

УДК 599(470.5)“626/627”

ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛА В ГОЛОЦЕНЕ

© 2013 г. П. А. Косинцев¹, О. П. Бачура¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: kra@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.04.2013 г.

На основании данных из многочисленных местонахождений субфоссильных фаун описаны динамика ареалов и период формирования современных границ распространения млекопитающих на Урале в голоцене. Выделено 4 типа ареалов: постоянный, сокращающийся, увеличивающийся и флуктуирующий. Постоянный ареал на Урале в голоцене имели виды разных местообитаний: таежные, околородные и эвритопные. К северу ареал смещался у видов, связанных с тундровыми ассоциациями, а к югу — у видов, связанных со степными ассоциациями. Расширение ареала в течение голоцена происходило у вселившихся на Урал с Русской равнины и из Западной Сибири лесных и лесостепных видов млекопитающих. Флуктуирующий ареал имели виды с разными экологическими характеристиками. Современные границы ареалов большей части видов сложились в начале голоцена или в позднем голоцене. Формирование современных ареалов большинства видов млекопитающих Урала было обусловлено сменой доминирующих типов ландшафтов.

Ключевые слова: млекопитающие, ареал, Урал, голоцен.

DOI: 10.7868/S0044513413090080

Ареал вида является одной из его интегративных характеристик. Он формируется под влиянием всего комплекса биотических и абиотических факторов, влияющих на вид в целом. В ряде случаев ареал имеет “историческую память”, отражая историю вида. В последнее время интерес к проблеме формирования и изменения ареалов млекопитающих усилился в связи с динамикой ареалов у многих видов в результате антропогенного воздействия и изменения климата (Опарин, 2005; Опарин, Опарина, 2006; Бобров и др., 2008; Емельянова, Хляп, 2012; Хляп и др., 2012).

Изучение истории формирования современных ареалов имеет теоретический и практический интерес. Формирование современных ареалов происходило в течение голоцена (последние 10200 лет), в начале которого установился современный тип климата (Marcott et al., 2013). Несмотря на то, что голоцен является межледниковьем и имеет относительно небольшую продолжительность, для него характерны значительные изменения природной среды, следствием которых были и изменения ареалов млекопитающих. Изучение голоценовой истории распространения млекопитающих позволит выявить общие закономерности динамики их ареалов в межледниковые периоды. Характеристики ареалов отдельных видов могут быть использованы для построения моделей их изменений в условиях флуктуаций климата в будущем.

Урал является одним из удобных регионов для такого рода исследований. Это обусловлено большой протяженностью Уральских гор в меридиональном направлении, что создает хорошо выраженный широтный градиент природно-климатических условий (Урал и Приуралье, 1968). На всем протяжении Урала распространены карстующиеся породы с многочисленными полостями (Лавров, Андрейчук, 1992), вмещающие местонахождения субфоссильных остатков млекопитающих. На территории Урала имеется большое количество изученных археологических памятников (История Урала, 1989), культурные слои которых содержат костные остатки. Все это обеспечивает достаточно полную источниковую базу для изучения истории ареалов млекопитающих в голоцене.

Формирование современных ареалов ряда видов на Урале уже рассматривалось ранее (Кузьмина, 1971; Смирнов, 1993; 1996). Накопленные в настоящее время новые субфоссильные материалы из многочисленных местонахождений (Кузьмина, 1971; Петренко, 1984; Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1993; 1995; 1996; Кузьмина и др., 1999; Пономарев, 2001; Vachura, Kosintsev, 2007; Фадеева, Смирнов, 2008; Косинцев, Пластеева, 2009; Kuzmina, 2009; Teterina, 2009; Ponomarev et al., 2012; Kosintsev, Vachura, 2013) позволяют рассмотреть динамику ареалов большинства видов млекопитающих Урала в течение голоцена.

Цель работы: изучить характер изменения ареалов и определить время формирования современных границ распространения у разных видов млекопитающих на Урале в голоцене.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Традиционно Урал делят на четыре области: Полярный (от 67°30' с.ш. до 64°00' с.ш.), Северный (от 64°00' с.ш. до 59°15' с.ш.), Средний (от 59°15' с.ш. до 55°54' с.ш.) и Южный (от 55°54' с.ш. до 51°00' с.ш.) (Урал и Приуралье, 1968). Хотя это деление основано на орографическом строении Уральского хребта, вместе с тем для каждой из этих областей характерны свои природно-климатические особенности. В этой работе мы рассматриваем Средний и Южный Урал в широком плане, включая горную часть и районы Зауралья. Если анализируется отдельно горная часть или Зауралье, то это особо оговаривается. Данных по истории фауны Полярного Урала немного (Смирнов и др., 1999; Пономарев, 2001; Ponomarev et al., 2012), поэтому этот регион не рассматривается в данной статье. Имеющиеся по нему данные использованы как вспомогательные при анализе истории фауны Северного Урала.

