

На правах рукописи



Гимранов Дмитрий Олегович

**РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ГОРНОСТАЕВЫХ В ЮЖНО-УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2012

Работа выполнена на кафедре экологии и природопользования Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы»

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Сатаев Роберт Мидхатович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
зав. кафедрой зоологии и общей биологии
НГПУ им. К. Минина
Дмитриев Александр Иванович

кандидат биологических наук,
ассистент кафедры экологии ННГУ
Солнцев Леонид Аркадьевич

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных
УрО РАН (г. Екатеринбург)

Защита диссертации состоится «30» мая 2012 г. в «13⁰⁰» часов на заседании диссертационного совета Д 212.166.12 Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1, биологический факультет.

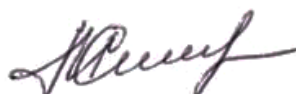
E-mail: dis212.166.12@gmail.com

факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, с авторефератом – в сети Интернет на сайте Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского по адресу: <http://www.unn.ru>, на сайте ВАК России – <http://vak2.ed.gov.ru/catalogue>.

Автореферат разослан «24» апреля 2012 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



М.С. Снегирева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Ретроспективный анализ особенностей формирования современных экосистем и развития их компонентов, среди которых немаловажную роль играют популяции животных, является основным способом, позволяющим оценить направленность и степень изменений, определивших их современный облик. Этой проблеме посвящены многочисленные исследования (Нейштадт, 1952, 1953; Громова, 1965; Паавер, 1965; Хотинский, 1973, 1977, 1987; Вангенгейм, 1977; Верещагин, Барышников, 1985; Панова, 1987; Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1994; Болиховская, 1995; Величко, 2002; Дмитриев, 2005; Эволюция экосистем Европы..., 2008; Lorenzen et al., 2011 и др.). К территориям со сложной историей формирования современных природных комплексов, что обусловлено географическим положением, разнообразием форм рельефа и ранней освоенностью человеком, относится Южно-Уральский регион.

Популяции млекопитающих, в том числе хищных, являются важным элементом наземных экосистем. Самой большой группой по числу видов в отряде хищных, обитающих на Южном Урале в настоящее время и обитавших в прошлом, остается семейство горностаевых. Видовой состав семейства и характер распространения отдельных его представителей на протяжении голоценовой эпохи в пределах обсуждаемой территории претерпели разного масштаба изменения. Временные и пространственные особенности этих преобразований и факторы, определившие основные черты современных популяций видов горностаевых, к настоящему времени практически не изучены, что обуславливает актуальность выбранной темы.

Цель исследования: изучение характера и причин временных изменений видового состава и распространения представителей семейства горностаевых, происходивших в Южно-Уральском регионе на протяжении голоцена.

Задачи исследования:

1) Выявление признаков, позволяющих на ископаемом материале дифференцировать 3 сложно различимых по скелетным остаткам вида куниц (*Martes martes*, *M. zibellina*, *M. foina*), обитавших на Южном Урале.

2) Сравнение одонтоглифических характеристик ископаемых и современных лесных куниц.

3) Видовая идентификация горностаевых из голоценовых местонахождений Южного Урала.

4) Анализ хронологических особенностей распространения горностаевых на Южном Урале в голоцене.

5) Выяснение степени влияния промысла на распространение в регионе отдельных видов.

Научная новизна работы. В результате проведенного исследования были выявлены новые количественные и качественные признаки, позволяющие дифференцировать соболя (*Martes zibellina*), каменную (*M. foina*) и лесную куниц (*M. martes*) по нижним челюстям и зубам. Использование этих признаков применительно к ископаемым остаткам позволило доказать совместное обитание на обсуждаемой территории трех обозначенных видов. Впервые показано, что современный состав семейства и характер распространения его представителей в Южно-Уральском регионе окончательно сложились к XX в. в процессе разнонаправленных преобразований, вызванных естественными и антропогенными причинами, которые происходили на протяжении всего голоцена. Установлено, что на протяжении среднего-позднего голоцена основными добываемыми человеком видами являлись выдра, барсуки и лесная куница.

Научно-практическая значимость. Результаты исследования существенно расширяют представления о динамике ареалов горностаевых в голоцене, способствуют повышению точности палеоэкологических реконструкций и оценки эксплуатационной нагрузки на отдельные виды. Полученные данные могут быть учтены при реакклиматизации видов, использованы в курсах лекций по экологии, природопользованию и зоологии. Применение выявленных для 3 видов куниц видодифференцирующих признаков позволяет повысить точность диагностики ископаемого материала.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Метрические показатели нижних челюстей и особенности строения жевательной поверхности зубов позволяют проводить дифференциальную диагностику соболя, каменной и лесной куниц на ископаемом материале.

2. Современный видовой состав семейства и характер распространения его представителей в Южно-Уральском регионе окончательно сложились к середине XX в.

3. Наряду с природными факторами на отдельные виды оказывала влияние промысловая нагрузка, пик которой приходится на последнее тысячелетие.

Апробация работы и публикации. Результаты работы были доложены на конференции молодых ученых Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 2011), всероссийских конференциях: «Роль естественнонаучных методов в археологических исследованиях» (Барнаул, 2009), «Динамика современных экосистем в голоцене» (Екатеринбург, 2010), «Целостность вида у млекопитающих» (Москва, 2010), «Экология древних и традиционных обществ» (Тюмень, 2011), международных конференциях и совещаниях: «Природное наследие России в XXI

веке» (Уфа, 2008), «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011). Автором опубликовано 24 работы, из них по теме диссертации – 12, в том числе 3 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ. 2 публикации приняты к печати в журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения и выводов, списка использованной литературы и приложения. Основной текст изложен на 176 страницах, включая 18 таблиц и 40 рисунков. Библиографический список включает 175 наименований, в том числе 18 публикаций на иностранных языках.

Личный вклад автора. Автором лично проведено полевое и камеральное изучение материала из голоценовых местонахождений ископаемой фауны. Обобщение литературных данных, интерпретация полученных результатов, написание текста диссертационного исследования, формулировка выводов осуществлялись единолично. Обсуждение работы проводилось с научным руководителем.

Связь темы диссертации с плановыми исследованиями. Представленная работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 11-04-90747-моб._ст.

Благодарности. Выражаю свою глубокую признательность научному руководителю к.б.н. Р.М. Сатаеву, за постоянную поддержку и координацию проводимых исследований. Особо благодарю и.о. заведующего лабораторией исторической экологии Института экологии растений и животных УрО РАН к.б.н. П.А. Косинцева и научного сотрудника лаборатории к.б.н. В.В. Гасилина за предоставление возможности работы с материалом, ценные рекомендации, обсуждение результатов. Выражаю свою признательность сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН: чл.-корр. УрО РАН Н.Г. Смирнову, д.б.н. А.Г. Васильеву и д.б.н. В.Г. Монахову, Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова: д.б.н. И.Я. Павлинову, к.б.н. С.В. Крускопу и к.б.н. О.Г. Нановой, Зоологического института РАН: д.б.н. Г.Ф. Барышникову и к.б.н. Е.А. Петровой за предоставление возможности работы с коллекциями и консультации. Автор признателен д.б.н. А.Ю. Кулагину за помощь в подготовке диссертационной работы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА, РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ГОРНОСТАЕВЫХ, ПЕРИОДИЗАЦИЯ ГОЛОЦЕНА

1.1. Физико-географическая характеристика Южно-Уральского региона

Приводится описание физико-географических характеристик, аргументируется определение территориальных границ исследования.

1.2. Эколого-фаунистическая характеристика семейства горностаевых *Mustelidae* F.

В разделе описываются экстерьерные характеристики видов. Приводятся данные о распространении, истории и значении отдельных видов для человека. Рассматриваются особенности экологии видов. Уточняется их подвидовой статус. Описываются способы охоты на отдельных представителей семейства.

