление к так называемому прыжково-скоростному бегу. Генетически лесной северный олень отстоит от тундрового *R. tarandus tarandus* не так далеко, как карибу от североамериканских тундровых подвидов (Geist 1998: 334). Rankama и Ukkonen (2001) полагают, что *R. tarandus fennicus* проник после исчезновения ледника на территорию Финляндии и Карелии из какого-то лесного рефугиума на востоке. Это предположение находит подтверждение в работе Алексеевой (1990: 45), которая упоминает хранящийся в коллекциях Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) ископаемый череп северного оленя из Татарстана, проявляющий сходство с *R. tarandus fennicus*.

Анализ митохондриальной ДНК показал, что современные *R. tarandus tarandus* и *R. tarandus fennicus* подвиды имеют дифилетическое происхождение, т. е. в их происхождение внесли вклад предковые формы из небольшого западно-евразийского ледникового рефугиума и крупного берингийского рефугиума (Røed 2005: 28). Эти результаты генетического анализа, возможно, находят подтверждение в палеонтологических данных. Очевидно, предковой формой из западного ледникового рефугиума был *R. tarandus guettardi*. Второй формой, связанной с берингийским рефугиумом, по-видимому, являлся *R. tarandus constantini*.

Демографическая структура. Степень выраженности полового диморфизма у северных оленей неодинакова в различных частях скелета. Диморфизм незначительно проявляется в размерах зубов северного оленя, тогда как он очень хорошо прослеживается в размерах и пропорциях черепа и нижней челюсти. В частности, самцы отличаются от самок абсолютно и относительно более длинной лицевой частью черепа и, соответственно, длинной диастемой нижней челюсти (Крушинская и др. 1997). Исходя из изученного в настоящей работе ископаемого материала, следует отметить, что в различных частях посткраниального скелета половой диморфизм так же неодинаково выражен. Наиболее резко проявляется половой диморфизм в размерах костей передней конечности (лучевая и пястная) (табл. 13), что, очевидно, можно объяснить следствием различной весовой нагрузки рогов у самцов и самок, падающей на передние конечности. Так же резок половой диморфизм в размерах таранной кости. В этом случае, возможно, объяснение следует искать в особом функциональном значении таранной кости, которая представляет собой двойной суставной блок, и играет центральную роль при сгибании и разгибании скакательного сустава. Можно предположить, что размеры этой кости проявляют наиболее тесную корреляцию с массой тела животного, что и является причиной рез-

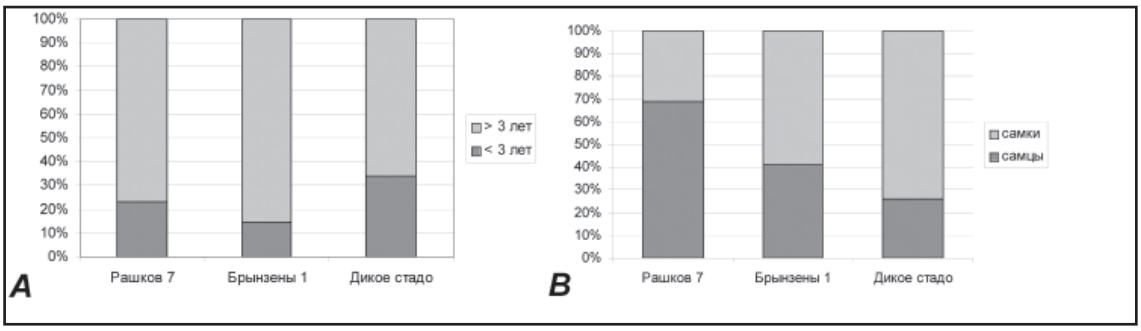

Рис. 10. Возрастная (A) и половая (B) структура остеологического материала из палеолитических стоянок Рашков 7 и Брынзены 1 (III слой) в сравнении с половозрастной структурой естественного стада современного дикого северного оленя (по данным Семёнова-Тян-Шанского 1977, 1980).