В представленной статье рассматриваются представители отрядов Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Perissodactyla, и Artiodactyla. Данные о представителях отрядов Insectivora (за исключением выхухоли (*Desmana moschata* L. 1758) и Chiroptera не включены в работу. Это обусловлено тем, что в публикациях чаще всего не приведены видовые определения костных остатков представителей этих отрядов. По некоторым видам – северной пищухе (*Ochotona hyperborean* Pallas 1811), лесной (*Dryomys nitedula* Pallas 1778) и садовой (*Eliomys quercinus* L. 1766) соням, мышовке степной (*Sicista subtilis* Pallas 1773), мышке-малютке (*Micromys minutus* Pallas 1771), норке европейской (*Mustela lutreola* L. 1761), рыси (*Lynx lynx*; L. 1758) и представителям рода *Apodemus* – имеется еще небольшой объем субфоссильного материала и формирование современного ареала у них проследить не удалось. В работе не рассматриваются виды, вошедшие в состав фауны в современный период

Остатки мелких млекопитающих во всех субфоссильных фаунах происходят из зоогенных отложений карстовых полостей или древних присад хищных птиц (Смирнов, 1993; 1995; 1996; Смирнов и др., 1999; Пономарев, 2001; Кузьмина, 2003; Изварин, 2006; Струкова и др., 2006; Фадеева, Смирнов, 2008; Yakovlev et al., 2006; Danukalova et al., 2008; 2011; Golovachev, Smirnov, 2009; Kuzmina, 2009; Ponomarev et al., 2012). Остатки крупных млекопитающих происходят из зоогенных отложений карстовых полостей (Кузьмина, 1971; Косинцев, 1995, 1996; Кузьмина и др., 1999; Косинцев и др., 2000; Косинцев, Орлова, 2002; Бачура, Пластеева, 2005; Косинцев, Бачура, 2005;

Петров, Косинцев, 2005; Ражев и др., 2005) и из археологических памятников (Петренко, 1984; Косинцев, 1988; Бачура, 2008; Гайдученко, 2010; Жилин и др., 2012). Наряду с опубликованными данными в работе использованы и неопубликованные данные. В анализ включены субфоссильные фауны, временные рамки существования которых подтверждены радиоуглеродными датами (более 200 дат) или датированы по археологическим материалам. Анализ проводился по трем хронологическим периодам: ранний голоцен (10200 – 8000 лет назад), средний голоцен (8000 – 2600 лет назад), поздний голоцен (2600 – 200 лет назад) (Хотинский и др., 1991). Верхняя хронологическая граница голоцена проведена по времени до начала значительных изменений природной среды в результате хозяйственной деятельности. Отрезок времени от 200 до 100 лет назад рассматривается как “современность” и границы ареалов взяты для этого периода из литературы (Кириков, 1959; 1960; 1966; Гептнер и др., 1961; 1967; Марвин, 1969; Большаков и др., 2000).

Видовая диагностика костных остатков в большинстве случаев проводилась по стандартным методикам. Идентификация костных остатков таких морфологически близких пар видов как лесная куница (*Martes martes* L. 1758) и соболь (*Martes zibellina* L. 1758), барсук европейский (*Meles meles* L. 1758) и барсук азиатский (*Meles leucurus* Hodgson 1847), лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* L. 1758) и песец (*Alopex lagopus* L. 1758), проведена на основании анализа морфометрических данных (Гасилин, Косинцев, 2010; 2012; 2013; Monchot H., Gendron D., 2010). Ранее остатки зайца из раннеголоценовых местонахождений Урала были отнесены к донскому зайцу (*Lepus tanaiticus* Gureev 1964) (Bachura, Kosintsev, 2007; Косинцев, Гасилин, 2008; Косинцев, Пластеева, 2009). Результаты анализа палео-ДНК показали, что заяц-беляк (*Lepus timidus* L. 1758) и донской заяц конспецифичны и являются одним видом (Prost et al., 2010). Виды-двойники обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas 1778 и *M. rossiaemridionalis* Ognev 1924) рассматриваются как один вид (*M. arvalis* s.l.), так как видовая диагностика их остатков по морфологическим признакам затруднительна (Markova et al., 2012).

Для анализа синхронные локальные фауны из местонахождений одного района Урала были объединены в региональные фауны. Изменения ареалов были оценены на основании сопоставления видовых списков региональных фаун. Сравнивались видовые списки синхронных фаун соседних регионов и хронологически последовательные региональные фауны для Северного, Среднего и Южного Урала.

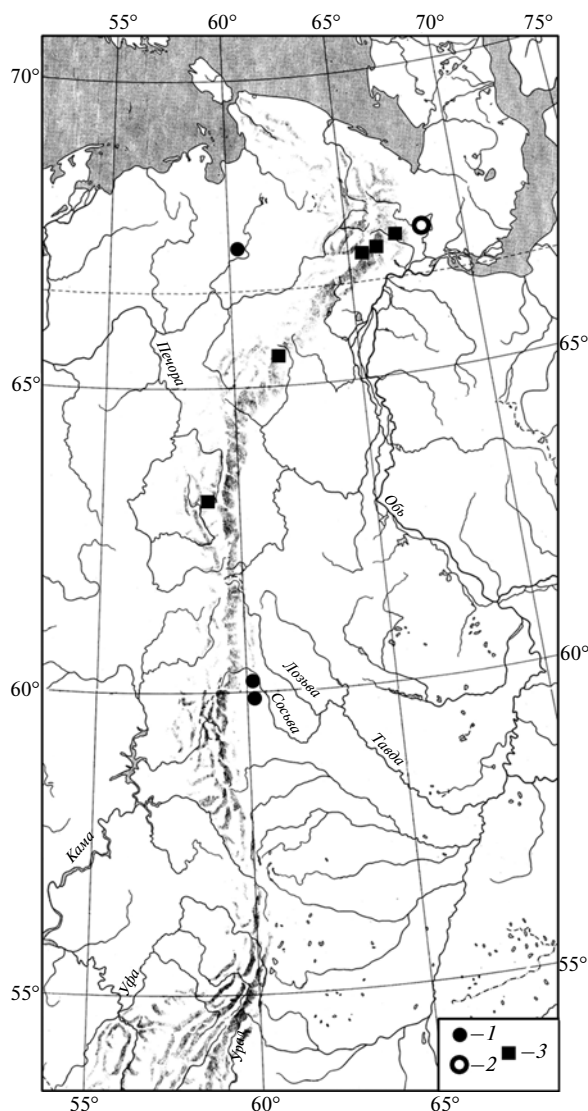


Рис. 1. Распространение *Microtus middendorffii* на Урале в голоцене: 1 – местонахождения раннего голоцена, 2 – местонахождения среднего голоцена, 3 – реликтовые популяции (по: Бобрецов и др., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате сравнительного анализа региональных видовых списков млекопитающих было выделено несколько групп видов, которые имели разный характер формирования современных ареалов.

