УДК 591.9+551.79

Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Рассматриваются вопросы современного состояния фауны севера Западной Сибири, приводятся данные по ископаемым фаунам млекопитающих и насекомых, обсуждаются возможности реконструкции становления современных фаун. Значительное внимание уделено методическим вопросам палеоэкологических реконструкций и учета численности современных животных.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, специалистов в области популяционной экологии, морфологии, палеонтологии четвертичного периода и биостратиграфии.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук **А. В. Бородин**

Рецензенты кандидаты биологических наук

Е. С. Некрасов, Ф. В. Кряжимский

С $\frac{21008—1496—158(86)}{055(02)7}$ 29—1988

© УрО АН СССР, 1988

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

Н. Г. СМИРНОВ

АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД В ИЗУЧЕНИИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В большинстве работ по палеоэкологии авторы ограничиваются обсуждением вопросов реконструкции ландшафтной и климатической обстановки отдельных эпох и регионов и почти не касаются проблемы реконструкции (и тем более динамики) экологических свойств вымерших и ныне существующих плейстоценовых видов. Ареалогический метод, широко применяемый в работах по палеоэкологии плейстоценовых млекопитающих, нуждается в серьезном углублении как по линии конкретных методик его применения, так и в плане методологических основ его использования (Динесман, 1984). Суть метода сводится к исследованию ряда признаков ареала изучаемого вида и рассмотрению их в качестве обобщенных показателей биологических свойств вида. Рассматриваемая территория является весьма удобной моделью для разработки целого ряда вопросов палеоэкологии.

Западно-Сибирская низменность самая большая в мире, она протянулась более чем на 2300 км от берегов Карского моря на севере до Алтая на юге и на 1500 км с запада на восток — от Уральских гор до Енисея (Абрамович и др., 1963).

Почти в строго широтном направлении сменяются зоны тундры, лесотундры, тайги, лесостепи и степи. В пределах низменности отсутствуют какие-либо физические преграды для расселения и миграций млекопитающих, это практически идеальная аккумулятивная равнина со слабым уклоном по долинам Оби и Иртыша.

Поверхность равнины до глубины 3000 м сложена осадочными породами от юрского до четвертичного возраста, причем последние перекрывают всю низменность мощным чехлом рыхлых отложений, в которых за последние два десятилетия были обнаружены многие местонахождения остатков крупных и мелких млекопитающих (Малеева, 1970; Зажигин, 1980; Смирнов и др., 1986). Основные толщи получили спорово-пыльцевую характеристику. Однако до сих пор наблюдается некоторая диспропорция палеонтологической изученности Западной Си-

бири: ее южные районы охарактеризованы несравнимо более подробно, чем северные. Существенная неравномерность имеется и в изучении фаун отдельных эпох плейстоцена. Недостаточность фактического материала удерживает от постановки задачи последовательной реконструкции пространственно-временной динамики ареалов млекопитающих Западной Сибири. Однако накопленные данные позволяют до определенной степени решить вопрос о границах применимости ареалогического метода для рассмотрения проблем палеоэкологии и палеогеографии.

Соотношение актуализма и исторического метода при анализе пространственно-временной динамики ареалов млекопитающих

Суть метода актуализма сводится к использованию сведений о настоящем для исследования прошлого, и, как верно отметили К. М. Завадский и Э. И. Колчинский (1977), он противоположен историческому методу, при котором прошлое изучается для понимания настоящего. Далее этими авторами высказано принципиально важное положение, которое необходимо процитировать и подробно разобрать: «Правильно, видимо, то, что общей теоретической основой этих методов служит принцип развития. Следствием этого принципа выступает ситуация, при которой настоящее более или менее отличается от прошлого. Именно для таких ситуаций, которые рассматриваются в качестве общего случая, действенны оба метода» (с. 52). По методу актуализма, обнаружив остатки каких-то видов в отложениях определенного возраста, можно утверждать, что на месте находки во время образования захоронения остатков существовали условия, аналогичные тем, которые характерны для современного ареала найденного вида. Тогда с помощью методов ареалогического и актуализма решалась бы палеогеографическая задача — воссоздать ландшафтно-климатическую обстановку прошлого. Однако на пути ее решения стоит по крайней мере четыре существенных препятствия: 1) заметное количество случаев, когда в древних фаунах сосуществовали формы, ареалы которых в настоящее время имеют взаимоисключающие характеристики; 2) обусловленность границ ареалов не только, а, может быть, даже не столько ландшафтно-климатическими факторами, сколько биотическими отношениями; 3) высокая эвритопность многих современных видов и родов; 4) возможные, а в ряде случаев бесспорные факты исторической динамики экологических свойств видов и связанная с этим динамика ареала. Обсудим эти ограничения подробнее.