кого диморфизма, заметного на точечных диаграммах. Половой диморфизм в остальных элементах посткраниального скелета более смазан и не даёт чёткого разрыва.

Саблин и Кузьмина (1992: 78) отмечают более выраженный половой диморфизм в размерах посткраниального скелета у позднеплейстоценовых северных оленей в сравнении с современной тундровой формой Кольского полуострова. Также можно отметить, что выраженность полового диморфизма неодинакова и среди различных ископаемых форм северного оленя. Совершенно определённо можно сказать, что у северного оленя из Косэуць половой диморфизм в размерах тела менее выражен: по размерам костей посткраниального скелета самки не отличаются сколько-нибудь существенно от самок из других местонахождений, однако самцы из Косэуць заметно уступают в размерах самцам из Брынзен и Старых Дуруитор. Очевидно, то же самое утверждение справедливо и для мелкого северного оленя из Рашкова, который, однако, представлен меньшим количеством костных остатков, и поэтому половой диморфизм в этом случае не всегда удаётся проследить.

Сравнение соотношения полов северного оленя из палеолитических памятников, включенных в данное исследование, раскрывает любопытные особенности, подчеркивающие структурное своеобразие ископаемого материала в каждом случае (рис. 9). Говоря о естественном соотношении полов, мы имеем в виду половую структуру большого мигрирующего стада тундровых северных оленей. Возникновение крупного стада (порядка сотен особей) у тундровых северных оленей связано с сезонными миграциями. Согласно Флёрову (1952: 235), северные олени сбиваются в большие стада в осенний период после гона. Соколов (1959: 283), в свою очередь, утверждает, что гон у северных оленей происходит во время осенних перекочевок. Семёнов-Тян-Шанский (1977) приводит данные Тюлина (1935, *n. v.*), который в своем исследовании стада северного оленя с острова Белый сообщает, что оно включало 79,2 % самок и 20,8 % самцов. Сходное соотношение полов сообщает Семёнов-Тян-Шанский (1977: 69) для стада северного оленя с Кольского полуострова в период гона (осенью): самок 74 %, самцов 26 %. Взрослые самцы зачастую держатся несколько обособленно от остального стада (Флёров 1952: 235; Семёнов-Тян-Шанский 1977: 69). Обособленность зрелых самцов от остального стада, включающего самок с первогодками и молодых оленей, по-видимому, связана с тем, что взрослые самцы раньше других сбрасывают свои рога, сразу после гона, и теряют преимущество перед молодыми самцами и самками в конкуренции за пищевой ресурс (Семёнов-Тян-Шанский 1977: 69). Соотношение полов в большом стаде, по-видимому, менее подвержено перепадам. Распадаются стада весной перед отёлом и олени формируют небольшие группы (Соколов 1959: 285).

Половой состав остатков северного оленя из Косэуць может свидетельствовать о том, что его добыча первобытными охотниками происходила в основном осенью, во время сезонной миграции, осуществляемой этим животным, и стратегия охоты не имела какого-либо селективного характера. Половой состав [2] костного материала северного оленя из Косэуць очень близок к структуре естественного стада. Это может свидетельствовать о том, что первобытными охотниками истреблялось загнанное в ловушку всё стадо целиком. Стадные повадки северного оленя из Косэуць подтверждаются изложенными выше эко-морфологическими особенностями, которые характеризуют

[2] К сожалению, в моём распоряжении нет точных данных о возрастной структуре материала северного оленя из Косэуць. Опубликованные ранее наблюдения об индивидуальном возрасте северного оленя из данного местонахождения (Давид, Кройтор 1997) имеют предварительный и поверхностный характер.