Группа I. Виды, ареал которых в общем виде сформировался в конце позднего плейстоцена и незначительно изменялся в течение голоцена (таблица). Ареалы зайца-беяка (*Lepus timidus* L. 1758), мышовки лесной (*Sicista betulina* Pallas 1778), красно-серой (*Clethrionomys rufocanus* Sundervall 1846-1847), рыжей (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780), красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas 1779), водяной (*Arvicola terrestris* L. 1758), темной (*Microtus agrestis* L. 1761), обыкновенной полевки и по-

левки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas 1776), волка (*Canis lupus* L. 1758), лисицы (*Vulpes vulpes* L. 1758), бурого медведя (*Ursus arctos* L. 1758), ласки (*Mustela nivalis* L. 1766), горностая (*Mustela erminea* L. 1758), россомахи (*Gulo gulo* L. 1758), лося (*Alces alces* L. 1758) и северного оленя (*Rangifer tarandus* L. 1758) занимают Северный, Средний и Южный Урал, а ареал соболя (*Martes zibellina* L. 1758) занимает Северный, Средний и север Южного Урала с конца позднего плейстоцена.

Группа II. Виды этой группы заселились на территорию Урала в раннем голоцене и быстро сформировали свои ареалы, которые остаются относительно стабильными до современности. Ареалы белки (*Sciurus vulgaris* L. 1758), бобра (*Castor fiber* L. 1758) и выдры (*Lutra lutra* L. 1758) занимают территорию от Северного до Южного Урала; ареалы обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L. 1758) и обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s.l.) занимают Средний и Южный Урал, ареал кабана (*Sus scrofa* L. 1758) – Южный Урал и ареал малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pallas 1779) – Южное Зауралье.

Группа III. Виды, у которых происходило постепенное сокращение ареала в течение голоцена. У одних видов этой группы сокращение ареала происходило со смещением южной границы к северу. Так, южная граница копытного (*Dicrostonyx torquatus* Pallas 1779) и сибирского (*Lemmus sibiricus* Kerr 1792) леммингов и песца (*Alopex lagopus* L. 1758) в раннем голоцене проходила по югу Среднего Урала, в среднем голоцене она проходила на Северном Урале, а в позднем голоцене – на Полярном Урале, где расположена и в настоящее время.

Полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffii* Poljakov 1881) в раннем голоцене обитала на территории Полярного, Северного и севера Среднего Урала. В среднем голоцене ареал этого вида сместился на Полярный Урал, но сохранилась реликтовая популяция на Северном Урале (Бобрецов и др., 2012) (рис. 1).

У других видов млекопитающих этой группы сокращение ареала происходило со смещением северной границы к югу. Северная граница ареалов степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pallas 1768), большого суслика (*Spermophilus major* Pallas 1779) и степного хоря (*Mustela eversmanii* Lesson 1827) в раннем и среднем голоцене проходила на юге Северного Урала, в начале позднего голоцена она находилась на юге Среднего Урала. У степного хоря эта граница сохранилась до современности. Ареалы большого суслика и пищухи в конце позднего голоцена отступили из горных районов и проходили на юге Среднего Зауралья. В современности у суслика эта граница сохранилась, а граница ареала пищухи отступила в Южное Зауралье. Лошадь (*Equus ferus* Boddaert 1785) обитала в раннем голоцене от Северного до Южного

