

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи  
УДК 599.32:551.791/794

СМИРНОВ  
Николай Георгиевич

ГРЫЗУНЫ УРАЛА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ  
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

03.00.08. Зоология

Диссертация на соискание  
ученой степени доктора биологических наук  
в форме научного доклада

Екатеринбург - 1994

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

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор МАЛЕЕВА А.Г.

доктор биологических наук АГАДЖАНЯН А.К.

доктор биологических наук ЖИГАЛЬСКИЙ О.А.

Ведущая организация: Институт эволюционной морфологии и  
экологии животных им. А.Н.Северцова Российской Академии Наук.

Защита состоится "10" мая 1994 года в 10 часов на заседании  
специализированного совета Д.002.05.01 по защите диссертаций  
на соискание ученой степени доктора наук в Институте экологии  
растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620219,  
ГСП-511, Екатеринбург, ул. 8-я Марта, 202.

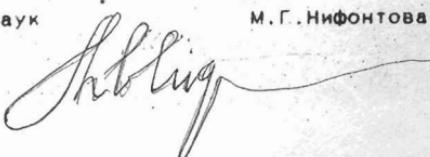
С работами по теме диссертации можно ознакомиться в библио-  
теке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Отзывы просим направлять по адресу: 620219, Екатерин-  
бург, ГСП-511, ул. 8-я Марта 202.

Автореферат разослан "3" апреля 1994 года.

Ученый секретарь  
Специализированного совета,  
кандидат биологических наук

М.Г.Нифонтова



**Актуальность проблемы.** Для исследования истории фаунистических комплексов в их современном зональном выражении и для изучения истории современных внутривидовых форм наиболее актуальным следует считать изучение процессов, происходивших в течение позднего плейстоцена и голоцена.

Специфика зоологической работы по истории современного состояния животного населения состоит в том, что на этом, относительно малом, отрезке геологического времени имеется возможность изучать современные виды, развивающиеся в очень динамичной абиотической и биотической среде. На этом же материале можно исследовать перестройки биот большого масштаба, под воздействием как глобальных изменений климата, так и нового для их развития фактора - влияния человеческой деятельности. В рамках этой проблематики выполнена настоящая работа.

Выяснение специфики скоростей и направлений внутривидовых изменений отдельных таксонов, исторической динамики состава и структуры фаун на микроотрезках геологического времени дополняет представления о природе внутривидовой дифференцировки и о закономерностях вариирования состава и структуры сообществ, получаемые при исследовании неонтологического материала.

Эти обстоятельства позволяют исследовать непосредственную предысторию современного состояния сообществ, ареалов отдельных видов и внутривидовых единиц с такой степенью подробности, что создается возможность и для решения такой актуальной проблемы как использование исторических сведений для оценки степени и условий устойчивости тех или иных параметров современных фаун или видов.

Весьма актуальным следует считать и такой аспект изучаемой проблематики как историческая динамика биоразнообразия под воздействием климатических и антропогенных факторов.

На большой части территории Урала в настоящее время экосистемы и их отдельные компоненты в той или иной степени трансформированы под действием человеческой деятельности, и в связи с этим существует проблема реконструкции их "нормального" состояния. Решить ее невозможно как без учета естественной динамики разного масштаба, так и без исследования предшествующих стадий антропогенной трансформации.

Еще одна актуальная проблема, рассматриваемая в работе - выяснение степени применимости традиционных палеонтологических

подходов и методов для биостратиграфического расчленения и датировки отложений позднего плейстоцена и голоцен.

Цели и задачи исследования. Цель работы - выявить основные этапы и закономерности становления современных фаун грызунов на Урале как крайнем восточном секторе Европы, на протяжении позднего плейстоцена и голоцен, показав при этом роль двух основных процессов - преобразований в отдельных таксонах и динамики состава и структуры сообществ.

Специфика Урала как территории, где имеется уникальная для Северной Евразии возможность получения массового тафономически однородного палеофаунистических данных по грызунам из карстовых полостей на обширном широтном отрезке от северной тайги до степей, позволяет ставить такие задачи, которые при изучении истории фаун других территорий решать значительно сложнее.

Конкретные задачи, поставленные в данной работе:

1. На основе оригинальных палеофаунистических данных по Южному, Среднему Уралу, Нижнему Приобью и литературных материалов по Северному Уралу охарактеризовать состав и структуру фаун грызунов в отдельные периоды позднего плейстоцена и голоцен. Охарактеризовать темпы и формы перехода от дисгармоничных фаун позднего плейстоцена к фаунам современного зонального типа.

2. Провести сопоставление состава и структуры фаун синхронных местонахождений позднего плейстоцена, и на этой основе выделить и описать широтные подзоны в пределах зоны распространения дисгармоничных фаун грызунов на Урале.

3. На примере Среднего Урала охарактеризовать хронологические этапы развития фауны грызунов в голоцене и показать пути формирования и возраст современных локальных фаун.

4. Изучить закономерности внутрипопуляционной и географической изменчивости морфологических признаков у отдельных видов на современном материале для использования этих данных при анализе и интерпретации временной динамики аналогичных признаков.

5. На примере узкочерепных полевок и копытных леммингов выявить географические различия в проявлении морфотипических и размерных признаков на отдельных хроносрезах.

6. Сопоставить морфологические преобразования в отдельных таксонах с ходом исторических преобразований их ареалов.

Материал и методики. С учетом специфики поставленных задач существует ряд требований к объему и качеству используемого для их решения материала. Практика применения палеонтологических

сборов для изучения истории современных фаун показывает, что чем меньше временной отрезок, на котором изучается динамика фаун, тем больший материал необходим для характеристики отдельных хроносрезов. При дробном хронологическом расчленении позднего плейстоцена и голоцена это требование обусловило необходимость сбора значительно большего количества остатков из отдельных местонахождений, чем это обычно принято в палеотерннологических работах. Сбор большого объема материала продиктован и задачами оценки структуры фаун, а также постановкой задач, решаемых с применением методов многомерного анализа.

Сбор материалов по истории грызунов изучаемых территорий нами был начат в 1968 году и продолжается до настоящего времени. За этот период на Урале и в Западной Сибири были обнаружены и исследованы около 50 местонахождений ископаемых остатков мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена, большинство которых являются многослойными.

Всего в работе использованы результаты определений более ста тысяч щечных зубов мелких млекопитающих из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена, выполненных лично автором.

Кроме того, в составе экспедиционных отрядов Института экологии растений и животных при нашем участии были проведены массовые сборы костных остатков современных грызунов из погадок хищных птиц в тундровых районах Ямала и Чукотского полуострова; по нашей просьбе такой материал был привезен коллегами с о. Врангеля и из района устья р. Лены. Эти материалы использовались для тафономических работ и для исследования закономерностей внутрипопуляционной и географической изменчивости зубной системы копытных леммингов. Из этих сборов морфометрической обработке было подвергнуто около 2800 зубов.

Для изучения внутрипопуляционной изменчивости и определения генотипической составляющей в морфотипической изменчивости зубов копытных леммингов в череде родителей и потомков нами исследованы свыше 700 черепов из виварных колоний.

Для оценки и сравнения выборок применительно к разным задачам использовались стандартные статистические методы, в том числе регрессионный, корреляционный, дисперсионный анализ. Применение некоторых общепринятых в зоологических работах формул применительно к массовому палеонтологическому материалу потребовало использования ряда особых процедур, которые обосновываются в соответствующих разделах работы.

Для оценки характера сохранности остатков была разработана специальная методика.

Научная новизна. Нами впервые введен в научный оборот материал по более чем пятидесяти местонахождениям позднего плейстоцена и голоцене, позволивший описать основные моменты истории становления современной фауны грызунов Урала на базе позднеплейстоценовых сообществ. Впервые выделено ряд локальных фаун и дана их характеристика по ряду параметров, включая видовой состав, соотношение относительного обилия остатков разных видов, видовое разнообразие, степень выровненности количества остатков, соотношение относительного обилия остатков разных биотопических групп, доля количества видов по разным биотопическим группам. Впервые описаны закономерности исторической динамики фаун Урала в голоцене.

Для восточной окраины Европы впервые предпринята попытка анализа специфики состава и структуры дисгармоничных фаун позднего плейстоцена в сравнении с голоценовыми путем расчета соответствующих параметров; проведено сопоставление с аналогичными показателями западного сектора Восточной Европы.

Описаны широтные различия состава и структуры дисгармоничных фаун позднего плейстоцена.