его как обитателя открытых пространств. Полученные результаты и основанные на них выводы находятся в согласии с наблюдением И. Борзияка о преимущественном расположении многослойных позднепалеолитических стоянок на берегу рек, в местах, где предполагалось пересечение водных преград стадами диких животных во время миграции (Borziac 2008: 35). Стадо северных оленей, преодолевающих водную преграду, было уязвимой и лёгкой добычей для палеолитических охотников, что и объясняет половую структуру костного материала из Косэуць, сходную с естественным диким стадом.

Иная ситуация прослеживается в материале из других палеолитических памятников, где относительное количество самцов заметно выше, чем в мигрирующем стаде, как в Брынзенах, или даже равняется количеству самок, как в верхнем слое Старых Дуруитор. Анализ возрастной структуры материала из местонахождения Брынзены 1 показал, что костные остатки молодых особей (моложе трёх лет) составляют 15 % (рис. 10-А). Интерпретировать эти данные сложнее, поскольку демографическая структура стада северного оленя в природе не постоянна и зависит от многих факторов (время года, состояние пищевых ресурсов, эпидемиологическая ситуация), которые, накладываясь, определяют демографическую структуру и динамику численности стада (Семёнов-Тян-Шанский 1977, 1980). Наблюдая за динамикой демографической структуры стада северных оленей, Семёнов-Тян-Шанский (1980) зафиксировал два цикла колебаний численности стада с Кольского Полуострова на протяжении полувека, включавших фазу роста (состояние ягельников хорошее, взрослых самцов старше двух лет 15 % от общей численности стада, самок — 42 %, телят — 23 %, молодняк по второму году — 20 %), пик (максимальная плотность популяции, оскудение пастбищ, взрослых самцов в стаде 28 %, самок — 38 %, телят — 17 %, молодняк — 17 %), упадок численности и депрессию (плотность популяции минимальная, запасы ресурсов восстанавливаются, темпы размножения низки, в составе стада 5–17 % телят). В любом случае, остатки молодых особей северного оленя в материале из Брынзен очень незначительны для здоровой нормально самовоспроизводящейся популяции. Очевидно, специфическая демографическая структура костных остатков северных оленей из Брынзен (и, возможно, Старых Дуруитор) связана с характером охотничьей стратегии и выбором объекта охоты палеолитическими людьми. Напрашивается вывод о том, что для палеолитических охотников зрелый крупный самец был наиболее желаемой добычей, и они его избирательно преследовали. Подтверждением для такой стратегии охоты выступают экологические особенности северного оленя из Брынзен и Дуруитор, который был крупной лесной экологической формой и, как это отмечено и у современных лесных северных оленей, не образовывал крупных стад и не мигрировал. То есть, экологические особенности северного оленя диктовали охотникам выбор стратегии охоты (преследование одиночных животных в лесных биотопах), и наиболее выгодной в этом случае добычей был крупный зрелый самец. Это обстоятельство нужно обязательно учитывать в оценке довольно крупных остатков самцов из местонахождений Брынзены 1 и Старые Дуруиторы. Исключительно крупные размеры костных остатков самцов из этих местонахождений могут быть следствием предпочтений палеолитических охотников, которые в качестве охотничьего объекта выбирали наиболее крупных особей. По-видимому, селективный характер охоты облегчался склонностью крупных зрелых самцов образовывать обособленные стада в сезоны, не связанные с размножением. Также следует отметить, что стратегия охотников из Брынзен и Старых Дуруитор не имеет четко выраженной сезонности, как в случае Косэуць.

В материале из Рашкова 7 остатки самцов представлены подавляющим большинством (69 %), тогда как костные остатки молодых особей составляют 23 % (рис. 10). Судя по подавляющему количеству костных остатков самцов в материале из Рашкова 7, добыча животных также имела выборочный характер, и выбор охотников определялся не относительной частотой определённой категории охотничьего объекта, а, прежде всего, его размерами. Большое количество остатков молодых особей однозначно может указывать на оптимальное состояние популяций северного оленя, на которых охотились палеолитические охотники, включающих большое количество молодых особей. Возможные интерпретации демографической структуры материала северного оленя из Рашкова 7 могут быть не так однозначны, как в предыдущих случаях. Исходя из рассмотренных выше палеоботанических данных, мелкий северный олень из этого местонахождения не занимал лесные биотопы. Очевидно, сложные факторы, определившие демографическую структуру остеологического материала в Рашкове, не являются чисто биологическими и выходят за рамки данного исследования.

