

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Институт экологии растений и животных

**Т. В. Фадеева, Н. Г. Смирнов**

**МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ  
ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ  
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

ЕКАТЕРИНБУРГ

**ГОЦИКИИ**

2008

УДК 599.32/.38(470.53):551.79

**Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г.** Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. — Екатеринбург: Из-во «Гощицкий», 2008. — 172 с.

ISBN 978-5-98829-015-5

В монографии описана серия новых местонахождений костных остатков млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из рыхлых отложений карстовых полостей Вишерского и Александровско-Губахинского участков Пермского Предуралья. В результате раскопок получен массовый остеологический материал, включающий более 160 тыс. щечных зубов мелких млекопитающих. Приведена оценка тафономических особенностей местонахождений, на основе которой они сгруппированы в соответствии с принципом тафономической однородности.

Проведена реконструкция состава локальных фаун мелких млекопитающих и структуры населения грызунов основных хроносрезов. Решена задача типологизации региональных фаун по зональной принадлежности. Показано, что в холодные фазы позднего плейстоцена здесь существовал типичный вариант гипербореального комплекса мелких млекопитающих с характерным для него сочетанием видов, потомки которых обитают ныне в тундре и степи. Этот комплекс в голоцене трансформировался в таежный через серию экотонов во времени.

Выделены и охарактеризованы основные этапы развития состава и структуры сообществ мелких млекопитающих Пермского Предуралья, которые сопоставлены с аналогичными характеристиками для серии сопредельных территорий Северной Евразии. Впервые обосновано положение о том, что Пермское Предуралье в позднем плейстоцене представляло собой территорию, где во время максимального похолодания при господстве зональных гипербореальных сообществ в качестве азональных присутствовали лесные элементы, что позволяет говорить о рефугиуме теплолюбивых элементов. В условиях относительно теплого поздневалдайского межстадия сохранялись холоднолюбивые элементы.

Особое внимание уделено изучению видовых комплексов грызунов на основе сопряженности вековой динамики их численности в позднем плейстоцене и голоцене с помощью метода главных компонент. Обоснована перспективность выделения и анализа динамических плеяд как одного из методов четвертичной палеоэкологии.

*Печатается по решению Ученого Совета  
Института экологии растений и животных УрО РАН*

Редактор  
Рецензент

К. И. УШАКОВА  
кандидат биол. наук  
Е. А. МАРКОВА

*Работа выполнена при поддержке РФФИ проект № 05-04- 00663,  
программы развития ведущих научных школ РФ,  
программы "Происхождение и эволюция биосферы".*

ISBN 978-5-98829-015-5

© Коллектив авторов, 2008  
© Оформление. Издательство  
«Гощицкий», 2008

Детальные сведения об историческом развитии териофаун отдельных территорий в позднем плейстоцене и голоцене чаще всего рассматриваются как один из источников информации для понимания изменений природной обстановки. При этом специфика такого источника зачастую недооценивается, как и особенности реакции млекопитающих и их отдельных групп на динамику биотических и абиотических факторов среды. Большой комплекс знаний из неонтологии, включающий аутоэкологию, синэкологию, экологическую биогеографию и другие разделы знаний из смежных дисциплин, должен служить основой при палеоэкологической интерпретации териологических материалов по позднему кайнозою. Процедуры такой интерпретации еще нельзя считать достаточно разработанными и обоснованными. Пока в этой области преобладает поверхностное применение метода видов индикаторов в его самом примитивном виде, когда на основе присутствия в ископаемых сообществах того или иного вида реконструируется среда обитания, характерная для его современных потомков. Такой подход был приемлем на самых первых этапах исследования проблемы, но при современном уровне развития палеогеографических и палеоклиматических реконструкций его приходится признать архаичным и слишком грубым. Он страдает многими недостатками, на разбор которых в соответствующих разделах данной работы будет обращено самое пристальное внимание. Палеотериологический материал по позднему кайнозою предоставляет не просто богатые, а в ряде случаев уникальные возможности для исследования палеоэкологии древних сообществ. Реализация этих возможностей зависит от правильной постановки задач и от наличия данных, адекватных этим задачам по качеству и количеству. Здесь, во вводной части работы, хотелось бы остановиться именно на последнем аспекте затронутого вопроса.

Практически любое обращение к палеофаунистическому материалу содержит в себе элементы реконструкции. Осознанно или интуитивно такие реконструкции ведутся на разных уровнях: локальном, региональном или более высоких (Смирнов, 2006). Работа на каждом из этих уровней требует использования специфических материалов, процедур и подходов. Заключение и выводы, полученные при исследовании на нижних уровнях, далеко не всегда можно распространять на объекты следующего уровня. Правомочность таких распространений — отдельный и очень непростой круг вопросов. В данной работе авто-

ры старались не выходить за пределы задач, лежащих в пределах рассмотрения на локальном и региональном уровнях. Тем не менее при решении любого конкретного методического вопроса неизбежно всплывали те или иные аспекты крупной экологической проблемы, которую можно сформулировать следующим образом: оценка степени и форм отражения пространственно-временной гетерогенности среды при переходе от одного уровня организации экосистем к другому. Не преодолимо запутанным клубком вопросов методического характера процедура палеоэкологических реконструкций представляется до тех пор, пока исследование проводится без учета масштабов временной динамики процессов и масштабов пространственной организации сообществ. Разумеется, авторы не предлагают универсальных ключей для решения возникающих на этом пути проблем. Однако есть надежда, что полученный нами опыт будет интересен и другим исследователям, занятым локальными и региональными палеоэкологическими реконструкциями на основе сборов остатков четвертичных млекопитающих.

К настоящему времени изучены многочисленные местонахождения четвертичных мелких млекопитающих на соседних к Пермскому Предуралью территориях (Кочев, 1986; Смирнов и др., 1990; Агаджанян, 1992; Смирнов, 1993, 1994, 1995, 1996; Яковлев, 1996; Маркова, 1998; Тетерина, 2003). Исследования ископаемой териофауны Пермского Предуралья ранее имели эпизодичный характер, и целостной картины для понимания истории формирования современной фауны мелких млекопитающих региона не было.

Основная цель данной работы — установление закономерностей динамики состава териофаун и структуры населения мелких млекопитающих Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене — в первую очередь, для выяснения исторических корней их современных характеристик.

Авторы сознают, что стоящие перед ними задачи удалось решить далеко не полностью, но полученные результаты могут быть использованы как некая основа для дальнейших исследований. Мы надеемся, что введение собранного и в какой-то степени обработанного нового материала в широкий научный оборот будет способствовать пополнению источниковой базы для анализа и дискуссий по проблемам динамики фаун и экосистем Северной Евразии в плейстоцене и голоцене.

При написании данной работы авторы старались не сглаживать и не прятать спорные вопросы, а наоборот, обнажать их и обсуждать или, как минимум, ставить. По многим из них между двумя авторами монографии нет единого мнения, что нашло отражение в противоречиях на интерпретацию некоторого материала в разных главах. Чтобы у чита-

телей по этому поводу не возникало недоумения, в содержании приведено авторство отдельных глав работы. Поскольку оба автора внесли вклад в работу над каждой главой, то работа является коллективным трудом, но с разной степенью ответственности за содержание отдельных разделов. Если фамилия одного из авторов в содержании главы стоит первой, именно его точка зрения на изложенные в ней материалы нашла большее отражение в тексте.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Благодаря предварительным исследованиям, консультациям и участию в экспедициях известного краеведа и археолога Евгения Панфиловича Близнецова (1931–2006). С помощью спелеолога И.Г. Поносова нам удалось за относительно короткий период подробно изучить отложения 10 местонахождений позднеплейстоценовых и голоценовых костных остатков мелких млекопитающих на территории административного подчинения г. Александровска. Под руководством геолога Л.Ю.Меньших были проведены раскопки пещеры Верхнегубахинская; а костный материал из этой пещеры был передан нам для изучения. Благодаря информации начальника Камской археологической экспедиции А.Ф. Мельничука был открыт новый археологический и палеозоологический памятник — пещера Дыроватый Камень на р. Вишере, и впервые для южной части Северного Предуралья получены материалы по голоценовой истории фауны мелких млекопитающих.

Большую помощь в организации полевых работ и раскопках оказали Н.А. Фадеев, С.В. Михеев, В.П. Плотников, А.Ф. Мельничук, А.В. Васильев, Р.Г. Гарипов, П.А. Косинцев, И.Б. Головачев, А.А. Воробьев, И.Н. Подопригра, О.П. Бачура, Д.Ю. Ваулев, Е.А. Кузьмина. Благодаря консультациям А.А. Болотова выполнена работа по определению состава выделенных литологических слоев. Выражаем искреннюю признательность Т.П. Коуровой, которая оказала существенную помощь в обработке ископаемого материала и в подборе коллекционных материалов по полевке-экономке. Благодарим д.б.н. А.И. Шепеля за ценные советы и обсуждения некоторых разделов данной работы, а также к.б.н. В.В. Демидова, который неоднократно давал подробные консультации по современной териофауне Пермского Предуралья. Авторы очень признательны за представленную возможность использовать в работе коллекционные материалы по рецентным грызунам А.Г. Васильеву, И.А. Васильевой (лаборатория экологических основ изменчивости и биоразнообразия ИЭРиЖ УрО РАН), Н.Г. Ерохину (музей ИЭРиЖ УрО РАН), А.И. Шепелю (кафедра зоологии позвоночных Пермского государственного университета), В.А. Акимову (кафедра биогеоценологии и охраны природы Пермского государственного-

го университета). Большую помощь в технической стороне процесса обработки материалов оказали Ю.Н. Ушаков, М.Н. Черных, А.С. Ширинкин, А.И. Морозов. Директор Пермского областного краеведческого музея С.А. Димухаметова оказывала Т.В.Фадеевой большую поддержку на начальных этапах исследования.

Авторы выражают благодарность Л.Д.Сулержицкому (ГИН РАН), Б.Ф.Хасанову, А.Б.Савинецкому (ИПЭЭ РАН), Т.ван Кольфсхоттену (Лейденский университет) и Х. ван дер Плихту (Гронингенский университет) за проведение радиоуглеродных датировок остеологических образцов. А.Б. Савинецкий также ознакомился с материалами данной работы на стадии ее подготовки и высказал серию полезных замечаний. Е.А. Маркова консультировала ту часть работы, которая выполнена с использованием методов многомерной статистики, за что авторы ее сердечно благодарят. Отдельная благодарность высказывается Г.В.Быковой и Н.О.Садыковой за помощь в оформлении рукописи.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 08-04-00663, а также программ «Происхождение и эволюция биосферы», «Биоразнообразии».

Полевые работы проведены с июня 1999 г. по сентябрь 2006 г. на территории административного подчинения г. Александровска, а также на территориях Красновишерского и Кизеловского районов Пермской области.

В данной работе проведен анализ материалов из 12 местонахождений (Рис. 1). Рыхлые отложения карстовых полостей и подкальных площадок вскрывали условными горизонтами различной мощности. При раскопках большинства изученных местонахождений учитывали объем извлеченной породы для определения концентрации костных остатков. Породу промывали на ситах с размером ячеек 1,0 мм; полученную после отмывки твердую фракцию («концентрат») просушивали. Для определения литологического состава слоев в большинстве местонахождений брали пробы из последовательных участков рыхлых отложений. Всего было определено более 160 тысяч щечных зубов мелких млекопитающих из местонахождений Вишерского и Александровско-Губахинского широтных подразделений Пермского Предуралья. Для сравнения ископаемых фаун региона привлекались литературные данные по местонахождениям мелких млекопитающих с р. Чусовой (Гуслицер, Павлов, 1987; Смирнов, 1993, 1995).

В лабораторных условиях концентрат из каждого условного горизонта разделяли на размерные фракции с помощью почвенных сит и выбирали фрагменты черепов, нижние челюсти и отдельные зубы мелких млекопитающих. Для определения относительной хронологической однородности ископаемых остатков в каждом горизонте учитывали прокрашенность челюстей и фрагментов черепов. После видового определения зубы расставляли на стеклянные пластинки, покрытые мастикой, изготовленной из смеси рамной замазки и зубного порошка (320: 20 г) при нагревании на «водяной бане».

Для каждого условного горизонта составляли таблицу, в которой указывали количество каждого щечного зуба определенного вида мелкого млекопитающего. На основании этих данных составляли сводную таблицу процентного соотношения остатков видов в последовательных условных горизонтах местонахождения. Соотношение долей видов в выборке из каждого горизонта подсчитывали следующим образом: 1) по количеству первых нижних коренных зубов (для *Microtus middendorffii*, *M. gregalis*, *M. oeconomus*, *M. ex gr. arvalis-agrestis*, *Clethrionomys rufocanus*, *C. ex gr. rutilus-glareolus*); 2) по максимальному



Рис. 1. Схема расположения местонахождений костных остатков мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена в Пермском Предуралье

количеству одноименных коренных зубов (для *Arvicola terrestris*, *Dicrostonyx* sp., *Sciurus vulgaris*, *Ochotona* sp., *Lemmini* gen., *Cricetus cricetus*, *Cricetulus migratorius*, *Lagurus lagurus*, *Citellus* sp., *Apodemus* sp., *Rattus norvegicus*); 3) по максимальному количеству верхних или нижних челюстей (для *Sorex* sp., *Talpa europaea*, *Sicista* sp., *Chiroptera*). Подразделение остатков *Lemmini* gen. на *Lemmus sibiricus* и *Myopus schisticolor* производили по специальной методике (Смирнов и др., 1997), однако результаты этих определений при вычислении долевого участия видов не учитывали, так как соотношения числа зубов каждого вида выявлены исключительно на материале с хорошей сохранностью. Видовая диагностика лесных полевков проведена по методике А.В. Бородина с соавт. (2005).

Временные интервалы позднего плейстоцена в данной работе представлены согласно схеме хронологии валдайской эпохи Русской равнины (Арсланов, 1992), которая подразделяет валдайскую эпоху на три отрезка: ранний валдай (58,0 – 116,0 тыс. лет назад), средний валдай (25,0 – 58,0 тыс.л.н.) и поздний валдай (10,2 – 25,0 тыс.л.н.). Хронологическое расчленение позднеледниковья и голоцена в общих чертах соответствует схеме Н.А. Хотинского (1989), согласно которой различают ранний голоцен: пребореальный (9,3 – 10,3 тыс.л.н.) и бореальный (8,0 – 9,3 тыс.л.н.) периоды; средний голоцен: атлантический (4,6 – 8,0 тыс. л.н.) и суббореальный (2,5 – 4,6 тыс. л.н.) периоды; поздний голоцен – субатлантический период (от 2, 5 тыс. л.н.). Под современным периодом в данной работе принимаются последние 100 лет (XX в.).

Все рассматриваемые виды мелких млекопитающих условно отнесены к определенным экологическим (ландшафтным) группировкам. При этом за исходные взяты представления, сложившиеся у териологов и зоогеографов о современной экологической приуроченности видов, а в основу выделения экологических групп положен зональный принцип (Малеева, 1983). Различали четыре условные экологические группировки: 1) тундровые виды (копытный лемминг, сибирский лемминг, полевка Миддендорфа); 2) лесные виды (обыкновенная летяга, обыкновенная белка, лесной лемминг, лесные полевки, темная полевка, лесная мышовка, лесная мышь, обыкновенный крот, бурозубки, летучие мыши); 3) степные виды (степная пеструшка, степная пищуха, серый хомячок, узкочерепная полевка, суслик); 4) интразональные виды (полевка-экономка, водяная полевка, обыкновенный хомяк).

Условность отнесения того или иного вида к определенной группировке связана с возможной трансформацией экологических требований во времени. Трудности возникают при определении зональной приуроченности видов, имеющих сплошной ареал в прошлом и дизъюнктивный в настоящем, а также приуроченности вымерших форм.

Смысл термина «фауна» в данной работе трактуется по Э.А. Вангенгейм (1977) как «фаунистическая группировка, известная лишь из одного местонахождения и ареал ее не ясен или она представляет собой одну из стадий развития фаунистического комплекса...».

Выявленные ископаемые териофауны дифференцировали с помощью типологического метода, основа которого — расчленение систем объектов и их группировка с помощью обобщенной модели или типа (Советский энциклопедический ..., 1982). В данной работе употребляется термин «тип териофауны». Под локальной фауной понимается население животных относительно компактной и однородной территории, порядка нескольких десятков квадратных километров, а ее характеристика восстанавливается на основе одновозрастных сборов из одного или нескольких местонахождений (Смирнов, 2006). В качестве критериев при отнесении выборок щёчных зубов мелких млекопитающих из условных горизонтов местонахождений к тому или иному типу фаун были взяты общность видов доминантов и субдоминантов (содоминантов), а также близкие соотношения долевого участия видов экологических группировок. К субдоминантам в настоящей работе условно отнесены виды, которые по долевого участия отличаются от доли вида-доминанта более чем на 10%. Виды-содоминанты близки по значениям долей остатков к видам-доминантам, так что разница между ними менее 10%. В ряде разделов использован термин «элементарный образец» (Смирнов, 2006.)

Ссылки на методики, использованные при изучении морфологических характеристик зубов некоторых видов грызунов, приведены в соответствующей главе. При морфологических описаниях использована терминология и методика промеров М.Н. Мейер с соавторами (1996).

Все виды статистических анализов выполнены с помощью программы статистической обработки Statistica 6.0. В работе использовался бинокулярный микроскоп МБС-10. Рисунки зубов сделаны Т.В. Фадеевой с помощью рисовального аппарата РА-7. Угловые промеры щёчных зубов выполнены с помощью программы tpsDig2

## Глава 2. История исследований плейстоцен-голоценовых мелких млекопитающих Пермского Предуралья

К настоящему времени исследованы многочисленные местонахождения четвертичных мелких млекопитающих на соседних к Пермскому Предуралью территориях (Кочев, 1986; Смирнов и др., 1990; Агаджанян, 1992; Смирнов, 1993, 1994, 1995, 1996; Яковлев, 1996; Маркова, 1998; Тетерина, 2003). Исследования ископаемой териофауны Пермского Предуралья ранее имели эпизодичный характер, и целостной картины для понимания истории формирования современной фауны мелких млекопитающих региона не было.

Первое упоминание об ископаемых мелких млекопитающих на территории Пермского Предуралья связано с открытием в 1938 г. М.В. Талицким (1940) верхнепалеолитической стоянки в низовьях р. Чусовой с комплексом соответствующей фауны. Палеонтологический материал был собран на бечевнике и не привязан к каким-либо геологическим горизонтам. В 1942 — 1943 гг. Уральской экспедицией Комитета по делам геологии при СНК СССР под общим руководством В.И. Громова проводилось изучение террас в низовьях р. Чусовой в целях получения надежной палеонтолого-стратиграфической характеристики террас (Громов, 1948). Культурный слой стоянки Талицкого обнаружен в аллювии II надпойменной террасы на правом берегу р. Чусовой, в 0,5 км к западу от бывшей дер. Верхние Гари, на глубине 12,5 м под толщей слоистых суглинков и песков (Громов, 1948; Лидер, 1976; Памятники истории ..., 1996). Фауна этой стоянки представляла значительный интерес, так как впервые удалось получить представление о четвертичной фауне западного склона Среднего и Южного Урала, о которой прежде можно было судить только по случайным одиночным находкам. В составе фаунистического комплекса В.И. Громов (1948), кроме крупных млекопитающих (мамонт, шерстистый носорог, лошадь, северный олень, песец, заяц), определил также остатки полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) и копытного лемминга (*Dicrostonyx* sp.). Однако предположения В.И. Громова о том, что стоянка Талицкого была образована «ко времени после максимального оледенения, к стадии таяния рисского ледникового покрова, т.е. к поздне-рисскому времени, или, скорее, даже к росс-вюрмскому и вюрмскому», не оправдались. Позже, с помощью радиоуглеродной датировки  $18\ 700 \pm 200$

л.н. (ГИН-1907, Свеженцев, Щербакова, 1997) был установлен возраст стоянки — максимум ледникового валдая.

На окраине г. Кизела (Пермская обл., правый берег р. Кизела), в декабре 1953 г., в результате взрыва при разработке известнякового карьера, была случайно обнаружена пещера с костями животных. Место находки было обследовано О.Н. Бадером и В.А. Обориным (Бадер, 1958). В июле 1956 г. исследования этой пещеры были продолжены Н.К. Верещагиным (1957, 1981, 1982). Обнаружены костные остатки 24 видов млекопитающих, в том числе насекомоядных (крота, обыкновенной, малой, крошечной и средней бурозубок), рукокрылых (усатой и прудовой ночниц, северного кожанка, ушана), грызунов (обыкновенной белки, водяной полевки, лесных полевок и других Microtinae). Радиоуглеродным методом определен возраст костей пещерного медведя:  $18\ 880 \pm 430$  л.н. (Верещагин, 1982). Используя органолептический метод для определения относительного возраста остатков, Н.К. Верещагин (1981) пришел к выводу, что большинство костей мелких хищных, грызунов, зайцеобразных, насекомоядных и рукокрылых значительно моложе медвежьих, и эти млекопитающие попадали в пещеру позднее эпохи обитания в ней пещерных медведей (поздний вюрм).

В 1965 — 1969 гг. В.П. Сухов исследовал на территории Предуралья среднеакчагыльские и более молодые отложения; в результате ему удалось установить опорные фаунистические комплексы, характеризующие промежуток времени от среднего акчагыла до среднего плейстоцена (Сухов, 1975). На территории Пермского Предуралья обнаружены позднелистоценовая и раннелистоценовая фауны мелких млекопитающих. Остатки мелких млекопитающих таманского комплекса найдены в отложениях у с. Брехово Пермской области, в 60 км к югу от г. Кунгура. Костный материал был отмыт из линз глин, залегающих среди галечников. В нем были обнаружены: обломок нижней челюсти выхухоли (*Desmana* sp.), один M1 корнезубой полевки *Mimomys* (*Mimomys*) aff. *intermedius* (Newton), три зуба с корнями, принадлежащие *Mimomys* sp., и один — корнезубого цокора *Prosiphneus* sp. Плиоценовая фауна местонахождения Брехово сопоставляется, учитывая наличие в ней *Mimomys* (*M.*) aff. *intermedius* (Newton), с раннетаманской фауной из Аккулаево (Башкирия) (Сухов, 1975).

В карьере у северо-западной окраины д. Масленники, на левом берегу р. Бабки (около 20 км севернее г. Кунгура), в 1967 г. было описано обнажение плейстоценовых отложений (Яхимович и др., 1988). Немногочисленные остатки раннелистоценовых мелких млекопитающих в местонахождении Масленники (разрез III б, слой 2) были собраны и определены В.П. Суховым (1975). Среди них оказались пищуха (*Ochotona* sp.), крот (*Talpa* sp.), беличьи (*Sciuridae* gen.), корнезубая

полевка (*Mimomys* (*Mimomys*) *hintoni* Kretzoi), арвалоидная полевка (*M. (Microtus) arvaloides* Hinton), полевка-экономка (*M. ex gr. oeconomys* Pall.), полевки (*Microtidae* gen. (с корнями с цементом и без корней с цементом) и цокор (*Myospalax* sp.). Повторное изучение материала (Яхимович и др., 1988) позволило уточнить систематическое положение некоторых остатков (в скобках указано их количество): крот *Talpa* sp. (1), пищуха *Ochotona* sp. (1), белка *Sciurus* sp. (1), хомяк *Cricetus* sp. (1), лесная полевка *Clethrionomys* sp. (5), корнезубая полевка *Mimomys* ex gr. *intermedius* New. (31), узкочерепная полевка *Microtus* cf. *gregalis* Pall. (1), полевка-экономка *Microtus oeconomus* Pall (1), предок северо-сибирской полевки (*Microtus* ex gr. *malei-hyperboreus* (1), серая полевка *Microtus* sp. (15), цокор *Myospalax* sp. (4). По видовому составу фауна близка к раннелистоценовому тираспольскому комплексу мелких млекопитающих. Остатки некорнезубых цокоров и зубы интермеди с признаками перехода к некорнезубости позволяют сопоставить фауну из Масленников с чуй-атасевской 1 (Башкирское Предуралье, местонахождение Чуй-Атасево). Авторы (Яхимович и др., 1988) отмечают, что цокор, являющийся центральноазиатским видом, нигде более на Русской равнине в ископаемом состоянии не встречен, предполагая, что по Предуралью когда-то проходила северо-западная граница ареала этого вида. Более точное определение возраста и сопоставление с другими раннелистоценовыми местонахождениями невозможно из-за незначительного количества определимых остатков.

Тем не менее, сравнение остатков зверьков таманского комплекса из местонахождения Брехово и захоронения раннелистоценовой фауны у д. Масленники с фаунами Южного Предуралья, позволяет в общих чертах восстановить основные этапы развития фауны мелких млекопитающих в Пермском и Башкирском Предуралье (Яхимович и др., 1988). Особенно интересны факты находок корнезубых (род *Prosiphneus* Teilhard) и некорнезубых (род *Myospalax* Laxmann) цокоров, что является «... свидетельством широкой трансгрессии азиатской фауны на запад...» (Агаджанян, 1979). В раннем плейстоцене зубы цокоров теряют корни и становятся гипсодонтными; в это время цокоры достигают максимума своего распространения, вплоть до Среднего Дона (Агаджанян, Яценко, 1984). Кроме того, в позднелистоценовых отложениях у с. Брехова и раннелистоценовых отложениях у д. Масленники обнаружена корнезубая полевка *Mimomys intermedius* Newton — вид, характерный для этого отрезка геологического времени.

В 1965 — 1968 гг. под руководством О.Н. Бадера были проведены раскопки карстовых полостей на северо-востоке Пермской области (Александровский, Кизеловский, Чусовской районы). Археологические находки, обнаруженные в культурных слоях пещер и гротов, отне-

сены к эпохе позднего палеолита (Близнецов, 1964, 1968; Балашенко, Оборин, 1965; Бадер, 1966, 1968, 1969). Видовая принадлежность ископаемых костных остатков из исследованных пещер была определена И.Е. Кузьминой (1975). Остатки мелких позднплейстоценовых млекопитающих были обнаружены в гротах Столбовом, Черные Кости, Холодном, Близнецова, траншее Урса. Грот Столбовой расположен на левом берегу р. Усьвы, в 5 км южнее станции Усьва Чусовского района (Памятники истории ..., 1996). Для этого местонахождения получена радиоуглеродная дата  $22\ 890 \pm 200$  лет (ЛЕ-22773, Кузьмина, 1989). Среди остатков обнаружены (в скобках количество костных остатков): степная пищуха (30), копытный лемминг (43), водяная полевка (14), узкочерепная полевка (3), обыкновенная полевка (4), сурок (2), полевки (22). Копытный лемминг (1) обнаружен в составе фауны из отложений грота Холодный, расположенного также на р. Усьве. Грот Близнецова открыт Е.П. Близнецовым в 1964 г. на правом берегу р. Чаньвы в 4 км от устья р. Анюши Александровского района (Памятники истории ..., 1996). По костным остаткам из отложений этого грота определена дата:  $28\ 540 \pm 300$  л.н. (ЛЕ-22766, Кузьмина, 1989). Здесь обнаружены кости четырех видов грызунов: обыкновенной белки (3), водяной полевки (12), сурка (5) и суслика (2). Единичные находки костей полевок зафиксированы в гроте Черные Кости (левый берег р. Анюши, в 1,5 км от ее устья (Памятники истории..., 1996)) и в траншее Урса (левый берег р. Восточная Урса) в Александровском районе.

Мелкие млекопитающие были найдены в верхнем культурном слое (IV и III вв. до н.э.) Гремячанского поселения, расположенного на правом берегу р. Тульвы (притока р. Камы), в 17 км от г. Осы (Андреева, 1968). Обнаружено 280 костей мелких грызунов, из которых основное количество принадлежит обыкновенному хомяку, зафиксированы кости водяной полевки; также определены кости кролика и обыкновенной белки. Автор предполагает, что имело место перемешивание ископаемых и современных костных остатков, так как были обнаружены и почти целые скелеты современных грызунов.

В целом литературные данные по позднплейстоценовым мелким млекопитающим весьма фрагментарны и могут быть использованы лишь как источник дополнительной информации.

В 1984 — 1986 гг. совместным отрядом Института геологии Коми филиала АН СССР и Камской археологической экспедиции были проведены раскопки грота Большой Глухой, расположенного в 7 км к юго-востоку от г. Чусовой (Памятники истории..., 1996). В работе Б.И. Гуслицера и П.Ю. Павлова (1987) подробно анализируются отложения этой многослойной палеолитической стоянки, приведены литологическая, палинологическая, археологическая и фаунистическая характе-

ристики горизонтов. Для большинства из выделенных 11 горизонтов охарактеризована фауна мелких млекопитающих. Эта работа является первым микротериологическим исследованием на территории Пермского Предуралья. Видовая принадлежность определялась в основном по первым нижнекоренным зубам, у пищух — по нижним челюстям. К сожалению, авторы не привели полный список обнаруженных видов для некоторых горизонтов, обращая внимание главным образом на различия в долевом участии основных видов, отражающие разные ландшафтно-климатические условия во время образования отложений. Для некоторых горизонтов зубы определяли по последовательным отмывкам из части отложений, поэтому указаны минимальный и максимальный процент остатков. Возраст горизонтов устанавливали по археологическим находкам, стратиграфическому положению, составу и структуре микротериофаун, а также показателю эволюционного уровня (ПЭУ) — среднестатистической величине угла, вписанного в последнюю вогнутость гипоконнов М1 и М2 копытных леммингов (Кочев, 1984). Ни для одного горизонта грота Большой Глухой не упомянуты остатки насекомоядных — видимо, представители данного отряда не определялись среди костных остатков мелких млекопитающих.

Материалы из верхней части отложений второго раскопа этой пещеры, вскрытых в 1986 г., были переданы В.А. Кочевым для исследования Н.Г. Смирнову. В 1993 г. под руководством Н.Г. Смирнова было проведено новое исследование раскопа и отмыты небольшие объемы породы из средней части слоя белой известковой супеси и «слоя красноватого суглинка». Результаты исследования костных остатков мелких млекопитающих из раскопок 1986 и 1993 гг. опубликованы (Смирнов, 1993, 1995).

Палеонтологические материалы, полученные при раскопках в 1984–1986 гг., обрабатывались также сотрудниками Зоологического института РАН И.Е. Кузьминой, М.В. Саблиным, С.А. Цыгановой (1991, 1999). Из мелких млекопитающих до вида определены насекомоядные, зайцеобразные и часть грызунов, до рода — рукокрылые. При анализе относительной численности мелких млекопитающих не учитывали.

В 1993 г. экспедицией Института экологии растений и животных УрО РАН, кроме раскопок слоев грота Большой Глухой, были вскрыты отложения грота Шайтанский на р. Чусовой и выявлены фауны среднего и позднего голоцена (Смирнов, 1995). Характеристики гротов Большой Глухой и Шайтанский, описание состава и структуры микротериофаун этих местонаждений (Гуслицер, Павлов, 1987; Смирнов, 1993, 1995), а также результаты сравнительного анализа с другими близкими по возрасту фаунами других широтных участков Пермского Предуралья приводятся далее в главах 3 и 5.

Начиная с 60-х гг. прошлого века и вплоть до 2005 г. палеозоологическими и археологическими исследованиями карстовых полостей, расположенных на территориях Александровского, Губахинского и Кизеловского районов Пермской области, занимался известный краевед, археолог, художник и прекрасной души человек Евгений Панфилович Блинецов (1931 — 2006 гг.). В ИЭРиЖ УрО РАН им были переданы для изучения и хранения ценнейшие коллекции костных остатков плейстоценовых и голоценовых позвоночных животных из отложений пещер, гротов и подскальных площадок северной части Среднего Предуралья. Огромный архив документов, фотоматериалов и рисунков Е.П. Блинецова хранится в архивном отделе г. Александровска (ААО ф 96). Евгений Панфилович принимал непосредственное участие в наших экспедициях 2000 — 2005 гг. и оказал большую помощь в предоставлении информации о местонахождениях костных остатков мелких млекопитающих на исследуемой территории.

В 1966 и 1976 гг. Е.П. Блинецовым были произведены раскопки отложений грота Расик общей мощностью ~ 4,6 м. Концентрат из отложений нижних горизонтов грота был исследован в лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН; он содержал множество костных остатков, характеризующих фауну позвоночных животных позднего плейстоцена. В 1999 г. было принято решение об организации экспедиции для подробного палеозоологического изучения отложений грота Расик. Совместным отрядом ИЭРиЖ УрО РАН и Пермского областного краеведческого музея под руководством Н.Г. Смирнова и П.А. Косинцева были произведены новые раскопки. Мощность вскрытых рыхлых отложений составила примерно 3 метра. В результате получен огромный материал по видовому составу и структуре фауны млекопитающих первой половины позднего плейстоцена, позднего ледникового, начала раннего голоцена Пермского Предуралья (Фадеева и др., 2000).

В 2000 г. совместным отрядом Пермского краеведческого музея и Камской археологической экспедиции проведены раскопки пещеры Дыроватый Камень на р. Вишере (юг Северного Предуралья), где обнаружены костные остатки позднеголоценовых позвоночных животных (Мельничук и др., 2001). В этом же году совместно с Е.П. Блинецовым были продолжены работы в Александровском районе (камни Козий и Горелый) и найдены раннеголоценовые кости мелких млекопитающих (Фадеева, Болотов, 2001). На протяжении двух полевых сезонов (2000 — 2001 гг.) экспедиция ИЭРиЖ УрО РАН проводила раскопки на различных участках пещеры Тайн. По предварительным данным, в отложениях входовой площадки и бокового входа пещеры обнаружена раннеголоценовая фауна грызунов (Фадеева, 2001).

Летом 2000 — 2001 гг. школьники из геологического кружка Дома творчества юных г. Губахи под руководством геолога Л.Ю. Меньших и при консультативной помощи П.А. Косинцева и И.Н. Подопригора собирали остеологические остатки из рыхлых отложений входового грота пещеры Верхнегубахинская. Материалы по мелким млекопитающим были переданы для исследования Т.В. Фадеевой (Фадеева и др., 2005). В результате видового и структурного анализа костей предположительно установлены временные периоды образования вскрытых отложений грота: позднеледниковье и голоцен.

Раскопки пещеры Дыроватый Камень на р. Вишере были продолжены в 2001 г., и во вскрытых рыхлых отложениях обнаружен раннеголоценовый и среднеголоценовый костный материал (Фадеева, 2002). В этом же году в результате разведочной экспедиции по пещерам Александровского района в поверхностной пробе породы у основания камня Лазаревского были обнаружены костные остатки позднеголоценовых мелких позвоночных.

В 2003 г. были начаты палеозоологические исследования Махневских пещер. Ранее в пещере Махневская Ледяная (Махневская-1) в результате раскопок, проведенных фирмой «Норд-вест» (г. Санкт-Петербург), в числе прочих видов млекопитающих были обнаружены кости дикобраза Виноградова и гималайского медведя (Baryshnikov, 2001, 2003), что подтвердилось и при изучении сборов Е.П. Блинецова (Косинцев, Подопригора, 2003). Ранее остатки этих видов не были обнаружены ни в одной из многочисленных изученных карстовых полостей на территории Урала. Пробы грунта, взятые разведочной экспедицией под руководством П.А. Косинцева (2003 г.) из серединной части дальнего грота пещеры, показали перспективность дальнейших палеозоологических исследований. В результате предыдущих грабительских раскопок рыхлые отложения дальнего грота пещеры были перекопаны для извлечения крупных костей и черепов млекопитающих. В 2004 г. в пробах грунта с 4 различных участков дальнего грота этой пещеры, кроме костей крупных млекопитающих (бизон, благородный олень, гималайский медведь, дикобраз, заяц, песец — определения П.А. Косинцева) были обнаружены многочисленные остатки грызунов, насекомых, рукокрылых (Фадеева, Смирнов, 2006). В 2005 г. раскопки были продолжены и взят грунт из дальнего узкого отростка грота (кости с этого участка пещеры были отправлены на радиоуглеродный анализ). Несмотря на имеющиеся радиоуглеродные датировки по крупным (вторая половина среднего валдая) и мелким (средний голоцен) костям млекопитающих, делать выводы о временных рамках образования отложений дальнего грота преждевременно. Учитывая уникальность этого местонахождения, предстоит еще огромная работа по

поиску отложений *in situ* и дальнейшему подробному анализу разновозрастного смешанного материала.

В эти же годы проводились раскопки отложений внутреннего грота соседней пещеры Махневская-2 (Мертвая, Дракон), где найдены очень многочисленные костные остатки мелких млекопитающих, по результатам радиоуглеродного анализа отнесенные к позднеледниковью и брянскому межстадиалу (Фадеева, 2005).

В 2005 г. проведены раскопки в одном из дальних гротов пещеры Большая Махневская. Эта пещера — смешанного типа (горизонтально-вертикальная), и доступ в грот довольно сложен. Впервые для территории Пермского Предуралья из ее отложений получен обильный костный суббореальный материал (Фадеева, 2007).

В 2006 г. благодаря информации и при непосредственном участии И.Г. Поносова была проведена разведочная экспедиция по карстовым полостям правого берега реки Яйвы. В результате раскопок под капельной линией пещеры Долгого Камня-1 обнаружены кости мелких млекопитающих, по видовому составу и структуре предварительно отнесенные к позднеледниковью (Фадеева, 2007). В труднодоступной пещере Долгого Камня-3 отложения содержат обильный костный материал, и на данный момент обработана только его небольшая часть. По нашему мнению, время образования этих отложений — средний валдай (Фадеева, 2007).

Из всех местонахождений ископаемых мелких млекопитающих на территории Пермского Предуралья, описанных в литературе (публикации до 2007 г. включительно), 16 обнаружены в гротах и пещерах карстового происхождения (пещеры Кизеловская, Медвежья, Тайн, Верхнегубахинская, Махневская Ледяная, Махневская-2, Большая Махневская, Долгого Камня-1, Долгого Камня-3; гроты Столбовой, Холодный, Близнецова, Черные Кости, Урса, Большой Глухой, Шайтанский, Расик) и 3 — в подскальных отложениях (камни Козий, Горелый, Лазаревский), расположенных в северной предгорной части Среднего Предуралья. Пещера Дыроватый Камень на р. Вишере находится в предгорной части на юге Северного Предуралья. Три местонахождения расположены в равнинной части Пермского Предуралья и имеют аллювиальное происхождение (стоянка Талицкого, Брехово, Масленники). Гремячанское поселение является археологическим памятником ананьинской культуры.

Анализ литературных данных, как и результаты наших исследований по распространению видов мелких млекопитающих на территории Пермского Предуралья с конца плейстоцена до современности, показывают, что наиболее полные данные (которые, собственно, и составляют основу данной работы) получены по фаунам позднего плейстоцена и голоцена при изучении пещерных, гротовых и подскальных отложений предгорной части Среднего и Северного Предуралья.

## ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### 3.1. Накопление и сохранность остатков млекопитающих в карстовых полостях

Без представлений о закономерностях накопления и сохранности костных остатков в местонахождениях невозможны реалистичные реконструкции состава древних фаун и структуры сообществ животных. При классификации обсуждаемых местонахождений может быть использовано несколько принципов.

Первый из них — по локализации отложений, содержащих остатки: отложения археологических памятников на открытых площадках; отложения, вскрытые обрывами рек, озер, морей; отложения в карстовых полостях и т.п. Все описанные в данной работе местонахождения приурочены к карстовым полостям. Внутри этого типа полости подразделяют по форме, от которой зависит преимущественный механизм накопления костных остатков (Оводов, 1979). Скопления костных остатков могут быть расположены в разных частях карстовой полости: от наружной части скальной гряды, вмещающей полость, до далеких от входа темных внутренних галерей и гротов. В данной работе при описании местонахождений мы группировали их в соответствии с их расположением.

Второй принцип классификации местонахождений — по агентам накопления. К таковым можно отнести человека, четвероногих и пернатых хищников (зоогенный тип); естественные ловушки в водоемах, асфальтах, грязи и т.д. Большая часть описанных далее местонахождений являются зоогенными, но некоторые из них содержат также костные остатки, накопленные в результате деятельности древних людей.

Третий принцип классификации — это разделение местонахождений на первичные, вторичные и смешанные. Если костные остатки остаются в захоронении на месте их первичной концентрации (места непосредственной гибели животных, отложения погадок хищных птиц, «уборные» хищных млекопитающих, где скапливается помет в логовищах с остатками пищи), — то такие местонахождения можно отнести к категории первичных. Если же остатки, образованные зоогенным способом, подвергались транспортировке (например, при размыве отложений водным потоком) и отложились в месте concentra-

ции по закономерностям аллювиального процесса, то такое местонахождение является вторичным. К вторичным местонахождениям следует относить и такие, в которых фиксируется перемешивание остатков из слоев разного возраста на одном месте. Это может происходить при перекопке отложений животными или человеком, а также за счет проседания породы среди глыб, в результате промерзания и оттаивания на любых стадиях существования отложений.

Очень важно различить и разделить первичные и вторичные местонахождения, так как всякая транспортировка и переотложение остатков сопровождаются их сортировкой по массе, степени механической прочности и другим признакам, что неизбежно сказывается на составе тафоценоза, не говоря уже о перемешивании разновозрастных остатков.

При работе с зоогенными скоплениями костных остатков в карстовых полостях можно использовать несколько критериев для установления степени и характера смешанности разновозрастных остатков.

Прежде всего, это стратиграфические наблюдения. На разрезе отложений можно увидеть нарушения нормальной последовательности слоев, возникающие по естественным причинам. Чаще всего они встречаются на участках вблизи стен полости, в частях карстовых полостей с наклонным полом и там, где отложения содержат много глыб и крупного щебня. Сложнее распознать причину переотложения породы с костным материалом, возникшую в результате образования, а затем таяния льда в толще рыхлых отложений, так как в настоящее время лед в полости может совсем отсутствовать.

Не менее важны и литологические признаки. Наличие в отложениях слоев с окатанными частицами глины, гравия, а тем более косо-слоистых песков явно свидетельствует о водных потоках, некогда существовавших в карстовой полости. В случае обнаружения последних внутри карстовой полости говорят о наличии пещерного аллювия. Исследование остеологического материала из таких отложений демонстрирует большую степень его переотложения, сопровождаемого перемешиванием разновозрастных остатков. В ряде хорошо изученных случаев это подтверждено инверсией радиоуглеродных датировок и явными несоответствиями палеонтологических данных из этих слоев известной хронологии событий.

Случаи смешивания разновозрастных остатков в одном элементарном образце можно обнаружить и при изучении остеологического материала на стадии камеральной обработки уже после завершения раскопок, оценивая разные физические и химические свойства костей и зубов, указывающие на степень однородности степени фоссилизации тех или иных костных остатков.

Таковыми признаками являются, в частности, цвет и интенсивность окраски костей. Их использование наиболее эффективно в тех случаях, когда в разрезе есть слои, резко различающиеся по этим признакам. В этом случае цвет и интенсивность окраски маркируют принадлежность кости к определенному слою, а смешанность костей разного цвета указывает на их разновозрастность. Такой пример описан далее для отложений в гроте Расик. Иногда и цвет, и интенсивность окраски могут различаться не только у разных костей внутри слоя, но и у разных частей одной кости; тогда это самый убедительный аргумент в пользу того, что окраска в данном случае не является критерием разновозрастности остатков. Различия в окраске могут быть обусловлены длительностью и условиями фоссилизации, а также свойствами костной и зубных тканей.

Установлено (Иванова, Никольский, 2008 а,б; Вотяков и др., 2008), что цвет кости зависит от интенсивности накопления разных элементов и их соединений, проникающих внутрь костной ткани в процессе фоссилизации. Наиболее часто в отложениях карстовых полостей встречаются кости, окрашенные в черно-коричневые тона разной интенсивности. За исключением остатков из слоев со следами кострищ и пожаров, степень прокрашенности костей зависит главным образом от накопления ионов марганца, который изоморфно замещает в кости катионы кальция.

Свойства костной (плотность, проницаемость) и зубных (эмали, дентина, цемента) тканей влияют на скорость процессов фоссилизации и окраски. Нами был поставлен опыт по выдерживанию нижних челюстей с зубами серии современных видов грызунов в водном растворе перманганата. После равной по времени экспозиции образцов в одинаковом растворе и просушки оказалось, что их окраска стала существенно различаться по интенсивности. Особенно это проявилось на щечных зубах. С учетом разного проникновения перманганата в различные гистологические структуры наименьшая интенсивность окраски наблюдалась у белок, рыжих и красных полевок, а наибольшая — у копытных леммингов и степных пеструшек. Серые полевки заняли в этом ряду промежуточное положение. Отсюда следует, что, по крайней мере на начальных стадиях, пока не наступает какое-то насыщение, степень окрашивания в одинаковых условиях неодинакова и зависит от строения зубов, — она может быть видо- и/или родоспецифичной.

Индикатором возраста ископаемых костей млекопитающих считается содержание в них микроэлементов (Вагнер, 2006; Trueman, Tuross, 2002; Иванова, Никольский, 2008б; Вотяков и др., 2008). На больших временных отрезках, сопоставимых с сотнями тысяч лет, содержание некоторых элементов в костях может изменяться на несколько порядков величин. Известно, что особенно интенсивно накапливаются редкоземельные элементы, уран и некоторые другие. Была предпринята попытка (Вотяков

и др., 2008) использовать это свойство для оценки возраста нижней челюсти водяной полевки из Махневской Ледяной пещеры, период накопления остеологического материала в которой можно считать неизвестным. Для сравнения использовался элементный состав костей из двух серий зоогенных местонахождений остатков грызунов Среднего и Северного Урала: одна группа остатков имеет возраст в пределах позднего голоцена, а другая датируется первой половиной Валдая. Из 52 проанализированных элементов по 46 наблюдались существенные различия в содержании в зависимости от геологического возраста. Из 46 элементов только по 13 их содержание в образце из Махневской Ледяной пещеры было ближе к голоценовым остаткам, соответственно по 33 элементам кости из пещеры оказались сходными с ранневалдайскими.

С этими же группами образцов сравнили образец из Махневской Ледяной пещеры по содержанию органического вещества в кости. Этот термический тест, проведенный на современном дериватографе (Diamond TG-DTA), по сути аналогичен давно известному коллагеновому методу (Пидопличко, 1952). Его результат однозначно свидетельствует об идентичности содержания органического вещества в костях из пещеры Жилище сокола и Махневской Ледяной при почти двукратном отличии от уровня такового в костях из голоценовых местонахождений (Вотяков и др., 2008).

