

На правах рукописи

**КУЗЬМИНА Елена Александровна**

**ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ  
МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ  
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

03.00.16 - экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2006

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель      член-корреспондент РАН,  
доктор биологических наук  
Смирнов Николай Георгиевич

Официальные оппоненты:    доктор биологических наук,  
Кряжимский Федор Викторович

   кандидат биологических наук  
Яковлев Анатолий Германович

Ведущая организация        Институт проблем экологии и  
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится " \_\_\_\_ " \_\_\_\_\_ 2006 г. в \_\_\_\_ часов на заседании  
Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии  
растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул.  
8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии  
растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан " \_\_\_\_ " \_\_\_\_\_ 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного с  
доктор биологических наук



Нифонтова М.Г.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** На палеонтологическом материале по мелким млекопитающим основаны многие современные положения био-стратиграфии, хронологии и палеогеографии четвертичного периода, но изучение закономерностей динамики экосистем и их отдельных компонентов этого времени как часть экологической проблематики все еще находится на начальных этапах развития. Они рассматриваются в русле исторической экологии (Динесман и др., 1998; Смирнов и др., 1990), которая, в отличие от палеоэкологии, исследует непосредственную историю современных экосистем.

В русле проблем исторической экологии одной из самых актуальных является разработка представления об естественном, «нормальном», то есть антропогенно не измененном состоянии экосистем как о динамическом понятии. Эти разработки должны реализовываться через конкретные исследования истории экосистем (Агаджанян, 2001, 2004; Величко и др., 2002; Динесман, 1977, 1999; Ербаева и др., 1998; Маркова, 2002; Маркова и др., 2003; Смирнов, 2001, 2006; Alexeeva et al., 2001 и др.). История современных степных экосистем, существовавших в течение последних нескольких десятков тысячелетий, является одним из необходимых разделов данной проблематики.

Население мелких млекопитающих как компонент степных экосистем является удобным объектом исследования в исторической экологии, благодаря массовости их находок, относительно четкой приуроченности к местообитаниям, надежности таксономической диагностики. Этот объект был выбран как модельный при рассмотрении динамики важнейших компонентов (консументов первого порядка) в экосистемах пастбищного типа, и его углубленный анализ следует считать актуальным.

**Цель и задачи исследования.** Цель данной работы - изучение динамики качественных и количественных характеристик сообществ мелких млекопитающих (LAGOMORPHA, RODENTIA), обитавших на территории Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене. В связи с такой целью и учитывая возможности собранного материала, были поставлены следующие задачи:

1) изучить видовое разнообразие сообществ мелких млекопитающих и его динамику на протяжении позднего валдая, бореального, суббореального и субатлантического периодов голоцена;

2) изучить структуру позднеплейстоценовых и голоценовых сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья и ее динамику по следующим параметрам: относительная численность каждого вида в сообществе; относительная численность групп видов, различаемых по местообитаниям; относительная численность экологических группировок, выделенных по отношению видов к ведущим экологическим факторам, в частности, температуре и влажности;

3) выявить типы сообществ мелких млекопитающих, населявших Южное Зауралье в изучаемый период, по структуре доминирования и распределению групп видов по местообитаниям;

4) оценить характер динамики структуры сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья по сравнению с прилегающими территориями Южного Урала и Предуралья, а также Среднего Зауралья.

**Научная новизна.** Впервые на массовом материале охарактеризованы сообщества мелких млекопитающих современной степной части Южного Зауралья для нескольких хроносрезов: позднего валдая, бореального, суббореального и субатлантического периодов голоцена. В совокупности с данными А.Г. Малеевой и Т.В. Струковой по первой половине позднего плейстоцена реконструирована история развития сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене. Динамика доминирования и другие характеристики структуры населения мелких млекопитающих для данного региона описаны впервые.

**Практическая значимость.** Результаты работы используются в учебном процессе в Уральском государственном университете им. А.М. Горького при чтении курса «Историческая экология». Материалы и выводы используются в археологических исследованиях при реконструкции среды обитания древнего человека и установлении закономерностей взаимодействия человека с окружающей средой в прошлом.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. На протяжении максимума последнего оледенения, позднеледниковья, бореального, суббореального и субатлантического периодов голоцена видовой состав сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья был устойчивым. Заметные изменения в составе произошли в конце голоцена; в это время в регионе исчезли два вида (желтая пеструшка, тарбаганчик), ареалы которых отступили на юг-юго-восток.

2. Зональный степной тип сообществ на территории современной степной части Южного Зауралья существовал на протяжении всего изу-

чаемого периода. Установлена смена видов-доминантов в пределах зонального типа (степная пеструшка в позднем плейстоцене и узкочерепная полевка в голоцене); виды-содоминанты менялись от полупустынных форм в позднем плейстоцене до луговых форм в конце голоцена.