Показана качественная специфика различий морфотипических классов и путей их эволюционных преобразований у копытных леммингов и других видов полевок. Для ряда видов показана специфика морфологических реакций популяций из разных участков видового ареала на Урале на изменения природной среды от плейстоценового к голоценовому состоянию.

Уточнена роль эволюционных преобразований разного масштаба в отдельных таксонах грызунов и динамика ареалов в процессе становления современных фаун Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

Практическая значимость результатов и их реализация. Результаты работы имеют практическое значение для следующих основных направлений – четвертичной геологии, археологии и охраны животного мира.

Результаты работы используются в Тюменской комплексной геологоразведочной экспедиции Комитета по геологии при Правительстве Российской Федерации и в Западно-Сибирском научно-исследовательском геологоразведочном нефтяном институте для определения возраста, биостратиграфического расчленения и корреляции

четвертичных отложений при геолого-съемочных работах и подготовке к изданию Госгеокарт масштабов 1:1 000 000 и 1:200 000.

Кроме того, результаты работы включены в ряд спецкурсов, читаемых студентам биологического и исторического факультетов Уральского государственного университета.

Результаты палеофаунистических работ во многих случаях используются археологами для реконструкции среды обитания древнего человека.

Практическое значение для природоохранных целей имеют результаты, полученные при изучении естественной динамики фаун в голоцене и ее антропогенной трансформации. Более частное значение имеют описание ряда карстовых полостей - памятников природы.

Публикации. По теме работы опубликовано три монографии, две из которых в соавторстве, и 67 статей.

Апробация работы. Материалы, изложенные в настоящем докладе, были представлены на научных конференциях Института экологии растений и животных УрО РАН, Всесоюзном совещании "Млекопитающие Уральских гор" (Свердловск, 1979), на I и II Всесоюзных совещаниях по истории биогеоценозов СССР в голоцене (Москва, 1977, 1981), VI Всесоюзном совещании по грызунам (Ленинград, 1984), съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986), на Втором международном Териологическом конгрессе (Брюно, 1978), I Всесоюзном совещании по палеотериологии (Киев, 1989), VII Всесоюзном совещании "Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология" (Таллинн, 1990), VI координационном совещании по изучению мамонтов и мамонтовой зоны (Ленинград, 1991), на чтениях памяти академика В. Н. Сукачева (Москва, 1991), VI Международном совещании по археозоологии (Вашингтон, 1990), на Российско-Американском семинаре по четвертичной палеозоологии (Спрингфилд, 1992).

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

История изучения фаун. Работы, специально нацеленные на изучение ископаемых мелких млекопитающих, были начаты в 60-е годы учениками И. М. Громова: в Башкирском Приуралье В. А. Суховым и в Зауралье А. Г. Малеевой. Позднее такие работы были развернуты на территориях Северо-Восточной Европы, примыкающих к Уралу, и в пещерах Северного Урала; они проводились под руководством Б. И. Гуслицера.

К настоящему времени на территориях Северо-Востока Евро-

пейской части России, прилегающих к Уралу, в бассейне р. Печоры и р. Вычегды известно три местонахождения, датированных авторами их описания верхним плейстоценом (Гуслицер, 1981; Гуслицер и др., 1985; Кочев, 1993). В них обнаружены остатки только четырех видов грызунов: копытного и сибирского леммингов, узкочерепной и северо-сибирской полевок, что свидетельствует о распространении там тундроподобных фаун грызунов.

К востоку от Уральского хребта, на Севере Западной Сибири, на Ямале и в нижнем течении Оби до наших работ ископаемые находки грызунов известны не были.

Истории мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене посвящено большое количество публикаций. Первые сведения о плейстоценовых и голоценовых мелких млекопитающих Северного Урала опубликованы Н. К. Верещагиным и И. Е. Кузьминой (1962) по материалам из Медвежьей пещеры. В нижнем палеолитическом слое этой пещеры среди других остатков обнаружены кости ласок, горностаев, пищух, водяных крыс, рыжих полевок, леммингов. Находка пищух и сайги была посвящена специальная публикация (Кузьмина, 1965). Материалы по мелким млекопитающим из Медвежьей и Студеной пещер обсуждались более подробно в серии специальных работ Б. И. Гуслицера с соавторами. В них дана характеристика видового состава из отдельных слоев, но их возраст в разных публикациях оценивается по-разному. Главным позитивным выводом из этого массового материала, на наш взгляд, является положение о том, что во второй половине позднего плейстоцена наблюдались изменения как видового состава, так и соотношения долей остатков разных видов. Хронология событий, приводимая в работах Б. И. Гуслицера с соавторами и В. А. Кочева, спорна. В ранней работе (Гуслицер, Павлов, 1988) даны три даты: горизонт "А" -  $12230 + 100$  (ЛЕ-3059), горизонт "Б" -  $16130 + 150$  (ЛЕ-3060) и  $17980 + 200$ . Все три даты поставлены под сомнение как омолаживающие разрез, заставляющие относить культурный слой к позднему валдаю, что кажется Б. И. Гуслицеру и П. Ю. Павлову неверным. В ряде публикаций указанных авторов и В. А. Кочева предложен метод определения возраста слоев на основании особенностей строения коренных зубов копытных леммингов по "показателю эволюционного уровня". Слабая обоснованность этой методики заставляет нас воздержаться от принятия результатов, полученных с ее применением.

Особое место в изучении истории грызунов на Урале занимает гrot Большой Глухой, который находится в северной части Средне-

го Урала в Пермской области. Его изучение проводилось в 1984-86 годах Б. И. Гуслицером и П. Ю. Павловым. В этом гроте вскрыт наиболее полный разрез позднего плейстоцена и голоцене из известных до сих пор на Урале. К сожалению, опубликованы только предварительные материалы изучения остатков грызунов из этого местонахождения (Гуслицер, Павлов, 1987). В результате, авторы изучения грызунов из этого местонахождения в той или иной степени удревняют возраст отдельных слоев. Это было показано для верхней части разреза радиоуглеродным датированием. Так, возраст слоя "красноватого цвета", почти полностью состоящий из костей мелких животных, был отнесен к брянскому времени (25-30 тыс. лет), тогда как радиоуглеродный метод показал возраст в 10 тыс. лет (Смирнов, 1993). Несмотря на спорность вопросов хронологии, сборы из грота Большого Глухого дали богатый материал для анализа динамики состава фаун Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Как и на Северном Урале, здесь в нижней части разреза наблюдается преобладание остатков настоящих леммингов над копытными одновременно с относительно большой долей лесных видов; в верхней части плейстоценовых отложений доминирующим видом становится копытный лесминг, на смеси которому в позднеледниковые (по нашим представлениям) приходит узкочерепная полевка, а затем виды лесных млекообитаний.

До проведения наших исследований имелись некоторые сведения по составу фаун грызунов позднего плейстоцена и голоцене Южного Урала (Карачаровский, 1951), полученные параллельно с исследованием фауны крупных млекопитающих из пещерных отложений. А. В. Таттар в 1981 году опубликовала работу о составе фауны мелких млекопитающих и птиц из отложений конца среднего голоцена в гроте на р. Ай, где, наряду с другими видами, была обнаружена степная пищуха, отсутствующая в современной фауне района. Две небольшие работы о фауне мелких млекопитающих из пещер Южного Урала опубликованы В. А. Суховым (1978, 1981); в одной из них упоминается находка остатков копытного лемминга в гроте Квадратный, самой южной точке обнаружения этого вида на Урале.

С 1988 по настоящее время интенсивное целенаправленное изучение истории мелких млекопитающих ведет А. Г. Малеева с коллегами в Среднем и Южном Зауралье (Малеева, 1982, 1983; Малеева, Стефановский, 1988 и др.). В этих работах были охарактеризованы фауны из четырех местонахождений позднего плейстоцена Южного Зауралья (Верхняя Алабуга, Введенка, Стрелецк, Миасское 1) и

четырех местонахождений Среднего Зауралья (Колчеданка, Речкаловка, Меркушино, Лебедкино). Эти местонахождения обнаружены в аллювии второй надпойменной террасы и характеризуют довольно широкий временной интервал - первую половину позднего плейстоцена, включая микулинское межледникование и переход к первой холодной фазе позднего плейстоцена. Наиболее подробно охарактеризованы фауны этого времени для Южного Зауралья; в них обнаружены мелкие млекопитающие, потомки которых обитают ныне в степной и полупустынной зонах (степные пеструшки, степные пищухи, сурчики, тушканчики, желтые пеструшки, узкочерепные полёвки и слепушенки). В работах А.Г. Малеевой разработана оригинальная методика интерпретации фаунистических остатков, позволяющая объективно оценить соотношение разных групп видов.