Изменения и время формирования ареалов млекопитающих на Урале в голоцене

Вид	Предпочитаемые местообитания	Граница ареала	Формирование современного ареала
<i>Lepus timidus</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Canis lupus</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Vulpes vulpes</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Ursus arctos</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Gulo gulo</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Mustela erminea</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>M. nivalis</i>	Широкий спектр	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Rangifer tarandus</i>	Тундровые и таежные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Sicista betulina</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Cl. rutilus</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Cl. glareolus</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>M. agrestis</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Martes zibellina</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Alces alces</i>	Лесные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>M. arvalis</i>	Лесостепные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Arvicola terrestris</i>	Околоводные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>M. oeconomus</i>	Околоводные	Постоянная	Конец позднего плейстоцена
<i>Sciurus vulgaris</i>	Лесные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Sus scrofa</i>	Лесные и лесостепные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Cricetus cricetus</i>	Луговые и лесостепные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Spermophilus pygmaeus</i>	Степные и полупустынные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Castor fiber</i>	Околоводные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Lutra lutra</i>	Околоводные	Постоянная	Ранний голоцен
<i>Microtus gregalis</i>	Тундровые и степные	Дизъюнкция ареала	Поздний голоцен
<i>M. middendorffii</i>	Тундровые и таежные	Сместилась к северу	Средний голоцен
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	Тундровые	Сместилась к северу	К началу позднего голоцена
<i>Lemmus sibiricus</i>	Тундровые	Сместилась к северу	К началу позднего голоцена
<i>Alopex lagopus</i>	Тундровые	Сместилась к северу	К началу позднего голоцена
<i>Cervus elaphus</i>	Лесостепные	Сместилась к югу	К началу позднего голоцена
<i>Equus ferus</i>	Лесостепные и степные	Сместилась к югу	К началу позднего голоцена
<i>Mustela eversmannii</i>	Лесостепные и степные	Сместилась к югу	К началу позднего голоцена
<i>Spermophilus major</i>	Степные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Marmota bobak</i>	Степные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Ochotona pusilla</i>	Степные	Сместилась к югу	Современность
<i>Cricetulus migratorius</i>	Степные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Allactaga major</i>	Степные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Lagurus lagurus</i>	Степные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Vulpes corsac</i>	Степные и полупустынные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Saiga tatarica</i>	Степные и полупустынные	Сместилась к югу	К началу позднего голоцена
<i>Allocricetulus eversmannii</i>	Степные и полупустынные	Сместилась к югу	Поздний голоцен
<i>Eolagurus luteus</i>	Полупустынные и пустынные	Сместилась к югу	Современность
<i>Mustela sibirica</i>	Лесные	Расширилась	Современность
<i>Mustela putorius</i>	Лесные	Расширилась	Современность
<i>Pteromys volans</i>	Лесные	Расширилась	К началу позднего голоцена
<i>Tamias sibiricus</i>	Лесные	Расширилась	К началу позднего голоцена
<i>Martes martes</i>	Лесные	Расширилась	Поздний голоцен
<i>Meles leucurus</i>	Лесостепные	Расширилась	К концу позднего голоцена
<i>Myopus shisticolor</i>	Таежно-болотные	Флуктуировала	?
<i>Capreolus pygargus</i>	Лесостепные	Флуктуировала	К началу позднего голоцена
<i>Ellobius talpinus</i>	Степные и полупустынные	Флуктуировала	Поздний голоцен
<i>Desmana moschata</i>	Околоводные	Флуктуировала	Поздний голоцен

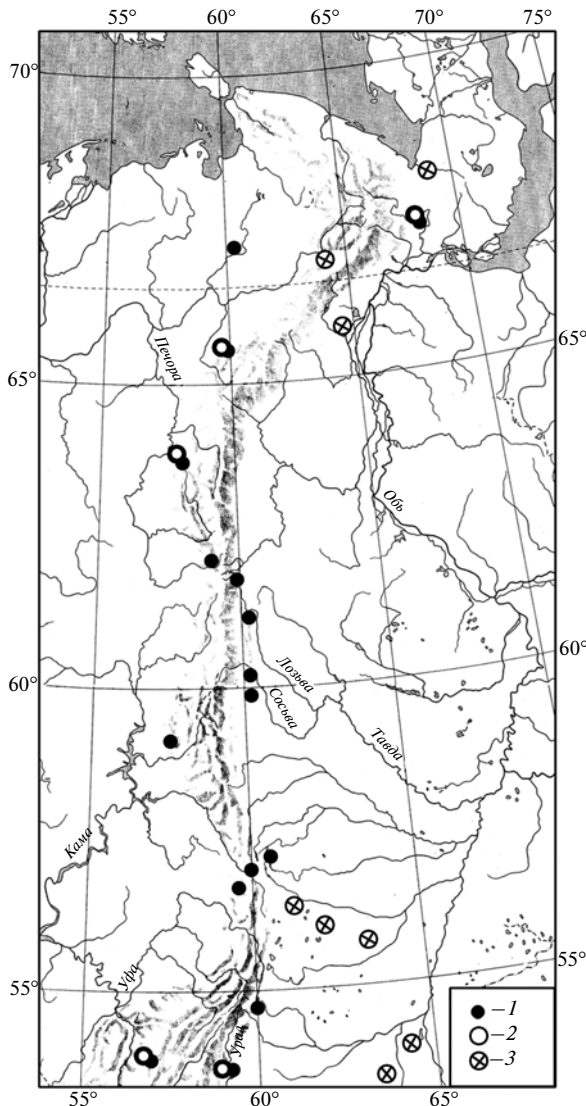


Рис. 2. Распространение *Microtus gregalis* на Урале в голоцене: 1 – местонахождения раннего и среднего голоцена, 2 – местонахождения позднего голоцена, 3 – современное распространение (по: Марвин, 1969).

Урала. В среднем голоцене граница ее ареала проходила по югу Среднего Урала, а к позднему голоцену она смещается в Южное Зауралье (Косинцев и др., в печати). Ареалы сурка (*Marmota bobak* Müller, 1776), серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pallas 1773), хомячка Эверсмманна (*Allocrietulus evermanni* Brandt 1859) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas 1773) в раннем голоцене занимали территорию Среднего и Южного Урала. В среднем голоцене их ареалы сместились к югу и занимали Южный Урал. Большой тушканчик (*Allactaga major* Kerr 1792), желтая пеструшка (*Eolagurus luteus* Eversmann 1840) и сайга (*Saiga tatarica* L. 1766) в раннем голоцене обитали в южной части Среднего Урала и на Южном Урале, корсак (*Vulpes corsac* L. 1768) – на Южном Урале.

В среднем голоцене ареалы большого тушканчика и желтой пеструшки сместились на Южный Урал, а сайги в Южное Зауралье. В позднем голоцене из горной части в Южное Зауралье отступили ареалы сурка, большого тушканчика, серого хомячка, хомячка Эверсмманна, степной пеструшки, желтой пеструшки и корсака. В конце позднего голоцена ареалы этих видов стабилизировались, а в современности с территории Южного Зауралья исчезла желтая пеструшка.

Благородный олень (*Cervus elaphus* L. 1758) в начале раннего голоцена обитал на Среднем, Южном Урале и в южной части Северного Урала, а в конце среднего голоцена граница ареала проходила по югу Среднего Урала, где оставалась до современности.

