

На правах рукописи

БАЧУРА ОЛЬГА ПЕТРОВНА

**КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СЕВЕРНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ
ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2006

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель –
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Косинцев Павел Андреевич

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук Монахов Владимир Генрихович,
кандидат биологических наук Яковлев Анатолий Германович

Ведущая организация – Зоологический институт РАН.
Защита диссертации состоится " ____ " _____ 2006 года в ____ час.
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 года

Ученый секретарь Диссертационного совета,
доктор биологических наук

Нифонтова М.Г.

Введение

Актуальность темы. Одной из основных задач териологии является выяснение истории формирования териофауны по палеонтологическим материалам.

Актуальность подобных исследований обусловлена большой потребностью выяснения вопросов, связанных с историей становления и эволюции современных популяций, экологических группировок и фаунистических комплексов, динамикой их ареалов, характером морфологических преобразований и таксономической дифференциации на протяжении позднего плейстоцена и голоцена.

Фауна крупных млекопитающих представляет в этом смысле особый интерес. Популяции видов крупных млекопитающих занимают большие территории, поэтому их динамика может отражать значительные изменения природной среды крупных регионов. Все это определяет своеобразие реакции этих животных на глобальные изменения климата, происходившие в позднем плейстоцене и голоцене.

Северный Урал является очень удобным регионом для исследования изменений ареалов и изменчивости морфометрических параметров крупных млекопитающих в течение позднего плейстоцена и голоцена. Это связано с тем, что основными внешними причинами динамики биоты здесь были изменения климата, а влияние антропогенного фактора на развитие териофауны никогда не было существенным. Кроме того, Северный Урал вытянут в меридиональном направлении и имеет различные климатические условия западного и восточного склонов. Это создает предпосылки для исследования влияния на фауну и морфологические особенности млекопитающих не только временных климатических изменений, но и географического градиента условий. На территории Северного Урала находятся самые северные в Евразии местонахождения, где обнаружены остатки таких степных видов как – степной сурок, светлый хорь и сайга. В настоящее время здесь проходит область совместного обитания лесной куницы и соболя. Исследование морфологии и особенностей распределения во времени и в пространстве этих видов представляет особый интерес.

Цель настоящей работы – изучить крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

Основные задачи исследования:

1. Определить видовой состав костных остатков крупных млекопитающих из новых местонахождений на Северном Урале и уточнить методики видовой диагностики костей представителей родов *Martes* и *Equus*.
2. Описать географическую и временную изменчивость морфометрических признаков костей фоновых видов крупных млекопитающих.
3. Описать особенности пространственно-временного распространения видов крупных млекопитающих разных ландшафтно-экологических групп.
4. Проследить изменение видового состава и структуры фауны крупных млекопитающих западного и восточного склонов Северного Урала в основные климатостратиграфические подразделения позднего плейстоцена и голоцена.
5. Выделить основные этапы истории фауны крупных млекопитающих Северного Урала.

Научная новизна. Описаны материалы по крупным млекопитающим из 10 новых местонахождений на территории Северного Урала. Впервые дана детальная характеристика состава и структуры фауны крупных млекопитающих западного и восточного склонов Северного Урала для отдельных временных отрезков позднего плейстоцена и голоцена. Проведено сопоставление характера преобразований фауны крупных млекопитающих на западном и восточном склонах Северного Урала в течение позднего плейстоцена и голоцена. Проведена видовая диагностика костных остатков представителей родов *Martes* и *Equus*. Уточнены временные рамки появления на Северном Урале 9 видов, и исчезновения 4 видов млекопитающих. Для 7 видов крупных млекопитающих впервые описано изменение размерных характеристик костей на Северном Урале в течение позднего плейстоцена и голоцена.

Практическое значение. Результаты работы были использованы при оформлении экспозиции в Свердловском областном краеведческом музее, а так же в работе Научно-производственного центра по охране и использованию памятников истории и культуры Свердловской области при проведении реконструкции среды обитания населения таежной зоны Северного Урала в голоцене и установления закономерностей взаимодействия человека и окружающей среды в прошлом.

Положения выносимые на защиту:

1. Различия климатических условий западного и восточного склонов Северного Урала не оказывали влияния на размеры костей крупных млекопитающих разных размерных ландшафтно-экологических групп.
2. На Северном Урале в позднем плейстоцене и голоцене состав и структура фауны крупных млекопитающих западного и восточного склонов различались.
3. На западном и восточном склоне Северного Урала в истории фауны крупных млекопитающих выделяется несколько этапов. Современный состав и структура фауны крупных млекопитающих Северного Урала сформировались в позднем голоцене.

Апробация работы. Основные результаты исследования докладывались на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных (Екатеринбург, 2001; 2004); на Первой научной конференции «Итоги и перспективы развития териологии Сибири» (Иркутск, 2001); на международной конференции «Экологические проблемы горных территорий» (Екатеринбург, 2002); на VII съезде Териологического общества (Москва, 2003); на Первой и Второй Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов: Современная палеонтология: классические и новейшие методы (Москва, 2004, 2005); на Российской научной конференции: «Динамика современных экосистем в голоцене» (Москва, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 6 глав, выводов и приложения. Общий объем работы 270 страниц, из них 146 страниц машинописного текста. Список использованной литературы включает 175 работ, в том числе 21 на иностранных языках.

Глава 1. Характеристика района исследований

1.1. Современные природные условия

В отдельных параграфах рассматриваются орографические условия Северного Урала (1.1.1.), дается краткая характеристика климата (1.1.2.), современной растительности (1.1.3.) и животного мира (1.1.4.) западного и восточного склонов Северного Урала.

1.2. Палеоландшафты Северного Урала

Описаны результаты палеоботанических исследований, проводившихся на территории Северного Урала для позднего плейстоцена (1.2.1.) и голоцена (1.2.2.).

