

УДК 591.553-932.3:569"624/627"

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ТАФОЦЕНОЗОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ЗООГЕННЫХ СКОПЛЕНИЙ

© 2013 г. Н. О. Садыкова

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

e-mail: ninos@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.04.2013 г.

Обсуждаются некоторые методические проблемы, возникающие при реконструкции состава и структуры сообществ мелких млекопитающих на основе субфоссильного материала: 1) определение хронологических границ анализируемого материала; особое внимание уделено применению дифференциального термического анализа (ДТА) для оценки хронологической однородности и относительного возраста костных остатков; 2) определение количества костных остатков, необходимого для реконструкции; 3) избирательность добычи хищника, как основной источник расхождений между оценкой количественного участия видов в тафоценозе и реально существующим населением животных. На примере позднеголоценового местонахождения грот Пузан описан опыт последовательного применения предлагаемых методических подходов к анализу конкретного материала.

Ключевые слова: тафоценоз, субфоссильные остатки, мелкие млекопитающие, Урал, пещерные отложения, реконструкция.

DOI: 10.7868/S0044513413090134

Массовые скопления субфоссильных остатков мелких млекопитающих в местах долговременного пребывания хищников в карстовых полостях широко распространены во многих регионах (в том числе на Урале) и являются важным источником информации об историческом развитии микротерриофаун. В то же время лишь небольшое число работ посвящено анализу механизмов формирования таких скоплений, методическим аспектам получения и интерпретации данных о составе и структуре тафоценозов. В этих работах обозначены проблемы, возникающие при попытках реконструкции состава и структуры населения млекопитающих на основе субфоссильного и ископаемого материала (Смирнов, Садыкова, 2003). Наши данные о зоогенных скоплениях в карстовых полостях Урала позволяют обсудить возможности определения хронологической однородности остеологического материала и его объема, необходимого для корректной реконструкции локального тафоценоза, а также оценить влияние избирательности попадания остатков разных видов в отложения на структуру тафоценоза в сравнении с данными о численности видов в исходном биоценозе.

Ключевым понятием реконструкции состава и структуры сообществ на субфоссильном материале является понятие *локальной фауны*. Разработке этого понятия применительно к анализу скоплений костных остатков мелких млекопитающих позднеплейстоценового и голоценового возраста посвящен целый ряд специальных статей (Смир-

нов, Маркова, 1996; Смирнов, Садыкова, 2003; Смирнов, 2004; Смирнов, 2006 и др.). При описании и анализе скоплений субфоссильных остатков их видовой состав характеризует фауну, а при количественной оценке участия видов в сообществах уместно использовать термин *тафоценоз*. Характеристики тафоценозов и их изменения являются в разной степени искаженным отражением реально существовавшего локального населения и его изменений в прошлом. В изучении динамики тафоценозов содержится ключ к пониманию механизмов и путей экогенеза на уровне населения позвоночных животных.

Базовой единицей изучения субфоссильных скоплений является элементарный образец — костные остатки животных, извлеченные из одного условного горизонта отложений на определенной площади. Восстановленный список таксонов, обнаруженных в элементарном образце, представляет собой элементарную фауну (Смирнов, 2003). Всю совокупность особей животных, остатки которых содержатся в элементарном образце, можно назвать элементарным тафоценозом, его характеризуют суммарное число определимых до вида остатков и количественное соотношение разных видов. Минимальное число особей каждого вида мы определяли по максимальному числу одноименных остатков, обнаруженных в образце (Смирнов, Маркова, 1996).

Оценки хронологической однородности и относительного возраста костных остатков и метод дифференциального термического анализа

Как правило, исследователь старается вскрыть отложения как можно более тонкими горизонтами. При работе с массовыми орнитогенными скоплениями остатков это особенно актуально, поскольку внутри стратиграфически однородного 10–20-сантиметрового слоя отложений могут наблюдаться последовательные изменения структуры тафоценоза, которые выявляются только если образцы отбирались дробно из горизонтов толщиной 1–2 см. Так, в двух местонахождениях Навес Смотровой и Навес Старик (Средний Урал) в верхних 10 см отложений наблюдалась последовательная смена доминирования водяной полевки доминированием обыкновенной полевки, характерным для современного этапа накопления остатков (Садыкова, 2006). В местонахождении Кыбла-2, расположенном в Печоро-Илычском заповеднике, в 15-сантиметровом слое отложений в гнезде филина были обнаружены элементарные тафоценозы трех типов, которые различаются соотношением остатков трех наиболее массовых видов (водяной полевки, темной полевки и экономки) и последовательно сменяют друг друга (Садыкова, 2007).

Наиболее важная методическая задача, которую необходимо решать на этапе описания элементарного тафоценоза, — корректная оценка возраста (абсолютного и относительного) костных остатков в его составе.