Из всех видов только узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas 1779) имеет в настоящее время на Урале дизъюнктивный ареал. С позднего плейстоцена и до среднего голоцена ареал этого вида занимал весь Урал. В среднем голоцене произошел разрыв ареала на северную и южную части, который увеличивался до позднего голоцена. В позднем голоцене остатки этого вида известны только из местонахождений Полярного и Южного Урала. В конце позднего голоцена вид исчез из горной части Южного Урала и сформировался современный ареал на территории пенеблена Южного Зауралья (рис. 2).

Группа IV. Млекопитающие, у которых происходило расширение ареала в течение голоцена. У лесной куницы (*Martes martes* L. 1758), которая обитает на Южном Урале с позднего плейстоцена, в начале голоцена началось расширение ареала к северу. В среднем голоцене она заселяет Средний Урал (Гасилин и др., в печати), а в позднем голоцене – Северный Урал.

В современности с Русской равнины на Средний и Южный Урал расселяется темный хорь (*Mustela putorius* L. 1758), а из Западной Сибири – колонок (*M. sibirica* Pallas 1773). Летяга (*Pteromys volans* L. 1758) и бурундук (*Tamias sibiricus* Laxmann 1769) в среднем голоцене расселяются из Западной Сибири на Северном и Среднем Урале, а в позднем голоцене заселяют Южный Урал. В течение позднего голоцена из Западной Сибири происходит быстрое расселение азиатского барсука (*Meles leucurus* Hodgson 1847) по территории Южного, Среднего и югу Северного Урала (Гасилин, Косинцев, 2010) и к концу позднего голоцена формируется его современная граница.

Группа V. Виды, которые имели флуктуирующий ареал, т.е. их ареалы не были стабильными в течение голоцена и то расширялись, то сокращались.

Выхухоль (*Desmana moschata* L. 1758) расселяется на Урал с Русской равнины в раннем голоцене и заселяет Южный и Средний Урал. Позднее ее

ареал сокращается к югу, и к современности формируется современная граница (Бородин, 1963). Лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg 1844) населяет территорию Приполярного, Северного и Среднего Урала с конца позднего плейстоцена. На Южном Урале его ископаемые остатки не известны, но сейчас здесь существует изолированная популяция этого вида (рис. 3) (Большаков и др., 1986). Вероятно, в какой-то из периодов голоцена этот вид расселился на территорию Южного Урала, а позднее его ареал отступил к северу.

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pallas 1770) обитала на Южном Урале в позднем плейстоцене. В конце раннего голоцена этот вид расселяется до центральной части Среднего Урала. В позднем голоцене северная граница ареала слепушонки смещается на Южный Урал, а в конце позднего голоцена она исчезает из горной части и формируется современный ареал в Южном Зауралье.

Сибирская косуля (*Capreolus pygargus* L. 1758) заселяет в раннем голоцене Южный Урал, в среднем голоцене ее ареал расширяется к северу и занимает Северный Урал. К началу позднего голоцена ареал сокращается к югу и стабилизируется примерно на границе Среднего и Северного Урала (рис. 4). В современности ареал косули неоднократно смещался от юга Северного до юга Среднего Урала.

Полученные данные показывают, что у 24 видов из 52 рассмотренных ареал оставался постоянным на протяжении всего или большей части голоцена. У 4 видов ареал сократился к северу, у 13 – к югу, у 6 видов расширился, у 4 видов он колебался и у 1 вида он стал дизъюнктивным в течение голоцена (табл. 1). По ландшафтно-биотопическим характеристикам среди видов с постоянным ареалом преобладают эврибионтные, интразональные (околоводные) виды и виды лесных ландшафтов и практически нет видов открытых ландшафтов (табл. 1).

Виды, ареал которых сократился к северу, связаны с тундровыми ландшафтами, а виды, ареал которых сократился к югу, связаны, главным образом, со степными ландшафтами. Расширение ареала произошло у “лесных” видов (табл. 1). У большей части видов с постоянным ареалом он сформировался еще в конце позднего плейстоцена и у части – в раннем голоцене. У большинства остальных видов (у 26 из 28), независимо от типа изменения ареала, его границы стабилизировались к началу позднего голоцена (11 видов) или в позднем голоцене, включая современность (15 видов) (таблица). Таким образом, временем формирования большинства современных ареалов является конец позднего плейстоцена и поздний голоцен. На протяжении раннего – среднего голоцена преимущественно происходило сокращение ареалов видов открытых ландшафтов и увеличение ареалов видов закрытых ландшафтов. Процессы измене-