1.3. Периодизация голоцена и история развития природных комплексов

Дается обоснование принятой в работе периодизации голоценовой эпохи. В хронологическом порядке представлена характеристика природно-климатических условий в различные климатические фазы голоцена.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал

Ископаемые остатки представителей семейства *Mustelidae* с территории обсуждаемого региона происходят из 186 местонахождений голоценового возраста. Общий объем изученного материала – 4337 костных остатков, идентифицированных до вида и рода. Для одонтологического анализа использовано 690 субфоссильных зубов представителей рода *Martes* из 25 местонахождений позднеголоценового возраста.

Хронологический интервал исследования – от раннего голоцена (10200 лет до н.в.) до современности. Хронологические рамки археологических эпох мы представляем себе следующим образом: 8000-6000 лет до н.в. – неолит-энеолит; 6000-2000 лет до н.в. – бронзовый век; 2700-1700 лет до н.в. – ранний железный век (РЖВ); 1700-600 лет до н.в. – средневековье.

Для сравнения привлекались выборки рецентных черепов и нижних челюстей трех видов куниц (*Martes martes*, *M. zibellina*, *M. foina*) из разных регионов России и сопредельных территорий. Изученный материал происходит из коллекций Зоологического музея МГУ (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург), Музея естественной истории г. Уфы и составляет по нижним челюстям – 100 челюстей *M. foina*, 107 челюстей *M. martes* и 93 челюсти *M. zibellina*. В одонтологическом анализе было использовано 120 зубов каменной куницы, 990 – лесной куницы, 840 – соболя.

2.2. Методы исследования

Измерения костей производилось по методике А. von den Drish (1976). Промеры сняты штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Одонтологический анализ основывался на изучении особенностей строения жевательной поверхности постоянных зубов. Дифференциация по полу не производилась.

Оценка морфотипического разнообразия зубов в изученных популяциях производилась с использованием показателя популяционного разнообразия (Животовский, 1991). Степень усложненности зубов определялась путем вычисления морфодинамического индекса (Rabeder, 1999).

Для оценки промысловой нагрузки были использованы следующие показатели: 1) доля археологических памятников, содержащих кости промыслового вида; 2) доля костей промысловых видов в общем объеме остатков хищных млекопитающих; 3) количество костей вида, приходящееся в среднем на один памятник из числа содержащих кости хищных; 4) общее число костей вида; 5) число памятников с остатками хищных млекопитающих.

2.3. Количественные методы обработки данных и оценки результатов

При изучении диагностических признаков видов использовался пошаговый дискриминантный анализ с включением в пакете программ Statistica 6.0. Для сравнения частот выделенных морфотипов использовался критерий χ^2 , расчет данного показателя осуществлялся с помощью пакета программ Past 2.14. Значения показателей популяционного разнообразия μ и h рассчитывались с помощью пакета специальных программ по фенетике – ФЕИ 3.0.

ГЛАВА 3. ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ

MARTES MARTES, M. FOINA И M. ZIBELLINA

3.1. Видовая идентификация по метрическим показателям нижних челюстей

Видовая идентификация соболя, лесной и каменной куниц по костным остаткам представляет сложную задачу. Наиболее информативными объектами для определения видовой принадлежности куниц являются черепа и половые кости (Новиков, 1956), однако в ископаемом состоянии они встречаются крайне редко, что обусловило необходимость выявления видодифференцирующих признаков на нижних челюстях и зубах.

Изученный субфосильный материал по роду *Martes* происходит из 105 местонахождений. 19 местонахождений содержат черепа и/или нижние челюсти, пригодные для решения поставленной задачи.

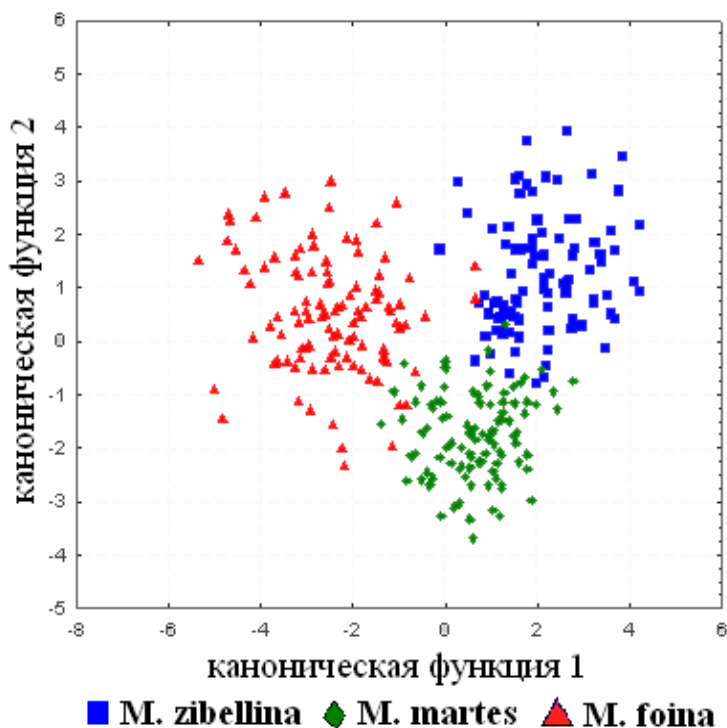


Рис. 1. Распределения нижних челюстей рецентных особей трех видов в канонических осях.

Таблица 1

Верность идентификации нижних челюстей соболя, лесной и каменной куниц в обучающих группах

Виды	Верность идентификации, %	<i>M. zibellina</i> , экз.	<i>M. martes</i> , экз.	<i>M. foina</i> , экз.
<i>M. foina</i>	93,4	2	5	99
<i>M. martes</i>	97,0	2	97	1
<i>M. zibellina</i>	94,7	89	5	0
Итого	95,0	93	107	100

В работе использовались 20 метрических признаков нижних челюстей куниц. В качестве обучающих групп был привлечен рецентный материал. Для целей дифференциации современных видов использовался пошаговый дискриминантный анализ с включением. Современные выборки трех видов куниц удалось дифференцировать с высокой степенью достоверности (рис. 1). Верность идентификации в обучающих группах составила для *M. zibellina* – 95%, для *M. martes* – 97%, для *M. foina* – 93% (табл. 1). Далее, в анализ были включены ископаемые нижние челюсти, что позволило установить присутствие остатков всех трех видов в голоценовых местонахождениях изучаемой территории (рис. 2).

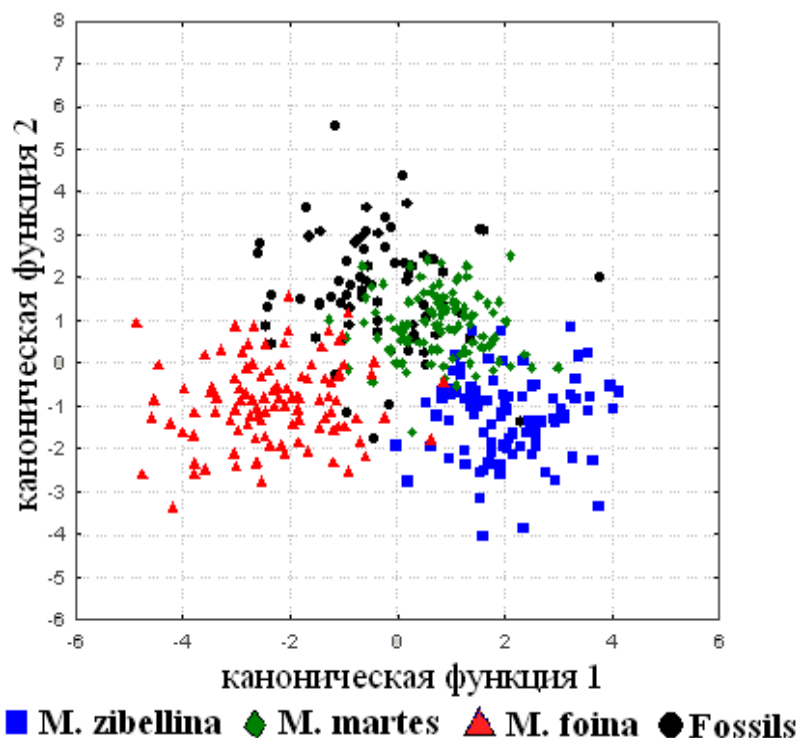


Рис. 2. Распределения субфоссильных и рецентных нижних челюстей трех видов в канонических осях.