3. Динамика сообществ мелких млекопитающих степной части Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене отличалась существенно меньшим масштабом по сравнению с изменениями сообществ мелких млекопитающих более высоких широт Северной Евразии.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на конференциях молодых ученых в ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 1998, 1999, 2001-2004), на VII Териологическом съезде (Москва, 2003), на 4-м Европейском Конгрессе Териологов (Брно, Чехия, 2003), на Международной конференции «Вьживание в ледниковый период» (Лейден, Нидерланды, 2004), на Международной конференции «Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий» (Азов, 2005).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 3 статьи.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и приложения. Общий объем диссертации страниц, основная часть изложена на страницах машинописного текста. Работа содержит таблиц и рисунков. Список литературы включает источников, в том числе иностранных.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Введение.** В разделе приводятся актуальность проблемы, теоретическая и практическая значимость, цель и задачи исследования.

**Глава 1. Литературный обзор.** В главе приводится подробный обзор истории изучения четвертичных сообществ мелких млекопитающих (далее ММ) Южного Зауралья палеотериологами (Малеева, 1982; Малеева и др., 1988; Стефановский, Смирнов и др., 1987; Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1992; Струкова, 2002; Бородин, Струкова, Стефановский, 2003; Стефановский и др., 2003; Кузьмина, 2000). Показано, что до настоящих исследований наиболее полно был охарактеризован начальный этап позднего плейстоцена в развитии сообществ ММ лесостепной части Южного Зауралья (Верхняя Алабуга). Исследованные местонахождения лесостепного и степного Зауралья (Сухарыш, Каменка, Верхняя Гусиха) не имеют радиоуглеродных дат, и возраст сообществ ММ нельзя определить точнее, чем как

вторую половину голоцена. В единственном многослойном местонахождении степного Зауралья, имеющем и позднеплейстоценовые, и голоценовые слои – пещерной палеолитической стоянке Смеловская-II (Сальников, 1950, 1953; Бадер, 1971; Кузьмина, 1997, 2000), до наших исследований сведения о мелких млекопитающих были крайне скудны.

В главе дается обзор развития сообществ ММ на прилегающих к Южному Зауралью территориях. Описаны комплексы этой группы животных и их развитие в позднем плейстоцене и голоцене: в Среднем Зауралье (Струкова, 2000, 2002); горной части Южного Урала (Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1992; Smirnov, 1998); Южном Предуралье и на западном склоне Южного Урала (Яковлев, 1996, 2003; Яковлев и др., 2005); Прикаспийском регионе (Дмитриев, 2000, 2001), степном Заволжье (Опарин и др., 2005); на юге Западной Сибири (Зажигин, 1980).

**Глава 2. Характеристика района исследований.** В главе приводится краткая характеристика района исследований: рельеф и климат (2.1.), растительный покров (2.2.), почвы (2.3.), и развитие этих компонентов ландшафта в позднем плейстоцене-голоцене (Величко, и др., 2002; Хотинский, 1977; Кременецкий и др., 1998; Рябогина, 2004; Иванов, Чернянский, 1996 и др.). Также приводится характеристика современного животного населения (2.4.) и обзор изменений в фауне, произошедших в историческое время (Кириков, 1968 и др.). Приводится заключение о географическом своеобразии изучаемого региона.

Основной район исследований - *степная часть Южного Зауралья*, примыкает к восточному склону Южно-Уральских гор и занимает возвышенно-равнинные и равнинные территории, рельеф грядово-холмистый, сильно выровненный (Животный ..., 1995; Урал., 1968). Климат отличается большой сухостью (до 350-400 мм осадков в год); высота снежного покрова не превышает 0,3-0,4 м (Мордкович и др., 1997), распространена лесостепная и степная растительность. Все исследованные автором местонахождения этого района расположены на притоках р. Урал в районе г. Магнитогорска. Они объединены в *Магнитогорский ключевой участок* Южного Зауралья (рис.1).

Исследовалась также южная окраина Уральских гор - *степное (южное) Приуралье*. Данный участок находится в междуречье Сакмары и Урала. Рельеф грядово-увалистый и увалисто-холмистый. Зима холодная, малоснежная, лето жаркое, сухое. Растительность – разнотравно-ковыльно-типчаковые степи.

Южное Зауралье занимает внутриконтинентальное положение и отличается наибольшей сухостью по сравнению с прилегающими территориями. Коэффициент увлажнения в этом регионе не превышает 0,4 (Урал..., 1968), в то время как в горной части Южного Урала он равен 1,24, а в степном Приуралье – 0,52. Это обусловлено сезонными перемещениями арктического и полярного фронтов и движением теплых, насыщенных влагой западных воздушных масс.