При естественной стратиграфической последовательности отложений кости из нижележащих слоев древнее тех, которые происходят из вышележащих. Сама принадлежность к слою указывает на их относительный возраст. Однако в пещерных отложениях зоогенного происхождения стратиграфия зачастую бывает усложнена и нарушена, и нередки случаи, когда в одном горизонте отложений совместно обнаруживаются костные остатки, относящиеся к разным периодам накопления. Примером может служить элементарный образец из Идрисовской пещеры, в котором для четырех челюстей полевок было проведено радиоуглеродное датирование методом AMS: две челюсти имели возраст около 22 тыс. лет, а две другие — 32–35 тыс. лет (Смирнов, Садыкова, 2003). Предположение о смещении в этом образце двух резко разновозрастных групп остатков высказывалось и до определения абсолютного возраста — на основании различий в окраске и физической сохранности разных костей (Историческая экология..., 1990). Однако различия в окраске и других органолептических свойствах далеко не всегда свидетельствует о существенных различиях в возрасте. Причин этого может быть несколько. Пестрота окраски костей внутри одного слоя может возникнуть как следствие пест-

роты окраски минеральных частиц вмещающей породы. Другой причиной может быть существенно дифференцированная проницаемость разных гистологических структур для веществ, определяющих окраску кости, что было подтверждено при экспериментальной окраске коренных зубов полевок разных родов с помощью раствора перманганата калия (Смирнов, Садыкова, 2003). Одинаковая окраска костных остатков в слое также не может быть однозначным показателем их синхронности.

Наиболее убедительным свидетельством степени разновременности костных остатков в образце могут служить результаты серийных абсолютных датировок отдельных фрагментов. Однако при массовых сборах все костные остатки подвергнуть радиоуглеродному датированию невозможно. На практике чаще всего результаты датировок распространяют на весь образец, собранный из одной порции породы.

Какова же может быть длительность образования и степень временной однородности элементарного образца? В литературе имеются оценки скорости накопления костных остатков мелких млекопитающих (Смирнов, Садыкова, 2003). Они показывают, что скорость накопления осадков, содержащих кости позвоночных, в пещерах варьирует как для разных местонахождений, так и внутри одного разреза, от нуля (при сносе отложений) до редких случаев очень высоких скоростей (до 100 см и более), но чаще она составляет около 10 см за тысячу лет. Т.е. максимальные различия в возрасте остатков из одного горизонта отложений даже для тафономически сходных местонахождений могут варьировать от нескольких десятков до нескольких тысяч лет.

Методические подходы к оценке относительного возраста костных остатков на основе ряда их физико-химических свойств подробно рассмотрены в специальной монографии (Смирнов и др., 2009). Разработка методики определения остаточного содержания и термических свойств органической компоненты в костных остатках методом дифференциального термического анализа (ДТА) позволила достигнуть заметного прогресса в решении проблемы оценки хронологической однородности элементарного тафоценоза применительно к орнитогенным скоплениям субфоссильных остатков мелких млекопитающих, в первую очередь грызунов (Смирнов и др., 2009; Садыкова и др., 2010; Votyakov et al., 2010). Для ДТА необходимо отбирать серии (не менее 5) одноименных костных фрагментов животных одного размерного класса (мы использовали диастемальные части нижнечелюстных костей мышевидных грызунов, в основном полевок). При подборе образцов следует избегать элементов скелета, содержащих губчатую костную ткань. Если в местонахождении остатки различаются по цвету, характеру поверх-

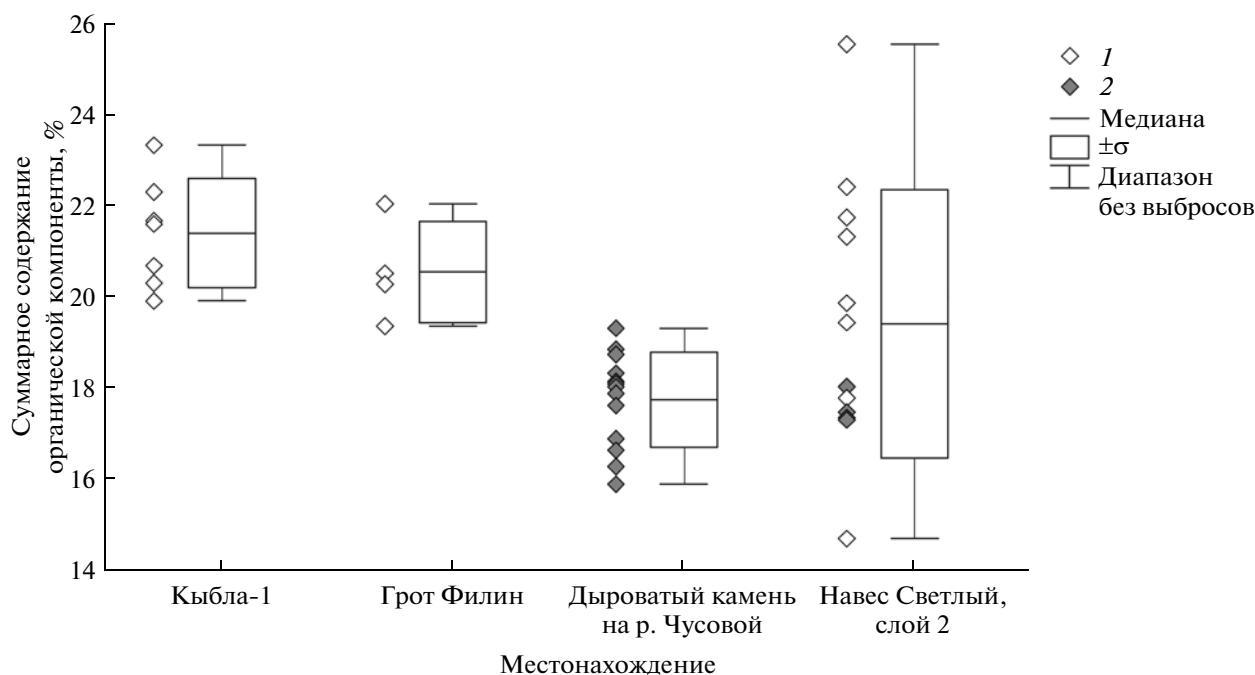


Рис. 1. Суммарное содержание органической компоненты в нижнечелюстных костях грызунов из разных местонахождений: 1 – остатки представителей современной фауны окрестностей местонахождений; 2 – остатки типичных представителей позднелейстоценового “тундро-степного” комплекса, в настоящее время отсутствующих в фауне региона.