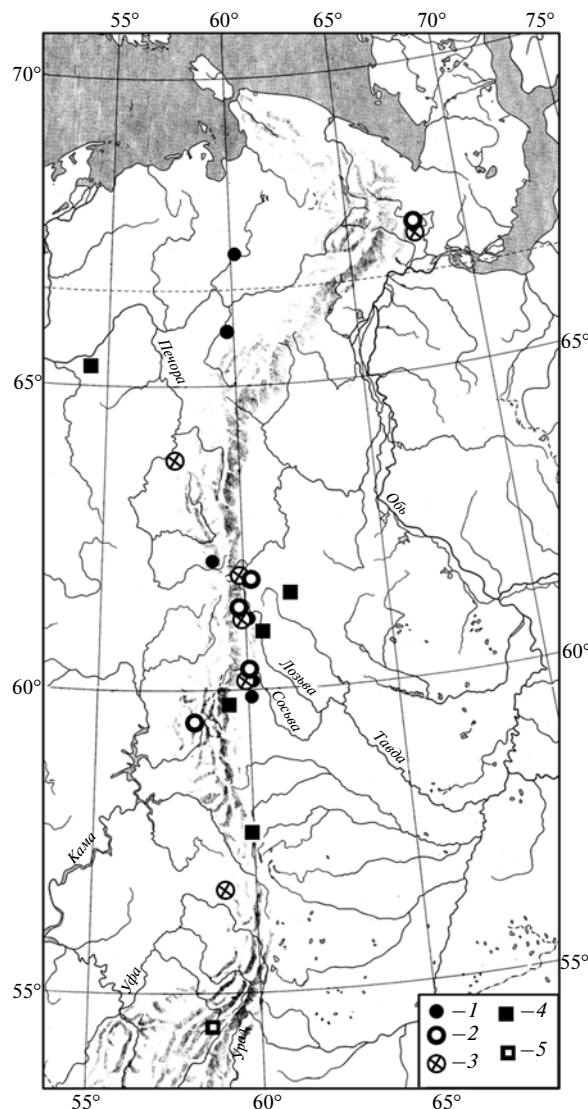


Рис. 3. Распространение *Myopus schisticolor* на Урале в голоцене: 1 – местонахождения раннего голоцена, 2 – местонахождения среднего голоцена, 3 – местонахождения позднего голоцена, 4 – современное распространение (по: Марвин, 1969), 5 – реликтовая популяция (по: Большаков и др., 1986).

ния и формирования ареалов не всегда были однородными и постепенными. В ряде случаев происходила фрагментация ареалов и в пределах бывшего ареала сохранялись реликтовые популяции полевки Миддендорфа и лесного лемминга.

Изменение ареалов совпадает с модификацией растительности на Урале в голоцене. В связи с изменением климата в раннем голоцене началось формирование лесной растительности, которое привело к появлению лесной зоны практически на всей территории Урала (Хотинский, 1977; Lapteva, 2009) и смене открытых ландшафтов, преобладавших в конце позднего плейстоцена, на закрытые ландшафты среднего – позднего голоцена. Очевидно, что формирование современных ареалов большин-

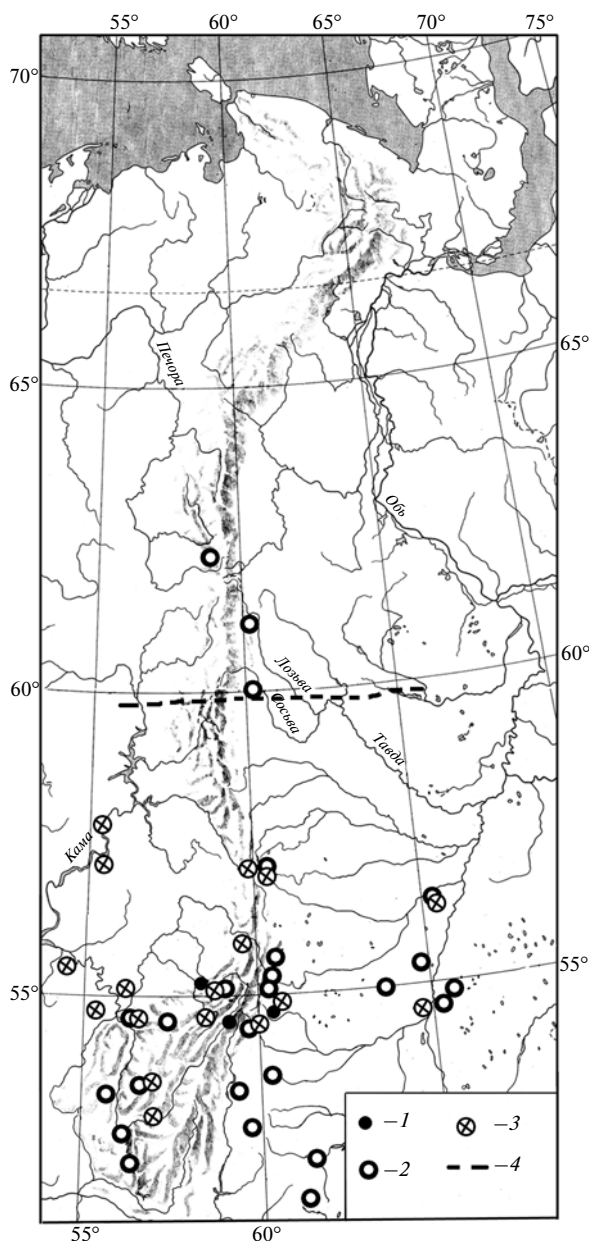


Рис. 4. Распространение *Capreolus pygargus* на Урале в голоцене: 1 – местонахождения раннего голоцена, 2 – местонахождения среднего голоцена, 3 – местонахождения позднего голоцена; 4 – северная граница современного ареала.

ства видов млекопитающих Урала стало следствием появления лесной зоны и сменой доминирующих типов ландшафтов.