Приведенные примеры показывают, что при оценке сохранности костных остатков млекопитающих в зоогенных скоплениях в карстовых полостях наиболее сложная проблема — определение характера и степени смешения разновозрастных остатков. К сожалению, следует признать, что в настоящее время надежных способов ее решения не существует. Теоретическая возможность AMS-радиоуглеродного датирования таких мелких объектов, как изолированные нижние челюсти полевок, тоже не может ее решить, так что при выборке из слоя нескольких тысяч щечных зубов грызунов распознавать чужеродный по возрасту материал необходимо каким-то другим способом. Оценка характера и интенсивности окраски костей далеко не всегда дает представление о степени их однородности по возрасту. Так, неоднородность может быть следствием локальных или даже микроусловий фоссилизации при полной синхронности материала. С другой стороны, известно, что и при одинаковой окраске возраст челюстей грызунов из одного слоя может достигать различий порядка десяти тысяч лет (Смирнов, Садыкова, 2003). Вероятно, существенный прогресс в решении проблемы возможен при комбинации разных методов, в ряду которых хорошие перспективы имеет элементный анализ и оценка потери органического вещества на уровне выделения групп костей с последующим AMS-радиоуглеродным датированием модельных образцов.

### **3.2. Особенности накопления остеологического материала в карстовых полостях в результате жизнедеятельности разных хищников**

Зоогенные отложения костных остатков грызунов, описанные далее для местонахождений во внешних частях карстовых полостей, образуются преимущественно в результате выкармливания птенцов пернатых хищниками. В меньшей степени они содержат остатки пищи четвероногих хищников, при этом чаще всего пещеры посещают лисы. Скопления в дальних частях пещер, напротив, образованы исключительно в результате деятельности четвероногих хищников. Эти два типа скоплений отличаются прежде всего по механической сохранности костей жертв. Кости из погадок практически не подвергались действию пищеварительной системы птиц; многие черепа разрушены лишь в самых хрупких местах; зубы преимущественно находятся в челюстях; длинные кости конечностей раздроблены слабо. Кости из помета четвероногих хищников сильнее раздроблены, очень небольшая часть зубов находится в челюстях, многие кости имеют следы переваривания в пищеварительном тракте хищника. В свое время была разработана и применялась балльная система оценки механической раздробленности костных остатков грызунов из четвертичных отложений (Смирнов и др., 1986), которая дает более объективную оценку перечисленных характеристик, но в данной работе она не использовалась.

В дальних от входа частях пещеры Махневская-2 вскрыты отложения с костями животных, типичными по сохранности для остатков пищи именно четвероногих хищников средних размеров. Радиоуглеродные датировки остатков из соседних горизонтов, имеющих очень похожий видовой состав грызунов, одинаковое строение и состав вмещающей породы и не разделенных перерывом в осадконакоплении, отличались очень существенно. Это, как и ряд других признаков, указывает на существенное переотложение разновозрастных остатков животных в большей части вскрытых здесь отложений, что затрудняет использование большей части материала из пещеры Махневская-2 для сравнительного анализа состава добычи четвероногих и пернатых хищников. Меньше всего переотложенных материалов содержал нижний из вскрытых горизонтов (9), который и был использован для сравнения. В дальних ходах пещеры Долгого Камня-3 найдены скопления костей, явно происходящие из экскрементов хищных млекопитающих. Есть основания полагать, что их возраст близок к низам отложений пещеры Махневская-2. Оба эти местонахождения можно сравнить по составу грызунов и с местонахождением из горизонта 31 раскопа Б в гроте Расик, которое наиболее близко к ним и по географическому положению, и по возрасту и образовано преимущественно из погадок хищных птиц.

В специальных тафономических работах (Andrews, 1990) и в работах по питанию пернатых хищников (Шепель, 1992) достаточно подробно описана избирательность в питании разных хищных птиц. Анализ этих данных показывает, что степень избирательности набора жертв у таких крупных категорий хищников, как орнитофаги и миофаги, в разных экосистемах существенно различается. В южных широтах избирательность питания выражена в большей степени, поскольку там выбор потенциальных жертв достаточно широк. В бореальных и арктических экосистемах, где набор видов жертв весьма ограничен, все миофаги вынуждены добывать тех грызунов, численность которых в данном году высокая. Это положение демонстрируют многочисленные материалы по питанию пернатых хищников таежной зоны. Одна из самых обстоятельных работ на эту тему, основанная на собранном за многие годы обширном материале, была выполнена А.И.Шепелем (1982) для Пермского Предуралья. В частности, в ней приведены сведения по составу добычи некоторых видов пернатых хищников из трех геоботанических районов Пермского Предуралья за период 1975 — 1989 гг. Материалы А.И. Шепеля (см. Приложение табл. 1) показывают, что в составе добычи полевого луня, канюка, пустельги, ушастой совы и болотной совы с территорий горно-таежных, среднетаежных и южнотаежных (> 70% лес) лесов доминируют остатки одного и того же вида — обыкновенной полевки; тот же вид преобладает и в добыче филина в южной тайге. В составе добычи болотной совы, полевого луня, зимняка, пустельги, гнездившихся на хребте Кваркуш (горные леса) в 1995 — 1996 гг., преобладали одни и те же виды: темная полевка и полевка-экономка (см. Приложение табл. 2).

Особое внимание в настоящей работе необходимо уделить редкому для Урала случаю обнаружения тафоценоза с большим количеством остатков насекомоядных в дальних частях пещеры Большая Махневская. Его анализ привел к заключению, что здесь мы столкнулись со скоплением остатков пищи мелких куньих, образованным преимущественно в зимнее время, о чем свидетельствуют следующие наблюдения и соображения.

Прежде всего, необходимо еще раз отметить, что грот достаточно труднодоступен для крупных хищных млекопитающих. Крупные совы тоже не могли использовать этот грот в качестве временного укрытия. Версия о «естественной» ловушке также не подтверждается. Других входных путей в грот нами не обнаружено, но вполне вероятно, что ранее они существовали (один или несколько). Известно, что хищные млекопитающие зимой укрываются в глубине подземных полостей, чаще в тех частях пещер, где положительная температура воздуха (Юрин, Юрина, 2004).

Большинство представителей семейства псовых душат, но не едят землероек, делая это лишь при плохих кормовых условиях (Корытин, 1979). Обыкновенная лисица из всех животных кормов повсеместно предпочитает грызунов, поедая насекомоядных лишь в случае дефицита других кормов (Песец, лисица..., 1985). Кошачьи еще менее, чем псовые, склонны к поеданию землероек, хотя отдельные случаи известны и для них. Среди хищников только куньи меньше псовых и кошачьих разборчивы к запахам жертвы (Корытин, 1979). По данным Д.В. Терновского (1977), насекомоядные присутствуют в зимнем питании норки, соболя и выдры, обитающих на Алтае, однако их количество незначительно (4,6% — у норки, 6,6% — у соболя и 1,7% — у выдры). Существуют сведения о поедании землероек колонком (Терновский, 1977; Елфимова, Сидоров, 2007). В пище горностая (Волжско-Камская биологическая станция) преобладают мелкие грызуны, тогда как доля насекомоядных летом составляет всего 0,5%, зимой — до 10,6% (Северцов, 1941). Однако, по данным В.П. Теплова (1960), в Печоро-Ильчском заповеднике доля землероек в рационе горностая составляет до 19,8%, снижаясь в годы пиков численности полевков до 14,2% (Закономерности полувекковой биоты..., 2000). В зимнем питании горностая на Камчатке на долю землероек в разные годы приходилось от 10,5% до 38,4% (Колонок, горностай..., 1977). В Кировской области в зимние сезоны встречаемость насекомоядных в питании лесной куницы составляла от 10,3 до 17,9%, в летние — 5,0 — 10,3% (Плешак и др., 1979). По данным П.И. Данилова (2005), в рационе куницы в Карелии землеройки составляют 10,9% в снежный период и 8,8% — в бесснежный. В Вологодской области доля насекомоядных в зимнем питании куниц доходит до 55,3%, в Архангельской области и Республике Коми — до 37,5%, в Пермской области — до 34,2%; в бесснежный период в Архангельской области она составляет порядка 30%, в Печоро-Ильчском заповеднике — до 22,3% (Соболь, куницы..., 1973), причем куницы поедают насекомоядных независимо от уровня численности мышевидных грызунов (основного корма зверька). Так, при низкой численности мышевидных встречаемость насекомоядных составила 10,3%, а при высокой — 11,2% (Плешак и др., 1979). Колебания численности насекомоядных влияют на их долевое участие в питании куницы: встречаемость остатков насекомоядных в желудках и экскрементах куницы в годы их высокой и низкой численности различалась в 5 раз (Данилов, 2005; Данилов, Туманов, 1976).

Как правило, хищники прежде всего съедают у жертвы заднюю часть головы, мышцы шеи и внутренние органы, однако при обилии пищи хищник иногда оставляет без внимания голову жертвы или только прокусывает затылок, не трогая мозг, а съедает другие части

тела (Терновский, 1977). Степень сохранности черепов различных видов грызунов и насекомоядных в исследуемом тафоценозе сравнительно хорошая. Целые черепа единичны, но черепа без затылочной и теменной костей (задней части) составляют немногим менее половины от всего количества фрагментарных черепов. Нижние челюсти, за небольшим исключением, имеют целый сочленовный отросток. Возможно, что грот использовался в качестве места хранения кормовых запасов — известно, что запасы делают горностаи, ласка, колонок (Ушаков, 1927; цит. по: Свириденко, 1957). При высокой численности жертв подобные запасы бывают многочисленными, при этом хищник может убить зверьков в значительно большем количестве, чем ему нужно для питания (Климов, 1940; цит. по: Свириденко, 1957). Имеются сведения о том, что на Украине, в годы высокой численности жертв, горностаи уничтожает их в 10 — 15 раз больше, чем ему нужно для насыщения, а не съеденных зверьков припрятывает, стаскивая в одно место (Колоник, горностаи..., 1977).

При изучении возрастного состава зубов красно-серой полевки (см. главу 4) из Большой Махневской пещеры было обнаружено, что более 70% зубов принадлежит взрослым особям. Этот факт может служить косвенным доказательством того, что пища приносилась хищником в грот зимой.

При сильном смерзании лесной подстилки или появлении плотного наста насекомоядные лишаются доступа к кормовым ресурсам (жукам, куколкам и личинкам, зимующим среди опавшей листвы и в верхнем слое почвы) — в такую зиму землеройки много бегают по поверхности снега и едят семена (Формозов, 1989). Возможно, именно такая ситуация и повлияла на состав добычи хищников, которые использовали грот Большой Махневской пещеры в качестве зимнего укрытия.

### 3.3. Местонахождения остатков мелких млекопитающих

Все описанные нами зоогенные отложения разделены на три типа: отложения подскальных площадок, входных гротов и дальних (глубинных) гротов.

К первому типу (отложения подскальных площадок) отнесены три местонахождения.

#### 3.3.1. Камень Козий

Местонахождение Камень Козий (59°09'53" с.ш. и 57°30'49" в.д.) расположено в 2 км восточнее р.Сурья (приток р.Вильвы), в 3 км западнее г.Александровска Пермской области. Средняя высота камня 8 м, протяженность около 300 м. В 1993 г. Е.П. Близнацев заложил разведоч-

ные шурфы у основания камня Козьего, и в одном из них (1 x 4 м) на глубине 1,35 — 1,45 м был выявлен слой, насыщенный костными остатками мелких млекопитающих и птиц. Шурф до скального ложа не пройден. В полевой сезон 2000 г. экспедицией Пермского областного краеведческого музея шурф был расширен на 1 кв.м вдоль каменной стены.

Рыхлые отложения по юго-восточной стенке вскрытого участка представлены 4 литологическими слоями (мощность слоев приведена по левому краю раскопа): слой 1 (0 — 1,0 м) — коричневатобуряя песчаная с корнями растений почва, с включениями обломков серого и белого известняка угловатой формы; слой 2 (1,0 — 1,35 м) — карбонатные светло-серый и серый пески с включениями обломков известняка; слой 3 (1,35 — 1,45 м) — коричневый мелко- и среднезернистый глинистый песок с включением угловатых обломков серого известняка; 4 слой (глубже 1,45 м) — карбонатный бурый глинистый песок с редкими гравийными обломками серого известняка. Два верхних и нижний слой не содержат костных остатков. Из 3 слоя была взята для промывки порода с площади 2 x 1 м. Из этого объема было извлечено более 4 тысяч щечных зубов насекомоядных, зайцеобразных, грызунов (см. Приложение, табл.3). Обнаружены кости птиц и раковины моллюсков. По радиоуглеродной дате, полученной на основе анализа мелких фрагментов костей (9 467 ± 252, ИЭМЭЖ-1332) возраст зоогенного слоя определен как пребореальный.

Прокрашенность эмали и дентина изолированных зубов темно-желтая, около 3% зубов черные, обугленные. Единичные зубы, выпавшие из челюстей в процессе обработки, имеют черную надальвеолярную часть и желтую альвеолярную. Кости посткраниального скелета и челюсти в основном имеют размытый серый («мармальный») рисунок на желтом фоне, некоторые кости в разной степени обожжены. На этом основании сделано предположение о локальном очаге возгорания (костер), хотя археологических предметов и крупных костей промысловых млекопитающих не обнаружено. Впоследствии, при осмотре стенок шурфа на подходе к пещере Барсучьей (открыта и исследована Е.П. Близнацевым в 2002 — 2004 гг., расположена северо-западнее скалы в смешанном лесу), на глубине более 1 м также была зафиксирована узкая полоса темно-коричневого песка. Возможно, в обоих случаях это след обширного пожара, возникшего по естественным причинам.

Учитывая сходный характер покрашенности большинства костных остатков и «немые» в палеозоологическом отношении соседние слои, с большой долей вероятности можно предположить хронологическую однородность материала в выборке. Целых черепов не было, обнаружено незначительное количество фрагментов черепов (костное небо). Нижних челюстей довольно много, но все они без задних отро-

стков. Исходя из состава (мелкие млекопитающие, птицы), степени и характера раздробленности костных остатков можно предположить, что рассматриваемый слой, вероятнее всего, образовался в результате разложения погадок хищных птиц.

### **3.3.2. Камень Лазаревский**

Местонахождение Камень Лазаревский (59°07'23" с.ш., 57°30'44" в.д.) расположено на северном склоне горы Насад, в 4 км юго-западнее г. Александровска Пермской области; отнесено к природным резерватам местного значения (Особо охраняемые природные территории..., 2002). В 1987 г. Е.П. Блинецов заложил шурф размером 1 x 3 м и глубиной около 2 м в основании камня; костные остатки мелких млекопитающих не собирали.

В 2001 г. рядом со старым раскопом у основания камня, в расщелине, нами была взята поверхностная порода (гумус) с площади 0,4 x 0,3 м, до глубины 20 см. В этом небольшом объеме породы обнаружено несколько сотен зубов мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 4). Среди прочих найдены зубы обыкновенной лисицы (1 М1 — в первом слое и 1 рm4 — во втором) и домашней кошки (1 рm2 — в слое 2). По всей глубине вскрытых отложений присутствовали многочисленные костные остатки зайцев (в основном молодых особей), в том числе целые и фрагментарные трубчатые кости, зубы (слой 1: 9 щечных зубов взрослых особей и 35 молодых; слой 2: 2 зуба взрослых особей (ad) и 40 ювенильных зубов (juv)). Обнаружены также немногочисленные кости птиц, чешуя рыб и раковины моллюсков. По видовому составу костных остатков определен вероятный возраст этих отложений — поздний голоцен.

В верхнем условном слое (до 10 см) большинство костных остатков темно-желтого цвета, кости беловато-грязного оттенка единичны. В нижнем условном слое преобладали серовато-светло-желтые кости, встречались и темно — желтые. Фрагментов черепов нет, немногочисленные нижние челюсти без задних отростков. В тафономическом плане — это, вероятно, «смешанное» местонахождение, включающее кости из погадок птиц, экскрементов и остатков пищевого рациона разных хищных млекопитающих.

### **3.3.3. Камень Горелый**

Местонахождение Камень Горелый находится в 6 км севернее г. Александровска Пермской области, на правом берегу р. Урсы. В 1987 г. у основания камня Е.П. Блинецов заложил шурф и на глубине около 1 м обнаружил слой, насыщенный костями крупных птиц и более редкими костями мышевидных грызунов. Проба грунта не сохранилась.

В 2000 г. была произведена прирезка к южной стенке шурфа на 1 м<sup>2</sup> и на указанной Е.П. Блинецовым глубине обнаружены редкие вкрапления костей птиц и белки. На глубине 1.20 — 1.50 м из слоя серого глинистого песка были взяты пробы на промывку с площади 0,3 x 0,3 м. Костей на данной глубине оказалось сравнительно немного: обнаружено около сотни зубов мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 5), редкие фрагменты костей птиц, единичные позвонки рыб и моллюски. Видовой и структурный состав костных остатков в слое аналогичен таковому из зоогенного слоя подскальных отложений Камня Козий. Предположительно слой серого глинистого песка был образован в пребореале. По прокрашенности костный материал однороден: челюсти светло-желтого оттенка с коричневыми вкраплениями, зубы желтые. Целых черепов в исследованных отложениях нет, представлены только небные кости с верхнечелюстными зубами. Нижние челюсти различной сохранности, в том числе целые с задними отростками (пищуха, водяная полевка, лемминг). Судя по составу и сохранности костей, кости происходят, вероятно, из погадок хищных птиц.

Вторую группу (второй тип — отложения входных гротов пещер) составили следующие 7 местонахождений.

### **3.3.4. Пещера Дыроватый Камень на р. Вишере**

Пещера (60°32'6" с.ш., 57°41'55" в.д.) расположена на левом берегу р. Вишеры, в 400 м восточнее нежилой дер. Мартино Красновишерского района Пермской области. Со стороны реки пещера имеет два входа западной экспозиции, соединенные узкими расщелинами. Мощные рыхлые отложения обнаружены в правом входном гроте. Входное отверстие этого грота (ширина 2,3 м и высота 16,8 м) расположено на 6 м выше меженного уровня р. Вишеры. Главный входной коридор длиной около 22 м восточного направления постепенно сужается (5 м от капельной линии — ширина 1,6 м; 10 м — 1,0 м; 15 м — 0,62 м; 20 — 0,40 м). Наклонная предвходовая площадка переходит в ровный коридорный пол с плавным повышением в глубине на расстоянии 10,10 м от входа. На полу много разноразмерного щебня. Южное ответвление главного входа, расположенное в начале коридора, имеет крутой наклон вверх (~ 45 °) со сквозным выходом на поверхность скалы, его ширина в начале 1,4 м. Северное ответвление расположено в 4,5 м от входа. Это ответвление имеет очень узкое сообщение со вторым входом со стороны реки и круто спускается вниз, максимальная ширина щели 0,8 м. Проход в пещеру возможен только со стороны реки.

В июне 2000 г. совместным отрядом Камской археологической экспедиции и Пермского областного краеведческого музея был зало-

жен раскоп I размером 0,5 x 1 м в центральной части устья главного входа под капельной линией (участок 1). В августе площадь раскопа увеличили в сторону коридора входового грота на 0,5 м (участок 2); мощность вскрытых рыхлых отложений составила 1,2 м. В июне 2001 г. изучение отложений было продолжено; для получения дополнительного материала грунт был выбран до глубины 1,75 м (участок 3). В 3,5 м от восточной стенки первого раскопа в глубине основного коридора был заложен второй шурф (0,3 x 0,4 м) глубиной 0,4 м. Позднее остеологические остатки из рыхлых отложений участка 3 были выбраны до глубины 2,45 м, но шурф до скального ложа не пройден. По восточной стенке участка 3 зафиксированы 4 литологических слоя. В первом слое различали три подслоя: 1а (от поверхности до 0,50 м) — серо-коричневая супесь, с глубиной переходящая в серую, карбонатно-органогенного состава, с включением угловатых обломков серого органогенно-обломочного известняка, мелкого гравия, темных кремней (включения составляли около 30 — 45% от объема породы), на глубине 0,35 — 0,50 м костные остатки обуглены; подслой 1б (0,40 — 0,75 м) представлен карбонатной буровато-серой слабо суглинистой супесью с мелкими обломками известняка, гравием и крупным песком, с углистой прослойкой на глубине 0,65 — 0,70 м; подслой 1в (0,60 — до 1,0 м) — в виде буровато-серого алевритистого суглинка с примесью гравия и песчаного материала, со щебнем серого, темно-серого органогенного обломочного, частично перекристаллизованного известняка (до 50 — 60% от объема породы). Второй слой (1,00 — 1,75 м) был представлен буровато-серой алевритистой глиной с включением гравийных обломков серого и белого перекристаллизованного известняка; крупные валуны и щебень серых и белых органогенно-обломочных известняков составляли до 60 — 70% от объема породы. Третий слой (1,75 — 2,05 м) образован коричневым суглинком со щебнем разной размерности (около 40 — 50% от объема породы). Слой 4 (2,05 — 2,45 м) — коричневый крупнозернистый песок с включением крупных и средних обломков известняка (около 20% — в верхних, 40 — 50% — в нижних горизонтах). По видовому составу млекопитающих предварительно определен возраст вскрытых отложений грота — от конца позднеледникового (нижняя часть) до позднего голоцена (верхняя часть).

В верхнем горизонте концентрация костей самая высокая, в нем много чешуи и позвонков рыб, кости птиц, встречены кости амфибий. Кроме костей грызунов, насекомоядных и рукокрылых, обнаружены также кости зайца (целые позвонки и их фрагменты, ребра, фрагменты трубчатых костей, зубы и челюсти), бурундука (фрагменты газовой и трубчатых костей), *Martes* sp. (целая фаланга и метаподия), горноста (локтевая кость), лося (фаланга 3, фаланга 1 добавочного пальца, фраг-

менты ребер), северного оленя (фрагмент таранной кости) (Косинцев, Бачура, 2005). В верхних отложениях пещеры найдено множество мелких неопределимых осколков трубчатых костей и костей черепа млекопитающих.

С глубиной концентрация костей уменьшается; в нижних горизонтах преобладали остатки грызунов хорошей сохранности (фрагменты черепов и нижние челюсти с зубами). Ниже углистых прослоек обнаружены (Косинцев, Бачура, 2005) кости лося (фрагмент верхней челюсти, фрагмент черепа, часть верхнего конца лучевой кости, фрагмент фаланги 1), бурого медведя (три ветви нижних челюстей, целая правая локтевая кость, фрагмент диафиза бедренной кости, когтевая фаланга), бобра (фаланга 1). На глубине от 1,10 до 2,15 м найдены фрагменты черепов и нижних челюстей ласки, горноста, *Martes* sp. В нижних горизонтах найдены костные остатки рыб (очень мало), а также фрагменты трубчатых костей крупных млекопитающих.

Видовой состав насекомоядных из отложений пещеры (участок 3) был определен Е.Г. Максимовой (2006). Видовая принадлежность остатков грызунов и насекомоядных из этих отложений представлена в таблицах (см. Приложение табл. 6–9).

В рассматриваемом местонахождении не выявлены условные горизонты, содержащие однородно окрашенный костный материал. Для большинства условных горизонтов характерно определенное соотношение цветовых характеристик. Костные остатки имели следующие типы окрашивания: 1) светло-желтый, 2) светло-желтый с рыжим крапом, 3) светло-желтый с размытым темным рисунком, 4) темно-желтый, рыжий, 5) коричневый, 6) коричневый с желтым мраморным рисунком, 7) черный. Тип 2 характерен для костных остатков до глубины 1,25 м, а тип 4 — только до глубины 0,75 м. Черные кости (тип 7) встречались только в горизонтах с углистыми прослойками, на глубине 0,35 — 0,70 м, там же находились и кости, окрашенные по типу 5 — это костные остатки начальной стадии обугливания. Тип 6 появляется на глубине 0,50 м, достигает максимального количества на глубине около 1 м, глубже встречается редко и совсем исчезает на глубине около 2 м, появляясь вновь в самых нижних условных горизонтах. Тип 3 зафиксирован впервые примерно на той же глубине, что и предыдущий; костные остатки такой окрашенности преобладают в достаточно мощном пласте рыхлых отложений приблизительно до глубины 2 м, ниже они встречаются редко, и, аналогично типу 6, их концентрация вновь возрастает в нижних горизонтах. В условных горизонтах, содержащих кости третьего и шестого типа окрашенности, присутствовало большое количество разноразмерного щебня с малым количеством заполнителя, но на глубине около 2 м и ниже щебня было уже сравни-

тельно немного, и челюсти такой прокрашенности редки — поэтому вполне вероятно, что она является следствием химической контактной реакции. Тип 1 характерен для всех нижних горизонтов, преобладая на глубине 2,05 — 2,15 м; он типичен для костей, не контактирующих со щебнем, соответственно такие кости преобладают в породе с малой концентрацией щебня.

Концентрация костных остатков была сравнительно высокой в устьевой части пещеры, в то время как в глубине пещеры в верхних слоях (до 40 см) их было намного меньше. Процесс переотложения материала в результате выноса грунта из боковых ответвлений мог иметь место только на предвходовой площадке основного входа, так как именно на этот участок пещеры выходит коридор южного ответвления. Коридор северного ответвления имеет резкий наклон вниз и выходит ко второму входу, где рыхлые отложения расположены в межень реки чуть выше уровня воды. Раскоп заложен под капельной линией выше границы выхода коридора южного ответвления, основной грот не затопливается, углистые прослойки имеют четкие контуры. Учитывая эти факты, а также определенные соотношения цветовых характеристик ископаемых костей, можно предположить отсутствие процесса вертикального переотложения органического материала в пределах соседних условных горизонтов рыхлых отложений в районе раскопа.

Видимо, костные остатки в верхних горизонтах имеют смешанное происхождение. Обилие чешуи и позвонков рыб, черепов и трубчатых костей амфибий указывает на посещение пещеры выдрой. Трубчатые кости мелких птиц и костные остатки грызунов могут также представлять остатки пищевого рациона этого хищника и (или) иметь погачное происхождение. Доминирование костей лесных полевок и многочисленность костных остатков землероек, скорее всего, можно объяснить посещением пещеры лесной куницей. Наличие комплекса нижних конечностей, фрагментов челюстных и черепных костей крупных млекопитающих явно свидетельствует о том, что в пещере камня Дыроватый располагалось культовое место, связанное с поклонением основным мифологическим животным населения района — медведя и лося (Мельничук и др., 2001). Осколочный костный материал (фрагменты трубчатых костей и черепов крупных млекопитающих), обнаруженный практически по всей глубине вскрытых отложений, скорее всего, также является результатом посещения пещеры человеком. Относительно большое количество целых черепов и челюстей грызунов, в том числе водяной полевки, а также присутствие черепов птиц и костей куньих в нижних горизонтах свидетельствуют о гнездовании крупных сов.

### 3.3.5. Пещера Верхнегубахинская

Пещера расположена на северо-восточной окраине г. Губахи Пермской области, на правом берегу р. Косьвы (58°55' с.ш., 57°34' в.д.). Раскопки проведены во входном гроте Дворцовый в летние сезоны 2000 — 2001 гг. Общая площадь раскопа 32 м<sup>2</sup>, глубина 2,2 м. Выделены 3 слоя: слой 1 — гумусовый (0 — 1,6 м; горизонты 1 — 5); слой 2 — коричневая глина (0,9 — 1,9 м; гор. 6 — 11); слой 3 — известковистая глина (1,5 — 2,2 м; гор. 12 — 17). Отложения грота до скального ложа не вскрыты.

Отложения слоя 1 предположительно образовались в голоцене, нижележащих слоев — в позднем плейстоцене. Концентрация костей и зубов мелких млекопитающих достигает максимального значения в отложениях условного горизонта 6, меньше всего костных остатков зафиксировано в самых нижних горизонтах (13 — 17). В горизонтах 1, 2, 4, 6 — 8 костные остатки крупных млекопитающих отсутствуют, в горизонтах 3 и 5 обнаружены фрагмент трубчатой кости северного оленя и фрагмент черепа овцебыка. Основная масса костей крупных млекопитающих (донской заяц, песец, пещерный лев, пещерный медведь, овцебык, первобытный бизон, северный олень, мамонт, шерстистый носорог, уральская лошадь) найдена в отложениях горизонтов 9 — 15 (определения и промеры костей крупных млекопитающих выполнили Л.Ю. Меньших, М.С. Меньших, А.В. Саранчин). Видовой состав и доли остатков разных видов мелких млекопитающих приведены в таблице (см. Приложение табл. 10, 11).

Соотношение поврежденных и целых трубчатых костей мелких млекопитающих в среднем сравнительно одинаково в верхних горизонтах (1, 3 — 6), в нижележащих горизонтах (7 — 13) увеличивается количество поврежденных костей, а в самых нижних (14 — 17) целые кости крайне малочисленны.

Трубчатые кости мелких млекопитающих по прокрашенности были разделены на два основных типа: светлоокрашенные (белые и светло-желтые), с преобладанием в верхних горизонтах (1 — 5) и темноокрашенные (светло-коричневые и коричневые), преобладающие в нижних горизонтах (6 — 12). В самых нижних горизонтах из-за сравнительно низкой концентрации костных остатков не выявлено четкой картины соотношения «светлых» и «темных» костей. Для костей крупных млекопитающих выявлены 4 типа прокрашенности: 1) мраморная; 2) светло-желтая; 3) темно-желтая; 4) темно-коричневая. Первые три типа прокрашенности отмечены для костей из условных горизонтов 5, 9 — 15. Четвертый тип характерен для костных остатков видов *Ursus spelaeus* и *Bison priscus* из горизонтов 12 — 15. В данном многослойном

местонахождении не выявлено условных горизонтов, включающих однородный по цветовым характеристикам костный материал. Относительное постоянство соотношений костей разных цветовых типов в верхней и средней толще отложений пещеры позволяет сделать предварительное заключение об отсутствии процессов переотложения костного материала; возможно, разная окраска является следствием гетерогенных физико-химических условий (например, различий во влажностном режиме отдельных участков).

Исходя из соотношений количества костных остатков мелких и крупных млекопитающих в рыхлых отложениях пещеры, а также соотношений поврежденных и целых костей можно предположить, что костные остатки млекопитающих в верхней толще отложений происходят из погадок, а в нижней — как из погадок хищных птиц, так и из пищевых остатков хищных млекопитающих.

### 3.3.6. Пещера Тайн

Пещера Тайн (Большая Березовская) расположена на левом берегу р. Березовки (приток р. Чаньвы), около 8 км северо-западнее пос. Скопкортная (территория г. Александровска Пермской области). Пещера занесена в список историко-природных охраняемых комплексов области (Перечень охраняемых..., 1989; Памятники истории ..., 1996) и представляет комплексный памятник природы регионального значения (Особо охраняемые природные территории..., 2002).

Пещера образована в каменноугольных известняках и имеет превышение над уровнем реки около 10 м (Бестужев, 1965). Площадь пещеры 0,1042 га (Памятники истории ..., 1996). Вход в пещеру представляет собой отверстие высотой 8 — 10 м при ширине 15 — 18 м (Бестужев, 1965). Длина пещеры 115 м, она состоит из двух гротов (Перечень охраняемых..., 1989). В 1963 г. Е.П. Блинецов обнаружил в ней скопления черепов пещерных медведей и каменные изделия эпохи палеолита. По данным И.Е. Кузьминой (1975), которая участвовала в экспедиции под руководством О.Н. Бадера (1968), в этой пещере обнаружены и кости пещерного льва. Большой пещерный медведь из пещеры Тайн выделен в самостоятельный подвид *Ursus (Spelaearctos) spelaeus bliznetshovi* Kuzmina, subsp. nov. (Кузьмина, 2002). В 1992, 2000 — 2001 гг. пещеру исследовала палеозоологическая экспедиция Института экологии растений и животных УрО РАН.

У основания скального массива, в котором расположена пещера Тайн, в 1 м от входа в нее нами был заложен шурф площадью 1 м<sup>2</sup>. На глубине 50 см обнажилось скальное дно. Зафиксирована следующая последовательность слоев: слой 1 — дерн (0,0 — 0,05 м); слой 2 — гумус с мелким щебнем (0,05- 0,3 м); слой 3 (0,3 — 0,5 м) — бурая супесь с мелким

и средним щебнем. В двух первых слоях костных остатков млекопитающих не было, найдены лишь трубчатые кости мелких птиц. В слое 3 обнаружено всего 53 зуба мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 12); все они имели однородную темно-желтую прокрашенность.

При входе в пещеру с левой стороны расположено боковое отверстие. Среди костных остатков пещерного медведя из небольшого объема верхнего грунтового слоя (бурая супесь) бокового отверстия в концентрате было обнаружено 175 зубов мелких млекопитающих (см. Приложение табл.12), прокрашенных по-разному. Отмечено преобладание костных остатков темно-желтой прокрашенности (~94%), доля светло-желтых зубов незначительна. Кроме отдельных зубов, были найдены трубчатые кости мелких млекопитающих разной степени сохранности. Целых черепов и их фрагментов не обнаружено. Нижние челюсти единичны и без задних отростков.

Кости мелких млекопитающих, вероятнее всего, попали в отложения из погадок хищных птиц; кости пещерного медведя, возможно, перенесены из дальнего грота пещеры, где была зафиксирована их высокая концентрация. Предположительно изученные привходовые отложения с костными остатками мелких млекопитающих сформировались в конце раннего голоцена.

### 3.3.7. Грот Расик

Грот расположен в 1 км севернее железнодорожной станции Расик Кизеловского района Пермской области, на высоте 22 м над уровнем р. Кизел, площадь грота 0,76 га. Грот отнесен к историко-природным охраняемым комплексам (Перечень охраняемых ..., 1989; Памятники истории ..., 1996) и считается геологическим памятником природы регионального значения (Особо охраняемые территории..., 2002).

В 1966 и 1976 гг. Е.П. Блинецовым были произведены раскопки отложений грота и обнаружены костные остатки плейстоценовых животных и кремневый концевой скребок; были вскрыты отложения общей мощностью до 4,6 м.

В 1999 г. в гроте работал совместный отряд ИЭРиЖ УрО РАН и Пермского областного краеведческого музея; полученные новые результаты были частично опубликованы (Фадеева и др. 2000; Подопригора, 2001). Мощность рыхлых отложений в гроте составила около 3 м. Раскоп был поделен на квадраты «А» (западный) и «Б» (восточный) со сторонами 1 м. В колонке «Б» выделено 12 литологических слоев, в колонке «А» — 10. По левому (восточному) краю северной стенки раскопа были выделены следующие литологические слои: слой 1 (0 — 0,14 м) — крупный рыхлый щебень; слой 2 (0,14 — 0,37 м) — рыхлый щебень с супесчаным серым известковым заполнением; слой 3 (0,37 — 0,44 м)

— крупный щебень с заполнением из легкого охристо-серого суглинка; слой 4 (0,44 — 0,69 м) — крупный щебень с валунами, заполнение в виде светло-бурого суглинка; слой 5 (0,69 — 0,79 м) — щебня немного, темно-бурый суглинок; слой 6 (0,79 — 1,07 м) — серо-бурый суглинок с крупным щебнем; слой 7 (1,07 — 1,11 м) — мелкий и средний щебень, серо-бурый суглинок; слой 8 (1,11 — 1,27 м) — крупный щебень, бурый суглинок; слой 9 (1,27 — 1,46 м) — валуны, бурый суглинок; слой 10 (1,46 — 1,88 м) — крупный щебень, бурый суглинок; слой 10 а (1,88 — 2,34 м) — красноватый суглинок с крупным щебнем размером до валунов; слой 11 (2,34 — 2,40 м) — щебень и легкий темный суглинок; слой 12 (2,40 — 3,0 м) — крупные валуны, темный суглинок. По данным сравнительного анализа и радиоуглеродным датировкам, слои 1 — 6 формировались в голоценовый период, слои 7 — 12 — в позднем плейстоцене.

Ископаемые зубы грызунов (см. Приложение табл. 13, 14, 15) из условных горизонтов 1 — 27 колонки «Б» грота Расик имеют светло-желтую и желтую окраску. В горизонте 28 до 90% зубов грызунов имели желтую прокрашенность, в горизонте 29 так были окрашены 56,4% всех зубов; в самых нижних горизонтах зубы были в основном темно-коричневого цвета.

Окрашенность большинства зубов из отложений всех условных горизонтов колонки «А» (см. Приложение табл. 16, 17) — желтая, по всей толще отложений встречаются единичные кости и зубы с темно-серой и крапчатой (серые пятна на желтом фоне) окраской; особых различий между разными горизонтами не обнаружено.

Концентрация костных остатков очень высокая в слоях 9 — 12, в верхних слоях костей значительно меньше (см. Приложение табл. 13, 14).

В нижних позднелайстоценовых слоях костные остатки грызунов, по-видимому, представляют собой пищевые остатки хищных птиц и млекопитающих; кроме того, здесь обнаружены также кости копытных, мамонта, пещерного медведя, пещерного льва. В позднелайстоценовых отложениях резко увеличена доля костей птиц, вероятно, как результат жизнедеятельности крупных пернатых хищников. Сравнительно немногочисленные костные остатки мелких млекопитающих и птиц в голоценовых отложениях, скорее всего, также происходят из погадок.

### 3.3.8. Пещера Долгого Камня-1

Пещера (59°31'13" с.ш., 57°41'49" в.д.) расположена в скальном массиве на правом берегу р. Яйвы (приток р. Камы). Длина пещеры 31,4 м, максимальная высота на входе около 4,6 м, ширина входа 9,4 м. Вход экспонирован на север. В конце пещеры расположено правое ответвление длиной 2,6 м. Шурф был заложен под капельной линией. От поверхности до глубины 0,7 м залегает слой чернозема, далее до глуби-

ны около 1 м — темно-бурый суглинок, ниже слой светло-желтого песка. Шурф до скального ложа не пройден. На глубине 0,95 — 1,05 м, на границе суглинка и песка, обнаружен костеносный слой. Кроме костей и зубов мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 18), присутствовали кости птиц и амфибий, фрагменты трубчатых костей крупных млекопитающих, нижние челюсти ласки и горносталя. Почти все нижние челюсти мелких млекопитающих без задних отростков (только у пищух сохранился сочленовный отросток). Фрагменты черепов представлены небной и верхнечелюстной костями. Все костные остатки однородного рыжевато-желтого окраса. Слой образован предположительно в позднелайстоценовое время в результате накопления погадок хищных птиц и пищевых остатков крупных хищных млекопитающих.

### 3.3.9. Грот Большой Глухой

Грот Большой Глухой находится на правом берегу р. Чусовой, в 7 км к юго-востоку от г. Чусовой (Памятники истории ..., 1996). Описание грота приведено из работы Б.И. Гуслицера и П.Ю. Павлова (1987). Грот карстового происхождения, разработан в известняковой скале высотой до 70 м; площадь грота около 0,2 га. Основание входа расположено на высоте 32 м от уровня межи р. Чусовой. Длина грота 21 м, ширина у входа 18 м, высота до 4 м; вход ориентирован на юго-юго-восток. Перед гротом расположена привходовая площадка длиной 24 м и шириной 7 — 8 м, к югу она переходит в крутой (до 40°) склон, покрытый щебнем и глыбами известняка. Площадка покрыта гумусированными отложениями и золой от туристских костров. Непосредственно под козырьком грота на поверхности прослеживается валлообразное возвышение высотой до 1,5 м и длиной до 5 м, плавно переходящее в осыпь склона. За капельной линией грота характер поверхностных отложений меняется, они представлены серой известковой супесью. Еще дальше внутрь грота пол покрыт желтовато-бурой супесью. Внутренние ходы закрыты рыхлыми отложениями и с поверхности не видны.

При исследовании грота Б.И. Гуслицером и П.Ю. Павловым в 1984 — 1986 гг. были выявлены мощные плейстоценовые отложения с костями животных. Зафиксировано большое количество культурных слоев, относящихся к эпохам железного века, поздней бронзы и палеолита. В позднелайстоценовом слое найдены кремневые отщепы, скребла и костяные украшения. Грот относится к историко-природному охраняемому комплексу (Перечень охраняемых ..., 1989). Была вскрыта площадь около 40 м<sup>2</sup>, заложено два раскопа на привходовой площадке и внутри грота (Гуслицер, Павлов, 1987). В раскопе II отложения вскрыты на глубину 5,1 м. Определено 8718 щечных зубов мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 19).

Палеозоологические материалы экспедиций 1984 — 1986 гг. обрабатывались Н.Н. Панюковой (Институт геологии Коми филиала АН СССР, г.Сыктывкар), И.Е. Кузьминой, М.В. Саблиным, С.А. Цыгановой (Зоологический институт РАН, г.Санкт-Петербург); результаты опубликованы (Гуслицер, Павлов, 1987; Кузьмина, Саблин, 1991; Кузьмина и др., 1999). Позднее костные остатки мелких млекопитающих из верхней части отложений второго раскопа пещеры 1986 г. были изучены повторно (Смирнов, 1993), и в 1993 г. была организована новая экспедиция, из ИЭРиЖ УрО РАН под руководством Н.Г. Смирнова. Были взяты образцы из слоев белой известковой супеси и красноватого суглинка (Смирнов, 1995), из которых потом получили коллекцию из 10405 щёчных зубов мелких млекопитающих (см. табл. 23).

Материалы, представленные в Приложении табл. 19, позволили провести сравнительный анализ предварительных заключений о возрасте отложений с учетом состава и структуры выявленных фаун и известных радиоуглеродных датировок. Результаты анализа приводятся ниже, а в дальнейшем, при сравнении фаунистических комплексов разных периодов позднего плейстоцена и голоцена, используются только данные, содержащие подробную информацию о составе и структуре фаун мелких млекопитающих из отложений этого грота (Смирнов, 1993, 1995).

Б.И. Гуслицер и П.Ю. Павлов полагали, что верхний гумусированный горизонт отложений грота образован в эпоху бронзы (культурный слой — конец II тыс. до н.э.) и содержит преимущественно остатки лесных видов грызунов. Следующий (II) горизонт был отнесен ими к раннему голоцену на основании доминирования костных остатков лесных полевок, значительного содержания пыльцы широколиственных деревьев и положения под культурным слоем эпохи бронзы. К сожалению, авторы не привели подробный видовой состав остатков мелких млекопитающих. В горизонте III также выявлено преобладание коренных зубов лесных видов, но вместе с тем отмечено и присутствие небольшого количества зубов представителей степной и тундровой фаун, «совершенно не характерных для голоцена широты Пермской области». Из этого утверждения был сделан вывод о времени образования III горизонта — «период потепления климата в конце плейстоцена».

И.Е. Кузьмина с соавторами (1999) относит время образования III — II слоев к голоцену на основании анализа костных остатков крупных млекопитающих, среди которых обнаружены и кости домашних животных. По составу фаун, стратиграфическому положению непосредственно под глыбовым горизонтом (который, по мнению Б.И. Гуслицера и П.Ю. Павлова, образован «в условиях очень холодного климата ... ошашковского (поздневалдайского) времени»), наличию остат-

ков погребенной почвы и значениям ПЭУ копытных леммингов горизонты IV (серых алевроито-песчаных глин) и V (красноватого цвета) отнесены этими авторами к брянским отложениям. В более поздней публикации (Смирнов, 1993) приведены характеристики материала из этих горизонтов и возраст слоя 13 (соответствует слою красноватого цвета, или горизонту V) по радиоуглероду, составляющий  $10\ 607 \pm 158$  лет (ИЭМЭЖ-1049), что соответствует рубежу поздней дриасовой эпохи позднего плейстоцена и начальному периоду голоцена — пребореалу, а не брянскому времени, как предполагалось ранее.

Возрастом расположенного ниже горизонта VI (серо-коричневого щебенистого суглинка) Б.И. Гуслицер и П.Ю.Павлов (1987) считали подбрянское время — за счет его положения под брянскими отложениями и по ПЭУ копытных леммингов (по 245 зубам) и близким ПЭУ из подбрянских отложений входного грота Медвежьей пещеры. Радиоуглеродное датирование VI горизонта грота Большой Глухой показало время его отложения — 33 900 лет (ЛЕ-4201) (Свеженцев, Шербакова, 1997). И.Е. Кузьмина с соавт. (1999) относят шестой и седьмой горизонты к максимуму последнего оледенения по составу фауны крупных млекопитающих, а VIII и IX — к заключительной фазе последнего межледниковья, предполагая по составу макрофауны относительно теплый и влажный климат. По радиоуглеродной датировке Л.Д. Сулержицкого, время отложения IX горизонта равно  $38\ 200 \pm 900$  лет (ГИН-8404) (Кузьмина и др., 1999). Нижняя часть отложений не имеет надежных датировок и слабо охарактеризована сборами мелких млекопитающих.

### **3.3.10. Грот Шайтанский**

Грот «Шайтанский» расположен в 12 км выше г. Чусового Пермской области. Вход в него расположен в 25 м над уровнем реки, ориентирован на запад и представляет собой обширную полость высотой 4 м и шириной 15 м.

Раскопки проводились экспедицией ИЭРиЖ УрО РАН в 1993 г. Отложения вскрыты на площади 6 м<sup>2</sup>. В верхней части разреза слои лежат параллельно поверхности, сильно насыщены гумусом, мощность примерно одинакова по всей вскрытой площади (Смирнов, 1995). Выделены два слоя (см. Приложение табл. 20): слой 1 (горизонты 1 — 3) — почвенный, в нижней части коричневатого оттенка; слой 2 (горизонты 4 — 7) — темно-серая супесь. Фауна горизонтов 1 — 3 отнесена к позднему голоцену и названа «верхнешайтанской», фауна следующих (4 — 6) горизонтов — к концу среднего — началу позднего голоцена («среднешайтанская»). Фауны самого нижнего из исследованных горизонтов (7) в гроте Шайтанский и слоя светло-серой супеси грота Большой Глухой отражают один этап развития (средний голоцен). Для слоя рыжего суг-

линка (его нижней части) подробно охарактеризовать состав и структуру фауны невозможно из-за малого количества материала. Отмечены значительная доля остатков копытных леммингов и небольшое число остатков лесных полевок, тенденция сокращения (сверху вниз) доли остатков темной полевки и относительно устойчивая и высокая доля узкочерепной полевки. Можно предположить время образования нижней части этого слоя: холодная фаза позднего плейстоцена.

Третий из упомянутых ранее типов местонахождений представляют отложения дальних (глубинных) гротов пещер. В эту группу вошли 4 местонахождения.