ности и другим внешним признакам, то выборка образцов для анализа должна представлять все разнообразие этих признаков. При соблюдении этих условий подбора образцов в большинстве случаев разброс значений содержания в них органической компоненты отражает хронологическую однородность (неоднородность) костных остатков в изучаемом слое отложений.

Не до конца решен вопрос о значимости межвидовых различий изначального содержания органической компоненты и скорости ее разрушения в ходе диагенеза. Показано, что принципиальное значение имеет размер костного фрагмента. Прямое сопоставление данных о содержании органической компоненты в костях представителей разных размерных классов не позволяет судить об их относительном возрасте, даже если они происходят из одного слоя отложений (Садыкова и др., 2012).

Установлено, что в слоях, для которых серии радиоуглеродных датировок или особенности залегания позволяют говорить о синхронности костных остатков в слое, разброс значений содержания органической компоненты не превышает 5% для однотипных костных фрагментов. Примерами могут служить отложения из позднелейстоценового местонахождения Дыроватый камень на р. Чусовой, для которого возраст костей в пределах одного элементарного образца варьирует в пределах одной тысячи лет (Stafford et al., 1999), и отложения из местонахождения Грот Фи-

лин на р. Серге, которые, судя по присутствию неразложившихся роговых образований и наличию костей ондатры, формировались на протяжении нескольких последних десятилетий. В первом случае были проанализированы 13 челюстей разных видов мышевидных грызунов и пищухи, в них содержалось от 15.9 до 19.3% органического вещества, во втором случае проанализированы четыре челюсти водяных полевок, и содержание органической компоненты в них было от 19.4 до 22%. Примером элементарного образца, для которого полностью исключено влияние хронологической неоднородности и разницы в условиях формирования, послужили полуразложившиеся погадки филина, собранные в гнезде, которое использовалось птицами на протяжении всего 1–2 сезонов за год до момента сбора образцов в 2006 г. (местонахождение Кыбла-1). В семи челюстях водяных полевок из этого местонахождения доля органической компоненты составила от 19.9 до 23.3%. То есть в каждом из этих элементарных образцов максимальный разброс значений содержания органической компоненты в однотипных костных фрагментах был менее 4% (рис. 1).

Проведенный для серии однослойных и многослойных местонахождений анализ показал, что если разброс значений содержания органической компоненты в однотипных фрагментах в пределах элементарного образца превышает 5%, можно говорить о его хронологической неоднородности. Примером может служить элементарный образец

из слоя 2 (горизонт 5) местонахождения Навес Светлый на р. Серге. Судя по стратиграфическому положению, слой 2, вероятнее всего, сформировался не ранее середины голоцена (Волков и др., 2007), однако массовое присутствие в нем видов, типичных для позднего плейстоцена, заставило предполагать, что значительная часть костного материала в нем переотложена и попала сюда из нижележащих отложений. В то же время, по прокрашенности и другим внешним признакам сохранности разные кости внутри слоя различались мало. Термический анализ серии нижнечелюстных костей разных видов грызунов из этого слоя показал, что в данном элементарном образце наблюдается максимальный разброс значений содержания органической компоненты (14.7–25.1%) среди всех изученных на данный момент местонахождений. Показано также, что при разделении образцов на 2 группы по признаку принадлежности видов к таежному (*Arvicola terrestris*, *Clethrionomys* sp., *Microtus oeconomus*) и тундростепному (*Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Microtus gregalis*, *Cricetulus migratorius*) комплексу, обнаруживаются достоверные различия между этими группами по содержанию органики (Смирнов и др., 2009). Т.е. для слоя 2 местонахождения Навес Светлый высокая степень различий по содержанию органики между изученными челюстями грызунов разных видов подтверждает предположение о хронологической неоднородности костных остатков.

Для нескольких многослойных местонахождений прослежены изменения термических характеристик костных остатков в разных слоях отложений (Смирнов и др., 2009). В большинстве случаев смены состава и структуры тафоценозов в разных горизонтах отложений сопровождаются сдвигами спектра термических свойств костных остатков, входящих в их состав.

В настоящее время определение термических свойств субфоссильных костных остатков для серий образцов может быть рекомендовано в следующих случаях:

1) для качественной оценки хронологической однородности элементарного образца, в том числе для обоснования возможности его радиоуглеродного датирования по смеси костей;

2) при изучении многослойных местонахождений для более точного определения границ между слоями, соответствующими разным этапам накопления остатков. В этом случае сходство термических характеристик серий костных фрагментов из разных элементарных образцов может быть свидетельством их принадлежности к одному этапу;

3) для хронологического ранжирования больших серий образцов, происходящих из одного местонахождения;

4) для приблизительной оценки, в каких пропорциях внутри образца смешаны остатки разного возраста (для образцов, в которых присутствуют резко разновозрастные остатки).