Можно привести много примеров плейстоценовых фаун с сосуществующими видами, ареалы которых в настоящее время не только не перекрываются, но и имеют взаимоисключающие

характеристики. Это так называемые «смешанные фауны», мамонтовые, перигляциального типа, тундростепные, дисгармоничные фауны. Последний термин в наиболее общем виде отражает специфику описываемого явления. Существует представление о том, что совместное нахождение костных остатков северных оленей и сайгаков, лошадей, шерстистых носорогов, леммингов и степных пеструшек, сусликов и песцов — результат дальних сезонных миграций. Известно, что регулярные летние заходы стад сайгаков на север в лесостепи — неотъемлемая часть образа жизни этих копытных в голоцене. Сейчас эти миграции составляют сотни километров к северу от мест зимовок. Северные олени также совершают дальние перекочевки; их путь может достигать 500—700 км и более за сезон. В холодные эпохи плейстоцена, когда лесной зоны не было, ареалы этих видов могли перекрываться только за счет миграций. Однако признание факта сезонных миграций еще не объясняет феномена дисгармоничных фаун. Во-первых, на обширных пространствах современной зоны умеренного климата Евразии и Северной Америки имеются сотни местонахождений, где в слоях холодных эпох плейстоцена встречаются одни дисгармоничные фауны, в состав которых входят не только копытные, но и грызуны, не способные к дальним передвижениям. Правда, при массовых вспышках численности современных леммингов, когда плотность их поселений достигает определенных пределов, в горных районах иногда бывают случаи массовых передвижений вниз, с гор, но расстояния, которые способны пройти лемминги, не превышают 10 км. На равнинных же территориях даже при вспышках численности подобных направленных массовых передвижений не наблюдается.

Зона распространения дисгармоничных фаун, имеющих в своем составе степных и тундровых грызунов, в холодные эпохи позднего плейстоцена в европейской части СССР составляла до 800 км с севера на юг, а в Западной Сибири — 700 км. Совместное обитание сайгака и северного оленя фиксируется на значительно больших территориях, в Западной Сибири это зона протяженностью в том же направлении около 1500 км.

Вероятно, зону, определяемую по остаткам мелких млекопитающих, можно признать территорией постоянного обитания представителей дисгармоничных фаун, а случаи находок сайги севернее этой зоны и северных оленей южнее — результатом сезонных миграций. В пределах зоны стабильного существования дисгармоничной фауны позднего плейстоцена перекрывались ареалы таких животных, современные потомки которых обитают в условиях, имеющих взаимоисключающие климатические и ландшафтные характеристики. Мы не относим к таковым случаи совместного нахождения представителей родов копытных и сибирских леммингов с одной стороны и сусликов и сурков — с другой, так как они ныне обитают на одних территори-

ях в тундрах Восточной Сибири. Постоянный компонент дисгармоничных фаун — пеструшки родов *Lagurus* и *Eolagurus*, обитающих ныне только в степной зоне, в сочетании с леммингами — копытными и настоящими. Крайний случай дисгармоничной фауны — совместное нахождение с леммингами таких животных, как садовая соня (Nadachowski, 1982).

На таком палеофаунистическом материале только методом актуализма невозможно реконструировать древние климаты и ландшафты, поскольку рамки этого метода не позволяют представить обитание цокора, садовой сони или выхухоли в районах вечной мерзлоты и тундровой растительности, а обитание леммингов — вне этих районов.

Вторая трудность использования этого метода при реконструкции климатов и ландшафтов прошлого по данным современных ареалов млекопитающих состоит в том, что границы ареалов определяются далеко не только климатическими и ландшафтными факторами. Очень верно заметил Ю. И. Чернов (1975), обсуждая вопрос о соотношении зоогеографических и ландшафтных границ: «Утверждение тождества зоогеографических и ландшафтных границ фактически означает отказ от самостоятельного зоогеографического районирования. Если зоогеографические границы всегда совпадают с ландшафтными, то, естественно, нет никакого смысла в специальном зоогеографическом районировании. Зоогеографам остается «населять» физико-географические подразделения животными» (с. 185—186). Примерно то же можно сказать и о границах ареалов. Если бы климатические рубежи обусловливали границы ареалов животных, то пространства, ограниченные соответствующими изотермами, нужно было бы лишь «населить» определенными видами.

Можно привести массу примеров того, что лимитирующими факторами в расселении млекопитающих являются не только температура и количество осадков.