### 3.3.11. Пещера Большая Махневская

Пещера Большая Махневская (59°27' с.ш., 57°41'19" в.д.) — одна из самых длинных (584 м) и разветвленных пещер Пермской области. Она находится в скальном массиве в 2 км к юго-востоку от нежилой дер. Махнево и входит в состав комплексного природного резервата регионального значения «Махневские пещеры» (Особо охраняемые природные территории..., 2002). В северо-восточном направлении (~ 3,5 км) расположен выход к левому берегу р. Яйвы, к югу от пещеры (~ 1,5 км) — выход к правому берегу р. Чаньвы, левому притоку Яйвы. Скалы окружены смешанным лесом с преобладанием лиственных пород.

Многочисленные костные остатки млекопитающих (см. Приложение табл.21) были обнаружены в левом дальнем углу грота Летучих Мышей (последний грот левого ответвления в пещере размером 4,3 x 6,7 м, максимальная высота около 6 м) в ходе разведочных экспедиционных работ 2005 г. Проход в грот представляет собой систему вертикального спуска, горизонтальных узких коридоров и щелевого вертикального подъема. Порода была взята на глубине 1,40 м (мощность костеносного слоя 5 — 7 см). Кости извлечены из карбонатной супеси коричневатого-бурого цвета, включающей щебень белых органогенно-обломочных известняков, голубовато-серых окремелых известняков и кавернозные обломки известковых туфов. Костеносный слой находился под завалом крупных обломков и плит известняка. Кроме многочисленных костей грызунов, летучих мышей, куньих и насекомоядных, обнаружены единичные чешуйки рыб. По радиоуглеродной датировке костей мелких млекопитающих (3628 ± 86; ИЭМЭЖ 1385) определен возраст отложений — суббореальный период голоцена.

Костный материал из исследованной части грота относительно хорошей сохранности, желтого цвета. Самые крупные из обнаруженных костных остатков принадлежали хищникам *Martes martes* и *Mustela erminea* (12 черепов и их фрагментов, 6 нижних челюстей, отдельные

зубы) и зайцу (фрагмент 1 верхнего зуба); много костей летучих мышей. В тафоценоз летучие мыши попали в результате обвала потолка грота, о чем свидетельствует хорошая сохранность черепов этих млекопитающих и наличие крупных известняковых плит над костеносным слоем. Также многочисленны кости землероек. Наличие сравнительно большого количества костей насекомоядных в данном тафоценозе необычно; возможные объяснения изложены в первом разделе главы.

Весь комплекс рассмотренных данных позволяет предположить, что этот тафоценоз по происхождению является смешанным. Обвал потолка грота (вероятно, в зимний период, во время спячки колонии) вызвал массовую гибель летучих мышей. Костные остатки насекомоядных и грызунов, видимо, являются пищевыми остатками куньих (куницы, горностая), кости которых также присутствуют в захоронении. Обилие костей насекомоядных может быть обусловлено рядом факторов (раннее осеннее промерзание верхнего слоя почвы, колебания зимних температур, ведущие к образованию мощной настовой корки, высокая численность насекомоядных и/или депрессия численности полевок, вызвавшие изменения долевого участия жертв в пищевом рационе).

### 3.3.12. Пещера Махневская Ледяная

Пещера (59°27' с.ш., 57°41'12" в.д.) находится в скальном массиве, в 1,5 км к юго-востоку от нежилой дер. Махнево и входит в состав комплексного природного резервата регионального значения «Махневские пещеры» (Особо охраняемые природные территории..., 2002); вход обращен на северо-восток. По данным Г.А. Максимовича (1947), пол пещеры во второй части покрыт льдом до ледяного сталагмита, за которым после спуска на 2 м находится теплый грот без льда, который, по-видимому, имеет сообщение с дневной поверхностью — в 20 м от входа в пещеру в скале видно углубление, переходящее в трещину. В настоящее время льда и сталагмитов в пещере нет. Длина пещерного коридора до грота — 42 м, длина грота до дальнего ответвления 5,2 м. Ширина грота после спуска около 4,5 м, в середине грот сужается до 1,6 м, затем снова расширяется до 3,2 м, постепенно переходя в узкое длинное ответвление длиной более 5 м (до конца не пройдено).

В результате браконьерских раскопок («Нордвест», г. Санкт-Петербург) в дальнем гроте пещеры были обнаружены костные остатки, часть из которых была передана для видового определения в ЗИН РАН. Среди них обнаружены кости гималайского медведя, пещерного льва, волка, дикобраза Виноградова, мамонта, бизона, лошади (Barushnikov, 2001, 2003). В результате исследований материалов из этой пещеры (раскопки Е.П. Близнецова) были идентифицированы, кроме перечисленных выше видов, кости благородного оленя и лося

(Косинцев, Подопривога, 2003), при этом авторы исследований полагают, что данные отложения были образованы в микулинское время. Мы пришли к такому же заключению при предварительной публикации данных по мелким млекопитающим (Фадеева, Смирнов, 2006).

В процессе обследования пещеры выяснилось, что не потревоженных браконьерскими раскопками отложений в гроте нет. На некоторых участках коридора, ведущего к гроту, обнаружен грунт, отличный по характеристикам от коридорного грунта, со сравнительно многочисленными костями мелких млекопитающих — видимо, часть грунта была вынесена в коридор из грота. Такая же концентрация костей этой размерной группы млекопитающих обнаружена и на поверхности во входовой части грота. В конце грота и в дальнейшем ответвлении их было значительно меньше (единичны в нижней части отложений ответвления). Целых трубчатых костей и черепов крупных млекопитающих в исследованном нами объеме грунта, оставшегося в пещере, не обнаружено. Многочисленны фрагменты костей, фаланги, зубы крупных млекопитающих. Встречаются редкие кости амфибий.

При браконьерских раскопках костный материал, представляющий коммерческий интерес, был извлечен, а прочие костные остатки оказались перемешаны и находятся в отвале — к такому неутешительному выводу привели работы, проведенные в Махневской Ледяной пещере. Нами были исследованы пробы грунта с 7 участков грота, все они представлены песчано-гравелистым бурым суглинком (см. Приложение табл. 22, 23). Участки 1 и 2 находятся в правой входовой части грота: участок 1 — это верхняя часть породы (глубина до 0,25 м), участок 2 — нижняя часть (0,25–0,35 м). Участок 3 — порода с поверхности (глубина до 0,2 м) площадки перед устьевой частью дальнего отрога. Участок 4 — порода с поверхности (до 0,2 м) с левой стороны коридора перед самым входом в грот. Участок 5 — порода из длинного узкого ответвления в конце грота (из отвала, которым был забит отрог). Участок 6 — порода с поверхности в левой входовой части грота (0,2 м). Участок 7 (0) — проба грунта с поверхности срединной части первой половины грота (до сужения). Пробы грунта взяты и из нижних отложений дальнего ответвления, их изучение не закончено (в настоящей работе приведены только результаты исследований по участкам 1–7).

Костные остатки крупных млекопитающих имели темно-желтый цвет, мелких — от светло-желтого до темно-коричневого. В результате радиоуглеродного датирования дифференцированных по размерным группам костных остатков с участка 5 (отложения дальнего ответвления) были получены следующие даты: по трубчатым костям мелких млекопитающих —  $6121 \pm 127$  л.н. (ИЭМЭЖ-1390), по осколкам костей крупных

млекопитающих —  $30901 \pm 675$  лет (ИЭМЭЖ-1391). В лаборатории Гронингенского университета AMS-радиоуглеродным методом были датированы нижняя челюсть водяной полевки — 36480 (+350, -310) лет (GrA-35460) и зуб дикобраза — 41800 (+600, -500) (GrA-35461). Комментируя эти даты, руководитель лаборатории Х. Ван дер Плихт пояснил, что из зуба дикобраза удалось получить крайне мало коллагена. Полученная по нему дата оказалась настолько близка к запредельной, что оперировать ею с полной уверенностью невозможно.

Для получения дополнительной информации о возрасте костных остатков грызунов из этой пещеры в лаборатории физико-химических методов исследования Института геологии и геохимии УрО РАН была проанализирована челюсть водяной полевки на содержание микроэлементов, и органического вещества. Полученные результаты (Вотьяков и др., 2008) говорят о древнем возрасте образца (не моложе раннего Валдая).

Отсутствие информации о стратиграфии отложений и противоречивые данные радиоуглеродного датирования не позволяют однозначно судить о возрасте костных остатков из Махневской Ледяной пещеры, однако весь комплекс имеющейся информации не исключает, что большая их часть накопилась в течение микулинского межледниковья или (и) в раннем Валдае. Этому не противоречит видовой состав млекопитающих и соотношение разных групп видов, близкая к запредельной датировка зуба дикобраза, данные элементного анализа и содержания органических веществ, комплекс морфологических данных об особенностях зубов экономок, сибирских и лесных леммингов (см. следующую главу). Однако нельзя исключить и того, что какая-то небольшая часть костей, принадлежащих главным образом рукокрылым и насекомоядным, имеет голоценовый возраст.

### **3.3.13. Пещера Махневская-2**

Пещера Махневская-2 расположена в 1,6 км юго-восточнее нежилой дер. Махнево Александровского района Пермской области ( $59^{\circ}27'$  с.ш.,  $57^{\circ}41'21''$  в.д.). В 1964 г. раскопки этой пещеры были начаты Е.П. Блинецовым. В пещеру ведут два входа: правый представляет собой широкий и высокий грот с плавным сужением в конечной части, левый — в виде сужающегося коридора с несколькими расширениями (гротиками). В 2003 г. при проведении разведочных работ в пещерах Махневского скального массива экспедицией Института экологии растений и животных УрО РАН в отвалах породы одного из старых раскопов (1964 г.) пещеры в левом коридоре (второе расширение) было обнаружено множество костных остатков мелких млекопитающих (см. Приложение табл. 24). В последующие годы были заложены пристеночный разведочный шурф и срединный раскоп в левом коридоре

(первом расширении) на непо потревоженном раскопками участке пещеры. Вход в левый коридор ориентирован на восток, его ширина 2,55 м, а высота около 2,4 м. От капельной линии до северных стенок пристеночного шурфа — 5,7 м, срединного раскопа — 4,7 м. Размеры разведочного шурфа 0,6 х 0,75 м, глубина — 0,7 м. По западной стенке шурфа выявлена следующая последовательность литологических слоев: 0 — 0,1 м — карбонатная светло-серая супесь; 0,1 — 0,4 м — карбонатная темно-серая супесь (углистая прослойка); 0,4 — 0,7 м — слабосуглинистая красновато-коричневая супесь. Все слои содержат мелкий и среднеразмерный щебень серого и белого обломочного известняка, к глубине концентрация щебня увеличивается. Археологических предметов не обнаружено. Площадь срединного раскопа 1,2 х 2,05 м, глубина 1,1 м. По южной стенке раскопа (с которой были взяты образцы на палеозоологическое исследование) с глубины 0,72 м начинается бурая глина с редкими костными остатками. На данный момент обработаны палеозоологические материалы из разведочного шурфа (см. Приложение табл. 24, 25).

Костный материал сильно раздроблен по всей глубине раскопа; концентрация его возрастает с глубиной. Большую часть определимых костных остатков млекопитающих составляют отдельные зубы. Кроме зубов пищухи, грызунов, насекомоядных, рукокрылых, обнаружены костные остатки зайца, горностая (во всех условно выделенных горизонтах), ласки (горизонты 3, 5, 6, 9), северного оленя (3), обыкновенной лисицы (5), *Martes* sp. и пещерного медведя (9). Из отвала старого раскопа П.А. Косинцевым определены кости зайца, северного оленя, пещерного медведя, горностая и ласки.

Прокрашенность зубов мелких млекопитающих — от светло-желтой до темно-коричневой и черной (обугленные зубы). В каждом условном горизонте встречаются все типы покрашенности (кроме черных зубов, которые характерны только для углистой прослойки) При этом светлоокрашенные зубы встречаются в минимальных количествах и принадлежат в основном лесным полевкам, водяной полевке, представителям семейства горностаевых, зайцу. Эти зубы, как вероятная примесь менее древнего материала, не исключены из общей массы при установлении видового состава и структуры фауны для каждого горизонта, так как относительно слабая интенсивность оттенков окрашивания зубов у этих видов, возможно, связана с особенностями строения зуба.

Исследование морфологических особенностей зубов копытных леммингов из отложений пещеры Махневская -2 пещеры (см. главу 4) показало, что соотношение морфотипов в отложениях на разной глубине не соответствует эволюционному тренду, установленному для

рода. Это наблюдение в совокупности с другими приводит к заключению о заметной перемешанности разновозрастных остатков в этой части пещеры.

Сильно раздробленный костный материал, представленный в отложениях пещеры, типичен для остатков из экскрементов хищных млекопитающих. Такая высокая степень раздробленности костей может быть и результатом механического действия при переносе зоогенных отложений из глубинных частей пещеры водными потоками. Радиоуглеродные датировки для отложений двух соседних условных горизонтов существенно различаются, хотя в них зафиксированы довольно близкие видовые составы и долевые соотношения определенных костей мелких млекопитающих. Скорее всего, верхний из этих горизонтов оказался значительно обогащен переотложенным материалом, за счет чего датировка получилась омоложенной. Нижний из горизонтов (9) имеет наименьшие признаки переотложения костных остатков, так что данные по нему были использованы для характеристики соответствующего хроносека.

### 3.3.14. Пещера Долгого Камня-3

Пещера (59°31'16" с.ш., 57°41'42" в.д.) расположена в скальном массиве на правом берегу р. Яйвы. В пещеру ведут два низких и узких лаза у основания скалы. Длина основного грота пещеры около 25 м, высота повышается к глубинной части грота до 1,2 м, ширина — в среднем около 8 м. В гроте три расширения, в конце его расположены несколько узких ответвлений. Разведочный шурф 1х1 м заложен примерно в срединной части третьего концевое расширения, до дна шурфа около 0,8 м (7 условных горизонтов). Верхние отложения пещеры (до 0,3 м) — светло-бурая супесь, нижние — темно-бурая супесь.

Все вскрытые отложения содержат обильный костный материал, предположительно средневалдайского возраста. Кости в основной массе сильно раздроблены. Во всей вскрытой толще отложений обнаружены кости зайца, ласки, птиц. Чешуя и кости рыб фиксируются в отложениях всех условных горизонтов, кроме нижнего (0,7 — 0,8 м). На глубине 0,3 — 0,45 м встречены кости *Martes* sp., от 0,2 до 0,7 м — горностая, от 0,3 до 0,7 м — песка, от 0,45 до 0,8 м — северного оленя; на дне найдена крупная нижняя челюсть бурого медведя. К настоящему времени исследован костный материал по мелким млекопитающим из верхнего (0,0–0,1 м) и самого нижнего (0,7 — 0,8 м) горизонтов (см. Приложение табл.26). Пещера использовалась хищными млекопитающими как логово и временное укрытие. Сильная степень раздробленности костного материала указывает на его происхождение из экскрементов млекопитающих.

Таким образом, все изученные местонахождения относятся к одному типу — зоогенные скопления в карстовых полостях. Приведенные выше материалы убедительно показывают, что в пределах этого типа местонахождений обнаруживается заметное своеобразие тафоценозов, зависящее от положения скоплений внутри полости. Накопление костей в дальних частях карстовых полостей происходит главным образом за счет активности хищных млекопитающих. Такие скопления трудно не только раскапывать, но и использовать в палеотериологических исследованиях, так как четвероногие хищники сильно измельчают кости жертв. К тому же, лисы, выдры и барсуки, как правило, перекапывают отложения, содержащие их помет, что неизбежно ведет к перемешиванию разновозрастных остатков.

Значительно удобнее работать со скоплениями, образованными в результате деятельности хищных птиц в предвходовых гротах пещер и скальных навесах. Костные остатки жертв в них менее разрушены, а отложения меньше подвергаются переотложениям.

## ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

### 4.1. Триба Lemmini

Всего с территории Пермского Предуралья было исследовано 73 выборки ископаемых МЗ трибы Lemmini — 3560 зубов. Результаты определения их принадлежности к одному из родов трибы представлены в Приложении. Диагностику проводили с помощью специальной методики, основанной на оценке соотношения длины и ширины третьего верхнего зуба (Смирнов и др., 1997). В качестве дополнения к обучающим выборкам были использованы результаты исследования рецентных зубов (см. Приложение табл. 27, 28) *Lemmus sibiricus* с территории п-ова Ямал: из устья р. Паюта (26 МЗ), с р. Се-Яха (51 МЗ), с озера Щучье (34 МЗ), оз. Морды-Мал-то (41 МЗ), берега Байдарацкой губы (23 МЗ), р. Юрибей (62 МЗ), а также из Республики Коми (берег р. Усьы; 58 МЗ). Кроме того, использовали выборки зубов *Myopus schisticolor* с территории Пермского Предуралья (хр. Северный Басег — 20 МЗ, хр. Кваркуш — 1 МЗ, р. Нижняя Усьва — 1 МЗ). По результатам проверки корректности обучающих выборок (405 МЗ — *Lemmus sibiricus*, 160 МЗ — *Myopus schisticolor*) общая ошибка определения составила 6,2%.

До вида не были определены зубы, постериорные вероятности которых составили менее 75%, а также имеющие различные повреждения и несформировавшиеся зубы молодых животных. В выборках ископаемых и субфоссильных леммингов, а также из современных погадок было определено до вида около 80% зубов. Из-за плохой механической сохранности материала из зоогенных отложений, образованных экскрементами хищников, доля определенных до вида зубов в этих образцах оказалась значительно меньше (30,6% в пещере Махневская-2, 56,2% в пещере Долгого Камня-3).

Статистическую значимость различий между средними арифметическими значениями длины и ширины третьих верхних коренных зубов определяли методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). В качестве фактора рассматривались территория (при сравнении современных и ископаемых выборок) и время (при сравнении ископаемых выборок). После установления влияния фактора на результативный признак попарно сравнивали достоверность различий средних, т.е. выясняли, за счет каких пар средних получились достоверные различия при дисперсионном анализе. Эту процедуру проводили с помощью метода Шеффе (Лакин, 1990).

#### Сибирский (обский) лемминг — *Lemmus sibiricus* Kerr, 1792

Анализ размеров зубов современных сибирских леммингов показал, что даже в пределах Ямала имеются различия между выборками. Третьи верхние коренные зубы сибирского лемминга из выборок «Бай-дарацкая губа», «Се-Яха» и «Уса» (см. Приложение табл. 27) значительно отличаются по средним значениям (более мелкие) от таковых из выборок «Щучье», «Юрибей», «Паюта» и «Морды-Мал-то» (более крупные). Известно, что и других частях ареала сибирских леммингов выделяются регионы с различными размерами зубов. Так, более крупными размерами зубов отличаются сибирские лемминги с территорий полуостровов Югорского и Таймыр (Абрамсон, 1986; Кочев, 1993). Оценка размеров зубов сибирских леммингов из лесотундрового региона (южнее основного ареала в Большеземельской тундре) показала, что длина и ширина МЗ в выборке с р. Усы (приток р. Печоры) меньше таковых для большей части тундровых выборок. Ископаемые зубы сибирского лемминга с территории Пермского Предуралья (см. Приложение табл. 29) по размерам достоверно не отличаются от относительно небольших зубов леммингов из современных выборок, но они существенно мельче тех, что отличаются крупными размерами.

При сравнении между ископаемыми выборками выяснилось, что средняя длина МЗ сибирских леммингов в выборке из Махневской Ледяной пещеры значительно меньше, чем соответствующие показатели для ряда позднеплейстоценовых выборок, причем не только позднеледникового возраста («Расик Б26», «Долгий Камень-3 (7)»), но и более древних, относимых к среднему — раннему Валдаю («Расик Б30», «Расик Б32»). Это еще раз свидетельствует об исключительном положении Махневской Ледяной пещеры в ряду всех исследованных местонахождений.

Наибольшее среднее значение ширины МЗ зафиксировано в позднеплейстоценовой выборке «Расик Б30», оно значительно отличается от минимальных средних значений этого признака в выборках «Долгий Камень-3 (7)», «Махневская-2 (9)», «Козий». По данным В.А. Кочева (1993), размеры МЗ сибирских леммингов с северо-востока Европы на протяжении плейстоцена почти не изменяются, уменьшается лишь отношение длина/ширина. Наибольшие средние значения длины первых нижних коренных зубов леммингов с этой территории были обнаружены для среднеплейстоценовых выборок, а наименьшие — в позднеплейстоценовых. Аналогичная картина наблюдалась в выборках МЗ с нижнего течения Оби, однако по материалам с низовий Иртыша зафиксировано увеличение размеров МЗ настоящих леммингов в течение плейстоцена (Смирнов и др., 1986).

На основании полученных результатов (пределы размерной изменчивости) можно только предположить, что сибирские лемминги, обитающие в настоящее время на северо-востоке Республики Коми, являются потомками некогда существовавшей обширной (до юга Среднего Предуралья) мелкоразмерной предуральской популяции вида.

Судя по количеству костных остатков в голоценовых отложениях и пределам изменчивости длины и ширины МЗ, периферийная популяция сибирского лемминга на территории Пермского Предуралья к голоцену стала малочисленной и, возможно, состояла из зверьков более мелких размеров (в сравнении с позднеплейстоценовыми).

#### Лесной лемминг — *Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1884

Средние значения длины и ширины МЗ у современных лесных леммингов Предуралья меньше, чем у ископаемых. Результаты дисперсионного анализа показывают, что современная выборка МЗ лесных леммингов с горы Северный Басег (см. Приложение табл. 28) достоверно отличается от всех ископаемых выборок (см. Приложение табл. 30), кроме раннеголоценовой выборки «Камень Козий».

Значительных и направленных изменений в размерах зубов лесных леммингов в позднем плейстоцене и голоцене не зафиксировано. Вероятно, различия средних показателей длины МЗ в ископаемых и современных выборках — результат разных соотношений в них зубов молодых и старых зверьков. Самые мелкие размеры зубов среди ископаемых лесных леммингов имели экземпляры из Махневской Ледяной пещеры.

#### 4.2. Узкочерепная полевка — *Microtus gregalis* Pallas, 1779

Была исследована морфология первых нижних коренных зубов (9 507 М1) из 43 выборок ископаемых узкочерепных полевок из местонахождений Пермского Предуралья, полученных из отложений возрастном от начала позднего плейстоцена до среднего голоцена. Из размерных признаков в выборках сравнивался лишь один — длина зуба (см. Приложение табл. 31). Зубы были отнесены к трем морфотипам по методике А.Г. Малеевой (Большаков и др., 1980): грегалоидному, грегалоидно-микротидному и микротидному (см. Приложение табл. 32).

Дисперсионный анализ по длине М1 не выявил изменений признака в позднем плейстоцене. В голоценовых выборках (по сравнению с позднеплейстоценовыми) наблюдалось уменьшение как средних значений, так и пределов изменчивости длины зуба. Средние величины признака в раннеголоценовой выборке «Козий» значительно отличались от таковых во всех представительных позднеплейстоценовых выборках. Про-

цесс уменьшения размеров вида от позднего плейстоцена к голоцену зафиксирован и для территории Южного Урала (Смирнов, 1990).

Были предприняты попытки выявить закономерности временной динамики \долей\ соотношений зубов с разной степенью сложности строения передней непарной петли М1 (см. Приложение табл. 32).

Характеристика морфологического строения первого нижнекоренного зуба узкочерепных полевок из плейстоценовых и голоценовых местонахождений Пермского Предуралья представлена на рисунке 2; очевидно, что никакой направленности в динамике сложности рисунка передней непарной петли не выявлено.

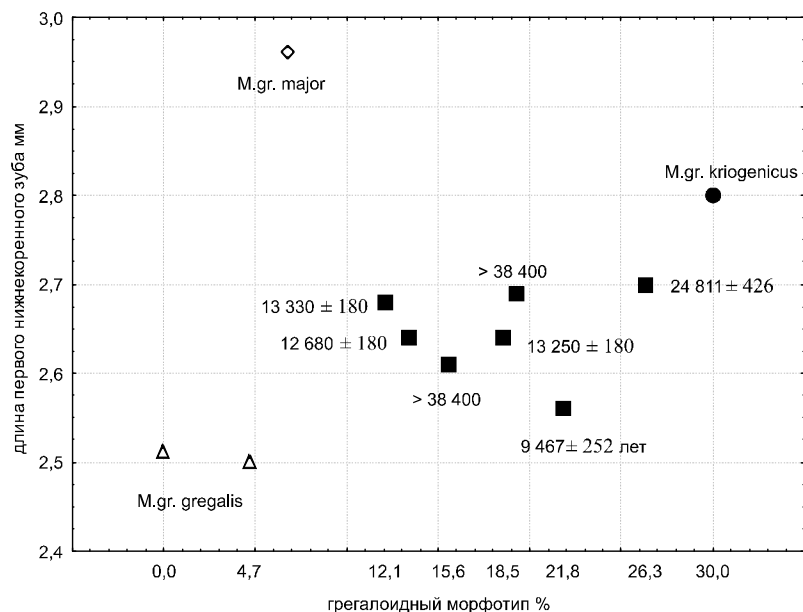


Рис. 2. Соотношение средней длины и доли грегалоидного морфотипа в выборках М1 узкочерепной полевки: ? — южный подвид, Брединский р-н Челябинской области; Камышловский р-н Свердловской области (по Головачеву и др., 2001); ? — северный подвид, Ямал (по Головачеву и др., 2001); ? — ископаемый подвид, Новгород-Северский, Северная Украина (по Рековцу, 1978); † — ископаемый подвид, Пермское Предуралье (грот Расик, пещера Махневская-2, Камень Козий)

Узкочерепные полевки с территории Пермского Предуралья (север Среднего Урала) исчезли уже к среднему голоцену и, судя по морфологическим данным (рис. 2), не являются предковой формой современных подвидов.

#### 4.3. Полевка-экономка — *Microtus oeconomus* Pallas, 1776

В работе использованы данные морфологического исследования 25 выборок ископаемых первых нижних коренных зубов полевок-экономок из местонахождений Пермского Предуралья (1595 зубов) и 9 выборок современных М1 (983) с территории Оренбургской, Кустанайской, Свердловской, Пермской областей и Ямало-Ненецкого АО (из коллекций музея и лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия ИЭРиЖ УрО РАН, а также кафедры зоологии позвоночных и кафедры биогеоценологии и охраны природы Пермского государственного университета). Были изучены современные зубы со сформировавшейся жевательной поверхностью, ювенильные зубы исключались.

Ранее классификации морфотипов первых нижнекоренных зубов (М1) полевок-экономок базировались на визуальной характеристике строения лингвальной и буккальной сторон жевательной поверхности параконидного отдела зуба (Малева, 1971; Лозан, 1971; Рековец, 1978, 1985; Надаховский, 1982; Смирнов и др., 1986; Поздняков, 1993). В данной работе использована методика классификации, разработанная авторами (Фадеева, Смирнов, 2001), учитывающая признаки строения вместе с соответствующими промерами определенных углов непарной передней петли параконидного отдела (рис. 3), что позволяет исключить произвольность визуальных определений, повышая объективность исследования. Сочетание выделенных признаков (углы б, в и боковая бороздка г) дает 16 групп морфотипов (рис. 4), каждой из которых присвоено буквенно-цифровое обозначение. Под термином «группа морфотипов» подразумевается несколько вариаций формы жевательной поверхности в пределах диапазона величин углов группы. Для обобщенного анализа группы условно разделены на три части: «простые», «средние» и «сложные» (рис. 4). Все виды статистических анализов были выполнены с помощью программы статистической обработки Statistica 6.0. Рисунки жевательной поверхности М1 полевок-экономок сделаны автором с помощью рисовального аппарата РА-7.

Сравнительно мелкие зубы полевки-экономки зафиксированы в ископаемых выборках: «Долгий Камень-3 (7)», «Расик Б30» и «Расик Б31» (см. Приложение табл. 33). Остальные позднплейстоценовые и голоценовые выборки первого нижнего зуба вида значительно отличаются от этих самых древних более крупными средними размерами, которые в период от брянского межстадиала до голоцена не изменялись. Нужно отметить, что сходные результаты были получены и для ископаемых выборок М1 с территории Южного Предуралья (Фадеева, 2005) — достоверные отличия средних значений длины зуба ранневалдайских и поздневалдайских выборок и отсутствие различий между тако-



Рис. 3. Схема промеров углов непарной передней петли параконидного отдела М1 полевки-экономки: угол  $\beta$  фиксирует степень нависания наружной стороны передней непарной петли; угол  $\alpha$  характеризует глубину передне-внутренней выемки; углубление  $\gamma$  на наружной стороне зуба. (по: Фадеева, Смирнов, 2001).

выми позднплейстоценовыми и голоценовыми. Современные выборки с территории Пермского Предуралья («Кваркуш», «Северный Басег») достоверно отличаются между собой (см. Приложение табл. 34). Среднестатистическое значение длины зубов из выборки «Северный Басег» также было значимо меньше, чем в ископаемых образцах. Однако, эти отличия могут быть результатом не столько более южного расположения хребта Северный Басег, сколько того, что полевки-экономки из этой выборки пойманы ловушками в весенне-летние полевые сезоны 1979–1991 гг., и в ней много молодых зверьков.

Остальные современные выборки также получены в результате отловов, и сравнительный анализ морфометрических характеристик между ними, несомненно, дает более достоверные результаты. Приполярные равнинные выборки «Лонгот-Юган» и «Хадыта» отличаются от приполярной горной выборки «Красный Камень» и среднеуральских выборок более крупными размерами. Среди южных выборок наиболее мелкие зубы имели зверьки, отловленные в Предуралье («Кувандык», «Урал-Илек»). В южной зауральской выборке «Сасыкуль» зубы полевок были такие же крупные, как и в приполярных равнинных выборках.

Исследованные приполярные рецентные выборки «Хадыта», «Лонгот-Юган» относятся к западносибирскому подвиду (*M.o. hahlovi* Scalop, 1935), у которого около 15% зверьков в популяции имеют же-

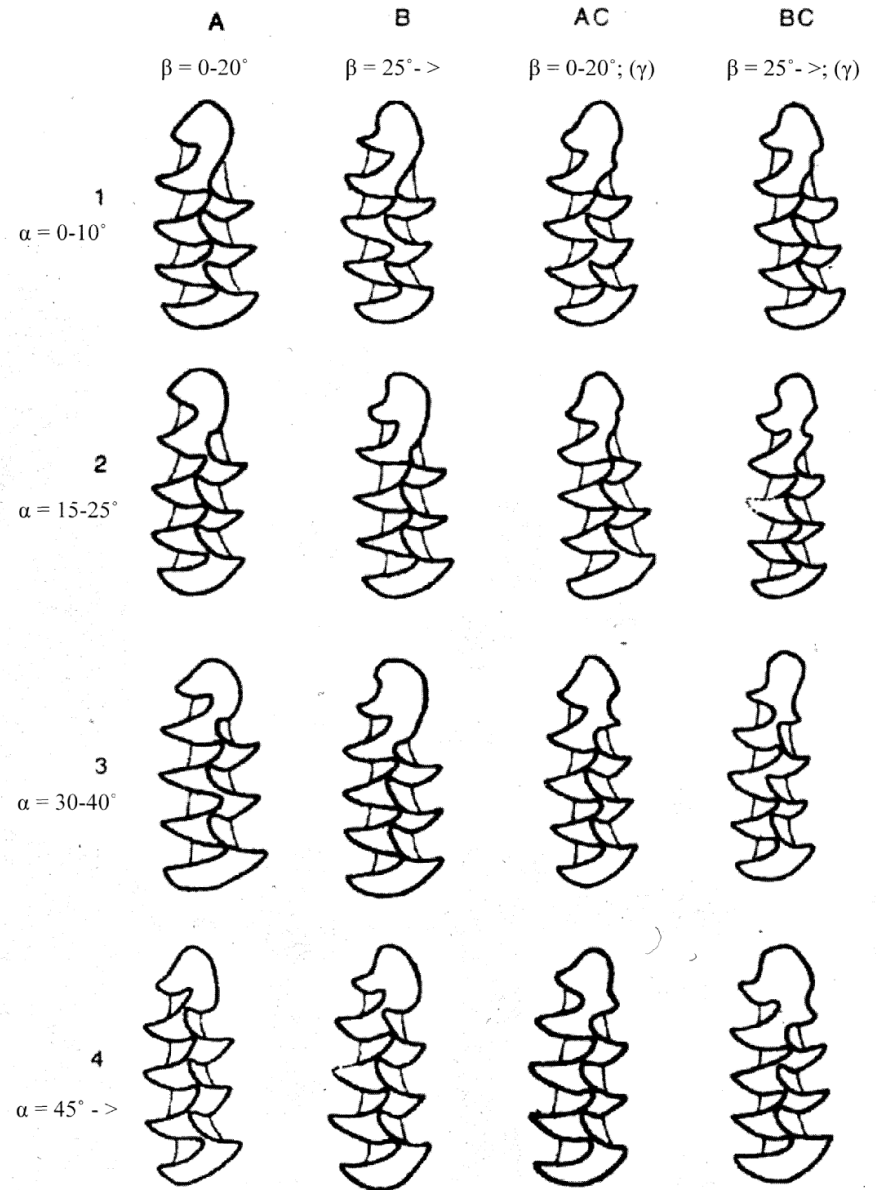


Рис. 4. Классификация вариантов строения жевательной поверхности первых нижних коренных зубов полевки-экономки: 1А, 2А – «простые»; 1В, 1АС, 1ВС, 2В, 2АС, 2ВС, 3А, 3В, 4А, 4В – «средние»; 3АС, 3ВС, 4АС, 4ВС – «сложные» (по: Фадеева, Смирнов, 2001)

вательную поверхность М1 с 7 замкнутыми пространствами (Огнев, 1950). В выборке «Хадыта» 21,4% зубов имели 7 замкнутых эмалевых пространств, в выборке «Лонгот-Юган» таких зубов было 5,8%. Близка по географическому положению и выборка «Красный Камень», но установить ее подвидовую принадлежность сложно, т.к. данный район не входит в рамки географического пространства какого-либо выделенного подвида. В этой выборке зубы с 7 замкнутыми пространствами составили ~ 2,4% от общего числа зубов. По существующей подвидовой систематике (Громов, Ербаева, 1995), южные рецентные выборки «Кувандык», «Урал-Илек», «Сасыкуль» относятся к номинативному подвиду (*M.o. oesonotus* Pallas, 1776). Современные выборки Среднего Урала («Кваркуш», «Северный Басег» с территории Пермской области, а также «Сабик — Шалинский район» с территории Свердловской области) по Бобринскому Н.А. и др. (1965) также следует отнести к номинативному подвиду. Учитывая, что во всех других сводках данная территория не упоминается ни в одном списке распространения подвидов, можно предположить достаточно условное отнесение полевок-экономок с этой территории к подвиду *M.o. oesonotus* Pall. В среднеуральских выборках, как и в южных, зубы с 7 замкнутыми пространствами отсутствуют.

Приполярноуральские и южноуральские выборки М1 отличаются высокой долей зубов сложного строения (см. Приложение табл. 35, 36). В южных выборках явного доминанта среди морфотипов не было. В приполярных выборках доминирующая группа выделяется хорошо (3А в равнинных выборках; 2АС в горной), субдоминирующих групп было обнаружено по две в каждой выборке и они различны. Разница долей доминирующей и субдоминирующих групп зубов невелика и не превышает 11,1%.

В современных среднеуральских выборках зубов сложного строения сравнительно мало (см. Приложение табл. 36). В выборках из Среднего Предуралья четко выделяется пара доминирующего и субдоминирующего морфотипов — «2А-1А», в зауральской выборке — «2А-3А».

В подавляющем большинстве ископаемых выборок с территории Пермского Предуралья (см. Приложение табл. 37, 38) доминируют морфотипы «2А-1А». Сложных зубов в этих выборках мало. За небольшим исключением, все выборки с указанными характеристиками происходят из отложений позднеледниковья — голоцена. Для более древних выборок (ранний(?)—средний валдай — начало позднего валдая) характерны пары доминирующих морфотипов — «2А-3А» и «2А-1А». Количество сложных зубов в большинстве выборок незначительно, однако в трех самых древних выборках их сравнительно много. Особое внимание заслуживает выборка m1

полевки-экономки из отложений пещеры Махневская Ледяная, так как ее возраст точно не установлен. По соотношению простых и сложных морфотипов она резко отличается от всех других выборок с территории Пермского Предуралья. Во всех ископаемых и современных выборках М1 экономок из этого региона доля зубов простых морфотипов была не менее 37,1%, тогда как среди экономок, найденных в четырех образцах из Махневской Ледяной пещере их было существенно меньше: 6,7; 11,8; 16,0; 21,6%.

Скорее всего, такое соотношение морфотипов в отложениях этого местонахождения можно считать доказательством достаточно древнего происхождения этих зубов, которые, вероятно, попали в пещеру одновременно с костными остатками бизона, дикобраза и гималайского медведя не позднее раннего валдая.

Таким образом, выявлено, что морфологические характеристики полевок-экономок позднеледниковья-голоцена отличаются от средневалдайских. Для объяснения таких различий можно рассмотреть динамику количества костных остатков полевки-экономки в позднеплейстоценовых и голоценовых отложениях местонахождений Пермского Предуралья. К максимуму валдайского оледенения полевка-экономка, по-видимому, исчезает (или крайне редка) на этой территории. Костные остатки вида снова фиксируются уже только в позднеледниковых слоях. Нужно отметить, что на южных территориях Предуралья (юг Среднего Предуралья и север Южного Предуралья) полевка-экономка обитала постоянно в течение всего позднего плейстоцена — голоцена (Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1993), и существенных морфологических изменений морфологии первых нижнекоренных зубов вида во времени на этих территориях не зафиксировано (Фадеева, 2005).

Средневалдайские выборки М1 (из п. Махневская-2 и п. Долгого Камня-3) по своим морфологическим характеристикам близки к ископаемым выборкам с территорий юга Среднего Урала и севера Южного Урала, в большинстве которых доминирующая пара морфотипов «2А-3А», а зубов со сложными морфотипами мало. Очевидно, что в позднеледниковье на севере Среднего Предуралья появилась несколько иная по морфологическим характеристикам популяция полевок-экономок, которая не изменилась вплоть до современности. Известно, что на севере Среднего Зауралья (Лобвинская пещера) в раннем голоцене, и на Приполярном Урале (грот Соколиный) в позднем голоцене обитали полевки-экономки «ископаемого южноуральского» морфологического типа (Фадеева, 2005); можно предложить гипотезу «европейского» происхождения популяции вида, обитающей на территории Пермского Предуралья с позднеледниковья.

#### 4.4. Копытные лемминги *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779 и *Dicrostonyx guilielmi* Sanford

Морфологически исследованы 24 выборки первых (3160 M1) и вторых (2624 M2) верхних коренных зубов из 4 местонахождений Пермского Предуралья (см. Приложение табл. 39, 40). Для определения морфологических стадий выборок использовалась разработанная ранее методика (Смирнов и др., 1997).

В целом, для территории выявлена определенная хронологическая последовательность морфологических стадий строения зубов; в общих чертах картина совпадает с теми, которые были установлены ранее для территорий Урала (Смирнов и др., 1997, Смирнов, 1999). Однако для некоторых многослойных местонахождений Пермского Предуралья в пределах одного и того же хронологического периода не наблюдается четкого последовательного сдвига в распределении частот морфотипов от менее к более сложным.

Исходя из результатов исследования зубов вида в последовательных отложениях ближнего грота пещеры Махневская-2, можно предположить, что отложения верхних условных горизонтов древнее нижних, вероятно, они образовались в результате выноса грунта из внутренних частей пещеры.

Отложения грота Расик, резко различные по возрасту, так же резко различаются и по преобладающим морфотипам. Морфотипические характеристики первого и второго верхних зубов копытных леммингов из средне- и ранневалдайских (?) отложений отнесены к группе *Dicrostonyx guilielmi-simplicior*, у которой на первых верхних зубах преобладает морфотип *simplicior*, а на вторых *henseli*. В соответствующих горизонтах вышележащих позднеледниковых слоев обнаружены лемминги из группы *Dicrostonyx torquatus-guilielmi* и *Dicrostonyx torquatus* с преобладанием морфотипа *torquatus*. Этот пример показывает, что и в Пермском Предуралье, в случае работы с «чистыми», т.е. не содержащими переотложенных из разновозрастных отложений остеологических материалов, удастся зафиксировать нормальную, характерную для рода смену преобладающих морфотипов от простых к сложным. В разрезах, где такая картина не обнаруживается, есть серьезные основания предполагать смешанность разновозрастных остатков.

В выборке из отвала старого раскопа в дальнем гроте пещеры Махневская-2 была выявлена морфологическая стадия *Dicrostonyx guilielmi* морфа I, ранее в местонахождениях Урала не встречавшаяся. Учитывая, что костные остатки в отвале могут быть смешаны из разновозрастных отложений, вполне вероятно, что данный результат является суммированным.

#### 4.5. Красно-серая полевка — *Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846

Морфологически изучены 7 наиболее представительных выборок первых нижнекоренных зубов (548 M1) из отложений двух пещер Пермского Предуралья; их возраст (по радиоуглеродным датировкам) соответствует среднему голоцену.

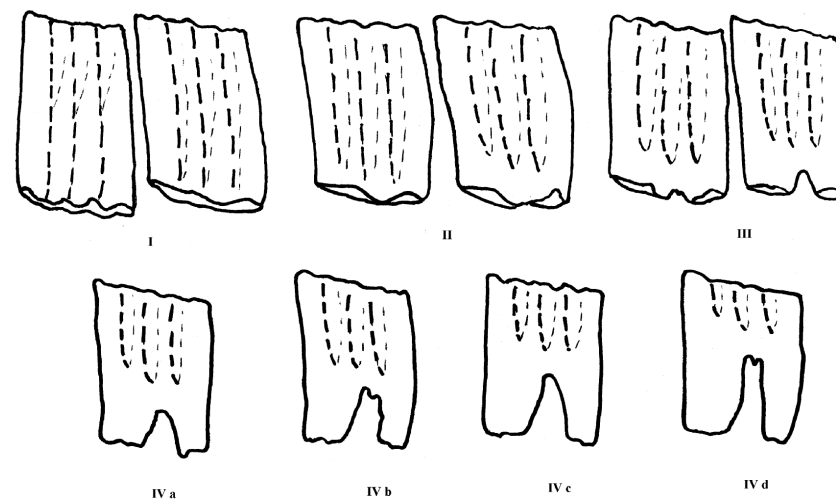


Рис. 5. Стадии развития первого нижнего коренного зуба красно-серых полевок (строение буккальной стороны зубов из отложений п. Большая Махневская). I (очень молодые особи) — в основании зуба нет слияния призм (зубы 99, 67). II (молодые особи) — первое слияние призм в основании зуба, выемки нет (108, 50). III (взрослые особи) — длина корней составляет до 19,9% от высоты зуба в районе выемки (105, 53). IV a (взрослые особи) — корни составляют от 20 до 29,9% (18); IV b — корни — от 30 до 39,9% (1); IV c — корни — от 40 до 49,9% (79); IV d — корни — более 50% (71).

Зубы в выборках дифференцировали по степени развития корней (рис. 5). Формирование корней у красно-серых полевок начинается в 7–8 месяцев, и дальнейшие сроки их роста не установлены (Определитель пола и возраста..., 1985). Корни у этого вида лесных полевок образуются позднее, чем у других видов рода, у некоторых форм только к концу первого года жизни (Громов, Поляков, 1977). Для красно-серых полевок характерен короткий сезон размножения — с мая по август (Большаков и др., 2000). По возрастной структуре выборки из отложений пещеры Большая Махневская (см. Приложение табл. 41) можно

предположить, что формирование зоогенного слоя происходило в основном в зимне-весенний период, когда все особи в популяции имели зубы с уже развитыми корнями в той или иной степени развития (стадии II-IV, рис. 5), и в начале сезона размножения вида, когда появляется первый выводок (стадия I). Красно-серые полевки из пещеры Махневская Ледяная (см. Приложение табл. 41) имеют совсем иную возрастную структуру выборок, которая позволяет предполагать, что дальний грот этой пещеры использовался хищниками в основном в летне-осенний период, когда в популяции преобладали молодые особи с неразвитыми корнями зубов.

В таблицах (см. Приложение табл. 42, 43) отображены размерные характеристики первых нижних коренных зубов вида; прослеживается четкая направленность увеличения длины зуба и уменьшения его высоты с возрастом. Ширина, за исключением самых узких зубов в стадии I, с возрастом практически не изменяется. Среди выборок из пещеры Махневская Ледяная, отложения которой, как отмечалось ранее, по-видимому, являются смешанными, по размерным характеристикам выделяется выборка с участка 5. Этот участок самый дальний в гроте и представляет собой узкий длинный коридор. Зубы из этой выборки намного мельче, чем с других участков пещеры, причем это прослеживается для всех возрастных стадий.

### **Заключение**

Изучение морфологических характеристик зубов некоторых видов грызунов позволило получить не только сведения об особенностях их размерных показателей и соотношении морфотипов для отдельных хроносрезов, но и дало основание для уточнения ряда тафономических выводов.

1. Остеологический материал из отложений Махневской Ледяной пещеры обладает рядом исключительных характеристик, позволяющих считать это местонахождение уникальным среди всех исследованных ранее (как позднеплейстоценовых, так и голоценовых). Среди представителей трибы Lemmini здесь лесные лемминги заметно преобладали над сибирскими, причем зубы обоих видов оказались самыми мелкими во всем изученном регионе, а выборка зубов полевки экономки обнаружила самую низкую долю простых морфотипов среди всех выборок современных и ископаемых представителей вида.

2. Изучение соотношения долей зубов, с характерным для разных стадий индивидуального возраста развитием корней, у красно-серых полевок позволило сделать вывод об уникальной возрастной структуре выборки, полученной при раскопках отложений в дальних частях пещеры Большая Махневская. Реконструированная возрастная струк-

тура этой выборки, вероятнее всего, является результатом накопления остатков преимущественно в зимних условиях, когда в популяции резко преобладают взрослые животные. Для остальных выборок характерна существенная доля молодых животных, как это бывает в весенне-летний период.

3. При изучении зубов копытных леммингов из пещеры Махневская-2 обнаружено, что соотношение сложных и простых морфотипов в разных слоях не соответствует естественной тенденции их смены в плейстоцене, что может указывать на существенную смешанность разновозрастных отложений и костных остатков.