Глава 2. История изучения ископаемых крупных млекопитающих Северного Урала и современное состояние проблемы

Наиболее полно описана история развития фауны мелких млекопитающих этой территории (Кочев, 1991; Смирнов, 1996; Смирнов и др., 1999; Тетерина, 2002; Тетерина, 2003; Тетерина, 2005). Фауна крупных млекопитающих изучена слабее и в основном на материалах западного склона. На настоящий момент имеются лишь разрозненные сведения о фауне крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене (Верещагин, Кузьмина, 1962; Кузьмина, 1962; 1965; Косинцев, Бородин, 1990; Косинцев, 1996; Смирнов, Косинцев, 1999; Бородин и др., 2000). Наиболее подробная характеристика фауны крупных млекопитающих в конце позднего плейстоцена и в целом голоцена дана лишь для западного склона (Кузьмина, 1971). Для восточного склона не сделаны обобщения по фауне и изменчивости морфометрических признаков отдельных видов; не приведено сопоставление состава фауны и изменчивости видов крупных млекопитающих на западном и восточном склонах.

Глава 3. Материал и методы

3.1. Материал

В работе использованы оригинальные и литературные данные из 30 пещерных местонахождений и 8 археологических памятников, которые содержат более 41000 определимых костных остатков крупных млекопитающих. Эти местонахождения расположены на западном и восточном склонах Северного Урала. В состав крупных млекопитающих включены представители отрядов хищные, хоботные, непарнокопытные, парнокопытные, а так же крупные зайцеобразные и грызуны.

Автор принимала участие в раскопках 9 местонахождений. Мной были полностью определены и описаны материалы из 18 местонахождений. Материалы из 5 местонахождений были любезно предоставлены П.А. Косинцевым. Используются так

же литературные данные из 7 местонахождений (Кузьмина, 1971; Косинцев, 1996; Пономарев, 2001). Сбор палеонтологического материала производился по стандартной методике. Видовая диагностика костных остатков осуществлялась с помощью эталонной коллекции скелетов крупных млекопитающих зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, а так же определителей (Гуреев, 1964; Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001). Для представителей двух родов *Martes* и *Equus* была проведена специальная работа видовой диагностики (раздел 3.5.). Для сравнения были использованы рецентные материалы из коллекций зоологических музеев ИЭРЖ УрО РАН, Института биологии УрО Коми НЦ, МГУ. Временные рамки отложений производились на основании абсолютных ^{14}C (34 даты для позднеплейстоценовых отложений и 5 дат для голоценовых отложений) и относительных (археологических) датировок.

3.2. Методы фаунистического анализа

По методике, предложенной Н.Г. Смирновым (1996), для каждого горизонта одного местонахождения были описаны элементарные фауны крупных млекопитающих. Затем элементарные фауны в пределах одного или нескольких литологических слоев, имеющих одинаковый возраст, объединялись в одну локальную фауну. В результате было получено 9 локальных фаун для западного склона Северного Урала и 39 - для восточного, которые имеют следующие временные рамки: первая половина позднего плейстоцена (100 – 50 тыс. лет назад); невьянский (брянский, каргинский) межстадиал (50 – 25 тыс. лет назад); полярноуральский (сарганский) стадиал (24 – 14 тыс. лет назад); позднеледниковье (12 – 10 тыс. лет назад); ранний голоцен (10 – 8 тыс. лет назад); средний голоцен (8 – 2,5 тыс. лет назад); поздний голоцен (2,5 – 0,5 тыс. лет назад). При характеристике фаун производился анализ видовых списков, вычислялся показатель разнообразия Маргалефа (Мэгарран, 1992) и описывалась экологическая структура сообщества крупных млекопитающих.

3.3. Тафономический анализ

В результате тафономического анализа выделено три группы местонахождений: 1 – зоогенные отложения позднего плейстоцена; 2 – археологические памятники; 3 – зоогенные отложения голоцена.

Сопоставление различных показателей производилось между локальными фаунами одной тафономической группы. Таким образом, голоценовые фауны будут

иметь два показателя: один для материалов из зоогенных отложений, а второй - для археологических памятников. Все расчеты производились отдельно для местонахождений западного и восточного склонов Северного Урала.

3.4. Методы морфометрического анализа

При изучении черепа, зубов и костей посткраниального скелета крупных млекопитающих использовались морфометрические признаки, используемые другими исследователями и описанные в работах Веры Громовой (1950, 1960), И.Е. Кузьминой (1971); Г.А. Новикова (1956), К.Л. Паавера (1965), A. von den Driesch (1976) и V. Eisenmann (Eisenmann et al., 1988).

Промерялись только кости взрослых животных. Кости всех видов млекопитающих измерялись электронным штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Все промеры в таблицах и тексте приведены в миллиметрах. Для анализа размерных признаков использовались методы стандартной описательной статистики, дисперсионного, факторного, дискриминантного и кластерного анализов (Лакин, 1990; Ким и др., 1989). Обсчет данных производился с помощью лицензионного пакета программы Statistica 5.5 for Windows.

3.5. Сложные случаи видовой диагностики костных остатков крупных млекопитающих

3.5.1 Видовая диагностика костных остатков представителей рода *Martes*

Для видовой диагностики соболя и лесной куницы использованы признаки на нижней челюсти, предложенные К.Л. Паавером (1965), и дополнительный признак – расстояние между подбородочными отверстиями. На рецентных выборках с территории Северного Урала показана значительная степень трансгрессии данных признаков у соболя и куницы. Был проведен пошаговый дискриминантный анализ с включением. В результате этой процедуры было отобрано 8 признаков, что позволило добиться точности диагностики в обучающих группах 88% для *M. zibellina* и 76% для *M. martes*. Определение видовой принадлежности фоссильных и субфоссильных остатков представителей рода *Martes* проводилось с использованием стандартного дискриминантного анализа по 7 признакам из 8, выделенных в результате первого анализа (исключена длина M/1, из-за отсутствия во многих случаях). Результаты классификации показали, что три нижние челюсти, принадлежащие *M. martes*, присутствуют только в двух позднеголоценовых местонахождениях западного и

восточного склонов Северного Урала. Во всех остальных местонахождениях найдены нижние челюсти *M. zibellina*.