Ареал, как отмечено выше, является одной из интегративных характеристик вида, и особенности его изменения отражают реакцию вида на комплекс флуктуаций внешней по отношению к виду среды. Сейчас получена феноменологическая картина трансформации ареалов большинства видов млекопитающих на Урале в голоцене и установлена их сопряженность с развитием лес-

ной растительности. Изменение ареалов большей части видов напрямую связано с изменением типов ландшафтов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (12-04-00165-а) и Программы Президиума РАН (12-П-4-1050).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бачура О.П., 2008. Материалы по фауне млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из пещеры “Жилище Сокола” (Северный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург – Челябинск. С. 101–123.
- Бачура О.П., Пластеева Н.А., 2005. Голоценовые фауны млекопитающих из грота Бурмантовский на Северном Урале // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во Рифей. С. 38–55.
- Бобрецов А.В., Курпьянова И.Ф., Калинин А.А., 2012. Находки полевки Миддендорфа (*Microtus middendorffi*) на Северном Урале // Зоологический журнал. Т. 91. № 2. С. 252–256.
- Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А., 2008. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 232 с.
- Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е., Бердюгин К.И., Садыков О.Ф. и др., 1986. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР 101 с.
- Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А., 2000. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. 240 с.
- Бородин Л.П., 1963. Русская выхухоль. Саранск: Мордовское книжное издательство. 305 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г., 1961. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа. Т. 1. 776 с.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф. и др., 1967. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, Т. 2. Ч. 1. 1004 с.
- Гайдученко Л.Л., 2010. Биологические остатки из укрепленных поселений “Страны городов” Южного Зауралья // Аркаим – Синташта: древнее наследие Южного Урала. Челябинск. С. 96–108.
- Гасилин В.В., Косинцев П.А., 2010. Замещение европейского барсука (*Meles meles* L., 1758) азиатским барсуком (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) на границе Европы и Азии в голоцене // Доклады Академии наук. Т. 432. № 5. С. 715–717. – 2012. Видовая диагностика барсуков (Carnivora, Mustelidae) Европы (*Meles meles* L. 1758) и Северной Азии (*Meles leucurus* L. Hodgson 1847) по черепу и нижней челюсти // Зоологический журнал. Т. 91. № 4. С. 475–485. – 2013. Диагностика видов подрода *Martes* str. (Carnivora, Mustelidae) по метрическим признакам нижней челюсти // Зоологический журнал. Т. 92. № 2. С. 221–230.

- Гасилин В.В., Косинцев П.А., Ражев Д.И., Фадеева Т.В., 2013. Ареалы видов рода *Martes* на Среднем Урале в верхнем неоплейстоцене и голоцене // Зоологический журнал. В печати.
- Емельянова Л.Г., Хляп Л.А., 2012. Современные проблемы изучения ареалов млекопитающих // Актуальные проблемы современной териологии. Новосибирск: ООО "Сибрегион Инфо". С. 17.
- Жилин М.Г., Савченко С.Н., Сериков Ю.Б., Косинская Л.Н., Косинцев П.А., 2012. Мезолитические памятники Кокшаровского торфяника. М.: Ин-т археологии. 214 с.
- Изварин Е.П., 2006. Новые материалы по фауне мелких млекопитающих позднего плейстоцена и раннего голоцена на Западном склоне Среднего Урала // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург. С. 82–83.
- История Урала с древнейших времен до 1861 г., 1989. М.: Наука. 608 с.
- Кириков С.В., 1959. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во Академии наук СССР. 176 с.
- Кириков С.В., 1960. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Лесная зона и лесотундра. М.: Изд-во Академии наук СССР. 158 с.
- Кириков С.В., 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 348 с.
- Косинцев П.А., 1988. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР. С. 32–51. — 1995. Остатки крупных млекопитающих из Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 58–102. — 1996. Фауна крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 84–110.
- Косинцев П.А., Бачура О.П., 2005. Новые голоценовые местонахождения крупных млекопитающих на Северном Урале // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во Рифей. С. 148–168.
- Косинцев П.А., Гасилин В.В., 2008. Вековая динамика фауны крупных млекопитающих Южного Урала // Вестник Оренбургского государственного университета. № 12(94). С. 89–94.
- Косинцев П.А., Мамяченкова М.В., Бачура О.П., 2000. Крупные млекопитающие из отложений пещеры "Лисья" // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Изд-во Рифей. С. 123–136.
- Косинцев П.А., Орлова М.В., 2002. Крупные млекопитающие из местонахождений "Лобвинская пещера" и "Лобва I" // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во Университет. С. 136–145.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А., 2009. Крупные млекопитающие Камского Приуралья в голоцене // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 114. Вып. 5. Отд. биол. С. 36–42.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К., 2013. Дикая лошадь (*Equus (Equus) s.l.*) Западной Сибири в голоцене. Зоологический журнал. В печати.
- Кузьмина Е.А., 2003. Позднеплейстоценовые и голоценовые сообщества млекопитающих из пещерных местонахождений Южного Зауралья // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2003. С. 193–210.
- Кузьмина И.Е., 1971. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 49. С. 44–122.
- Кузьмина И.Е., Саблин М.В., Цыганова С.А., 1999. Видовой состав и морфологические особенности млекопитающих из грота Большой Глухой на Среднем Урале // Охранные археологические исследования на Среднем Урале. Екатеринбург. С. 4–14.
- Лавров И.А., Андрейчук В.Н., 1992. Пещеры Урала и Приуралья. Пермь: Изд-во Перм. ун-та. 77 с.
- Марвин М.Я., 1969. Фауна наземных позвоночных Урала. Млекопитающие. Свердловск: УрГУ. Вып. 1. 155 с.
- Опарин М.Л., 2005. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 306: Систематика, палеонтология и филогения грызунов. С. 82–101.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., 2006. Изменение распространения мезофильных млекопитающих в степях Волго-Уральского междуречья в связи с изменением климата и антропогенным преобразованием ландшафтов // Аридные экосистемы. Т. 12. № 30/31. С. 32–42.
- Петренко А.Г., 1984. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука. 174 с.
- Петров А.Н., Косинцев П.А., 2005. Фауна млекопитающих из пещеры "Туристов" (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во Рифей. С. 169–189.
- Пономарев Д.В., 2001. Крупные млекопитающие Европейского Северо-Востока в позднем плейстоцене и голоцене. Сыктывкар. 48 с.
- Ражев Д.И., Косинцев П.А., Улитко А.И., 2005. Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из грота Бобылек (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Изд-во Рифей. С. 190–211.
- Смирнов Н.Г., 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УИФ Наука 64 с. — 1995. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 24. — 1995. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала. С. 57. — 1996. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и следования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 39–83.
- Смирнов Н.Г., Андреичева Л.Н., Корона О.М., Зиновьев Е.В., Головачев И.Б., Павлов П.Ю., Хуфтхаммер А.К., 1999. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург. С. 23 – 60.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Коробейников Ю.И. и др., 1990. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 243 с.