## Глава 5. Этапы развития сообществ мелких млекопитающих

Среди материалов, представленных в данной работе, самыми древними являются некоторые остеологические остатки из пещеры Махневская Ледяная. Кости мелких млекопитающих, обнаруженные в отложениях участка 5 этой пещеры (см. Приложение, табл. 22, 23), отнесенных на основании одной из радиоуглеродных датировки к атлантическому периоду голоцена, могут быть перемешаны из разновозрастных слоев (как уже отмечалось ранее), что подтверждается, в частности, радиоуглеродной датой по зубу водяной полевки (41800 (+600, -500), GrA-35461). Однако есть основания полагать, что какая-то часть этих костей все-таки попала в дальний грот пещеры именно в голоцене (см. главу 3). Кости узкочерепной полевки, пищухи и копытного лемминга в исследованных отложениях единичны. Костные остатки лесного лемминга преобладают над таковыми сибирского лемминга. Наибольшее количество костей принадлежит землеройкам и красносерой полевке. Полевка-экономка и темная полевка в отложениях грота многочисленны, немного реже встречаются кости летучих мышей, лесных полевок из группы красная-рыжая, водяной полевки, совсем редко обыкновенный крот и мышь, обыкновенная белка и мышовка.

К сожалению, пока в этой пещере не обнаружены отложения, не потревоженные браконьерскими раскопками, и судить о том, какие виды мелких млекопитающих (или, возможно, какая часть костей одного вида) являются примесью более древнего материала, пока не представляется возможным.

Для костных остатков из горизонтов 30 и 32 грота Расик были получены запредельные радиоуглеродные датировки (> 38400 лет). Судя по этим датировкам и морфологической стадии развития зубов копытных леммингов (*Dicrostonyx guilielmi-simplicior*) данные отложения были образованы **не позже середины среднего валдая**. Выявлены также отличия морфотипической характеристики первых нижних коренных зубов *Microtus gregalis* из этих отложений от зубов из более молодых выборок вида — доминирование грегалоидно-микротидных зубов. Выборки первых нижнекоренных зубов *Microtus oeconomus* (по сравнению с выборками из более молодых отложений) характеризуются большей долей зубов сложного строения. По доминирующим видам грызунов ископаемые фауны из этих отложений разделены нами на два типа — «леммусный» и «дикростоникский» («дикростоникский»

тип — горизонты 29г, 32, 33 грота Расик, «леммусный» — горизонты 30, 31 грота Расик, слой 7 пещеры Долгого Камня-3). Главное отличие выявленных типов ископаемых фаун состоит в разных соотношениях количеств костных остатков копытных леммингов и леммингов трибы *Lemmini*. В первом типе кости копытного лемминга составляют более половины общего количества костных остатков, а кости *Lemmini* не превышают 15%; во втором типе доминируют кости *Lemmini* gen. (до 40%) и копытного лемминга (до 31,9%). В обоих типах соотношение количеств третьих верхних коренных зубов (по которым и проводилось видовое определение) *Lemmus sibiricus* и *Myopus schisticolor* схожее: 9 *Lemmus*: 1 *Myopus*. Встречаемость костных остатков других видов в этих типах ископаемых фаун принципиально не отличается: многочисленны кости полевок Миддендорфа (до 19,0%) и узкочерепной (до 20,1%), обычные — полевки-экономки (до 9,8%), редки остатки водяной полевки, серого хомячка, степной пеструшки, бурозубок. В «леммусном» типе фауны обнаружены еще единичные кости пищухи, красно-серой, красной и темной полевок.

Высокая концентрация костных остатков свидетельствует о том, что отложения с каждым типом фауны формировались длительное время, и соотношения видов в выявленных ископаемых фаунах представляют усредненные данные по пищевым спектрам хищников. В гроте Расик тафоценоз имеет смешанное происхождение (погадки и остатки пищи крупных хищников), в пещере Долгого Камня-3 он образован экскрементами и остатками пищи хищных млекопитающих. В данной работе мы условно предполагаем синхронность образования отложений с «леммусными» фаунами в гроте и пещере, учитывая сходные морфологические характеристики зубов некоторых видов грызунов, видовой состав мелких млекопитающих и соотношение костных остатков.

Различные типы ископаемых фаун могли быть сформированы на протяжении двух разных по климатическим характеристикам (криоаридной и криогигротической) последовательных фаз одного геохронологического подразделения. Изменения количества костных остатков каждого из двух видов леммингов (как самого доступного корма хищников) в отложениях, которые формировались в течение нескольких десятков (сотен) лет, указывают на преобразования ландшафта, связанные с климатическими изменениями. Теоретически можно ожидать также одновременного изменения количества костных остатков других видов, сходных с одним из леммингов по предпочитаемым местообитаниям (низменные заболоченные или возвышенные сухие). И хотя существенных изменений обилия остатков видов увлажненных (полевки Миддендорфа, полевки-экономки) и сухих (степной пеструшки, узкочерепной полевки) местообитаний в рассматриваемых фаунах не вы-

явлено, этот факт еще не означает, что изменений в численности этих видов не происходило и в природе. Например, в питании мохноногого канюка не все виды полевок, даже при их высокой численности, могут выступать в качестве заменителя основного корма — леммингов (Воронин, 1987). В целом, резкое доминирование в отложениях костных остатков видов открытых пространств (более 90%), в числе которых преобладали кости тундровых видов (в среднем около 80%), дает основание полагать, что в период их образования климатические условия были достаточно суровыми. Возможно, состав доминирующих кормовых видов в отложениях был определен пищевой избирательностью разных видов хищников, использующих карстовую полость в качестве присады или временного укрытия в один и тот же либо разные периоды времени (например, белая сова всегда предпочитает в качестве жертвы копытного лемминга (Чернявский, Дорогой, 1989).

Отложения пещеры Махневская-2 и верхний слой пещеры Долгого Камня -3 образованы **в конце среднего (брянский межстадиал) — начале позднего валдая**. Для костных остатков мелких млекопитающих из отложений пещеры Махневская-2 получены две радиоуглеродные датировки: условный горизонт 6 (глубина 20 — 30 см) —  $11146 \pm 282$  лет и условный горизонт 9 (глубина 50–70 см) —  $24811 \pm 426$  лет. Однако анализ видового состава и структуры, а также морфологических особенностей костных остатков из этой пещеры показал, что различия костных компонентов не столь велики по сравнению с таковыми из датированных позднеледниковых отложений грота Расик и грота Большой Глухой (Смирнов, 1993). Прежде всего, сомнения в позднеледниковом возрасте отложений условного горизонта 6 пещеры Махневская-2 возникают из-за наличия в ее составе костей полевки Миддендорфа (в отложениях грота Расик кости этого вида фиксируются только до начала позднеледниковья, а в более молодых отложениях не обнаружены) и иной морфологической стадии зубов копытного лемминга. Конечно, можно предположить смешение молодого и древнего костного материала в отложениях пещеры Махневская-2, но тогда неясно, как при таком смешении получились относительно однородные по структуре ископаемые фауны по всей толще вскрытых отложений.

Костный материал в отложениях пещеры Махневская-2 и пещеры Долгого Камня-3 сильно раздроблен и представляет собой остатки экскрементов хищных млекопитающих. Отнесение этих отложений к брянскому межстадиалу основано на радиоуглеродной датировке костных остатков из условного горизонта 9 пещеры Махневская-2, определении морфологической стадии верхнекоренных зубов копытных леммингов и положении в разрезе над отложениями начала среднего валдая в пещере Долгого Камня-3. Для зубов копытных леммингов из

этих отложений определены морфологические стадии *Dicrostonyx guiljelmi* I, II, III. Обнаружены морфотипические отличия выборок первых нижнекоренных зубов узкочерепных полевок от более древних: доминируют зубы микротидного типа (в более древних — грегалоидно-микротидного), но доминирование (< 50%) выражено еще не так ярко, как в позднеледниковых выборках, рассматриваемых далее. Отмечены также иные, чем у более древних выборок, соотношения объединенных групп морфотипов первых нижнекоренных зубов полевки-экономки: максимальное количество «сложных» зубов в выборках — 11% (в древних до 28,8%), «простые» зубы в выборках из пещеры Махневская-2 превышают 50%.

Во всех ископаемых фаунах выделяются три доминирующих вида — сибирский лемминг, узкочерепная полевка и копытный лемминг. Многочисленны и костные остатки полевки-экономки (9,7 — 15,6%), хотя в самом нижнем горизонте (9) пещеры Махневская-2 их заметно меньше (5%). Соотношение костей видов из трибы *Lemmini* схоже с таковым из более древних отложений: 9 (*Lemmus sibiricus*) к 1 (*Myopus schisticolor*). Наибольший разброс относительного содержания костей в отложениях наблюдается для копытного лемминга (15,3 — 33,9%) и леммингов из трибы *Lemmini* (18,9 — 35,2%). Относительно стабильны в отложениях доли костей узкочерепной полевки (минимально 21,1%, максимально 29,1%), серых полевок группы *arvalis-agrestis* (0,2 — 2,9%), полевок Миддендорфа (1,5 — 5,4%), водяной (0,6 — 4,5%) и красносерой (0,3 — 2,9%), лесных полевок группы *rutilus-glaeolus* (0,3 — 6%, с преобладанием зубов красной полевки), пищухи (0,7 — 1,9%), бурузубок (0,5 — 2,4%). Иногда встречались также единичные зубы серого хомячка, обыкновенного хомяка, степной пеструшки, обыкновенной белки, мышовки, мыши, суслика и летучих мышей. Общее число обнаруженных видов было выше, чем зафиксировано в отложениях предположительно раннего — начала среднего валдая: в более древних не было обыкновенного хомяка, обыкновенной белки, мышовки, мыши и суслика. Доля костей тундровых видов (копытного лемминга, сибирского лемминга, полевки Миддендорфа) в отложениях брянского межстадиала становится меньше (в среднем чуть больше 50%), тогда как доля остатков интразональных и лесных видов увеличивается (соответственно до 19,6% и 12%). Вероятно, этот факт можно интерпретировать как смягчение континентального сурового климата и возрастание залесенности территории в период образования отложений. Однако мы сравниваем разновременные отложения, которые отличаются по тафономической характеристике. В самых нижних отложениях грота Расик (ранний — начало среднего валдая) кости мелких млекопитающих имеют в основном погадковое происхождение, в отложениях пещер Махневская-2

(конец среднего — начало позднего валдая) и Долгого Камня-3 (ранний — средний валдай) — кости из экскрементов хищников. Спектр питания у хищных млекопитающих шире, чем у хищных птиц и сов, поэтому в их экскрементах присутствуют остатки видов-жертв из разных природных стадий. И вполне вероятно, что во время образования рассматриваемых отложений видовой состав мелких млекопитающих не изменялся, а различия в структурных характеристиках есть результат пищевых предпочтений пернатых и наземных хищников.

**Поздневалдайские** отложения представлены в гроте Расик (колонка А, горизонты 16 — 21; колонка Б, горизонты 15 — 29с; пещере Верхнегубахинской (горизонты 6 — 12, пещере Долгого Камня-1 (глубина 0,95 — 1,05 м. Возраст костных остатков из этих отложений определяли по радиоуглеродным датировкам (грот Расик, колонка Б: гор. 21 — 12680 ± 180, ГИН-10569; гор. 24 — 13250 ± 180, ГИН-10568; гор. 27 — 13330, ГИН-10567). Морфологические стадии развития зубов копытных леммингов соответствуют *Dicrostonyx guillemi-torquatus*, *D. torquatus-guillemi*, *D. torquatus* морфа I; спектр морфотипов строения параконидного отдела первого нижнекоренного зуба узкочерепной полевки — с доминированием (> 50%) микротидного типа. В выборках первых нижнекоренных зубов полевки-экономки по сравнению со средневалдайскими выборками вида в среднем вдвое выше количество зубов с самым простым морфотипом 1А. Все рассматриваемые поздневалдайские отложения расположены под капельной линией или во входовом гроте и тафономически схожи. Основная масса костей мелких млекопитающих происходит из погадок. В многослойных местонахождениях (грот Расик и пещера Верхнегубахинская) наблюдается тождественная динамика изменения соотношений доминирующих видов — копытного лемминга и узкочерепной полевки.

Отложения (грот Расик: колонка Б, гор. 26 — 29с; колонка А, гор. 19 — 21), в которых резко доминируют костные остатки копытного лемминга (57,1 — 68,4%) и многочисленны кости узкочерепной полевки (23,2–35,8%), образованы в *максимальную стадию позднего Валдая — начале позднеледниковья*. Эти отложения характеризуются также присутствием редких костных остатков серого хомячка, степной пеструшки и леммингов из трибы Lemmini. Последние представлены двумя видами: *Lemmus sibiricus* и *Myopus schisticolor*, с некоторым преобладанием первого (остатков Lemmini в этих отложениях мало, поэтому соотношения не рассчитывали). Учитывая, что условные горизонты 28 и 29с граничат с более древними (> 38400 лет), не исключена примесь древнего материала — возможно, это зубы лесного лемминга и полевки-экономки (гор. 29с). Во многих горизонтах обнаружены единичные кости полевки Миддендорфа, пищухи и бурозубок.

Следующую стадию в развитии фауны мелких млекопитающих исследуемой территории характеризуют отложения *первой половины позднеледниковья* (грот Расик: гор. 22 — 25 колонки Б, гор. 18 колонки А). В них зафиксировано увеличение доли остатков узкочерепной полевки (35,9 — 45,9%), тогда как доля копытного лемминга снижается (48,4 — 54,7%). Среди нескольких тысяч костей из этих отложений не обнаружены костные остатки полевки Миддендорфа — вероятно, этот вид исчезает с территории Пермского Предуралья в заключительной стадии позднеледниковья. По-прежнему в незначительных количествах присутствуют кости серого хомячка, степной пеструшки, сибирского и лесного леммингов, пищухи, бурозубок, обнаружены единичные зубы полевки-экономки, водяной полевки, лесных полевок.

Начиная с отложений *нижнего дриаса* (грот Расик: горизонты 19 — 21 колонки Б, горизонт 17 колонки А; пещера Верхнегубахинская, горизонты 9 — 11; пещера Долгого Камня-1), общая доля костных остатков доминирующих видов становится меньше, при постепенном нарастании доли узкочерепной полевки. Прежний список видов дополняет темная полевка (единичные кости). Максимальная доля костей полевки-экономки в этих отложениях достигает примерно 10%, водяной полевки — 5%.

В целом однонаправленная динамика уменьшения доли костных остатков копытного лемминга выявлена в отложениях начала и середины позднеледниковья при относительно стабильной доле костей узкочерепной полевки. В отложениях горизонта 16 колонки А в гроте Расик и слоев 6,7 пещеры Верхнегубахинская костные остатки узкочерепной полевки встречаются в среднем вдвое чаще, чем копытного лемминга. В этих отложениях многочисленны кости полевки-экономки (11,4 — 29,1%), в списке видов появляется обыкновенный хомяк.

Отложения горизонтов 15 — 18 колонки Б из грота Расик, вероятно, сформировались в *конце позднеледниковья*; в них резко преобладают костные остатки узкочерепной полевки (55,8 — 74,1%). В этих отложениях не обнаружены остатки серого хомячка и степной пеструшки, которые единично встречались ниже по разрезу. Из более чем 9 тыс. зубов мелких млекопитающих только два принадлежали копытному леммингу. Костные остатки полевки-экономки по-прежнему многочисленны (10,7 — 15,1%), нарастает количество остатков лесных полевок (среди которых преобладают рыжие полевки), а также сибирского лемминга, серых полевок группы *agrestis-arvalis*, бурозубок.

Таким образом, в отложениях позднеледниковья на территории Пермского Предуралья зафиксированы существенные изменения, прежде всего в структуре ископаемых фаун: при относительно стабильной

доле остатков узкочерепной полевки участие копытного лемминга снижается, вплоть до перехода статуса доминантного вида к узкочерепной полевке. В отложениях, предположительно отнесенных к концу позднеледниковья, резко доминирует доля узкочерепной полевки, тогда как остатки копытного лемминга единичны. За относительно короткий в геологическом понимании период видовой спектр жертв хищных птиц также изменился: на фоне постепенного исчезновения полевки Миддендорфа, серого хомячка и степной пеструшки в питании хищников стали появляться интразональные и луговые (полевка-экономка, водяная полевка, обыкновенный хомяк), а также лесные (темная полевка, лесные полевки) виды. Исходя из тафономической однородности последовательных отложений (погадочный материал) без видимых следов переотложения, такие изменения в составе и структуре ископаемых фаун можно интерпретировать как сопутствующие определенным климатическим и ландшафтными перестройкам, которые происходили на данной территории в позднеледниковье. На начальном этапе этого периода в добыче хищников резко преобладали ксерофильные виды при доминировании криоксерофильного копытного лемминга и очень незначительную часть добычи составляли виды, потомки которых ныне предпочитают увлажненные местообитания. Этот факт указывает на существование перигляциальных тундростепей и экстраридного, холодного климата. В дальнейшем в добыче хищников суммарная доля ксерофильных видов существенно не изменяется, однако иным становится их соотношение — доли копытного лемминга и узкочерепной полевки постепенно выравниваются на фоне появления в пище лесных и интразональных видов. Скорее всего, эти данные действительно свидетельствуют о постепенном потеплении климата, которое сопровождалось снижением численности копытных леммингов, что отразилось и на структуре питания хищников. Удельный вес узкочерепных полевок со временем возрастает до максимальных показателей с одновременным практически полным исчезновением в добыче копытных леммингов, серых хомячков и степной пеструшки. Вполне возможно, что депрессия численности копытных леммингов происходила на фоне вспышки численности узкочерепной полевки, однако последняя могла быть лишь неким замещающим кормом и какое-то время способствовала успешности размножения пернатых хищников. Нужно отметить еще и тот факт, что отложения, где было зафиксировано преобладание узкочерепной полевки, содержали в целом гораздо меньше зубов мелких млекопитающих, чем отложения начала позднеледниковья, в которых преобладал копытный лемминг. Это свидетельствует о снижении интенсивности использования пернатыми хищниками карстовых полостей в качестве присад или временных укрытий — например, вследствие снижения численности хищников.

Постепенное распространение лесных формаций в позднеледниковье ведет к сокращению охотничьих участков хищных птиц и сов. Увеличение в питании хищников доли интразональных видов, в частности полевки-экономки, можно соотнести с повышением влажности климата, тем более что с этим связано и появление лесных формаций. Однако повышение влажности и температурных характеристик климата — лишь опосредованный фактор, ведущий к нарастанию дефицита открытых охотничьих участков для хищников. Последние вынуждены охотиться в открытых ландшафтах по берегам водоемов, где они отлавливают в качестве замещающего корма полевок-экономок, водяных полевок и частично грызунов лесных видов.

Судя по радиоуглеродной датировке ( $9467 \pm 252$  лет, ИЭМЭЖ-1332), в **раннем голоцене** образованы изученные нами подскальные отложения камня Козий (табл.1). По аналогии с видовым и структурным составом мелких млекопитающих из этих отложений, а также из датированных отложений ( $10607 \pm 158$  лет, ИЭМЭЖ-1049) плейстоцен-голоценового перехода из грота Большой Глухой на р.Чусовой (Смирнов, 1993, 1995) к раннему голоцену отнесены подскальные отложения камня Горелый, отложения входовой площадки и бокового ответвления в пещере Тайн, а также горизонты 13 — 15 колонки А и горизонты 13 — 14 колонки Б из грота Расик. Предварительно к раннему голоцену отнесены и нижние (1,85 — 2,25 м) из вскрытых отложения пещеры Дыроватый Камень на р. Вишере (табл.5). Перечисленные местонахождения расположены на территориях разных широтных участков — на юге Северного Предуралья и севере Среднего Предуралья. К тому же два из них расположены на берегах крупных рек (Вишера и Чусовая), а остальные — в лесных массивах, где поблизости протекают небольшие речки. Несомненно, различное расположение местонахождений сказалось на составе и структуре ископаемых фаун, что необходимо учитывать при обсуждении результатов. Подскальные зоогенные отложения (камни Козий и Горелый) имеют погадочное происхождение, отложения карстовых полостей (грот Расик, пещера Тайн) — смешанное (погадки, экскременты и пищевые остатки).

В *пребореальных* отложениях (камни Козий, Горелый, горизонты 13 — 15 колонки А в гроте Расик, горизонты 12 — 13 грота Большой Глухой) среди остатков мелких млекопитающих преобладают кости узкочерепных полевок. Костные остатки полевки-экономки в отложениях начала голоцена многочисленны ( $>10\%$ ), и их доля практически не изменяется по сравнению с отложениями конца позднеледниковья. Долевое участие серых полевок группы *arvalis-agrestis* существенно увеличивается ( $> 10\%$ ) по сравнению с позднеледниковьем, и в самых южных из изученных на данной территории отложениях грота Боль-

шой Глухой (Смирнов, 1993, 1995) их доля уже превышает 20%. При сравнении количества первых нижнекоренных зубов этой группы с количеством первых и вторых верхнекоренных зубов темной полевки становится понятно, что в большинстве отложений такое высокое долевое участие этой группы создается именно костными остатками темной полевки. Видовой состав мелких млекопитающих, кости которых обнаружены в пребореальных отложениях, близок к таковому в отложениях заключительной стадии позднеледниковья. Кроме очень многочисленных костей узкочерепной полевки и многочисленных костей полевки-экономки и серых полевок группы *arvalis-agrestis*, обнаружены костные остатки лесных полевок, сибирского и лесного леммингов, водяной полевки, пищухи, бурузубок (доля этих видов не достигает 10%) и единичные кости копытного лемминга и суслика. В отложениях грота Большой Глухой в числе прочих видов единично присутствовали серый хомячок, степная пеструшка, обыкновенный хомяк и лесная мышь (Смирнов, 1993, 1995).

Вероятно, в *бореальное время* были образованы отложения входных участков пещеры Тайн (верхние слои), горизонтов 13 — 14 колонки Б грота Расик и условных горизонтов (глубина 1,85 — 2,25 м) пещеры Дыроватый Камень на Вишере. В них преобладают костные остатки полевки-экономки, многочисленны и кости водяной полевки (до 18,8% в отложениях местонахождений на севере Среднего Предуралья и до 10,1% — на юге Северного Предуралья). Материал из этих местонахождений сравнительно малочисленный, что не позволяет провести радиоуглеродное датирование и морфологические сравнения зубов отдельных видов, так что синхронность этих отложений весьма условна. Пока на данном этапе исследований мы предварительно относим эти отложения к бореальным, выделяя их общие характеристики: многочисленность костей интразональных видов и относительно высокую долю (по сравнению с таковой в датированных отложениях пребореала) участия лесных видов. По данным Я.К. Еловичевой (1991), в бореальное время в ландшафте Пермского Предуралья преобладали основные лесные массивы с примесью ели, березы и лиственницы. В конце бореального периода, возможно, произошло изменение влажности, на что указывает вспышка в развитии эуциприсов и появление большого количества циприй (Герасимова, Кокаровцев, 1982). Повышение влажности могло повлиять на увеличение численности интразональных видов, но возможно (как это уже отмечалось ранее), что этот фактор имеет опосредованное отношение к увеличению долевого участия интразональных видов в добыче хищников (которые из-за сокращения площадей открытых пространств вынуждены охотиться по берегам водоемов). Среди костных остатков видов из трибы *Lemmini* в отложе-

ниях пещеры Дыроватый Камень (глубина 1,85 — 2,05 м) преобладают кости лесного лемминга (табл. 7), тогда как в пещере Тайн и гроте Расик костей *Lemmini* очень мало и видовая принадлежность их не определена. В отложениях с более северной территории (пещера Дыроватый Камень на Вишере) кости узкочерепной полевки единичны, а многочисленны остатки лесных полевок группы красная-рыжая (среди них больше костей красной полевки — табл. 7). В отложениях с более южной территории (пещера Тайн, грот Расик) узкочерепная полевка является содоминантом полевки-экономки и долевое участие костей лесных полевок сравнительно меньше (< 20%).

Причин таких структурных различий при одинаковых видах-доминантах в ископаемых фаунах может быть несколько. На структурный состав добычи хищников могли повлиять ландшафтно-климатические условия в зоне карстовых полостей — наличие или отсутствие крупной реки, степень залесенности окружающей территории. Можно предположить, что ископаемые фауны рассматриваемых отложений пещеры Дыроватый Камень на р. Вишере с единичными костями узкочерепных полевок образованы позже, чем фауны грота Расик и пещеры Тайн, где кости этого вида многочисленны. Действительно, в последовательных отложениях многослойных местонахождений с территории Пермского Предуралья четко прослеживается тенденция постепенного снижения долевого участия костных остатков узкочерепной полевки при одновременном росте долей лесных полевок. Расположение пещеры Дыроватый Камень на берегу относительно крупной реки, несомненно, сказывается на особенностях окружающего ландшафта и создает определенный микроклимат со сравнительно высокой степенью увлажненности. Об этом свидетельствуют результаты изучения самых нижних из вскрытых отложений пещеры Дыроватый Камень (2,15 — 2,45 м), где сравнительно высока (до 30,7%) доля костей сибирского лемминга, при близких показателях участия темной (до 22,5%) и узкочерепной полевок (до 32,5%). Выше лежащие отложения пещеры, в которых отмечено преобладание костей экономки и лесных полевок (кости копытного лемминга и узкочерепной полевки единичны), вероятно, формировались уже в период нарастающей залесенности территории.

Слой белой известковой супеси грота Большой Глухой и условный горизонт 7 грота Шайтанский на р. Чусовой образованы в бореальное время (судя по положению в разрезе и по радиоуглеродной датировке подстилающих слоев). Эти фауны характеризуются преобладанием остатков лесных полевок из группы красная-рыжая (? 30%). К «многочисленным» видам относятся узкочерепная (?22%) и темная (?16%) полевки, полевка-экономка (?13%), единично присутствуют зубы пищухи и копытного лемминга.

Возможно, снижение относительной численности узкочерепной полевки в раннем голоцене на северной половине территории Пермского Предуралья происходило более интенсивно. В микротериофаунах Вишерского и Александровско-Губахинского участков Пермского Предуралья преобладание лесных полевок отмечено при уже сравнительно небольшой доле остатков узкочерепной полевки («обычный» вид). Общая тенденция увеличения доли костных остатков лесных полевок и интразональных видов (водяной полевки и полевки-экономки) в предположительно бореальных фаунах характерна для всех изученных широтных участков.

Радиоуглеродное датирование костных остатков мелких млекопитающих показало, что в **среднем голоцене** произошло образование отложений грота Летучих Мышей (1,40 — 1,47 м) в пещере Большая Махневская (3628 ± 86 лет, ИЭМЭЖ-1385). По положению в разрезе отнесены к среднему голоцену и ископаемые фауны мелких млекопитающих из отложений условных горизонтов 8 — 12 колонок А и Б грота Расик. Видовые и структурные характеристики ископаемых фаун, сходные с фаунами из этого грота, зафиксированы в отложениях слоев 3 — 5 пещеры Верхнегубахинская. Также по положению в разрезе (выше предположительно раннеголоценовых отложений) определен вероятный возраст отложений с глубины 1,0–1,85 м из пещеры Дыроватый Камень на р.Вишере. Все эти ископаемые фауны различаются по структуре (несомненно, на это повлияли не только тафономические особенности, но и сравнительно небольшое количество обнаруженных костных остатков). К концу среднего — началу позднего голоцена относится фауна слоя 2 грота Шайтанский на р. Чусовой (Смирнов, 1995), в которой около половины остатков принадлежит насекомоядным (кроме землероек и крота, обнаружены кости выхухоли), а среди грызунов резко доминируют лесные полевки.

Все перечисленные отложения, предварительно или по радиоуглеродным датировкам отнесенные к среднему голоцену, объединены лишь одной особенностью — относительным обилием костных остатков насекомоядных и лесных полевок. Землеройки и кроты экологически связаны прежде всего с лесными биотопами, в которых при формировании лесной подстилки образуется большое количество естественных пустот, особенно благоприятны в этом отношении листопадные леса (Никольский, 2002). В большинстве рассматриваемых отложений остатков рыжей полевки было больше, чем красной и красносерой. Оптимумом ареала рыжей полевки считаются смешанные и широколиственные леса (Европейская рыжая полевка, 1981). Представители отряда насекомоядных плохо приспособлены к низкотемпературным малоснежным зимам. Промерзание верхних слоев почвы, вызывающее массовую гибель почвенных червей и насекомых, влечет

катастрофические последствия для кротов (Новиков, 1981; Никольский, 2002). Землеройки, отнесенные А.Н. Формозовым к типичным хионофилам, могут переживать морозы только под защитой достаточно высокого снежного покрова (Кучерук, 1959). Обилие осадков, теплые зимы, развитие лиственных и смешанных лесов с мощной лесной подстилкой — это те благоприятные факторы, которые влияют на увеличение численности насекомоядных и лесных полевок; в результате они становятся доминирующими объектами в питании хищников. По данным Я.К.Еловичевой (1991), начальная стадия первой половины климатического оптимума Пермского Предуралья голоцена характеризовалась прогрессивным потеплением климата, что способствовало развитию здесь смешанных сосново-березовых лесов с примесью ели и широколиственных пород (главным образом дуба, липы, вяза), возможно, отчасти и самостоятельных широколиственных сообществ.

Кроме увеличения относительного обилия костных остатков насекомоядных и лесных полевок в рассматриваемых отложениях, по сравнению с раннеголоценовыми отложениями, в них наблюдается и одновременное уменьшение количества костей полевки-экономки (а в отложениях пещеры Дыроватый Камень — и костей лесного лемминга). Уменьшение численности лесного лемминга могло быть вызвано интенсивным развитием широколиственных и смешанных лесных формаций при соответствующем уменьшении роли хвойных лесов с обильным моховым покровом; причиной снижения численности полевки-экономки мог послужить, например, высокий паводок вследствие обильного снежного покрова.

Еще одной причиной многочисленности костей насекомоядных и лесных полевок в рассматриваемых отложениях могло быть изменение состава хищных видов — образователей танатоценоза. Сокращение площадей открытых пространств и одновременное снижение (или исчезновение) видов-жертв, предпочитающих открытые местообитания, привели к снижению численности хищных птиц, которые раньше использовали карстовые полости в качестве временных укрытий и присад. Поэтому вполне логично предположить, что большая часть костных остатков попала в отложения этого времени из пищевых остатков и экскрементов хищных млекопитающих.

В **суббореальных** отложениях пещеры Большая Махневская обнаружено 10 видов грызунов, из которых только один — сибирский лемминг — не обитает в настоящее время на данной территории. Большую часть костных остатков из этих отложений составляют кости насекомоядных и рукокрылых. Гипотезы происхождения костных остатков мелких млекопитающих в отложениях этой пещеры описаны в главе 3. Из лесных полевок в добыче хищных млекопитающих домини-

нировали красные и красно-серые полевки. Таким образом, основу питания хищников составляли лесные виды — лесной лемминг, лесные полевки и бурозубки. Уже в конце атлантического периода (АТ-2-а-б) произошло некоторое похолодание климата, в результате которого смешанные леса с примесью широколиственных пород уступили место хвойным (сосновым с елью) с примесью березы, а впоследствии — сосново-березовым и березово-сосновым лесным группировкам и открытым ландшафтам с травянистым покровом из полыни, режы — маревых, щавеля. Похолодание климата в пределах изучаемого региона отмечалось также на протяжении первой половины суббореального периода, что отразилось в повсеместном распространении смешанных березово-сосновых лесов с елью и ольхой (Еловичева, 1991).

К **позднему голоцену** отнесены отложения грота Расик (горизонты 1–7 колонки А, горизонты 1 — 5 колонки Б), пещер Верхнегубахинской (горизонты 1–2), Дыроватый Камень на р. Вишера (глубина 0,0 –1,0 м) и Камень Лазаревский. Во всех этих отложениях костные остатки происходят из погачного материала и пищевых остатков хищных млекопитающих. Доля лесных видов в них очень высока (до 81%). Кроме Камня Лазаревского, все эти местонахождения являются многослойными, и их верхние слои (которые предварительно отнесены к позднеголоценовым) отличаются от нижележащих большим количеством костей красно-серой полевки. Многочисленные кости красно-серой полевки (22%) и в отложениях слоя 1 грота Шайтанский (Смирнов, 1995), также отнесенных к позднему голоцену. По сравнению с оптимумом ареала рыжей и красной полевок, современной ареал красно-серой полевки приходится на территории с более суровыми климатическими условиями (Бородин, 1992). Увеличение в составе добычи хищников типично таежного вида — красно-серой полевки — также может свидетельствовать о том, что к началу позднего голоцена район исследований занимали хвойные (сосновые, еловые) леса с березой и пихтой (Еловичева, 1991). В настоящее время в Пермской области красно-серая полевка — редкий вид (Воронов, 1971), распространенный в северных и северо-восточных горно-таежных районах (Животный мир..., 1989).

Не изменился по сравнению со среднеголоценовым и видовой состав фауны мелких млекопитающих; в этих отложениях тоже обнаружены единичные зубы копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки. Первые два вида в настоящее время не обитают на территории Пермской области. Узкочерепная полевка была обнаружена А.А.Тихомировым в конце XIX в. вблизи г. Перми (Огнев, 1950) и в конце XX в. в составе добычи полевого луня на стационаре «Предуралье» на границе Кунгурского и Кишертского районов Пермской области (Шепель, 1992).

На основании этих данных Г.А.Воронов (1971) включает узкочерепную полевку в список мелких млекопитающих Камского Приуралья.

В подкальных отложениях камня Лазаревский наряду с зубом крысы был обнаружен и зуб пищухи. Однако вопрос о включении северной пищухи в современный список фауны млекопитающих Пермской области до сих пор спорный. На Северном Урале этот вид отмечен на территории Печоро-Илычского заповедника (Бобрецов, 1994), который расположен приблизительно на 350 км северо-западнее хребта Басеги Пермской области. Именно на этом хребте, по сообщению Е.М.Воронцова (1959), была обнаружена северная пищуха. Там же этот вид был найден сотрудниками Пермской областной СЭС (Чащин, 1966). В.В.Демидов и М.И.Демидова (1990) сомневаются в присутствии северной пищухи на территории Пермского Предуралья, ссылаясь на результаты детальной инвентаризации фауны заповедника «Басеги», проведенной в конце 70-х — 80-х годах (Воронов, Преснецова, 1979; Воронов и др., 1983; Акимов, Стенно, 1984). Близость южной границы распространения северной пищухи к территории Пермского Предуралья позволяет предположить, что в составе позднеголоценовой фауны камня Лазурный (Александровско-Губахинский участок) обнаружен зуб именно этого вида. Видовая принадлежность зуба крысы не определена. Н.Попов (1804) в «Хозяйственном описании Пермской губернии» отмечал, что «... заметить здесь можно обыкновенную крысу (Мусь Раттусь)». Вероятно, автор подразумевал обитание вида на территории Пермского Прикамья (ранее в состав Пермской губернии входили территории, ныне административно принадлежащие Свердловской и Курганской областям). В каталоге музея УОЛЕ (Лобанов, 1888) отмечено, что «только с проведением железной дороги крысы стали показываться на восточном склоне Урала, до того же времени они тут не были известны, на западном же склоне Урала их множество» (железная дорога Пермь — Екатеринбург была построена в 1878 году (История Урала, 1976)). Мнение о том, что сравнительно недавно, буквально 100 лет назад, серой крысы почти нигде на Урале не было (Большаков и др., 2000), применимо к территории восточного склона Урала, где крысу можно рассматривать как индикатор современности. На территории Пермского Предуралья крыса обитала гораздо раньше, поэтому может рассматриваться и как позднеголоценовый вид. В настоящее время серая крыса обитает в населенных пунктах всей области (Демидов, Демидова, 1990), хотя в ее северные районы (Коми-Пермяцкий округ) проникла, видимо, только в 50-х годах (Томилин, 1953; цит. по Демидову, Демидовой, 1990).

Таким образом, в позднем голоцене в добыче хищников суммарно преобладали лесные виды — лесные полевки, темная полевка, лесной

лемминг, обыкновенная белка, обыкновенный крот, большинство видов бурозубок. Многочисленны были и интразональные виды грызунов — полевка-экономка и водяная полевка. Виды открытых пространств (копытный и сибирский лемминг, узкочерепная полевка) попадали в пищу хищников крайне редко. Кости мышовки, крысы, мыши, пищухи из позднеголоценовых отложений до вида не определены — все они также представлены единичными костными остатками.

В настоящее время ядро фауны мелких млекопитающих Прикамья составляют транспалеаркты и европейско-сибирские виды (см. Приложение табл. 44). Большое число сибирских видов в фауне области указывает на незначительную роль Уральского хребта в его средней части как преграды к расселению млекопитающих. По мнению Г.А. Воронова (1971), в Пермской области насекомоядные представлены 9 видами, грызуны — 21 видом (сюда включены бобр и ондатра, которые в настоящей работе в числе мелких млекопитающих не рассматриваются). По мнению Г.А. Воронова, черная крыса исчезла в результате интенсивной конкуренции с более приспособленной серой крысой, а северная пищуха в настоящее время не может быть включена в состав фауны, так как отсутствуют достоверные сведения о ее отлове или встречах в Камском Приуралье. В результате учетов относительной численности мелких млекопитающих (ловушки Геро) на территории Пермской области в период с 1983 по 1988 г. было обнаружено, что основу населения мелких млекопитающих составляют 5 видов (см. Приложение табл. 45): рыжая полевка, лесная мышь, обыкновенная бурозубка, обыкновенная полевка и полевая мышь; к ним как обязательный компонент всех фаун примыкает полевка-экономка (Демидов, Демидова, 1990). В указанной работе констатируется, что эти виды (кроме полевой мыши, которая, видимо, еще не проникла в светлохвойные среднетаежные леса) населяют все природные зоны Прикамья, а остальные виды малочисленны и ограничены в своем распространении отдельными естественными растительными регионами в соответствии со своими экологическими потребностями. Наиболее сходный с изначальным облик фауны и населения мелких млекопитающих сохранился в горной тайге, пока наименее затронутой деятельностью человека — там отмечено преобладание таежных форм при невысокой численности (Демидов, Демидова, 1990).

Из всех видов грызунов, обитающих в настоящее время на территории Пермского Предуралья, только один, обыкновенная полевка, не был обнаружен среди костных остатков мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена. Существующая методика определения видовой принадлежности полевок подрода *Microtus* по 8 промерам первого нижнего коренного зуба (Маркова, Бородин, 2005) не применима к большей части изученного ископаемого материала, который имеет различного

рода повреждения. Этот вид не отмечается сейчас на территории юга Северного Предуралья, в бассейне р. Вишеры (Дубровский и др., 2003), не зафиксирован он и в добыче хищных птиц хребта Кваркуш (табл. 43). Южнее, на территории севера Среднего Предуралья, обыкновенную полевку отлавливали во всех районах (Демидов, Демидова, 1990). Вероятно, в конце среднего голоцена обыкновенная полевка не обитала на левобережье р. Яйвы. Судя по количеству зубов (M1 и M2) темной полевки, все первые нижнекоренные зубы из суббореальных отложений пещеры Большая Махневская, отнесенные к группе *Microtus ex gr. arvalis-agrestis*, принадлежат *Microtus agrestis*. Скорее всего, появление обыкновенной полевки на территории Александровско-Губахинского широтного участка произошло уже в современный период, когда начались интенсивные вырубki лесных массивов.

## ГЛАВА 6. ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВЫХ КОМПЛЕКСОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА СОПРЯЖЕННОСТИ ХОДА ВЕКОВОЙ ДИНАМИКИ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Данные о составе и структуре фаун региона в позднем плейстоцене и голоцене были использованы для проверки гипотезы о наличии комплексов видов, образующихся в результате сходных изменений численности на значительных отрезках времени (Смирнов, 2007). Предпосылкой для такого исследования послужили представления о том или ином соотношении коллективных и индивидуальных видовых реакций на изменения среды в геологическом масштабе времени. Этот аспект был предметом обсуждения в американской литературе по четвертичной палеозоологии в конце XX в. (Barnosky, 1998). Анализ материалов по изучению типов реакций североамериканских млекопитающих на динамику среды в позднем плейстоцене и голоцене привел исследователей к заключению о преобладании индивидуально-видовых реакций над коллективными. Следование этим представлениям может привести к полному отрицанию биологической целостности зональных комплексов, что едва ли можно считать соответствующим природным реальностям.

Изучение современных комплексов животных и растений с позиций адаптивных стратегий к совокупности факторов среды, закономерно изменяющихся в соответствии с широтной зональностью, вовсе не отрицает специфики видовых приспособлений (Шварц, 1963; Чернов, 1975; Берман, 2007), что было ярко продемонстрировано на самых разнообразных объектах и зональных комплексах. Хочется подчеркнуть, что вопрос о соотношении индивидуально-видовых и коллективных реакций на динамику среды нельзя считать исчерпанным. Его целенаправленное исследование на разнообразных палеонтологических материалах еще может обогатить представления о формах и путях формирования адаптаций организмов к условиям среды в геологическом прошлом. Именно эта проблематика (а не индикационные возможности палеозоологических данных для палеоклиматологии) со временем все более становится важнейшей в четвертичной палеоэкологии. Ее целям более соответствует постановка задач исследования особенностей реакций разных видов, их групп и сообществ на глобальные, региональные и локальные изменения среды разного временного масштаба в прошлом, а не использование в качестве «термометров»

для палеоклиматических реконструкций. Физико-химические методы анализа веществ разной природы в целях высокоточной реконструкции количественных характеристик палеоклимата (например, комплекс методов определения содержания стабильных изотопов ряда элементов и т.п.) уже сейчас естественным образом вытесняют прежние, становящиеся архаичными построения, основанные на вульгарном актуализме в палеозоологии.

### 6.1. Виды-индикаторы палеоэкологической обстановки

Большая часть палеоэкологических исследований, основанных на териологических данных по позднему кайнозою, опирается на те или иные варианты концепции видов-индикаторов природной обстановки прошлого. Теоретические основы этой концепции неоднократно обсуждались в литературе (Смирнов, 1990, 2006; Шер, 1990; Birks & Birks, 1980; Graham, Semken, 1987; Guthrie, 1990; Nadachowski, 1993). и в основном были направлены на определение границ и условий применимости принципа актуализма в четвертичной палеоэкологии. Этот принцип был введен в геологию как один из основополагающих при анализе происхождения тех или иных геологических образований; в его основе лежит идея о тождественности процессов, действующих в современности и в геологическом прошлом. В некоторых работах (Маркова, 2008) до сих пор можно встретить вульгарную трактовку актуализма: прямое перенесение свойств видов млекопитающих, живущих в современных условиях, на их плейстоценовых потомков. В качестве альтернативы такой трактовке А.В.Шер (1990) выдвинул принцип дисконформизма. В палеоэкологии существует большой раздел исследований, посвященный изучению процессов возникновения новых и трансформации существующих сред обитания. Изменения в среде обитания неизбежно вызывают сдвиги экологических свойств видов — экогенез, который также исследуется палеоэкологией.

Достаточно богатый опыт накоплен и в практическом применении разнообразных методических разработок, основанных на концепции видов-индикаторов. Сегодня некоторые из них нельзя воспринимать иначе, чем курьезные «болезни роста». Как любые упрощенные рецепты, обещавшие простые решения сложных вопросов, они привели только к вульгаризации самой концепции и дискредитации даже ее продуктивной части. Именно к таким опытам следует отнести попытки вычисления цифровых значений температурных характеристик прошлого на основе данных по современным ареалам грызунов, предпринимавшиеся Л.Кордошем (Kordos, 1978) по аналогии с подобными расчетами для насекомых и растений. Способ таких вычислений не имеет значения. Важно то, что в их основе лежит представление о тем-

пературе как факторе, определяющем границы ареалов, что во многом справедливо для пойкилотермных животных, но совершенно неверно для млекопитающих. Давно и убедительно показано, что даже в экстремальных условиях Крайнего Севера отнюдь не абсолютные зимние или летние температуры ограничивают ход биологических процессов у большинства теплокровных животных, а комплекс условий, обуславливающий соотношение продолжительности сезонов и фотопериод. Разумеется, результаты реконструкций получаются правдоподобными, так как увеличение в древних сообществах числа видов животных, обитающих преимущественно в северных районах, скорее, свидетельствует о похолодании, чем о потеплении, но количественные оценки такого похолодания, полученные на основе вычислений методами «полевко-термометров» или по расчетам параметров современных ареалов млекопитающих, не более чем наукообразие.

Совсем другого отношения заслуживает первоисточник такого подхода, разработанный для насекомых. Он получил название метода «общего климатического диапазона» (ОКД, или MCR). Необходимо отметить, что некоторые палеоэнтомологи выступают с обоснованной критикой метода ОКД, имеющего ряд ограничений, которые понимаются многими специалистами, но временами умышленно игнорируются в угоду получения эффектных результатов. Чаще всего основная трудность в реализации метода общего климатического диапазона связана с точностью видовой диагностики фрагментов остатков насекомых. Опыт применения этого метода уже показал свою результативность как наиболее простой из основанных на палеозоологических данных и в то же время эффективный. Такие данные уже накоплены для самых разных регионов Евразии — от Великобритании до Чукотки (Quaternary beetle ..., 2006; Берман, 2007).

Другие области применения концепции видов-индикаторов прошлого ориентированы на определение неких интегральных характеристик среды, реконструируемых на основе знаний о современных видах. Одна из наиболее часто используемых характеристик — предпочитаемые местообитания (the habitat preference). Практика показывает, что ее применение дает неплохие результаты, когда проводится разделение двух средовых составляющих, которые в русскоязычной литературе называют растительность и климат, а в англоязычной — past environment and climate.

Применяется также прием, в основу которого положен анализ соотношения относительной численности животных из разных биотопических групп в древних сообществах; по его результатам ведется реконструкция зональной принадлежности последних. Фактически здесь уже используются сведения не об отдельных видах, а об их комплексах. Вопросы, связанные с их анализом, подробнее будут рассмотрены в следующем

разделе, но и здесь необходимо высказать несколько замечаний об ограничениях применения концепции видов-индикаторов в данном варианте.

Первое из них обусловлено тем, что строго стенотопных видов среди млекопитающих немного. Стенотопность подразумевает наличие достаточно жестких лимитирующих факторов, причем разной природы: узкие температурные предпочтения, четкая привязка вида к условиям увлажнения, жесткие требования к наличию подходящих убежищ, стенофагия. Примеры стенотопности характерны в большой степени для пойкилотермных животных, чем для млекопитающих с развитой системой адаптаций разного уровня (от биохимического до поведенческого).

Второе ограничение связано с тем, что современные биотопы, на основе классификации которых группируют виды животных, тоже нельзя считать чем-то данным раз и навсегда. Как уже упоминалось, эти исторические и эволюционные преобразования сред обитания получили в палеоэкологии названия эконений, и было бы странно их отрицать.