3.5.2. Видовая диагностика костных остатков позднеплейстоценовых лошадей (*Equus* (*Equus*) *s.l.*) Северного Урала

Значения большинства морфометрических признаков на костях позднеплейстоценовых лошадей наших материалах попадают в зону перекрытия таковых у широкопалой (*Equus latipes*) и уральской (*E. uralensis*) лошадей. Для выяснения систематической принадлежности костных остатков лошадей из позднеплейстоценовых местонаждений Северного Урала была использована методика анализа зубов и метаподий В. Айзенманн (Eisenmann, 1979, 1981, 1988, 1991). В качестве сравнительного материала были привлечены данные по *E. latipes* Gromova, 1949 из местонаждений в Костенках (промеры любезно предоставлены Н.Е Бобковской) и данные по *E. uralensis* Kuzmina, 1975 из местонаждений Прикамья (промеры любезно предоставлены И.Н. Подопригора). Обе выборки происходят из terra tipica данных форм лошадей.

Показано, что конфигурации кривых изменения индексов протокона и средних пропорций метаподий у лошадей первой половины позднего плейстоцена и невьянского межстадиала более сходна с таковой *E. latipes*. В то время как форма кривых названных костей у лошадей полярноуральского стадиала и позднеледниковья аналогична таковым у *E. uralensis*.

Был проведен факторный анализ методом главных компонент по 12 признакам пястных костей и 6 признакам таранной кости. Для пястных костей на основании критерия собственных чисел выделено две главные компоненты (F), на долю которых приходится 72% общей дисперсии. F1 отражает длину и широтные параметры пясти, F2 – поперечный диаметр верхнего и нижнего концов кости. Пястные кости лошадей первой половины позднего плейстоцена и невьянского межстадиала расположены отдельно от таковых позднеледниковья и полностью входят в область расположения пястных костей *E. latipes*. В то же самое время, пястные кости лошадей позднеледниковья расположены в пределах полигона точек *E. uralensis* (рис. 1а).

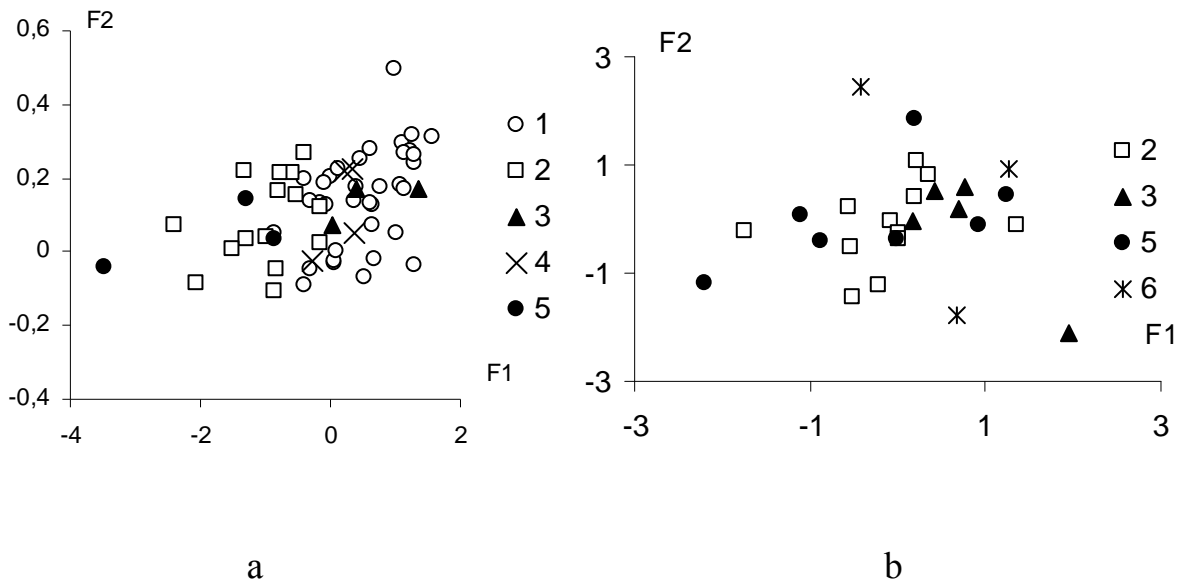


Рис. 1. Расположение пястных (а) и таранных (б) костей лошадей в пространстве первых двух факторов

1 - *E. latipes*; 2 - *E. uralensis*; 3 - *Equus sp.* первой половины позднего плейстоцена; 4 - *Equus sp.* невьянского межстадиала; 5 - *Equus sp.* полярноуральского стадиала; 6 - *Equus sp.* позднеледниковья

Для таранных костей на основании критерия собственных чисел выделено две главные компоненты (F), на долю которых приходится 77% общей дисперсии. F1 отражает общие размеры таранной кости, а F2 – расстояние между серединами гребней блока. Области расположения таранных костей лошадей полярноуральского стадиала и позднеледниковья совпадают между собой и с областью названных костей *E. uralensis* (рис. 1b). Параметры таранных костей лошадей первой половины позднего плейстоцена совпадают с таковыми *E. uralensis* лишь в области максимальных значений последних и имеют иное направление оси полигона точек (рис. 1b).

Таким образом, анализ средних пропорций пястных, плюсневых и таранных костей лошадей, а так же индексов протокона показал существование в позднем плейстоцене на территории Северного Урала двух форм лошадей: в первой половине данного периода это – *E. latipes*, а во второй – *E. uralensis*.

Глава 4. Систематический обзор костных остатков крупных млекопитающих в местонахождениях Северного Урала

В данном разделе в систематическом порядке дано описание остатков крупных млекопитающих из местонахождений Северного Урала. Приводится количество

остатков каждого вида для отдельного хронопериода, сохранность остатков и факторы накопления. На Северном Урале в позднем плейстоцене обитали представители 6 отрядов, 12 семейств, 20 родов и 24 видов, а в голоцене – 5 отрядов, 7 семейств, 17 родов и 22 видов крупных млекопитающих (табл. 1, 2).