- Струкова Т.В., 2000. Типология фаун мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена Среднего Зауралья // Биосфера и человечество. Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург. С. 251–260.
- Струкова Т.В., Бачура О.П., Бородин А.В., Стефановский В.В., 2006. Первые находки млекопитающих в аллювиально-спелеогенных образованиях позднего плейстоцена и голоцена Северного Урала (Черемухово-1) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 14. № 1. С. 98–108.
- Урал и Приуралье., 1968. М.: Наука. 461 с.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Изд-во Голицынский. 171 с.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Бобров В.В., 2012. Млекопитающие, расширяющие свой ареал, и изменения зоогеографической карты России за счет их инвазии // Биогеография: методология, региональный и исторический аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК С. 240–243.
- Хотинский Н.Г., 1977. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 198 с.
- Хотинский Н.А., Алешинская З.В., Гуман М.А., Климанов В.А., Черкинский А.Е., 1991. Новая схема периодизации ландшафтно-климатических изменений в голоцене // Известия АН СССР. № 3. Сер. географ. С. 30–42.
- Bachura O.P., Kosintsev P.A., 2007. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quaternary International. V. 160. P. 121–128.
- Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L., Yakovleva T., Morozova E., Ereemeev A., Kosintsev P., 2008. Biostratigraphy of the Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) - Holocene deposits of the Lemeza River valley of the Southern Urals region (Russia) // Quaternary International. V. 190. Issue 1. P. 38–57.
- Danukalova D., Yakovlev A., Osipova E., Alimbekova L., Yakovleva T., Kosintsev P., 2011. Biostratigraphy of the Late Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene) to Holocene Deposits of the Belaya River Valley (Southern Urals, Russia) // Quaternary International. V. 231. Issue 1 – 2. P. 28–43.
- Golovachev I.B., Smirnov N.G., 2009. The Late Pleistocene and Holocene rodents of the Pre-Urals subarctic // Quaternary International. V. 1 (201). P. 37–42.
- Kosintsev P.A., Bachura O.P., 2013. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // Quaternary International. V. 284. P. 161–170.
- Kuzmina E.A., 2009. Late Pleistocene and Holocene small mammal faunas from the South Trans-Urals. Quaternary International. V. 1. 201. P. 25–30.
- Lapteva E.G., 2009. Landscape-climatic changes on the eastern macroslope of the Northern Urals over the past 50000 years // Russian Journal of Ecology. V. 40. Issue 4. P. 267–273.
- Marcott S.A., Shakun J.D., Clark P.U., Mix A.C., 2013. A Reconstruction of Regional and Global Temperature for the Past 11,300 Years // Science. V. 339. P. 1198–1201.
- Markova E., Beeren Z., van Kolfshoten T., Strukova T., Vrieling K., 2012. Differentiating sibling species in the Quaternary fossil record: a comparison of morphological and molecular methods to identify *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Journal of Systematic Palaeontology. V. 10. Issue 3. P. 585–597
- Monchot H., Gendron D., 2010. Disentangling long bones of foxes (*Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*) from arctic archaeological sites // Journal of Archaeological Science. V. 37. P. 799–806.
- Ponomarev D.V., van Kolfshoten T., van der Plicht J., 2012. Late Glacial and Holocene micromammals of northeastern Europe // Russian J. Theriol. V. 11(2). P. 121–130.
- Prost S., Knapp M., Flemmig J., Hufthammer A.K., Kosintsev P., Stiller M., Hofreiter M. A., 2010. Phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don-hare *Lepus tanaiticus* // Journal of Evolutionary Biology. V. 23. P. 2022–2029.
- Teterina A., 2009. Rodents of the North Urals in the Late Pleistocene and Holocene // Quaternary International. V. 201. P. 31–36.
- Yakovlev A., Danukalova G., Kosintsev P., Alimbekova L., Morozova E., 2006. Biostratigraphy of the Late Palaeolithic site of “Bajslan-Tash cave”: (the Southern Urals) // Quaternary International. V. 149. Issue 1. P. 115–121.

FORMATION OF MODERN RANGES OF MAMMALS IN THE URALS DURING THE HOLOCENE

P. A. Kosintsev, O. P. Bachura

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia
e-mail: kpa@ipae.uran.ru*

The dynamics and formation of ranges of mammals in the Urals during the Holocene are described on the basis of the data on the subfossil faunas from numerous locations. Four types of ranges were distinguished: constant, declining, increasing and fluctuating. Species of taiga, wetland, and eurytopic types of habitats had constant areas. The ranges of species related to the tundra associations have shifted northward and those associated with steppe ones, southward. The ranges of forest and forest-steppe species that settled in the Urals from the Russian Plain and Western Siberia expanded during the Holocene. The ranges of species with different ecological features fluctuated during this period. The boundaries of the current distribution of these species have been formed in the Early Holocene or at the beginning of the Late Holocene. The development of the forest zone and changes in the dominant landscapes were responsible for the formation of the contemporary ranges of most mammal species.