3.2. Видовая идентификация по одонтоглифическим признакам

3.2.1. Изучение зубной системы рецентных куниц

Зуб Pm3. Для данного зуба нами выделено 3 морфотипа: A0, A1 и A2 (рис. 3). Относительно простые зубы (A0) преобладают в 97% у каменной куницы и в 82% у соболя. Лесная куница в 73% обладает усложненным зубом (A1), этот вид отличается по строению Pm3 от каменной куницы и соболя ($p < 0,0001$) выпуклой формой лингвальной стороны основания коронки.

Зуб Pm4. Для данного зуба нами выделено 8 морфотипов: A1, A2, A3, A4, B1, B2, C и D. Видодифференцирующей способностью выделенные морфотипы не обладают.

Зуб M1. Для этого зуба выделено и описано 16 морфотипов: A1, A2, A3, B1, B2, B3, B4, C1, C2, C3, C4, D1, D2, D3, D4 и E. Признак, с помощью которого можно разделять каменную и лесную куниц ранее описывался в литературе (Wolsan, 1985, 1988, 1989; Аристов, Барышников, 2001), новых диагностических признаков на этом зубе не выявлено.

Зуб I/3. Выделено и описано 4 морфотипа (рис. 3): A1, A2, A3 и B1. Морфотип A1, отличающийся массивным дистоконидом, свойственен каменной кунице и проявляется у нее с частотой 62%. Относительно простой морфотип A2 характерен для *M. martes* и преобладает у нее в 80%. Морфотип A3, усложненный мезиальным

воротничком/валиком, встречается у соболя в 94% случаев. Признаки, отмечаемые на данном зубе, позволяют дифференцировать все три вида куниц ($p < 0,0001$).

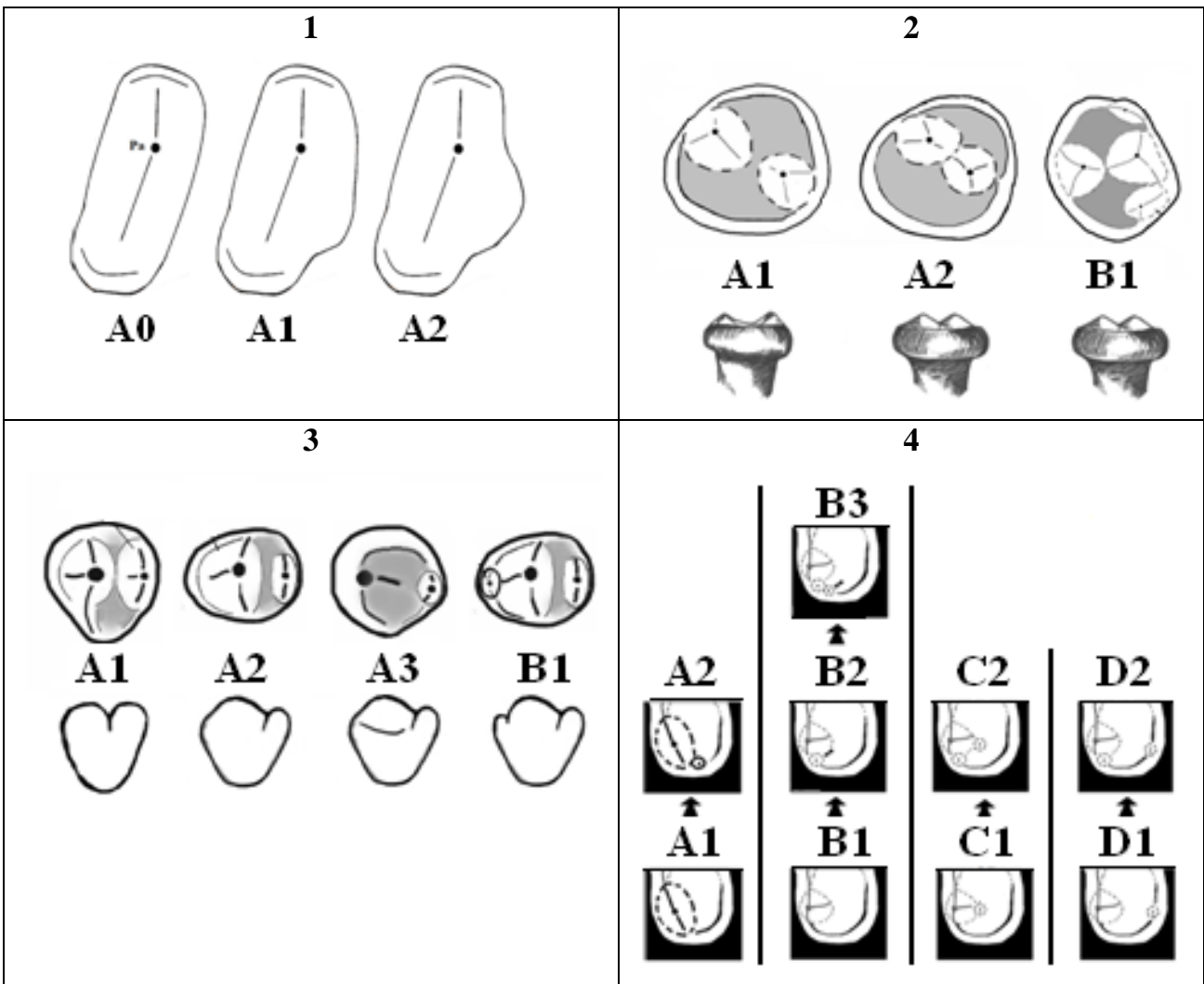


Рис. 3. Морфотипы Pm3 (1), M/2 (2), I/3 (3) и M/1 (4)

Зуб Pm/3. Выделено 3 морфотипа: A0, A1 и A2. Диагностическими качествами выделенные морфотипы не обладают.

Зуб Pm/4. Выделено 4 морфотипа: A0, A1, A2 и B1. Ни один из выделенных морфотипов не обладает хорошей видодифференцирующей способностью.

Зуб M/1. Для этого зуба выделено 9 морфотипов (рис. 3): A1, A2, B1, B2, B3, C1, C2, D1 и D2. У каменной куницы практически в одинаковом количестве (40% и 55%) преобладают морфотипы A1 и A2. Морфотипы группы A не встречаются у других видов куниц. Морфотип B1 имеет наибольшую частоту своего проявления у лесной куницы – 24%. Морфотип B2 встречается у лесной куницы с частотой 67%, у соболя с частотой 44%. С частотой 45% у *M. zibbelina* преобладает морфотип C2. Характер поверхности талонида M/1 позволяет отличать каменную куницу от лесной

куницы и соболя. Видодифференцирующим признаком выступает развитость, массивность гипоконида ($p < 0,0001$).

Зуб М/2. Выделено 3 морфотипа (рис. 3): А1, А2 и В1. У лесной куницы преобладает морфотип А1 (91%). У соболя и каменной куницы – морфотип А2 – 96% и 83%. Диагностирующим признаком позволяющим дифференцировать лесную куницу от каменной куницы и соболя является расположение протоконида и метаконида ($p < 0,0001$).

3.2.2. Видовая идентификация зубов ископаемых куниц позднеголоценового возраста

С использованием выявленных на рецентном материале видодифференцирующих признаков, было установлено, что в Южно-Уральском регионе в голоцене совместно обитали 3 вида рода *Martes*. Результаты одонтологического и морфометрического анализов не противоречат друг другу. Большая часть субфосильных остатков зубов принадлежит лесной кунице. В одном случае зафиксирована находка нижней челюсти каменной куницы (пещера Подпорная), зубы соболя встречены в 4 местонахождениях (Атыш, Сикияз-Тамак-1, Сикияз-Тамак-22, Сказка).

3.2.3. Сравнительный анализ разнообразия морфотипов и степени усложненности зубов лесной куницы

Сравнительный анализ изменчивости зубов ископаемых лесных куниц Южно-Уральского региона и современных представителей вида проводился на основании сопоставления показателей внутривидового разнообразия μ и h (Животовский, 1991). Выбор для анализа лесной куницы определялся наличием для данного вида значительного числа ископаемых зубов, тогда как доля определяемых зубов соболя и каменной куницы в общем объеме составила не более 1%.

