

На правах рукописи

Садыкова Нина Олеговна

**ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ
НА ОСНОВЕ СУБФОССИЛЬНОГО МАТЕРИАЛА
(НА ПРИМЕРЕ СЕРИИ ЗООГЕННЫХ СКОПЛЕНИЙ
В ТАЕЖНЫХ РАЙОНАХ
СЕВЕРНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА)**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН

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

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Агаджанян Александр Карэнович
доктор биологических наук
Кряжимский Федор Викторович

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
**Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН**

Защита состоится «13» декабря 2011 г. в 15 часов на заседании диссертационного
совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН
по адресу:

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Факс: 8 (343) 260-82-56; адрес сайта Института: <http://www.ipae.uran.ru>

E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

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

Автореферат разослан «11» ноября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Золотарева Н.В.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Долговременная динамика экосистем вмещает процессы разного масштаба и разной обусловленности, без расчленения которых невозможно оценить историческую перспективу и прогнозировать глобальные и региональные изменения сообществ (Чернов, 1984; Barnosky, 1994; Nadly, 1996; Смирнов, 2004; Савинецкий и др., 2005).

Грызуны специфическим образом реагируют на средовые изменения, при этом изменения состава и структуры их населения по-разному проявляются на локальном, региональном и зональном уровнях.

Еще один аспект актуальности состоит в оценке методической базы, понимании возможностей и ограничений интерпретации данных, полученных из скоплений остатков жертв в местах пребывания пернатых хищников в карстовых полостях. Большая часть местонахождений костных остатков мелких млекопитающих на Урале представлена пещерными отложениями зоогенного происхождения. Проблема выявления хронологической неоднородности остатков, происходящих из одного слоя отложений, не имеет универсальных решений.

Цель работы: На примере позднеголоценовых сообществ грызунов таежных районов Северного и Среднего Урала изучить характер отражения в составе и структуре тафоценозов изменений в составе и структуре сообществ для вычленения в выявляемой динамике процессов разной обусловленности и разного масштаба.

Задачи:

1. Получить новые и обобщить имеющиеся сведения о составе и соотношении видов в позднеголоценовых сообществах грызунов Северного и Среднего Урала на основании изучения зоогенного материала и литературных данных по многолетним наблюдениям за составом фауны и численностью различных видов.

2. Исследовать процесс формирования тафоценозов в местах многолетнего накопления остатков добычи филина. Оценить влияние условий захоронения и особенностей, связанных с образованием слоя отложений и изъятием костного материала при раскопках, на восстанавливаемые характеристики элементарных и локальных фаун и тафоценозов.

3. Проанализировать закономерности изменения физико-химических характеристик костных остатков грызунов из зоогенных отложений карстовых полостей при вариациях длительности и условий их захоронения (фоссилизации) для оценки их относительного возраста.

4. Проанализировать динамику состава и структуры сообществ грызунов в таежных экосистемах Среднего и Северного Урала в позднем голоцене, восстановленную при изучении субфоссильного материала. На основе этих данных выявить масштабы и природу динамических явлений в жизни сообществ, которые определяют состав и структуру тафоценозов.

Научная новизна: Введены в научный оборот сведения о составе и структуре тафоценозов из серии ранее не изученных местонахождений костных остатков в карстовых полостях на территории природного парка Оленьи Ручьи и Печоро-Илычского биосферного заповедника. В работе впервые с применением комплекса физических и химических методов: (дифференциальный термический анализ (ДТА), масс-спектрометрия с индуктивно связанной плазмой (ИСП-МС)) изучены особенности протекания начальных этапов фоссилизации костных остатков в зоогенных отложениях карстовых полостей. Впервые получены объективные свидетельства примесного (асинхронного) происхождения остатков реликтов позднего плейстоцена в отложениях из нескольких местонахождений, датированных поздним голоценом.

Теоретическое и практическое значение:

Предложенный в работе метод оценки хронологической смешанности-однородности костных остатков грызунов позднечетвертичного возраста, происходящих из одного слоя отложений, может быть использован как для выявления разновозрастных примесей, так и для хронологического ранжирования внутри больших выборок костных остатков млекопитающих, происходящих из одного местонахождения.

Положения, выносимые на защиту:

1. Основные тенденции диагенетического изменения состава костей и зубов грызунов при захоронении и на начальных этапах фоссилизации в карстовых полостях хорошо прослеживаются по данным измерения содержания органической компоненты и степени накопления экзогенных микроэлементов в костных остатках.

2. Сравнение состава и структуры тафоценозов грызунов из мест долговременного пребывания филинов позволяет выявлять тенденции в многолетней динамике населения грызунов, связанные с локальными изменениями в характере окрестных местообитаний, такими как лесные пожары и последующие пирогенные сукцессии, изменения антропогенной нагрузки.

3. Состав тафоценозов может быть использован для реконструкции состава локальных фаун отдельных эпох после тщательного анализа вероятности присутствия переотложенных элементов, инструментом обнаружения которых можно считать разработанную при участии автора методику оценки степени и путей фоссилизации по показателям содержания и характера органической компоненты и накопления экзогенных микроэлементов из группы высокозарядных.