Согласно ландшафтно-зоогеографическому районированию, Магнитогорский ключевой участок (Южное Зауралье) относится к *Зауральской северостепной провинции* (Чибилев и др., 1993) и население травяных мелких млекопитающих этой провинции насчитывает по разным оценкам от 22 (Марвин, 1969) до 26 (Чибилев и др., 1993) видов, принадлежащих к 6 семействам двух отрядов: Грызуны и Зайцеобразные (табл.1). Степное Приуралье лежит в пределах *Южноуральской низкогорной степной провинции*, в которой отмечены практически те же виды, за исключением желтогорлой мыши - типичного обитателя широколиственных европейских лесов.



- Магитогорский ключевой участок Южного Зауралья*
- 1 – Смеловская-II
  - 2 – Сыртинская
  - 3 – Чернышевская-III
  - 4 – Худолаз
  - 5 – Чернышевская-V
  - 6 – Алексеевская

- Степное Приуралье*
- 7 – пещера Черноречка
  - 8 – Верблюжка-1
  - 9 – Верблюжка-2

Рис. 1. Местонахождения, исследованные автором.

**Глава 3. Материал и методы исследований.** В подглаве 3.1. приводятся методы отбора образцов для палеофаунистических исследований; в 3.2. - методы определения костных остатков ММ. В подглаве 3.3. дается характеристика материала. В ней в разделах с 3.3.1.1. по 3.3.8.1. помещено описание точек сбора материала с указанием местоположения, литологического строения и состава вскрытых отложений. В разделах 3.3.1.2. - 3.3.8.2. дано описание полученного материала с указанием количества всех обнаруженных остатков. Датирование проводилось с помощью радиоуглеродного метода по органической фракции костей мелких млекопитающих в лабораториях ГИН РАН, ИГЭЭ РАН, СОАН РАН.

В работе представлен материал из 9 местонахождений (рис. 1), из которых новыми являются 8. Полевые исследования выполнены автором в 2000-2005 гг. в составе Южного палеозоологического отряда ИЭРиЖ УрО РАН. Для характеристики Магнитогорского ключевого участка изучено 6 пещерных местонахождений: Смеловская-II, Сыртинская, Алексеевская, Худолаз, Чернышевская-III, Чернышевская-V; для характеристики степного Приуралья изучено 3 местонахождения – пещера Черноречка и 2 гнезда филина: Верблюжка-1, Верблюжка-2. Определение ископаемых остатков проводили по щечным зубам при помощи определителей (Громов, Поляков, 1977; Громов, Ембаева, 1995; Шенброт и др., 1995) и эталонных коллекций. Для диагностики видовой принадлежности моляров лесных полевков из группы красная - рыжая использовали промеры второго верхнего и первого нижнего моляров (Коурова, 2001; Бородин и др., 2005; Дружинин, 2000), при определении хомячков (Эверсманнов – серый) учитывали промеры (Смирнов и др., 1990) и морфологию зубов. Остатки мышей в основном идентифицированы как *Apodemus ex gr. uralensis-agrarius*, лишь небольшую часть материала удалось определить до вида как малую лесную мышь. Остатки мышовок идентифицированы до рода: *Sicista sp.* Серые полевки из группы обыкновенная – восточноевропейская, идентифицированы только до уровня группы и обозначены как *Microtus ex gr. arvalis*, более точная диагностика этих видов-двойников – задача будущих исследований. Среди остатков сусликов нами выделены 2 размерные группы: крупная – *Spermophilus major*, и мелкая - *Spermophilus pygmaeus* (?).

Для характеристики сообществ мелких млекопитающих Магнитогорского ключевого участка Южного Зауралья было разобрано 24 элементарных образца; элементарный образец – это все костные остатки, полученные из одного условного горизонта с определенной площади

рыхлых отложений (Смирнов, 2003). Определено 26 353 щечных зуба (табл. 1), которые характеризуют позднеплейстоценовый и голоценовый этапы развития сообществ ММ.

Для территории степного Приуралья охарактеризовано 5 элементарных образцов из трех местонахождений и определено 844 щечных зуба ММ, все образцы относятся к позднему голоцену.

Зависимость числа обнаруженных таксонов от количества остатков представлена на рисунке 2. Из этих данных видно, что при выборке равной 1 тыс. и более зубов видовой состав выявляется наиболее полно. Учитывая, что каждый изученный нами хроносрез (табл. 1) охарактеризован более чем 2,5 тыс. остатков, можно говорить о значимости изученных характеристик сообществ.