Присутствие или отсутствие вида в том или ином местообитании также может быть обусловлено разной степенью успешности конкуренции с другими видами. Это означает, что населенность каким-то видом соответствующего местообитания будет обусловлена (кроме прочих факторов) присутствием или отсутствием вида-конкурента, причем многие из этих факторов в той или иной степени взаимосвязаны. Именно это последнее обстоятельство делает почти невозможным однозначно выявить конкретные факторы (экологические причины), обуславливающие границы современных ареалов большинства видов млекопитающих.

Еще один аспект проблемы — установление пределов и закономерностей варьирования диапазона не только предпочитаемых, но и таких местообитаний, которые в определенных условиях могут быть пессимальными, но все-таки возможными для вида. Наряду с исследованием факторов, лимитирующих распространение видов (не только в настоящем, но и в прошлом), — это одна из важнейших задач четвертичной палеоэкологии, которая реально существует, но еще далека от разрешения.

## **6.2. Некоторые методические вопросы использования комплексов мелких млекопитающих в качестве индикаторов окружающей среды**

В предыдущем разделе были рассмотрены вопросы, которые решаются при использовании видов млекопитающих в качестве индикаторов отдельных факторов среды в четвертичном периоде. При решении вопросов реконструкции палеоэкологических характеристик среды обитания сообществ животных четвертичного периода возможно применение других подходов. Первый включает получение характеристик флоры и растительности палеоботаническими методами, применение комплекса физи-

ко-химических методов для оценки палеотемператур по изотопному составу разных природных образований, использование данных палеопочвоведения и т.д. Второй подход опирается на анализ самих сообществ животных для получения максимума информации для их характеристики и реконструкции таких свойств. Далее будут обсуждаться индикационные возможности комплексов видов на примере грызунов, причем основное внимание здесь будет уделено реконструкции зональных типов сообществ и тех отдельных характеристик сообществ, которые сами могут быть интерпретированы в качестве палеоэкологических показателей. Разумеется, наиболее результативной должна оказаться комбинация этих двух подходов. В данной работе основное внимание уделено разработке и применению второго подхода, так как сам материал — массовые скопления остатков грызунов в зоогенных отложениях карстовых полостей — предоставляет для этого большие возможности.

Можно попытаться также использовать сведения о составе и структуре сообществ млекопитающих для реконструкции зонального типа растительности и основных климатических параметров, обуславливающих характер того или иного биома. Такая постановка задачи представляется вполне реалистичной, поскольку связь между растительностью и млекопитающими и растениями, бесспорно, является очень тесной, взаимной и многогранной, причем это касается экосистем не только пастбищного типа, но и детритного. Данной проблеме посвящен целый ряд экологической литературы, но принципиально важно отметить работу А.К.Агаджаняна (Agadjanian, 1996), в которой рассматривается эволюционный аспект проблемы. Позднее, в соответствующей части настоящей работы, мы остановимся на некоторых аспектах связи растительностных грызунов и свойств их кормов.

Характеристики комплексов животных, используемые при палеоэкологических реконструкциях, можно разделить на две категории: видовой состав комплекса (фауна) и видовой состав с учетом структуры (животное население).

Наименее информативный, но часто используемый показатель — видовой состав сообщества. Однако по списку видов иногда невозможно надежно определить даже зональный тип сообщества. Это касается прежде всего сообществ, в которых как азональные элементы присутствуют виды, являющиеся зональными для других зон. Для решения такой задачи необходимо иметь хотя бы грубую оценку относительной численности видов, характерных для тех или иных местообитаний. При наличии видовых списков из серии местонахождений можно воспользоваться и таким показателем, как встречаемость вида (доля местонахождений с находками вида от общего количества исследованных местонахождений); что в какой-то степени компенсирует отсутствие прямых данных по относительной численности видов.

Работая со списком фауны отдельного местонахождения или серии синхронных локальных фаун, нужно иметь представление о степени его полноты по сравнению с реальным составом фауны, существовавшей на изучаемой территории в прошлом. Источники погрешностей при таких реконструкциях анализируются в специальных работах, мы остановимся на них лишь кратко. Ясно, что степень избирательности обусловлена спецификой природы фактора, за счет которого происходило накопление остатков в местонахождении. Любой агент, который концентрирует остатки животных в изучаемых палеонтологами местах, делает это в той или иной степени избирательно. Проявление данного феномена в условиях Пермского Предуралья уже обсуждалось в специальном разделе.

При относительной тафономической однородности местонахождений количество обнаруженных видов в первую очередь зависит от количества добытых остатков. Конкретные оценки таких зависимостей приведены в ряде специальных работ (Смирнов и др., 1996; Смирнов, Садыкова, 2003; Кузьмина, 2006).

Известно, что полнота видового списка зависит не только от обилия остатков, но и от структуры доминирования. Для установления полного видового списка региона максимальные сборы необходимы при такой структуре доминирования, когда в сообществе имеется немного видов с высокой численностью и большое количество редких и очень редких видов. Соответственно при равных долях видов в фауне полный список можно получить на основе сборов значительно меньшего объема.

При палеофаунистических реконструкциях часто возникает такой вопрос, от которого свободны неонтологи. Он связан с присутствием в списке одного или нескольких видов, остатки которых могли попасть в соответствующий слой из отложений иного возраста. Такие переотложенные остатки далеко не всегда можно отличить по внешним признакам (цвету, степени механической раздробленности или коррозированнойности поверхности). Ясно, что самым эффективным методом обнаружения инородного остеологического материала в скоплениях остатков служит абсолютное датирование единичных остатков, но его массовое применение остается довольно дорогостоящим и не всегда возможно также по другим причинам. Для оценки степени синхронности костных остатков млекопитающих внутри одного слоя можно считать перспективным сравнение концентраций накопленных микроэлементов и содержания органического вещества (Вотяков и др., 2008).

После решения вопроса о степени синхронности остатков в слое, который невозможно расчленить на части исходя из литологических и стратиграфических признаков, остается вопрос о времени накопления элементарного слоя и периоде накопления в нем остеологических материалов. Опыт работы с зоогенными скоплениями костных остатков

мелких млекопитающих в карстовых полостях показывает, что осадки в таких местонахождениях накапливаются крайне неравномерно. Между периодами накопления разных слоев могут наблюдаться длительные перерывы, а осадки одного слоя иногда накапливаются очень быстро (в геологическом смысле). Количественных оценок скорости накопления слоев с остатками мелких млекопитающих в карстовых полостях на Урале и в Пермском Предуралье немного. Они были получены для грота Расик, пещеры Прижим на Южном Урале и пещеры Алексеевской в Южном Зауралье (Смирнов, Садыкова, 2003; Смирнов, Кузьмина, 2005). Иногда в разрезе отложений можно встретить прослой мощностью в несколько сантиметров, состоящие практически только из костных остатков и почти не содержащие рыхлых отложений. Напротив, в других слоях костные остатки могут отсутствовать. Примеры описания тех и других для местонахождений Пермского Предуралья можно найти в соответствующей главе данной работы.

Оценки времени накопления элементарных слоев и соответствующих им фаун свидетельствуют о том, что такие интервалы могут вмещать в себя десятки и сотни годовых и многолетних циклов популяционной динамики разных видов. Поскольку зоогенные скопления возникают в результате аккумуляции пищевых отходов при выкармливании хищниками детенышей, то ясно, что за сотни лет происходит некое усреднение показателей череды состояний населения жертв за многие периоды заселения местонахождения. Выкармливание детенышей у хищников происходит не каждый год, а только когда кормодобывающая деятельность достаточно эффективна, т.е. только при достаточно высоком уровне численности кормовых объектов. Все это дает представление о сложном характере природы тех величин, которыми приходится оперировать при оценке доли остатков видов в элементарных фаунах. Тем не менее эти величины на удивление устойчивы и лишь в малой степени подвержены случайным колебаниям.

Наиболее информативные показатели сообществ млекопитающих можно получить лишь тогда, когда удастся оценить не просто видовые списки, но и относительную численность видов. Это позволяет достовернее описывать тип зонального комплекса и структуру сообщества, включая численность групп видов по местообитаниям, характер доминирования, видовое богатство и другие показатели.

Изменения вековой динамики численности, о которой идет речь здесь, принципиально отличаются от популяционной (сезонной и погодичной) динамики, которую изучают экологи на современных материалах.

Вековая динамика многовидовых сообществ мелких млекопитающих, изучаемая путем раскопок зоогенных скоплений их остатков, —

не простой продукт усреднения эффектов популяционной динамики отдельных видов за многие годы и сотни лет. Это, скорее, результат сложного преобразования экосистем в вековом и эволюционном масштабе, отраженный в пищевых спектрах хищников в длительной череде их кормодобывающей деятельности при выкармливании детенышей. Есть основание полагать, что изменения во времени состава и структуры того, что мы называем элементарными фаунами (т.е. при учете тафономических эффектов), отражают основные процессы преобразований, происходившие в природных комплексах прошлого.

### **6.3. Опыт изучения видовых комплексов грызунов Пермского Предуралья на основе анализа сопряженности вековой динамики их численности в позднем плейстоцене и голоцене**

Динамические комплексы видов, или динамические плеяды, — это эмпирические группы видов с сопряженным изменением численности на одних отрезках геологического времени, на одной и той же территории (Смирнов, 2007). Выделение таких плеяд и анализ их устойчивости — всего лишь один из инструментов, способов изучения динамики сообществ и входящих в них видов в тех или иных «экспериментах» по экосистемной динамике, которые поставлены самой природой в ходе ее преобразования на протяжении позднего плейстоцена и голоцена.

#### **6.3.1. Характеристики видов, включенных в анализ**

Некоторые редкие и синантропные виды грызунов, обнаруженные в фаунах Пермского Предуралья, не были включены в анализ. Это попадающие в иной по сравнению с мелкими грызунами размерный класс белка, бурундук, летяга, суслики; редкие мышовки, мышь малютка. Перечень видов грызунов, которые были включены в исследование приведен в табл. 1.

Все обсуждаемые виды можно сгруппировать по степени сходства тех или иных биологических характеристик, полученных на основании литературных данных (Огнев, 1950; Марвин, 1969; Громов, Поляков, 1975; Громов, Ербаева, 1997; Костенко, 2000; Млекопитающие Полярного ..., 2007).

По предпочитаемым кормам виды можно сгруппировать следующим образом:

- 1) Травоядные с широким пищевым спектром — обыкновенная полевка, темная полевка, экономка;
- 2) Травоядно-семеноядный тип питания — красно-серая полевка;
- 3) Семеноядно-травоядные со значительной долей в зимнем питании коры, мелких веток и почек деревьев — красная и рыжая полевки;

4) Обязательные мохоядные (бриофаги) — лесной и сибирский лемминги (об их кормовых спектрах (зеленые мхи) свидетельствуют наблюдения в природе, кроме того, опыт содержания этих грызунов в условиях вивария показал, что при отсутствии в диете мхов лесные лемминги не только перестают размножаться, но и быстро гибнут);

5) Водяная полевка — характерный элемент спектра питания являются корневища и прикорневичные части гидрофитов;

6) Широкий спектр питания, включающий грубые растительные корма (ветки и кору кустарничков, пушицу, злаки) — копытные лемминги.

Предпочитаемые местообитания в некоторой степени обусловлены территорией произрастания кормовых растений, а для околородных видов — близостью к водоемам. Не может не сказываться и их широтно-зональное расположение. Например, заболоченные луга в тундре значительно различаются по условиям обитания от таковых в степи, так же как и кустарниковые заросли по берегам рек в степной или таежной зонах. Любой биолог поймет разницу в условиях обитания животных в березовых лесах Забайкалья и Прибалтики, хотя при их описании оба местообитания будут именоваться березовым лесом.

С учетом всех этих замечаний попробуем описать предпочитаемые и возможные местообитания грызунов:

1. Копытный лемминг обычно заселяет относительно сухие участки тундр, но при вспышках численности может встречаться в самых разнообразных типах местообитаний тундровой зоны.

2. Полевка Миддендорфа и сибирский лемминг предпочитают увлажненные и заболоченные участки в пределах тундровой зоны.

3. Околородные и сильно заболоченные местообитания от тундр до степей заселяют полевка-экономка и водяная полевка. Для последней характерна также сезонная смена местообитаний: на зимний период зверьки переселяются с берегов водоемов на более возвышенные и более сухие участки.

4. Лесной лемминг заселяет участки леса с развитым покровом из зеленых мхов.

5. Красно-серая полевка в горных районах обитает в крупно-каменистых россыпях вблизи верхней границы леса, а в равнинной тайге в лесных стациях.

6. Красная и рыжая полевки заселяют разнообразные лесные местообитания.

7. Темная полевка также приурочена к древесной и кустарниковой растительности, но в тайге тяготеет к опушкам леса, вырубкам и гарям.

8. Узкочерепная полевка в степной зоне ведет себя как мезофил, заселяя участки с луговой и прибрежной, а не степной растительнос-

тью, но в лесостепной и тундровой зонах предпочитает наиболее сухие местообитания.

9. Для обыкновенной полевки, как и близкого вида — восточноевропейской полевки, остатки которых в ископаемом состоянии обычно не разделяют, характерными местообитаниями являются луга лесной, лесостепной и степной зон.

10. Степная пеструшка — обитатель разнообразных местообитаний со степной растительностью (преимущественно ковыльно-типчаковой и полынной) в пределах южных лесостепей, степей и северных пустынь.

11. Серый хомячок — чрезвычайно эвритопный вид. Он заселяет самые разнообразные местообитания в пределах степной и полупустынной зон. В горах он может заселять верхние пояса вплоть до высот 4000 м над ур. м. Иногда серый хомячок настолько экологически пластичен, что ведет себя как синантропный вид.

Климатические характеристики ареалов обсуждаемых видов могут быть описаны качественными (относительными) градациями. Температурные — холодные (арктические, криотические), умеренные, жаркие; для количества осадков — влажные (гумидные), умеренные (мезофильные) и сухие (аридные). Для некоторых сочетаний условий используются такие характеристики, как степень континентальности климата. Разумеется, все эти относительные характеристики употребляются нами для условий, характерных для Северной Евразии.

Все рассматриваемые виды можно ранжировать по предпочитаемым климатическим условиям, характерным для современной зональности. В температурно-влажностном градиенте виды располагаются следующим образом: экстремально криоксерофильные виды — копытный лемминг, узкочерепная полевка; умеренно криоксерофильные, обитающие в резко континентальном климате — степная пеструшка, серый хомячок; экстремально криогидрофильные — сибирский лемминг, полевка Миддендорфа; умеренно криогидрофильные — полевка экономка, лесной лемминг; гидрофильные эвритермные — водяная полевка; мезофильно-мезотермные — темная и рыжая полевки, красная и красно-серая полевки.

Наиболее интегральная характеристика вида — зональная приуроченность. Принадлежность вида к той или иной зональной группе включает в себя и климатическую характеристику, и тип растительности, и распределение тепла и влаги по сезонам, и в определенной степени перечень возможных кормов. Все обсуждаемые виды объединены в следующие зональные группы: 1) Степные зональные виды — степная пеструшка и серый хомячок; 2) Зональные таежные — лесной лемминг, красно-серая, красная, рыжая и темная полевки; 3) Зональные

тундровые — копытный, сибирский лемминги и полевка Миддендорфа; 4) Бизональный (тундровый и степной вид) — узкочерепная полевка; 5) Группа полизональных видов — водяная полевка, полевка-экономка.

Приведенные выше материалы показывают, что для каждого вида биологические особенности и требования к среде уникальны. Несколько видов могут быть близки по одному или двум свойствам, но и в этом случае приспособление к однотипной зональной среде происходят у каждого вида на своеобразной адаптационной основе.

### 6.3.2. Корреляционный анализ числа остатков грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена территории Пермского Предуралья

Из описанных в предыдущих главах местонахождений были отобраны 16, расположенные в компактном районе Пермского Предуралья. По административной принадлежности они находятся в Александровском и Кизеловском районах Пермского Края. Не включены в дальнейший анализ сборы из местонахождений на р.Чусовой (гrotы Шайтанский и Большой Глухой) и р.Вишере (Дыроватый Камень), относительно удаленные географически от остальных, а также пещера Большая Махневская из-за специфики накопления в ней остеологического материала. В анализ не включали слои и горизонты отложений если были основания считать, что в них перемешан остеологический материал разного возраста. Так это касается большей части сборов из пещеры Махневская-2, откуда были использованы данные определений зубов только из нижнего горизонта.

Коэффициенты парных корреляций Пирсона числа остатков видов в разных слоях и местонахождениях рассчитаны в пакете статистического анализа Statistica 6.0 и их значения приведены в табл. 1.

Результаты анализа показали, что 12 из 13 видов оказались связанными с каким-либо (одним или несколькими) видом положительной корреляционной связью, статистически значимо отличной от нуля (Табл.1). Эти данные позволяют выделить 4 корреляционные плеяды (Табл.2), оставив один вид — серого хомячка вне плеяд, что, возможно, обусловлено крайне низкой численностью его остатков в каждом из исследованных местонахождений. Первая плеяда образована 3 видами: копытный лемминг, узкочерепная полевка и степная пеструшка. Во вторую плеяду вошли 2 вида: водяная полевка и полевка-экономка. Эту группу можно назвать «плеядой умеренных влажных условий».

Третья плеяда объединила сибирского лемминга и полевку Миддендорфа; она может быть названа «плеядой холодных влажных (крио-гумидных) условий».

Таблица 1. Коэффициенты корреляции числа остатков грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена территории Пермского Предуралья

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>M.gregalis</i>	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M.oeconomus</i>	-0,05	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M.agrestis</i>	-0,11	<b>0,49</b>	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M.arvalis</i>	-0,19	<b>0,48</b>	<b>0,61</b>	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M.middendorffii</i>	0,02	0,22	-0,24	-0,30	1,00	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A.terrestris</i>	-0,10	<b>0,86</b>	<b>0,38</b>	<b>0,40</b>	0,12	1,00	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i> sp.	<b>0,99</b>	-0,12	-0,15	-0,22	0,05	-0,16	1,00	-	-	-	-	-	-
<i>L.sibiricus</i>	0,18	<b>0,51</b>	-0,13	-0,22	<b>0,79</b>	<b>0,38</b>	0,15	1,00	-	-	-	-	-
<i>M.schisticolor</i>	-0,09	<b>0,43</b>	<b>0,74</b>	0,31	0,00	<b>0,47</b>	-0,08	0,12	1,00	-	-	-	-
1) <i>Cleth.rufocanus</i>	-0,12	<b>0,40</b>	<b>0,82</b>	<b>0,38</b>	-0,19	<b>0,43</b>	-0,12	-0,09	<b>0,96</b>	1,00	-	-	-
1) <i>Cleth.rutilus-glareolus</i>	-0,23	0,19	<b>0,49</b>	<b>0,43</b>	-0,37	<b>0,49</b>	-0,24	-0,32	<b>0,50</b>	<b>0,57</b>	1,00	-	-
2) <i>L.lagurus</i>	<b>0,95</b>	-0,19	-0,12	-0,18	-0,08	-0,21	<b>0,98</b>	0,03	-0,09	-0,10	-0,20	1,00	-
3) <i>Cr.migratorius</i>	-0,07	-0,17	-0,13	-0,19	-0,02	-0,21	-0,08	0,03	-0,09	-0,11	-0,23	-0,07	1,00

Таблица 2. Корреляционные плеяды грызунов позднего плейстоцена и голоцена Пермского Предуралья, выделенные по наиболее сильным положительным связям.

Плеяда 1	Плеяда 2	Плеяда 3	Плеяда 4
<i>M.gregalis</i> , <i>Dicrostonyx</i> sp. <i>L.lagurus</i>	<i>A.terrestris</i> , <i>M.oeconomus</i>	<i>L.sibiricus</i> , <i>M.middendorffii</i>	<i>M.schisticolor</i> , <i>Cleth.rufocanus</i> , <i>M.agrestis</i> , <i>Cleth.rutilus-glareolus</i> , ? <i>M.arvalis</i>

В четвертую плеяду попали лесной лемминг, все полевки рода *Clethrionomys*, темная, и (с некоторой оговоркой) обыкновенная полевка. Общность свойств этой группы видов дает право назвать ее «плеядой умеренных лесных условий». Число остатков обыкновенной полевки имеет связь и с представителями второй плеяды (водяной полевкой и полевкой-экономкой), что можно трактовать как своеобразную перемычку между представителями второй и четвертой плеяд.

Любому зоологу, знакомому с экологией и распространением обсуждаемых видов грызунов, ясно, что их распределение по плеядам оказалось неслучайным. В то же время такое распределение строго не соответствует ни одному из факторов, по которым виды были сгруппированы с учетом их современных характеристик.

Важно отметить, что зональные группы распределились по разным плеядам: представители современной тундровой зональной группы оказались в первой и третьей плеядах, степные виды — в первой и пятой; в четвертой плеяде наиболее компактно сгруппировались виды, характер-

ные для лесной зоны, хотя обыкновенную полевку можно отнести к таковой лишь с большой натяжкой. Вспомним, что последний вид отнесен к этой плеяде также с оговорками. По разным плеядам разошлись виды, сгруппированные ранее по типу питания и предпочитаемым биотопам, как и по современным климатическим предпочтениям.

Результаты подсчета парных корреляций не дают достоверной информации о множественных связях, без учета которых трудно оценить структуру плеяд. Кроме того, при трактовке коэффициентов корреляций Пирсона необходимо иметь в виду некоторые замечания формального порядка. Прежде всего связь между двумя переменными не дает ответа на вопрос о том, какая из этих величин вызывает изменения другой. В нашем случае обнаруженная связь между двумя величинами вызвана какими-то, внешними по отношению к ним обоим факторами. В таких сложных процессах, как динамика соотношения видов внутри сообщества, это, скорее всего, результат действия комплекса причин, а не какой-то одной.

Неоднозначность результатов может быть вызвана и тем, что коэффициент корреляции Пирсона оценивает линейную связь. Если он равен или близок к нулю, то это вовсе не означает, что связи нет. Это значит, что нет линейной связи, что далеко не одно и то же. Существуют так называемые «потолочный» и «подвальный» эффекты; кроме того, результаты расчетов величины коэффициента корреляции могут быть зависимы от формы распределения. Например, его максимальные значения могут быть ограничены из-за сильно скошенных распределений каждой из переменных. Выделяя по коэффициентам корреляции корреляционные плеяды, включающие более двух видов, приходится опираться, скорее, на интуитивно представляемые, чем математически обоснованные, связи между группами видов.

### **6.3.3. Факторный анализ числа остатков грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена на территории Пермского Предуралья**

Анализ главных компонент как многомерный исследовательский метод обладает рядом несомненных преимуществ по сравнению с методом оценки парных корреляций (Ким, Мюллер, 1989). Исследуя связи значений численности видов, мы фактически имеем дело с многомерным пространством, где количество видов (переменных) и создает его мерность. Исследовать какие-либо закономерности биологического характера в таком пространстве очень сложно. Метод главных компонент (ГК) справляется с этими сложностями, так как позволяет выявить некое новое пространство существенно меньшей размерности, в котором изменчивость показателей численности тех или иных видов

вносит свой вклад. Редукция числа переменных призвана упростить понимание закономерностей их варьирования. Она происходит не за счет уменьшения количества изучаемых видов, а за счет «свертывания» пространства путем определения неких новых «межвидовых» направлений в многомерном пространстве, которые обуславливают большую часть объяснимой дисперсии. Таким образом, успешное решение одной задачи (сокращение размерности видового пространства) рождает новую — понимание биологического смысла этого нового пространства. Решение последней задачи зависит и от степени владения аппаратом анализа ГК, и от умения уловить то общее, что имеют виды, вносящие сопоставимый вклад в образование одних и тех же ГК.

Опыт применения метода ГК для анализа структуры изменчивости териокомплексов прошлого насчитывает уже около двадцати лет, но его возможности далеко не исчерпаны. Первые результаты были получены еще до массового появления в нашей стране персональных компьютеров и универсального программного обеспечения (Birks&Birks, 1980; Попов, Герасимов; 1988; Смирнов, 1990, 1992), а затем продолжены на современной вычислительной базе (Смирнов, 2001). В этих работах были продемонстрированы широкие перспективы применения метода ГК.

Далее изложены результаты, полученные при изучении палеофаунистических материалов из Пермского Предуралья. В основе всех расчетов находятся все те же фактические данные, которые использовались ранее для расчета парных корреляций — оцененное особым образом количество остатков каждого вида в серии локальных фаун, помещенные в ячейках; в строках указаны соответствующие слои изученных местонахождений, а в столбцах — виды грызунов. В терминах анализа главных компонент местонахождения называются наблюдениями, а виды переменными. На основании этих данных был проведен факторный анализ по методу главных компонент в пакете программ Statistica 6.0.

В табл. 3 приведены вклады каждого вида в формирование главных компонент (ГК), а также доля объясненной дисперсии и собственные числа для каждой главной компоненты. На основании критерия собственных чисел (Ким, Мюллер, 1989) были выделены три главные компоненты, однако мы рассматриваем еще и четвертую компоненту, в которую наибольший вклад внес один из видов — серый хомячок. В ходе анализа процедура вращения осей не использовалась. На рисунках 6 и 7 показано положение видов в двумерном пространстве главных компонент (первой и второй, а также первой и третьей соответственно), определенное на основании величин факторных нагрузок.

Выделение плеяд как групп видов с близким вкладом в определенную ГК, проводилось с учетом «опозиционности» этой группы по отношению к другой группе, вносящей вклад в эту же ГК, но с проти-

Таблица 3. Факторные нагрузки видов в образовании главных компонент

Вид	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4
<i>M.gregalis</i>	0,45	<b>0,85</b>	0,20	0,03
<i>M.oecoonomus</i>	-0,64	0,36	-0,51	0,23
<i>M.agrestis</i>	<b>-0,81</b>	0,24	0,23	-0,18
<i>M.arvalis</i>	-0,67	0,04	0,21	0,37
<i>M.middendorffii</i>	0,18	0,17	<b>-0,84</b>	-0,12
<i>A.terrestris</i>	-0,69	0,31	-0,39	0,27
<i>Dicrostonyx sp.</i>	0,48	<b>0,84</b>	0,23	0,01
<i>L.sibiricus</i>	0,05	0,40	<b>-0,87</b>	-0,10
<i>M.schisticolor</i>	<b>-0,77</b>	0,35	0,03	-0,45
<i>Cl.rufocanus</i>	<b>-0,81</b>	0,28	0,21	-0,39
<i>Cl.rutilus-glareolus</i>	-0,70	0,003	0,35	0,13
<i>L.lagurus</i>	0,47	<b>0,79</b>	0,35	0,001
<i>Cr.migratorius</i>	0,20	-0,23	-0,06	-0,67
Доля дисперсии (в %)	44,80	27,89	23,64	11,37
Собственные числа	3,44	2,15	1,82	0,87

воположным знаком. В формирование первой ГК максимальные вклады внесли следующие виды (перечисленные по мере убывания абсолютных величин их вкладов): красно-серая и темная полевки, лесной лемминг, красная, рыжая, водяная и обыкновенная полевки, полевка-экономка. Обращает внимание совпадение этого списка видов с составом четвертой и второй корреляционных плеяд, обозначенных как группы «умеренных лесных условий» и «умеренных околородных условий». Следует заметить, что в эту же ГК вносят некоторый вклад (но с противоположным знаком) три вида, за счет влияния которых образована вторая ГК (Табл. 3): узкочерепная полевка, копытный лемминг и степная пеструшка. Их прямая противоположность видам «умеренных условий» хорошо видна на рис. 7. В словесном выражении эту «опозиционность» можно выразить как приуроченность к «экстремальным криоаридным условиям». Такое наименование совпадает, как по составу, так и по характеристике с первой корреляционной плеядой.

Виды, вносящие максимальный вклад в образование третьей ГК, прямо соответствуют третьей корреляционной плеяде — это сибирский лемминг и полевка Миддендорфа. Эти виды вслед за соответствующей корреляционной плеядой можно назвать «динамической плеядой криогумидных условий». Из прочих видов в формирование третьей ГК вносят заметный вклад только полевка-экономка и водяная полевка.

Специфика соотношения видов в пространстве первого и третьего факторов хорошо видна на рис. 7. Если его площадь разделить на четыре четверти, то им можно придать наименования — левая верхняя, правая верхняя, левая нижняя и правая нижняя. Все виды относительно компактно распределяются по этим четвертям в соответствии с

принадлежностью к одной из четырех плеяд. Поскольку их выделение и описание проведены на основании анализа динамики численности, а результаты группировки принципиально не зависят от метода, то будем далее именовать плеяды динамическими.

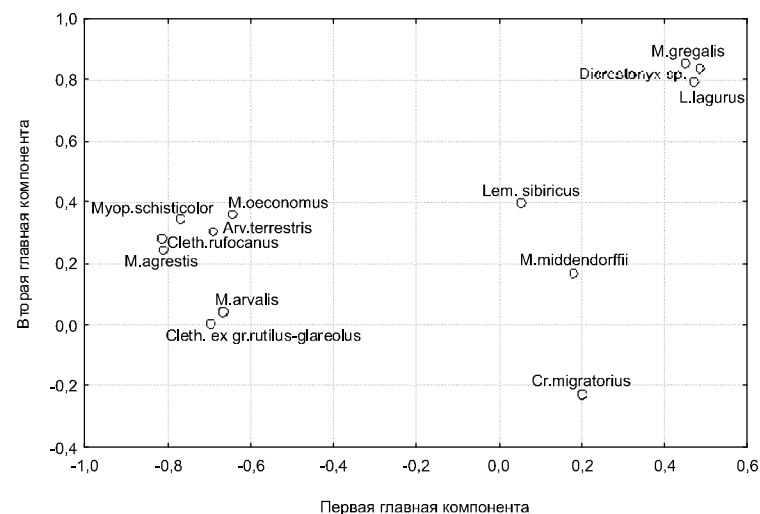


Рис. 6. Распределение видов грызунов в пространстве первой и второй главных компонент

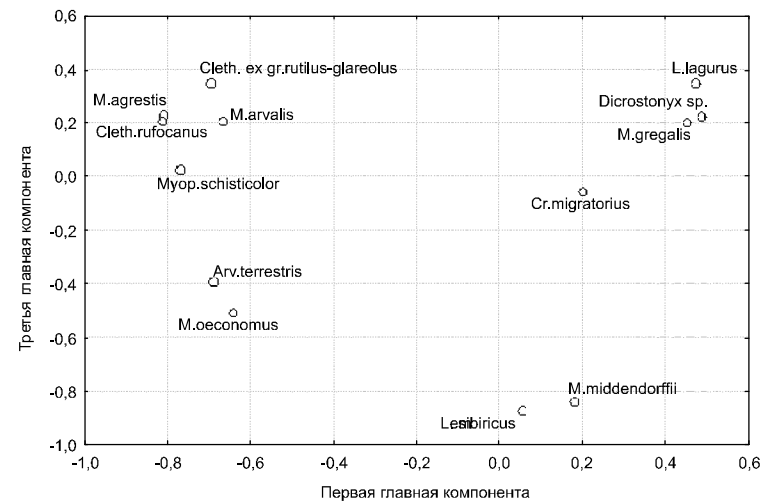


Рис. 7. Распределение видов грызунов в пространстве первой и третьей главных компонент

Их принципиальное отличие от группировок, выделяемых в рамках традиционной концепции видов-индикаторов, состоит в том, что при определении состава плеяд не используются сведения о самих видах или среде их обитания. В процедуре выделения плеяд заложены исключительно цифры, характеризующие обилие остатков каждого вида в серии локальных или региональных фаун на каком-либо отрезке геологического времени. Сведения о зональной и биотопической приуроченности, типе питания, климатических предпочтениях и любая другая информация о видах для современного и прошлого этапов их существования должны привлекаться — для понимания общих свойств, объединяющих виды в ту или иную плеяду, однако только на этапе интерпретации, но не выделения динамических плеяд.

Итак, вернемся к описанию результатов анализа главных компонент, наиболее наглядно отображенных на рис. 7. Прежде всего обращает на себя внимание, что в пространстве первой и третьей ГК ближе всего к области с нулевыми значениями, т.е. к центральной части графика, находится точка, характеризующая собственные значения для серого хомячка. Следовательно, его численность вносит минимальный вклад в формирование рассматриваемых первых трех ГК, однако его вклад максимален в образовании четвертой ГК. Из всех видов, серый хомячок оказался ближе остальных к положению точек, образующих область, занятую видами криоаридной плеяды. Их компактное расположение в правой верхней четверти графика в значительной степени обособлено от других видов. То же самое можно сказать о них и применительно к положению точек в пространстве первой и второй ГК. Положение точек для видов этой плеяды остается очень близким и компактным. Из этого следует, что эти виды (узкочерепная полевка, копытный лемминг и степная пеструшка) в рассмотренном диапазоне пространственно-временной динамики реагировали на смену комплекса условий существования очень сходным (и существенно отличным от других видов) образом.

По диагонали от криоаридной плеяды в пространстве первой и третьей ГК находятся точки, показывающие положение водяной полевки и полевки-экономки. Мы отнесли их к плеяде, для которой характерны очень влажные условия обитания. Положение этой пары видов относительно друг друга остается постоянным в пространстве как первой и второй, так и первой и третьей ГК. Однако их позиция относительно других видов в пространстве второй ГК отлична от такой для третьей. В градиенте второй ГК экономка и водяная полевка занимают положение в одном поле с другими видами умеренных условий, тогда как введение третьей ГК демонстрирует их особое положение относительно других видов.

В правой нижней части графика находятся точки, показывающие положение сибирского лемминга и полевки Миддендорфа, образующих плеяду видов с криогумидными условиями обитания. По диагонали от последней находится четверть графика с областью точек для плеяды видов, обитающих преимущественно в лесной зоне с умеренными, как по температуре так и по увлажнению условиями.

#### **6.4. Результаты анализа динамических плеяд в связи с выбором между двумя моделями природы «смешанных» фаун позднего плейстоцена**

Результаты анализа динамических плеяд имеют прямое отношение к рассмотрению двух моделей строения «смешанных», «тундростепных» фаун позднего плейстоцена. Первую будем называть моделью «экотона между тундрой и степью» в виде мозаики тундровых и степных местообитаний. Вторую обозначим как «модель самостоятельно зонального типа сообществ», не имеющего аналога в современности, или модель «гипербореальной зоны». В рамках модели мозаичного экотона динамические плеяды должны были соответствовать современным зональным группировкам. Поскольку при анализе получилось, что виды из одних современных зон распределялись по разным плеядам, то эти данные, скорее, свидетельствуют в пользу второй модели. Ее и следует признать в большей степени соответствующей действительности. Рассмотрим подробно эти две модели.

О зональной природе сообществ холодных эпох позднего плейстоцена Северного полушария существует несколько точек зрения. Если коротко рассмотреть историю вопроса, то исследование сообществ животных и растений холодных эпох плейстоцена, а также среды их обитания с начала XVIII в. и до сих пор идет в одном направлении. Шаг за шагом научное знание продвигается в направлении признания специфичности природы прошлого по сравнению с современным ее состоянием. Очень сложно идет это признание применительно к плейстоцену — периоду, относительно недавнему для геологической истории Земли. Одна из причин состоит в том, что в плейстоцене уже существовали практически все современные виды растений и животных, которые трудно представить в совершенно другой (по сравнению с современностью) природной обстановке, тем более в непривычных сочетаниях. Вульгарный актуализм, как самый примитивный способ трактовки прошлого, предполагает максимальную похожесть прошлого на настоящее. Такой способ мышления наряду с буквальной трактовкой истории природы, изложенной в Библии, долго сдерживал понимание специфики природы плейстоцена. Первый шаг был сделан, когда науке удалось доказать, что, одновременно с

хорошо известными для современности существовали и виды, которые не встречаются в наши дни (мамонт, шерстистый носорог и ряд других). Далее долго пришлось обосновывать представление о том, что они обитали на земле одновременно с человеком каменного века. Другим крупным шагом в признании специфики природы плейстоцена стало открытие покровных равнинных оледенений, определявших облик природы четвертичного периода, но практически не характерных для настоящего времени.

До сих пор предметом разногласий остается степень пространственно-временной целостности сообществ, которые с точки зрения современной зональности представляются смешанными, дисгармоничными, а стало быть — с позиций вульгарного актуализма — не имеющими права на существование. По сути дела продолжается все тот же спор о возможности существования феномена, который нельзя в наши дни наблюдать в живой природе.

Часть из вопросов, остро обсуждавшихся в первой половине XX в., сегодня представляют интерес только для историков науки. Прежде всего, это гипотеза о том, что эффект сосуществования в одних сообществах видов, потомки которых ныне обитают в разных зонах, является артефактом (Кузнецов-Угамский, 1934). Комплекс данных, основанный на высокоточных AMS датировках, неопровержимо доказал несостоятельность этой гипотезы (Stafford et al., 1999). Таким образом, вопрос о временном единстве «смешанных» фаун оказался принципиально решен. Разумеется, это не означает, что в каждом конкретном случае отпадает необходимость анализа вероятности тафономического смешивания в отложениях разновозрастных материалов.

В наши дни остается предметом для дискуссий вопрос о степени и характере пространственного совмещения видов, характерных для разных современных зон. Для плейстоцена никто не ставит под сомнение факт перекрывания ареалов леммингов и степных пеструшек, северных оленей и сайги и т.д. Речь идет о степени общности их местообитаний и характеристике последних. Палеоботанические данные не дают материала для решения данного вопроса, так как, по понятным причинам, структуру растительных ассоциаций достоверно реконструировать по ним невозможно. Для крупных млекопитающих, с их способностями к миграциям и кочевкам, этот вопрос решить особенно сложно. Материалы по мелким млекопитающим, живущим на поверхности и в верхних слоях почвы и требующим для обитания относительно небольших территорий, дают большие возможности для изучения обсуждаемого вопроса.

Разными вариантами представлений о степени пространственно-временного совмещения степных и тундровых элементов экосистем отличаются

две модели зонального строения биоты Северной Евразии в холодные эпохи позднего плейстоцена, которые и будут рассмотрены ниже.

1. Модель тундро-степи как экотона между тундрой и степью. На широте, занятой ныне преимущественно лесной зоной, реконструируется тундро-степь как некая мозаика элементов из тундрового и степного биомов. Она понимается как сочетание идентичных по отношению к современным степных и тундровых биотопов, с их мозаикой, за счет которой и образуется тундро-степь, которую по нашей классификации следует отнести к экотону между двумя целостными зональными образованиями — тундрой и степью. Эти два типа биотопов населены видами в соответствии с характеристиками, присущими их современным потомкам. Предполагается, что мозаичность была обусловлена неоднородностью рельефа при общем преобладании к северу тундровых элементов, а к югу — степных.

Строение биоты, сочетающее в себе элементы степного и тундрового биомов, можно наблюдать в живой природе и в наше время. Оно было подробно описано на Чукотке и в Якутии с позиций геоботаники Б.А.Юрцевым (1974 и др.), а позднее в комплексных работах зоологов и ботаников, почвоведов и климатологов (Холодные степи ..., 2001). Основным выводом из этих описаний, который важен в контексте интересующей нас проблематики, состоит в том, что степные сообщества на севере Восточной Сибири и Чукотке рассматриваются как азональные элементы внутри тундровой зоны. Беспозвоночные животные этих степных ассоциаций подробно проанализированы Д.И. Берманом (2007). Наличие степных сообществ на относительно хорошо прогреваемых летом участках тундр, помимо современных климатических условий, обусловлено историческими корнями, которые уходят во времена холодных и сухих периодов плейстоцена.

Известен и противоположный феномен — тундровые ассоциации в качестве азональных элементов среди «чужой» зоны. Чаще можно наблюдать участки горных тундр в качестве высотного пояса в горах. Разумеется, тундровые элементы представлены там в очень обедненном виде и, как правило, только на уровне отдельных элементов флоры и немногих видов беспозвоночных животных.

Таким образом, элементы мозаики степных и тундровых ассоциаций не только возможны, но они существуют в разных вариантах и в наши дни. Если бы это позволяло решить вопрос о природе того, что составляет существо плейстоценового феномена, то не существовало бы проблемы причин вымирания плейстоценовых крупных млекопитающих. Но в том-то и дело, что из мозаики тундры и степи не получается «сконструировать» самостоятельную природную зону со специфическим сочетанием условий, в которых находилось бы место

мамонт, шерстистым носорогам, пещерным медведям, пещерным гиенам, первобытным бизонам и другим видам, вымершим на рубеже плейстоцена и голоцена. Дело, вероятно, в том, что макроклиматические условия, при которых возможно сочетание элементов степных и тундровых группировок в качестве азональных, обуславливают либо зональный тундровый тип экосистем, либо степной и чем-то кардинально отличаются от условий, в которых жили плейстоценовые мамонтовые сообщества. Напомним, что эти сообщества имели принципиально однотипное строение от атлантического побережья Европы до Берингии и Северной Америки, населяя громадный широтный интервал суши: от обнаженного арктического шельфа до Средиземноморья и гор южной Сибири.

Приведенные выше материалы позволили проверить гипотезу о наличии и характере динамических плеяд как групп видов со сходной реакцией на историческую динамику среды их обитания. Такие плеяды удалось выделить и описать. В рамках модели мозаичного экотона между тундрой и степью виды млекопитающих из каждого элемента этой мозаики, т.е. аналоги современной степи и тундры, должны изменять численность сопряжено внутри степной и тундровой группы в соответствии с изменением соотношения тундровой и степной частей биоты. Реальные расчеты показывают, что это происходило не так. Разные представители современных зональных групп меняли численность вне связи с принадлежностью к такой группе. Динамические плеяды объединяли виды, сходные по реакции на отдельные, в определенные периоды важнейшие факторы среды, сочетание которых не сводилось к «тундровому» или «степному» типам.

2. Модель самостоятельного зонального типа сообществ, не имеющего аналога в современности, или модель «гипербореальной зоны». Качественное своеобразие зоны было ярко продемонстрировано А.А.Величко (1973), назвавшего ее за громадное распространение и слабую расчлененность гиперзоной. Американские палеозологи населявший её териокомплекс называли «дисгармоничным» и «безаналоговым». Последнее время, вслед за Р.Гатри (Guthrie, 1990), эту зону многие исследователи именуют «мамонтной степью», подчеркивая ее качественное отличие от современных степей, однако имеющих с ней большее сходство, чем с любой другой современной природной зоной. Если идти по пути поиска подходящего для нее названия по аналогии с современными зонами, то не менее удачным следует признать, предложенную Н.К.Верещагиным и Г.Ф.Барышниковым (1980) аналогию с саванной. Одним из авторов настоящей работы (Смирнов, 1999, 2001) было предложено название «гипербореальная зона», в котором сочетаются указания на ее северное расположение

(в значительной части совпадавшее с современной зоной бореальных лесов), громадную площадь распространения, суровость условий, но нет прямых аналогов ни с тундрой, ни со степью, что особенно важно, чтобы подчеркнуть ее специфику.

Такое сочетание температурных и влажностных характеристик и их распределения по сезонам в настоящее время не характерно ни для одной природной зоны. Главной особенностью могли быть малоснежные суровые зимы в сочетании с относительно коротким, но жарким и сухим летом. Соответственно и ее зональные биотопы не имеют прямых аналогов в современной биосфере. Их населяли виды со специфическими адаптациями, часть из которых вымерли впоследствии из-за исчезновения пригодных для них местообитаний (мамонт, шерстистый носорог и др.), а другие, менее специализированные, использовали свой адаптивный потенциал для освоения изменившихся сред обитания. Среди последних особенно высокой численности в гипербореальных фаунах достигали копытные лемминги и узкочерепные полевки, которых следует считать зональными видами этой зоны. В качестве азональных элементов там встречались степные пеструшки и пищухи, суслики, полевки-экономки и другие виды.

Разобраться в сочетании этих факторов помогает анализ динамических плеяд. Наиболее четко виды группируются по плеядам в соответствии с приверженностью к лесным или открытым местообитаниям. Не вызывает сомнений, что позднеплейстоценовые холодные сообщества были преимущественно безлесными. Распределение видов открытых местообитаний на плеяды показывает, что динамика соотношения тепла и влаги не соответствовала простой смене условий степей и тундр. Это был переход от экстремальных криоаридных условий в максимально холодную эпоху позднего валдая к умеренно холодным, но очень сухим в раннем голоцене и теплым и влажным в среднем голоцене.

Основной вывод, полученный из анализа результатов, состоит в том, что с помощью расчета парных корреляций и метода главных компонент удается найти группировки видов, названные нами динамическими плеядами, которые отражают сходство варьирования численности видов в процессе исторической и эволюционной динамики экосистем. Эти динамические плеяды, строго говоря, не соответствуют ни одному из принципов группировки видов по единству реакций на отдельные факторы среды, если используются данные о характеристиках видов только по их современному состоянию. В ту или иную динамическую плеяду могут входить виды, населяющие ныне разные природные зоны, имеющие разный тип питания, разную современную биотопическую приуроченность и разные климатические предпочтения. Что

же в таком случае их объединяет? В самом общем виде ответ на этот вопрос был заложен в системе анализа материалов. Таким общим признаком служит увеличение или уменьшение численности видов в широком хронологическом диапазоне. Нами были выделены четыре плеяды. Интерпретация характеристик входящих в них видов позволила обозначить их принадлежность к температурно-влажностным условиям в сочетании с некоторыми характеристиками растительности: плеяда экстремальных криоаридных условий, плеяда криогумидных условий, плеяда переувлажненных местообитаний, плеяда преимущественно лесных умеренных условий (и по температуре, и по влажности).

Еще один вопрос, который возникает при анализе динамических плеяд, — это степень их устойчивости. Ранее нами была выполнена расчет с использованием анализа главных компонент по нескольким сериям местонахождений мелких млекопитающих из плейстоценовых и голоценовых отложений в пещерах Среднего и Южного Урала (Смирнов, 1992), а также для Северного и Полярного Урала (Смирнов, 2001, 2007). Отдельно для серии позднеголоценовых местонахождений из лесостепных районов и лесных районов было показано, что положение видов в пространстве первой и второй ГК хорошо соответствует их приуроченности к местным современным условиям обитания. Для местонахождений холодной фазы позднего валдая наиболее интересные и относительно хорошо интерпретируемые результаты были получены в пространстве первой и третьей ГК (Смирнов, 1992). Часть видов со сходными требованиями к местообитаниям занимали общее пространство в этих ГК. Однако положение копытного лемминга и узкочерепной полевки, как и в расчетах для Пермского Предуралья, отличалось: копытный лемминг в пространстве первой ГК был максимально удален от сибирского и располагался близко к узкочерепной полевке. Последняя оказалась очень удалена в пространствах первой-второй и первой-третьей ГК от видов степной группы, образуя плотную плеяду с копытным леммингом. Отдельные расчеты были проведены для группы местонахождений Среднего и Южного Урала первой половины валдая. В градиенте первой и третьей ГК оказались максимально разделены виды аридных и увлажненных местообитаний, но конкретный состав плеяд далеко не полностью соответствовал такому для предыдущих расчетов.