Апробация работы: Результаты исследований были представлены на Всероссийских конференциях молодых ученых в ИЭРиЖ УрО РАН в 2003 и 2005–2008 гг.; II Всероссийской школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2005); Всероссийских конференциях "Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала" (Сыктывкар, 2005); «Динамика современных экосистем в голоцене» (Москва, 2006; Екатеринбург, 2010); Всероссийском Первом научном форуме "Демидовские чтения на Урале" (Екатеринбург, 2006); Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2007); Всероссийских конференциях молодых ученых (Улан-Удэ, 2007; Уфа, 2008); Международных конференциях «6th Bone Diagenesis Meeting» (Бонн, 2009); «XVII International Conference on Chemical Thermodynamics in Russia» (Казань, 2009); «20th General Meeting of the International Mineralogical Association» (Будапешт, 2010)

Личный вклад автора: Диссертация представляет собой обобщение исследований, проведенных автором в 2003–2010 гг. Автором совместно с коллегами проведены отловы грызунов, сбор ископаемого материала и его камеральная обработка. Лично автором выполнен термический анализ проб костной ткани и зубов, проведен анализ и обобщение полученных данных. Доля участия автора в публикациях по теме диссертации составляет 20–100%.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 22 научных работы, из которых 2 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 140 страницах, содержит 13 таблиц, 32 рисунка. Список литературы включает 154 работы, в том числе 41 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность Н.Г. Смирнову за помощь и поддержку на всех этапах исследования; А.И. Улитко, Е.А. Кузьминой, Е.П. Изварину, Ю.Э. Кропачевой, Э.В. Добышевой и другим сотрудникам лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН за помощь в проведении экспедиционных работ и камеральной обработке материала; И.Б. Головачеву, Л.Е. Лукьяновой, А.В. Бобрецову, И.Ф. Куприяновой, М.В. Модорову за поддержку при проведении экспедиционных работ и оказанную помощь при работе над некоторыми разделами диссертации; А.В. Бородину, А.Б. Савинецкому за ценные советы и критические замечания при обсуждении результатов; С.Л. Вотякову, Д.В. Киселевой, В.Г. Петрищевой и другим сотрудникам лаборатории ФХМИ ИГиГ УрО РАН за содействие в исследовании физико-химических свойств костных остатков.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11–04–00426-а.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Рассмотрена история и роль тафономических исследований в изучении сообществ животных прошлого. Приведены определения и характеристика основных понятий, использованных в работе. Проанализированы литературные данные об избирательности питания хищников, в первую очередь пернатых, как одной из важных источников погрешности тафономических исследований и палеофаунистических реконструкций. Изложена краткая история изучения современной фауны мелких млекопитающих Урала и ее прошлого. Собраны сведения об исследованиях физико-химических свойств костных остатков млекопитающих на ранних стадиях диагенеза. Обоснована возможность применения дифференциального термического анализа (ДТА) для изучения органического вещества костных остатков мелких млекопитающих с целью определения их относительного возраста.

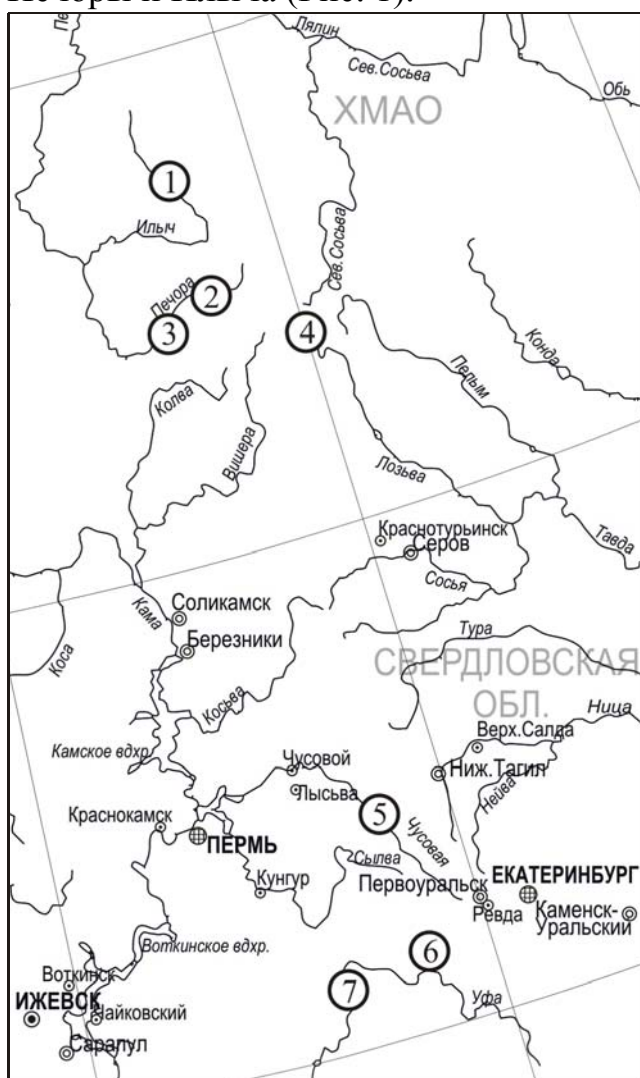
Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве опорных территорий для выполнения работы были выбраны природный парк Оленьи Ручьи на Среднем Урале и предгорный район Печоро-Ильчского Государственного биосферного заповедника на Северном Урале. Приведена географическая характеристика районов исследования, краткая

история их хозяйственного освоения, а также характеристика фауны грызунов этих территорий (Марвин, 1969; Млекопитающие Свердловской ... , 2000; Млекопитающие Печоро-Илычского ... , 2004).

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Раздел 3.1 посвящен методике сбора и анализа субфоссильных образцов. Используются стандартные методы работы с ископаемыми остатками мелких млекопитающих четвертичного возраста (Агаджанян, 1979; Историческая экология ..., 1990). Видовая принадлежность остатков грызунов определена по щёчным зубам. В разделах 3.2–3.3 приведен обзор изученных местонахождений Среднего и Северного Урала. Автором были проведены раскопки нескольких ранее не изученных местонахождений костных остатков в долинах рек Серги, Печоры и Илыча (Рис. 1).