Т а б л и ц а 1. Характеристика материалов, исследованных при участии автора в процессе выполнения работы, Магнитогорский ключевой участок Южного Зауралья

Хроносрез		C <sup>14</sup> даты, лет назад	Пещерные местонахождения	Кол-во элементарных образцов	Кол-во определенных остатков ММ
Этап	Периоды				
Голоцен	Субатланти-ческий	1470±90 1493±41	Чернышев-ская-III, Худолаз, Алексеевская, Сыртинская	7	8 190
	Суббореальный	2550±100 4029±51	Алексеевская, Сыртинская	2	3 925
	Атлантический	не охарактеризован материалами по ММ			
	Бореальный	8100±240 8450±200	Чернышев-ская-V, Алексеевская, Сыртинская	5	8 237
	Пребореальный	не охарактеризован материалами по ММ			
Поздний плейстоцен	Позднелед-никовье	13990±340	Сыртинская, Смеловская-II	4	3 362
	Максимум последнего оледенения	17160±190 22050±200 23617±267	Сыртинская, Смеловская-II	6	2 639

В настоящее время нет общепринятой методики интерпретации остеологических сборов для реконструкции структуры животного населения мелких млекопитающих позднего кайнозоя даже для однотипных по тафonomии зоогенных местонахождений. Известно, что общее количество накопленных в каждом слое костных остатков (при равной вероятности их сохранности) зависит, как минимум, от следующих факторов: интенсивности посещения хищником убежища, где накапливались пищевые остатки, и промысловой нагрузки хищника на ту или иную жертву. Последняя, в свою очередь, обусловлена доступностью, привлекательностью и обилием вида-жертвы.

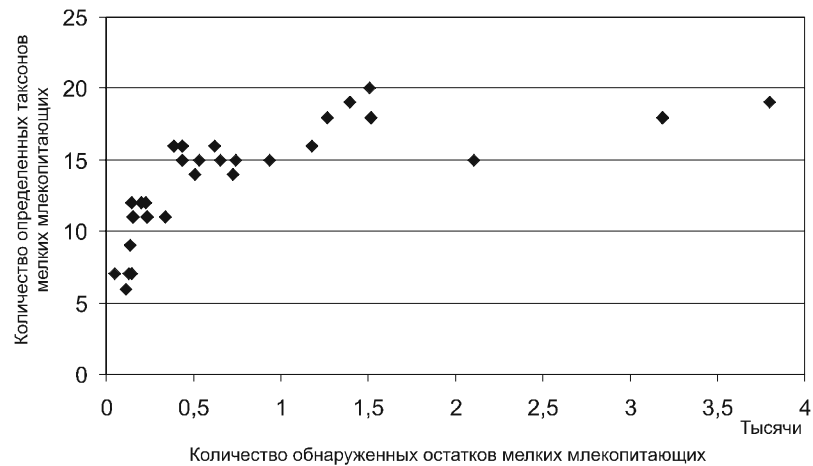


Рис. 2. Количество остатков и число обнаруженных таксонов для всех изученных элементарных образцов Южного Зауралья и степного Приуралья.

Для однотипных по тафonomии местонахождений допускается, что динамика относительного обилия остатков жертвы в местонахождении свидетельствует о динамике ее относительного обилия на охотничьем участке хищника.

В данной работе анализ динамики структуры сообществ основан главным образом на оценке изменения долей (в процентах) остатков видов в элементарном образце. Расчет долей остатков позволяет избежать от необходимости учитывать влияние интенсивности посещения хищником убежища. Проценты рассчитывали по сумме тех категорий

зубов, которые у вида представлены максимальным количеством экземпляров. Выбор такого способа обусловлен тем, что для идентификации разных видов пригодно разное число зубов.

Одна из трудностей интерпретации результатов связана с тем, что величина процента остатков каждого из видов зависит не только от количества зубов этого вида в выборке, но и от количества зубов других видов. Оценка абсолютной численности остатков, которая могла бы служить показателем численности популяций, является особой задачей, с особыми методами. Такие методы требуют оценки скорости накопления костных остатков, что возможно лишь при массовом применении абсолютных датировок для каждого местонахождения (Савинецкий, 2006). К сожалению, в данной работе такие расчеты удалось провести только для одного местонахождения – пещеры Алексеевской. Их результаты не противоречили выводам, полученным на основе анализа динамики долей остатков отдельных видов и их групп.