Ряд работ А.Г. Малеевой посвящены разработке методики детального описания морфотипической изменчивости зубов полевок. В них предложено деление морфотипов на архаичные, прогрессивные и резервные, которое позволяет оценить положение анализируемых материалов в эволюционном ряду. Для некоторых видов показаны эволюционные тренды, и на их базе выдвинуты гипотезы о происхождении современных форм.

Таким образом, обзор имеющихся в литературе сведений показывает, что для характеристики непосредственной предыстории современных фаун особенно необходимы сведения по фаунам позднего валдая Южного и Среднего Урала и севера Западной Сибири; голоценовая история была почти неизвестна на всей изучаемой территории и нуждалась в подробном исследовании. На ликвидацию этих пробелов в материалах и были направлены наши усилия.

#### МЕТОДИКИ

После коллекционного оформления собранного в определенном местонахождении остеологического материала, на основе его описи составлялись таблицы, включающие данные по количеству щечных зубов каждого вида. Затем проводили процедуру корректирования, чтобы можно было сравнивать частоты остатков видов, имеющих разное количество зубов в черепе. На основе долей корректированного количества остатков виды группировались, по их относительной численности и в соответствии с градациями, использованными ранее А.Г. Малеевой (1983): очень многочисленные (более 30%), многочисленные (10-29%), обычные (1-9%), редкие (0,2-1%), очень редкие (менее 0,2%).

Тафономическая однородность карстовых местонахождений поз-

воляет вести сравнение характеристик ископаемых фаун без каких-либо поправок в пределах этого типа местонахождений. Степень устойчивости получаемых показателей увеличивается по мере возрастания количества собранного материала. Проведенные нами расчеты и модельные эксперименты показали, что удовлетворительная устойчивость соотношения долей остатков и полные видовые списки фаун грызунов для локальных фаун получаются при количестве коренных зубов не менее одной тысячи.

При рассмотрении исторической динамики состава населения мелких млекопитающих определенных территорий мы пользовались понятием локальная фауна. Конкретные локальные фауны относились к определенному зональному комплексу. Кроме современных зональных комплексов, для плейстоцена был характерен своеобразный комплекс, который не имеет устоявшегося наименования. Разные авторы именуют его "смешанной", "перигляциальной", "лемминговой", "дисгармоничной" фауной. В данной работе мы используем последний термин как наиболее нейтральный и отражающий одну из главных характеристик этого комплекса - то, что он объединяет в своем составе виды, современные потомки которых обитают ныне в разных природных зонах, от тундр до степей. Внутри каждого зонального комплекса виды занимают определенные биотопы, которые известны для ныне существующих фаун. При описании дисгармоничных фаун отнесение тогд либо иного вида к определенной биотопической группе превращается в специальную задачу, материал для решения которой невозможно получить из палеонтологического материала непосредственно. У некоторых авторов она решается путем простого распространения представлений о биотопической приуроченности современных форм на их ископаемых предков, что, на наш взгляд, неправомерно без специального обоснования.

С целью сопоставления биотопической приуроченности видов, входивших в голоценовые и плейстоценовые фауны, был проведен многомерный статистический анализ этих фаун (Смирнов, 1992). Его аппарат позволяет обнаружить именно такие свойства изучаемых явлений и объектов, которые не поддаются непосредственному измерению. Имеется некоторый опыт использования этого аппарата для изучения плейстоценовых фаун (Popov, Gerasimov, 1988). В качестве исходных данных в этом анализе используются только доли видов в изучаемых фаунах.

Расчеты проведены по программе "FACTO", разработанной в Институте экологии растений и животных УрО АН СССР на основе

алгоритмов, приведенных в работе К. Ибела (1980). При работе с этой программой автор пользовался постоянными консультациями д. б. н. О. А. Жигальского, которому приносит искреннюю благодарность. Не вдаваясь в подробности техники расчетов, постараемся обосновать применимость многомерного статистического анализа для решения поставленной задачи. В основе метода заложена идея о возможности выявления неких факторов, обуславливающих основное варьирование признаков изучаемых объектов. В нашем случае объектами являются фауны, а признаками - доли входящих в них видов. Представляется очевидным, что доли видов, населяющих однотипные биотопы, варьируют пропорционально соотношению площадей последних, и главным источником варьирования частот видов в фаунах является именно соотношение долей соответствующих биотопов. Это соображение и послужило основой для привлечения многомерного анализа к исследование конкретных плейстоценовых и голоценовых фаун с целью выявить некие факторы, влияющие на варьирование долей видов в этих фаунах. Однако, прямая интерпретация факторов в качестве биотопических характеристик является грубой. Скорее, факторы в многомерном анализе можно представить как некий градиент среды, в котором виды располагаются в соответствии со своими биотопическими требованиями. Этот же аппарат позволяет оценить вклад каждого вида в формирование того или иного фактора, а также выяснить степень близости разных видов по изучаемым параметрам (требованиям к среде).

Многомерный анализ был проведен для 13 местонахождений позднего голоцена из лесостепных районов, 12 местонахождений этого же возраста из лесной зоны, и по 14 местонахождений было использовано для расчетов по дисгармоничным фаунам первой половины позднего плейстоцена и позднего валдая.

В итоге расчетов и анализа результатов мы пришли к следующим заключениям. В голоценовых фаунах с хорошо известной биотопической характеристикой видов и подвидов, их группировка в пространстве первых двух факторов происходит без заметных противоречий с этой характеристикой. Это дало нам право предположить, что и плейстоценовые фауны при многомерном анализе должны распределиться на биотопические группы, - что и произошло, но лишь после того, как для ряда видов было введено предположение о специфике их биотопической приуроченности в плейстоцене по сравнению с голоценом. Обращает на себя внимание неодинаковое по отношению к другим видам положение в факторном пространстве

узкочерепной полевки, копытного лемминга и эконочки, в дисгармоничных фаунах конца позднего плейстоцена, по сравнению с фаунами первой половины позднего плейстоцена. В первых все эти три вида, особенно копытные лемминги и узкочерепные полевки, занимают специфическое, обособленное пространство, что, по нашему мнению, должно свидетельствовать о каких-то особых местообитаниях, которые они занимали в отличие от лесных, луговых и степных видов. В фаунах первой половины позднего плейстоцена такого не наблюдалось. Там эти виды занимают положение в факторном пространстве, близкое к луговым видам. Все это, на наш взгляд, ясно свидетельствует о том, что вопрос о постоянстве или изменяемости во времени биотопических характеристик на видовом или внутривидовом уровне для грызунов не может решаться в общем виде. Так же, как среди современных видов есть группы в разной степени эврибионтные, так и при рассмотрении временной динамики экологических свойств необходимо различать группы видов, в разной степени изменившие свои свойства.

Исходя из имеющегося сейчас материала, можно с полной определенностью утверждать, что из всех обсуждавшихся форм в позднем кайнозое в наибольшей степени изменились экологические характеристики у копытных леммингов, узкочерепных полевок и полевок-экономок.

#### ФАУНЫ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА

Позднеплейстоценовый этап развития природы не был однородным. Часть исследователей подразделяют его на три крупных отрезка - микулинское межледникование, безледный валдай и ледниковый валдай (Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет, 1982). По другим представлениям, после микулинского межледникования следовало ранневалдайское следенение, масштабы которого остаются предметом дискуссий, за ним произошло средневалдайское потепление (межстадиал), которое около 25 тыс. лет назад сменилось поздневалдайским следенением.

Хронологическое расчленение фаун на первую и вторую половины позднего плейстоцена, проведенное нами, носит до некоторой степени условный характер. Надежно датированными мы считаем лишь те слои, которые имеют датировки по радиоуглероду в пределах сартанского - осташковского горизонтов позднего валдая и близких к ним по возрасту ленинградского - каргинского горизонтов. Сборы из более древних слоев мы относили к первой половине

позднего плейстоцена, указывая при этом наиболее вероятную принадлежность к тому или иному горизонту (микулинскому-казанцевскому, ленинградскому-ермаковскому).

На Урале и прилегающих территориях все локальные фауны позднего плейстоцена можно отнести к трем зональным типам: плейстоценовые тундровые, плейстоценовые дисгармоничные, плейстоценовые степные. Деление на эти три типа проведено по следующим критериям. К плейстоценовым тундровым и степным фаунам отнесены такие, где обнаружены только виды, непосредственные потомки которых обитают ныне, соответственно, в тундровой и степной зонах; к плейстоценовым дисгармоничным – такие, где в одних локальных фаунах обнаружены виды современные потомки которых обитают в разных природных зонах (тундровой, лесной и степной). Среди локальных фаун позднего плейстоцена ни на Урале, ни на прилегающих территориях пока не известно таких, которые были бы аналогами современных лесных фаун.