Трудности использования видов млекопитающих в качестве индикатора условий прошлого возникают и в тех случаях, когда эти виды имеют большую биотопическую пластичность. При подробном рассмотрении выясняется, что последняя характерна даже для таких, казалось бы, стенобионтных видов грызунов, как лесная и садовая сони, слепушонка, большой тушканчик и других. Приведем лишь один конкретный пример.

Лесная соня имеет весьма обширный ареал, заселяя в Европе леса от Швейцарии и Австрии на западе до Урала на востоке и от Балканского полуострова на юге до Литвы и Татарии на севере. В Азии ареал вытянут по горным лесам от Кавказа и Передней Азии через Среднюю Азию до Монгольского Алтая (Айрапетянц, 1983). На этой обширнейшей территории сони обитают в самых разнообразных климатических условиях и, проявляя поразительную пластичность экологических

свойств, вполне успешно эти пространства осваивают. Пищевой рацион вида не ограничен орехами, семенами или плодами определенных растений, а включает таковые любых деревьев и кустарников и, кроме того, корма животного происхождения. Сони умеют устраивать весьма разнообразные летние гнезда-убежища и зимние подземные жилища, проявляя при этом большую изобретательность в подборе мест для строительства гнезд, выборе строительных материалов, а также упорство и агрессивность в занятии чужих мест и терпимость в выборе соседей. Даже такой существенный признак, как способ переживания неблагоприятных зимних условий, у них изменчив: в северных районах ареала спячка длится более семи месяцев, тогда как в Передней Азии она отсутствует вовсе. Излюбленные биотопы лесной сони — заросли кустарников — также не являются единственно пригодными для жизни; зверьки могут находить подходящие места и среди скал, и даже в полузакрепленных бугристых песках. Существенный лимитирующий фактор на севере и востоке европейского ареала — отсутствие достаточного количества плодовых деревьев и кустарников. Как нам кажется, в таких условиях даже обилие животного корма не дает спасительного выхода, так как в конкретной борьбе лесную соню побеждает более крупный близкий вид — соня садовая.

В палеозоологической литературе по позднему кайнозою часто используется такая схема анализа, при которой на основе выделения видов или родов, имеющих в современности зональные ареалы или достаточно четкую биотопическую приуроченность, подсчитывается их доля или доля их предков в ископаемых фаунах и делается вывод о преобладании на изучаемой территории тех или иных ландшафтно-климатических условий (Маркова, 1985; Chaline, 1972; Bonifay, 1982). Такие работы в прошлом помогали устранять полное незнание о среде в отдельные эпохи плейстоцена, сейчас же представляются не просто устаревшими, но и сдерживающими развитие историко-экологических исследований, так как в самой их идее заложена мысль о полном тождестве биологических и ландшафтно-климатических характеристик ареалов предков и потомков, игнорирующая принцип историзма.

Явление эволюции экологических свойств крупных таксонов животного и растительного мира не вызывает сомнения уже со времен внедрения в умы ученых идеи об эволюции органического мира. Мысль об изменяемости и эволюции морфологических свойств и характеристик видов доминирует в биологии со времени расцвета теории Дарвина, тогда как идея об историческом изменении экологических свойств видов не только не является общепринятой, но и до сих пор встречает активное противодействие многих зоологов. Думается, что дело тут не только в консервативности мышления. Напомним, что явление эволюции

экологических свойств животных, названное Л. Ш. Давиташвили (1948) экогенезом, доступно реальному изучению лишь методами палеоэкологии, тогда как большая часть представителей этой науки занята не изучением исторической динамики экологических свойств, а обратным: методом актуализма по находкам ископаемых животных восстанавливаются такие характеристики, как глубина водоемов, их соленость и температура, — для морских местообитаний и различные ландшафтно-климатические характеристики — для континентальных. Такое положение было понятным и терпимым до тех пор, пока в палеогеографии и палеоклиматологии биоиндикационный метод был практически лишь вторым наряду с литологическим. Идеи экогенеза служили тормозом для развития палеогеографии и палеоклиматологии, так как они не позволяли использовать метод актуализма для реконструкции среды прошлого на основе данных по экологии современных форм. Недоучет фактов эволюции экологических характеристик в некоторых группах животных, безусловно, в ряде случаев приводит к ошибкам в реконструкциях среды, но для большинства беспозвоночных со слабыми возможностями адаптивных реакций эти ошибки не влекут за собой серьезного искажения палеогеографической картины. Иное дело — ситуация в палеогеографии сегодня, когда появились такие прямые и точные методы, как изотопные или синоптико-динамические, применение которых делает необязательным использование находок остатков животных — индикаторов тех или иных ландшафтно-климатических условий. Стало возможным прямыми палеотемпературными методами реконструировать климатические условия разных эпох, восстанавливать растительность с помощью таких методов, как фитолитный и спорово-пыльцевой анализ.