Выводы

На территории Молдовы описаны три формы ископаемого северного оленя: *Rangifer tarandus constantini* из Косэуць, *Rangifer tarandus cf. guettardi* из стоянки Рашков 7 и *Rangifer tarandus ssp*. (крупная лесная форма) из Старых Дуруитор и третьего слоя грота Брынзены 1. Отличия между этими ископаемыми формами лежат, прежде всего, в относительных размерах щёчных зубов, которые являются диагностическими признаками для ископаемых подвидов и отличают их друг от друга и от современных мелкозубых форм северного оленя. Между ископаемыми формами северного оленя также отмечены различия в общих размерах тела, однако эти различия в размерах, по-видимому, были не так резки, как между современными подвидами, и в значительной мере перекрываются. Сравнительно крупные размеры костных остатков самцов из Старых Дуруитор и Брынзен 1 сложно интерпретировать, так как они могут свидетельствовать о резко выраженном половом диморфизме, характерном для лесных подвидов, но также могли быть следствием избирательной охоты палеолитического человека, который выбирал в качестве охотничьего объекта наиболее крупных самцов. Северный олень из стоянки Рашков 7 сравнительно мельче, у него так же пропорционально уменьшены щечные зубы. Эта ископаемая форма, по-видимому, населяла открытые степные и слегка облесенные биотопы, проявляя сходство с западноевропейским подвидом *R. tarandus guettardi*. Рашковская форма была вытеснена или поглощена более специализированным и лучше адаптированным к холодным и засушливым условиям подвидом *R. tarandus constantini*, который проникает в Восточную Европу с Востока. Этот подвид обладает наиболее крупными щечными зубами и представляет собой крайнюю степень специализации северного оленя к грубым и низкокачественным кормам. Он сформировался, по-видимому, в резко континентальных и засушливых условиях тундростепи Прибайкалья и Сибири. Остатки этого подвида, датируемые 20–30 тысячами лет, также присутствуют на палеолитической стоянке Костёнки на Русской (Восточно-Европейской) равнине. В промежутке времени от 20 400 до 11 000 тысяч лет *R. tarandus constantini* проникает на территорию современной Молдовы, о чём свидетельствует ископаемый материал из Косэуць. К заключительному этапу вюрма этот подвид проникает в Западную Европу, о чем свидетельствует находка северного оленя с очень крупными зубами в л'Аван де План. Анализ демографической структуры остеологического материала раскрыл два основных типа демографического состава остатков северного оленя из палеолитических местонахождений, определяемые особенностями стратегии охоты первобытных людей. Первый тип очень близок по составу к структуре естественного стада северного оленя и характерен для стратегии охоты направленной на истребление всего стада, настигнутого в искусственной или естественной ловушке (например, при переправе реки). Подобная стратегия охоты могла возникнуть только при определённых экологических условиях: открытые пространства, стадные повадки животного — объекта охоты, и характерные для него сезонные миграции. Этот тип демографической структуры материала обнаружен в многослойной стоянке Косэуць. Второй тип демографической структуры материала характеризуется измененным демографическим составом в пользу наиболее крупных особей — самцов и половозрелых особей. В танатоценозе такого типа самки и молодые особи представлены меньшим количеством, чем в естественном стаде. Такой тип структуры остеологического материала обусловлен селективной стратегией охоты в пользу наиболее крупных особей, как правило, зрелых самцов. Эта стратегия охоты оправдана в условиях лесных экотопов, когда северный олень не образует больших мигрирующих стад. Демографическая структура остеологического материала второго типа обнаружена в гротах Старые Дуруиторы, Брынзены 1 и на стоянке Рашков 7.