#### Первая половина позднего плейстоцена.

**Плейстоценовые тундровые фауны.** Фауны из отложений – аналогов микулинского и подпорожского горизонта, в составе которых найдены *D. guilleml*, *L. sibiricus*, *M. gregalis*, *M. ex gr. middendorffii-hyperboreus* известны из местонахождения Рябово на р. Вычегде (Кочев, 1993) и в местонахождениях Горноказымск и Березово в нижнем течении Оби (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986).

Фауны подобного состава известны на этих территориях и для более ранних этапов плейстоцена. Все они имеют похожий состав; отличия состоят лишь в стадии эволюционного развития входящих в них видов. Так, для среднего плейстоцена и Севера Западной Сибири, и Северо-Востока Европейской равнины описаны фауны, в состав которых входили копытные лемминги вида *D. simplicior*, предкового по отношению к *D. torquatus*, сибирские лемминги и два вида серых полевок; других крызунов в составе фаун ни более раннего, ни более позднего отрезков плейстоцена на этих территориях найдено не было.

#### Плейстоценовые дисгармоничные фауны.

**СЕВЕРНЫЙ УРАЛ.** Локальная фауна ранневалдайского (подпорожского) возраста описана Б. И. Гуслицером, П. Ю. Павловым, Н. Н. Панюковой (1989) на Северном Урале из IV-VII горизонтов отложений Студеной пещеры. Для этой фауны характерно резкое доминирование остатков сибирского лемминга в сочетании с присутствием в ней копытного лемминга, экоюнки, узкочерепной полевки, степной

пищухи, темной, водяной и лесных полевок, а также полевок из группы *Microtus ex gr. middendorffii-hyperboreus*.

Присутствие в составе фауны степной пищухи, как представителя обитателей степей, и темной и лесных полевок - обитателей лесной зоны, вместе с леммингами позволяет отнести ее к дисгармоничным фаунам. На качественном уровне можно отметить, что здесь преобладали остатки видов относительно влажных биотопов. Так, среди леммингов сибирские преобладали над копытными; среди полевок остатков экономок было больше, чем узкочерепных полевок. О некотором распространении лесных биотопов явно свидетельствует присутствие темных и лесных полевок.

СРЕДНИЙ УРАЛ. В южной части Среднего Урала нами была описана локальная Саргайнская фауна (Смирнов, 1992). Ее точный возраст оценить пока не представляется возможным, но, судя по стратиграфическому положению вмещающих ее слоев, он близок к подпорожскому или первой половине ленинградского горизонтов. Типовое местонахождение - нижние слои грота Бобылек; количество зубов мелких млекопитающих - около 3 тысяч.

Очень многочисленным видом в ней была только экономка, а в категории многочисленных видов оказались узкочерепная и обыкновенная полевки. Рыжая, красная, темная и водяная полевки и сибирский лемминг вошли в группу обычных видов. Редкими были белка, лесная мышь, обыкновенный хомяк и степная пищуха. Категорию очень редких видов составляют желтогорлая мышь, красно-серая полевка, большой суслик и копытный лемминг. В этой фауне была относительно велика доля остатков насекомоядных - 5,4%.

По количеству остатков в Саргайнской фауне преобладает группа видов луговых местообитаний, минимальное количество остатков принадлежит степным видам; лесные и перигляциальные виды занимают по этому показателю промежуточное положение.

По количеству видов группа лесных находится на первом месте, все остальные представлены существенно меньшим количеством видов, особенно бедна группа степных видов.

Показатели общего видового разнообразия и степени выровненности долей остатков видов очень близки к таковым для современных лесостепных фаун.

В пыльцевых спектрах отложений, содержащих Саргайнскую фауну, обнаружены редкие зерна пыльцы древесных растений - дуба, липы, березы, сосны, лиственницы, пихты, а среди травянистых преобладала пыльца разнотравья (в первую очередь сложно-

цветных, в том числе полыней), при ничтожном количестве спор мхов и папоротников.

Сравнение состава и структуры Саргаянской фауны и относительно синхронной ей фауны Северного Урала показывает, что они сильно отличаются по видовому разнообразию; на Среднем Урале оно существенно выше.

Общий для фаун Среднего и Северного Урала было то, что в них остатков сибирских леммингов было больше, чем копытных; и среди полевок большая доля остатков принадлежала экономке, а не обитателю более сухих биотопов – узкочерепной полевке.

**ЮЖНЫЙ УРАЛ.** Для Южного Урала описаны две локальные фауны первой половины позднего плейстоцена – Серпиевская и Аратская (Смирнов, 1992). Обе они обнаружены в отложениях карстовых полостей в долинах рек Сим и Юрзань на западном склоне Урала. Их возраст не выяснен с необходимой точностью, но Серпиевская фауна происходит из более древних слоев, чем Аратская.

Серпиевская фауна обнаружена в слое 9 Игнатиевской пещеры и низах отложений Первой Серпиевской пещеры. Определено около 6,5 тыс. зубов мелких грызунов, отнесенных к 20 видам.

В группе очень многочисленных оказалась только узкочерепная полевка, в категории многочисленных – экономка; среди обычных отмечены темная, обыкновенная, водяная и красная полевки, степная пострушка, сибирский и копытный лемминги, лисуха, близкая к степной. Категория редких видов представлена шестью видами, это серый хомячок, лесная мышь, большой суслик, мышовка, хомячок Эверсманна, лесной лемминг. Очень редки желтогорлая мышь и обыкновенный хомяк, красно-серая и рыжая полевки. Такой состав и структура фауны определили значения показателя видового разнообразия и показателя выровненности долей видов, близкие к таковым для современных лесостепных фаун.

Нельзя не упомянуть, что среди насекомоядных в этой фауне были обнаружены остатки выхухоли (Зайцев, 1992).

Присутствие в составе Серпиевской фауны шести видов, характерных для лесных биотопов, в сочетании с тремя луговыми и пятью степными видами, сближает эту фауну с современными лесостепными, но наличие копытных и сибирских леммингов заставляет отнести ее к категории дисгармоничных.

Палинологические данные, полученные в результате исследования пород, вмещающих остатки соответствующих фаун, говорят о распространении в период обитания Серпиевской фауны лугово-

степной растительности с небольшой примесью древесных (включая широколиственные породы).

Аратская фауна. Типовое местонахождение для описания этой фауны - слой 8 раскопа V Игнатиевской пещеры; к ней же отнесены сборы из нижних горизонтов Идрисовской пещеры. Общее количество щечных зубов около 2500; определены 16 видов.

В группе очень многочисленных видов находятся узкочерепная полевка и экономка. Среди обычных видов на первом месте находится пашенная полевка, далее следуют водяная и красно-серая полевки, пищуха близкая к степной, рыжая полевка и сибирский лемминг. К редким отнесены красная полевка, серый хомячок, лесная мышь, суслик (ближе не определенный), степная пеструшка, копытный лемминг. В категории очень редких оказались желтогорлая мышь и обыкновенный хомяк.

В целом, фауны первой половины позднего плейстоцена на Южном Урале отличаются от относительно синхронных им фаун Среднего Урала более аридным обликом за счет большей доли в их составе, как числа остатков видов степных местообитаний, так и количества таких видов. Общим для них является преобладание остатков сибирского лемминга над копытным и высокая доля остатков экономки и темной полевки.

**Плейстоценовые степные фауны.** Фауны, близкие к современным степным, описаны для первой половины позднего плейстоцена Южного Зауралья А. Г. Малеевой (1982). Наиболее подробно охарактеризовано местонахождение В. Алабуга, относящееся к микулинскому межледниковью. Видовой состав этой фауны беден (9 видов мелких грызунов и степная пищуха), по сравнению с таковыми для дисгармоничных фаун Южного Урала. Здесь явно преобладали остатки *L. cf. lagurus*; далее виды располагались по мере убывания доли их остатков в следующей последовательности: *Ochotona cf. pusilla*, *Citellus ex gr. rugmaeus*, *Eolagurus cf. luteus*, *M. gregalis*, *Allactaga ex gr. jaculus*, *Alactagulus sp.*, *Cricetus ex gr. migratorius*, *Arvicola cf. terrestris*, *Ellobius ex gr. tancrei*.