Безусловно, ряд групп животных, например, панцирные клещи и жесткокрылые, имеют значительно большую экологическую консервативность по сравнению с млекопитающими, и потому в некоторых случаях могут выступать как удобный индикатор природной среды в плейстоцене. Следовательно, применение ареалогического метода в его традиционном варианте по отношению к этим группам останется удобным и перспективным. Млекопитающие же с их огромными адаптивными возможностями могут служить скорее не индикаторами палеоусловий, а прекрасным объектом для исследования явлений экогенеза.

Изучение экогенеза на родовом, видовом и внутривидовом уровнях представляется перспективным и важным в рамках проблем исторической и эволюционной экологии. Центральные вопросы здесь — скорость, направление и масштабы изменения таких экологических характеристик вида, как зональное и биотопическое распределение, кормовой спектр и другие доступные анализу параметры экологической ниши. Ареалогический метод может и должен сыграть важную роль в их решении.

Роль некоторых признаков ареала в изучении исторической экологии млекопитающих

Современное состояние проблем палеогеографии, палеоклиматологии и палеоэкологии настоятельно требует уточнения задач ареалогического метода и конкретных методик их решения. Для того, чтобы принцип развития был руководящим в получении информации при анализе пространственно-временной динамики ареалов, важно умело сочетать исторический метод и актуализм.

Прежде всего следует строго разграничить признаки ареала на географические, климатические, флористические и фаунистические, вычленить наиболее удобные и надежные методы их реконструкции и описания и четко определить, что они дают для решения вопросов исторической экологии млекопитающих. Представляется, что параметры описания ареала должны отвечать четырем основным требованиям.

1. Они не могут быть ориентированы только на метод актуализма, их применение должно учитывать возможность изменения признаков в пространстве и времени.

2. Каждый признак обязан давать объективные сведения о биологически значимой характеристике ареала.

3. С равной или близкой степенью достоверности признак должен быть установим как для современного, так и для прошедших этапов существования видов.

4. Историческая динамика этого признака должна служить мерой изменения важнейших биологических показателей и специфики среды именно изучаемого вида, а не окружающей среды вообще.

Географические признаки ареала — это его площадь, территориальная привязка, протяженность в широтном или долготном направлениях, степень целостности и т. д. Описание их обычно не вызывает особых трудностей как для современности, так и для прошлых эпох (при условии достаточной палеозоологической изученности обширных территорий). Труднопреодолимые методические сложности возникают в тех случаях, когда часть древнего предполагаемого ареала в настоящее время затоплена или осадки соответствующего времени размыты более поздними трансгрессиями, что, например, часто имело место в северных районах Западной Сибири.

Размеры ареала и особенно их историческая динамика — сокращение или увеличение во времени — служат наиболее общим и простым индикатором степени экологического прогресса вида. Другие географические признаки ареала необходимы для понимания особенностей распределения вида по территории; они же составляют ту основу, на которую проецируются все остальные сведения об изучаемом виде.

Климатические признаки — это прежде всего температура и количество осадков, характерные для ареала изучаемого вида. Они легко описываются для современных ареалов по литературным данным. Среди методов палеоклиматологии наиболее надежны для плейстоцена изотопные. Методы, основанные на изучении динамики видового состава или морфологических особенностей животных, нельзя рассматривать как основные. Ценность разных групп животных как индикаторов климата, безусловно, различна, но млекопитающие в этом плане представляются наименее перспективной группой.

Важность получения объективных климатических характеристик ареалов млекопитающих для разных эпох трудно переоценить. Однако для решения задач палеоэкологии необходимо знать не только величины среднегодовых показателей, но и распределение тепла и влаги по сезонам, а также другие параметры климата, главным образом те, которые на разные виды оказывают различное влияние. Особое внимание необходимо обращать на градиенты климатических показателей внутри ареала: понятно, что минимальные и максимальные величины имеют большее экологическое значение, чем средние. Поэтому и при временных сопоставлениях также важно учитывать исторический ход не только средних значений температур или количества осадков в пределах ареала, но и изменение крайних значений этих признаков.

Флористические признаки ареала, т. е. состав и соотношение разных групп растительности, описываются на основе геоботанических карт для современности и реконструируются методами спорово-пыльцевого анализа. В безлесных районах, где основу растительности составляют злаки, существенное дополнение дают результаты фитолитного анализа (Динесман, 1984). В некоторых случаях возникает необходимость проводить определение углей, которые в массе встречаются на археологических памятниках, а также привлекать результаты анализа разнообразных микроостатков растений и семян.