Благодарности. Я выражаю глубокую признательность С. И. Коваленко за постоянную и безотказную помощь в процессе работы над статьёй, а также Н. А. Кетрару за предоставление первичных полевых описей палеозоологического материала из грота Старые Дуруиторы и разъяснения по вопросам стратиграфической привязки ископаемого материала.

Литература

Алексеева Л. И. 1990. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы. *Труды Геологического института* 455. Москва: Наука, 1–110.

Баскин Л. М. 1989. Особенности морфологии и экологии лесных и тундровых северных оленей и причины их возникновения. В: *Лесной северный олень*. Петрозаводск, 86–91.

Белан Н. Г. 1983. Позднеплейстоценовый северный

олень Поднепровья. *Вестник зоологии* 5. Киев, 20–26.

Давид А. 1980. *Териофауна плейстоцена Молдавии*. Кишинёв, 1–185.

Давид А. И., Кетрару Н. А. 1970. Фауна млекопитающих палеолита Молдавии. В: Негадаев-Никонов К. Н. (отв. ред.). *Фауна кайнозоя Молдавии*. Кишинёв, 3–53.

Давид А., Кройтор Р. 1997. Северный олень (*Rangifer tarandus*) в палеолите Молдовы. В: Dergaciov V., Borziac I., Sorokin V., Ciobanu L. (red.). *Vestigiile archeologice din Moldova*. Chişinău, 18–35.

Ермолова Н. М. 1978. *Териофауна долины Ангары в позднем антропогене*. Новосибирск: Наука, 1–222.

Зырянов В. А. 1980. Фенетическое исследование таймырской популяции диких северных оленей. *Копытные фауны СССР*. Тезисы докладов. Москва, 341–342.

Кетрару Н. А. 1973. Памятники эпох палеолита и мезолита. *Археологическая карта Молдавской ССР*, 1. Кишинёв: Штиинца, 1–177.

Кетрару Н. А., Григорьева Г. В., Коваленко С. И. 2007. Верхнепалеолитическая стоянка Рашков VII. Кишинёв: Business-Elita, 1–185.

Кройтор Р. 1997. Морфо-функциональный анализ локтевого сустава ископаемых северных оленей Молдовы. В: Лобков В. А. (отв. ред.)/ *Памяти профессора А. А. Браунера*. Одесса, 165–168.

Крушинская Н. Л., Клевензаль Г. А., Соколов И. А., Груздев А. Р., Проняев А. В. 1997. Определение возраста северных оленей (*Rangifer tarandus*) по промерам нижней челюсти. *Зоологический журнал* 76 (3), 379–381.

Кузьмина И. Е. 1971. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене. *Труды Зоологического института АН СССР*, 49, 44–122.

Монгайт А. Л. 1973. *Археология Западной Европы. Каменный век*. Москва: Наука, 1–356.

Попова А. А. 2007. Состав растительности и климатические условия обитания человека на стоянке Рашков 7. Приложение 1 в кн.: Кетрару Н. А., Григорьева Г. В., Коваленко С. И. *Верхнепалеолитическая стоянка Рашков VII*. Кишинёв, 158–162.

Ревин Ю. 1995. Историческая биогеография северного оленя в Восточной Сибири. *Первое международное мамонтовое совещание* (тезисы докладов). Санкт-Петербург, 1–636.

Рогачёв А. Н., Аникович М. В. 1984. Поздний палеолит Русской равнины и Крыма. *Археология СССР. Палеолит СССР*. Москва, 162–271.

Саблин М. В., Кузьмина И. Е. 1992. Позднеплейстоценовый северный олень (*Rangifer tarandus*) Верхнего Дона. *История крупных млекопитающих и птиц Северной Евразии, Труды Зоологического института*, 246, 72–80.