Среди изученных зубов верхнего ряда самые высокие значения индекса разнообразия μ , превышающие таковые у всех изученных современных популяций, обнаруживаются у Pm4 и M1 в ископаемой выборке (табл. 2). Значения μ для остальных зубов ископаемой выборки (верхняя и нижняя челюсти) укладываются в общий ряд изменчивости этого показателя для вида. Нужно отметить, что значение индекса μ несколько завышено для всех групп субфосильных зубов по сравнению с таковыми для рецентной выборки лесной куницы с Южного Урала. На наш взгляд это в первую очередь может быть связано с особенностью ископаемого материала, накопление которого шло на протяжении 2,5 тыс. лет.

Таблица 2

Результаты сравнения морфотипического разнообразия (показатель μ) в современных и ископаемой выборках

Географическая область	Название зубов							
	Pm3	Pm4	M1	I/3	Pm/3	Pm/4	M/1	M/2
Архангельская область	2,23	3,35	2,96	3,19	2,11	2,19	2,27	1,65
Печоро-Илычский заповедник	2,42	3,99	4,43	2,97	2,09	2,04	2,92	1,80
Кавказский заповедник	2,24	4,31	5,61	1,95	1,75	1,34	2,69	1,60
Республика Мари-Эл	1,60	3,74	2,40	1,92	1,60	1,34	2,24	1,80
Новгородская область	2,63	3,64	2,87	2,20	2,46	2,05	4,46	1,39
Пензенская область	2,74	2,60	3,98	2,88	2,45	2,31	1,95	1,67
Ленинградская область	2,61	3,38	2,92	2,02	2,50	1,51	2,59	1,60
Республика Карелия	2,64	3,69	2,42	2,23	2,31	2,29	2,95	1,78
Краснодарский край	2,67	3,71	3,67	2,93	2,02	2,02	3,70	1,80
Республика Башкортостан	2,50	4,45	3,93	2,30	1,67	1,92	3,37	1,34
Южный Урал (ископаемые)	2,55	5,34	5,91	-	1,99	2,10	3,69	1,72

Таблица 3

Результаты сравнения морфотипического разнообразия (показатель h) в современных и ископаемой выборках

Географическая область	Название зубов							
	Pm3	Pm4	M1	I/3	Pm/3	Pm/4	M/1	M/2
Архангельская область	0,26	0,33	0,26	0,20	0,30	0,45	0,24	0,18
Печоро-Илычский заповедник	0,19	0,33	0,37	0,26	0,30	0,32	0,27	0,10
Кавказский заповедник	0,25	0,28	0,20	0,35	0,42	0,33	0,10	0,20
Республика Мари-Эл	0,20	0,25	0,20	0,36	0,20	0,33	0,25	0,10
Новгородская область	0,12	0,27	0,28	0,27	0,18	0,32	0,26	0,30
Пензенская область	0,09	0,13	0,20	0,28	0,18	0,23	0,02	0,16
Ленинградская область	0,13	0,32	0,27	0,33	0,17	0,24	0,14	0,20
Республика Карелия	0,12	0,26	0,19	0,26	0,23	0,24	0,26	0,11
Краснодарский край	0,11	0,26	0,27	0,27	0,33	0,33	0,08	0,10
Республика Башкортостан	0,17	0,11	0,34	0,42	0,44	0,52	0,33	0,33
Южный Урал (ископаемые)	0,15	0,33	0,41	-	0,34	0,30	0,39	0,14

Значение доли редких фенотипов/морфотипов (показатель h) среди зубов верхней челюсти самое большое у M1 ископаемой выборки (табл. 3). Это может свидетельствовать о достаточно сильной изменчивости этого зуба (по сравнению с другими зубами), как в пространстве, так и во времени.

У всех остальных, как верхних так и нижних зубов, полученные показатели укладываются в рамки изменчивости вида. При этом в ископаемой выборке значения показателя h несколько завышены по сравнению с рецентной выборкой зубов с территории Южного Урала.

В целом можно констатировать, что изученный ископаемый материал демонстрирует морфотипическую изменчивость близкую к современной, что подтверждает представительность исследованной выборки.

Анализируя наличие и количество элементов жевательной поверхности у отдельно взятого зуба можно оценить степень развития его рельефа, что выражается в отнесении зуба к тому или иному морфотипу разной сложности строения. Численным выражением степени развития жевательной поверхности будет являться значение показателя усложненности. Для его получения использовалось ранжирование зубов по бальной системе, предложенное Г. Рабедером (Rabeder, 1992; 1999). Значение показателя рассчитывалось по формуле:

$$C = (P_{A1} * F_{A1}) + (P_{A2} * F_{A2}) + \dots + (P_n * F_n),$$

где P – частота встречаемости морфотипа в %, F – фактор или значение балла для данного морфотипа.

В случае простого строения зуба, характеризующегося наличием одной вершины (на зубе или на интересующем нас отделе зуба), ему присваивался 1 балл. С увеличением числа вершин/бугорков балл увеличивался в соответствии с количеством добавочных элементов. Если выделение морфотипов основывалось на степени выраженности элемента жевательной поверхности, то присваивались баллы с промежуточным значением.

На рецентном материале оценка усложненности производилась для трех обсуждаемых в работе видов куниц (табл. 4). Ввиду того, что количество ископаемых зубов, отнесенных к соболю или каменной кунице крайне невелико, для анализа привлекались только зубы лесной куницы (табл. 5).

Анализируя данные приведенные в таблице 4 можно заключить, что у соболя, по сравнению с другими видами, наиболее усложнены зубы M1, Pm/3, Pm/4, M/1 и M/2. Зуб Pm3 имеет наибольшую степень усложненности у лесной куницы, по значению индекса зубов M1 и M/2 каменная куница близка к соболю. В целом у соболя зубы нижнего ряда являются самыми «сложными» среди остальных обсуждаемых видов. У лесной куницы отдельные зубы (Pm3, M1, Pm/3) на

протяжении позднего голоцена имеют тенденцию к упрощению жевательной поверхности, другие (Pm4, Pm/4, M/1) наоборот – проявляют тенденцию к усложнению рельефа коронки (табл. 5).

Таблица 4

Значения показателя усложненности у рецентных соболя, каменной и лесной куниц, сравнение с ископаемой выборкой

Происхождение выборок	Вид	Зубы							
		Pm3	Pm4	M1	I/3	Pm/3	Pm/4	M/1	M/2
Объединенный материал	<i>Martes zibellina</i>	110	150	227	249	116	203	247	205
Объединенный материал	<i>Martes foina</i>	102	149	229	204	110	198	144	206
Объединенный материал	<i>Martes martes</i>	145	149	210	215	110	197	171	200
Южный Урал	<i>Martes martes</i>	147	148	208	206	104	199	163	200
Южный Урал (поздний голоцен)	<i>Martes cf. martes</i>	163	147	233	-	109	195	145	200

Таблица 5

Значения показателя усложненности у рецентных лесных куниц, сравнение с ископаемой выборкой

География выборок	N	Pm3	Pm4	M1	Pm/3	Pm/4	M/1	M/2	Сумма
Архангельская обл.	100	142,0	149,5	208	110,5	194	181	200	985
Печоро-Ильчский заповедник	100	144,5	148,0	216	110	194	184	200	997
Кавказский заповедник	100	145,5	147,5	242	104,5	200	213	200	1053
Республика Мари-Эл	30	145,0	148,5	203	105,0	200	183	200	985
Новгородская обл.	50	148,0	149,0	204	117,0	198	168	200	984
Пензенская обл.	30	143,0	150,0	211	107,0	193	135	200	939
Ленинградская обл.	30	143,5	148,5	206	118,5	200	130	200	947
Республика Карелия	30	146,5	148,5	203	116,5	197	162	200	974
Краснодарский край	40	142,0	149,5	207	108,0	190	174	200	971
Республика Башкортостан	100	147,0	148,0	208	103,5	199	163	200	969
Ископаемая выборка	688	162,5	146,5	233	109,0	195	145	200	991

В целом, по показателю усложненности ископаемая лесная куница с Южного Урала наиболее близка к современным популяциям Печоро-Илычского и Кавказского заповедников. Поскольку величина индекса зависит от наличия в популяции сложных, обычно редких морфотипов, он может указывать на степень разнообразия ландшафтов и широких контактов с соседними популяциями.