- 1 - Кыбла-1,2
- 2 - Шежим, Иорданского-1,2,3
- 3 - Пихтовка, Собинская
- 4 - Ушминская пещера
- 5 - Дыроватый Камень на р. Чусовой
- 6 - Местонахождения на р. Серге: Навес Старик, Навес Смотровой, Грот Филин
- 7 - Грот Сухореченский

Рисунок 1 – Схема расположения основных изученных местонахождений костных остатков Северного и Среднего Урала

Изучено около 40 элементарных образцов, из которых определено более 12 000 щёчных зубов грызунов. Относительные доли каждого вида определены

по максимальному количеству одноименных щёчных зубов. Результаты изучения остатков из этих местонахождений опубликованы в ряде статей (Смирнов, Садыкова, 2003; Садыкова, 2003; 2006а; 2006б; 2007; Садыкова, Смирнов, 2005; Садыкова, Куприянова, 2007; Физико-химические ... , 2009).

Наиболее значимые результаты были получены при изучении остатков из местонахождения Навес Старик. Краткие итоги исследований были опубликованы (Садыкова, 2006б), а обобщенные данные по результатам раскопок приводятся в таблице 1. Радиоуглеродное датирование костей из горизонтов 5 и 6 характеризует их возраст как современный.

Таблица 1 – Состав и соотношение остатков грызунов в отложениях местонахождения Навес Старик

Таксон	Горизонт отложений (глубина, см)									
	1 (0–1)		3–11 (2–11)		16–19 (15–26)		20–21 (26–35)		22–23 (35–45)	
	Q _{max}	Доля вида, %	Q _{max}	Доля вида, %	Q _{max}	Доля вида, %	Q _{max}	Доля вида, %	Q _{max}	Доля вида, %
<i>Sciurus vulgaris</i>	2	0,71	2	0,70	3	1,53	–	–	–	–
<i>Pteromys volans</i>	–	–	2	0,70	3	1,53	–	–	–	–
<i>Sicista betulina</i>	3	1,07	8	2,81	5	2,55	3	2,56	3	3,37
<i>Apodemus</i> sp.	1	0,36	3	1,05	5	2,55	–	–	–	–
<i>Micromys minutus</i>	–	–	–	–	1	0,51	–	–	–	–
<i>Cricetus cricetus</i>	7	2,49	9	3,16	6	3,06	1	0,85	2	2,25
<i>Cricetulus migratorius</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2,25
<i>Ondatra zibetica</i>	1	0,36	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	9	3,20	9	3,16	7	3,57	4	3,42	3	3,37
<i>Cl. rutilus</i>	6	2,14	17	5,96	11	5,61	13	11,11	10	11,24
<i>Cl. rufocanus</i>	1	0,36	–	–	–	–	–	–	1	1,12
<i>Lagurus lagurus</i>	–	–	–	–	7	3,57	5	4,27	4	4,49
<i>Dicrostonyx</i> sp.	–	–	–	–	4	2,04	4	3,42	4	4,49
<i>Lemmus sibiricus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1,12
<i>Arvicola terrestris</i>	73	25,98	108	37,89	66	33,67	13	11,11	12	13,48
<i>Microtus agrestis</i>	13	4,63	26	9,12	13	6,63	12	10,26	3	3,37
<i>M. arvalis</i> s.l.	95	33,81	50	17,54	17	8,67	20	17,09	1	1,12
<i>M. gregalis</i>	–	–	–	–	18	9,18	25	21,37	15	16,85
<i>M. oeconomus</i>	70	24,91	51	17,89	26	13,27	17	14,53	26	29,21
<i>Ochotona</i> sp.	–	–	–	–	4	2,04	–	–	2	2,25
Всего определено остатков	1376		1427		909		389		321	

Примечание – Q_{max} – максимальное число одноименных щёчных зубов

3.4 Методика учетов численности мелких млекопитающих. Отловы мелких млекопитающих проведены с применением модифицированной автором методики отловов конусами и заборчиками в долине р. Серги в 2004–

2007 гг. на двух участках: пойменном (в пойменном лесу и на пойменном лугу) и плакорном (на границе суходольного луга и смешанного сосново-березового леса) (Садыкова, 2006а). За 4 года отработано 1680 конусо-суток. Отловлена 331 особь 7 видов насекомоядных и 382 особи 9 видов грызунов (Таблица 2).

Таблица 2 – Относительная численность (число особей на 100 конусо-суток) грызунов в долине р. Серги по результатам отловов конусами и заборчиками в 2004–2007 гг.

Вид	Участок						
	Пойменный				Плакорный		
	Годы учета						
	2004	2005	2006	2007	2005	2006	2007
<i>Sicista betulina</i>	7,7	10,0	7,5	2,0	11,4	2,0	7,0
<i>Apodemus uralensis</i>	0,5	0,5	2,0	0,5	-	2,5	1,0
<i>Micromys minutus</i>	-	-	0,5	-	-	0,5	-
<i>Clethrionomys glareolus</i>	10,5	-	2,0	3,0	-	2,0	0,5
<i>Cl. rutilus</i>	-	-	2,5	1,0	-	1,5	1,5
<i>Cl. rufocanus</i>	-	-	-	0,5	-	-	1,0
<i>Microtus arvalis</i>	7,5	0,5	2,0	9,5	-	3,0	5,0
<i>M. agrestis</i>	0,2	-	-	5,5	-	-	2,0
<i>M. oeconomus</i>	4,5	0,5	3,5	17,5	-	1,0	8,0
Суммарная численность, особей/100 конусо-суток	30,9	11,4	20,0	39,5	11,8	12,0	26,0
Количество отработанных конусо-суток	440	220	200	200	220	200	200

3.5 Физические и химические методы оценки хронологической смешанности, относительного возраста, фоссилзации костных остатков млекопитающих. Проведен поиск оптимальной методики определения относительного возраста субфоссильных костных остатков млекопитающих и выявления случаев хронологической смешанности остатков в одном слое отложений. Изучен ряд физико-химических характеристик современных, субфоссильных и ископаемых костных остатков млекопитающих, результаты обобщены в монографии (Физико-химические ... , 2009) и ряде статей (Термические свойства ... , 2010). Эта работа выполнена совместно с коллективом лаборатории ФХМИ ИГиГ УрО РАН, руководимой членом-корреспондентом РАН С.Л. Вотяковым.