Глава 5. Размерные характеристики костей крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене

В главе приведено описание изменения размеров костей скелета у 13 видов: донского зайца (*L. tanaiticus*), зайца-беляка (*L. timidus*), бобра (*Castor fiber*), песца (*Alopex lagopus*), медведя бурого (*Ursus arctos*), соболя (*Martes zibellina*), широкопалой лошади (*Equus latipes*), уральской лошади (*E. uralensis*), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis*), лося (*Alces alces*), северного оленя (*Rangifer tarandus*), бизона первобытного (*Bison priscus*) в пространстве и времени. Для сравнения были привлечены рецентные выборки костей *L. timidus*, *Alopex lagopus*, *Ursus arctos*, *Martes zibellina*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, а так же литературные данные по ископаемым остаткам изученных видов с других территорий.

Показано, что на протяжении позднего плейстоцена и голоцена между синхронными популяциями *Lepus tanaiticus*, *L. timidus*, *Castor fiber*, *Martes zibellina*, *Rangifer tarandus* западного и восточного склонов Северного Урала не выявлено различий в размерах костей. В голоцене *Lepus tanaiticus*, *Martes zibellina*, *Ursus arctos* имели меньшие размеры костей скелета по сравнению с поздним плейстоценом, а у *Rangifer tarandus* и *Alopex lagopus* – больше. В пределах данных временных периодов размеры костей у названных видов не изменялись. Современные размеры кости скелета у *L. timidus*, *U. arctos*, *Alces alces* достигли к позднему голоцену.

Большинство видов крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене имели более короткие конечности, чем таковые в Европе, Западной и Восточной Сибири.

Глава 6. Фаунистический анализ

6.1. Изменение видового состава фаун крупных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене

Анализ особенностей распространения крупных млекопитающих в течение изучаемого периода (табл. 1, 2) позволяет выделить шесть групп видов:

1. Виды, которые существовали на территории Северного Урала в течение всего рассматриваемого интервала времени и обитают здесь в современности - *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Martes zibellina*, *Gulo gulo*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Rangifer tarandus*;
2. таксоны, представленные в рамках рассматриваемого времени несколькими формами, последовательно сменяющими друг друга, морфологические различия в строении скелета у которых достигали видового уровня - *Lepus tanaiticus* – *L. timidus*; *Equus latipes* – *E. uralensis*;
3. виды, которые обитали на Северном Урале на протяжении всего позднего плейстоцена, а в голоцене изменили свой ареал - *Mustela evermanni*, *Alopex lagopus*;
4. виды, обитавшие на территории Северного Урала только в позднем плейстоцене - *Marmota bobak*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica* *Ovibos pallantis*;
5. виды, которые постоянно обитают на Северном Урале, начиная с одного из периодов голоцена и в современности - *Castor fiber*, *Martes martes*, *Lutra lutra*, *Lynx lynx*, *Alces alces*;
6. виды, эпизодически входившие в состав фауны Северного Урала в позднем плейстоцене и/или в голоцене - *Meles sp.*, *Cervus elaphus*, *Capreolus pygargus*.

В течение позднего плейстоцена в состав териофауны Северного Урала входили представители таежного, степного и тундрового фаунистических комплексов, аazonальные и вымершие виды. Становление современного облика фауны крупных млекопитающих на данной территории происходит в течение первой половины

голоцена за счет вымирания плейстоценовых видов, смещения ареалов у тундровых и степных видов, а также вселения новых таежных видов.

Таблица 1. Распространение крупных млекопитающих на западном (1) и восточном (2) склонах Северного Урала в течение позднего плейстоцена

Виды	ПП*	НМ	ПС		ПЛ	
	2		2	1	2	1
Зайцеобразные - <i>Lagomorpha</i> Донской заяц - <i>Lepus tanaiticus</i>	+	+	+	+	+	+
Грызуны – <i>Rodentia</i> Бобр - <i>Castor fiber</i>	+	-	-	-	+	-
Сурок степной - <i>Marmota bobak</i>	+	+	-	+	-	+
Хищные - <i>Carnivora</i> Волк - <i>Canis lupus</i>	+	+	+	+	+	+
Песец - <i>Alopex lagopus</i>	+	+	+	+	+	+
Лисица - <i>Vulpes vulpes</i>	+	+	+	+	+	+
Медведь бурый - <i>Ursus arctos</i>	+	+	-	+	+	+
Медведь пещерный - <i>Ursus spelaeus</i>	-	-	+	-	-	-
Соболь - <i>Martes zibellina</i>	+	+	+	+	+	+
Росомаха - <i>Gulo gulo</i>	+	+	+	+	+	+
Светлый хорь - <i>Mustela eversmanni</i>	+	+	+	+	+	+
Горностай - <i>Mustela erminea</i>	+	+	+	+	+	+
Ласка - <i>Mustela nivalis</i>	+	+	+	+	+	+
Барсук - <i>Meles sp.</i>	+	-	-	-	-	-
Пещерный лев - <i>Panthera spelaea</i>	+	+	+	+	+	?
Хоботные - <i>Proboscidea</i> Мамонт- <i>Mammuthus primigenius</i>	+	+	+	+	+	+
Непарнокопытные - <i>Perissodactyla</i> Широкопалая лошадь - <i>Equus latipes</i>	+	+	-	-	-	-
Уральская лошадь - <i>Equus uralensis</i>	-	-	+	+	+	+
Шерстистый носорог - <i>Coelodonta antiquitatis</i>	+	+	+	+	+	+
Парнокопытные - <i>Artiodactyla</i> Олень благородный - <i>Cervus elaphus</i>	+	-	-	-	-	-
Лось - <i>Alces alces</i>	+	-	+	-	+	-
Северный олень - <i>Rangifer tarandus</i>	+	+	+	+	+	+
Бизон первобытный - <i>Bison priscus</i>	+	+	+	+	+	+
Сайга - <i>Saiga tatarica</i>	+	+	+	+	+	+
Овцебык - <i>Ovibos pallantis</i>	+	+	+	+	+	+