Подытоживая выше изложенное, можно заключить, что применение пошагового дискриминантного анализа с включением для 20 метрических признаков ископаемых нижних челюстей куниц позволяет проводить достоверную дифференциацию соболя, каменной и лесной куниц. На основании выделенных одонтоглифических признаков дифференциация лесной куницы от соболя и каменной куницы с высокой достоверностью ($p < 0,0001$) возможна по $Pm3$, $M/2$, каменной куницы от соболя и лесной куницы по $M/1$ и всех трех видов по $I/3$. По индексам популяционного разнообразия μ и изученный ископаемый материал демонстрирует изменчивость близкую к изученным современным выборкам; по показателю усложненности зубов ископаемые лесные куницы Южно-Уральского региона близки к современным популяциям Печоро-Илычского и Кавказского заповедников.

ГЛАВА 4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГОРНОСТАЕВЫХ В ГОЛОЦЕНЕ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Ретроспективный анализ особенностей распространения представителей семейства горностаевых на территории Южно-Уральского региона опирался на проведенные автором определения до рода и вида костных остатков животных голоценового возраста. Изученный ископаемый материал включал собственные сборы автора; сборы, представленные для изучения археологами; коллекции, хранящиеся в научных музеях. При построении итоговых карт распространения видов также привлекались литературные данные.

4.1. Речная выдра – *Lutra lutra* L.

С начала среднего голоцена выдра населяла все бассейны крупных рек Южного Урала, проникая в степные районы, где добывалась местным населением. В позднем голоцене характер распространения выдры сильно не изменился. Сокращение мест обитания выдры происходит во второй половине XX в.

4.2. Род Барсуки – *Meles* Briss.

В голоцене на Южном Урале обитало 2 вида – европейский (*Meles meles* L.) и азиатский барсук (*Meles anakuma* Temm.). Остатки европейского барсука присутствуют в ископаемых фаунах среднего и позднего голоцена, тогда как субфоссильные находки азиатского барсука датируются только поздним голоценом. К концу последнего тысячелетия происходит вытеснение с Южного Урала азиатским барсуком европейского вида (Гасилин, Косинцев, 2009). Барсук на протяжении всего

голоцена был широко распространен на изучаемой территории и являлся фоновым видом. Как и в настоящее время, на протяжении голоцена зверь постоянно был связан с горнолесными ландшафтами, не избегая открытых лесостепных пространств.

4.3. Род Куницы – *Martes Pinel.*

Для обсуждаемой территории установлено обитание соболя, каменной и лесной куниц в голоцене. В течение голоцена границы ареалов трех изученных видов рода *Martes* изменялись не значительно (рис. 4). Южный Урал являлся юго-западной окраиной ареала соболя, по нему проходила граница северо-восточной части ареала каменной куницы, по южной окраине Уральских гор проходила южная граница ареала лесной куницы. Фоновым видом для изучаемой территории, как в настоящее время, так и на протяжении голоцена, являлась лесная куница (табл. 6).

Таблица 6

Динамика видового состава горностаевых на протяжении голоцена

Вид	Ранний голоцен	Средний голоцен	Поздний голоцен		
			2500-ХVII в.	ХVIII-ХIХ вв.	ХХ-ХХI вв.
Выдра	-	+	+	+	+
Барсук европейский	-	+	+	-	-
Барсук азиатский	-	-	+	+	+
Куница каменная	+	+	+	-	-
Куница лесная	+	+	+	+	+
Соболь	+	-	+	+	-
Росомаха	+	+	+	+	-
Горноста́й	+	+	+	+	+
Хорь лесной и хорь степной	+	+	+	+	+
Норка европейская	-	+	+	+	+
Ласка	+	+	+	+	+
Норка американская	Интродуцированный вид				+
Колонок	Позднее проникновение на территорию				+

4.4. Росомаха – *Gulo gulo L.*

Самые ранние голоценовые находки субфоссильных остатков росомахи относятся к рубежу раннего-среднего голоцена. В среднем голоцене росомаха была распространена по всей горнолесной части, проникая в степные юго-западные районы Южного Урала. В позднем голоцене росомаха обитала в горнолесных массивах, а к началу индустриального периода сократила ареал обитания до северо-восточной

окраины гор Южного Урала, совсем исчезнув с этой территории в наши дни.

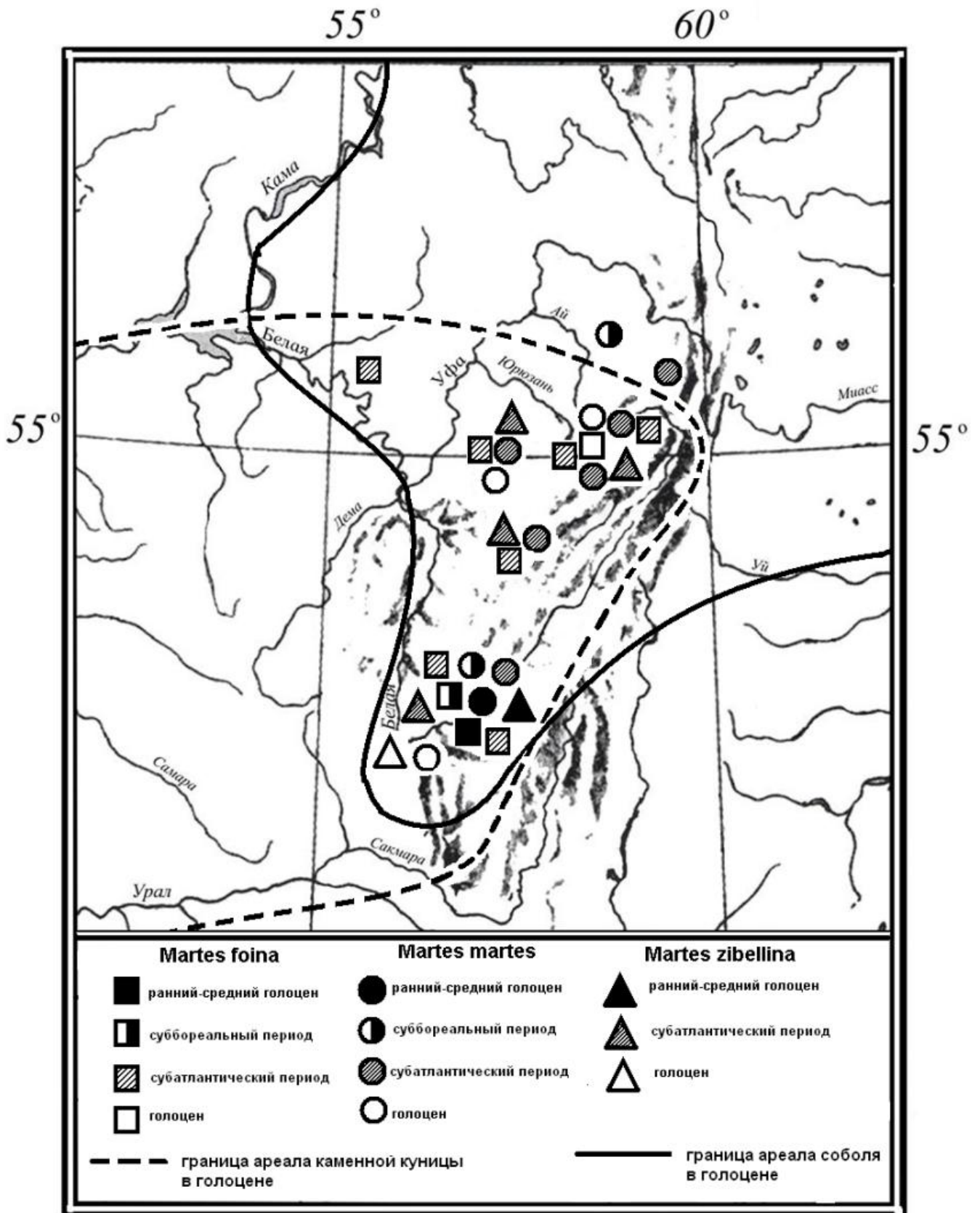


Рис. 4. Карта-схема местонахождений с разновременными остатками представителей рода *Martes*.