Автором разработана и применена методика определения содержания и характера органической компоненты в костных остатках четвертичного возраста из карстовых полостей методом ДТА. Эти исследования выполнены на дериватографе СИ Diamond-TG-DTA (Perkin Elmer). Установлены количественные характеристики органической компоненты костных остатков,

выявляемые методом ДТА, которые могут служить показателями относительного возраста костных остатков из одного местонахождения.

Глава 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

4.1 Локальные тафоценозы из изученных местонахождений Северного Урала.

В предгорном районе Печоро-Ильчского заповедника по берегам р. Печоры выявлены две группы локальных тафоценозов, характеризующих современное состояние сообщества данной территории. К одной группе относятся тафоценозы из местонахождений в логе Иорданского и местонахождения Шежим, ко второй группе относятся тафоценозы из местонахождений Пихтовка и Собинская (Рис. 2).

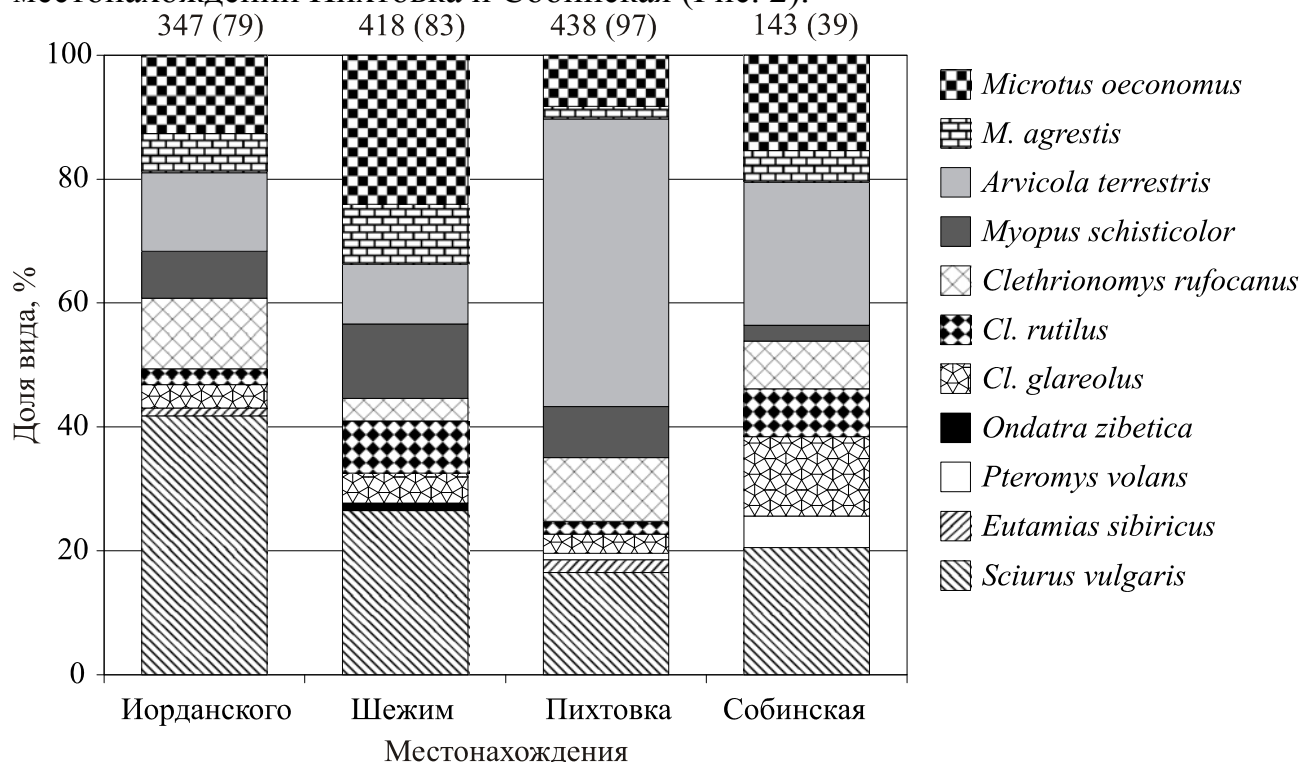


Рисунок 2 – Соотношение остатков разных видов грызунов в описанных локальных тафоценозах в верховьях р. Печоры

Примечание – на рисунках 2 и 3 над столбцами указано количество щёчных зубов грызунов, обнаруженных в данном местонахождении, в скобках приведена сумма Q_{max} , по которым рассчитаны доли видов.

Различия в соотношении остатков разных видов грызунов в двух группах локальных тафоценозов существенны: они отличаются по соотношению наиболее многочисленных видов – белки и водяной полевки. Оба варианта тафоценозов относятся к одному региональному комплексу, о чем говорит их видовой состав и состав доминантов. Они выделяются в соответствии с двумя основными типами охотничьих угодий филина – над пармами с межгорными

склонами и над долиной Печоры с пойменными лугами. В первом случае доминантом является белка, во втором – водяная полевка.

Изучение остатков из местонахождений Кыбла-1 и Кыбла-2, обнаруженных в верхнем течении р. Илыч, позволило выделить три сменяющих друг друга локальных тафоценоза грызунов, различающихся доминантами (Рис. 3). В местонахождении Кыбла-1 и поверхностном слое Кыбла-2 преобладают остатки темных и водяных полевок, во втором слое отложений Кыбла-2 преобладают остатки экономки, в третьем слое отложений Кыбла-2 преобладают остатки водяных полевок. То есть за последние десятилетия у филинов в этом районе дважды сменялись основные объекты питания.