Общие выводы, которые можно сделать из опыта выявления динамических плеяд с помощью анализа главных компонент, сводятся к следующему.

1. При рассмотрении структуры сообществ грызунов Пермского Предуралья из относительно однотипных по тафономии зоогенных пещерных местонахождений позднего плейстоцена и голоцена с помо-

щью метода анализа главных компонент удается выявить некие группы видов со сходной динамикой числа остатков, реализуемой на геологически значимых временных интервалах. Эти группы именуется динамическими плеядами.

2. Принципиальное отличие динамических плеяд от группировок, выделяемых в рамках традиционной концепции видов-индикаторов, состоит в том, что при определении состава плеяд не используются сведения о самих видах или среде их обитания.

3. Расположение видов относительно друг друга в пространстве главных компонент удалось интерпретировать по принадлежности к четырем вариантам сочетаний температурно-влажностного фактора среды.

4. Результаты применения анализа главных компонент для материалов по грызунам холодных эпох позднего плейстоцена не только для Пермского Предуралья, но и других территорий позволяют уверенно утверждать, что представители современного зонального тундрового комплекса (копытный и сибирский лемминги, полевка Миддендорфа) чаще относятся к разным динамическим плеядам, а общее количество их остатков может служить лишь очень грубым палеоэкологическим показателем. Значительно более информативным является их раздельный учет. Копытный лемминг и узкочерепная полевка из поздневалдайских териокомплексов средних широт образуют общую динамическую плеяду, служащую индикатором криоаридных условий, тогда как сибирский лемминг и полевка Миддендорфа служат индикатором криогумидных условий.

5. Установленные на данном примере динамические плеяды нельзя считать универсальными, т.е. применимыми к любым другим интервалам условий и сообществ. Они пригодны для рассмотрения динамики средовых характеристик в данном эколого-фаунистическом контексте и в данном пространственно — временном диапазоне. Такой подход обусловлен тем, что при анализе плеяд и свойств видов приходится оперировать относительными, а не абсолютными характеристиками видов.

6. Подвижность, относительность положения видов в их комплексах, выявляемые с помощью метода главных компонент, являются следствием по крайней мере двух причин. Первая обусловлена связью конкретных результатов с диапазоном временного и пространственного диапазона, в котором ведется исследование и является методической. Вторая причина связана с реально существующей в природе вариативностью местообитаний, характерной для видов в разном экосистемном окружении.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности четвертичного осадконакопления в карстовых полостях Пермского Предуралья обусловили неравномерность обилия собранного палеофаунистического материала по разным хроносрезам. Хуже всего обеспечен остеологическим материалом атлантический период голоцена. При его длительности 2,5 тыс. лет фаунистические данные для него крайне скудны не только в Пермском Предуралье, но и во всем Уральском регионе из-за отсутствия отложений этого возраста в карстовых полостях. Теплый и влажный климат голоценового оптимума был неблагоприятен для накопления, захоронения и сохранности зоогенных отложений.

Поздний плейстоцен протяженностью примерно 120 тыс. лет охарактеризован в пределах исследуемой территории также крайне неравномерно. Кроме того, для возрастного интервала, находящегося за пределами возможностей радиоуглеродного датирования, остро стоит еще и проблема датирования отложений.

При анализе тафономических особенностей отдельных местонахождений удалось выявить своеобразие накопления в дальних внутренних частях пещер по сравнению с предвходовыми площадками и скальными навесами. Эти особенности учитывались при выявлении и описании динамики состава фауны и структуры населения мелких млекопитающих. Полноценное количественное рассмотрение пришлось ограничить только грызунами мелкой размерной группы (от водяной полевки и мельче). Рукокрылые и насекомоядные, как и крупные млекопитающие, включались в обсуждение только при сопоставлении состава териофаун на разных этапах ее динамики.

Диапазон рассмотрения динамики численности видов включал весь поздний плейстоцен и голоцен, а состав и структура сообществ отличались максимально контрастно — от лесных до криоаридных гипербореальных. Нами ранее (Смирнов, 2006) была предложена классификация масштабов динамики состава и структуры сообществ, включающая изменения в актуальном масштабе, преобразования в историческом и сменны в эволюционном. Предпринятое в главе 6 рассмотрение материала выявило наиболее существенные черты динамики, к которым следует отнести прежде всего смену в эволюционном масштабе на уровне зонального типа. В голоценовое время преобладающим зональным типом на исследуемой территории являлся таежный, тогда как в максимально холодную эпоху позднего плейстоцена здесь существовали безлесные

криоаридные сообщества. Характеристику состава фауны и структуры сообществ первой половины валдая получить сложно, еще труднее полноценно охарактеризовать самое начало позднего плейстоцена — микулинское (эмское, казанцевское) межледниковье.

В любом общем обзоре по четвертичной палеогеографии можно найти указание на то, что для **микулинского межледниковья** характерно зональное строение природных комплексов, аналогичное современному, но с границами зон, несколько сдвинутыми на север. Эти данные взяты главным образом из палеоботанической литературы, тогда как палеотериологическая характеристика этого периода весьма ущербна. Для Русской равнины и Белоруссии известны немногие точки находок мелких млекопитающих, приуроченных к отложениям микулинского времени (Маркова, 1985). Эти и более поздние данные дают представление о господстве лесных териокомплексов современного облика в северных и центральных частях Русской равнины (60 — 52 град. с.ш.); южнее располагались сообщества, похожие на современную лесостепь, но с присутствием крупных млекопитающих, характерных для «смешанных» фаун: мамонта, шерстистого носорога и т.д. (Маркова, Puzachenko, 2007). Наиболее близко (с юга) к Пермскому Предуралью расположено местонахождение с микулинской фауной грызунов из Башкирского Предуралья (разрез Красный Бор; Яковлев, 1996; 2003). Там обнаружены рыжие, красно-серые, темные, обыкновенные и водяные полевки, желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк, соя. Наличие последних трех видов отличает эту фауну от той, что была обнаружена в Махневской Ледяной пещере.

К востоку от Урала, в Зауралье и Западной Сибири палеотериологических сборов, надежно датированных казанцевским (микулинским) межледниковьем, нет. До недавнего времени крайне спорным оставался и вопрос о наличии здесь торфяников этого возраста. В последнее время, с развитием уран-ториевого метода датирования растительных остатков, имевшиеся ранее оценки возраста некоторых разрезов пересмотрены (Астахов и др., 2005; Лаухин и др., 2008). Среди них есть и такие, которые заставляют пересмотреть многие представления о стратиграфии отложений позднего и среднего плейстоцена этих территорий. Важным моментом является доказанность аналогий между лесными формациями Европы и Западной Сибири. Бытовавшее представление некоторых палеозоологов об отсутствии в Западной Сибири лесных стадий в развитии экосистем позднего плейстоцена явно не подтверждается. Теперь становится ясно, что такие стадии были, однако получить их надежную палеотериологическую характеристику пока не удается. В Среднем Зауралье на р.Тавде имеются местонахождения фауны крупных млекопитающих с остатками видов, которые позволяют относить ее к

междлиниковой с присутствием лесных элементов (Каплянская, Тарноградский, 1974), но ее возраст остается дискуссионным.

На Урале из сотен исследованных пещерных местонахождений плейстоценовой териофауны практически не обнаружены лесные комплексы, которые можно было бы считать микулинскими. Только в Пермском Предуралье, в пещере Махневская Ледяная, обнаружены остеологические материалы, которые из-за наличия в них остатков дикобраза и гималайского медведя были отнесены к микулинскому междлиниковью (Baryshnikov, 2001, 2003). В этих отложениях содержались также многочисленные остатки мелких млекопитающих (более 9 тыс. коренных зубов), среди которых преобладали виды умеренных лесных условий обитания (Фадеева, Смирнов, 2007) при практически полном отсутствии остатков обитателей криоаридных условий и небольшом числе остатков грызунов, характерных для криогумидных местообитаний. Если бы среди крупных млекопитающих не были обнаружены виды, характерные для плейстоцена, и не AMS радиоуглеродные датировки, то комплекс мелких млекопитающих следовало бы отнести к типу лесных голоценовых фаун. Пока феномен Махневской Ледяной пещеры остается уникальным; его полноценная интерпретация не представляется возможной. Имеющаяся информация заставляет считать, что в микулинское время в Пермском Предуралье, как и на аналогичных широтах Русской равнины, были фауны грызунов лесного зонального типа, которые сосуществовали с крупными млекопитающими из состава верхнепалеолитического комплекса. На первый взгляд, из этого комплекса резко выпадают дикобраз и гималайский медведь. Находки дикобраза в плейстоценовых отложениях Европы широко известны. До сих пор они были приурочены главным образом к ее южной части, но доходили и до северной Германии. В плейстоцене дикобразы обитали вне современного ареала и на Кавказе. Там известны находки двух видов — крупного *Hystrix hirsutirostris* и мелкого *H. vinogradovi*. Крупный дикобраз приурочен исключительно к теплым климатическим периодам плейстоцена, а мелкий присутствовал почти во всех познеплейстоценовых слоях пещеры Кударо (Южная Осетия), за исключением тех, которые образовались в самое холодное время. Г.Ф.Барышников и Г.И.Баранова (1982) описали отдельный подвид последнего из отложений этой пещеры. Именно с дикобразом Виноградова эти исследователи связывают его распространение к северу от средиземноморской части Европы.

Единичная находка ископаемого дикобраза известна на Алтае из отложений Разбойничьей пещеры (Оводов, 2000). Видовая принадлежность найденного фрагмента челюсти с одним зубом однозначно не определена. И.М.Громов определил ее как дикобраза Виноградова (Громов,

Ербаева, 1995), но Н.Д.Оводов высказал сомнение в такой диагностике, считая, что алтайская находка морфологически ближе к современному среднеазиатскому виду. Ее громадная территориальная удаленность от всех известных до сих пор точек как древнего, так и современного ареала рода поставили автора в тупик при попытке вписать ее в историю териофауны Алтая. Положение усугубляется и существенной несогласованностью привычного отношения к дикобразу как элементу африканской, южно- и среднеазиатской фауны — с тем палеофаунистическим окружением, в котором он был обнаружен в отложениях Разбойничьей пещеры. В соответствующих слоях преобладали остатки высокогорных полевок рода *Alticola*. Там также были определены степные пеструшки, лесные полевки рода *Clethrionomys*, хомячки Эверсмманна.

Как уже отмечалось выше, череп дикобраза из Пермского Приуралья был описан Г.Ф.Барышниковым как принадлежащий к дикобразу Виноградова. Если считать, что время его обитания совпадало с таковым для остальных млекопитающих, найденных в Махневской Ледяной пещере, и если его можно оценить как интервал от микулинского междлиниковья до первой половины валдая включительно, то эта находка вполне вписывается в серию сборов из остальных точек Европы. Более того, она в какой-то степени «примириет с действительностью» казавшуюся случайной находку на Алтае (если признать последнюю также принадлежавшей дикобразу Виноградова). Подчеркнем, что в Предуралье в составе фауны грызунов, сопровождавших дикобраза, экзотических элементов не было обнаружено, все виды вполне обычны для современных лесных формаций данного региона. Напомним, что для плейстоцена Урала лесная фауна Махневской пещеры — уникальная находка.

Еще один вид, выпадающий из привычного списка фауны крупных млекопитающих, — гималайский медведь. Его присутствие в микулинской или ранневалдайской (но определенно лесной) фаунах Предуралья можно было бы считать не менее удивительным, чем дикобраза, если бы этот вид, как и дикобраз, не был известен из плейстоцена Западной и Южной Европы, Кавказа и Восточной Сибири (Барышников, 2007). Если принять во внимание обширный плейстоценовый ареал вида, находка гималайского медведя в Махневской Ледяной пещере сближает это местонахождение с прочими Европейскими фаунами первой половины позднего плейстоцена.

Пока все наши представления о плейстоценовых лесных фаунах Урала и Предуралья ограничиваются материалами по одной Махневской Ледяной пещере, пусть и очень многочисленными, и давать развернутую трактовку всему комплексу данных, полученных из этого местонахождения, все-таки преждевременно.

Следующим хроносрезом, представленным в отложениях и соответствующих сборах позднего плейстоцена Пермского Предуралья, можно считать **ранний валдай** (зырянское время, ранний вейшилий). Наиболее уверенно к нему можно отнести слои 31, 32 и 33 раскопа Б в гроте Расик. Судя по соотношению разных групп видов, это время не было однородным по условиям, и состав фауны грызунов, и тем более структура их населения резко отличались от таковых микулинского времени. Характеристика фауны грызунов Пермского Предуралья в раннем валдае и на сопредельных территориях по основным чертам была сходна. В целом это был период с преобладанием леммингов (в отдельные периоды сибирских леммингов) и заметной долей полевок Миддендорфа. Лесных и степных элементов очень мало, они отмечаются редко, но их присутствие сохраняется. Севернее изучаемой территории, в верховьях р. Печоры, находится Студеная пещера, где доминирование сибирского лемминга в соответствующих слоях отложений выражено еще значительно.

Для восточного склона Урала по материалам из пещеры Жилище Сокола известна фауна, в которой примерно в равных долях были представлены остатки копытных, сибирских леммингов и узкочерепных полевок. Там же найдены следующие виды, перечисленные по мере убывания долей: полевки Миддендорфа, эконома, степные пеструшки, полевки рода *Clethrionomys*, степные пищухи, суслик, близкий к большому.

Из Башкирского Предуралья фауны грызунов, надежно датированные ранним валдаем, не известны.

Брянский (каргинский) интерстадиал (33 — 24 тыс. лет) имел сложное строение, включал и теплые и холодные стадии. Какие-либо фауны из Пермского Предуралья не только невозможно отнести к определенным фазам внутри брянского времени, но даже трудно отнести какие-либо из них к собственно брянскому интерстадиалу. Наибольшие основания имеются для этого для сборов из пещеры Махневская — 2, с радиоуглеродной датой в 24 тыс. лет, которая попадает на рубеж конца брянского интерстадиала и начала последнего ледникового максимума. Близким по возрасту местонахождением можно считать пещеру Долгого Камня-3. Состав фаун и соотношение остатков разных видов и их групп в обеих пещерах принципиально не отличаются от таковых для раннего валдая. Нет оснований выделять в особый этап развития фаун мелких млекопитающих и сборы из слоев 11 — 12 пещеры Черемухово-1 (28 тыс. лет). Эти материалы, опубликованные А.А.Тетериной (2003) по результатам раскопок на восточном склоне Северного Урала, очень близки по основным характеристикам к известным для Пермского Предуралья. По-иному выглядят сборы из местонахожде-

ния Горнова в Башкирском Предуралье, которые А.Г.Яковлев (2003) относит к обсуждаемому хроносрезу. Там наиболее многочисленными видами являются экономки, узкочерепные полевки и степные пеструшки, а не копытные лемминги, как в Пермском Предуралье. Значительно больше здесь и список видов аридных местообитаний.

Для брянского времени А.К.Маркова и А.Ю.Пузаченко (Markova, Puzachenko, 2007) выделили, описали и обозначили на карте границы специфического Уральского горного подкомплекса млекопитающих в пределах Мамонтова комплекса: мамонт, шерстистый носорог, гигантский олень и заяц. Границы такого подразделения (судя по рис.6 из упомянутой работы) включают не только всю территорию Урала — от Байдарацкой губы Карского моря на севере до южной оконечности Урала, но и доходят на юге до 50 град. с.ш. — до Мугоджар. Пермское Предуралье попадает также в границы подкомплекса. Эти представления трудно комментировать. Во-первых, на Урале ни в брянское, ни в любое другое время (включая современность) не обитал ни один настоящий горный вид млекопитающих (за исключением северной пищухи, ископаемых находок которой пока на Урале нет). Это обстоятельство, как и список видов, на основании которого выделен подкомплекс, заставляют с сомнением воспринимать отнесение его к категории горных. Фауна млекопитающих Урала никогда не имела в своем составе таких форм, как горные бараны, козлы, яки, снежные барсы, горные полевки рода *Alticola* и др. Поэтому неясно, на каком основании комплекс млекопитающих, обнаруженных при раскопках на Урале, можно считать горным — наряду с Кавказским и Алтайско-Саянским комплексами, где настоящие горные виды присутствуют? Во-вторых, нет фактических оснований приписывать некие общие черты фаунам млекопитающих таких разных широтных подразделений, как Полярный, Северный и Южный Урал, тогда как прилегающие к Уралу с востока и запада территории для брянского времени отнесены к арктическому, европейскому бореальному, сибирскому бореальному, перигляциальному лесостепному подкомплексам. Если же за упомянутыми представлениями А.К.Марковой и А.Ю.Пузаченко стоят не фактические материалы, а реконструкции, основанные лишь на теоретических представлениях о том, что могло бы быть в брянский (позднекаргинский) межстадиал на Урале, то такие теоретические представления противоречат известным фактам.

Характеристика состава фауны и структуры населения грызунов Пермского Предуралья в поздний ледниковый максимум (поздний валдай, сарган, поздний вейшилий; 24 — 12 тыс. л.н.) составлена по материалам из серии местонахождений: Расик (А — гор. 18, Б — гор. 19 — 21), пещеры Верхнегубахинская и Долгого Камня — 1. Важно отме-

тить почти полное отсутствие сборов, характеризующих собственно период максимума холода (24–17 т.л.), и то, что большая часть материалов происходит из позднеледниковья. Это обстоятельство выясняется при радиоуглеродном датировании, тогда как в работах, где возрастная привязка остеологического материала велась на основании состава фаун и их положения в разрезе, большую часть позднеледниковых сборов с большой долей «холодолюбивых» элементов относили к периоду последнего ледникового максимума. В ряде случаев выясняется, что сборы, относимые к этому периоду, на деле являются «смесью» средневалдайских и позднеледниковых материалов.

Материалы по Уральскому региону дали возможность проследить широтный градиент состава териофаун и структуры сообществ, что и было сделано в ряде обобщающих работ (Смирнов, 1999, 2001 и др.). Отдельные широтные участки Урала подробно охарактеризованы (Четвертичная палеозоология ..., 2003). Эти материалы наряду с литературой по другим территориям, послужили основой для приведенных ниже сравнений.

Рассмотренные в настоящей работе палеозоологические материалы свидетельствуют о том, что в Пермском Предуралье в позднем плейстоцене и голоцене существовали два зональных типа фауны — гипербореальный (в его типичном варианте) и таежный.

Этот вариант гипербореального комплекса был ранее описан на материалах по Среднему Уралу (Смирнов, 2001). Его главной чертой является сочетание высокого видового разнообразия с резким доминированием обилия остатков узкочерепной полевки и копытного лемминга. Факторный анализ типичного варианта гипербореальных фаун методом главных компонент при разных вариантах расчетов убедительно показывает, что динамика численности видов из одних и тех же современных природных зон сопряжена в меньшей степени, чем у групп видов с единой реакцией на изменение ведущих в рассматриваемом диапазоне факторов среды. Такие группы видов, называемые динамическими плеядами, дают представление о роли температурного и влажностного факторов в динамике природной обстановки времени позднего валдая и показывают, что структура сообществ в холодные периоды позднего плейстоцена не имела прямых аналогов в современности. Для сообществ были характерны уникальный состав и структура, которые не могут быть сведены к мозаике современных степи и тундры.

Сравнение состава гипербореальных фаун Пермского Предуралья с сопредельными фаунами Среднего Урала показывает, что они обладали некоторым своеобразием. Не только на Среднем Урале, но и на восточном склоне Северного Урала в составе фаун грызунов обнаружена желтая пеструшка. Отсутствие этого вида в сборах из Пермского

Предуралья еще не может быть свидетельством того, что она здесь не обитала. Однако, учитывая большое количество исследованных местонахождений и число собранных зубов грызунов, не только сопоставимое, а заметно превышающее таковое на сопредельных территориях, есть основания считать отсутствие желтой пеструшки в сборах в Пермском Предуралье неслучайным. Ближе с юга и востока к Пермскому Предуралью подходил ареал большого тушканчика, но, вероятно, не достигал его. Еще один вид, характерный для фаун восточного склона Среднего Урала, не был обнаружен в исследованных пещерных местонахождениях Пермского Предуралья — слепушонка. Зато характерной чертой местного варианта типичного гипербореального комплекса было большее присутствие в нем лесных элементов (по сравнению с сопредельными территориями). Большее количество остатков лесных элементов, при отсутствии ряда степных и полупустынных форм указывает на то, что территория расположена в таком широтном градиенте условий, которое обуславливало наиболее благоприятное сочетание температуры и влажности для образования рефугиума элементов лесной биоты. К северу и ближе к краю ледника для лесных элементов было слишком холодно и сухо, а к югу и востоку главным лимитирующим фактором выступал дефицит влаги.

Существует еще один аспект в истории фаун мелких млекопитающих Урала и прилегающих к нему с запада территорий, для обсуждения которого данные из Пермского Предуралья дают незаменимую информацию. Он касается характеристики биоты разных широтных участков Приуральских районов Европы в самом конце позднеледниковья — раннем голоцене.

Для территории современной субарктики Европейского Северо-Востока было показано (Смирнов и др., 1999; Golovachov, Smirnov, 2008), что для ранней фазы оптимума было характерно более широкое развитие лесных сообществ, чем в умеренных широтах. Наступила эта фаза в пребореале — первой половине бореала, т.е. заметно раньше, и в ней в остеологических спектрах преобладали лесные виды грызунов над прочими (тундровыми и луговыми). Несколько южнее, но также в бассейне р. Печоры — на Среднем Тиммане, в отложениях позднеледниковья были обнаружены остатки выхухоли (Смирнов, Пономарев, 2007). Эта точка сильно оторвана от основного ареала, и ее северное положение вызывает ряд вопросов, решить которые можно только с привлечением данных по Пермскому Предуралью, примыкающему с юга к бассейну Печоры. Из всех известных местонахождений остатков грызунов Пермского Предуралья самым северным является Дыроватый Камень на р. Вишере. В его слоях (к сожалению, не имеющих абсолютных датировок) широко представлены не только грызуны, но и насекомоядные.

Обилие остатков последних является не только тафономическим феноменом, но и свидетельством относительно мягких ландшафтно-климатических условий. Насекомоядные отмечены не только в верхних слоях местонахождения, но и в нижних, имеющих, скорее, позднеледниковый возраст, причем их заметное количество сочетается с присутствием узкочерепных полевок, степных пищух и леммингов. Все это дает основание считать, что действительно на севере Прикамья в самом конце позднего плейстоцена и в раннем голоцене условия были не такими суровыми, чтобы препятствовать проникновению в бассейн Печоры относительно теплолюбивых элементов фауны.

Те сообщества, которые невозможно отнести к двум зональным типам (таежному и гипербореальному), по-видимому, характеризуют переходные состояния — экотоны во времени. В существенном уточнении нуждается время, до которого доживали в Пермском Предуралье реликты холодных эпох плейстоцена (копытный и сибирский лемминги, степные пеструшки, серые хомячки, степные пищухи и узкочерепные полевки). Есть основания полагать, что эти события происходили не одновременно, а для каждого вида в свое время. Можно также предположить, что последовательность отступления на юг ареалов видов, потомки которых ныне обитают в степной зоне, совпадала со степенью продвижения их на север в холодные и сухие эпохи. Такая последовательность, судя по обобщениям, сделанным на материалах по Среднему и Северному Уралу, выглядит следующим образом: далее других проникали на север степные пищухи, следующими были степные пеструшки и серые хомячки.

Присутствие среди остатков грызунов среднего и тем более позднего голоцена единичных зубов копытных, сибирских леммингов и узкочерепных полевок может быть результатом их переотложения из более древних слоев. До тех пор, пока не решен вопрос о степени синхронности остатков, принадлежащих к таежным зональным видам и потенциальным плейстоценовым реликтам, в каждом из голоценовых местонахождений, обсуждать проблему последовательности и хронологии исчезновения из фауны Пермского Предуралья этих реликтов преждевременно.

- Абрамсон Н.И.* Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Leptus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн., 1986. Т. LXV, 3. С. 416–425.
- Агаджанян А.К.* Раннеднепровская фауна Чекалинского (Лихвинского) разреза // История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука, 1983. С. 204–236.
- Агаджанян А.К.* Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины: Автореф. дис... докт. биол. наук. М., 1992. 49 с.
- Акимов В.А., Стенно С.П.* Вертикальная поясность размещения мелких млекопитающих Северного Басега // Труды конференции молодых ученых географического факультета Пермского университета. Пермь, 1984. С. 92–99.
- Алфимов А.В., Берман Д.И., Шер А.В.* Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы // Зоол. журн., 2003. Т. 82, 2. С. 281–300.
- Алфимов А.В., Берман Д.И.* Распространение термофильных тундростепей и климат последнего ледникового максимума на Северо-Востоке Азии // Криосфера Земли, 2004. Т. 8, 4. С. 78–87.
- Андреева Е.Г.* Фауна из раскопок Гремячанского поселения // Уч. Зап. Пермского госуниверситета. Труды Камской археологической экспедиции, 1968. 191. С. 120–132.
- Арсланов Х.А.* Геохронологическая шкала позднего плейстоцена Русской равнины // Геохронология четвертичного периода. М., 1992. С. 10–19.
- Астахов В.И., Арсланов Х.А., Максимов Ф.Е. и др.* Возраст межледникового торфяника на Нижней Оби // Доклады РАН, 2005. Т. 401, 1. С. 95–99.
- Бадер О.Н.* Пещера со скоплениями костей пещерных медведей на Северном Урале // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1958. 22. С. 126–129.
- Бадер О.Н.* Изучение палеолита на Среднем и Южном Урале // Археологические открытия 1965 года. М.: Наука, 1966. С. 44–46.
- Бадер О.Н.* Северная палеолитическая экспедиция // Археологические открытия 1967 года. М.: Наука, 1968. С. 115.
- Бадер О.Н.* Северная палеолитическая экспедиция // Археологические открытия 1968 года. М.: Наука, 1969. С. 145–146.

Балашенко Л.А., Оборин В.А. Археологическое обследование пещер Пермской области в 1965 году // Пещеры. Пермь, 1965. Вып. 5 (6). С. 100–101.

Барышников Г.Ф. Медвежья (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 541 с. (Фауна России и сопредельных стран. Нов. Сер., 147. Млекопитающие; Т.1., вып. 5.).

Барышников Г.Ф., Баранова Г.И. О находках дикобраза Виноградова в палеолите Кавказа // Морфология и систематика млекопитающих. Труды ЗИН АН СССР. Л., 1982. Т. 115. С. 46–53.

Берман Д.И. Экология животных Северо-Восточной Азии и реконструкция плейстоценовых ландшафтов Берингии: Дис. ... докт. биол. наук в виде научного доклада. М., 2007. 56 с.

Бестужев А.А. Пещера Тайн // Пещеры. Пермь.. 1965. Вып. 5 (6) С.119.

Близнецов Е.П. Пещера Подземных охотников // Пещеры. Пермь, 1964. Вып. 4 (5). С. 27–33.

Близнецов Е.П. Обследование пещер в Пермской области // Археологические открытия 1967 года. М.: Наука, 1968. С.116–117.

Бобрцево А.В. Мелкие млекопитающие западного склона Северного Урала и прилегающих равнин: Дис. ...канд. биол. наук. Екатеринбург — Якша, 1994. 195 с.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 380 с.

Болиховская Н.С., Гунова В.С., Соболев В.М. Основные этапы развития перигляциальной растительности центра и юга Русской равнины в период существования мамонтовой фауны // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С.168–187.

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области: Справочник-определитель. Екатеринбург, 2000. 239 с.

Бородин А.В. Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992. С.87–97.

Бородин А.В., Коурова Т.П., Маркова Е.А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоол. журн., 2005. Т.84, 2. С.236–244.

Вагнер В.А. Научные методы датирования в геологии, археологии и истории. М.: Техносфера, 2006. 576 с.

Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 171 с.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.

Верещагин Н.К. «Следы» древней жизни на Северном Урале // Природа, 1957. 4. С.103–104.

Верещагин Н.К. Записки палеонтолога. Л.: Наука, 1981. 167 с.

Верещагин Н.К. Кизеловская пещера — ловушка зверей на Среднем Урале // Труды ЗИН АН СССР. Л., 1982. Т.111. С. 37–44.

Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Палеоэкология поздней мамонтовой фауны в арктической зоне Евразии // Бюл. МОИП. Отд.биол., 1980. Т. 85, вып.2. С. 5–19.

Воронин Р.Н. Экология зимняка в бассейне реки Большая Роговая (юг Большеземельской тундры) // Экология животных Европейского Северо-Востока СССР. Труды Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1987. 86. С. 5–13.

Воронов Г.А. Фауна мелких млекопитающих Камского Приуралья и некоторые тенденции ее развития // Вопросы экологии и териологии: уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1971. Т.84. С. 3–10.

Воронов Г.А., Перминов Л.Е. Биогеоценозы южной тайги Камского Приуралья как среда обитания мелких млекопитающих // Вопросы экологии и териологии: уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т.109. С.3–24.

Воронов Г.А., Преснецова Е.П. К фауне млекопитающих хребта Басеги / Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С.14–15.

Воронов Г.А., Акимов В.А., Стенно С.П. Динамика относительной численности мелких млекопитающих в горно-таежном и субальпийском поясах хребта Басеги // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X Всесоюзного симпозиума. Ч.2. Магадан, 1983. С.12–13.

Воронцов Е.М. Общая характеристика фауны наземных позвоночных животных горных районов Среднего Урала // Уч. зап. Горьковского университета. Горький, 1959. Вып. 50. С.280–297.

Вотяков С.Л., Смирнов Н.Г., Киселева Д.В. и др. Кристаллохимия, микроморфология, структура и свойства биоминералов костных остатков млекопитающих четвертичного периода // 2008 д

Герасимова А.А., Кокаровцев В.К. О климате Пермского Предуралья в раннем голоцене // Проблемы изучения и использования неморских карбонатных отложений для химической мелиорации почв. Тез. докл. конф. Пермь, 1982. С.68–69.

Головачев И.Б., Смирнов Н.Г., Добышева Э.В., Пономарев Д.В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. С. 49–57.

Громов В.И. Палеонтолого-стратиграфическое изучение террас в низовьях р.Чусовой (Урал) // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1948. 11. С. 29–48.

Громов И.М. Грызуны антропогена европейской части СССР (итоги изучения ископаемых остатков): Докл. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1966. 51 с.

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 521 с.

Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. Т. III, вып. 8. 504 с.

Гуреев А.А. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука, 1971. 256 с.

Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю. О первоначальном заселении Северо-Востока Европы. Сыктывкар, 1987. 24 с. (Препринт «Научные доклады» Коми фил. АН СССР. Вып. 172).

Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю. Верхнепалеолитическая стоянка Медвежья пещера (новые данные) // Памятники эпохи камня и металла Северного Приуралья: Мат-лы по археологии Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1988. Вып. 11. С.5–18.

Гуслицер Б.И., Павлов П.Ю., Панюкова Н.Н. Применение палеомикротрео-логического метода при исследовании палеолитической стоянки в Медвежьей пещере // Полевая археология древнекаменного века. Краткие сообщ. Ин-та археологии АН СССР. Полевая археология древнекаменного века. М.: Наука, 1990. Вып. 202. С.110–114.

Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 340 с.

Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.

Данилова М.М. Геоботанические районы Пермской области // Доклады Всеуральского совещания по физико-географическому и экономико-географическому районированию. Пермь, 1958. С.1–5.

Демидов В.В., Демидова М.И. Современное состояние фауны мелких млекопитающих Пермской области. Пермь, 1990. 35 с.

Дубровский В.Ю., Роцин М.В., Черепушкин С.А. Фауна и структура населения мелких млекопитающих Северного Урала при депрессии их численности // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междун. совещания. М., 2003. С. 117–118.

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.

Еловичева Я.К. История развития природной среды поздне- и послеледниковья Пермской области // Карбонатная гажка СССР. Пермь, 1991. С.66–78.

Елфимова Ю.А., Сидоров Г.Н. Зимнее питание колонка в Омской области // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества): Мат-лы Междун. совещания. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С.143.

Жерихин В.В., Раутиан А.С. Кризисы в биологической эволюции // Анатомия кризисов. М.: Наука, 1999. С.29–50.

Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. 206 с.

Иванова В.В., Никольский П.А. Природа окраски ископаемой кости // IV Международная мамонтовая конференция. Якутск. 2007. С.55.

Иванова В.В., Никольский П.А. Распределение редкоземельных элементов в ископаемых костных остатках как индикатор возраста // IV Международная мамонтовая конференция. Якутск. 2007. С.55–56.

Историческая экология животных гор Южного Урала / Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, П.А. Косинцев и др. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.

История Урала. Т.1. Пермь: Пермское кн. изд-во, 1976. 396 с.

Каплянская Ф.А., Тарноградский В.Д. Средний и нижний плейстоцен низовьев Иртыша. Л.: Недра, 1974. 160 с. (Труды ВСЕГЕИ, нов.-сер. Т.214)

Ким Дж.О., Мюллер Ч.У. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С.5–77.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. 283 с.

Князев А.В. Исследование зоогенных отложений пещер для выяснения истории биогеоценозов // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С.129–141.

Кокаровцев В.К. Ресурсы и геология голоценовых агрокарбонатов Пермского Предуралья. Екатеринбург, 1992. 216 с.

Колонок, горностаи, выдра. М.: Наука, 1977. 216 с.

Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во МГУ, 1979. 224 с.

Косинцев П.А., Бачура О.П. Новые голоценовые местонахождения крупных млекопитающих на Северном Урале // Фауна Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей, 2005. С.148–168.

Косинцев П.А., Воробьев А.А., Подопригора И.Н. Крупные млекопитающие камского Приуралья в позднем плейстоцене // Экология древних и современных обществ. Тюмень: Изд. Ин-та проблем освоения Севера СО РАН, 1999. С.74–75.

Косинцев П.А., Подопригора И.Н. Находки дикообраза *Hystrix vinogradovi* и гималайского медведя *Ursus thibetanus* в позднем плейстоцене Среднего Урала // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териологического общества): Мат-лы Междун. совещания. М., 2003. С.175.

*Костенко В.А.* Грызуны Дальнего Востока России. Владивосток: Даль-наука, 2000. 210 с.

*Кочев В.А.* Определение возраста четвертичных отложений по ископаемым остаткам копытных леммингов. Сыктывкар, 1984. 15 с. (Сер. препринтов «Новые научные методики». Коми филиал АН СССР. Вып. 12).

*Кочев В.А.* Плейстоценовые грызуны Северо-Востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 113 с.

*Кузнецов-Угамский Н.Н.* По поводу «смешанных» ископаемых фаун // *Природа*, 1934. 8. С.73–74.

*Кузьмина Е.А.* Динамика сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф.дис. ...канд.-биол.наук. Екатеринбург, 2006. 22с.

*Кузьмина И.Е.* Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // *Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода*, 1975. 43. С.63–71.

*Кузьмина И.Е.* Сравнительная морфо-экологическая характеристика лошадей Северной Евразии в антропогене // *Материалы по мамонтовой фауне Северной Евразии: Тр. ЗИН АН СССР. Л.*, 1989. Т.198. С.83–102.

*Кузьмина И.Е.* Пещерные медведи Урала // *Фауна Урала в плейстоцене и голоцене*. Екатеринбург: Изд-во «Университет», 2002. С.3–23.

*Кузьмина И.Е., Саблин М.В.* Остатки млекопитающих из грота Большой Глухой на Среднем Урале // *Проблемы историко-культурной среды Арктики: Междунар. симпозиум*. Сыктывкар, 1991. С.77–78.

*Кузьмина И.Е., Саблин М.В., Цыганова С.А.* Видовой состав и морфологические особенности млекопитающих из грота Большой Глухой на Среднем Урале // *Охранные археологические исследования на Среднем Урале*. Екатеринбург, 1999. Вып.3. С.4–14.

*Кучерук В.В.* Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // *География населения наземных животных и методы ее изучения*. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С.45–87.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

*Ларина Н.И., Еремина И.В.* Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // *Фенетика популяций*. М.: Наука, 1982. С.56–78.

*Лаухин С.А., Арсланов Х.А., Максимов Ф.Е. и др.* Новое обнажение погребенного торфяника казанцевского возраста в низовьях Иртыша // *Докл. РАН*, 2008. Т.418, 5. С.650–654.

*Лидер В.А.* Четвертичные отложения Урала. М.: Недра, 1976. 144 с.

*Лобанов Д.И.* Каталог музея УОЛЕ в Екатеринбурге. Екатеринбург, 1898. 344 с.

*Лозан М.Н.* Грызуны Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1971. Т.2. 186 с.

*Максимова Е.Г.* Насекомоядные (отряд Eulipotyphla) из голоценовых отложений пещеры Дыроватый Камень на реке Вишере // *Динамика современных экосистем в голоцене: Мат-лы Российской науч. конф.* М.: Тов. науч. изд. КМК, 2006. С.141–146.

*Максимович Г.А.* Спелеографический очерк Молотовской области // *Спелеологич. бюлл. ЕНИ при Молотовском гос. уни-те*. Молотов, 1947. 1. С.5–42.

*Малеева А.Г.* Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // *Фауна Урала и пути ее реконструкции*. Свердловск, 1971. С.25–35.

*Малеева А.Г.* К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // *История и эволюция современной фауны грызунов*. М.: Наука, 1983. С.146–178.

*Марвин М.Я.* Фауна наземных позвоночных Урала. Вып. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1969. 155 с.

*Маркова А.К.* Микротириофауна микулинского межледниковья (по материалам Русской равнины) // *Докл. АН СССР*, 1985. Т.284, 3. С.718–721.

*Маркова А.К.* Зоогеография мелких млекопитающих Русской равнины в новейшее время: Дис. в виде науч. докл. ... докт. географ. наук. М., 1998. 75 с.

*Маркова А.К.* Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих // *Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс.л.н.)* М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. С.29–39.

*Мельничук А.Ф., Косинцев П.А., Фадеева Т.В., Болотов А.А.* Пещера в Камне Дыроватый — новый природно-исторический памятник на реке Вишере // *XI Уральское археологическое совещание: Тез. докл. Междун. науч. конф.* Оренбург: «Оренбургская губерния», 2001. С.135–136.

*Млекопитающие Полярного Урала /К.И. Бердюгин, В.Н. Большаков, В. С.Балахонов и др.* Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 384 с.

*Назаров Н.Н., Шарьгин М.Д.* География. Пермская область. Пермь: Книжный мир, 1999. 247 с.

*Никольский В.С.* Историческое развитие семейства кротовых (Talpidae, Insectivora) // *Зоол. журн.*, 2002. Т.81, 4. С.494–502.

*Новиков Г.А.* Жизнь на снегу и под снегом. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 191 с.

*Овеснов С.А.* Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1997. 251 с.

*Оводов Н.Д.* Палеофаунистическое изучение пещер // *Общие методы изучения истории современных экосистем*. М.: Наука, 1979. С.102–128.

Оводов Н.Д. Ископаемый дикобраз (*Histrix* sp.) на Алтае // Палеогеография каменного века: Корреляция природных событий и археологических культур палеолита Северной Азии и сопредельных территорий. Красноярск, 2000. С.100–102.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.:Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т.VII. 706 с.

Определитель пола и возраста мелких млекопитающих Прикамья: Методические указания для летней учебной и производственной практик. Пермь, 1985. 42 с.

Особо охраняемые природные территории Пермской области. Реестр. Пермь: Книжный мир, 2002. 464 с.

Павлов П.Ю. Палеолитические памятники Северо-Востока Европейской части России. Сыктывкар, 1996. 212 с.

Памятники истории и культуры Пермской области. Пермь: Арабеск, 1996. Т.1. 299 с.

Перечень охраняемых и рекомендуемых к охране природных территорий Пермской области на 1 июля 1988 года. Пермь, 1989. 156 с.

Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. 160 с.

Пидопличко И.Г. Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Киев: АН УССР, 1952. 90 с.

Плешак Т.В., Береснев В.П., Ердяков А.Д., Соколов В.И., Карандин А.Д. Насекомоядные в питании лесной куницы // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С.335–336.

Подопригора И.Н. Позднеплейстоценовые крупные млекопитающие из местонахождения грот Расик, Пермское Предуралье // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. С.184–185.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*taximowiczi*» (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн., 1993. Т.72, вып.11. С.114–125.

Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок подрода *Alexandromys* Ognev (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1995. 147 с.

Пономарев Д.В. Млекопитающие позднего плейстоцена и голоцена Европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Сыктывкар, 2001. 19 с.

Попов Н. Хозяйственное описание Пермской губернии. Пермь, 1803,1804. Ч.1,II. 422с.; 414 с.

Рековец Л.И. Новый ископаемый подвид полевки-экономки (*Microtus oesopotus* Pall.) из позднего плейстоцена Украины // Докл. АН УССР. Сер. Б. Киев, 1978. Вып.7. С.653–655.

Рековец Л.И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наукова думка, 1985. 168 с.

Рековец Л.И., Надаховский А. Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // Vestnik zoologii, 2007. V.41 (3). P.197–206.

Свеженцев Н.Г., Щербакова Т.И. Радиоуглеродные даты палеолитических памятников Урала // Пещерный палеолит Урала. Уфа, 1997. С.97–99.

Свириденко П.А. Запасание корма животными. Киев: АН УССР, 1957. 156 с.

Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.

Смирнов Н.Г. Проблемы и методы исторической экологии // Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. с. 5–31.

Смирнов Н.Г. Палеоэкологические методы в реконструкции палеогеографических обстановок плейстоцена // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки: Докл. междунар. симпозиума. Новосибирск, 1990. С.275–280.

Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: чтения памяти академика В.Н.Сукачева. М.: Наука, 1992. С.17–35.

Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 62 с.

Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1994. 58 с.

Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала: Сб. науч. трудов. Екатеринбург, 1995. С.24–57.

Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.39–83.

Смирнов Н.Г. Новое в четвертичной палеотериологии Европейского Северо-Востока // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России: новые результаты и новые перспективы: Мат-лы XIII Геологич. съезда Республики Коми. Сыктывкар, 1999. Т. II. С.286–288.

Смирнов Н.Г. Природная зональность Северной Евразии позднего валдая по данным териологии // Экология древних и современных обществ. Тюмень: Изд-во Ин-та проблем освоения Севера СО РАН, 1999. С.35–38.

Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С.209–219.

Смирнов Н.Г. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология, 2006. 6. С.452–456.

Смирнов Н.Г. Сопряженность вековой динамики численности млекопитающих как метод изучения видовых комплексов // Териофауна России и сопредельных территорий: VIII съезд териологич. общ-ва. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. С.466.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.

Смирнов Н.Г., Андрищева Л.Н., Корона О.М. и др. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 23–60.

Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск, 1997. С.58–89.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Головачев И.Б., Фадеева Т.В. Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в динамике зональных сообществ грызунов Северной Евразии // Экология, 2007. 2. С.117–123.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А., Коурова Т.П. Новые данные о грызунах Северного Урала в позднеледниковье // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С.68–77.

Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А. Динамика экосистем Южного Зауралья в голоцене // Археология Урала и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2005. С.23–33.

Смирнов Н.Г., Маркова А.К. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С.3–16.

Смирнов Н.Г., Пономарев Д.В. Новое о прошлом распространении выхухоли (*Desmana moschata* L.) // Докл. РАН, 2007. Т.414, 1. С.140–141.

Соболь, куницы, харза. М.: Наука, 1973. 239 с.

Смирнов Н.Г., Садыкова Н.О. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2003. С.98–115.

Советский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1982. 1600 с.

Сухов В.П. Мелкие позвоночные плиоцена и плейстоцена Предуралья (первое обобщение) // Стратиграфия плиоценовых и плейстоценовых отложений Предуралья. Уфа: БФАН СССР, 1975. С.44–59.

Талицкий М.В. Палеолитическая стоянка на р.Чусовой // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1940. 6–7. С.136–140.

Терновский Д.В. Биология кунцеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.

Тетерина А.А. История фаун мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003. 23 с.

Урал и Южное Приуралье. Ч.1. Л.;М.: Редакционно-издательский отдел гидрометслужбы СССР, 1936. 664 с.

Фадеева Т.В. Новые местонахождения ископаемых мелких млекопитающих (Пермское Предуралье) // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. С.256–258.

Фадеева Т.В. Ископаемая микротириофауна многослойного местонахождения «Пещера Дыроватый Камень на р.Вишере» // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2002. С.85–110.

Фадеева Т.В. Формирование микротириофауны Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003. 23 с.

Фадеева Т.В. Ископаемые млекопитающие из отложений пещеры Махневская-2 (Пермское Предуралье) // Квартер–2005: IV Всерос. совещ. по изучению четвертичного периода. Сыктывкар, 2005. С.428–430.

Фадеева Т.В. Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776) Урала // Систематика, палеонтология и филогения грызунов: Тр. ЗИН РАН. 2005. Т.306. С.180–201.

Фадеева Т.В. Местонахождения позднеледниковой териофауны на территории Пермского Предуралья // Палеонтология, палеогеография и палеоэкология: Мат-лы 53-й сессии палеонтологического общества. СПб., 2007. С.131–132.

Фадеева Т.В. Суббореальные млекопитающие из отложений пещеры Большая Махневская (Пермское Предуралье) // Териофауна России и сопредельных территорий: VIII съезд Териологич. общ-ва. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. С. 515.

Фадеева Т.В. Позднеплейстоценовые млекопитающие из отложений пещеры Долгого Камня -3 (Пермское Предуралье) // Териофауна России и сопредельных территорий: VIII съезд Териологич. общ-ва). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007. С. 516.

Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Коурова Т.П., Кузьмина Е.А. Мелкие млекопитающие многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик (Пермское Прикамье) // Биосфера и человечество: Мат-лы конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24–28 апреля 2000г.). Екатеринбург, 2000. С. 289–294.

Фадеева Т.В., Болотов А.А. Ископаемая микротиериофауна из местонахождения «Камень Козий» (Пермское Предуралье) // Геология и полезные ископаемые Западного Урала: Мат-лы регион. научно-практич. конф. Пермь, 2001. С.81–83.

Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. Форма и размеры первого нижнекоренного зуба ископаемых и современных полевок-экономок Пермского Предуралья // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. С.258–265.