**Глава 4. Динамика состава сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене.** В работе показано, что на данной территории на протяжении всего изучаемого периода времени устойчиво встречались остатки следующих видов ММ: пищухи степной, суслика рыжеватоого, хомячка Эверсмана, степной пеструшки, водяной полевки, узкочерепной полевки, полевки-экономки. В категорию редких видов с флуктуирующей динамикой присутствия-отсутствия на протяжении всего изучаемого периода отнесены 5 видов: малый суслик, большой тушканчик, серый хомячок, степной сурок, тарбаганчик. Категорию видов, устойчиво встречаемых в голоцене и флуктуирующих в плейстоцене, составляют: хомяк обыкновенный, обыкновенная слепушонка, темная полевка, а также таксоны, определенные до уровня группы: полевки красная - рыжая, мыши малая лесная - полевая, полевки из группы обыкновенной, всего 6 таксонов.

В отдельную категорию выделена желтая пеструшка, которая присутствовала на изучаемой территории на протяжении всего позднего плейстоцена и большей части голоцена и исчезла в конце голоценового периода. Единичны находки копытного лемминга: два вторых нижних моляра было найдено для всего плейстоценового хроносреза (при сборах в 6 тыс. зубов), что заставляет предположить занос этого вида в погадке с прилегающих горных территорий. Находки крысы единичны в отложениях Южного Зауралья и степного Приуралья, они встречаются

Т а б л и ц а 2. Динамика состава сообществ травоядных мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене

№	Виды	Хронологические периоды*					
		1	2	3	4	5	6
LAGOMORPHA							
Сем. Ochotonidae							
1	<i>Ochotona pusilla</i>						
RODENTIA							
Сем. Sciuridae							
2	<i>Spermophilus major</i>						
3	<i>Sp. pygmaeus</i>						
4	<i>Marmota bobak</i>						
Сем. Dipodidae							
5	<i>Sicista sp.</i>						
6	<i>Allactaga major</i>						
7	<i>Alactagulus pumilio</i>						
Сем. Muridae							
8	<i>Apodemus ex gr. uralensis-agrarius</i>						
9	<i>Micromys minutus</i>						
10	<i>Rattus sp.</i>						
Сем. Cricetidae							
11	<i>Ellobius talpinus</i>						
12	<i>Allocricetulus evermanni</i>						
13	<i>Cricetulus migratorius</i>						
14	<i>Cricetus cricetus</i>						
15	<i>Ondatra zibethicus</i>						
16	<i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i>						
17	<i>Lagurus lagurus</i>						
18	<i>Eolagurus luteus</i>						
19	<i>Dicrostonyx sp.</i>						
20	<i>Arvicola terrestris</i>						
21	<i>Microtus gregalis</i>						
22	<i>M. oeconomus</i>						
23	<i>M. agrestis</i>						
24	<i>M. ex gr. arvalis</i>						

\* - в таблице представлены обобщенные данные по следующим хронологическим периодам: 1 – максимум последнего оледенения, 2 – позднеледниковье, 3 – бореальный период голоцена, 4 – суббореальный, 5 – субатлантический период голоцена, 6 – современность.

только в позднем голоцене, ближе к современности. Обобщенные данные динамики состава травоядных мелких млекопитающих Южного Зауралья по пяти хроносрезам и современный состав фауны региона представлены в таблице 2. Ондатра и мышь-малютка определены автором из погадок, собранных на изучаемой территории. Показано, что состав сообществ ММ на протяжении всего изучаемого хронологического периода был относительно стабильным. Два вида мелких млекопитающих исчезают из состава сообществ в позднем голоцене – желтая пеструшка и тарбаганчик.

В главе обсуждаются сведения об изменении ареалов некоторых видов мелких млекопитающих Северной Евразии на границе позднего плейстоцена – голоцена (Агаджанян, 2001; Смирнов, 2001; Markova, 1998 и др.). На территории Южного Зауралья существенные изменения распространения видов произошли только в конце голоцена и коснулись лишь тарбаганчика и желтую пеструшку. При этом сокращение ареала тарбаганчика носило региональный характер, а «вымирание» желтой пеструшки, фактически сильное сокращение позднеплейстоценового ареала этого зверька, в голоцене произошло на многих территориях Северной Евразии (Малеева, 1972; Дмитриев, 1981, 2000; Дупал, 2005). Обсуждаются причины «вымирания» желтой пеструшки и роль этого вида в сообществах ММ Южного Зауралья в изучаемый хронологический период. Автором впервые указано время «вымирания» желтой пеструшки для степных районов Зауралья – поздний голоцен.

**Глава 5. Динамика структуры сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене.** Оценка структуры животного населения мелких млекопитающих Южного Зауралья и ее динамики проведена по следующим параметрам: степени доминирования видов (5.1.); группам, выделенным согласно местообитанию животных (5.2.); группам, выделенным по отношению к градиенту температура-влажность (ксерофильные и мезофильные виды) (5.3.); по группам отношения зверьков к зимней спячке (5.4.). Представлены коэффициенты видового разнообразия и выровненности долей видов и рассмотрены типы сообществ ММ, населявшие территорию Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене (5.5.).