*ПП – первая половина позднего плейстоцена, КМ – невяньский межстадиал, ПС – полярноуральский стадиал, ПЛ – позднеледниковье

Таблица 2. Распространение крупных млекопитающих на западном (1) и восточном (2) склонах Северного Урала в течение голоцена

Виды	Ранний		Средний		Поздний		Современность	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Зайцеобразные - <i>Lagomorpha</i> Донской заяц - <i>Lepus tanaiticus</i>	+	+	+/-*	+/-	-	-	-	-
Заяц – беляк - <i>Lepus timidus</i>	-	-	-/+*	-/+	+	+	+	+
Грызуны – <i>Rodentia</i> Бобр - <i>Castor fiber</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Хищные - <i>Carnivora</i> Волк - <i>Canis lupus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Песец - <i>Alopex lagopus</i>	+	+	+	+	+	-	-	-
Лисица - <i>Vulpes vulpes</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Медведь бурый - <i>Ursus arctos</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Соболь - <i>Martes zibellina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Лесная куница - <i>Martes martes</i>	-	-	-	-	+	+	+	+
Росомаха - <i>Gulo gulo</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Норка европейская - <i>Mustela lutreola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Светлый хорь - <i>Mustela eversmanni</i>	-	+	-	+	-	-	-	-
Горноста́й - <i>Mustela erminea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Ласка - <i>Mustela nivalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Барсук - <i>Meles sp.</i>	-	-	+	+	-	-	-	-
Выдра - <i>Lutra lutra</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Рысь - <i>Lynx lynx</i>	?	?	+	+	+	+	+	+
Непарнокопытные - <i>Perissodactyla</i> Лошадь уральская - <i>Equus uralensis</i>	?	+	-	-	-	-	-	-
Парнокопытные - <i>Artiodactyla</i> Благородный олень - <i>Cervus elaphus</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
Косуля - <i>Capreolus pygargus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
Лось - <i>Alces alces</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
Северный олень - <i>Rangifer tarandus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+

* +/- (-/+) присутствует (отсутствует) в первой половине среднего голоцена и исчезает (появляется) во второй.

Для выявления степени сходства позднеплейстоценовых и голоценовых фаун крупных млекопитающих западного и восточного склонов был проведен кластерный анализ видовых списков. Различные методы кластеризации (полной связи, UPGM, метод Уорда) показали устойчивое объединение фаун в два кластера. В качестве дистанции между объектами выбрано расстояние Евклида.

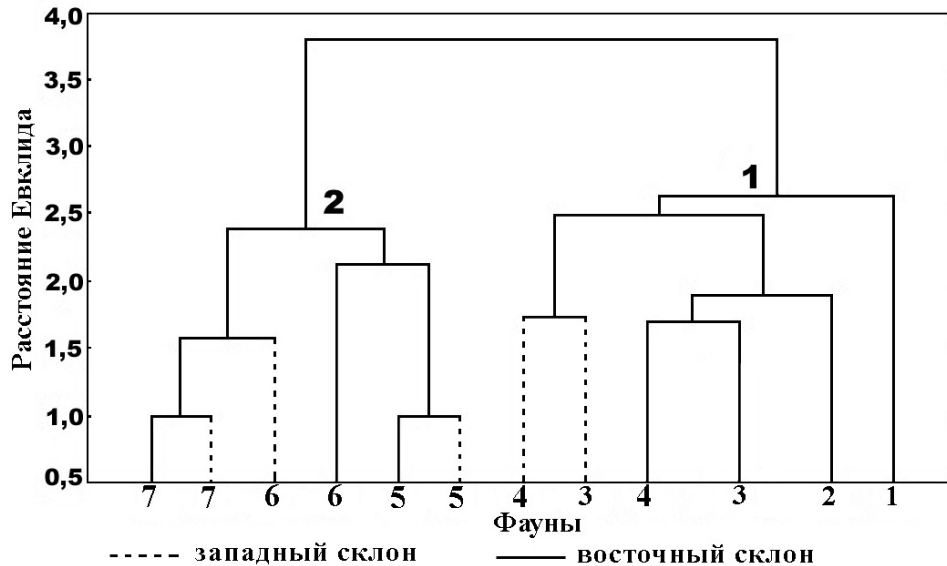


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун крупных млекопитающих западного и восточного склонов Северного Урала

1 – первая половина позднего плейстоцена; 2 – невьянский межстадиал; 3 – полярноуральский стадиал; 4 – позднеледниковье; 5 – ранний голоцен; 6 – средний голоцен; 7 – поздний голоцен

В один кластер вошли фауны позднего плейстоцена, а во второй - голоцена (рис. 2). Среди фаун позднего плейстоцена обособилась фауна первой половины данного отрезка времени. Это обусловлено наличием в ее составе ряда видов (бобр, барсук, благородный олень), которые в более поздние периоды позднего плейстоцена отсутствовали на Северном Урале. Остальные позднеплейстоценовые фауны объединились в два географических варианта: западный и восточный. На западном склоне в плейстоцене не найдены остатки *Marmota bobak*, а на восточном склоне нет остатков *Ursus spelaeus*. В плейстоцене на восточном склоне *Panthera spelaea* исчезает к дриасу 1, а на западном этот вид доживает до конца позднего плейстоцена.

В кластере 2 голоценовые фауны объединились в два хронологических варианта: ранний и поздний. Среднеголоценовая фауна крупных млекопитающих западного склона более сходна с позднеголоценовой, а фауна восточного склона ближе к раннеголоценовой. На восточном склоне светлый хорь (*Mustela evermanni*) доживает

до середины среднего голоцена, а на западном этот вид исчезает из состава фауны в раннем голоцене. Наличие в среднеголоценовой фауне восточного склона Северного Урала нескольких видов позднеплейстоценового комплекса (*Lepus tanaiticus*, *Alopex lagopus*, *Mustela eversmanni*) сближает ее с раннеголоценовой фауной. В составе же среднеголоценовой фауны западного склона позднеплейстоценовый вид только один - *Alopex lagopus*, поэтому она ближе к позднеголоценовыми фаунами.