4.5. Горноста́й – *Mustela erminea* L.

Остатки горноста́я присутствуют в тафоценозах всех этапов голоцена. Большая часть местонахождений с его костями находятся в горнолесной зоне. Скорее всего концентрация численности в горнолесной зоне на протяжении всего голоцена была выше чем в прилегающих районах, о чем свидетельствуют материалы из ряда пещер. Горноста́й в голоцене Южного Урала был типичным представителем фауны (табл. 6) рассматриваемой территории и характер распространения этого вида не претерпел сильных изменений.

4.6. Лесной (*Mustela putorius* L.) и степной (*Mustela eversmanii* Less.) хорей

Характеризуя динамику ареалов двух видов, мы сталкиваемся с пока что непреодолимым препятствием – видодифференциацией костных остатков. Южный Урал на всем протяжении голоцена населяло оба вида хорей (табл. 6), численность этих животных, как и в настоящее время, была невысокой, о чем косвенно свидетельствует малочисленность их ископаемых остатков.

4.7. Норка европейская – *Mustela lutreola* L.

Количество местонахождений с ископаемыми остатками европейской норки на Южном Урале равно шести. Везде кости *Mustela lutreola* малочисленны, чаще единичны. Самая древняя голоценовая находка норки происходит из культурных горизонтов охотничьей стоянки грота Ташмурун (Косинцев, 2003) и датируется средним голоценом. На протяжении последних 10 тыс. лет европейская норка являлась редким видом, этот статус она сохраняет за собой и в настоящие дни.

4.8. Ласка – *Mustela nivalis* L.

Во всех местонахождениях костные остатки ласки не многочисленны, в ряде памятников единичны. На протяжении всего голоцена вид был приурочен в основном к горнолесным ландшафтам, иногда проникая и в лесостепь. За последние 10 тыс. лет ареал ласки не претерпел значительных изменений, вид являлся и является фоновым для фауны гор Южного Урала (табл. 6).

4.9. Особенности видовой динамики горностаевых в голоцене Южно-Уральского региона

Изменения видового состава семейства и характера распространения его представителей, происходили в Южно-Уральском регионе на протяжении всего голоцена. Границы ареалов видов на обсуждаемой территории сформировались в конце позднего голоцена. С Южного Урала к настоящему времени исчезли каменная куница, соболь, россомаха и европейский барсук.

Таким образом, можно сделать заключение, что на протяжении голоцена в пределах изучаемого региона происходила значительная перестройка структуры семейства горностаевых, унаследованная с неоплейстоценового времени.

Современный видовой состав семейства сложился в XX в. под действием комплекса природных и антропогенных факторов.

ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОМЫСЛА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ГОРНОСТАЕВЫХ В ГОЛОЦЕНЕ ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Оценка характера промысла основных добываемых человеком представителей семейства горностаевых (речной выдры, барсуков и лесной куницы) основывалась на анализе особенностей распределения костных остатков этих видов из местонахождений антропогенного генезиса (археологические памятники).

5.1. Характеристика промысла речной выдры

Начиная с конца раннего голоцена выдра постоянно входила в состав промысловой добычи населения Южного Урала. Ее добывали в горнолесных, лесостепных и степных районах этой территории. Наибольшая промысловая нагрузка (рис. 5-8) приходится на начало позднего голоцена (ранний железный век). Древнее население во все периоды голоцена промышленно выдру в небольшом количестве.

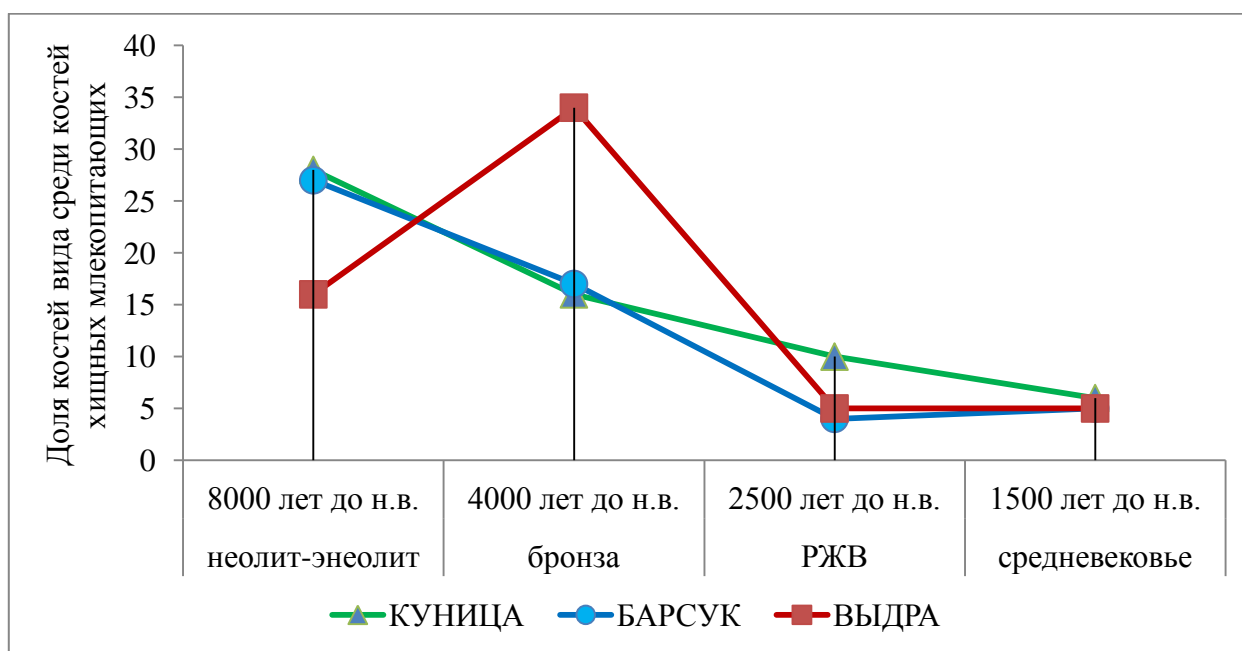


Рис. 5. Изменение удельного веса зверя в общем промысле мяско-пушных животных (лесостепная зона).

5.2. Характеристика промысла барсука

На Южном Урале промысел барсуков осуществлялся непрерывно, начиная со среднего голоцена (неолита). Добыча этих животных производилась в лесостепной, степной и горнолесной зонах. Судя по количеству местонахождений с остатками барсуков и общему обилию костей, время самого интенсивного промысла (рис. 5-8) этих животных приходится на начало позднего голоцена (ранний железный век).

Полученные данные свидетельствуют о том, что местное население использовало остатки барсука в ритуальной практике (4 тыс. лет назад). Мы считаем, что у населения Южного Урала существовал локальный специализированный промысел барсуков в последнем тысячелетии.