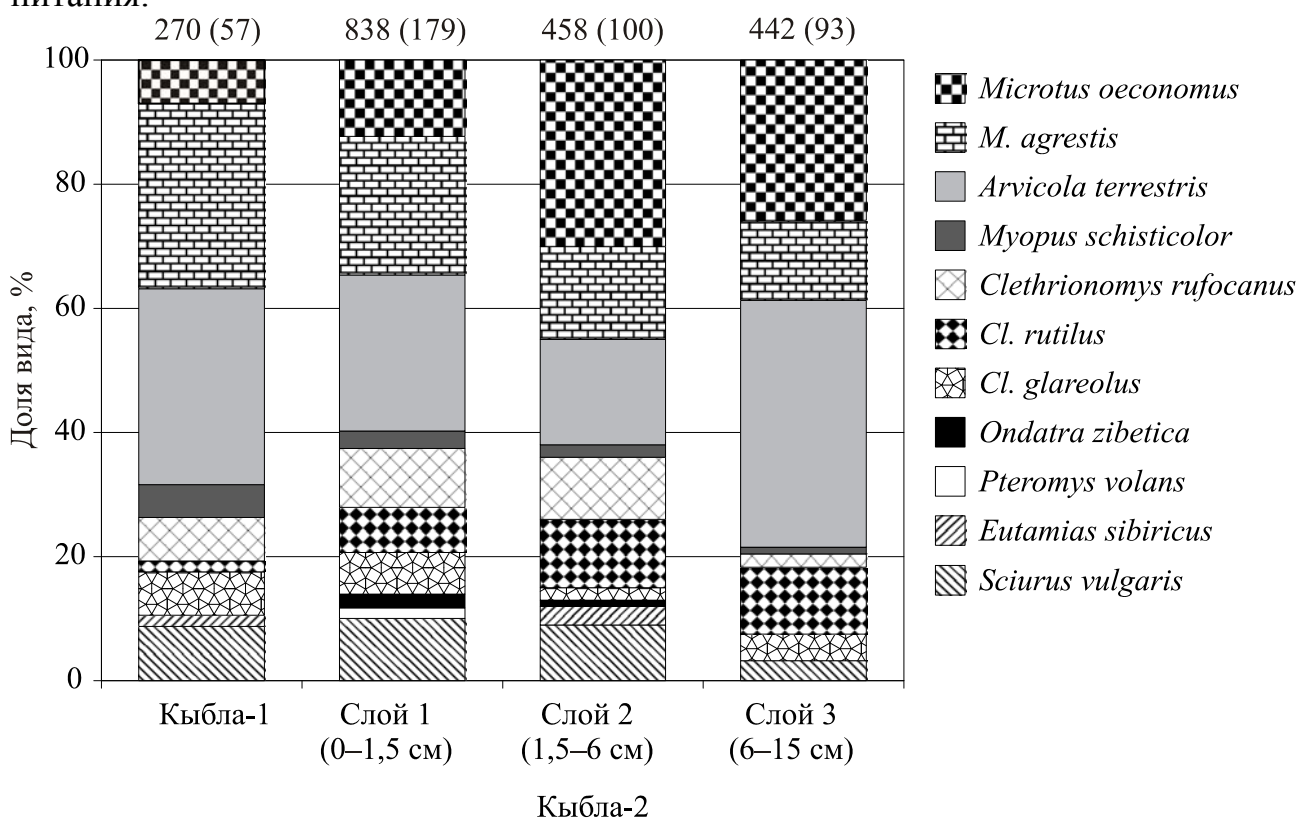


Рисунок 3 – Соотношение остатков разных видов грызунов в тафоценозах местонахождений Кыбла-1 и Кыбла-2

Представляет интерес резкое увеличение доли темной полевки в верхнем горизонте Кыбла-2 и ее преобладание в остатках из Кыбла-1. Это можно связать с тем, что в 2000 г. в 3 км выше по течению от гнезда произошел крупный лесной пожар. Известно, что темные полевки охотно заселяют зарастающие гари. Открытое пространство гари должно привлекать филинов и именно здесь они, вероятно, добывают большую часть темных полевок.

4.2 Локальные тафоценозы из изученных местонахождений Среднего Урала. В долине р. Серги описаны тафоценозы из трех местонахождений, в материале из которых автором определено около 8850 зубов грызунов.

Тафоценоз из местонахождения Грот Филин характеризует современное состояние сообщества грызунов окрестностей местонахождения, для него характерно преобладание остатков обыкновенной полевки, кроме того, обнаружены остатки практически всех видов грызунов, обитающих в этом районе.

По материалам из местонахождения Навес Старик описаны изменения тафоценозов в разных горизонтах отложений (см. таблицу 1), затрагивающие как видовой состав, так и соотношения остатков разных видов. В горизонте 1 преобладают остатки обыкновенной полевки, только в нем присутствуют остатки серой крысы и ондатры. По составу и структуре он близок тафоценозу из грота Филин. В горизонтах 3–11 соотношение остатков разных видов заметно иное: доминируют остатки водяной полевки, доля экономки и обыкновенной полевки сокращается. В образцах из горизонтов 16–19 видовой состав богаче за счет присутствия остатков ряда видов, ныне не обитающих в окрестностях местонахождения и характерных для позднеплейстоценовых «смешанных» сообществ: узкочерепной полевки, копытного лемминга, степной пеструшки и пищухи. Доминирующее положение сохраняют остатки водяной полевки, резко сокращается доля остатков обыкновенной полевки. В образцах из горизонтов 20–21 больше участие остатков представителей «смешанных» сообществ, их суммарная доля составляет около 30%, преобладают остатки узкочерепных полевок. В горизонтах 22–23 общее содержание остатков меньше, чем в вышележащих горизонтах – определен всего 321 зуб, в том числе обнаружены остатки хомячка и сибирского лемминга, дополняющие список представителей «смешанных» сообществ, преобладают остатки полевки-экономки.