Анализ фаун показал, что наиболее значительные различия видового состава крупных млекопитающих выявлены только между фаунами позднего плейстоцена и голоцена. Внутри данных отрезков времени различия между фаунами невелики. В течение голоцена произошли более заметные изменения состава фауны крупных млекопитающих, чем на протяжении позднего плейстоцена. Переход от фаун позднего плейстоцена к голоценовым произошел, вероятно, в течение раннего голоцена. В голоцене преобразования видового состава крупных млекопитающих на западном склоне Северного Урала происходили более быстрыми темпами, чем на восточном.

6.2. Изменение структуры фаун крупных млекопитающих

Подсчет долей видов среди всех крупных млекопитающих в каждой локальной фауне дает представление лишь об ее тафономических особенностях. В таком случае имеет смысл подсчет и сравнение долей видов внутри отдельных гильдий (Джиллер, 1988) крупных млекопитающих. Был проведен анализ структуры фауны внутри трех групп: крупные хищники (сем. Canidae), мелкие хищники (сем. Mustelidae) и копытные (отр. *Perissodactyla* и *Artiodactyla*). Как и в случае с видовым составом показано, что наиболее существенные перестройки структуры фауны крупных млекопитающих произошли на рубеже позднего плейстоцена и голоцена. Внутри этих временных периодов структура фауны изменялась мало. Наблюдаются географические различия соотношения копытных животных на двух склонах Северного Урала. Фауна копытных восточного склона Северного Урала в конце позднего плейстоцена имела более выровненное соотношение видов, при таком же видовом разнообразии, что и на западном склоне.

6.3. Характеристика основных этапов истории фауны крупных млекопитающих

В анализе был использован индекс разнообразия Маргалефа (D_{Mg}) (Мэгарран, 1992). Индексы разнообразия рассчитывались для каждой локальной фауны, а затем

вычислялись средние значения индексов для синхронных локальных фаун одного тафономического типа. Был проведен так же анализ экологической структуры сообщества крупных млекопитающих. В данном случае рассматривалось изменение соотношения числа и количества костных остатков видов млекопитающих, принадлежащих различным ландшафтно-биотопическим группам: I - виды, приуроченные к полуоткрытым пространствам, обязательным условием существования которых является кустарниковая растительность; II - виды, приуроченные к поймам рек; III - виды, приуроченные к лесным местообитаниям; IV - виды - открытых пространств. Эврибионтные виды как росомаха и ласка в анализ не включались. Процедура расчета аналогична таковой для индексов биоразнообразия. Все расчеты производились отдельно для местонахождений западного и восточного склонов Северного Урала.

Поздний плейстоцен.

Первая половина позднего плейстоцена (100 – 50 тыс. лет назад). Для этого периода характерны высокие показатели биоразнообразия (табл. 3) и наличие в составе фауны значительного количества видов, приуроченных к лесным местообитаниям. Доминирующее положение принадлежит видам открытых пространств (табл. 4).

Вторая половина позднего плейстоцена (50 – 10 тыс. лет назад). Наиболее полно этот этап представлен на восточном склоне Северного Урала. Характерны более низкие показатели видового разнообразия, чем для предыдущего периода. Минимальные значения индекс биоразнообразия имеет в материалах полярноуральского стадиала (табл. 3). Доминируют виды открытых пространств (табл. 4). Несмотря на суровые климатические условия, в состав фауны входит ряд видов, приуроченных к лесным местообитаниям, число и относительная численность которых меньше, чем в первой половине позднего плейстоцена (табл. 4). Характерна так же высокая численность видов, связанных в своем существовании с кустарниковой растительностью (табл. 4).

Голоцен.

Ранний голоцен (10300 – 8000 лет назад). В раннем голоцене на обоих склонах в составе фауны крупных млекопитающих присутствует большая часть видов, обитающих здесь и в настоящее время, и сохраняются виды млекопитающих,

характерные для позднего плейстоцена (донской заяц, песок, светлый хорь, уральская лошадь).

Средний голоцен (8000 – 2500 лет назад). На восточном склоне в местонахождениях среднего голоцена более высокие индексы видового разнообразия, чем в местонахождениях западного (табл. 3). Наблюдаемые различия связаны, вероятно, с более разнообразными природными условиями восточного склона в этот период по сравнению с западным.

Таблица 3. Показатели биоразнообразия фаун крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене

Временные рамки	D _{Mg}					
	Западный склон			Восточный склон		
	1*	2	3	1	2	3
1. Первая половина позднего плейстоцена (ПП)	-	-	-	2,4	-	-
2. Невьянский межстадиал (НМ)	-	-	-	1,9	-	-
3. Полярноуральский стадиал (ПС)	1,6	-	-	1,9	-	-
5. Позднеледниковье (ПЛ)	2,3	-	-	2,1	-	-
7. Средний голоцен (СГ)	-	1,3	-	-	1,5	2,2
8. Поздний голоцен (ПГ)	-	1,3	1,3	-	1,3	1,4

* 1 – зоогенные отложения позднего плейстоцена; 2 – археологические памятники; 3 – зоогенные отложения голоцена.

Таблица 4. Соотношение (%) ландшафтно-биотопических групп крупных млекопитающих в позднем плейстоцене на Северном Урале

Ландшафтно-биотопические группы*	Западный склон				Восточный склон							
	ПС**		ПЛ		ПП		НМ		ПС		ПЛ	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
I	27	49	22	24	25	37	21	45	30	41	25	65
II	7	0,3	11	0,2	8	1	10	2	4	0,1	8	3
III	7	0,1	17	1,0	18	8	8	1	13	2	17	1
IV	60	51	50	75	49	54	61	52	53	57	50	31

* описание в тексте;

**обозначения как в таблице 1

*** а – соотношение видов, б – соотношение остатков

В состав фауны крупных млекопитающих обоих склонов входит барсук, а на восточном склоне благородный олень, ареалы которых сейчас лежат южнее.