Примером последовательного применения описанного подхода могут служить результаты изучения костных остатков из местонахождения Грот Пузан, расположенного на восточном склоне Северного Урала (Садыкова, 2013). В центральной части грота рыхлые отложения были вскрыты на участке 0.7×0.7 м на глубину около 15 см горизонтами толщиной 1–2 см. В отложениях выделяются 3 слоя: слой 1 толщиной около 2 см – сбор с поверхности, серая супесь с большим количеством растительной трухи, слой 2 толщиной около 10 см представлен серо-коричневой гумусированной супесью с небольшим количеством щебня, корнями растений и слой 3 толщиной около 5 см, представленный легким красно-коричневым суглинком с небольшим содержанием щебня. Отложения включают массу костных остатков животных, причем в слоях 1 и 2 кости светло-желтые и белые, а в слое 3 довольно яркой красновато-коричневой окраски. Проанализированы 2 элементарных образца (из горизонтов 2 и 11), относящихся соответственно к слоям 2 и 3, использованы только данные по грызунам.

На сериях нижнечелюстных костей полевок проведена оценка хронологической однородности костных остатков из изученных горизонтов методом ДТА. Показаны достоверные различия по уровню содержания органической компоненты в костях полевок между горизонтами (рис. 2).

В горизонте 2 содержание органической компоненты в костях составляет в среднем около 19% (от 17 до 20%), в горизонте 11 оно несколько ниже – в среднем 16% (от 15 до 17%). Т.е. внутри горизонтов различия между однотипными костными остатками не превышают 3%, что свидетельствует о высокой степени синхронности остатков в изученных слоях. Эти данные обосновали возможность получения адекватных радиоуглеродных дат для изученных горизонтов по смеси костей.

Датировки проведены в изотопном центре Российского государственного педагогического университета им. Герцена (таблица). Показано, что (с учетом калибровки) возраст остатков из горизонта 11 составляет 560–700 лет, возраст остатков из горизонта 2 – не более 370 лет.

Таким образом, накопление остатков в гроте происходило как минимум в 2 этапа: слой 3 формировался в XIV–XV вв. н. э., слой 2 – в XVII–XX вв. н. э., причем термические характеристики однотипных костных остатков подтверждают хронологическую однородность остатков внутри каждого из слоев.

Применение серийного анализа термических свойств костных фрагментов может служить эф-

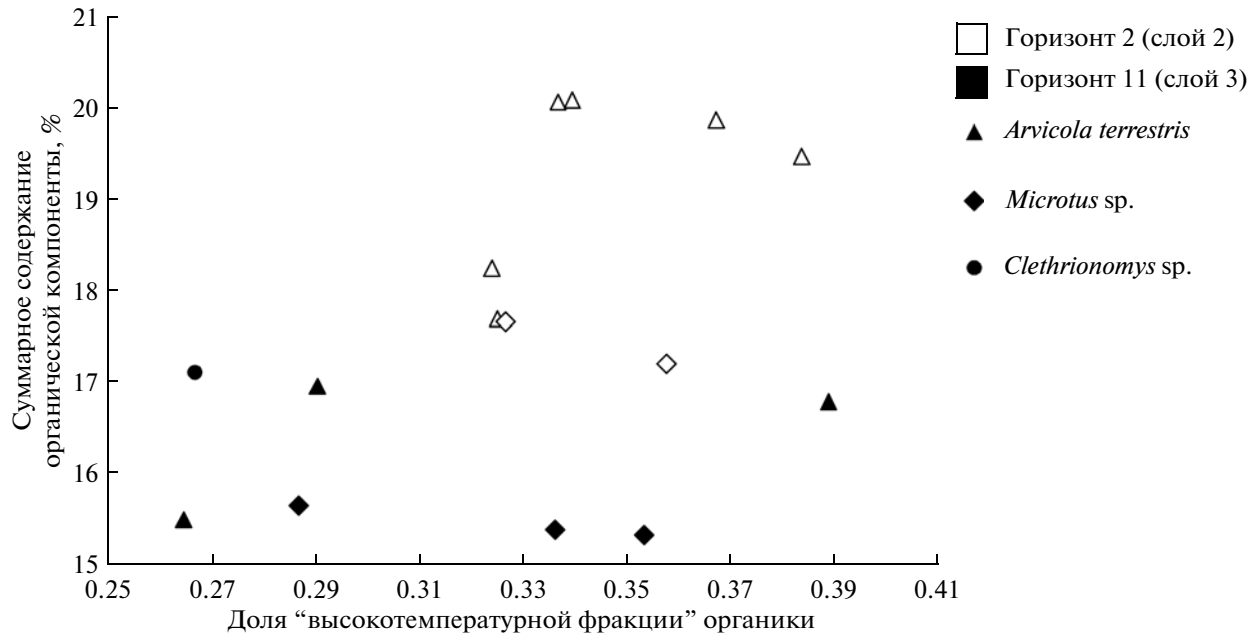


Рис. 2. Термические свойства фрагментов нижнечелюстных костей полевок из изученных горизонтов грота Пузан.

фективным инструментом уточнения хронологических рамок пребывания того или иного вида в сообществах какого-либо региона. Так, в образце из горизонта 11 грота Пузан обнаружен один первый нижний зуб узкочерепной полевки — вида, ныне отсутствующего в фауне таежной зоны Урала. Ранее остатки узкочерепных полевок в позднеголоценовых тафоценозах мелких млекопитающих на Северном Урале были обнаружены в поверхностных отложениях нескольких многослойных местонахождений, глубокие слои которых содержали остатки более древнего возраста (Смирнов, 1996; Teterina, 2009). Для этих находок нельзя было исключить, что они представляют собой примесь из более глубоких слоев. В одном из таких случаев (слой 1 Ушминской пещеры) анализ термических свойств щечных зубов разных видов полевок показал, что остатки видов-реликтов позднего

плейстоцена присутствуют в позднеголоценовом слое в качестве асинхронной примеси.