Значение описания флористических признаков ареалов млекопитающих состоит прежде всего в том, чтобы дать полноценную характеристику мест обитания изучаемых животных. Для этого необходимо ясное представление как о зональном типе растительности, так и о растительности локальных мест обитания (биотопов). Последнее практически невозможно без применения специальных исследований (см., напр., ст. Н. К. Пановой с соавторами в наст. сб.).

Фаунистическая характеристика ареала какого-либо вида, подвида или рода представляет собой список видов, а если необходимо, то и подвидов, ареалы которых перекрываются с таковым изучаемого объекта; желательно указывать и степень перекрывания ареалов. Для описания ее можно ввести, например, следующие градации: 1) «полностью перекрываются» —

95—100 % площади ареала изучаемого вида перекрывается ареалом другого вида; 2) «сильно перекрываются» — перекрыто более 60% площади ареала изучаемого вида; 3) «значительно перекрываются» — перекрывание составляет от 30 до 60 % площади ареала; 4) «слабо перекрываются» — перекрывающиеся площади составляют от 10 до 30 %; 5) «соприкасаются» — при перекрывании площадей менее чем на 10 %.

Составление подобных характеристик по картам ареалов мелкого масштаба для современных видов дает примерно такое же обобщение, как при использовании данных по спискам фаун аллювиальных или пещерных местонахождений, в которых концентрируются остатки животных, обитавших в радиусе нескольких километров вокруг места захоронения. Это обстоятельство в сочетании с массовостью и хорошей представительностью палеонтологических сборов является гарантией того, что фаунистические характеристики ареала, устанавливаемые для древних и ныне живущих форм, не должны принципиально отличаться по степени достоверности и уровню обобщения.

При описании ареала исследуемого вида млекопитающих **фаунистическая характеристика** может быть мерой разнообразия состава зооценозов, в которых обитал или обитает этот вид. Историческая динамика фаунистической характеристики служит хорошей обобщенной мерой экологической пластичности вида.

Соотношение разных признаков ареала в их пространственной и временной динамике позволит оценить роль разных факторов в изменении экологического статуса вида, условий его обитания и путей реализации экологического прогресса. Кроме того, применение ареалогического метода в предлагаемой форме ведет к получению данных для выяснения соотношения процессов исторического экогенеза и временной динамики морфологических признаков, на которых базируется большая часть **эволюционных построений**. Это даст возможность представить пути и закономерности эволюции каких-либо видов с более широких позиций и в связи с исторической динамикой природной среды.

Опыт использования географической и фаунистической характеристики ареалов копытных леммингов для изучения исторической экологии рода

В настоящее время вид *Dicrostonyx torquatus* населяет самую северную оконечность низменности — полуострова Ямал, Гыдан, Тазовский. Ширина полосы ареала этого вида составляет около 800 км (между 66 и 73° с. ш.). Следует отметить, что северная граница ареала проходит по границе суши, а не обусловлена какими-то иными факторами. В позднем плейстоцене на территории Западной Сибири обитал копытный лемминг

D. guilielmi, считающийся предковым по отношению к современному, причем его ареал на обсуждаемой территории был значительно шире. Остатки этого вида обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях на Ямале, в низовьях и районах широтного участка течения Оби, на ее притоках Вах, Малый Юган, в местонахождениях на притоке Иртыша — р. Демьянке (Смирнов и др., 1986). Южнее, в центральных районах низменности (на юге Тюменской, в Омской и Новосибирской областях) определить районы обитания копытного лемминга в позднем плейстоцене очень трудно из-за отсутствия местонахождений мелких млекопитающих, возраст которых был бы надежно датирован поздним плейстоценом. Среди сборов А. Г. Малеевой позднеплейстоценовые остатки копытного лемминга *D. guiliemi* отмечены в отложениях соответствующего возраста в местонахождении Ница в Зауралье (Малеева, 1983). Копытные лемминги обнаружены и на другом, восточном, фланге низменности в позднеплейстоценовых покровных суглинках Багатского карьера (Галкина, Форонова, 1980). Эти данные позволяют предположить, что в позднем плейстоцене южная граница ареала вида проходила примерно по 56° с. ш. Северную же границу определить сложнее, так как очертания суши Западной Сибири в позднем плейстоцене — предмет острых дискуссий среди геологов. Вероятно, не будет большой ошибкой оценить ширину ареала копытного лемминга с севера на юг в позднем плейстоцене примерно в 1500 км — если исходить из синхронности находок остатков вида на Ямале и в средней части низменности. Возможно, ареал леммингов в это время и не достигал такой протяженности, если в холодные фазы позднего плейстоцена северная оконечность низменности была непригодна для обитания животных из-за развития покровного ледника и подпрудных озер или трансгрессий, и зверьки могли жить только южнее этих водоемов. В эпохи потеплений ширина ареала не всегда менялась, а весь он смещался к северу; возможно, что следы такого состояния мы и обнаруживаем в местонахождениях на Ямале и Нижней Оби. Вопрос состоит в том, где была южная граница ареала в теплые эпохи, а северная — в холодные, и может быть решен только с помощью методов радиоуглеродного датирования имеющихся находок и новых сборов позднеплейстоценовых фаун.