Фауны аналогичного состава не известно не только на Урале, но и на других территориях. Как отмечает А. Г. Малеева, он характеризует своеобразный зональный вариант позднеплейстоценовых фаун, переходный от степной к полупустынной.

#### Поздний (ледниковый) валдай.

Климатическая обстановка этого времени определялась развитием покровных оледенений на значительной части Европы. Именно

в это время климат был наиболее суровым за весь плейстоцен. На Урале ледники заходили на юг по узкой хребтовой части не далее 63 град. с. ш., тогда как в Приуралье и Зауралье их распространение примерно совпадало с полярным кругом. В наиболее высокогорной части хребта на Южном Урале прослежены лишь локальные горные ледники в карах и коротких трогах. Вопрос о степени и характере оледенения Западной Сибири остается предметом острых дискуссий (Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии, 1993).

**Плейстоценовые тундровые фауны.** Наиболее северные находки поздневалдайских фаун грызунов описаны нами из отложений второй надпойменной террасы р. Юрибей на полуострове Ямал из трех местонахождений - Няムю-Надо I, Нячю-Надо II и Усть-Юрибей (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986). К сожалению, общее количество остатков в этих местонахождениях было невелико. Кроме *D. guillelmi* и *L. sibiricus* других видов обнаружено не было. Южнее, в нижнем течении Оби найдено два местонахождения, Пельях-Юган и 430 км. Там встречены остатки четырех видов: *D. guillelmi*, *L. sibiricus*, *M. gregalis* и *M. middendorffii*. Доля остатков леммингов и узкочерепных полевок были примерно равными, а полевок Миддендорфа обнаружено несколько меньше. Радиоуглеродный возраст был определен для местонахождения 430 км (24 тыс лет), что указывает на рубеж каргинского и сартанского горизонтов.

Остатки копытных и сибирских леммингов, а также узкочерепных полевок из аналогов позднекаргинских и сартанских отложений известны также для низовьев Печоры и Вычегды (Кочев, 1993).

Все эти данные указывают на то, что во второй половине позднего плейстоцена фауны, состоящие из форм, предковых по отношению к современным обитателям тундры, были распространены южнее современной границы распространения тундровых и субарктических фаун. К сожалению, поиски местонахождений позднеплейстоценовых мелких млекопитающих на широте от 61 до 65 градусов северной широты в Западной Сибири пока не дали положительных результатов, что не позволяет уверенно провести границу между тундровыми плейстоценовыми фаунами и обитавшими южнее плейстоценовыми дисгармоничными.

Сравнение состава фауны позднего валдая и первой половины позднего плейстоцена этих территорий показывает, что видовой состав тундровых плейстоценовых фаун на протяжении позднего плейстоцена изменился незначительно. Отличие плейстоценовых тундровых фаун грызунов от таковых для современной тундровой

зоны состояло в таксономической принадлежности копытных леммингов и узкочерепных полевок к вымершим формам. Фауны крупных млекопитающих этих территорий в позднем плейстоцене и современности отличались очень существенно. В позднем плейстоцене на территории севера Западной Сибири обитали мамонты, овцебыки, лошади и другие виды, вымершие здесь в голоцене, что безусловно свидетельствует о серьезных изменениях ландшафтно-климатических условий. Комплекс палеоботанических данных также свидетельствует о распространении в позднем плейстоцене на Севере Западной Сибири не тундровой, а криоксерофильной растительности (перигляциальной лесостепи). Таким образом, данные по фаунам грызунов северной части изучаемого региона дают менее четкое представление о динамике ландшафтно-климатической обстановки по сравнению с другими источниками палеогеографической информации. С другой стороны, эти же сведения показывают, что плейстоценовые тундровые фауны грызунов не являются индикаторами современной тундровой биоты.

#### Плейстоценовые дисгармоничные фауны.

СЕВЕРНЫЙ УРАЛ. Наиболее северное местонахождение с массовыми сборами остатков мелких млекопитающих позднего вальдая известно на Северном Урале в Медвежьей пещере. Для горизонта "Б", слоя 5, (бурого суглинка) имеется две близких радиоуглеродных даты - 16,1 тыс лет и 17,9 тыс лет (Гуслицер, Павлов, 1988). В своей интерпретации материалов из Медвежьей пещеры мы опираемся именно на эти датировки, хотя в некоторых публикациях Б.И. Гуслицера, и его коллег (Гуслицер, Канивец, 1965; Гуслицер, Павлов, Панюкова, 1990; Кочев, 1993) приводятся разные представления о возрасте этих отложений.

Из этого горизонта был получен очень большой материал, включающий более 5 тысяч зубов мелких млекопитающих (Гуслицер, Павлов, Панюкова, 1990; Кочев, 1993). Эти зубы принадлежали всего пяти видам: копытному и сибирскому леммингам, узкочерепной полевке, водянной полевке и степной пищухе. Около 80% из них составили зубы копытных леммингов, существенно меньшая доля остатков принадлежала узкочерепной полевке и сибирскому леммингу; водянной полевке и степной пищухе принадлежали единичные зубы.

По сравнению с фауной этого же района первой половины позднего плейстоцена, известной по отложениям Студеной пещеры, произошло обеднение ее состава за счет исчезновения экономки, темной полевки, полевок рода *Clethrionomys* и полевок из группы

*hyperboreus-middendorffii*. Другое важное изменение связано со сменой доминирующего по количеству остатков вида с сибирского на копытного лемминга.

СРЕДНИЙ УРАЛ. На Среднем Урале нами описаны (Смирнов, 1993) две локальные фауны позднего валдая, одна в северной части этого региона (Дыроватый Камень), а другая в южной (Аракаевская). Особенno важно, что они имеют очень близкий возраст, позволяющий считать их практически синхронными.

Фауна Дыроватого Камня (на реке Чусовой). Возраст остатков мелких млекопитающих из этого местонахождения определен по радиоуглероду и оказался равным около 14 тыс лет. Количество зубов, использованных для характеристики фауны, 3214.

Состав фауны включает 13 видов. В категории очень многочисленных видов оказались два вида - копытный лемминг и узкочерепная полевка. Именно они составляют ядро обнаруженной фауны, и это дает нам право назвать стадию развития, которую характеризуют обсуждаемые сборы, дикростониксно-грегалисной. В категорию многочисленных не попал ни один вид. Категория обычных распалась на две группы. В первую вошли близкие к многочисленным два вида - серый хомячок (7,9%) и степная пеструшка (8,6%), а во вторую, тяготеющую к редким видам, - пищуха, экономка, сибирский лемминг. Редкими были два вида, рыжая и красная полевки, а очень редкими - темная, обыкновенная и красно-серая полевки, белка.

На долю трех видов: копытных леммингов, узкочерепных полевок и настоящих леммингов, то есть видов, потомки которых ныне обитают в тундре, приходится 23,1% общего числа видов, а доля их остатков составляет 78,5 % от общего количества зубов. Группа степных видов включает пищуху, степную пеструшку, серого хомячка; это 23,1% от числа видов; доля их остатков составляет 18,9 %. Видов лесных биотопов обнаружено пять: белка, темная полевка, красная, рыжая и красно-серая полевки (38% от числа видов), но доля их остатков составляет всего 0,67%. Два луговых вида, обыкновенная полевка и экономка, составили, соответственно, 15,4% от числа видов и 1,9% от числа остатков.

Сравнивать состав фауны Дыроватого Камня с более северной из Медвежьей пещеры можно лишь имея в виду их неполную синхронность. Такое сравнение приводит к выводу, что, в позднем валдае фауны северной части Среднего Урала отличались от таковых на Северном Урале прежде всего большим видовым разнообразием, возникшим за счет появления в них видов лесных местообитаний, увелич-

ния числа степных и луговых видов. Второе отличие связано с не столь подавляющим доминированием остатков копытного лемминга.

Аракаевская фауна. Массовый и хорошо датированный материал происходит из двух местонахождений - грота Бобылск (слой 2а) и пещеры Аракаево VIII (гор. 12), имеющих датировки в 14 и 15 тыс. лет (общее количество зубов около 5 тысяч). Кроме них, фауна этого же времени обнаружена еще в трех карстовых полостях на Среднем Урале. Типовое местонахождение - грот Бобылск (слой 2а). В этой фауне в категории очень многочисленных видов находится узкочерепная полевка (подвид *M. g. kriogenicus*), в категории многочисленных - экономка, копытный лемминг и степная пеструшка. Среди обычных видов оказались серый хомячок, обыкновенная, красно-серая, рыжая и красная полевки, пищуха и желтая пеструшка. Категория редких видов представлена водяной полевкой, обыкновенным хомяком, темной полевкой, сибирским леммингом и большим сусликом. Очень редким оказался только один вид - хомячок Эверманна.