Однако в гроте Пузан показана высокая степень хронологической однородности костных остатков в изученных горизонтах, так что находка узкочерепной полевки здесь подтверждает, что этот вид обитал в южной части Восточного склона Северного Урала вплоть до второй половины позднего голоцена и, по всей видимости, исчез из состава фауны не ранее XIV в. н. э.

Определение объема материала, необходимого для реконструкции состава и структуры локального тафоценоза

После описания элементарных образцов и определения их хронологической принадлежности следующим шагом является обобщение дан-

Результаты радиоуглеродного датирования костных остатков (по коллагену из смеси костей мелких позвоночных) из местонахождения грот Пузан

Датированный объект	Лабораторный код образца	¹⁴ C дата, ВР	Интервалы калиброванного календарного возраста, СЕ	
			68.2%	95.4%
Горизонт 2, слой 2	Spb_813	228 ± 30	1640–1670 (34.1%)	1630–1690 (42.8%)
			1770–1800 (26.5%)	1730–1810 (40.5%)
			1940–1960 (7.7%)	1930–1960 (12.1%)
Горизонт 11, слой 3	Spb_810	520 ± 35	1395–1440 (100%)	1310–1350 (16.0%)
				1390–1450 (79.4%)
Горизонт 11, слой 3	Spb_811	529 ± 40	1320–1340 (10.9%)	1310–1360 (28.3%)
			1390–1440 (57.3%)	1380–1450 (67.1%)

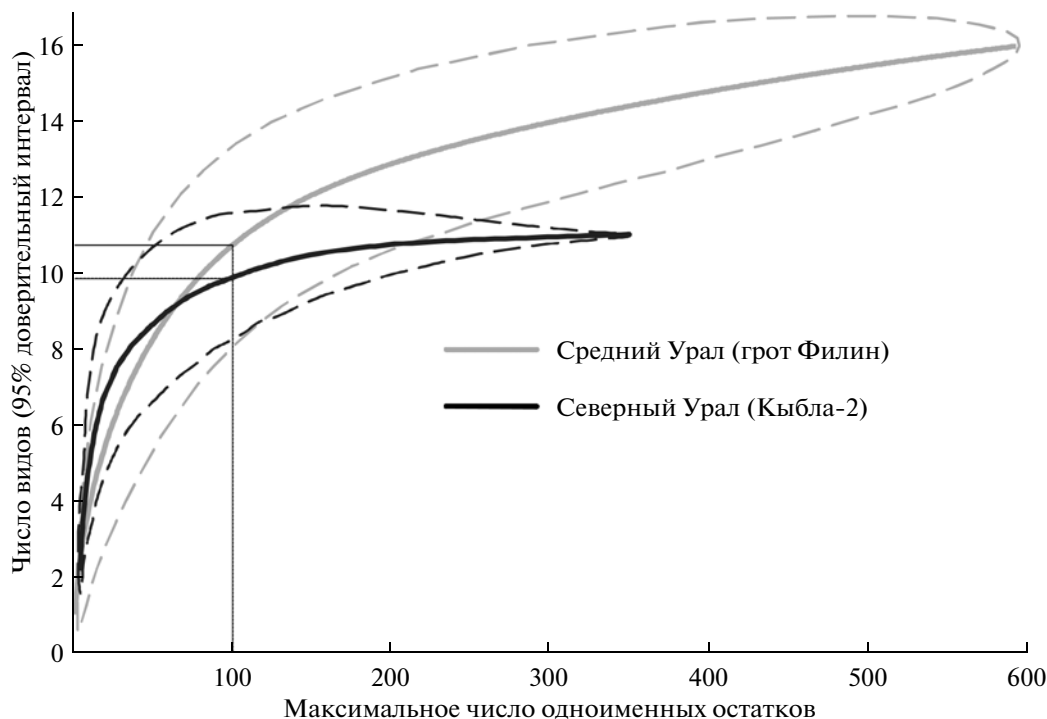


Рис. 3. Зависимость числа выявляемых видов грызунов от объема выборки на примере типичных тафоценозов Северного и Среднего Урала.

ных по элементарным тафоценозам из одного или нескольких близко расположенных местонахождений. Результатом является реконструкция локальной фауны данной местности в изучаемом временном интервале и определение, какими вариантами локальных тафоценозов эта локальная фауна представлена. Основанием для объединения нескольких элементарных фаун в одну локальную является их хронологическая и пространственная близость, а также сходство видовых списков (Смирнов, 2004).

При реконструкции локальных фаун и тафоценозов большое значение имеет объем выборки. Чтобы определить, какого количества остатков достаточно для выявления состава локальной фауны, необходимо знать общее число видов в фауне и степень выравненности долей разных видов (Смирнов, Маркова, 1996). Оценить приблизительный объем материала, позволяющий корректно описать локальную фауну грызунов можно по кривой зависимости числа выявляемых видов от числа остатков, использованных для анализа. Такие кривые были построены с помощью программы PALSTAT Version 1.92 для голоценовых тафоценозов таежной зоны Урала по собственным и имеющимся в литературе данным (Смирнов, 1993; Смирнов, 1996; Teterina, 2009; Фадеева, Смирнов, 2008 и др.). Показано, что в голоценовых тафоценозах Северного и Среднего Урала, для обнаружения всех многочисленных и

обычных видов данной локальной фауны можно считать достаточной выборку, включающую около 100 одноименных остатков. В качестве примера приведены кривые для позднеголоценовых тафоценозов из местонахождений Грот Филин (Средний Урал) и Кыбла-2 (Северный Урал), включавших массовый костный материал (рис. 3). В местонахождении Грот Филин 5 из 16, а в местонахождении Кыбла-2 — 2 из 11 обнаруженных видов представлены единичными находками, остальные виды обычны или многочисленны.