В отложениях среднеплейстоценового возраста находки копытных леммингов (*D. simplicior — D. okaensis*) довольно многочисленны в Томском Приобье — Кубаево, Мазалово, Карташов (Зажигин, 1980), Воровский яр (Мотузко, 1975); на участке от Тобольска до Ханты-Мансийска в нижнем течении Иртыша и на нижней Оби — Хашгорт (Смирнов и др., 1986). Остатки копытных леммингов имеются также в местонахождении Мальково под Тюменью (Малеева, 1970), вероятно, возраст их тоже среднеплейстоценовый.

Таблица 1

Списки видов грызунов и зайцеобразных к фаунистической характеристике ареалов современных видов копытных леммингов

Степень перекрывания ареала	*D. torquatus*	*D. graenlandicus*	*D. hudsonius*
Полное	* *Lemmus sibiricus* * *Lepus timidus*		*Lepus arcticus*
Сильное	* *Microtus gregalis*	*Lemmus sibiricus* *Clethrionomys rutilus* *Lepus arcticus* *Citellus parryi*	*Synaptomys borealis* *Microtus pensilvanicus*
Значительное	* *M. middendorffii* *Ochotona hyperborea*	*M. pensilvanicus* *M. oeconomus*	*Cl. gapperi* *Ondatra zibetica* *Erithizon dorsatum*
Слабое	*Alticola lemminus* * *Cl. rutilus* *Cl. rufocanus* * *M. agrestis* * *Arvicola terrestris* *Citellus parryi*	*Ondatra zibetica* *Erethizon dorsatum* *Lepus americanus* *Lepus othus* *Castor canadensis*	*Phenacomys intermedius* *Lepus americanus* *Tamiasciurus hudsonius* *Castor canadensis*
Ареалы соприкасаются	* *Cl. glareolus* * *Ondatra zibetica* * *Sicista betulina* * *Sciurus vulgaris* * *Pteromis volans* * *Tamias sibiricus* *Marmota camtschatica*	*Cl. gapperi* *Ph. intermedius* *M. xanthognatus* *M. miurus* *Syn. borealis* *Zapus hudsonius* *Tamiasciurus hudsonius* *Ochotona princeps*	*Peromyscus maniculatus* *M. chrotorrhinus* *Zapus hudsonius* *Napaeozapus insignis* *Marmota monax* *Glaucomys sabrinus*

* — обитают в Западной Сибири.

Как и для позднего плейстоцена, вопрос о степени целостности ареала и его ширине в среднем плейстоцене весьма сложен из-за трудностей корреляции возраста северных и южных местонахождений.

Очертить ареал эоплейстоценовых леммингов рода *Dicrostonyx* в Западной Сибири совершенно невозможно, так как их находки известны лишь из нескольких, близких по расположению местонахождений скородумской фауны на р. Иртыш выше г. Тобольска. Кроме них аналогичные по морфологическим признакам зубной системы остатки копытных леммингов известны еще из местонахождений Франции, а также Якутии и Чукотки.

Подводя итог рассмотрению материалов по стадиям изменений во времени географических характеристик ареалов копытных леммингов, последовательно сменяющих друг друга, можно заметить, что надежно устанавливается лишь факт обитания плейстоценовых копытных леммингов примерно на 1000 км южнее современного южного предела их распространения. Вопросы о динамике, степени целостности и площади ареалов на имеющемся материале однозначно решить не удается.

Фаунистическая характеристика ареала современных видов копытных леммингов дается на основании сопоставления карт ареалов грызунов и зайцеобразных (Бобринский и др., 1965; Hall, 1981) с некоторыми уточнениями по другим региональным фаунистическим работам; названия животных приведены в соответствии с Каталогом млекопитающих СССР (1981). При определении степени перекрывания ареалов за 100 % принималась вся площадь ареала изучаемого вида, затем оценивалось, какая его часть совпадает с ареалом других видов.