Сохраняются еще позднеплейстоценовые реликты (донской заяц, песец и светлый хорь) (табл. 2).

Соотношение ландшафтно-биотопических групп млекопитающих сходно на обоих склонах: преобладают виды, связанные с лесной растительностью, редкими являются виды открытых пространств (табл. 5).

Таблица 5. Соотношение (%) экологических групп крупных млекопитающих в голоцене на Северном Урале

Ландшафтно-биотопические группы*	Средний голоцен						Поздний голоцен					
	западный склон		восточный склон				западный склон		восточный склон			
	2**		2		3		2		2		3	
	а***	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
I	36	11	31	12	34	53	26	9	25	8	20	14
II	17	13	15	4	23	7	27	17	25	8	25	10
III	34	68	39	78	26	33	37	65	38	74	35	61
IV	15	8	15	6	17	7	11	9	12	7	10	16

* описание в тексте;

**2 – археологические памятники, 3 – зоогенные отложения;

*** а – соотношение видов, б – соотношение остатков.

Поздний голоцен (2500 лет назад – современность). Видовое разнообразие фауны крупных млекопитающих Северного Урала в позднем голоцене, в целом, одинаково на обоих склонах. Фауна имеет современный облик. Индекс видового разнообразия фауны крупных млекопитающих в позднем голоцене на восточном склоне заметно ниже, чем в среднем голоцене. Это прослеживается для местонахождений двух тафономических типов (табл. 3). На западном склоне данный показатель остается неизменным. В позднем голоцене на всей территории Северного Урала увеличивается количество и численность видов млекопитающих, связанных с древесной растительностью и сокращается численность видов млекопитающих,

обитающих на открытых пространствах (табл. 5). Эта тенденция на восточном склоне проявляется в местонахождениях двух тафономических типов (табл. 5).

6.4. Особенности фауны крупных млекопитающих Северного Урала среди фаун Северной Евразии в позднем плейстоцене и голоцене

Фауна крупных млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене была северным вариантом перигляциального териокомплекса Северной Евразии. Изменение состава и структуры териофауны в Европе и на Северном Урале начались, вероятно, одновременно. Однако скорость этих изменений была различной. В Европе переход к голоценовым териокомплексам происходил значительно быстрее (Aaris-Sørensen, 1992; Coard, Chamberlin, 1999; Street, Baales, 1999). На Северном Урале плейстоценовые реликты в фауне млекопитающих (*Lepus tanaiticus*, *Alopex lagopus*, *Mustela eversmanni*) сохранились до суббореала. Аналогичное явление наблюдается и в Якутии (Боескоров, 2006).

Выводы:

1. На Северном Урале в позднем плейстоцене обитали представители 6 отрядов, 12 семейств, 20 родов и 24 видов, а в голоцене – 5 отрядов, 7 семейств, 17 родов и 22 видов крупных млекопитающих.
2. На протяжении позднего плейстоцена и голоцена между синхронными популяциями *Lepus tanaiticus*, *L. timidus*, *Castor fiber*, *Martes zibellina*, *Rangifer tarandus* западного и восточного склонов Северного Урала различий в размерах костей скелета не выявлено.
3. В голоцене *Lepus tanaiticus*, *Martes zibellina*, *Ursus arctos* имели меньшие размеры костей скелета по сравнению с поздним плейстоценом, а у *Rangifer tarandus* и *Alopex lagopus* – больше. В пределах данных временных периодов размеры костей у названных видов не изменялись. Современные размеры кости скелета у *L. timidus*, *U. arctos*, *Alces alces* достигли к позднему голоцену.
4. Анализ особенностей распространения крупных млекопитающих в течение изучаемого периода позволяет выделить шесть групп видов.

Группа 1: виды, которые существовали на территории Северного Урала в течение всего рассматриваемого интервала времени и обитают здесь в современности

(*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Ursus arctos*, *Martes zibellina*, *Gulo gulo*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Rangifer tarandus*).

Группа 2: таксоны, представленные в рамках рассматриваемого времени несколькими формами, последовательно сменяющими друг друга, морфологические различия в строении скелета у которых достигали видового уровня (*Lepus tanaiticus* – *L. timidus*; *Equus latipes* – *E. uralensis*).

Группа 3: виды, которые обитали на Северном Урале на протяжении всего позднего плейстоцена, а в голоцене изменили свой ареал (*Mustela eversmanni*, *Alopex lagopus*).

Группа 4: виды, обитавшие на территории Северного Урала только в позднем плейстоцене (*Marmota bobak*, *Ursus spelaeus*, *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica* *Ovibos pallantis*).

Группу 5 составили виды, которые постоянно обитают на Северном Урале, начиная с одного из периодов голоцена и в современности (*Castor fiber*, *Martes martes*, *Lutra lutra*, *Lynx lynx*, *Alces alces*).

Группа 6: виды, эпизодически входившие в состав фауны Северного Урала (*Meles sp.*, *Cervus elaphus*, *Capreolus pygargus*).

5. Наиболее существенные различия видового состава и структуры фауны крупных млекопитающих выявлены только между позднеплейстоценовым и голоценовым комплексами, внутри которых различия невелики. В течение голоцена произошли более значительные изменения состава фауны крупных млекопитающих, чем на протяжении позднего плейстоцена.

6. Проявляются географические различия синхронных фаун крупных млекопитающих западного и восточного склонов Северного Урала. В позднем плейстоцене на западном склоне не найдены остатки *Marmota bobak*, а на восточном склоне нет остатков *Ursus spelaeus*. Фауна копытных восточного склона Северного Урала в конце позднего плейстоцена имеет более выровненное соотношение видов, при таком же видовом разнообразии, что и на западном склоне.