Если отдельные элементарные образцы содержат достаточное количество остатков, каждый из них может быть охарактеризован как локальный тафоценоз. При недостатке материала иногда приходится в пределах местонахождения объединять образцы из соседних горизонтов, чтобы получить выборку необходимого объема. Такое объединение допустимо, только если между образцами нет принципиальных различий по показателям сохранности костных остатков, составу доминантов или другим параметрам.

В местонахождении грот Пузан оба изученных элементарных образца характеризуют одну локальную фауну. Объем изученного материала позволяет допустить, что она представлена в данном местонахождении как минимум двумя вариантами локальных тафоценозов, соответствующими разным этапам накопления остатков в гроте. Эти локальные тафоценозы несколько различаются

по соотношению остатков разных видов, хотя видовой состав и характерный доминант неизменны. Всего определено более 1000 зубов 11 видов. Состав и соотношение остатков разных видов являются типичными для позднеголоценовых тафоценозов грызунов на Северном Урале: преобладает водяная полевка (около 34%), многочисленны экономка и темная полевка, обычны остатки белки, лесного лемминга, рыжей и красно-серой полевок, присутствуют остатки летяги, красной полевки, бурундука. Разница между горизонтами проявляется в том, что в горизонте 2 субдоминантом является темная полевка (почти 26%), а в горизонте 11 – экономка (28%).

Избирательность попадания остатков разных видов в отложения

На следующем этапе, при переходе от анализа собственно субфоссильных образцов к характеристикам реальных сообществ необходимо ответить на вопрос: как могло выглядеть локальное население животных в окрестностях местонахождения в период формирования тафоценоза и каким изменениям оно подвергалось? На этом этапе принципиальной становится проблема избирательности попадания остатков разных видов в отложения.

Соотношение остатков разных видов в тафоценозе является отражением их численности в окрестностях местонахождения через призму пищевых предпочтений хищника – агента накопления остатков. Многочисленные попытки сопоставить кормовые спектры пернатых и четвероногих хищников с составом тафоценозов вполне закономерно дают неоднозначные результаты. Громовым (1961) было показано, что пернатые миофаги очень “тщательно” облавливают территорию, и в их добыче оказываются практически все, даже самые редкие виды, но их относительная численность не полностью отражает таковую в окружающих местообитаниях. Сопоставление результатов отловов мелких млекопитающих давилками в разных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) с численностью видов в добыче хищников тундровой зоны (Бородин, 1997; Бородин и др., 1997) показало, что основная доля добычи хищников, как пернатых, так и наземных, приходится на наиболее многочисленные виды открытых стадий, для Южного Ямала это в первую очередь сибирский лемминг. При этом малочисленный костный материал из мест скопления погадок или отложений нор хищников дает информацию о наиболее многочисленных видах открытых биотопов, а массовый может выявить практически полный видовой состав фауны мелких млекопитающих данного региона, хотя соотношение видов в нем будет отражать преимущественно численность видов в пределах открытых

биотопов. Подобные результаты были получены Агаджаняном при сопоставлении результатов отловов мелких млекопитающих в различных биотопах и состава добычи пернатых хищников в долине р. Ануй на Алтае (Агаджанян, 2001; Agadjanian, Serdyuk, 2005). Недавними исследованиями, проведенными в районе Большого Бассейна в Северной Америке (Terry, 2010), было показано, что в сухих степях этого региона танатоценозы и тафоценозы, формирующиеся в местах, где накапливаются погадки сов, очень точно отражают состав и структуру населения грызунов в окрестных местообитаниях. Очевидно, что в условиях лесной зоны в структуре тафоценозов будет наиболее значительна избирательность, связанная с соотношением открытых и закрытых биотопов на охотничьей территории хищника.

Для многих территорий, в том числе и для Урала, основным агентом накопления остатков мелких позвоночных в карстовых полостях являются филины. Для этого хищника, помимо численности и биотопической приуроченности, важным фактором является размер потенциальной добычи. Если крупные и более мелкие виды, которыми питается хищник, имеют одинаково высокий уровень численности, то хищник предпочитает добывать крупных.

Для оценки влияния избирательности питания филина на структуру формирующегося тафоценоза в условиях таежной зоны рассмотрим результаты сопоставления данных по современным сообществам грызунов, полученные неонтологическими и палеонтологическими методами в двух хорошо изученных районах: Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал) и природном парке Оленьи Ручьи (Средний Урал).

В предгорной части Печоро-Илычского заповедника для сравнения использовали данные о структуре тафоценозов из местонахождений Кыбла-1 и Шежим; результаты отловов грызунов канавками, а также данные изучения питания филина по погадкам (Садыкова, Смирнов, 2005; Садыкова, 2007).

Для территории природного парка Оленьи Ручьи было проведено подобное сравнение результатов отловов конусами, проведенных в 2004–2007 гг. на участке поймы р. Серги в лесу и на лугу и изучения субфоссильных остатков из нескольких близко расположенных местонахождений. Использован материал из местонахождений Грот Филин, Навес Старик (горизонт 1), Навес Смотровый (горизонты 1–2). Эти местонахождения удалены от места отловов всего на несколько километров, тафоценозы из них характеризуют современное состояние сообщества (Садыкова, 2006; Садыкова, 2011).