Фадеева Т.В., Саранчин А.В., Меньших М.С., Меньших Л.Ю. Ископаемая териофауна пещеры Верхнегубахинская (Пермское Предуралье) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей, 2005. С. 238–259.

Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. Млекопитающие микулинского межледникового Пермского Предуралья // Современная палеонтология: классическая и нетрадиционная: Тез. докл. 52-й сессии палеонтологического общества. СПб., 2006. С.125–126.

Формозов А.Н. Спутник следопыта. М.: Изд-во МГУ, 1989. 316 с.

Холодные степи северо-восточной Азии / Д.И. Берман, А.В. Алфимов, Г.Г. Мажитова и др. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. 183 с.

Хотинский Н.А. Следы прошлого ведут в будущее. М.: Мысль, 1981. 160 с.

Хотинский Н.А. Дискуссионные проблемы реконструкции и корреляции палеоклиматов голоцена // Палеоклиматы позднеледникового и голоцена. М., 1989. С.12–17.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. Взаимоотношения хищников-миофагов и леммингов в арктической экосистеме (на примере о.Врангеля) // Журн. общ. биол., 1988. Т.49, 6. С.813–824.

Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 279с.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т.1. Млекопитающие. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 133 с.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. 296 с.

Шер А.В. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журн. общ. биол., 1990. Т. 51, 2. С.163–177.

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену («24–8 тыс. л.н. / А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен, Бохнке Ш. и др. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2008. 556 с.

Юрин В.И., Юрина Л.И. Животные и пещеры Южного Урала // Природное и культурное наследие Урала: Мат-лы II региональной научно-практич. конф. Челябинск, 2004. С.145–157.

Юрцев Б.А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь» // Бот. журн., 1974. Т.59, 4. С.484–501.

Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа — Екатеринбург, 1996. 269 с.

Яковлев А.Г. Микропалеотериологические исследования неоплейстоцена и голоцена Южного Предуралья и западного макросклона Южного Урала // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. С.116–122.

Яхимович В.Л., Немкова В.К., Яковлев А.Г. Региональные подразделения новой стратиграфической схемы плейстоцена Предуралья и некоторые опорные разрезы. Уфа, 1988. 64 с.

Agadjanian A.K. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J., 1996. Vol. 30, 6. P.723–729.

Andrews P. Owls, Caves and Fossils. British Museum (Natural History), 1990. 230 pp.

Barnosky Antony D. What Causes «Disharmonious» Mammal Assemblages // Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere // Eds: Saunders Jeffrey J., Styles Bonnie W., Baryshnikov Gennady F. Illinois St. Museum Sci. Papers, 1998. Vol.27. P.173–186.

Baryshnikov G.F. The Pleistocene black bear (*Ursus thibetanus*) from the Urals (Russia) // Lynx. 32. Praha: Narodni museum, 2001. P.33–43.

Baryshnikov G.F. Pleistocene small porcupine from the Ural Mountains, Russia with note on taxonomy of *Hystrix vinogradovi* (Rodentia, Hystricidae) // Rus. J. of Theriology, 2003. Vol.2, 1. P.43–47.

Birks H.J.B. and Birks Hilary H. Quaternary Palaeoecology. The Blackburn Press. 1980.

Golovachov I, Smirnov N, QI 2008

Graham R.W. and Semken A.S. Philosophy and Procedures for Paleoenvironmental Studies on Quaternary Mammalian Faunas // Late Quaternary Mammalian Biogeography and Environment of Great

- Plains and Prairies // Eds. R.W.Graham, H.A.Semken, M.A.Graham. Illinois St. Museum Sci. Papers, 1987. Vol.22. P.1–17.
- Guthrie R.D.* Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The story of Blue Babe. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1990. 323 p.
- Kordos L.* Changes in the Holocene climate of Hungary reflected by the «vole-thermometer» method // *Foldrajzi Kozlemenyek*, 1978. V.1–3. P.222–228.
- Markova A., Puzachenko A.* Late Pleistocene of Northern Asia. // Late Pleistocene mammals of Northern Asia and Eastern Europe. Vertebrate records. Encyclopedia of Quaternary Science. Vol.4 (Editor-in Chief – Scott A. Elias). Elsevier B.V.P., 2007. P. 3158–3174.
- Nadachowski A.* Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, 1982. 109 p.
- Nadachowski A.* The Species Concept and Quaternary Mammals // *Quaternary International*, 1993. Vol.19. P.9–11.
- Popov V. and Gerasimov S.* Multivariate analysis of small mammal fossil assemblages: two examples from Middle and Upper Pleistocene cave profiles in North Bulgaria // *Ecologia*, 1988. 21. P.34–46.
- Stafford Thomas W., Semken Holmes A., Graham Russell W. et al.* First accelerator mass spectrometry C14 dates documenting contemporaneity of nonanalog species in late Pleistocene mammal communities // *Geology*, 1999. Vol.27 (10). P.903–906.
- Smirnov Nikolai G., Golovachov Ilja B.* Holocene history of small mammals in the Urals // *The Holocene History of the European Vertebrate Fauna* / Ed. Benecke Norbert. Berlin. Verlag, Marie, Leidorf, GmbH: Rahden/Westf; 1999. P.209–221. (Archaologie in Eurasien, V.6).
- Smirnov Nikolai G.* Late Pleistocene and Holocene Faunas of Small Mammals of the Urals // Saunders J.J., Styles B.W., Baryshnikov G.F., Eds. / *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere*. Springfield, 1998. P.159–172.
- Trueman C.N. and Tuross N.* Trace elements in recent and fossil bone apatite // *Biomaterials. Review in mineralogy and geochemistry*, 2002. Vol. 48. P 427–453.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1. Состав добычи (млекопитающие, %) дневных хищных птиц и сов в разных геоботанических зонах Пермского Предуралья.

Вид добычи	Полевой дупль		Канюк		Пустельга			Флинн			Ушастая сова			Болотная сова		
	I-III	II	III	II	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
Обыкновенный крот	14,3	13,2	1,9	—	0,2	—	35,0	—	—	—	—	—	—	0,7	0,1	0,5
Обыкновенная бурозубка	—	—	1,2	—	0,4	0,3	2,6	5,3	—	—	—	—	—	0,4	0,8	2,8
Средняя бурозубка	—	—	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Малая бурозубка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Равнозубая бурозубка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Бурозубка (ближне опр.)	7,1	6,0	2,5	—	3,0	0,6	3,4	2,6	—	3,8	2,0	1,4	—	—	2,5	6,6
Летуче мышь (ближне опр.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—
Обыкновенная белка	—	—	—	—	—	—	3,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лесная мышовка	—	1,2	0,3	—	2,6	0,3	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—	2,5
Серая крыса	—	1,2	0,6	—	—	—	13,6	2,6	16,4	—	—	—	—	0,2	0,6	—
Полевая мышь	—	—	—	—	—	—	—	—	0,9	—	—	—	—	—	—	—
Лесная мышь	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	—	—
Мышь (ближне опр.)	—	—	1,5	—	—	0,6	—	—	3,8	—	—	—	—	1,1	3,1	0,4
Мышь-малютка	—	1,8	0,3	—	1,5	1,0	—	—	0,9	12,7	2,6	1,6	—	—	—	3,4
Обыкновенный хомяк	—	—	0,4	—	—	—	1,7	—	18,5	—	—	—	—	—	—	1,4
Рыжая полевка	—	—	—	—	—	—	3,4	—	—	—	—	—	—	1,1	0,1	—
Лесная полевка (ближне опр.)	—	6,0	3,2	—	2,2	2,2	0,9	—	—	1,3	0,9	7,7	—	—	3,4	5,2
Водяная полевка	—	—	—	—	—	—	2,6	—	39,5	11,8	—	—	—	0,6	0,1	0,9
Обыкновенная полевка	57,2	44,0	60,4	—	51,3	47,5	0,9	3,3	43,0	32,9	61,9	64,1	—	—	—	65,7
Полевка-экономка	3,6	3,7	4,2	—	2,2	1,6	11,1	5,3	2,0	31,6	15,7	9,8	—	—	13,1	7,5
Пашенная полевка	—	0,6	—	—	—	0,3	7,6	—	0,9	11,4	0,9	0,9	—	—	0,9	0,9
Серая полевка (ближне опр.)	—	3,1	4,2	—	4,9	4,5	3,4	5,3	—	6,3	7,6	3,1	—	—	—	0,5
Полевка (ближне опр.)	7,1	16,3	18,3	—	12,7	16,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мышевидный рызун (ближне опр.)	7,1	3,0	1,0	—	19,2	24,6	6,0	2,6	—	—	—	—	—	3,7	5,7	5,5
Ласка	—	—	—	—	—	—	0,9	2,6	0,9	—	—	—	—	0,2	—	—
Куница	—	—	—	—	—	—	—	2,6	—	—	—	—	—	—	—	—
Мелкие млекопитающие (ближне опр.)	3,6	—	—	—	—	—	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Зяц.	—	—	—	—	—	—	2,6	26,3	0,9	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. I - горно-таежные леса, II - среднетаежные леса, III - южнотаежные леса (лес - 70 %) (по: Шепель, 1992)

Таблица 2. Состав добычи хищных птиц (долевое соотношение костных остатков только мелких млекопитающих). Хребет Кваркуш, Северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса. (сборы (1995-1996 г.г.) и определения А.А. Соколова, Е.А. Шепеля, А.И. Шепеля)

Хищник/ добыча	<i>Asio flammeus</i>	<i>Circus cyaneus</i>	<i>Buteo lagopus</i>	<i>Falco tinnunculus</i>
<i>Microtus agrestis</i>	74,3	71,7	70,2	45,4
<i>Microtus oeconomus</i>	17,2	18,9	20,2	36,4
<i>Arvicola terrestris</i>	2,3	0,6	3,6	0,0
<i>Myopus schisticolor</i>	2,3	3,1	1,2	0,0
<i>Clethrionomys</i> sp. (в т.ч. <i>Clethrionomys rufocanus</i> )	3,1	1,3	0,0	9,1
<i>Talpa europaea</i>	0,0	1,9	3,6	—
<i>Sorex</i> sp.	0,8	2,5	1,2	9,1
Всего костных остатков	128	159	84	11

Таблица 3. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение в подскальных отложениях (глубина 1,35-1,45 м) камня Козий, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска, Север Среднего Предуралья.

Вид	Категории зубов						Соотношен не остатков разных видов, %
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	
<i>Microtus gregalis</i>	355						40,0
<i>Microtus oeconomus</i>	130			2254			14,6
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	169						19,0
<i>Microtus agrestis</i>	?	?		45	74	?	—
<i>Arvicola terrestris</i>	17	21	14	21	19	13	2,4
<i>Dicrostonyx</i> sp.	—	—	1	—	—	—	0,1
<i>Lemmus sibiricus</i>	46	22	16	44	19	27	5,2
<i>Myopus schisticolor</i>	30				15	4	3,4
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	86		?		15	?	9,7
<i>Clethrionomys glareolus</i>	—				9		—
<i>Clethrionomys</i> sp.	—			205			—
<i>Citellus</i> sp.		2 нижних зуба (2)			1 верхний зуб (1)		0,2
<i>Ochotona</i> sp.		141 нижний зуб (28)			109 верхних зуба (22)		3,2
<i>Sorex</i> sp.		20 нижних челюстей (20)			6 фрагментов черепа (6)		2,2
Суммарное кол-во максимально представленных одностомных зубов				888			
Общее кол-во зубов				4246			
Объем породы, л				60			
Радиометрическая датировка				9467 ± 252 лет, ИЭМЭЖ-1332			

Примечание. Здесь и далее в таблицах: ?? - количество зубов определенных порядков входит в указанное стрелкой общее количество зубов; полужирным выделены цифры, обозначающие минимальное количество особей

Таблица 4. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение в подскальных отложениях камня Лазаревский, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска, Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов										Соотношение остатков разных видов, %							
	Глубина, см																	
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>								
<i>Microtus oeconomus</i>	4	15					44*					0-10	10-20	10-20	0-10	10-20	11,1	30,0
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	13	19					100**										36,1	38,0
<i>Microtus agrestis</i>	?	?			?		2	5	6	5	?						—	—
<i>Arvicola terrestris</i>	2	—	—	1	3	—	1	1	3	1	—	—	—	—	—	—	8,3	6,0
<i>Dicrostonyx</i> sp.	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0
<i>Lemmus sibiricus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0
<i>Myopus schisticolor</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	—	5															—	10,0
<i>Clethrionomys rutilus</i>	8	1															22,2	2,0
<i>Clethrionomys glareolus</i>	—																—	—
<i>Clethrionomys</i> sp.	—							9**									—	—
<i>Sciurus vulgaris</i>		1 р1;1 М2 (2)*													1 М2 (1)*		5,5	—
<i>Ochotona</i> sp.		1 нижний зуб (1)*													—		2,8	—
<i>Rattus</i> sp.		—													1 М2 (1)*		2,8	—
<i>Arodemus</i> sp.		1 М1 (1)*													—		2,8	—
<i>Talpa europaea</i>		—													Фрагмент черепа (1)*		2,8	—
<i>Sorex</i> sp.		1 нижняя челюсть (1)* 3 нижних челюсти (3)** 2 нижних челюсти (2)**													—		2,8	6,0
<i>Chiroptera</i>															—		—	4,0
Суммарное кол-во максимально представленных одностомных зубов								36*										
Общее кол-во зубов								50**										
Объем породы, л								102*							180*			
								8*							11**			

Примечание. \* - глубина 0-10 см, \*\* - глубина 10-20 см

Таблица 5. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение в подскальных отложениях (глубина 1,20-1,50 м) камня Горелый, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска, Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов						Соотношение остатков разных видов, %
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	M <sup>3</sup>	
<i>Microtus gregalis</i>	16			45			44,4
<i>Microtus oeconomus</i>	3						8,3
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	6						16,7
<i>Microtus agr. arvalis-agrestis</i>	?	?		2	4	?	–
<i>Arvicola terrestris</i>	1	3	–	–	–	–	8,3
<i>Dicrostonyx sp.</i>	2	–	–	1	–	1	5,6
<i>Lemmus sibiricus</i>	1	1	1	–	–	–	2,8
<i>Myopus schisticolor</i>	3						8,3
<i>Clethrionomys rufocanus</i>							
<i>Clethrionomys rutilus</i>	1		?			?	2,8
<i>Clethrionomys glareolus</i>					1		
<i>Clethrionomys sp.</i>	–			9			–
<i>Ochotona sp.</i>		1 нежная челюсть (H)			–		2,8
Суммарное кол-во максимально представленных одиночных зубов				36			100%
Общее кол-во зубов				103			
Объем породы, л				16			

Таблица 6. Количество и соотношение костных остатков мелких млекопитающих (%) в отложениях (глубина 0-1,75 м) 3 участка входового грота пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера, Пермская область, Красновишерский район, Юг Северного Предуралья

Вид	Глубина, м										
	0,00–0,25	0,25–0,50	0,50–0,75	0,75–1,00	1,00–1,10	1,10–1,25	1,25–1,50	1,50–1,75			
<i>Microtus gregalis</i>	–	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Microtus oeconomus</i>	8,1	7,4	11,3	11,2	8,1	2,3	11,9	12,2			
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	12,9	8,3	5,7	6,8	5,4	11,1	9,9	8,2			
<i>Arvicola terrestris</i>	7,3	2,5	5,7	1,9	12,2	7,9	7,3	2,0			
<i>Dicrostonyx sp.</i>	1,6	1,7	–	–	–	0,5	0,7	–			
<i>Lemmini gen.</i>	13,3	10,7	9,4	3,7	2,7	2,3	2,0	4,2			
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	10,5	21,5	13,2	20,5	–	3,7	5,3	2,0			
<i>Clethrionomys ex gr. glareolus-rutilus</i>	25,8	22,3	32,0	38,5	33,8	3,8,8	34,5	38,8			
<i>Sciurus vulgaris</i>	6,4	3,3	1,9	1,3	1,3	0,5	–	2,0			
<i>Sicista sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–			
<i>Sorex sp.</i>	12,1	19,8	17,0	14,9	28,4	2,5,0	22,5	26,5			
<i>Talpa europaea</i>	3,2	1,7	3,8	0,6	8,1	7,9	3,3	4,1			
<i>Chiroptera</i>	0,8	–	–	0,6	–	–	1,3	–			
Суммарное кол-во максимально представленных одиночных зубов	124	121	53	161	74	216	151	49			
Общее кол-во зубов	513	427	199	602	129	75,5	501	109			

Таблица 7. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих (%) в отложениях условных горизонтов (глубина 1,75 - 2,45 м) 3-го участка входного грота пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера, Пермская область, Красновишерский район. Юг Северного Предуралья

Вид	Глубина, м										
	1,75–1,85	1,85–1,95	1,95–2,05	2,05–2,15	2,15–2,25	2,25–2,35	2,35–2,45				
<i>Microtus gregalis</i>	–	–	0,9	0,8	4,0	20,4	32,5				
<i>Microtus oeconomus</i>	30,3	38,2	38,2	38,7	34,0	14,3	5,4				
<i>Microtus</i> ex gr. <i>arvalis-agrestis</i>	7,9	11,2	8,7	16,9	6,0	22,5	8,1				
<i>Arvicola terrestris</i>	2,3	10,1	7,0	6,5	4,0	2,0	2,7				
<i>Dicrostonyx</i> sp.	–	–	–	0,8	4,0	4,1	–				
<i>Lemmini</i> gen.	3,4	10,7	10,4	8,9	20,0	30,7	27,0				
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	3,4	2,2	4,3	0,8	4,0	2,0	–				
<i>Clethrionomys</i> ex gr. <i>glareolus-rutilus</i>	28,1	23,6	22,6	24,2	28,0	2,0	16,2				
<i>Sciurus vulgaris</i>	1,1	0,6	–	–	–	–	–				
<i>Sicista</i> sp.	1,1	–	0,9	–	–	–	–				
<i>Ochotona</i> sp.	–	–	–	–	–	2,0	5,4				
<i>Sorex</i> sp.	21,3	3,4	7,0	1,6	4,0	–	2,7				
<i>Talpa europaea</i>	1,1	–	–	–	–	–	–				
<i>Chironeta</i>	–	–	–	0,8	–	–	–				
Суммарное кол-во максимально представленных одноклассовых зубов	89	178	115	124	50	49	37				
Общее кол-во зубов	321	699	485	495	200	212	129				

Таблица 8. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложениях 3-го участка входного грота пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера, Пермская область, Красновишерский район. Юг Северного Предуралья

Виды	Глубина, м															
	0,0–0,25	0,25–0,50	0,50–0,75	0,75–1,00	1,00–1,10	1,10–1,25	1,25–1,50	1,50–1,75	1,75–1,85	1,85–1,95	1,95–2,05	2,05–2,15	2,15–2,25	2,25–2,35	2,35–2,45	
<i>Microtus gregalis</i> M <sub>1</sub>	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	2	10	12	
<i>Microtus oeconomus</i> M <sub>1</sub>	10	9	6	18	6	5	18	6	27	68	44	48	17	7	2	
<i>Microtus</i> ex gr. <i>agrestis-arvalis</i> M <sub>1</sub>	16	10	3	11	4	24	15	4	7	20	10	21	3	11	3	
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>1</sub>	9	9	1	6	2	8	13	–	3	16	4	–	–	6	2	
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>2</sub>	8	8	4	8	2	15	8	2	7	5	6	5	1	3	2	
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>1</sub>	6	2	2	1	9	13	11	–	–	14	7	7	2	–	–	
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>2</sub>	5	2	1	3	2	9	4	1	–	8	8	1	–	–	–	
<i>Lemmini</i> gen. M <sub>2</sub> , в том числе.	9	6	1	6	–	4	–	2	–	9	6	5	3	6	10	
<i>Lemmus sibiricus</i> M <sub>2</sub>	1	–	–	2	–	–	–	1	–	1	1	–	2	5	10	
<i>Myopus schisticolor</i> M <sub>2</sub>	6	5	1	2	–	4	–	1	–	6	4	5	–	–	–	
<i>Clethrionomys rufocanus</i> M <sub>1</sub>	13	26	7	33	–	8	8	1	3	4	5	1	2	1	–	
<i>Clethrionomys</i> ex gr. <i>rutilus-glareolus</i> M <sub>1</sub>	32	27	17	62	25	84	52	19	25	42	26	30	14	1	6	
<i>Clethrionomys rutilus</i> M <sub>2</sub>	12	8	3	10	1	14	6	3	6	13	5	9	4	2	–	
<i>Clethrionomys glareolus</i> M <sub>2</sub>	10	4	8	7	11	40	29	9	2	3	2	2	2	1	–	

Таблица 9. Видовая принадлежность и соотношение (%) нижних челюстей насекомых (по: Максимова, 2006) из отложенной 3-го участка входного грота пещеры Дыроватый Камень на р.Вишера, Пермская область, Красновишерский район. Юг Северного Предуралья

Вид	Период (глубина отложений)		
	Поздний голоцен (0,0–1,0 м)	Средний голоцен (1,0–1,85 м)	Ранний голоцен (1,85–2,45 м)
<i>Sorex araneus</i>	31,7	31,8	47,1
<i>Sorex isodon</i>	22,0	19,9	11,8
<i>Sorex saevitiers</i>	11,0	2,8	17,6
<i>Sorex minutus</i>	1,2	–	–
<i>Sorex sp.</i>	13,4	22,7	17,6
<i>Neomys fodiens</i>	6,1	2,3	5,9
<i>Talpa europaea</i>	14,6	20,5	–
Общее число остатков насекомоядных	82	176	17

Таблица 10. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложенных условиях горизонтов входного грота Дворцовый пещеры Верхнегубахинская, Пермская область, Губахинский район. Север Среднего Предуралья

Вид	Условные горизонты															
	1	2	3	4	5	6	7	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>Microtus gregalis</i>	–	–	4,9	1,8	9,7	39,6	39,6	3,70	32,8	37,4	23,7	+	–	23,8	–	
<i>Microtus middendorffii</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4,8	–	
<i>Microtus oeconomus</i>	9,2	15,6	7,4	7,4	8,6	11,4	12,3	6,5	7,5	4,0	3,6	–	–	9,5	–	
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	5,6	3,1	4,8	9,3	9,7	2,5	5,6	2,4	3,0	1,3	1,8	–	+	–	–	
<i>Arvicola terrestris</i>	5,6	9,4	2,4	5,6	5,4	2,9	3,8	1,2	1,5	1,3	1,8	–	–	9,5	–	
<i>Dicrostonyx sp.</i>	5,6	–	7,3	3,7	6,4	19,6	18,9	39,4	40,3	46,7	60,0	+	+	42,8	+	
<i>Lemmini gen.</i>	5,6	3,1	12,2	5,6	6,4	5,3	7,6	5,9	10,4	6,5	5,5	+	–	4,8	+	
<i>Cricetulus migratorius</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1,5	–	–	–	–	–	–	
<i>Cricetus cricetus</i>	–	–	–	–	–	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Lagurus lagurus</i>	–	–	–	–	–	1,6	0,9	0,6	–	0,7	–	–	–	–	–	
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	7,4	15,6	9,8	14,8	6,4	1,2	0,9	–	–	0,7	–	–	–	–	–	
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i>	53,6	37,5	43,9	35,2	31,2	9,4	7,6	4,1	1,5	0,7	3,6	–	–	4,8	–	
<i>Sciurus vulgaris</i>	–	3,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Sicista sp.</i>	–	–	–	1,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Ochotona sp.</i>	–	–	–	–	1,1	0,4	0,9	0,6	1,5	0,7	–	–	–	–	–	
<i>Sorex sp.</i>	7,4	6,3	7,3	14,8	10,8	5,3	1,9	2,3	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Chiroptera</i>	–	6,3	–	–	4,3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Суммарное кол-во максимально представленных одноклассовых зубов	54	32	41	54	93	245	106	170	67	152	55	–	–	21	–	
Общее кол-во зубов	184	61	143	174	320	783	269	470	195	424	142	15	2	75	7	

Таблица 11. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложенных условиях горизонтов входового "Дворцового" грота пещеры Верхнезубахская, Пермская область, Губахинский район. Север Среднего Предуралья

Виды	Условные горизонты														
	1	2	3	4	5	6	7	9	10	11	12	15			
<i>Microtus gregalis</i> M <sub>1</sub>	-	-	2	1	9	97	42	63	22	57	13	5			
<i>Microtus oeconomus</i> M <sub>1</sub>	5	5	3	4	8	28	13	11	5	6	2	2			
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> M <sub>1</sub>	3	1	2	-	9	6	6	4	1	1	-	1			
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>1</sub>	-	-	-	5	1	5	1	-	-	1	-	-			
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>2</sub>	1	1	1	3	5	5	2	1	2	2	1	1			
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>1</sub>	1	-	1	1	2	6	4	2	-	2	-	-			
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>2</sub>	1	3	1	3	5	5	-	1	-	2	-	-			
<i>Dicrostonyx</i> sp. M <sub>1</sub>	1	-	1	-	2	24	18	38	19	38	17	7			
<i>Dicrostonyx</i> sp. M <sub>2</sub>	-	-	-	1	3	12	7	33	15	27	9	9			
<i>Lemmini</i> gen. M <sub>1</sub> , в том числе:	2	-	-	2	6	9	2	6	5	10	2	-			
<i>Lemmus sibiricus</i> M <sub>2</sub>	-	-	-	-	4	2	2	3	4	7	2	-			
<i>Myopus schisticolor</i> M <sub>2</sub>	2	-	-	2	1	2	-	-	-	-	-	-			
<i>Clethrionomys rufocanus</i> M <sub>1</sub>	4	5	4	8	6	3	1	7	-	1	-	-			
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> M <sub>1</sub>	29	12	18	19	29	23	8	7	1	1	-	1			
<i>Clethrionomys rutilus</i> M <sub>2</sub>	8	-	8	6	6	7	-	2	-	-	-	-			
<i>Clethrionomys glareolus</i> M <sub>2</sub>	5	-	8	8	10	8	-	-	-	-	-	1			

Таблица 12. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение (%) в отложенных входовой площадке (1) и боковой входа (2) пещеры Таин, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска. Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов												Соотношение остатков разных видов, %				
	M <sub>1</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>3</sub>		M <sup>1</sup>		M <sup>2</sup>		M <sup>3</sup>						
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2			
<i>Microtus gregalis</i>	3	10	15*												18,75	21,3	
<i>Microtus oeconomus</i>	4	15	79**												25,0	31,9	
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	1	5															
<i>Microtus agrestis</i>	?																
<i>Arvicola terrestris</i>	1	3	3	5	?		5		-	2	3	6	?		18,75	12,8	
<i>Lemmus sibiricus</i>	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	1	1	18,75	10,6	
<i>Myopus schisticolor</i>	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2,1	
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	-	1	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2,1	
<i>Clethrionomys rutilus</i>	3	6	?												18,75	12,8	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	-	-															
<i>Clethrionomys sp.</i>	-	-	14*												24**		
<i>Sicista</i> sp.	2 нижних челюсти (2)**														-	4,3	
<i>Ochotona</i> sp.	1 нижняя челюсть (1)**														-	2,1	
Суммарное кол-во максимально представленных одноклассных зубов	16*																
Общее кол-во зубов	47**																
Объем породы, л	53*														175**		
	10*														20**		
																100%	

Примечание. \* - входовая площадка, глубина 0,3-0,5 м, \*\* - боковой вход, глубина 0,0-0,2 м

Таблица 13. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложенных условиях горизонтов колонки Б (глубина 0-1,46 м) грота Расик, Пермская область, Кизеловский район. Север Среднего Предураля

Вид	Слой (горизонт)										
	1-3 (1-5)	4 (8-9)	5 (10-12)	6 (13)	6 (14)	7 (15)	7 (16)	8 (17)	8 (18)	9 (19)	9 (20)
<i>Microtus gregalis</i>	-	-	5,6	8,6	32,1	60,4	55,8	74,1	70,3	39,6	47,6
<i>Microtus oeconomus</i>	16,6	4,0	1,8	23	25,7	10,7	14,4	11,2	15,1	9,4	7,3
<i>Microtus arvalis-agrestis</i>	11,9	22,0	29,6	23	10,7	4,8	5,7	2,5	4,4	0,7	0,8
<i>Arvicola terrestris</i>	2,4	18,0	18,6	17,1	6,4	-	0,5	0,9	2,4	5,0	1,6
<i>Dicrostonyx guillemi-torquatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35,3
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	-	-	-	2,8	-	-	0,2	-	0,1	33,1	-
<i>Lemmini gen.</i>	4,8	4,0	1,8	-	6,4	11,8	8,9	1,1	0,6	5,0	3,0
<i>Scienculus migratorius</i>	-	-	-	2,8	-	-	-	-	-	0,7	0,8
<i>Scienculus arcticus</i>	-	2,0	11,1	2,8	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagurus lagurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4	0,8
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	14,3	8,0	3,7	2,8	2,1	1,6	0,8	0,2	-	-	0,2
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i>	33,3	32,0	16,7	14,3	10,7	5,3	8,6	6	4,5	2,2	0,6
<i>Sciurus vulgaris</i>	4,8	-	-	-	2,1	-	-	-	-	-	-
<i>Sciasta sp.</i>	-	-	7,4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ochotona sp.</i>	-	-	-	-	1,7	2,2	1,9	0,1	0,1	2,2	1,2
<i>Sorex sp.</i>	11,9	8,0	3,7	2,8	2,1	3,2	3,2	3,7	2,4	0,7	0,8
<i>Chloroptera</i>	-	2,0	-	-	-	-	-	0,2	0,1	-	-
Суммарное количество млекопитающих представленных одноклассных зубов	42	50	54	35	47	187	661	563	711	139	632
Среднее количество зубов	157	140	217	137	219	853	2269	2785	3285	634	2765
Доля (%) исследованного количества	100	100	100	100	100	100	50	100	100	100	100

Таблица 14. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложенных условиях горизонтов (глубина 1,46 - 3,0 м) колонки Б грота Расик, Пермская область, Кизеловский район. Север Среднего Предураля

Вид	Слой (горизонт)													
	10 (21)	10 (22)	10 (23)	10 (24)	10 (25)	10 (26)	10 (27)	10 (28)	10-11/ 29с*	11-10/ 29г**	11 (30)	12 (31)	12 (32)	12 (33)
<i>Microtus gregalis</i>	45,9	35,9	40,8	45,9	43,0	33,9	35,6	33,4	31,6	17,3	13,1	6,4	16,9	20,1
<i>Microtus middendorffi</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,5	0,2	9,1	10,9	19,0	11,5	10,6
<i>Microtus oeconomus</i>	2	0,4	0,1	-	-	+	-	-	0,3	1,6	3,3	9,8	2	1,7
<i>Arvicola terrestris</i>	0,3	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1
<i>Dicrostonyx guillemi-simplificator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,5	31,9	24,0	60,3	58,6
<i>Dicrostonyx guillemi-torquatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	63,2	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx torquatus-guillemi</i>	42,1	54,7	54,4	48,4	50,6	59,5	57,4	61,0	-	-	-	-	-	-
<i>Lemmini gen.</i>	4,0	4,0	2,0	2,2	3,0	1,8	2,4	1,7	1,2	15,0	40,0	38,9	8,8	8,4
<i>Scienculus migratorius</i>	2,4	1,8	1,0	1,5	1,8	1,6	1,7	1,3	2,3	0,2	-	-	0,2	0,6
<i>Lagurus lagurus</i>	2,0	1,3	1,0	1,7	1,1	2,9	2,3	1,7	1,2	1,8	0,2	0,3	0,2	-
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	-	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	0,3	-	-
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i>	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ochotona sp.</i>	1,0	0,9	0,5	0,3	0,4	0,1	-	-	+	-	-	0,3	-	-
<i>Sorex sp.</i>	-	0,4	0,2	-	0,1	0,2	-	0,4	+	-	0,2	1,0	+	-
Суммарное количество млекопитающих представленных одноклассных зубов	1065	457	1214	1750	943	3104	1018	835	1166	826	452	296	921	179
Среднее количество зубов	32,84#	1459	4302	5356#	3342	12308	3365#	3770	10056	2448	1465	1929#	792	
Доля (%) исследованного количества	50	12,5	12,5	33,3	12,5	75	50	100	100	100	50	100	100	100
Радиоуглеродная датировка	12680 ±180 лет, ГИИ-10569	Нет	Нет	13250 ±180 лет, ГИИ-10568	Нет	Нет	13330 ±120 лет, ГИИ-10567	Нет	Нет	Нет	>38400 лет, ГИИ-10566	Нет	>38400 лет, ГИИ-10566	Нет

Примечание. \* - зубы светлой окраски; \*\* - зубы темной окраски; # - не учтены зубы *Microtus sp.* ( $M_2, M_3, M^1, M^2, M^3$ )

Таблица 15. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложенных колонки Б грота Расик, Пермская область, Кизеловский район. Север Среднего Предуралья

Вид	Условные горизонты																								
	1-5	8-9	10-12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29С	30	31	32	33	
	<i>Microtus gregalis</i> М <sub>1</sub>	-	-	3	3	15	113	369	416	500	55	301	490	164	495	803	406	1052	363	279	369	143	59	19	156
<i>Microtus oeconomus</i> М <sub>2</sub>	7	2	1	8	12	20	95	63	107	13	46	21	2	1	-	-	1	-	-	2	13	15	29	18	3
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i> М <sub>1</sub>	5	11	16	8	5	9	38	14	31	1	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus agrestis</i> М <sub>1</sub>	2	-	3	2	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus agrestis</i> М <sub>2</sub>	4	4	12	6	4	6	8	9	22	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arvicola terrestris</i> М <sub>1</sub>	-	7	3	3	-	-	-	3	13	2	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arvicola terrestris</i> М <sub>2</sub>	-	9	10	1	1	-	2	1	14	3	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i> sp. М <sup>1</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	46	174	376	157	414	693	330	1174	453	362	483	328	114	59	314	105
<i>Dicrostonyx</i> sp. М <sup>2</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35	161	385	97	329	586	292	943	403	305	406	234	100	37	273	65
<i>Lemmini</i> gen. М <sup>1</sup> , В том числе:	1	2	1	-	-	8	49	3	3	-	17	22	2	7	30	9	36	13	11	5	149	166	115	81	11
<i>Lemmus sibiricus</i>	1	-	-	-	-	2	24	-	2	-	10	13	1	6	18	6	24	10	4	5	83	105	65	52	6
<i>Myopus schisticolor</i>	-	2	-	-	-	2	4	-	-	-	-	1	1	-	4	1	-	-	2	2	9	17	8	4	2
<i>Lagurus lagurus</i> М <sub>1</sub>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	5	8	6	13	28	10	89	21	14	14	15	1	-	2	-
<i>Clethrionomys rufocanus</i> М <sub>1</sub>	6	4	2	1	1	3	5	1	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-
<i>Clethrionomys</i> ex gr. <i>nutilus-glaucolus</i> М <sub>1</sub>	14	16	9	5	5	10	57	34	32	-	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethrionomys rutilus</i> М <sup>2</sup>	4	2	5	2	1	3	2	6	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethrionomys glareolus</i> М <sup>2</sup>	5	7	4	1	1	6	8	7	18	6	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 16. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложенных условиях горизонтов колонки А (глубина 0,0-1,88 м) грота Расик, Пермская область, Кизеловский район. Север Среднего Предуралья

Вид	Слой (горизонт)																								
	1-3 (1-7)	4 (8-9)	5 (10-12)	6 (13)	6 (14)	6 (15)	7 (16)	9 (17)	10 (18)	10 (19)	10 (20)	10 (21)	10 (22)	10 (23)	10 (24)	10 (25)	10 (26)	10 (27)	10 (28)	10 (29)	10 (30)	10 (31)	10 (32)	10 (33)	
<i>Microtus gregalis</i>	-	-	10,5	54,3	43,9	48,8	34,5	47,7	41,6	35,8	24,5	23,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus middendorffi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus oeconomus</i>	14,5	11,1	13,2	8,7	14,6	18,6	29,1	2,7	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microtus</i> ex gr. <i>arvalis-agrestis</i>	3,6	14,8	31,5	8,7	12,2	14,0	3,6	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arvicola terrestris</i>	5,5	7,4	13,2	6,5	6,1	2,3	3,6	0,3	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx torquatus -quihelmi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx torquatus I</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i> sp.	3,6	-	-	-	-	-	14,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemmini</i> gen.	10,9	3,7	2,6	6,5	3,7	9,3	1,8	4,1	3,6	2,2	0,9	1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cricetulus migratorius</i>	-	-	-	-	-	-	1,8	1,6	2,3	2,5	2,4	1,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricetulus cricetus</i>	-	3,7	5,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagurus lagurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	12,7	3,7	-	2,2	7,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clethrionomys</i> ex gr. <i>nutilus-glaucolus</i>	41,8	29,6	7,9	8,7	4,9	4,7	5,5	0,6	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciurus vulgaris</i>	1,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sicista</i> sp.	1,9	7,4	2,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ochotona</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sorex</i> sp.	3,6	18,6	13,2	4,4	4,9	-	-	5,5	0,6	0,1	0,2	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Суммарное количество максимально представленных одноклассных зубов	55	27	38	46	82	43	55	703	971	1329	1024	572	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Общее кол-во зубов	267	76	146	112	314	145	206	3416	4472	5481	3625	1956	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Доля (%) исследованного концентрата	100	100	100	100	100	100	100	100	50	10	10	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 17. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложенных условных горизонтах колонки А гота Расик, Пермская область, Кизеловский район. Север Среднего Предуралья

Вид	Условные горизонты											
	1-7	8-9	10-12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Microtus gregalis</i> M <sub>1</sub>	—	—	4	25	36	21	19	335	404	476	251	133
<i>Microtus oeconomus</i> M <sub>1</sub>	8	3	5	4	12	8	16	19	9	—	—	—
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> M <sub>1</sub>	2	4	12	4	10	6	2	1	—	—	—	—
<i>Microtus agrestis</i> M <sup>1</sup>	2	3	7	1	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microtus agrestis</i> M <sup>2</sup>	2	3	8	—	4	1	—	—	—	—	—	—
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>1</sub>	—	1	4	2	2	—	1	—	—	—	—	—
<i>Arvicola terrestris</i> M <sup>3</sup>	3	2	5	3	—	1	2	1	—	—	—	—
<i>Dicrostonyx</i> sp. M <sup>1</sup>	—	—	—	—	—	—	—	287	435	604	427	207
<i>Dicrostonyx</i> sp. M <sup>2</sup>	1	—	—	—	—	—	1	254	343	495	299	162
<i>Lemmini</i> gen. M <sup>3</sup> , в том числе:	2	—	1	—	1	1	—	26	35	16	2	6
<i>Lemmus sibiricus</i>	—	—	—	—	—	1	—	19	25	7	2	4
<i>Myopus schisticolor</i>	2	—	1	—	—	—	—	5	3	1	—	—
<i>Lagurus lagurus</i> M <sub>1</sub>	—	—	—	—	—	—	—	5	14	28	36	31
<i>Clethrionomys rufocanus</i> M <sub>1</sub>	7	1	—	1	6	—	—	—	—	—	—	—
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> M <sub>1</sub>	23	8	3	4	4	2	3	4	2	—	—	—
<i>Clethrionomys rutilus</i> M <sup>1</sup>	9	2	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—
<i>Clethrionomys glareolus</i> M <sup>2</sup>	14	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—

Таблица 18. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение (%) в отложенных (глубина 0,95-1,05 м) пещеры Долгого Камня-1, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска. Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов							Соотношение остатков разных видов, %
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sub>1</sub> <sup>1</sup>	M <sub>2</sub> <sup>1</sup>	M <sub>3</sub> <sup>1</sup>	M <sup>3</sup>	
<i>Microtus gregalis</i>	265			957				54,3
<i>Microtus oeconomus</i>	13							2,7
<i>Arvicola terrestris</i>	1		1		1			0,4
<i>Dicrostonyx</i> sp.	162	2	319		127	93	93	33,2
<i>Lemmus sibiricus</i>	24	11	16		23	16	21	4,9
<i>Myopus schisticolor</i>	2	2	2		2	2	2	0,4
<i>Cricetulus migratorius</i>	1	1						0,2
<i>Lagurus lagurus</i>	1							0,2
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	1							0,2
<i>Clethrionomys rutilus</i>	1							0,2
<i>Clethrionomys glareolus</i>								
<i>Clethrionomys</i> sp.								
<i>Ochotona</i> sp.	51	нижний зуб (10)		3			3,4	2,1
<i>Sorex</i> sp.	7	нижних челюстей (7)					1	1,4
Суммарное кол-во максимально представленных одиночных зубов	488							
Общее кол-во зубов	2258							
Объем породы, л	16							



Таблица 20. Количество и соотношение костных остатков мелких млекопитающих в отложениях грота Шайтанский (глубина до 1,8 м) Пермская область, Чусовской район, Север Среднего Предуралья; по: Смирнов, 1995

Виды	слой (участок)	
	1 (1-3)	2 (верх) (4-6)
<i>Microtus gregalis</i>	–	6
<i>Microtus oeconomus</i>	14	9
<i>Microtus agrestis</i>	7	18
<i>Arvicola terrestris</i>	1	3
<i>Lemmus</i> gen.	?	?
<i>Myopus schisticolor</i>	10	2
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	22	11
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i>	42	50
<i>Cricetus cricetus</i>	–	0,4
<i>Sciurus vulgaris</i>	3	–
<i>Sicista</i> sp.	1	0,8
<i>Ochotona</i> sp.	–	+
<i>Sorex</i> sp.	+	+
<i>Talpa europaea</i>	+	+
<i>Destana moschata</i>	–	+
Общее кол-во зубов	293 (половина из них – зубы насекомоядных)	390 (из них 146 – зубы насекомоядных, 1 – Ochotona sp.)