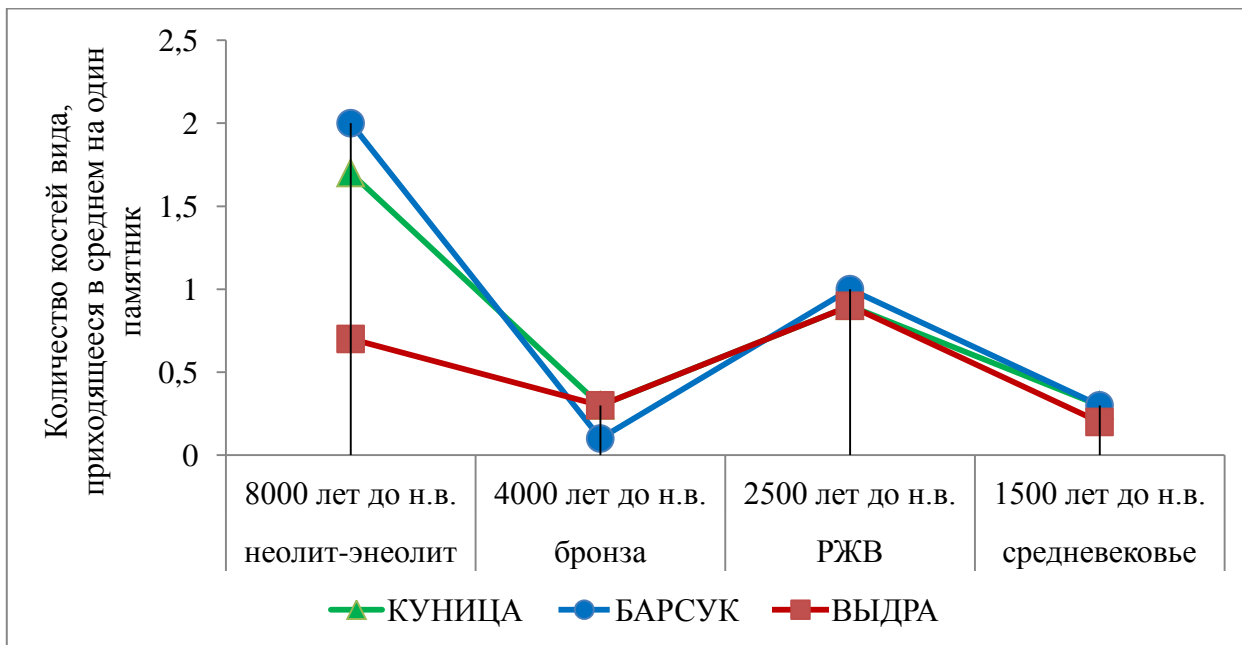


Рис. 6. Изменение средней интенсивности промысла зверя (лесостепная зона).

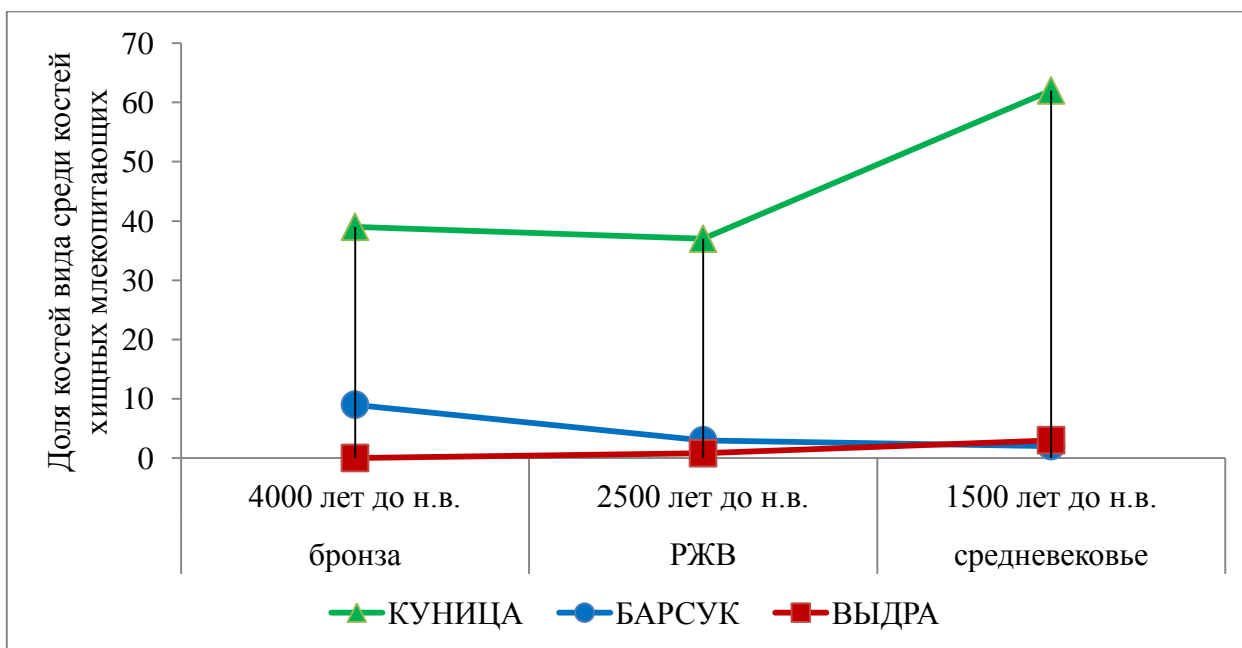


Рис. 7. Изменение удельного веса зверя в общем промысле мясо-пушных животных (горнолесная зона).

5.3. Характеристика промысла лесной куницы

Большая часть находок остатков куниц происходит из поселений лесостепной зоны и охотничьих стоянок в горнолесной зоне. Промысловая нагрузка на популяции

куниц была относительно постоянной в раннем голоцене, увеличилась в среднем голоцене и далее нарастала в поздней фазе голоценового времени (рис. 5-8). В позднем бронзовом веке (2,5 тыс. лет назад) начинается целенаправленная охота на куниц, и появляются первые специализированные охотничьи стоянки. В последнем тысячелетие эти процессы усиливаются.

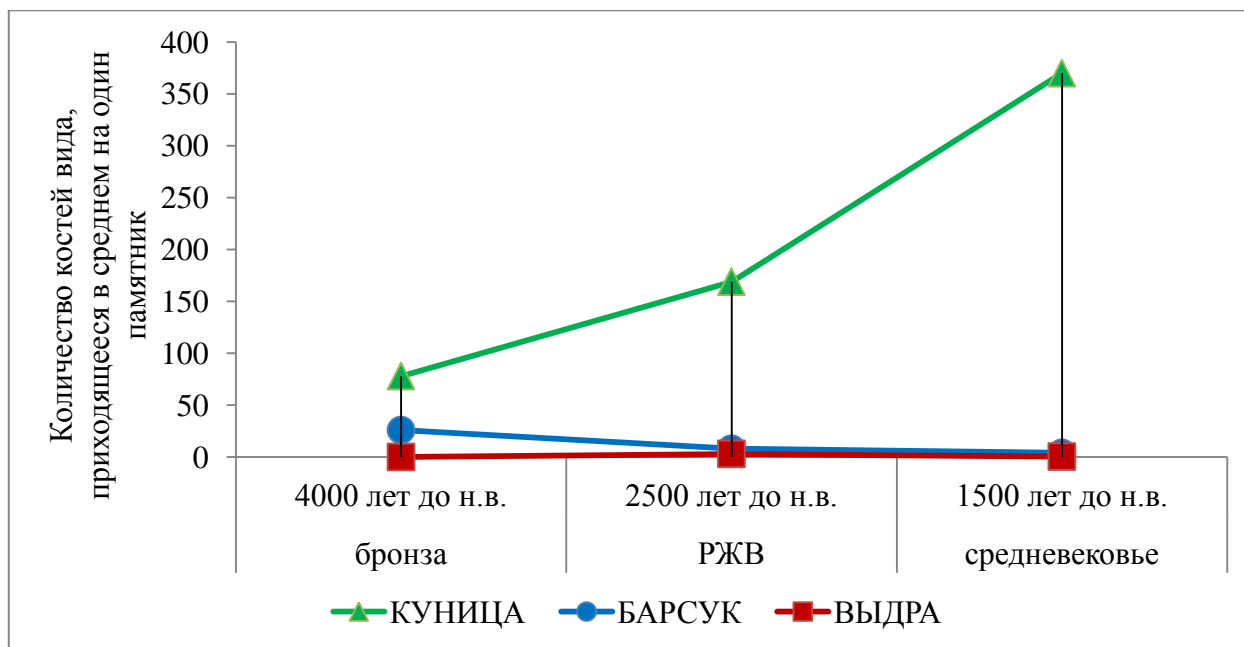


Рис. 8. Изменение средней интенсивности промысла зверя (горнолесная зона).