В составе и структуре тафоценозов из горизонтов 1–7 местонахождения Навес Смотровой отмечены изменения, сходные с динамикой изменений тафоценозов в верхних слоях местонахождения Навес Старик. В поверхностных отложениях преобладают остатки обыкновенной полевки; в глубже лежащих горизонтах ее доля уменьшается, увеличивается доля остатков водяной полевки; в горизонте 7 (возраст остатков по радиоуглероду 700 ± 90 лет) отмечена единичная находка нижней челюсти узкочерепной полевки.

4.3 Характеристика современного сообщества и межгодовой динамики численности популяций грызунов в долине р. Серги по результатам отловов. По результатам отловов на двух участках (пойменном и плакорном) в долине р. Серги были выявлены некоторые особенности биотопического распределения и динамики численности населения грызунов изучаемого района. Среди грызунов в разные годы были многочисленны (более 10 особей на 100 конусо-суток): лесная мышовка – на лугах (как на суходольном, так и на пойменном) в 2004 и 2005 гг.; обыкновенная полевка – на пойменном участке в 2004 и 2007 гг.; экономка – на пойменном участке и на суходольном лугу в 2007 г.; рыжая полевка – в пойменном лесу в 2004 г. К числу редких видов можно отнести мыш-малютку (отловлено 2 особи в 2006 г.) и красно-серую полевку (отловлено 3 особи в 2007 г.). Остальные виды (малая лесная мышь, темная полевка, красная полевка) регулярно попадали в отловы, однако их численность за 4 года исследований не превышала нескольких особей на 100 конусо-суток. Суммарная численность грызунов во все годы была выше на пойменном участке. В целом, максимальная численность грызунов отмечена в 2004 и 2007 гг. В 2005 г. отмечена депрессия численности всех видов грызунов, кроме лесной мышовки, численность которой в 2005 г. была максимальной. Достоверные различия в соотношении разных видов в отловах в лесу и на лугу отмечены только на пойменном участке в 2004 г. Отловы из двух биотопов различались, в первую очередь, соотношением двух наиболее массовых видов: рыжей и обыкновенной полевок. На лесной части участка в отловах преобладали рыжие, в то время как на лугу – обыкновенные полевки. Кроме того, на лугу была выше численность лесных мышовок.

4.4 Сопоставление результатов изучения фауны грызунов неонтологическими и палеонтологическими методами. Для территории Печоро-Илычского заповедника проведено сравнение тафоценозов из местонахождений Кыбла-1 и Шежим с результатами отловов грызунов канавками. В долине р. Печоры отловы проводились А.В. Бобрецовым на стационаре Гаревка, в 5 км выше по течению от кордона Шежим в период с 1988 по 2001 гг. (Бобрецов, 2002). На стационаре Кыбла-Кырты учеты мелких млекопитающих методом отлова канавками начаты в 2005 г. Канавки располагались в лесу в 500 м от берега р. Илыч. То есть в этом районе отловы и формирование тафоценоза (Кыбла-1) происходило одновременно (Садыкова, Куприянова, 2007). Помимо результатов отловов канавками, были

использованы результаты изучения питания филина по погадкам в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (Естафьев, Нейфельд, 1999). Сравнения проведены только для группы наземных мышевидных грызунов, учет которых возможен методом отлова конусами. Для территории природного парка Оленьи Ручьи проведено подобное сравнение результатов отловов конусами и заборчиками за 2004–2007 гг. и изучения субфоссильных остатков из поверхностных отложений нескольких близко расположенных местонахождений: Грот Филин, Навес Смотровой, Навес Старик, Бажуково-3 (Смирнов, 1993).

Во всех рассмотренных нами случаях соотношения разных видов грызунов в отловах и остатках добычи филинов существенно различаются. Эти различия в составе и относительной доле разных видов объясняются разными причинами: с одной стороны, избирательностью питания филина (преобладание в отложениях остатков обыкновенной полевки – наиболее массового вида открытых биотопов – в долине р. Серги; повышенная доля красно-серой полевки в отложениях на Печоре; отсутствие в отложениях в Печоро-Илычском заповеднике лесной мышовки и заниженная доля красных и рыжих полевок в отложениях во всех изученных районах); с другой стороны, отличия объясняются несовершенством примененных методик отловов, их непродолжительностью и узкой биотопической приуроченностью. Именно по этим причинам, вероятно, в отловы на Серге не попал лесной лемминг, а в отловах на Илыче отсутствует экономка и мала доля темных полевок. Установлено, что даже наиболее скрытные и мелкие виды (лесной лемминг, лесная мышовка) попадают в орнитогенные скопления, если в изучаемом районе у них бывают периоды высокой численности. Показано, что элементарный тафоценоз, образованный остатками добычи филина, отражает картину динамики населения грызунов через механизм накопления остатков не во все годы, а преимущественно в годы высокой численности животных, способных обеспечить успешное гнездование хищника. Поскольку за время накопления элементарного образца случаются периоды всплеск численности разных видов, в тафоценозе происходит усреднение облика локального населения. Степень этого усреднения и наблюдаемое соотношение видов в тафоценозе определяются общей продолжительностью периода накопления остатков.

4.5 Физико-химические свойства голоценовых костных остатков грызунов. Проанализированы показатели содержания органической фракции,

полученные методом ДТА для субфоссильных костных остатков грызунов из серии местонахождений Северного и Среднего Урала. Показано, что костные остатки из разных пещерных местонахождений близкого возраста характеризуются сходными показателями содержания органической компоненты. Эти данные были дополнены сведениями о содержании в остатках экзогенных высокозарядных элементов (ВЗЭ), полученными методом ИСП-МС, что позволило выделить 6 вариантов фоссилизации при захоронении в карстовых полостях (см. таблицу 3).