Таким образом, для составления фаунистической характеристики ареала копытных леммингов описан состав родентиоценозов, в которые входят виды этого рода. В Западной Сибири, где обитает подвид *Dicrostonyx torquatus torquatus*, достаточно полно представлены родентиоценозы, характерные для вида в целом, хотя для ареала восточного подвида *D. t. chionopaes* имеется и ряд специфических компонентов — черношапочный сурок, американский суслик, лемминговидная полевка (табл. 1). Специфическим же для *D. torquatus* является перекрывание ареала с такими видами, как рыжая, темная и водяная полевки, лесная мышовка.

Существенно отличаются фаунистические характеристики разных видов рода копытных леммингов. Понятно, что евразийский лемминг обладает большей спецификой по сравнению с северо-американскими гудзонским и гренландским, однако и между последними существуют заметные различия. Прежде всего, ареалы гудзонского и сибирского леммингов не пересекаются, но зато первый тесно связан с ареалом болотного лемминга. Перечень других видов, с которыми гудзонский лемминг входит в состав одних зооценозов, позволяет считать, что по

Таблица 2

Фаунистическая характеристика европейской и западно-сибирской части ареала позднеплейстоценового копытного лемминга *Dicrostonyx guilielmi*

Степень перекрывания ареала	Виды грызунов и зайцеобразных, ареал которых перекрывается с ареалом *D. guilielmi*
Полное	*+° *Lemmus lemmus*
Сильное	*+° *Microtus gregalis*, *+ *Microtus* ex gr. *middendorffii-hyperboreus*, *+° *Lepus* sp.
Значительное	*+° *Lagurus lagurus*, *+° *Microtus oeconomus*, *+° *Arvicola terrestris*, *+ *M. agrestis*, *+° *Ochotona* sp., *+° *Citellus* sp., *+ *Clethrionomys rutilus*
Слабое	*+° *Cl. glareolus*, * *Cl. rufocanus*, *+° *Cricetulus migratorius*, *+° *M. arvalis*, *+° *Marmota* sp., *+ *Eolagurus luteus*
Ареалы соприкасаются	*+ *Allactaga jaculus*, +° ***Apodemus sylvaticus***, +° *Apodemus flavicollis*, *+° ***Cricetus*** *cricetus*, * *Miospalax* sp., * *Cricetus eversmanni*, +° *Glis glis*. ° *Eliomys quercinus*, * *Pitymys subterraneus*, + *Sicista betulina*, + *Spalax* sp., ° *Allocricetulus bursae*

* — встречается в местонахождениях Западной Сибири, + — Восточной Европы, °— Западной Европы.

сравнению с ними он наиболее успешно сосуществует со многими лесными и луговыми грызунами, ареалы которых уходят далеко к югу от тундр и лесотундр. Наиболее ярким примером таких видов могут служить *Peromyscus maniculatus, Erethizon dorsatum*, ареалы которых доходят на юге до 20 и 25° с. ш.

Сопоставление фаунистических характеристик ареалов разных видов и подвидов копытных леммингов ясно показывает, что внутри ареала современного рода существует заметная доля территорий, где лемминги обитают в окружении бореальных видов. Это обстоятельство вовсе не отрицает того факта, что все виды копытных леммингов отлично приспособлены к арктическим условиям и являются типичными обитателями северных широт. Но оно говорит о том, что копытные лемминги (как и всякие другие млекопитающие) обладают определенной экологической пластичностью, которая в наибольшей степени выражена у гудзонского лемминга, а среди евразийских форм — у *D. t. torquatus*, обитающих на западной границе ареала вида.

Формы, населяющие Западную Сибирь, занимают в этом ряду некое среднее положение.

О составе и степени изменчивости родентиоценозов, в которые входили позднеплейстоценовые копытные лемминги *D. guilielmi* в Западной Сибири, можно судить по данным табл. 2. Там же приведены и те виды, остатки которых обнаружены вместе с *D. guilielmi* в местонахождениях Восточной Европы (Маркова, 1982; Агаджанян, Ербаева, 1983; Рековец, 1985; Nadachowski, 1982) и Западной Европы (Chaline, 1972). Разумеется, оценки степени перекрывания ареалов для плейстоценовых материалов не столь строги, как для современных, но перечень видов родентиоценозов не вызывает особых сомнений, так как даже для видов с соприкасающимися ареалами они основаны не менее чем на двукратных совместных находках остатков этих форм с *D. guilielmi*.