Сапожников И. В., Джинджан Ф., Ковалюх Н. Н. 2007. Абсолютные даты позднепалеолитической стоянки Рашков VII. Приложение 3 в кн.: Кетрару Н. А., Григорьева Г. В., Коваленко С. И., *Верхнепалеолитическая стоянка Рашков VII*. Кишинёв, 171–173.

Семёнов-Тян-Шанский О. И. 1977. *Северный олень*. Москва: Наука, 1–98.

Семёнов-Тян-Шанский О. И. 1980. Изменчивость экологии дикого оленя по фазам цикла колебаний численности. В: *Копытные фауны СССР*. Москва: Наука, 42–43.

Соколов А. 1995. Экофизиология северного оленя позднего плейстоцена в свете современных данных. *Первое международное мамонтовое совещание* (тезисы докладов). Санкт-Петербург, 639–640.

Соколов И. И. 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). В: *Фауна СССР, млекопитающие*, 1 (3), новая серия № 71. Москва; Ленинград, 1–639.

Сутула В. А. 1990. Адаптивное значение пропорций опорно-двигательного аппарата копытных. *Морфология млекопитающих и проблемы локомоции. Труды Зоологического института*, 215, 137–151.

Тарасов П. П. 1956. О некоторых особенностях морфологии северного оленя как животного тундры. *Труды Московского общества испытателей природы* (новая серия), отдел биологический, LXI (4), 80–82.

Флёров К. К. 1950. Морфология и экология оленеобразных в процессе их эволюции. В: *Материалы по четвертичному периоду СССР*. Москва-Ленинград, 50–69.

Флёров К. К. 1952. Кабарги и олени. Фауна СССР. Млекопитающие, 1 (2). Москва-Ленинград, 256 с.

Aaris-Sørensen K., Muehldorff R., Petersen E. B. 2007. The Scandinavian reindeer (*Rangifer tarandus* L.) after the last glacial maximum: time, seasonality and human exploitation. *Journal of Archaeological Science*, 34, 914–923.

Aujard-Catot R., Crégut E., Gagnière S., Gruneisen A., Mourer-Chauvire C. 1979. Un scuelette complet de renne, *Rangifer tarandus* (Mammalia, Artiodactyla), dans le Pleistocene supérieur du remplissage karstique de l'aven des Planes (Monieux, Vaucluse, France). *Nouv. Arch. Musée d'Histoire naturelle, Lyon*, 17 (suppl.), 15–20.

Beldiman C. 2004. Parures préhistoriques de Roumanie: dents percées paléolitiques et épipaléolitiques. Acta musei petrodavensis. *Memoria antiquitatis*, XXIII. Piatra-Neamţ, 69–102.

Borziyak I. A. 1993. Orientation of social activity of the population of last Palaeolithic in the area along Dniester River. *Revista Arheologică*, 1, 120–123.

Borziac I. 2008. *Paleoliticul superior din spaţiul carpato-nistrean (cronostratigrafie, cronologie şi periodizare culturală)*. Autoreferat al tezei de doctor habilitat în ştiinţe istorice. Chişinău.

Borziac I., Otte M., Noiret P. 1998. Piese de artă paleolitică şi de podoabă de la staţiunea paleolitică cu mai multe niveluri de locuire Cosăuţi din zona Nistrului mijlociu. *Revista arheologică*, 2, 5–27.

Bouchud J. 1967. Étude d'un crâne de renne fossile (« *Rangifer guettardi* » Desmarest) découvert dans le sud de la France. Problèmes actuals de paléontologie (Evolution des vertébrés). *Colloque International C. N. R. S.*, 163. Paris, 557–568.

Chirica V., Borziac I., Chetraru N. 1996. *Gisements du paléolithique supérieur ancien entre le Dniestr et la Tissa*. Iaşi: Helios.