Сравнение Аракаевской фауны с синхронной ей фауной из Дыроватого Камня обнаруживает различия в ряде характеристик, связанные с их разным широтным положением. В пределах Среднего Урала при продвижении на юг видовое разнообразие фаун продолжает расти за счет добавления таких видов, как желтая пеструшка, обыкновенный хомяк, большой суслик, хомячок Эверманна. Только белка была обнаружена на севере Среднего Урала и не встречена на юге. Произошла и смена вида-доминанта: на юге преобладает доля остатков узкочерепной полевки, а не копытного лемминга. Очевидно, что эти различия связаны прежде всего с увеличением площадей степных битопов.

Если же сравнить Аракаевскую фауну с Саргайнской (характерной для первой половины позднего плейстоцена этого района), то соотношение разных биотопических групп в них различается как по количеству видов, их составляющих, так и по долям остатков. В Аракаевской фауне на долю остатков видов, потомки которых ныне населяют тундуру, приходится более половины всех найденных зубов; менее всего остатков принадлежит лесным видам; доля остатков степных видов существенно выше, а доля луговых - ниже.

По абсолютному количеству видов, входящих в разные биотопические группы, наибольшие перемены произошли за счет резкого увеличения числа степных видов, которые здесь преобладают. Количество лесных видов сократилось, а перигляциальных и луговых

осталось прежним.

Аракаевская фауна характеризуется несколько меньшим, чем Саргайнская, показателем общего видового разнообразия, зато доли остатков разных видов здесь более выровнены. Эти различия относительно небольшого масштаба и не выходят за пределы вариирований значений обсуждаемых показателей, например, для поздне-голоценовых лесостепных фаун, не подверженных антропогенным воздействиям.

ЮЖНЫЙ УРАЛ. Игнатиевская фауна. Выделена на основе обобщения материалов (9,5 тыс. щечных зубов) из 13 горизонтов и слоев четырех местонахождений в долине рек Сим и Юрзань. Это верхние горизонты слоя 2 второго раскопа Игнатиевской пещеры, все восемь горизонтов грота Прижим II, слой 2 Первой Серпневской пещеры, слои 3-4 Второй Серпневской пещеры. Более 3 тыс. зубов получено из 2-7 горизонтов Идрисовской пещеры в долине Юрзани, отнесенных с некоторыми оговорками к Игнатиевской фауне.

Для этой фауны характерно сочетание большого видового разнообразия с очень малыми значениями выровненности долей видов (Рис. 1). Здесь резко доминирует один вид - узкочерепная полевка. В категории многочисленных оказался также один вид - полевка-экономка. Среди обычных видов - степная пеструшка, копытный лемминг, серый хомячок, степная пищуха. 8 видов были редкими: водяная полевка, большой суслик, хомячок Зверсманна, красно-серая полевка, сибирский лемминг, обыкновенная и темная полевки. Пять видов отнесено к категории очень редких: обыкновенный хомяк, степная мышовка, желтая пеструшка и два вида тушканчиков.

Сравнение Игнатиевской с синхронной фауной южной части Среднего Урала (Аракаевской) обнаруживает много сходных черт. Это прежде всего видовой состав: все виды, кроме водяной полевки и тех, которые очень редки в Игнатиевской фауне, встречены в типовом местонахождении Аракаевской фауны. Эти очень редкие виды (обыкновенный хомяк, желтая пеструшка, тушканчики) и водяная полевка также отмечены в позднем валдае на юге Среднего Урала в слоях, смежных с типовым для Аракаевской фауны или в других местонахождениях. Общим для Южного Урала и южной части Среднего был и доминирующий вид - узкочерепная полевка. Категория многочисленных отличалась тем, что на Среднем Урале в нее входило большее количество видов, многие из которых на Южном Урале оказались в категории обычных. Порядок видов по степени уменьшения доли их остатков в сравниваемых фаунах был очень близким.

По сравнению с фаунами первой половины позднего плейстоцена, в Игнатиевской фауне выросли доли остатков и количество видов степных и полупустынных местообитаний и, соответственно, сократились соответствующие показатели для видов, связанных с лесными местообитаниями. Среди леммингов здесь преобладают остатки копытных, а не сибирских, как это было в фаунах первой половины позднего плейстоцена.

Все эти сопоставления показывают, что Игнатиевская фауна среди всех рассмотренных до сих пор дисгармоничных фаун имела облик, наиболее близкий к современным степным, но присутствие в ее составе копытных и сибирских леммингов, высокие показатели видового разнообразия, наиболее резко выраженная неравномерность долей остатков разных видов придают ей весьма своеобразный облик.

Х Х Х

Динамика состава и структуры фаун грызунов в позднем плейстоцене рассмотрена как составная часть природного процесса, обладающая специфическими реакциями на ландшафтно-климатические изменения, происходившие в течении этого времени.

Для позднего плейстоцена на Урале и прилегающих территориях показано существование трех зональных типов фаун - плейстоценовых тундровых, плейстоценовых дисгармоничных и плейстоценовых степных.

Плейстоценовые тундровые фауны были обнаружены на Ямале, в районах нижнего течения Оби и в бассейне Печоры. Южная граница их распространения проходила примерно на широте 65° град. сев. широты. На Урале фаун такого типа пока не известно. Заметного изменения их состава на протяжении позднего плейстоцена не прослежено.

Дисгармоничные фауны существовали на протяжении позднего плейстоцена (70-10 тыс. лет). В их составе находились виды, потомки которых сегодня обитают в разных природных зонах (тундре, тайге, степях) и представляются экологически несовместимыми. Фауны такого типа возникли задолго до позднего плейстоцена.

Южная граница этих фаун в позднем плейстоцене фиксируется по границе ареала копытных леммингов *D. guillielmi*, которая на Урале достигала 53° градуса сев. широты. Северную границу дисгармоничных фаун определить сложнее, но имеющиеся материалы позволяют проводить ее в пределах 60-62° град. с. ш., по самым северным находкам остатков степной пищухи и степной пеструшки.

По особенностям видового состава и соотношения обилия остатков отдельных видов, в пределах зоны распространения дисгармоничных фаун выделены три подзоны: Южная, Средняя и Северная.

Дисгармоничные фауны первой половины позднего плейстоцена на Северном, Среднем и Южном Урале имели существенные различия, связанные со степенью проникновения на север степных видов. Однако, они имели и ряд общих черт, отличающих их всех от соответствующих фаун позднего валдая. К таковым относятся, прежде всего, большая доля остатков и числа видов, связанных с лесными и луговыми местообитаниями, которое было максимальным на Среднем Урале.

Широтные различия в составе и структуре дисгармоничных фаун удается наиболее подробно проследить на примере одного хроносреза, позднего валдая (около 15 тысяч лет от наших дней).

Для южной подзоны характерно высокое видовое разнообразие, сопоставимое с таковым для современных фаун широколиственных и смешанных лесов Южного Урала, и резкое доминирование доли остатков одного вида — узкочерепной полевки, представленного специфическим позднеплейстоценовым подвидом. Такое соотношение показателей видового разнообразия и степени выровненности долей видов не находит аналогий среди современных зональных фаун. Специфика состава фауны этой подзоны определяется обилием видов, потомки которых ныне обитают в аридных районах (два вида тушканчиков, два вида пеструшек, серый и эверсманнов хомячки), и некоторым количеством широкоареальных видов, населяющих луговые биотопы. Виды лесных местообитаний представлены крайне редкими остатками всего трех видов полевок: Копытный лемминг специфического позднеплейстоценового вида *D. guillielmi* и сибирский лемминг входили в состав этой фауны как редкие виды.

Дисгармоничные фауны средней подзоны отличаются от рассмотренных несколько меньшим видовым разнообразием и большей выровненностью долей видов. При продвижении на север узкочерепная полевка теряет положение доминанта, которое в северной подзоне занимает копытный лемминг. На юге Среднего Урала узкочерепная полевка еще была доминирующим видом; в группе многочисленных видов были степная пеструшка, копытный лемминг и экономка. Доля остатков видов лесных местообитаний, как и количество таких видов, именно здесь были максимальными для всей зоны распространения дисгармоничных фаун в позднем валдае на Урале.

В северной части Среднего Урала положение доминанта уже

занимал копытный лемминг, но доля остатков узкочерепной полевки еще оставалась высокой (30%). многочисленными были степная пеструшка и серый хомячок. В составе фауны сохранялась степная пищуха. Наиболее северные находки остатков степной пеструшки известны на Урале на широте 60 градусов сев. широты.