Во всех рассмотренных нами случаях соотношения разных видов грызунов в отловах и остатках добычи филинов существенно различаются.

Эти различия в составе и относительной доле разных видов объясняются разными причинами, которые можно разделить на две группы.

С одной стороны, они определяются избирательностью питания филина. С этим связано преобладание в отложениях остатков обыкновенной полевки (наиболее массового вида открытых биотопов) в долине р. Серги; повышенная доля красно-серой полевки в отложениях на Печоре, отсутствие в отложениях в Печоро-Илычском заповеднике лесной мышовки и заниженная доля красных и рыжих полевок в отложениях во всех изученных районах.

С другой стороны, различия в результатах, полученных разными методами, объясняются несовершенством примененных методик отловов: их непродолжительностью и узкой биотопической приуроченностью. Именно по этим причинам, вероятно, в отловы на Серге не попал лесной лемминг, а в отловах на Илыче отсутствует экономка и мала доля темных полевок.

Установлено, что даже наиболее скрытные и мелкие виды (лесной лемминг, лесная мышовка) попадают в орнитогенные скопления, если в изучаемом районе у них бывают периоды высокой численности.

Показано, что элементарный тафоценоз, включающий остатки добычи филина, отражает картину динамики населения грызунов, через механизм накопления остатков не во все годы, а преимущественно в годы высокой численности животных, способных обеспечить успешное гнездование хищника. Поскольку за время накопления элементарного образца случаются периоды всплеск численности разных видов, в тафоценозе происходит усреднение облика локального населения. Степень этого усреднения и наблюдаемое соотношение видов в тафоценозе определяются общей продолжительностью периода накопления остатков.

При реконструкции динамики сообществ на субфоссильном материале из мест скопления добычи филинов необходимо учитывать, что хронологический и пространственный масштаб реконструируемых особенностей и изменений в сообществах зависит от продолжительности и условий формирования тафоценозов, насыщенности отложений костными остатками. Среди динамических явлений в жизни сообществ грызунов, которые находят свое отражение в структуре тафоценозов, можно выделить несколько групп.

– Популяционная динамика отдельных видов. В том случае, когда продолжительность формирования тафоценоза ограничивается несколькими годами, в его структуре значительна доля всех видов, которые в этот период имели высокую численность, даже если в целом в населении региона эти виды относятся к числу редких или являются непривлекательной добычей для филинов.

Примером может служить преобладание остатков лесного лемминга в погадках филина, собранных в 1986–1993 гг. в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника. Уже при длительности накопления остатков в несколько десятков лет облик локального тафоценоза усредняется, и влияние всплеск численности отдельных видов нивелируется, эти данные хорошо согласуются с результатами математического моделирования процесса накопления остатков добычи хищников (Terгу, 2008).

– Локальные изменения в окрестных местообитаниях. Эти изменения проявляются в структуре тафоценозов, если они касаются изменения соотношения открытых и закрытых местообитаний на охотничьей территории филина. Так, появление большой гари в верховьях р. Илыч привело к увеличению доли темной полевки в тафоценозах местонахождений Кыбла-1 и Кыбла-2 (Садыкова, 2011). Вероятно, подобные изменения определяют разницу в структуре тафоценозов из разных горизонтов отложений грота Пузан. Увеличение доли темной полевки в горизонте 2 по сравнению с горизонтом 11 может указывать на то, что на этом этапе формирования отложений в окрестностях гнезда, наряду с приречными лугами, где филины успешно отлавливали водяную полевку и экономку, появились (расширились) открытые пространства иного рода: суходольные луга, вырубki или гари. Именно в этих биотопах темные полевки наиболее многочисленны и доступны для хищника.

– Изменения ландшафтов, связанные с человеческой деятельностью и глобальными изменениями климата. Такие изменения проявляются на региональном уровне: сходные тенденции изменения соотношения долей видов проявляются в тафоценозах из местонахождений, находящихся на значительном удалении друг от друга. Чаще всего подобные изменения касаются не только структуры тафоценозов, но и их состава. Примером могут служить смены локальных тафоценозов грызунов, происходившие в позднем голоцене в Красноуфимской лесостепи (Смирнов, 1993) и на территории южной части Среднего Урала (Садыкова, 2006, 2011). Здесь тафоценозы с преобладанием лесных полевок сменились тафоценозами с доминированием водяной полевки, которые в свою очередь сменились тафоценозами с доминированием обыкновенной полевки.

Полученные нами данные показывают, что анализ субфоссильных скоплений остатков мелких млекопитающих пригоден не только для крупномасштабных палеофаунистических реконструкций, но и для детального изучения многолетней динамики населения на локальном уровне. В данном случае речь идет о таких динамических явлениях в жизни сообществ мелких млекопитающих, характерная продолжитель-