**5.1. Оценка структуры животного населения по степени доминирования видов.** Для выделенных хроносрезов – максимум последнего оледенения (24-17 тысяч лет назад, далее тыс. л.н.), позднеледнико-





**5.2. Динамика групп видов мелких млекопитающих, выделенных по местообитанию.** Обнаруженные мелкие млекопитающие были разделены на 5 категорий по местообитанию: *степные* (степная пеструшка, сурок степной, узкочерепная полевка, малый и рыжеватый суслики, степная пищуха, хомячок Эверсмана, серый хомячок, большой тушканчик); *полупустынные* (желтая пеструшка, тарбаганчик); *лесные* (лесные полевки, малая лесная мышь, пашенная полевка); *луговые* (хомяк обыкновенный, полевки из группы обыкновенная); *околоводные* (водяная полевка, полевка-экономка). Дискуссионным является вопрос о зональной приуроченности обыкновенной слепушонки. Некоторые исследователи (Дмитриев, 2001; Евдокимов, 2001) считают этот вид полупустынным. Мы же, учитывая полизональность слепушонки обыкновенной, рассматривали ее как степной вид (Смирнов и др., 1996; Markova et al., 1995). Была прослежена следующая динамика относительной численности групп травоядных ММ, выделенных по местообитанию (рис.5).

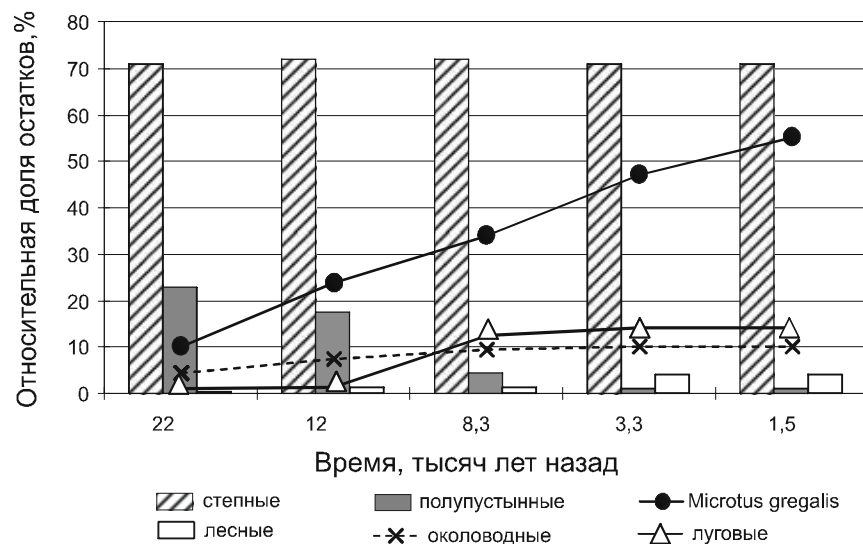


Рис. 5. Динамика долей остатков (%) групп видов мелких млекопитающих Южного Зауралья, выделенных по местообитанию, в позднем плейстоцене и голоцене.

На протяжении всего изучаемого периода в структуре населения мелких млекопитающих резко доминировала группа степных видов (около 70% остатков). При этом, как видно из рисунка 5, участие узкочерепной полевки в этой группе наиболее весомо проявилось в сообществах ММ конца голоцена.

Второе место в позднем плейстоцене занимала группа полупустынных видов (около 20%). В начале голоцена (бореальный период) на второе место по обилию перешла группа луговых видов (около 13%), а полупустынные виды сильно сократили свое обилие (4%). В суббореальном и субатлантическом периоде голоцена группа полупустынных продолжает сокращать свою численность (до 1%), а группа околоводных (10%) и лесных (4%) увеличивает обилие по сравнению с предыдущими периодами. Луговые виды продолжают стабильно занимать второе место в структуре населения ММ в конце голоцена.

**5.3. Динамика аридных элементов в структуре сообществ мелких млекопитающих.** Все виды ММ были поделены на две крупные категории по отношению к градиенту температура-влажность: *ксерофильная* группа (степные и полупустынные виды) и *мезофильная* (луговые, лесные, околоводные виды). Показано (рис.5), что ксерофильные элементы всегда преобладали на протяжении всего изучаемого периода, но доля их остатков с позднего валдая до субатлантического периода голоцена сократилась с 94% до 72%.