Croitor R. 1997. Morpho-functional analysis of the evolution of a Late Pleistocene reindeer. *Journal of Morphology*, 232 (3), 244.

David A., Nadachowski A., Pascaru V., Wojtal P., Borziac I. 2003. Late Pleistocene mammal fauna from the Late Palaeolithic butchering site Cosăuţi 1, Moldova. *Acta zoologica cracoviensia*, 46 (1). Krakow, 85–96.

Desmarest A. G. 1822. *Tableau encyclopédique méthodique. Mammalogie 2e part*. Paris, 1–447.

Driesch fon den A. 1976. *A guide to the measurements to animal bones from archaeological sites*. Peabody Museum Bulletin. Harward University.

Flagstadt Ø., Røed K. 2003. Refugial origins of reindeer

(*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution*, 57 (3), 658–670.

Flerov C. C. 1934. A new Paleolithic reindeer from Siberia. *Journal of Mammology*, 15 (3). Baltimore, 239–240.

Geist V. 1998. *Deer of the World: their Evolution, Behavior and Ecology*. Mechanicsburg: Stackpole Books, 1–416.

Hufthammer A. K. 1995. Age determination of Reindeer (*Rangifer tarandus* L.). *Archaeozoologia*, 7 (2), 33–42.

Kahlke H.-D. 1969. Die Cerviden-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Palaeontologische Abhandlungen*, Abteilung A, Palaozoologie, Band III, Heft 3/4, Berlin, 367–788.

Leroi-Gourhan A. 1965. *Préhistoire de l'art occidental*. Paris: Mazenod, 1–400.

Lönnberg E. 1909. Taxonomic Notes about Palearctic Reindeer. *Arkiv für Zoologie*, 6 (4). Stockholm, 1–18.

Merk C. 1876. *Excavations at Kesslerloch near Thayngen (Switzerland), a Cave of the Reindeer Period.* London, 1–68.

Rankama T., Ukkonen P. 2001. On the early history of the wild reindeer (*Rangifer tarandus* L.) in Finland. *Boreas*, 30, 131–147.

Rivals F., Solounias N., 2007. Differences in Tooth Microwear of Populations of Caribou (*Rangifer tarandus*, Ruminantia, Mammalia) and Implications to Ecology, Migration, Glaciations and Dental Evolution. *Journal of Mammal Evolution*, 14, 182–192.

Rivals F., Schulz E., Kaiser Th. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14–12) at the Caune de l'Arago (France). *Paleobiology*, 34 (1), 117–127.

Røed K. H. 2005. Refugial origin and postglacial colonization of holarctic reindeer and caribou. *Rangifer*, 25 (1), 19–30.

Valli A. M. F., Guérin C. 2000. Le gisement pleïstocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les cervidae (Mammalia, Artiodactyla). *Cahiers scientificues, Muséum de Lyon*, 1, 41–81.

Weinstock J. 1997. The relationship between body size and environment: The case of Late Pleistocene reindeer (*Rangifer tarandus*). *Archaeofauna*, 6, 123–135.

Weinstock J. 2000. Osteometry as a Source of Refined Demographic Information: Sex-Ratios of Reindeer, Hunting Strategies, and Herd Control in the Late Glacial site of Stellmoor, Northern Germany. *Journal of Archaeological Science*, 27, 1187–1195.

Статья поступила в номер 26 сентября 2009 г.

Roman Croitor (Kishinev, Moldova). Doctor of Biology. Cultural Heritage Institute, Moldova Academy of Sciences.

Roman Croitor (Chişinău, Moldova). Doctor în biologie. Institutul Patrimoniului Cultural, Academia de Ştiinţe a Moldovei.

Кроитор Роман Васильевич (Кишинев, Молдова). Доктор биологии. Институт культурного наследия, Академия наук Республики Молдова.
E-mail: romancroitor@europe.com.