ность которых составляет несколько десятков или сотен лет. Именно этот временной масштаб практически недоступен для изучения ни неонтологическими, ни классическими палеонтологическими методами. Дальнейшее развитие этого направления требует разработки некоторых специфических методических приемов на всех этапах исследования: от сбора образцов до интерпретации получаемых субфоссильных спектров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Н.Г. Смирнова за помощь в подготовке данной статьи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (12-04-31366-мол_а и 11-04-00426-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К.*, 2001. Современные танатоценозы мелких млекопитающих долины р. Ануй (Республика Алтай) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий: Материалы. Годовой сессии ИАЭ СО РАН. Новосибирск. Т. 7. С. 29–32.
- Бородин А.В.*, 1997. Соотношение численности видов мелких млекопитающих в различных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) по результатам отловов давилками и в пищевом рационе хищных птиц и песка // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири: сб. науч. трудов. Челябинск: Рифей. С. 91–105.
- Бородин А.В., Ерохин Н.Г., Маркова (Самохина) Е.А.*, 1997. Остатки мелких млекопитающих из отложений нор песка // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири: сб. науч. трудов. Челябинск: Рифей. С. 106–132.
- Волков Р.Б., Улитко А.И., Изварин Е.П.*, 2007. Новый памятник Каменного века в долине реки Серга (Средний Урал) // XVII уральское археологическое совещание. Екатеринбург–Сургут. С. 72–74.
- Громов И.М.*, 1961. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорий Крыма. М.: Изд-во АН СССР. 190 с.
- Историческая экология животных гор Южного Урала, 1990. *Смирнов Н.Г.* и др. Свердловск: УрО АН СССР. 243 с.
- Садыкова Н.О.*, 2006. Сообщество млекопитающих долины р. Серги в позднем голоцене // Экология в меняющемся мире. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига. С. 208–210. – 2007. Подходы к изучению вековой и многолетней динамики сообществ мелких млекопитающих на палеонтологическом материале (на примере Северного Урала) // Экология от Арктики до Антарктики. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига. С. 277–282. – 2011. Изучение динамики сообществ грызунов на основе субфоссильного материала (на примере серии зоогенных скоплений в таежных районах Северного и Среднего Урала). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: типография ИПЦ УрФУ. 20 с. – 2013. Грот Пузан – новое местонахождение позднеголоценовых мелких млекопитающих на восточном склоне Северного Урала // Динамика современных экосистем в голоцене: Материалы Третьей всерос. науч. конф. Казань: Отечество. С. 309–310
- Садыкова Н.О., Киселева Д.В., Веливецкая Т.А.*, 2012. Материалы к сравнительному анализу степени фоссилизации ископаемых костных остатков крупных и мелких млекопитающих // Экология: традиции и инновации: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий. С. 115–120.
- Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г.*, 2005. Формирование локальных и элементарных фаун в зоогенных отложениях Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильч. заповедника. Вып. 14. С. 152–158.
- Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Киселева Д.В.*, 2010. Термические свойства и элементный состав костных остатков млекопитающих как показатели степени фоссилизации // Динамика экосистем в голоцене. Материалы Всерос. науч. конф. Екатеринбург. С. 182–186
- Смирнов Н.Г.*, 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука. 62 с. – 1996. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург. С. 39–83. – 2003. К изучению динамики млекопитающих на палеотериологическом материале // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы Междунар. совещ. С. 403–404. – 2004. О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих // Новейшие археозоологические исследования в России: к столетию со дня рождения В.И. Цалкина. М.: Языки славянской культуры. С. 57–80. – 2006. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. № 6. С. 452–456.
- Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О., Киселева Д.В., Шапова Ю.В.*, 2009. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. 1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ. Екатеринбург: Гощицкий. 118 с.
- Смирнов Н.Г., Маркова А.К.*, 1996. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы к исследованию по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Екатеринбург. С. 3–16.
- Смирнов Н.Г., Садыкова Н.О.*, 2003. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии // Четвертичная палеозоология на Урале: сб. науч. трудов. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. ун-та. С. 98–115.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г.*, 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Гощицкий. 172 с.

- Agadjanian A.K., Serdyuk N.V.*, 2005. The history of mammalian communities and paleogeography of Altai Mountains in the Paleolithic // *Paleontological J.* V. 39. Supplement № 6. P. 645–821.
- Stafford T.W., Semken H.A., Graham R.W., Klippel W.F., Markova A. et al.*, 1999. First accelerator mass spectrometry C^{14} dates documenting contemporaneity of nonanalog species in late Pleistocene mammal communities // *Geology*. V. 27. № 10. P. 903–906.
- Terry R.C.*, 2008. Modeling the effects of predation, prey cycling, and time-averaging on relative abundance in raptor-generated small-mammal death-assemblages // *Palaios*. V. 23. P. 402–410. – 2010. On raptors and rodents: testing the ecological fidelity of cave death-assemblages through live-dead analysis // *Paleobiology*. V. 36. P. 137–160.
- Teterina A.*, 2009. Rodents of the North Urals in the Late Pleistocene and Holocene // *Quaternary International*. V. 201. P. 31–36.
- Votyakov S., Kiseleva D., Shchapova Yu., Smirnov N., Sadykova N.*, 2010. Thermal properties of fossilized mammal bone remnants of the Urals // *J. of Thermal Analysis and Calorimetry*. V. 101. № 1. P. 63–70.

SOME METHODOLOGICAL ASPECTS OF STUDYING TAPHOCOENOSES OF SMALL MAMMALS FROM ZOOGENIC DEPOSITS

N. O. Sadykova

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

Some methodological problems that appear while reconstructing the composition and structure of small mammal communities based on the subfossil material collected are discussed. They are as follows: the determination of chronologic boundaries of the material analyzed with a particular focus on the application of the differential thermal analysis (DTA) for the assessment of chronologic uniformity and relative age of bone remains; the assessment of the number of bone remains necessary for reliable reconstruction; and the evaluation of the selectivity of predators in choosing their prey as a key source of the discrepancies between the shares of particular species in the taphocenosis and those of these species in real community. The methods proposed were described while analyzing the Late Holocene subfossil material collected in the Puzan Grotto.