Если сравнить полученную таким образом фаунистическую характеристику с таковой современного копытного лемминга Евразии, бросается в глаза, что список видов, вместе с которыми позднеплейстоценовый копытный лемминг входил в одни родентиоценозы, почти вдвое больше. Уже один этот факт указывает на большую экологическую пластичность вида. Анализ же качественного состава списка еще больше убеждает в этом. Если в самых северных из известных местонахождений позднего плейстоцена остатки копытных леммингов встречаются лишь вместе с остатками сибирского лемминга, то на самом юго-западе вместе с ними обнаружены даже остатки таких видов, как сони, мыши и выхухоли (последние, как и другие насекомоядные, не включены в табл. 2).

Западносибирская часть ареала *D. guilielmi* представляет особый интерес, так как служит идеальной моделью равнинного варианта ареала. Здесь смена зооценозов с севера на юг прослежена для позднего плейстоцена относительно менее подробно, но зато значительно шире, чем в Европе. В Западной Сибири, в наиболее южных местонахождениях, где присутствуют остатки *D. guilielmi*, наряду с другими видами встречаются такие, как *Lagurus lagurus, Allactaga jaculus, Miospalax* sp., *Cricetus cricetus, Cricetulus migratorius*. Это, безусловно, не артефакт, возникший из-за переотложенности остатков. Не подходят здесь и объяснения большой мозаичностью биотопов, которая бывает в горах,— здесь идеальная равнина. Такой состав сообществ животных, безусловно, указывает на высокую экологическую пластичность позднеплейстоценовых копытных леммингов.

В среднем плейстоцене фаунистическая характеристика ареала *D. simplicior — D. okaensis* была принципиально такой же, как позднеплейстоценового ареала *D. guilielmi*, но данных для ее реконструкции значительно меньше.

В Западной Сибири обитал и один из самых древних среди

ные обнаруженных видов изучаемого рода — эоплейстоценовый *D. meridionalis*, в окружении которого в массе встречены остатки таких форм, как *Allophajomys pliocaenicus, Mimomys pusillus, Prolagurus pannonicus,* а также сибирского лемминга, нескольких видов рыжих полевок, представителей родов *Ochotona, Citellus, Desmana.*

Все приведенные факты по динамике географической и фаунистической характеристик ареалов копытных леммингов говорят об изменении во времени экологического статуса филогенетически сменявших друг друга видов, а также о произошедшем на рубеже плейстоцена и голоцена существенном уменьшении экологической пластичности леммингов. Вопрос о конкретных путях и причинах этого процесса может быть решен только при условии накопления новых объективных сведений об изменении климатических, флористических и других параметров ареалов изучаемых форм и выработке приемов их синтеза. Накопление же аналогичных сведений и о других видах и родах животных позволит успешнее решить проблемы изучения исторических преобразований экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамович Д. И., Крылов Г. В., Николаев В. А., Терновский Д. В. Западно-Сибирская низменность. М.: Географгиз, 1963. 260 с.

Агаджанян А. К., Ербаева М. А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 187 с.

Айрапетянц А. Э. Сони. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 189 с.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.

Галкина Л. И., Форонова И. В. Антропогенная териофауна Багатского карьера Кузнецкой котловины.— В кн.: Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск, 1980, с. 176—187.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 575 с.

Динесман Л. Г. Палеонтологические методы изучения истории современных биогеоценозов.— В кн.: Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М., 1984, с. 4—13.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л.: Наука, 1977. 235 с.

Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с.

Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.

Малеева А. Г. К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири.— Экология, 1970, № 1, с. 96—97.

Малеева А. Г. К методике палеоэкологического анализа териофауны позднего кайнозоя.— В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М., 1983, с. 146—178.

Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука, 1982. 184 с.

Маркова А. К. Микротериофауна как индикатор палеоклиматов.— В кн.: Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985, с. 60—65.

Мотузко А. Н. Фауна млекопитающих из тобольских отложений в разрезах Томского Приобья и Тобольского материка.— В кн.: Тобольский горизонт сибирского плейстоцена. Новосибирск, 1975, с. 51—56.

Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. думка, 1985. 167 с.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 221 с.

Bonifay M.-F. Palaeoclimatologie quantitative: méthode fondée sur les grands mammifères quaternaires et première application aux régions sud de la France.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1982, N 38, p. 207—226.

Chaline J. Les Rongeurs du pleistocène moyen et supérieur de France. Paris, 1972. 410 p.

Hall E. R. The mammals of North America. 2 vol. N.Y.: Jan Wilev & Sons, 1981. 1181 p.

Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1982. 110 p.