Для более северных районов Урала обнаружена фауна, которую мы относим к северной подзоне распространения дисгармоничных фаун. Она характеризуется сильно обедненным видовым составом и резким доминированием остатков единого вида - *D. guliulmii*.

Для анализа группировок видов в составе фаун был проведен многомерный анализ, основанный на долях остатков видов для современных зональных и дисгармоничных фаун. В результате, для современных зональных фаун получена картина распределения видов в пространстве первого и второго факторов, удовлетворительно совпадающая с биотопическим распределением видов. Для дисгармоничных фаун этот же анализ дал иные результаты. В пространстве первого и второго фактора не выделяются никаких группировок, хоть как-то напоминающих современные биотопические. В пространстве первого и третьего факторов такие группировки выделяются, как для дисгармоничных фаун первой половины позднего плейстоцена, так и для позднего вальдая. При этом ископаемый вид копытного лемминга, подвиды узкочерепной полевки и экономки, имеющие максимальные морфологические отличия от современных потомков, занимают положение в факторном пространстве, позволяющее предположить для них особое биотопическое положение. Этот результат особенно важен для понимания природы дисгармоничных фаун и быстры позднего плейстоцена в целом. Ее часто понимают как мозаику тундровых, степных и лесных участков, "населяя" ее видами из соответствующих природных зон. С нашей точки зрения, это неверно. Мы полагаем более обоснованной точку зрения о специфическом сочетании абиотических и биотических факторов, за счет которых формировались сообщества и биотопы, не имеющие прямых аналогов в современной природной зональности.

Еще севернее, в низовьях Оби и на Ямале обнаружен ряд местонахождений позднеплейстоценового возраста с остатками копытных и сибирских леммингов, узкочерепных полевок, полевок Миддендорфа, то есть видов, потомки которых и ныне населяют тундровую зону; эти фауны отнесены к плеистоценовым тундровым. В составе и структуре этих фаун не прослеживается существенных изменений на протяжении позднего плейстоцена. Нет также и фактов, которые

указывали бы на существенное изменение южной границы их распространения в позднем плейстоцене.

Плейстоценовые степные фауны так же, как и тундровые, не претерпели значительных изменений.

### ФАУНЫ ГОЛОЦЕНА

Голоценовый этап развития природного процесса, протекавший в последние 10 тыс. лет, изучен достаточно подробно, главным образом, благодаря применению палеонтологического метода. Особенности же формирования фаун мелких млекопитающих, происходившего на этом фоне и вследствие ландшафтно-климатических изменений, исследованы значительно хуже, чем динамика растительности.

Голоцен ознаменовался формированием современной растительной зональности за счет образования в средних широтах лесной зоны, на месте перигляциальной растительности, господствовавшей там в позднем плейстоцене. Второй важной особенностью голоценового этапа является появление таких форм антропогенных воздействий, которые и привели к тому, что современное состояние фаун многих районов нельзя считать естественным. Это создает проблему восстановления естественного состояния фаун, которая имеет как фундаментальный, так и прикладной аспекты.

Голоценовые фауны Урала рассмотрены нами на примере ряда местонахождений, расположенных в южной (Уфимский участок) и северной (Чусовской участок) частях Среднего Урала.

По другим районам изучаемой территории имеются лишь отрывочные данные, наиболее важные из которых мы здесь упоминаем.

Пребореальный период. В пробореальном периоде голоцена фауны мелких млекопитающих начинают существенно изменяться; наступает этап перехода от дисгармоничных фаун позднего плейстоцена к голоценовым фаунам современного зонального типа.

Этот этап на Уфимском участке представлен материалами из горизонта 11 гр та Дыроватый Камень на р. Серге (Смирнов, 1993), откуда определено около 18 тыс. зубов грызунов. Возраст по радиоуглероду около 9 тыс. лет. На этих материалах описана локальная фауна под названием Сергинская. Узкочерепные полевки из состава этой фауны относятся уже к современному степному подвиду *M. g. gregalis* (по размерам первых нижних моляров и долиам среди них грекалоидного морфотипа), и их следует относить к группе видов степных биотопов.

С учетом этого, состав и структура Сергинской фауны выг-

лядит следующим образом. Самый многочисленным видом в этой фауне была узкочерепная полевка; в группу многочисленных видов входили темная полевка и экономка (последняя с меньшей частотой остатков). По долям остатков полевки рода *Clethrionomys*, степная пищуха, степные пеструшки и водяные полевки оказались в категории обычных видов. К редким отнесены серый хомячок и мышовка, а к очень редким - большой суслик, белка, лесная мышь, обыкновенный хомяк, копытные и настоящие лемминги.

Распределение частот остатков видов разных биотопов в этой фауне, по сравнению с поздневалдайской Аракаевской из этого же района, существенно изменилось. В Сергинской фауне видов перигляциальных биотопов (пробладавших в Аракаевской), скорее всего, не осталось совсем, так как узкочерепную полевку здесь мы относим к степным видам, а видовая принадлежность копытного лемминга неясна. Количество остатков видов степных биотопов в Сергинской фауне заметно выросло (они резко преобладают над остальными), на втором месте по относительной численности впервые оказались лесные виды, а на третьем - луговые.

Фауна пребореального периода в Чусовском участке представлена сборами из горизонтов 12 и 13 грота Б.Глухой (Смирнов, 1993). Общее количество зубов мелких млекопитающих составило 7642; описана локальная фауна под названием Чусовская. Ее возраст по радиоуглероду - около 10 тысяч лет. В составе фауны обнаружено 15 видов мелких грызунов и зайцеобразных. В группы очень многочисленных и многочисленных попали виды рода *Microtus*: узкочерепная, темная и экономка, а также лесные полевки из группы *rutilus-glareolus*.

Весьма своеобразной чертой Чусовской фауны является обилие темной полевки, доля которой в фаунах позднего валдая не превышала нескольких процентов. Присутствие белки и лесной мыши, значительное количество серых и лесных полевок, а также крайне малое количество остатков леммингов, степной пеструшки и серого хомячка, придают этой фауне весьма своеобразный облик.

Для фаун пребореального времени на Среднем Урале в целом характерны ряд особенностей и общих черт, выявляющихся при со-поставлении с предшествующими поздневалдайскими. Сходство проявляется прежде всего в значительном совпадении видовых списков и принадлежности фаун к категориям дисгармоничных. Из отличий прежде всего необходимо отметить резкое уменьшение доли остатков копытных леммингов и другие сдвиги в долях остатков разных

видов. При сравнении по критерию сходства поздневалдайской фауны Дыроватого Камня на Чусовой и пребореальной Чусовской фауне, несмотря на близость видовых списков, сходство оказалось слабым ("г" равен 0,52), что объясняется существенными различиями в долях остатков разных видов.

Преобладание в пребореальных фаунах Чусовского и Уфимского участков остатков узкочерепных и темных полевок позволяет отнести их к одной стадии развития, грекалоидно-агрестисной (критерий сходства "г" для синхронных локальных фаун равен 0,96).

Бореальный период. На Среднем Урале это время представлено сборами как на Уфимском, так и на Чусовском участках.

На Уфимском участке описана<sup>1</sup> Среднесуральская фауна, по материалам из горизонта 10 пещеры Дыроватый Камень на реке Серге (1989 коренных зубов). Фауна не имеет пока точной возрастной привязки. Однако, судя по расположению в разрезе и радиоуглеродным датам соседних слоев, ее возраст, вероятно, около 7-8 тыс. лет (бореальный - начало атлантического периодов).

Наибольшее количество остатков в этой фауне принадлежало полевкам из группы *Clethrionomys rutilus-glareolus*. В группу многочисленных видов входили узкочерепная и темная полевки. Обычными были обыкновенная полевка, экономка, мышовка, степная пищуха, водяная полевка, степная пострушка. Группа редких видов представлена лесной мышью, серым хомячком, красно-серой полевкой, настоящими леммингами. Очень редкими были остатки копытных леммингов. Для этой фауны особенно характерным признаком (как и для Сергинской) является максимально высокая за весь голоцен доля остатков темной полевки.

Необходимо особо отметить присутствие среди насекомоядных остатков белозубок (род *Crocidura*), единственную находку этих животных в голоценовых фаунах Среднего Урала.