Таблица 3 – Изменения содержания органической компоненты и накопления ВЗЭ для остатков, относимых к разным типам фоссилизации

Вариант фоссилизации	Суммарное содержание органики (В костях/ в щечных зубах)	Доля «высокотемпературной» органики, В ₂ /В (В костях/ в щечных зубах)	Суммарное содержание ВЗЭ, мкг/г	Тип и приблизительный возраст захоронения
Первый тип фоссилизации				
1	19–23%/ 13,5–16%	0,36–0,49/ 0,38–0,42	Менее 1 мкг/г	Незахороненные, нефоссилизированные остатки добычи хищников, свежие погадки
2	17–20%/ –	0,27–0,38/ –	Несколько единиц	Остатки на начальных этапах фоссилизации при захоронении в серых супесях; возраст не превышает первых тысяч лет
3	23–25%/ –	0,32–0,38/ –	Несколько единиц	Остатки, захороненные в активном почвенном слое, возраст не превышает нескольких сотен – первых тысяч лет
Второй тип фоссилизации				
4	16–18%/ –	0,2–0,34/ –	Около 10	Описан по нескольким костным остаткам, длительное время (несколько тысяч лет) захороненным в серых супесях
5	15,5–19,5%/ 10–12,5%	0,22–0,3/ 0,24–0,29	До нескольких десятков	Остатки, датированные позднеледниковьем (12–13 тыс. лет) и захороненные в пещерном суглинке.
6	11,5–16%/ –	Этапы В ₁ и В ₂ не выделяются	Несколько десятков	Описан по нескольким костным остаткам, возраст которых составляет около 20–40 тыс. лет.

При соблюдении определенных условий подбора образцов в большинстве случаев разброс термических характеристик отражает хронологическую однородность или неоднородность костных остатков в изучаемом слое отложений. Во всех изученных синхронных местонахождениях разброс значений содержания органической компоненты не превышал 3% для зубов и

5–6% – для костных фрагментов, т.е. все изученные остатки принадлежали к одному из описанных вариантов. В тех случаях, когда для однотипных остатков из одного местонахождения фиксируется больший разброс значений содержания органики, можно говорить о хронологической смешанности остатков в данном местонахождении. Для многослойных местонахождений Навес Старик, Навес Смотровой, Кыбла-2 прослежены изменения термических характеристик костных остатков в разных горизонтах отложений. Опробованные методические приемы оценки степени синхронности остатков из одних и тех же слоев позволили решить некоторые конкретные палеонтологические задачи, связанные с историей фауны грызунов Северного и Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Получены свидетельства примесного (асинхронного) происхождения остатков реликтов позднего плейстоцена в отложениях из верхних слоев местонахождений Грот Сухореченский (Средний Урал), Ушминская пещера (Северный Урал), датированных поздним голоценом.

4.6 Динамика структуры сообществ мелких млекопитающих Северного и Среднего Урала в позднем голоцене. Материал из нескольких тафономически сходных местонахождений Среднего Урала, расположенных на территории природного парка Оленьи Ручьи и Красноуфимской лесостепи, позволил выявить тенденции в изменении структуры сообществ, по-видимому, характерные для всего региона.

На протяжении позднего голоцена тафоценозы с преобладанием лесных видов (лесные полевки), характерные для суббореального периода, постепенно сменились тафоценозами с доминированием околородных и отчасти луговых видов, характерными для субатлантического периода голоцена. При этом из состава сообществ окончательно исчезли степные и тундровые элементы. Анализ содержания органики в зубах узкочерепной полевки из горизонта 3 грота Сухореченский, датированного концом позднего голоцена, показал, что эти остатки привнесены из более глубоких слоев. Происхождение «плейстоценовых» элементов в тафоценозах, датируемых поздним голоценом, во всех случаях требует детального анализа и проверки синхронности остатков.

Тафоценозы с доминированием обыкновенных полевок появились на Среднем Урале в результате активного хозяйственного освоения территорий, вырубки лесов и распашки земель. Этот последний этап также характеризуется присутствием видов, появившихся на данной территории лишь в 20 веке – серой крысы и ондатры. Все костные остатки в составе этих тафоценозов по

физико-химическим характеристикам мало отличаются от остатков из свежих погадок.

Имеющиеся данные о позднеголоценовых сообществах Северного Урала демонстрируют лишь локальные изменения их структуры.

4.7 Анализ вклада динамических явлений разного масштаба в представления об исторической динамике состава и структуры многовидовых сообществ грызунов. Тафоценозы, формирующиеся в местах пребывания филинов, отражают особенности населения грызунов окрестных местообитаний и их изменения. Хронологический и пространственный масштаб реконструируемых особенностей и изменений в сообществах зависит от продолжительности и условий формирования тафоценозов, насыщенности отложений костными остатками. Среди динамических явлений в жизни сообществ грызунов, которые находят свое отражение в структуре тафоценозов можно выделить несколько групп:

– Популяционная динамика отдельных видов. В том случае, когда время формирования тафоценоза ограничивается несколькими годами, в его структуре будет значительна доля всех видов, которые в этом периоде имели высокую численность, даже если в населении региона в целом эти виды редки или являются непривлекательной добычей для филинов.

– Локальные изменения в окрестных местообитаниях. Так, появление большой гари в верховьях р. Илыча привело к увеличению доли темной полевки в тафоценозах местонахождений Кыбла-1 и Кыбла-2.

– Изменения ландшафтов, связанные с человеческой деятельностью и изменениями климата. Такие изменения проявляются на региональном уровне. Чаще всего подобные изменения затрагивают не только структуру тафоценозов, но и их состав.