5.4. Динамика промысла горностаевых в голоцене Южно-Уральского региона

Динамика промысловой нагрузки на барсука и выдру на протяжении среднего-позднего голоцена в лесостепной и горнолесной зонах имеет сходные показатели и общую тенденцию к снижению. Синхронную динамику с обсуждаемыми видами имеет и промысел куницы в лесостепной области. В горнолесной зоне антропогенная нагрузка на куницу на протяжении бронзового века-средневековья только увеличивалась.

В целом, можно констатировать, что привлечение ископаемого материала для ретроспективной оценки промысловой нагрузки, является вполне результативным. Полученные нами данные показывают, что основным промышляемым видом горностаевых Южно-Уральского региона, промысловая нагрузка на который постоянно возрастала, являлась лесная куница. Несмотря на это, лесная куница сохранила свои места обитания и высокую численность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе проведенного исследования результаты позволяют говорить о возможности достоверного различия ископаемых нижних челюстей 3 видов куниц (соболя, лесной и каменной куниц) по 20 метрическим признакам с

привлечением пошагового дискриминантного анализа. Кроме этого, по признакам регистрируемым на жевательной поверхности зубов, дифференциация лесной куницы от соболя и каменной куницы с высокой достоверностью ($p < 0,0001$) возможна по $Pm3$, $M/2$, каменной куницы от двух других видов – по $M/1$ и всех трех видов – по $I/3$. Использование выявленных количественных и качественных признаков применительно к ископаемому материалу доказывает совместное обитание в голоцене Южно-Уральского региона соболя, каменной и лесной куницы.

Сравнение морфотипической изменчивости зубов ископаемых и рецентных лесных куниц, основанное на сопоставлении показателей популяционного разнообразия μ и h указывает, что ископаемая выборка близка к современным. По показателям усложненности зубов ископаемые лесные куницы Южно-Уральского региона сходны с представителями современных популяций Печоро-Ильчского и Кавказского заповедников.

В разные фазы голоцена на территории обсуждаемого региона обитали 12 видов горностаевых (росомаха, речная выдра, европейский и азиатский барсуки, соболь, каменная и лесная куница, лесной и степной хори, горностай, ласка, европейская норка). В XX в. здесь появились колонок и американская норка.

Изменения видового состава семейства и характера распространения его представителей происходили в Южно-Уральском регионе на протяжении всего голоцена. С Южного Урала к настоящему времени исчезли каменная куница, соболь, росомаха и европейский барсук. Современный видовой состав семейства сложился в XX в. под действием комплекса природных и антропогенных факторов.

На территории изучаемого региона на протяжении голоцена постоянно добывались лесная куница, барсуки и речная выдра. При этом основным промысловым видом горностаевых Южно-Уральского региона, промысловая нагрузка на который постоянно возрастала, являлась лесная куница. Несмотря на это, лесная куница сохранила свои места обитания и высокую численность.

ВЫВОДЫ

1. Дискриминантный пошаговый анализ с включением применительно к 20 метрическим признакам нижних челюстей соболя, каменной и лесной куниц, позволяет проводить видовую дифференциацию ископаемых остатков данных видов. На основании морфотипических признаков зубов дифференциация лесной куницы от соболя и каменной куницы с высокой достоверностью ($p < 0,0001$) возможна по зубам $Pm3$, $M/2$, каменной куницы от соболя и лесной куницы – по $M/1$, всех трех видов – по $I/3$.

2. По одонтоглифическим показателям усложненности зубов ископаемые лесные куницы Южно-Уральского региона близки к современным популяциям Печоро-Илычского и Кавказского заповедников.

3. Видовая идентификация ископаемых остатков горностаевых из голоценовых местонахождений Южно-Уральского региона доказывает, что на обсуждаемой территории в разные фазы голоцена обитали 12 видов горностаевых (росомаха, речная выдра, европейский и азиатский барсуки, соболь, каменная и лесная куница, лесной и степной хори, горностаи, ласка, европейская норка).

4. Изменения видового состава семейства горностаевых и характера распространения его представителей происходили в Южно-Уральском регионе на протяжении всего голоцена, значительно усилившись к концу последнего тысячелетия. С территории региона к настоящему времени исчезли росомаха, соболь, каменная куница, европейский барсук.

5. Основными видами, на которых оказывался промысел с конца раннего голоцена до современности, являлись лесная куница, барсуки и выдра. При этом, лесная куница, несмотря на многовековую промысловую нагрузку до настоящего времени сохранила свои места обитания и сравнительно высокую численность в Южно-Уральском регионе.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Гимранов Д.О. История охоты на лесную куницу на территории Южного Урала / Д.О. Гимранов // Аграрная Россия. – 2009. – Специальный выпуск. – С. 29–30.

2. Гимранов Д.О. Охота на выдру (*Lutra lutra* L.) и барсуков (*Meles sp.*) в голоцене Южного Урала / Д.О. Гимранов, П.А. Косинцев // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2011. – Т. 13, № 5 (3). – С. 39–42.

3. Сатаев Р.М. Особенности природопользования средневекового населения Уфимского полуострова / Р.М. Сатаев, Л.В. Сатаева, В.В. Куфтерин, Д.О. Гимранов, Р.Р. Султанов // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2011. – Т. 13, № 5 (3). – С. 101–105.

Статьи в сборниках научных трудов и тезисы докладов на научных конференциях:

1. Гимранов Д.О. Роль семейства куницевак *Mustelidae* F. в формировании биоразнообразия природных комплексов Южного Урала / Д.О. Гимранов, Р.М. Сатаев // Природное наследие России в 21 веке: Материалы II международной науч.-практ. конф. – Уфа. – 2008. – С. 111–113.

2. Сатаев Р.М. Археозоологические и палеоантропологические аспекты изучения средневекового городища Уфа II / Р.М. Сатаев, В.В. Куфтерин, **Д.О. Гимранов**, Э.Д. Кульмухаметова // Этнос. Общество. Цивилизация: II Кузеевские чтения. Материалы Международной науч.-практ. конф. – Уфа. – 2009. – С. 120–123.

3. Сатаев Р.М. Роль охоты в хозяйстве населения средневекового городища Уфа II / Р.М. Сатаев, **Д.О. Гимранов**, Э.Д. Кульмухаметова // Роль естественно-научных методов в археологических исследованиях: сборник науч. труд. – Барнаул. – 2009. – С. 175–178.

4. **Гимранов Д.О.** Современное нахождение остатков Европейского *Meles meles* L. и азиатского *Meles anakuma* Temm. Барсуков в пещере Барсучья Нора (Южный Урал) / Д.О. Гимранов, Р.М. Сатаев // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация): материалы конф. – Москва. – 2010. – С. 30.

5. Гасилин В.В. Видовой состав рода *Martes* на Южном Урале в голоцене / В.В. Гасилин, **Д.О. Гимранов**// Динамика современных экосистем в голоцене: материалы II Росс. науч. конф. – Екатеринбург; Челябинск. – 2010. – С. 65–67.

6. **Гимранов Д.О.** Морфотипическая изменчивость нижних щечных зубов у *Martes martes* L. и *Martes zibellina* L. / Д.О. Гимранов // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещ. – Москва. – 2011. – С. 109.

7. **Гимранов Д.О.** Одонтоглифическая характеристика второго нижнего моляра *Martes martes* L. и *Martes zibellina* L. / Д.О. Гимранов // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещ. – Москва. – 2011. – С. 110.

8. **Гимранов Д.О.** История охоты на куниц в голоцене на Южном Урале / Д.О. Гимранов, П.А. Косинцев, Р.М. Сатаев // Экология древних и традиционных обществ: сборник докл. конф. – Тюмень. – 2011. – С. 102–104.

9. **Гимранов Д.О.** Морфотипическая изменчивость нижних зубов у представителей рода *Martes* / Д.О. Гимранов // Экология: сквозь время и расстояние: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург. – 2011. – С. 25–32.

Подписано в печать 24.04.12 г. Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Печать ризографическая. Тираж 150 экз. Заказ 670
Гарнитура «TimesNewRoman». Отпечатано в типографии
«ПЕЧАТНЫЙ ДОМЪ» ИП ВЕРКО.
Объем 1 п.л. Уфа, Карла Маркса 12 корп. 4,
т/ф: 27-27-600, 27-29-123