**5.4. Распределение мелких млекопитающих по отношению к зимней спячке.** Все обнаруженные таксоны мелких млекопитающих были поделены на три категории по отношению к зимней спячке (Громов и др., 1995; Млекопитающие..., 1977; Евдокимов, 2001): зимоспящие (*Spermophilus major*, *Sp.pygmaeus*, *Marmota bobak*, *Sicista subtilis*, *S.betulina*, *Allactaga major*, *Allactagulus pumilio*, *Cricetus cricetus*), незимоспящие (*Clethrionomys glareolus*, *Cl.rutilus*, *Lagurus lagurus*, *Eolagurus luteus*, *Arvicola terrestris*, *Microtus gregalis*, *M.oecconomus*, *M.agrestis*, *M.arvalis*, *Apodemus agrarius*, *Ap.uralensis*, *Ochotona pusilla*), и виды с пониженной активностью в зимнее время (*Cricetulus migratorius*, *Allocricetulus evermanni*, *Ellobius talpinus*). Динамика относительной численности групп видов ММ по отношению к зимней спячке в позднем плейстоцене-голоцене не прослеживается. Показано, что группа незимоспящих видов, которую составляют в основном полевки, доминировала на протяжении всего изучаемого периода (около 85%).

**5.5 Типы сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене.** Анализ состава и структуры сообществ ММ позволяет считать, что в пределах современной степной части Южного Зауралья зональный тип сообществ не менялся с позднего валдая до конца голоцена. Его можно охарактеризовать как зональный степной с динамикой доминантов (в пределах зонального типа) и содоминантов (из полупустынных и луговых местообитаний). Для позднего плейстоцена выделяется *позднеплейстоценовый степной тип* с доминированием степной и полупустынной групп видов. Для всего периода голоцена выделяется *голоценовый зональный степной тип* сообщества, внутри которого зафиксированы фазы нарастания доли узкочерепной полевки и уменьшения доли степной петрушки, а также резкое сокращение доли полупустынных видов. Такой тренд в развитии голоценовых сообществ унаследован от позднеплейстоценового этапа развития.

Характерное для прилегающих территорий, в частности для гор Южного (Смирнов и др., 1990; Яковлев и др., 2005) и Среднего Урала (Смирнов, 1993) и Среднего Зауралья (Струкова, 2000; 2002), существенное преобразование состава фаун на плейстоцен – голоценовом рубеже на изучаемой территории Южного Зауралья не проявляется. Подобный сглаженный характер преобразования сообществ ММ имел место в Южном Предуралье (Яковлев, 1995), где, как и на изучаемой территории, в позднем плейстоцене не была представлена тундровая группировка ММ, но проявлялось значительное участие мезофильных элементов в составе и структуре сообществ. В изучаемых сообществах Южного Зауралья, наоборот, доля ксерофильных элементов на протяжении позднеплейстоценового и голоценового периодов была постоянно велика. С одной стороны, это обусловлено географическим положением региона (глава 2) и тем, что территория находилась достаточно далеко от покровных валдайских оледенений и в меньшей степени испытывала их влияние, по сравнению с регионами, расположенными севернее и западнее. С другой стороны, состав и структура сообществ ММ унаследована от сообществ, существовавших на территории Южного Зауралья в начале позднего плейстоцена (Малеева, 1982; Струкова, 2002). Полученные результаты позволяют рассматривать динамику сообществ травяных мелких млекопитающих региона как сукцессию, а масштаб динамики оценивать на уровне изменений и смен (Смирнов, 2004) доминантов в пределах зонального степного типа.

## ВЫВОДЫ

1. Введен в научный оборот новый материал по 9 местонахождениям остатков мелких млекопитающих (24 элементарных образца, 26353 щечных зуба), что позволило охарактеризовать следующие хроносрезы: поздний плейстоцен - максимум последнего оледенения (2639 зубов); позднеледниковье (3362 зуба); бореальный, суббореальный, субатлантический периоды голоцена (8237; 3925; 8190 зубов соответственно).

2. На изучаемой территории обнаружены 22 таксона грызунов и 1 мелких зайцеобразных (5 семейств: *Ochotonidae*, *Sciuridae*, *Dipodidae*, *Muridae*, *Cricetidae*). 20 таксонов определено до вида, 3 - до рода (мышовки, крыса и копытный лемминг); в ряде случаев использовалась открытая номенклатура.

3. Установлено, что на данной территории на протяжении всего изучаемого периода времени устойчиво встречались остатки 7 видов (пищуха степная, суслик рыжеватый, хомячок Эверсмanna, степная пеструшка, водяная полевка, узкочерепная полевка, полевка-экономка). Показано, что состав сообществ мелких млекопитающих на протяжении всего изучаемого хронологического периода был устойчивым. Два вида исчезают из состава сообществ в позднем голоцене – желтая пеструшка и тарбаганчик. Изменений в составе фауны мелких млекопитающих на плейстоцен-голоценовом рубеже не зафиксировано.