В голоцене процесс формирования современной фауны крупных млекопитающих на западном склоне происходил более быстрыми темпами, чем на восточном.

7. Выделено несколько этапов в истории фауны крупных млекопитающих Северного Урала. Для первого этапа (первая половина позднего плейстоцена) характерно высокое видовое разнообразие, доминирование видов открытых пространств и довольно высокая численности видов, приуроченных к лесным местообитаниям. Для второго этапа (вторая половина позднего плейстоцена) характерны более низкие показатели видового разнообразия, доминирование видов открытых пространств и высокая численность видов, связанных в своем существовании с кустарниковой растительностью. Для третьего этапа – раннеголоценового, характерно сочетание видов позднеплейстоценового и голоценового териокомплекса. Четвертый этап – среднеголоценовый, включает в себя виды, обитающие в настоящее время в более южных широтах, сохранением позднеплейстоценовых реликтов и характеризуется высоким видовым разнообразием и доминированием видов лесных местообитаний. И, наконец, на пятом этапе – позднеголоценовом, фауна крупных млекопитающих приобретает современный облик, характеризующийся наличием только эвризональных и лесных видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Бородин А.В. Черемухово 1 - новый историко-экологический и археологический памятник Северного Урала (местоположение и стратиграфия) / А.В. Бородин, Т.В. Струкова, А.И. Улитко, С.Е. Чаиркин, О.П. Бачура // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск, 2000. С. 36-58.
2. Косинцев П.А. Крупные млекопитающие из отложений пещеры «Лисья» / П.А. Косинцев, М.В. Мамяченкова, О.П. Бачура // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск, 2000. С. 123 – 136.
3. Бачура О. П. Крупные млекопитающие восточного склона Северного Урала / О.П. Бачура // Итоги и перспективы развития территории Сибири: материалы первой науч. конф., Иркутск, 24-26 мая 2001 г. Иркутск, 2001. С. 26-29.
4. Бачура О. П. Остатки крупных млекопитающих из отложений местонахождения Черемухово-1: (раскоп 4) / О.П. Бачура // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых, 23-27 апр. 2001 г. Екатеринбург, 2001. С. 8-12.
5. Бачура О. П. Крупные млекопитающие восточного склона Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене / О. П. Бачура, П.А. Косинцев // Уральский Север в панораме тысячелетий. Североуральск, 2001. С. 63-77.
6. Бачура О. П. Остатки млекопитающих из местонахождения Черемухово-1: (раскоп 4) / О.П. Бачура, Т.В. Струкова // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене: сб. науч. тр. Екатеринбург, 2002. С. 37-55.
7. Бачура О. П. Млекопитающие западного и восточного склонов Урала в голоцене / О.П. Бачура, И.Н. Подопригора // Экологические проблемы горных

- территорий: междунар. год гор на Сред. Урале: материалы междунар. науч. конф., 18-20 июня 2002 г. Екатеринбург, 2002. С. 178-180.
8. Bachura O. P. Morphology of genuine horses (*Equus (Equus) p. s.*) Ural in late Pleistocene / O.P. Bachura, I. N. Podoprigora, N. E. Bobkovskaya // *European Mammalogy 2003: 4th Europ. Congr. of Mammalogy, Brno, Czech Republic, July 27-Aug. 1, 2003. Brno, 2003. P. 54.*
 9. Бачура О. П. Систематическое положение позднеплейстоценовых лошадей (*Equus (Equus) s.l.*) Урала / О.П. Бачура, И.Н. Подопригора // Четвертичная палеозоология на Урале: (к 90-летию со дня рождения проф. И. М. Громова). Екатеринбург, 2003. С. 221-225.
 10. Бачура О.П. Позднеплейстоценовая териофауна Северного Урала / О.П. Бачура // Териофауна России и сопредельных территорий: материалы междунар. сов. М., 2003. С. 34.
 11. Бачура О.П. Палеонтологическая характеристика верхнечетвертичных отложений Усольцевской пещеры, Северный Урал / О.П. Бачура, Т.В. Струкова, Е.Г. Лаптева // Современная российская палеонтология: классические и новейшие методы. М., 2004. С.7-8.
 12. Бачура О.П. Развитие фауны крупных млекопитающих западного и восточного склонов Северного Урала в голоцене / О.П. Бачура // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Екатеринбург, 2004. С.17-25.
 13. Бачура О.П. Голоценовая фауна млекопитающих из отложений грота Бурмантовский на Северном Урале / О.П. Бачура, Н.А. Пластеева // Фауны Урала и Западной Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск, 2005. С. 38 – 55.
 14. Косинцев П.А. Новые голоценовые местонахождения крупных млекопитающих на Северном Урале / П.А. Косинцев, О.П. Бачура // Фауны Урала и Западной Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск, 2005. С. 148 – 167.
 15. Бачура О.П. Донской заяц (*Lepus tanaiticus* Gureev, 1964) из позднечетвертичных местонаждений Северного Урала / О.П. Бачура // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М., 2005. С. 9 - 10.
 16. Струкова Т.В. Первые находки фауны млекопитающих в аллювиально-спелеогенных образованиях позднего неоплейстоцена и голоцена Северного Урала (Черемухово-1) / Т.В. Струкова, О.П. Бачура, А.В. Бородин, В.В. Стефановский // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2006. Т. 14, №1. С. 98 – 108.
 17. Бачура О.П. Голоценовая фауна крупных млекопитающих Северного Урала / О.П. Бачура // Динамика современных экосистем в голоцене. М., 2006. С. 45 – 50.

Проекты, в рамках которых выполнена работа.

Работа выполнена в рамках грантов РФФИ № 99-04-049031 "Смена зональных териокомплексов в плейстоцене-голоцене на примере Урала и прилегающих территорий", № 02-04-49431 "Пространственно-временная дифференциация териофауны в позднем плейстоцене и голоцене (на примере Урала)".