ВЫВОДЫ

1. В таежной зоне Урала для выявления всех обычных видов и характерных особенностей структуры населения грызунов достаточно выборки из зоогенных скоплений в карстовых полостях, включающей около 100 одноименных остатков. Структура сообществ может быть реконструирована на основании структуры тафоценозов, однако при этом необходимо учитывать, что доля обитателей открытых биотопов в добыче филина завышена по сравнению с данными учетов численности грызунов, полученными в результате отловов разными типами ловушек.

2. В позднем голоцене на территории природного парка Оленьи Ручьи происходила смена локальных сообществ грызунов. Тафоценозы с преобладанием лесных полевок сменились тафоценозами с доминированием водяной полевки, которые в свою очередь сменились тафоценозами с доминированием обыкновенной полевки. Отмеченные тенденции сходны с описанными ранее для Красноуфимской лесостепи (Смирнов, 1993).

3. В структуре позднеголоценового локального тафоценоза на р. Илыч произошли две смены. В нижних горизонтах преобладают остатки водяной полевки, в лежащих выше горизонтах доминирующее положение занимают остатки экономки, в поверхностных образцах резко увеличивается доля темной полевки, что связано с последствиями лесного пожара. В верхних и нижних горизонтах для остатков характерны разные варианты фоссилизации.

4. Основные тенденции изменения термических характеристик костей и зубов грызунов при захоронении и на начальных этапах фоссилизации состоят в уменьшении общего содержания органической компоненты (за исключением случаев захоронения в активном почвенном слое), а также изменении соотношения «высокотемпературной» и «низкотемпературной» фракции. Показана применимость предложенной методики термического анализа для оценки относительного возраста и определения степени хронологической (тафономической) однородности костных остатков, происходящих из одного местонахождения.

5. На Урале существуют по крайней мере три типа местонахождений субфоссильных остатков млекопитающих в местах долговременного пребывания филинов, которые отличны по вероятности нахождения в них примесных элементов:

А) Скопления, сформировавшиеся в позднем голоцене в местах, где хищники ранее не селились. Здесь присутствуют лишь виды, в настоящее время встречающиеся в окрестностях гнезда.

Б) Скопления, сформировавшиеся на протяжении разных эпох голоцена. На территории Среднего Урала в них отмечено присутствие азональных степных элементов, в настоящее время не населяющих эту территорию. В некоторых случаях для таких местонахождений можно проследить последовательные смены в структуре сообществ и отчасти в составе фаун, связанные с региональными биоценоотическими перестройками, обусловленными голоценовой динамикой климата и продолжительной антропогенной нагрузкой.

В) Скопления, начавшие формироваться еще в плейстоцене. Фауны глубоких слоев таких местонахождений обычно включают остатки видов позднеплейстоценового «тундростепного» комплекса, а для вышележащих субфоссильных слоев характерно одновременное присутствие видов таежного комплекса, «тундровых» и «степных» элементов. В голоценовых слоях обнаруживаются в переотложенном состоянии зубы грызунов из плейстоценовой части отложений.

6. Остатки реликтов позднеплейстоценовых сообществ: узкочерепной полевки (Грот Сухореченский) и копытного лемминга (Ушминская пещера), в позднеголоценовых субфоссильных отложениях носят примесный характер. Этот вывод удалось сделать, благодаря применению методики термического анализа костных фрагментов и изолированных зубов грызунов, разработанной в ходе выполнения данной работы.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня ВАК:

1. Садыкова Н.О. Применение дериватографии для определения хронологической однородности субфоссильных костных остатков грызунов из зоогенных отложений // Аграрная Россия. 2009. Специальный выпуск: материалы молодежной научной конференции «Современные методы и подходы в биологии и экологии». С. 57.
2. Thermal properties of fossilized mammal bone remnants of the Urals / Votyakov S., Kiseleva D., Shchapova Yu., Smirnov N., Sadykova N. // J. Thermal Analysis and Calorimetry. 2010. Vol. 101, Issue 1, P. 63–70.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:

3. Смирнов Н.Г., Садыкова Н.О. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 2003. С. 98–115.
4. Садыкова Н.О. Формирование локальных и элементарных фаун грызунов в зоогенных отложениях // Проблемы глобальной и региональной экологии. Екатеринбург: Академкнига, 2003. С. 218–223.
5. Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г. Формирование локальных и элементарных фаун в зоогенных отложениях Печоро-Илычского заповедника // Труды

Печоро-Илычского заповедника. Вып. 14. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. С. 152–158.

6. Садыкова Н.О. Неонтологические подходы к изучению механизмов формирования ископаемых локальных фаун грызунов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2006а. С. 109–120.

7. Садыкова Н.О. Сообщество млекопитающих долины р. Серги в позднем голоцене // Экология в меняющемся мире. Екатеринбург: Академкнига, 2006б. С. 208–210.

8. Садыкова Н.О., Куприянова И.Ф. Мелкие млекопитающие Печоро-Илычского заповедника в отловах и отложениях из гнезд филина // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. межд. совещания. Москва, 2007. С. 432.

9. Садыкова Н.О. Подходы к изучению вековой и многолетней динамики сообществ мелких млекопитающих на палеонтологическом материале (на примере Северного Урала) // Экология от Арктики до Антарктики. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 277–282.

10. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста / Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О., Киселева Д.В., Щапова Ю.В. Екатеринбург: Гощицкий, 2009. Ч. 1: Термический и масс-спектрометрический элементный анализ. 118 с.

11. Термические свойства и элементный состав костных остатков млекопитающих как показатели степени фоссилизации / Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Киселева Д.В. // Динамика экосистем в голоцене. Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010. С. 182–186.

Подписано в печать 24.05.2011.

Усл. Печ. Л. 1,0

Тираж 100 экз. Заказ №