4. В позднем плейстоцене в сообществах доминировала степная пеструшка (более 70%), содоминанты - желтая пеструшка (до 22%) и узкочерепная полевка (до 20%). На протяжении всего голоцена доминирует узкочерепная полевка (43-53%), степная пеструшка сокращает численность (17-6%); к концу голоцена содоминантом становится луговой вид - обыкновенная полевка (12%).

5. На протяжении всего изучаемого периода в структуре населения мелких млекопитающих резко доминировала группа степных видов (около 70% остатков). Второе место в позднем валдае и позднеледниковье занимала группа полупустынных видов (около 20%). В начале голоцена на второе место по обилию (около 13%) перешла группа луговых видов (сохраняя это положение до конца голоцена), а доля полупустынных видов сильно сократилась (до 4%). К концу голоцена группа полупустынных продолжает сокращать свою численность (до 1%), а доли околородных (10%) и лесных (4%) видов растут.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

6. При выделении более крупных категорий: ксерофильные (степные и полупустынные виды) и мезофильные (луговые, лесные, околоводные) показано, что ксерофильные элементы преобладали на протяжении всего изучаемого периода, но их доля с позднего валдая до субатлантического периода голоцена сократилась (с 94% до 72%).

7. При анализе структуры населения мелких млекопитающих по отношению к зимней спячке показано, что относительная доля группы незимоспящих видов всегда доминировала (около 85%). Доля зимоспящих, как и доля видов с пониженной активностью в зимнее время, изменялась мало.

8. В пределах современной степной части Южного Зауралья зональный тип сообществ не менялся с позднего валдая до конца голоцена. Его можно охарактеризовать как зональный степной с динамикой доминантов (в пределах зонального типа) и содоминантов (от полупустынных до луговых местообитаний). Для позднего плейстоцена выделяется позднеплейстоценовый степной тип с доминированием степной и полупустынной групп видов. Для всего периода голоцена выделяется голоценовый зональный степной тип сообщества, с фазами нарастания доли узкочерепной полевки и уменьшения доли степной петрушки, при резком сокращении доли полупустынных видов. Такой тренд в развитии голоценовых сообществ унаследован от позднеплейстоценового этапа развития.

1. Кузьмина Е.А. Фауны грызунов Южного Зауралья в позднем плейстоцене – голоцене / Е.А. Кузьмина, Н.Г. Смирнов, Т.П. Коурова / Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: сб. тр. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. Вып. 2. С.121-127.

2. Смирнов Н.Г. Реконструкция среды обитания древнего населения степных районов Урала по микропалеотериологическим данным / Н.Г. Смирнов, Е.А. Кузьмина // XV Уральское археологическое совещание: тез. докл. междунар. науч. конф. Оренбург, 2001. С.32-33.

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

4. Кузьмина Е.А. Позднеголоценовые грызуны из местонахождения Янгана-Пэ-4 на Полярном Урале / Е.А. Кузьмина, И.Б. Головачев // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: сб. тр. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 1999. С.100-104.

5. Кузьмина Е.А. Ископаемые мелкие млекопитающие из карстовых полостей Южного Зауралья / Е.А. Кузьмина // Биота горных территорий: история и современное состояние: сб. тр. конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2002. С.92-97.

6. Kuzmina E.A. Late Pleistocene and Holocene small mammals from karst cavities of the South Trans-Urals / E.A. Kuzmina // 4-th European Congress of Mammalogy: Program & Abstracts & List of Participants. Brno, 2003. P. 148.

7. Кузьмина Е.А. Позднеплейстоценовые и голоценовые сообщества мелких млекопитающих из пещерных местонахождений Южного Зауралья / Е.А. Кузьмина // Четвертичная палеозоология на Урале: (к 90-летию со дня рождения И.М. Громова): сб. науч. тр. Екатеринбург, 2003. С. 193-210.

8. Кузьмина Е.А. Фауны мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене / Е.А. Кузьмина // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий: материалы междунар. конф. Ростов-н/Д, 2005. С.53-54.

9. Смирнов Н.Г. Динамика экосистем Южного Зауралья в голоцене / Н.Г. Смирнов, Е.А. Кузьмина // Археология Урала и Западной Сибири: (к 80-летию со дня рождения Владимира Федоровича Генинга): сб. науч. тр. Екатеринбург, 2005. С.23-33.

Работа выполнена при поддержке проектов РФФИ №№ 99-04-49032, 01-04-06331 (МАС), 02-04-49181, 05-04-48675, гранта молодых ученых УрО РАН, а также программы поддержки научных школ РИ-112/001/249 и НШ № 5286.2006.4.