Таблица 21. Количество щечных зубов мелких млекопитающих и их соотношение (%) в отложениях (глубина 1,40-1,47 м) пещеры Большая Махневская, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска, Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов					Соотношение остатков резных видов, %
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sup>1</sup>	M <sup>2</sup>	
<i>Microtus oeconomus</i>	<b>13</b>			78		0,7
<i>Microtus ex. gr. arvalis-agrestis</i>	10					0,9
<i>Microtus agrestis</i>	?	?		<b>17</b>	14	?
<i>Arvicola terrestris</i>	34	30	15	27	30	<b>40</b>
<i>Lemmus sibiricus</i>	119	108	98	<b>128</b>	100	90
<i>Myopus schisticolor</i>					129	5
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	<b>160</b>			432	171	69
<i>Clethrionomys rutilus</i>			614		219	
<i>Clethrionomys glareolus</i>	<b>231</b>				34	
<i>Sciurus vulgaris</i>		<b>4</b> челюсти (dex)			–	
<i>Sicista</i> sp.		<b>2</b> челюсти (dex, sin)			–	0,2
<i>Sorex</i> sp.		<b>611</b> челюстей			344 фрагмента черепа	0,1
<i>Talpa europaea</i>		<b>11</b> челюстей			<b>13</b> фрагментов черепа	31,9
<i>Chiroptera</i>		<b>693</b> челюсти			638 черепов (в т.ч. фрагментов)	0,7
Суммарное кол-во максимально представленных односторонних зубов				<b>1912</b>		36,2
Общее количество зубов				5260		
Объем породы, л				22,5		
Радионуклеонидная датировка				3628 ± 86 лет, ИЭМЭЖ-1385		

Таблица 22. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложениях различных участков дальнего (теплого) гряда пещеры Махневская. Ледяная, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска. Север Среднего Предуралья

Виды	Участки						
	1	2	3	4	5	6	7 (0)
<i>Microtus gregalis</i>	0,2	–	–	–	0,4	–	0,2
<i>Microtus oeconomus</i>	6,9	15,4	7,0	9,3	10,7	7,4	8,2
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	10,2	15,4	10,8	7,7	16,3	12,3	6,8
<i>Arvicola terrestris</i>	1,4	11,5	3,8	0,8	5,7	1,5	1,9
<i>Dicrostonyx sp.</i>	–	–	0,5	–	0,2	–	0,2
<i>Lemmini gen.</i>	22,0	19,2	19,5	20,1	15,6	19,6	18,0
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	24,8	15,4	13,0	27,8	12,1	20,1	25,6
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i>	4,9	3,9	6,5	6,3	10,7	2,9	6,1
<i>Apodemus sp.</i>	0,2	–	0,5	–	0,5	1,0	0,7
<i>Sciurus vulgaris</i>	–	–	–	–	0,2	–	–
<i>Sicista sp.</i>	–	–	–	–	0,2	–	–
<i>Ochotona sp.</i>	–	–	–	–	0,2	–	–
<i>Sorex sp.</i>	24,8	19,2	24,9	23,8	19,7	32,3	27,6
<i>Talpa europaea</i>	0,3	–	–	–	0,2	–	0,7
<i>Clitoria</i>	4,3	–	13,5	4,2	7,3	2,9	4,0
Суммарное кол-во максимально представленных одноименных зубов	626	26	185	378	544	204	427
Общее кол-во зубов	2506	107	660	1504	2133	811	1638
Объем породы, л	47,5	10	49	17,5	137	12	15
Радиоуглеродная датировка	Нет			Нет			
					6121±127 лет, ИЕМЭЖ–1390		Нет
					30901±675 лет, ИЕМЭЖ–1391		

Таблица 23. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложениях различных участков дальнего (теплого) гряда пещеры Махневская. Ледяная, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска. Север Среднего Предуралья

Виды	Участки						
	1	2	3	4	5	6	7 (0)
<i>Microtus oeconomus</i> M <sub>1</sub>	43	4	13	35	58	15	35
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> M <sub>1</sub>	64	4	20	29	89	25	29
<i>Microtus agrestis</i> M <sup>1</sup>	19	–	8	14	25	4	19
<i>Microtus agrestis</i> M <sup>2</sup>	46	2	15	24	67	4	29
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>1</sub>	9	3	3	2	31	1	–
<i>Arvicola terrestris</i> M <sup>3</sup>	2	1	2	1	11	3	8
<i>Lemmini gen. M<sup>1</sup>, в том числе:</i>	91	3	19	66	70	40	69
<i>Lemmus sibiricus</i>	14	–	–	11	8	2	13
<i>Myopus schisticolor</i>	53	3	13	39	42	28	49
<i>Clethrionomys rufocanus</i> M <sub>1</sub>	155	4	24	105	66	41	109
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus</i> M <sub>1</sub>	31	1	12	24	58	6	26
<i>Clethrionomys rutilus</i> M <sup>2</sup>	3	2	–	1	3	2	6
<i>Clethrionomys glaucolus</i> M <sup>2</sup>	6	1	9	11	11	11	16

Таблица 24. Количество и соотношение (%) костных остатков мелких млекопитающих в отложениях разведочного пристеночного шурфа и отвала старого раскопа (1964 г) из левого коридора (глубина 0,0 -0,7 м) пещеры Махневская-2, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска. Север Среднего Предуралья

Виды	Условные горизонты (глубина, м)									Отвал (1964 г.)
	1 (0-0,04)	2 (0,04-0,08)	3 (0,08-0,1)	4 (0,1-0,15)	5 (0,15-0,2)	6 (0,2-0,3)	9 (0,5-0,7)			
<i>Microtus gregalis</i>	23,2	21,1	26,6	27,9	29,1	26,5	26,2	21,4		
<i>Microtus middendorffi</i>	1,5	2,3	3,8	3,7	2,4	2,9	4,2	5,4		
<i>Microtus oeconomus</i>	9,7	14,0	12,8	15,6	15,1	13,6	5,0	8,0		
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i>	2,2	2,9	2,2	1,9	0,8	1,0	0,2	0,4		
<i>Arvicola terrestris</i>	3,0	2,0	2,9	4,0	3,1	4,5	0,6	1,1		
<i>Dicrostonyx sp.</i>	22,4	18,2	19,0	—	—	—	—	—		
<i>Dicrostonyx guilheimi I</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	23,2	
<i>Dicrostonyx guilheimi II</i>	—	—	—	15,3	21,6	—	—	—		
<i>Dicrostonyx guilheimi III</i>	—	—	—	—	—	25,6	—	—		
<i>Lemmini gen.</i>	28,4	28,2	22,3	20,5	18,9	19,4	25,7	35,2		
<i>Cricetulus migratorius</i>	—	—	0,3	0,6	0,2	0,2	0,7	0,1		
<i>Cricetus ericetus</i>	—	—	—	0,2	0,1	0,1	—	—		
<i>Lagurus lagurus</i>	—	0,3	—	0,2	0,2	0,2	0,3	0,4		
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	2,2	2,9	2,9	2,9	2,6	0,9	0,3	1,0		
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus</i>	6,0	3,9	3,3	3,3	1,9	2,0	0,7	1,5		
<i>Sciurus vulgaris</i>	—	—	0,3	—	—	—	—	—		
<i>Sicista sp.</i>	—	0,7	1,1	—	—	—	—	—		
<i>Ardopemus sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	
<i>Citellus sp.</i>	—	—	—	0,2	0,2	0,1	—	—		
<i>Ochotona sp.</i>	0,7	1,6	1,1	1,9	1,2	1,0	1,0	1,1		
<i>Sorex sp.</i>	0,7	1,6	1,4	1,6	2,4	1,9	1,2	1,1		
Chiroptera	—	0,3	—	0,2	0,2	0,1	—	—		
Суммарное кол-во максимально представленных однопаленных зубов	134	308	368	667	1284	1992	1340	1393		
Общее кол-во зубов	611	1460	1813	3334	6161	10423	7166	6715		
Объем породы, л	7	9,5	9	13,5	15	11	5	11		
Радиустеродная датировка	11146±282 лет, ИЕМЭЖ-1377									
	24811±426 лет, ИЕМЭЖ-1376									

Таблица 25. Количество щечных зубов некоторых видов грызунов в отложениях разведочного пристеночного шурфа и отвала старого раскопа (1964 г) из левого коридора пещеры Махневская-2, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска

Виды	Условные горизонты (глубина, м)									Отвал (1964 г.)
	1 (0-0,04)	2 (0,04-0,08)	3 (0,08-0,1)	4 (0,1-0,15)	5 (0,15-0,2)	6 (0,2-0,3)	9 (0,5-0,7)			
<i>Microtus gregalis</i> M <sub>1</sub>	31	65	99	186	374	527	351	298		
<i>Microtus oeconomus</i> M <sub>1</sub>	13	43	47	104	194	272	67	112		
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> M <sub>1</sub>	2	9	10	13	6	21	2	2		
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>1</sub>	1	1	2	—	3	—	—	—		
<i>Microtus agrestis</i> M <sub>2</sub>	3	5	4	12	10	10	3	5		
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>1</sub>	3	4	9	27	40	90	8	9		
<i>Arvicola terrestris</i> M <sub>2</sub>	2	2	6	11	19	31	2	9		
<i>Dicrostonyx sp. M<sup>1</sup></i>	2	29	46	117	162	281	271	257		
<i>Dicrostonyx sp. M<sup>2</sup></i>	6	17	14	52	89	150	182	183		
<i>Lemmini gen. M<sup>1</sup></i> , в том числе:	38	87	82	137	243	387	344	490		
<i>Lemmus sibiricus</i>	12	20	20	40	70	119	107	203		
<i>Myopus schisticolor</i>	3	3	3	5	5	15	17	30		
<i>Clethrionomys rufescans</i> M <sub>1</sub>	3	9	11	19	34	18	4	14		
<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus</i> M <sub>1</sub>	8	12	12	22	25	41	9	21		
<i>Clethrionomys rutilus</i> M <sub>2</sub>	1	3	9	6	23	29	1	?		
<i>Clethrionomys glareolus</i> M <sub>2</sub>	2	4	3	8	10	10	2	?		

Таблица 26. Количество иречных зубов мелких млекопитающих и их соотношение (%) в отложенных горизонтах 1 (глубина 0-0,1 м) и 7 (глубина 0,7-0,8 м) пещеры Долгого Камня -3, Пермская область, территория административного подчинения г. Александровска, Север Среднего Предуралья

Вид	Категории зубов										Соотношение остатков разных видов, %			
	M <sub>1</sub>		M <sub>2</sub>		M <sub>3</sub>		M <sub>1</sub> <sup>1</sup>		M <sub>2</sub> <sup>2</sup>		M <sub>3</sub> <sup>3</sup>		1	7
	1	7	1	7	1	7	1	7	1	7	1	7		
<i>Microtus gregalis</i>	103	97											24,8	16,4
<i>Microtus middendorffii</i>	10	53					1111*						2,4	8,9
<i>Microtus oeconomus</i>	43	36					899**						10,4	6,1
<i>Microtus ex.gr.arvalis-agrestis</i>	5	1											1,2	0,2
<i>Microtus agrestis</i>	?	?												?
<i>Arvicola terrestris</i>	3	—	3	2	—	—	—	—	2	1	2	—	0,7	0,3
<i>Dicrostonyx sp.</i>	100	154	176*	306**	68	140	57	82	103	144			24,8	26,0
<i>Lemmus sibiricus</i>	72	147	60	182	97	204	81	196	112	120	58	118	30,1	38,4
<i>Myopus schisticolor</i>	—	1	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	0,5	0,2
<i>Cricetulus migratorius</i>	2	6	—	2	—	—	2	1	3	2	1	1	0,7	1,0
<i>Lagurus lagurus</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,3	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	3	1			7*				—	1			0,7	0,2
<i>Clethrionomys rutilus</i>	1	—			14**				1	2			0,3	0,3
<i>Clethrionomys glareolus</i>														
<i>Ochotona sp.</i>			33 нижн.зуба	6 * 20 нижн.зубов	4**	15 верх.зубов*	9 верх.зубов**						1,4	0,7
<i>Sorex sp.</i>			2*	8**		2*	3**						0,5	1,3
<i>Chiroptera</i>			5*			3*							1,2	—
Суммарное кол-во максимально представленных однокоренных зубов						415*								
Общее кол-во зубов						593**								
Объем породы, л						2418*	3065**							
						2,5*	4**							

Примечание. \* - горизонт 1, \*\* - горизонт 7

Таблица 27. Статистические показатели современных выборок третьих верхнекоренных зубов (M<sup>3</sup>) *Lemmus sibiricus*

Место отлова	N	Длина M <sup>3</sup> , мм				St. Error	N	Ширина M <sup>3</sup> , мм				St. Error	
		Min	Mean	Max	Std.Dev			Min	Mean	Max	Std.Dev		
Байдарцкая губа, п-ов Ямал*	23	1,75	2,42	2,92	0,31	0,07	23	0,98	1,25	1,50	0,15	0,03	
Р.Уса, бассейны р. Печоры, Республика Коми*	58	2,15	2,55	3,18	0,20	0,03	58	1,00	1,27	1,45	0,09	0,01	
Р. Се-Яха, п-ов Ямал*	51	1,78	2,60	3,35	0,43	0,06	51	1,00	1,34	1,68	0,21	0,03	
Р. Юрибай, п-ов Ямал*	62	1,95	2,80	3,35	0,32	0,04	62	1,03	1,43	1,73	0,18	0,02	
Оз. Щучье, п-ов Ямал*	34	1,65	2,82	3,28	0,31	0,05	34	1,03	1,44	1,60	0,13	0,02	
Р. Пяоза, п-ов Ямал*	25	2,20	2,85	3,38	0,29	0,06	25	1,08	1,44	1,60	0,13	0,03	
Оз. Морды-Малго, п-ов Ямал*	40	2,70	3,00	3,35	0,19	0,03	40	1,38	1,54	1,70	0,08	0,01	
Р.Лява, бассейны р. Печоры, Республика Коми**	40	2,40	2,80	3,00	—	0,02	42	1,40	1,50	1,80	—	0,01	
П. Амдерма, Югорский п-ов**	59	2,50	2,80	3,20	—	0,02	61	1,30	1,50	1,70	—	0,01	
П. Тарак, п-ов Таймыр**	100	2,10	3,00	3,30	—	0,02	99	1,50	1,60	1,80	—	0,01	
Хр. Пай-Хой, Югорский п-ов***	—	—	2,70	—	—	0,04	—	—	1,40	—	—	—	0,02

Примечание. \* - коллекции Музея ИЭРиЖ УрО РАН, \*\* - данные по Н.И. Абрамсон (1986), \*\*\* - по В.А. Коцеву (1993)

Таблица 28. Статистические показатели современных выборок третьих верхнекоренных зубов (МЗ) *Murpus schisticolor* (коллекции кафедр биогеоценологии и охраны природы, зоологии позвоночных Пермского государственного университета) собраны на территории Пермской области

Место отлова*, нахождения полагдг**	N	Длина М <sup>3</sup> , мм			Ширина М <sup>3</sup> , мм						
		Min	Mean	Max	Std.Dev.	St. Error	Min	Mean	Max	Std.Dev.	St. Error
Хр. Северный Бассег *	20	1,78	2,07	2,33	0,15	0,04	1,05	1,20	1,35	0,08	0,02
Р. Нижняя Усьва *	1	—	2,25	—	—	—	—	1,38	—	—	—
Хр. Кваркуш**	1	—	2,00	—	—	—	—	1,28	—	—	—

Таблица 29. Статистические показатели ископаемых выборок третьих верхнекоренных зубов (МЗ) *Leptus sibiricus* (видовое определение по результатам дискриминантного анализа) из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Местонахождение	Период	N	Длина М <sup>3</sup> , мм			Ширина М <sup>3</sup> , мм						
			Min	Mean	Max	Std. Dev.	St. Error	Min	Mean	Max	Std. Dev.	St. Error
Пещера Большая Махневская	3 628 ± 86 лет	5	2,25	2,37	2,55	0,14	0,06	1,25	1,34	1,45	0,08	0,04
Пещера Махневская Ледяная	6121 ± 127 лет	49	2,10	2,43	2,68	0,13	0,02	1,18	1,34	1,53	0,08	0,01
Камень Козий	9467 ± 252 лет	15	2,05	2,45	2,80	0,20	0,05	1,00	1,24	1,40	0,12	0,03
Грот Расик Б16	Позднеледниковье	24	2,30	2,60	2,95	0,15	0,03	1,18	1,33	1,50	0,10	0,02
Пещера Долтого Камня-1	Позднеледниковье	17	2,15	2,55	2,85	0,20	0,05	1,18	1,34	1,53	0,11	0,03
Грот Расик Б26	Позднеледниковье	24	2,43	2,68	3,03	0,16	0,03	1,20	1,38	1,50	0,08	0,02
Пещера Махневская-2 (9)	24811 ± 426 лет	107	2,15	2,55	3,13	0,20	0,02	1,08	1,29	1,63	0,12	0,01
Пещера Долтого Камня-3 (7)	Средний(?) валдай	124	2,05	2,58	3,15	0,22	0,02	1,00	1,29	1,60	0,13	0,01
Грот Расик Б30	> 38400 лет	105	2,23	2,65	3,08	0,18	0,02	1,03	1,39	1,68	0,11	0,01
Грот Расик Б32	> 38400 лет	52	2,15	2,63	3,00	0,18	0,03	1,05	1,36	1,60	0,11	0,02

Таблица 30. Статистические показатели искомых выборок третьих верхнекоренных зубов (МЗ) *Murinus schisticolor* (видовое определение по результатам дискриминантного анализа) из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Местонахождение	Период	N	Длина М <sup>3</sup> , мм			Ширина М <sup>3</sup> , мм			St. Error		
			Min	Mean	Max	Std. Dev.	Min	Mean		Max	
Пещера Большая Махневская	3 628 ± 86 лет	69	2,00	2,33	2,58	0,12	1,15	1,36	1,55	0,07	0,01
			1,88	2,27	2,68	0,13	1,13	1,34	1,50	0,08	0,01
Пещера Махневская Желяная	9 467 ± 252 лет	4	1,98	2,18	2,40	0,18	1,18	1,29	1,40	0,09	0,05
			2,25	2,35	2,43	0,08	1,35	1,40	1,45	0,04	0,02
Пещера Махневская-2 (9)	24 811 ± 426 лет	17	2,00	2,26	2,53	0,15	1,10	1,27	1,50	0,10	0,03
			2,05	2,27	2,50	0,13	1,10	1,28	1,45	0,09	0,02
Пещера Долгото Камня-3 (7)	Средний(?) валдай	18	2,25	2,42	2,65	0,10	1,20	1,42	1,50	0,08	0,02
			2,25	2,42	2,65	0,10	1,20	1,42	1,50	0,08	0,02

Таблица 31. Статистические показатели искомых выборок зубов *M1 Microtus gregalis* из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Период (датировка)	Местонахождение, слой (горизонт)	N	Длина, мм			Std. Dev.	St. Error of mean
			Min	Mean	Max		
Средний голоцен	Пещера В.Губахинская, (3-5)	6	2,55	2,60	2,67	0,06	0,02
	Грот Раснк. Б14	11	2,40	2,57	2,80	0,13	0,04
	Грот Раснк. А13	21	2,20	2,62	2,85	0,15	0,03
	Грот Раснк. А14	24	2,25	2,55	2,77	0,14	0,03
	Грот Раснк. А15	16	2,38	2,63	2,88	0,15	0,04
Ранний голоцен	Пещера Дыроватый Камень на р.Вяшера	26	2,33	2,64	3,00	0,17	0,03
	Камень Горелый	10	2,50	2,63	2,75	0,10	0,03
	Камень Козий	193	2,25	2,56	2,88	0,12	0,01
	Грот Раснк. Б15	83	2,37	2,62	3,15	0,14	0,02
	Грот Раснк. Б16	162	2,37	2,66	3,10	0,13	0,01
	Грот Раснк. Б17	190	2,20	2,64	3,07	0,14	0,01
	Грот Раснк. Б18	183	2,37	2,66	3,00	0,14	0,01
	Грот Раснк. А16	13	2,525	2,65	2,80	0,10	0,03
	Пещера В.Губахинская (6)	47	2,37	2,70	3,23	0,18	0,03
	Пещера В.Губахинская (7)	21	2,30	2,65	2,95	0,19	0,04
Позднеледниковье	Пещера В.Губахинская (9)	38	2,37	2,68	3,13	0,16	0,03
	Пещера В.Губахинская (10)	8	2,37	2,65	2,95	0,21	0,08
	Пещера В.Губахинская (11)	37	2,32	2,70	3,15	0,19	0,03
	Грот Раснк. А17	171	2,125	2,66	3,425	0,15	0,01
	Грот Раснк. Б19	29	2,40	2,64	2,85	0,11	0,02
	Грот Раснк. Б20	182	2,35	2,63	3,00	0,12	0,01
	Пещера Долгото Камня - 1	204	2,35	2,64	2,90	0,10	0,01
	Грот Раснк. Б21	185	2,30	2,64	2,97	0,12	0,01
	Грот Раснк. А18	178	2,375	2,68	3,225	0,14	0,01
	Грот Раснк. А19	185	2,40	2,70	3,15	0,13	0,01
Позднеледниковье	Грот Раснк. Б22	148	2,30	2,65	3,13	0,13	0,01
	Грот Раснк. Б23	174	2,40	2,67	3,07	0,12	0,01

Период (датировка)	Местонахождение, слой (горизонт)	N	Длина, мм			Std. Dev.	St. Error of mean
			Min	Mean	Max		
13 250 ± 180 лет	Грот Расник Б24	163	2,32	2,64	3,00	0,13	0,01
	Грот Расник Б25	175	2,35	2,66	3,07	0,14	0,01
Позднеледниковье	Грот Расник Б26	176	2,37	2,68	3,13	0,13	0,01
	Грот Расник Б27	177	2,35	2,68	2,95	0,12	0,01
13 330 ± 120 лет	Грот Расник Б28	158	2,40	2,68	3,15	0,13	0,01
	Грот Расник Б29с	191	2,375	2,70	3,25	0,12	0,01
Ледниковый максимум (?) позднего вальдая	Грот Расник А20	180	2,375	2,69	3,025	0,12	0,01
	Грот Расник А21	111	2,45	2,70	3,05	0,13	0,01
Средний (?) вальдай	Пещера Махневская-2 (3)	30	2,4	2,70	3,125	0,18	0,03
	Пещера Махневская-2 (9)	110	2,38	2,70	3,25	0,18	0,02
24 811 ± 426 лет	Пещера Долгото Камня-3 (1)	45	2,40	2,69	3,00	0,13	0,02
	Средний (?) вальдай	40	2,40	2,67	3,00	0,17	0,03
Ранний (?) – начало среднего вальдая	Пещера Долгото Камня-3 (7)	73	2,35	2,66	3,40	0,16	0,02
	Грот Расник Б29г	62	2,35	2,61	3,00	0,14	0,02
> 38 400 лет	Грот Расник Б30	15	2,40	2,63	2,87	0,12	0,03
Ранний (?) – начало среднего вальдая	Грот Расник Б31	108	2,30	2,69	3,02	0,14	0,01
	Грот Расник Б32	32	2,55	2,72	2,95	0,10	0,02
> 38 400 лет	Грот Расник Б33						

Таблица 32. Соотношение (%) морфотипов первых нижнекоренных зубов (M1) *Microtus gregalis* в ископаемых выборках из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Период (датировка)	Местонахождение, слой (горизонт)	N	Морфотипы		
			Грегалиидный	Грегалидо-микротидный	Микротидный
Средний голоцен	Пещера В.Губахинская 3–5	11	0,0	45,4	54,6
	Грот Расник Б14	12	16,7	50,0	33,3
Ранний голоцен	Грот Расник А13	21	4,8	23,8	71,4
	Грот Расник А14	25	20,0	44,0	36,0
9 467 ± 252 лет	Грот Расник А15	17	6,0	47,0	47,0
	Пещера Дьроватый Камень на р.Вишера	27	3,7	55,6	40,7
Позднеледниковье	Камень Горелый	12	8,3	58,3	33,4
	Камень Козий	170	21,8	35,9	42,3
12 680 ± 180 лет	Грот Расник Б15	100	26,0	23,0	51,0
	Грот Расник Б16	179	27,9	21,2	50,9
Позднеледниковье	Грот Расник Б17	203	21,7	20,7	57,6
	Грот Расник Б18	201	29,9	20,9	49,2
Позднеледниковье	Грот Расник А16	14	50,0	14,3	35,7
	Пещера В.Губахинская 6	60	20,0	26,7	53,3
Позднеледниковье	Пещера В.Губахинская 7	36	16,7	30,6	52,7
	Пещера В.Губахинская 9	48	22,9	25,0	52,1
Позднеледниковье	Пещера В.Губахинская 10	18	33,4	16,6	50,0
	Пещера В.Губахинская 11	43	23,3	20,9	55,8
12 680 ± 180 лет	Грот Расник А17	184	21,2	29,3	49,5
	Грот Расник Б19	32	25,0	25,0	50,0
Позднеледниковье	Грот Расник Б20	192	23,4	24,5	52,1
	Пещера Долгото Камня -1	244	21,3	20,9	57,8
Позднеледниковье	Грот Расник Б21	186	13,4	22,1	64,5
	Грот Расник А18	191	13,6	27,2	59,2
Позднеледниковье	Грот Расник А19	193	8,3	27,5	64,2
	Грот Расник Б22	150	17,3	17,3	65,4
Позднеледниковье	Грот Расник Б23	184	14,7	25,5	59,8

Период (датировка)	Местонахождение, слой (горизонт)	N	Морфотипы	
			Грегалионный	Грегалионно-микротиальный
13.250 ± 180 лет	Грот Расик. Б24	173	18,5	23,7
Позднеледниковье	Грот Расик. Б25	181	13,3	33,7
	Грот Расик. Б26	194	12,4	24,2
13.330 ± 120	Грот Расик. Б27	182	12,1	28,0
Позднеледниковье	Грот Расик. Б28	178	13,5	34,3
	Грот Расик. Б29с	208	22,1	19,7
Ледниковый максимум (?) позднего вадая	Грот Расик. А20	186	10,2	21,5
	Грот Расик. А21	121	17,4	19,0
Средний (?) вадый	Пещера Махневская-2 (3)	90	37,8	20,0
	Пещера Махневская-2 (9)	334	26,3	26,0
Средний (?) вадый	Пещера Долгого Камня-3 (1)	90	16,7	35,6
	Пещера Долгого Камня-3 (7)	88	26,1	39,8
Ранний (?) – начало среднего вадая	Грот Расик. Б29г	94	29,8	38,3
	Грот Расик. Б30	128	15,6	39,1
Ранний (?) – начало среднего вадая	Грот Расик. Б31	17	11,8	52,9
> 38 400 лет	Грот Расик. Б32	145	19,3	47,6
	Грот Расик. Б33	36	22,2	47,2

Таблица 33. Статистические показатели ископаемых выборок M1 *Microtus oeconomus* из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Период (датировка)	№	Местонахождение	N	Длина, мм		Std. Error of mean			
				Min	Max				
Средний голоцен (?)	1	Пещера Махневская. Ледяная	участок 1	43	2,40	2,72	3,05	0,14	0,02
	2		участок 4	34	2,50	2,77	3,15	0,17	0,03
	3		участок 5	43	2,38	2,73	3,0	0,15	0,02
	4		участок 6	12	2,52	2,71	2,90	0,10	0,03
	5		0,0–1,0 м	41	2,50	2,84	3,13	0,17	0,03
Средний голоцен	6	Пещера Дыроватый Камень на р.Вишере	1,0–1,75м	34	2,52	2,80	3,17	0,15	0,03
	7		1,75–2,05 м	129	2,50	2,82	3,17	0,15	0,01
	8		2,05–2,45 м	68	2,57	2,86	3,30	0,16	0,02
9 467 ± 252 лет	9	Камень Кожий		12	2,40	2,77	3,20	0,15	0,01
	10			0					
Позднеледниковье	11	Грот Расик	Б16	69	2,50	2,82	3,25	0,14	0,02
	12		Б17	48	2,55	2,81	3,05	0,12	0,02
	13		Б18	94	2,32	2,77	3,13	0,15	0,02
12 680 ± 180 лет	14	Грот Расик	Б20	19	2,52	2,72	3,02	0,14	0,03
	15		Б21	37	2,40	2,70	3,02	0,14	0,02
Средний (?) вадый	16	Пещера Верхнегубинская 6	гор.1–2	18	2,60	2,73	3,00	0,10	0,02
	17		гор.3	25	2,45	2,70	3,125	0,16	0,03
	18		гор.4	19	2,475	2,72	3,075	0,17	0,04
	19		гор.5	48	2,45	2,76	3,05	0,14	0,02
	20		гор.6	88	2,4	2,75	3,15	0,15	0,02
24 811 ± 426 лет	21	Пещера Махневская-2	гор.9	79	2,33	2,76	3,20	0,15	0,02
	22		гор.1	31	2,33	2,67	2,98	0,17	0,03
Средний (?) вадый	23	Пещера Долгого Камня-3	гор.7	19	2,48	2,76	3,10	0,20	0,05
	24		Б30	19	2,38	2,68	2,98	0,15	0,03
Ранний (?) – средний (?) вадый	25	Грот Расик	Б31–33	68	2,42	2,66	2,92	0,12	0,02

Таблица 34. Статистические показатели современных выборов первых нижнекоренных зубов (M1) *Microtus oeconomus* Урала и Ямала

№	Местонахождение	N	Min	Mean	Max	Std. Dev.	St. Error of mean
1	Хр. Кувандык, Оренбургская область (отловы)	107	2,30	2,64	3,00	0,13	0,01
2	Р. Урал-Илек, Оренбургская область (отловы)	61	2,42	2,72	2,97	0,14	0,02
3	Оз. Саымкуль, Кустанайская область (отловы)	83	2,50	2,83	3,25	0,15	0,02
4	Ш. Сабик, Свердловская область (отловы)	84	2,35	2,60	2,87	0,13	0,01
5	Хр. Северный Батей (отловы)	154	2,35	2,63	3,00	0,15	0,01
6	Хр. Кваркуш (попадки)	105	2,37	2,73	3,05	0,14	0,01
7	Хр. Красный Камень, Ямало-Ненецкий округ (отловы)	124	2,30	2,76	3,13	0,16	0,01
8	Р. Лонгот-Юган, Ямало-Ненецкий округ (отловы)	137	2,47	2,81	3,63	0,20	0,02
9	Р. Хадьга, Ямало-Ненецкий округ (отловы)	125	2,50	2,86	3,25	0,19	0,02

Таблица 35. Соотношение морфотипов зубов M1 *Microtus oeconomus* в современных выборках с территорий Урала и Ямала

Морфотип	№ выборки								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1А	2,8	19,7	3,5	10,7	16,9	17,1	4	2,9	–
1В	8,4	1,6	1,2	3,6	7,1	9,5	0,8	3,7	–
1АС	1,8	3,3	1,2	–	2,6	–	1,6	–	–
1ВС	0,9	3,3	–	–	1,3	1,0	0,8	–	–
2А	12,2	14,7	18,8	42,8	27,3	28,6	15,3	14,6	14,3
2В	13,1	14,7	5,9	9,5	7,8	14,3	7,3	4,4	7,1
2АС	11,2	9,8	2,3	3,6	7,1	1,9	22,6	8,0	2,4
2ВС	5,6	4,9	5,9	5,9	3,9	3,8	5,7	1,5	1,6
3А	5,6	3,3	10,6	11,9	6,5	9,5	9,7	22,6	25,4
3В	11,2	4,9	10,6	3,6	7,1	7,6	2,4	9,5	15,9
3АС	12,2	6,7	17,7	1,2	6,5	1,9	11,3	14,6	4,0
3ВС	12,2	11,5	12,9	4,8	3,2	2,9	9,7	3,7	9,5
4А	–	–	1,2	1,2	–	–	0,8	2,9	6,3
4В	–	–	2,3	1,2	0,7	–	1,6	0,7	5,5
4АС	–	1,6	4,7	–	0,7	1,9	3,2	5,1	3,2
4ВС	2,8	–	1,2	–	1,3	–	3,2	5,8	4,8
N	107	61	85	84	154	105	124	137	126

Примечание. Номера выборок соответствуют таблице 34

Таблица 36. Соотношение объединенных групп морфотипов зубов М1 *Microtus oesotomus* в современных выборах с территорий Урала и Ямала.

Группа морфотипов	№ выборов								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ПР	15,0	34,4	22,3	53,5	44,2	45,7	19,3	17,5	14,3
СР	57,8	45,8	41,2	40,5	44,1	47,6	53,3	53,3	64,2
СЛ	27,2	19,8	36,5	6,0	11,7	6,7	27,4	29,2	21,5

Примечание. ПР - простые (1А, 2А); СР - средние (1В, 1АС, 1ВС, 2В, 2АС, 2ВС, 3А, 3В, 4А, 4В; СЛ - сложные (3АС, 3ВС, 4АС, 4ВС).  
Номера выборов соответствуют таблице 3А.

Таблица 37. Соотношение объединенных групп морфотипов зубов М1 *Microtus oesotomus* в ископаемых выборах из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Группа морфотипов	№ выборов																									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
ПР	16,0	11,8	21,6	6,7	48,9	60,0	57,5	61,0	46,9	52,6	57,5	60,2	43,5	70,7	74,5	60,9	61,5	58,1	63,1	62,6	54,5	41,0	37,1	44,3	45,4	45,4
СР	62,0	41,1	68,6	53,3	39,5	37,1	32,8	37,6	48,7	42,0	40,8	36,2	56,5	29,3	20,9	31,7	30,8	39,5	34,0	33,4	34,5	53,8	45,7	26,9	34,1	34,1
СЛ	22,0	47,1	9,8	40,0	11,6	2,9	9,7	1,4	4,4	5,4	1,7	3,6	—	—	4,6	7,4	7,7	2,4	2,9	4,0	11,0	5,2	17,2	28,8	20,5	20,5

Примечание. ПР - простые (1А, 2А); СР - средние (1В, 1АС, 1ВС, 2В, 2АС, 2ВС, 3А, 3В, 4А, 4В; СЛ - сложные (3АС, 3ВС, 4АС, 4ВС).  
Номера выборов соответствуют таблице 3З.

Таблица 38. Соотношение (%) морфотипов зубов М1 *Microtus oesotomus* в ископаемых выборах из отложений местонахождений Пермского Предуралья

Морфотип	Периоды																									
	Голцет												Позднеледниковье													
	Голцет												№ выборов													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		
1А	—	—	—	11,7	25,7	16,4	18,0	16,3	16,1	6,8	26,6	17,4	24,4	30,3	14,6	5,1	9,9	8,5	6,9	10,9	17,9	8,6	17,3	13,6		
1В	—	—	2,0	—	2,3	—	2,2	1,4	9,4	11,8	5,1	5,3	8,7	—	2,3	2,4	—	1,2	2,8	1,0	—	5,1	—	5,8	6,8	
1АС	—	—	—	6,7	—	—	—	—	0,6	2,2	1,7	—	—	2,4	2,3	—	—	0,7	—	—	—	—	—	—	2,3	
1ВС	—	—	2,0	—	—	—	—	—	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,9	0
2А	16,0	11,8	21,6	6,7	37,2	34,3	41,1	43,0	30,6	36,5	50,7	33,6	26,1	46,3	44,2	46,3	56,4	48,2	54,6	55,7	43,6	23,1	28,5	27,0	31,8	
2В	8,0	14,7	2,0	13,3	9,3	17,1	8,2	12,5	15,6	12,9	8,5	11,5	30,4	4,9	7,0	14,6	7,7	4,9	7,8	10,8	9,1	10,3	2,9	3,8	9,1	
2АС	12,0	—	35,2	20,0	2,3	2,9	5,3	—	7,5	6,4	6,8	5,3	4,3	7,3	7,0	4,9	12,8	4,9	7,1	4,9	1,8	5,1	11,4	5,8	2,3	
2ВС	22,0	5,9	15,7	13,3	—	2,9	2,2	2,8	1,9	5,4	5,1	0,9	—	—	2,3	—	—	2,5	1,5	1,0	3,6	2,6	5,7	5,8	11,3	
3А	6,0	14,7	3,9	—	18,6	5,7	9,0	4,2	8,1	2,2	11,9	8,8	13,1	9,8	—	7,3	10,3	18,6	10,6	9,8	12,7	17,9	14,2	1,9	2,3	
3В	8,0	2,9	3,9	—	7,0	8,5	3,7	13,9	5,0	1,1	1,7	4,4	—	4,9	—	2,5	—	2,5	2,8	5,9	5,5	7,7	8,6	—	0	
3АС	6,0	29,5	7,8	13,3	2,3	2,9	5,3	1,4	1,9	3,2	1,7	0,9	—	2,3	4,9	5,1	1,2	0,7	2,0	5,5	2,6	8,6	15,4	2,3		
3ВС	10,0	14,7	2,0	6,7	7,0	—	2,2	—	2,5	2,2	—	2,7	—	2,3	—	—	—	1,2	1,5	2,0	5,5	2,6	8,6	5,8	6,8	
4А	—	2,9	—	—	—	—	2,2	2,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	0,7	—	—	—	5,1	2,9	1,9	0
4В	6,0	—	3,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—	—	—	—	0	
4АС	4,0	2,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,5	2,6	—	—	—	—	—	3,8	2,3
4ВС	2,0	—	—	—	20,0	—	—	0,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—	—	—	—	3,8	9,1
N	50	34	51	15	43	35	134	72	160	93	59	113	23	41	43	41	39	81	141	102	55	39	35	52	44	

Примечание. Номера выборов указаны в таблице 3З (1-4 - пещера Махневская Ледяная; 5-8 - пещера Дыроватый Камень на Вишере; 9 - камень Козий; 10-12, 14-15, 24-25 - ерот Расик; 13 - пещера Верхнегубахинская; 16-21 - пещера Махневская-2; 22-23 - пещера Долгого Камня-3)



Таблица 41. Возрастная структура (%) выборки зубов M1 *Sclerionotopus rufoscapus* из отложений пещер Пермского Предуралья

Возрастные стадии	Местонахождение							
	Большая Махневская		Участок 3		Участок 4		Участок 5	
	Участок 1	Участок 2	Участок 3	Участок 4	Участок 5	Участок 6	Участок 7	
I	18,0	89,8	57,1	92,4	79,7	85,0	80,0	
II	9,0	3,7	–	1,3	5,1	2,5	5,3	
III	22,0	2,8	14,3	–	6,8	7,5	2,1	
IV	51,0	3,7	28,6	6,3	8,4	5,0	12,6	
Кол-во зубов	145	108	21	80	59	40	95	

Таблица 42. Значения морфометрических показателей зубов M1 *Sclerionotopus rufoscapus* из суббореальных отложений пещеры Большая Махневская (Пермское Предуралье)

Возрастные стадии	N	Промеры, мм					
		Длина		Ширина		Высота	
		min–mean–max	min–mean–max	min–mean–max	min–mean–max		
I	26	2,45 – 2,59 – 2,825	1,05 – 1,13 – 1,175	3,45 – 4,17 – 4,55			
II	13	2,55 – 2,73 – 2,925	1,10 – 1,20 – 1,35	3,15 – 3,72 – 4,35			
III	32	2,55 – 2,81 – 3,075	1,125 – 1,21 – 1,325	3,30 – 3,70 – 4,30			
IV a	19	2,775 – 2,92 – 3,05	1,125 – 1,23 – 1,30	3,35 – 3,64 – 4,20			
IV b	18	2,65 – 2,92 – 3,10	1,20 – 1,24 – 1,275	3,25 – 3,63 – 4,10			
IV c	18	2,775 – 2,93 – 3,20	1,15 – 1,23 – 1,35	3,35 – 3,61 – 4,10			
IV d	19	2,60 – 2,90 – 3,125	1,10 – 1,19 – 1,325	3,20 – 3,51 – 3,85			

Таблица 43. Значения морфометрических показателей зубов M1 *Sclerionotopus rufoscapus* из отложений пещеры Махневская Ледяная (Пермское Предуралье)

Возрастные стадии	№ участка	N	Промеры, мм			
			Длина		Ширина	
			min–mean–max	min–mean–max	min–mean–max	min–mean–max
I	1	97	2,0 – 2,62 – 2,875	1,025 – 1,13 – 1,25	3,4 – 4,15 – 4,6	
	4	74	2,425 – 2,66 – 2,975	1,025 – 1,14 – 1,225	3,65 – 4,17 – 4,60	
	5	37	2,225 – 2,56 – 2,75	1,0 – 1,13 – 1,20	3,10 – 4,09 – 4,50	
	7	73	2,475 – 2,63 – 2,875	1,05 – 1,14 – 1,225	3,50 – 4,12 – 4,70	
	1	4	2,425 – 2,68 – 2,85	1,125 – 1,15 – 1,175	3,25 – 3,86 – 4,35	
	4	1	2,60	1,175	3,95	
	5	3	2,40 – 2,60 – 2,70	1,0 – 1,11 – 1,175	3,15 – 3,43 – 3,60	
II	7	4	2,65 – 2,80 – 3,0	1,15 – 1,20 – 1,25	3,50 – 3,99 – 4,45	
	1	3	2,75 – 2,82 – 2,90	1,15 – 1,18 – 1,20	3,65 – 3,83 – 3,95	
	4	–	–	–	–	
	5	4	2,525 – 2,74 – 2,85	1,15 – 1,20 – 1,25	3,20 – 3,51 – 3,70	
III	7	2	2,675 – 2,78 – 2,875	1,30	3,65 – 3,93 – 4,20	
	1	–	–	–	–	
	4	2	2,875 – 2,92 – 2,975	1,10 – 1,15 – 1,20	3,25 – 3,65 – 4,05	
IV b	5	1	2,55	1,15	2,85	
	7	1	–	1,225	4,20	
	1	1	2,875	1,1	3,50	
IV c	4	1	3,10	1,23	3,85	
	5	2	2,525 – 2,71 – 3,075	1,025 – 1,15 – 1,20	2,85 – 3,48 – 3,75	
	7	3	2,85 – 2,95 – 3,0	1,15 – 1,19 – 1,225	3,35 – 3,45 – 3,60	
IV d	1	3	2,775 – 2,84 – 2,975	1,125 – 1,14 – 1,175	3,25 – 3,35 – 3,50	
	4	2	2,875 – 2,90 – 2,925	1,15 – 1,18 – 1,20	3,20 – 3,43 – 3,65	
	5	2	2,65 – 2,68 – 2,70	1,025 – 1,10 – 1,175	3,65 – 3,70 – 3,75	
	7	8	2,625 – 2,86 – 3,075	1,15 – 1,20 – 1,275	3,20 – 3,62 – 4,05	

Таблица 44. Фауна и обилие мелких млекопитающих (насекомоядных и грызунов) Камского Приуралья (по Г.А.Воронову (1971)). Современность

Вид	Характеристика видов			Обилие
	Фаунистическая	Экологическая	Географическая	
<b>Отряд Насекомоядные</b>				
Обыкновенный еж	Евразийский	Лесной	Евр.-д.вост.	Редок
Обыкновенный крот	Европейский	Лесолуговой	Европейский	Обычен
Крошечная бурозубка	Евр.-сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Редок
Малая бурозубка	Евр.-сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Обычен
Средняя бурозубка	Сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Многочислен
Обыкновенная бурозубка	Сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Многочислен
Арктическая бурозубка	Сиб.-американ.	Лесотундровый	С.-аз.-с.-амер.	Редок
Равнозубая бурозубка	Сибирский	Лесной	Сиб.-д.вост.	Редок
Водяная кутора	Евр.-сибирский	Околоводный	Транспалеаркт	Редок
<b>Отряд Грызуны</b>				
Летяга	Сибирский	Лесной	В.-евр.-сиб.	Редок
Белка	Евр.-сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Обычен
Бурндук	Маньчжурский	Лесной	Сиб.-д.вост.	Обычен
Лесная мышовка	Евразийский	Лесостепной	Транспалеаркт	Редок
Хомяк	Европейский	Лугово-степной	Европейский	Обычен
Серая крыса	Китайский	Синантропный	Космополит	Обычен или многочислен
Домовая мышь	Европейский	Синантропный	Космополит	Обычен или многочислен
Полевая мышь	Евразийский	Лесопольный	Евр.-д.вост.	Обычен
Лесная мышь	Европейский	Лесопольный	Европейский	Многочислен
Мышь-малютка	Евразийский	Лесопольный	Транспалеаркт	Обычен
Водяная полевка	Евразийский	Околоводный	Транспалеаркт	Редок
Ондатра	Сев.-американ.	Околоводный	Циркумбореал.	Обычен
Полевка-экономка	Евр.-сибирский	Лесолуговой	Транспалеаркт	Обычен
Пашенная полевка	Евр.-сибирский	Лесолуговой	Транспалеаркт	Редок
Обыкновенная полевка	Европейский	Лугово-степной	Евр.-сибирский	Многочислен
Стадная полевка	Евр.-сибирский	Лугово-степной	Евр.-сибирский	Редок
Рыжая полевка	Европейский	Лесопольный	Евр.-сибирский	Многочислен
Красная полевка	Сибирский	Лесной	Циркумбореал.	Редок
Красно-серая полевка	Сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Редок
Бобр	Европейский	Околоводный	Европейский	Редок
Лесной лемминг	Евр.-сибирский	Лесной	Транспалеаркт	Редок

Таблица 45. Видовая структура (%) и численность (экз. на 100 л/с) мелких млекопитающих в Пермской области (1983-1988 гг.) (по: В.В.Демидову, М.И. Демидовой, 1990)

Вид	ССТ	ТСТ	ЗЮТ	ВЮТ	ХШЛ	ГТ	КЛ	ВО
Обыкновенная бурозубка	2,0	20,4	13,5	12,3	15,1	24,2	10,8	14,5
Средняя бурозубка	—	2,1	1,0	0,5	1,1	—	—	0,9
Малая бурозубка	—	—	0,4	0,2	0,5	—	—	0,3
Равнозубая бурозубка	—	—	0,6	0,9	—	0,5	—	0,4
Обыкновенная кутора	—	0,7	0,1	0,4	0,08	—	—	0,2
Лесная мышовка	+	—	—	0,1	—	1,1	0,7	0,1
Лесная мышь	1,0	5,7	13,3	14,5	19,8	11,1	15,8	14,9
Желтогорлая мышь	—	—	—	—	0,08	—	—	0,03
Полевая мышь	—	7,1	16,9	3,6	13,5	1,1	13,7	10,6
Домовая мышь	—	0,4	0,1	0,4	0,4	—	—	0,3
Мышь-малютка	—	0,7	1,3	0,1	0,2	—	0,7	0,5
Серая крыса	—	—	—	0,4	0,2	—	—	0,1
Обыкновенный хомяк	—	—	0,8	1,2	0,2	—	—	0,5
Красно-серая полевка	1,0	—	—	—	0,2	4,2	—	0,3
Рыжая полевка	79,2	36,1	32,5	44,2	33,8	32,6	35,3	37,2
Красная полевка	5,9	5,0	1,0	0,1	2,0	3,7	—	1,7
Водяная полевка	—	—	—	0,7	—	—	—	0,1
Полевка-экономка	5,0	7,5	5,2	8,0	4,6	7,4	2,2	5,7
Темная полевка	—	1,8	0,4	0,8	0,08	2,6	—	0,6
Обыкновенная полевка	5,9	12,5	13,0	11,4	8,2	11,6	20,9	10,9
Численность	5,1	8,6	7,9	17,4	7,0	6,5	3,9	8,0

Примечание. ССТ - светлохвойные среднетаежные леса, ТСТ - темнохвойные среднетаежные леса, ЗЮТ - западный участок южной тайги, ВЮТ - восточный участок южной тайги, ХШЛ - хвойно-широколиственные леса, ГТ - горная тайга, КЛ - Кузгурская лесостепь, ВО - в целом по области

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	7
Глава 2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВЫХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ .....	11
Глава 3. ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ КОСТНЫХ ОСТАТКОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ .....	19
3.1. Накопление и сохранность остатков млекопитающих в карстовых полостях .....	19
3.2. Особенности накопления остеологического материала в карстовых полостях в результате жизнедеятельности разных хищников .....	23
3.3. Местонахождения остатков мелких млекопитающих .....	26
3.3.1. Камень Козий .....	26
3.3.2. Камень Лазаревский .....	28
3.3.3. Камень Горелый .....	28
3.3.4. Пещера Дыроватый Камень на р. Вишере .....	29
3.3.5. Пещера Верхнегубахинская .....	33
3.3.6. Пещера Тайн .....	34
3.3.7. Грот Расик .....	35
3.3.8. Пещера Долгого Камня-1 .....	36
3.3.9. Грот Большой Глухой .....	37
3.3.10. Грот Шайтанский .....	39
3.3.11. Пещера Большая Махневская .....	40
3.3.12. Пещера Махневская Ледяная .....	41
3.3.13. Пещера Махневская-2 .....	43
3.3.14. Пещера Долгого Камня-3 .....	45
Глава 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЩЕЧНЫХ ЗУБОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ .....	47
4.1. Триба Lemmini .....	47
4.2. Узкочерепная полевка — <i>Microtus gregalis</i> Pallas, 1779 .....	49
4.3. Полевка-экономка — <i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776 .....	51
4.4. Копытные лемминги <i>Dicrostonyx torquatus</i> Pallas, 1779 и <i>Dicrostonyx guilielmi</i> Sanford .....	56
4.5. Красно-серая полевка — <i>Clethrionomys rufocanus</i> Sundevall, 1846 ..	57
Заключение .....	58
Глава 5. ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ .....	60
Глава 6. ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВЫХ КОМПЛЕКСОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА СОПРЯЖЕННОСТИ ХОДА ВЕКОВОЙ ДИНАМИКИ ИХ ЧИСЛЕННОСТИ .....	76
6.1. Виды-индикаторы палеоэкологической обстановки.....	77
6.2. Некоторые методические вопросы использования комплексов мелких млекопитающих в качестве индикаторов окружающей среды .....	79
6.3. Опыт изучения видовых комплексов грызунов Пермского Предуралья на основе анализа сопряженности вековой динамики их численности в позднем плейстоцене и голоцене ....	83
6.3.1. Характеристики видов, включенных в анализ .....	83
6.3.2. Корреляционный анализ числа остатков грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена территории Пермского Предуралья .....	86
6.3.3. Факторный анализ числа остатков грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена на территории Пермского Предуралья .....	88
6.4. Результаты анализа динамических плеяд в связи с выбором между двумя моделями природы «смешанных» фаун позднего плейстоцена .....	93
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	100
ЛИТЕРАТУРА .....	109
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	123

Научное издание

Фадеева Татьяна Владимировна  
Смирнов Николай Георгиевич

**МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ  
ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ  
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

*Печатается по решению Ученого Совета  
Института экологии растений и животных УрО РАН*

Технический редактор	Н.Гощицкий
Компьютерная верстка	И.Головачёв
Оформление обложки	С.Трофимовой

Подписано в печать 23.09.2008.  
Гарнитура Petersburg. Бумага ВХИ.  
Печать офсетная. Усл. печ. листов 10,75.  
Тираж 300 экз. Заказ №  
Цена договорная