Соотношение относительного обилия остатков видов разных биотопических групп в бореальное время, по сравнению с пребореальным, изменилось в пользу лесных видов, которые становятся преобладающими. Однако и остатки степных видов еще занимают видное место. Доля остатков луговых форм тоже выросла по сравнению с предыдущей фауной, но они еще занимают третье место. Как будет ясно из дальнейшего изложения, именно в этой фауне относительное обилие остатков лесных видов достигает своего максимума на Уфимском участке, за весь исследованный отрезок позднего плейстоцена и голоцена.

Количество видов - обитателей лесов еще не достигло своего максимума. Среди степных видов здесь уже не отмечается большой суслик, который не обнаружен и во всех последующих фаунах данного участка.

Для Чусовского участка фауна бореального времени описана под названием Верхнеглухая, по сборам из нижней половины слоя бслой известковой супеси грота Б. Глухой и горизонта 7 на участке 2 грота Шайтан (общее количество зубов 914). Принадлежность фауны к бореальному периоду голоцена определена по его положению в разрезе и радиоуглеродной датировке подстилающих слоев.

Облик Верхнеглухой фауны определяется резко возросшим, по сравнению с предыдущей Чусовской (с 9 до 36%) относительным обилием остатков лесных полевок (grp. *rutilus-glareolus*), при относительно небольшом сокращении долей узкочерепной и темной полевок. Соответствующую стадию развития фауны следует назвать кластриономисно-грегалоидной. Показатель сходства "г" между двумя фаунами, представляющими в долине Чусовой эту и предыдущую стадию (грегалоидно-агрестисную), равен 0,91, что говорит об их близости. Начиная с Верхнеглухой фауны, остатки серого хомячка и степной пеструшки не встречаются и ни в одной из более поздних фаун. Но единичные зубы копытных леммингов здесь еще встречаются. Присутствие этих животных, наряду со степными пищухами и узкочерепными полевками, при доминировании остатков видов лесных местообитаний, заставляет оценивать ее как очередной этап перехода от дисгармоничных сообществ позднего плейстоцена к современным таежным.

Атлантический период. Этот период голоцена характеризуется наиболее тёлым климатом, который обусловил максимальное продвижение на север границы распространения широколистенных лесов. К концу атлантического периода отнесены сборы только из одного местонахождения, грота Олений, по которым была описана соответствующая локальная фауна. Этот грот находится в восточной части Уфимского участка на западном склоне Среднего Урала. Типовое местонахождение - слой 2 грота Олений (Смирнов, 1993). Возраст слоя по радиоуглероду около 5 тыс. лет. Характеризующий эту фауну материал составляет 5,7 тысяч зубов грызунов.

В составе этой фауны обнаружено 17 видов грызунов и степная пищуха. Наибольшая доля остатков принадлежала полевкам из группы *rutilus-glareolus*; вместе с остатками красно-серой полевки они составляли более 30 % зубов всех мелких млекопитаю-

ших. К группе многочисленных видов принадлежали энтомома, темная, водяная и обыкновенная полевки. Доли остатков прочих видов вариировали в разных слоях этого грота так, что строго выделить группы обычных, редких и очень редких видов не представляется возможным. Во всех слоях, с долей остатков более одного процента, *Стречна узкочерепная* полевка; также во всех слоях, но с разной частотой, обнаружены обыкновенный хомяк, *Sicista* sp., *Apodemus* sp. и *Dicrostonyx* sp. В четырех слоях из пяти найдены остатки степной пищухи, степной пеструшки, белки. В трех слоях, где количество найденных зубов превышало тысячу, обнаружены остатки сибирских леммингов. Наименшим количеством остатков был представлен серый хомячок. Доля зубов лесного леминга оценить трудно, но в двух слоях его остатки диагностированы надежно.

Как видно из приведенных данных, в составе фауны атлантического времени, как и в предшествующее время, обитали лесные, луговые, степные виды и, как ни странно, копытные и настоящие лемминги. Из степных видов здесь - сеноставка, серый хомячок, степная пеструшка и узкочерепная полевка. Видовой состав этой фауны настолько не согласуется с представлениями о климатической обстановке атлантического времени, что неизбежно возникает подозрение о переотложности остатков таких видов как копытные и сибирские лемминги. Внешние признаки их сохранности не дают повода для заключения о возможности их переотложения из других, более древних отложений. Под слоями, содержащими описанную фауну, находились известняковые глыбы без рыхлых отложений и, естественно, без палеонтологических материалов. С полной уверенностью решить вопрос о степени синхронности остатков всех видов из описываемых слоев на данный момент не представляется возможным, из-за невозможности датировать отдельные зубы.

Субборсальный период представлен сборами в северной части Среднего Урала, из одного местонахождения, грота Шайтанский (4-6 горизонты) и небольшими сборами на юге Среднего Урала, в горизонтах 9-12 грота Сухореченский.

Описание фауны на севере Среднего Урала основано на относительно небольшом материале (390 зубов), что не позволяет дать ей развернутую характеристику. Примерный возраст фауны (конец среднего - начало позднего голоцен) определен по стратиграфическому положению в разрезе. В этой фауне, которую мы назвали Среднешайтанской, доля остатков видов лесных местообитаний воз-

росла, по сравнению с ее предшественником в этом районе, фауной Верхнеглухой, с 55 до 80%. Остатки видов, принадлежащих к группе видов луговых местообитаний, составляют около 15%; они представлены обыкновенным хомяком, водяной полевкой, полевой-экономкой. Считать Среднешайтанскую фауну типичной таежной еще нельзя из-за присутствия в ее составе узкочерепной полевки и степной пищухи. Она, скорее, характеризует последний этап трансформации лесо-луговых сообществ в таежные в долине Чусовой; такой этап можно назвать клетриономисно-агрестисным.

На юге Среднего Урала, в слое грота Сухореченский с радиоуглеродным возрастом около 3 тыс. лет, кроме видов, обитающих в данном районе в настоящее время, также найдены остатки степной пищухи и степной пеструшки.

Субатлантический период удалось охарактеризовать массовыми сборами с западного склона Южного Урала (Симский участок), восточного склона Южного Урала, из северной и южной части Среднего Урала. Для южной части Среднего Урала описано две локальные фауны, характеризующие первую и вторую половины субатлантического времени.

Симская фауна характеризует состав и структуру населения грызунов Симского участка западного склона Южного Урала во второй половине субатлантического периода. Для ее характеристики использованы материалы из навесов Сим I, II и первого слоя грота Сим III (типовое местонахождение Сим I, слой 1). Общее количество щечных зубов мелких млекопитающих в них составляет около 3 тысяч.

В составе этой фауны обнаружено 20 видов, причем большое видовое разнообразие сочетается с относительно равномерным распределением долей остатков видов; качественное своеобразие ее создается за счет присутствия двух видов, характерных для европейских фаун (желтогорлой мыши и садовой сони). Для этих видов район исследований - крайний восточный предел ареала, а точка сбора их остатков в гротах Сим I, II, III - наиболее восточная для данного района. Оба вида достаточно редки здесь - настолько, что первый (соня) попал в категорию редких, а второй - очень редких. К этим же категориям в составе Симской фауны отнесены и такие обитатели степных биотопов, как узкочерепная полевка, степная пеструшка, серый хомячок, большой суслик, а также мышь-малютка. Ни один из степных видов не обнаружен нами среди живых представителей этого района. Что,

Скорее всего, можно рассматривать как результат распашки степных языков, которые заходят в леса из пограничных участков Месягутовско-Красноуфимской лесостепи.

Группу многочисленных видов составляют обитатели лугов и пойменных кустарниковых зарослей, а также лесные виды (обыкновенная, темная, водяная, красная полевки и обыкновенный хомяк). Обычными видами были рыжая полевка, экономка, мышовка, красно-серая полевка, лесная и желтогорлая мыши. В то же время виды, которые можно было бы считать наиболее надежными индикаторами лесной растительности (летяга, бурундук, садовая соня), оказались в категории редких. Это, безусловно, следствие того, что хищники, за счет которых образовались скопления остатков грызунов, добывают прежде всего тех зверьков, которые наиболее многочисленны и легко доступны. Судя по отловам в давилки, в районе исследований (где расположены гроты Сим I, II, III) преобладают именно те виды, которые оказались по числу остатков в категории многочисленных и обычных.

Для южной<sup>9</sup> части Среднего Урала описаны две последовательно сменявших друг друга локальных фауны субатлантического времени - Сухореченская фауна и Красноуфимская.

Сухореченская фауна. Типовое местонахождение - горизонты 3-5 грата Сухореченский; скорее всего, к этой же локальной фауне принадлежат сборы из слоев 4-5 навеса Тавра. Судя по радиоуглеродным датам из грота Сухореченского, они накапливались в интервале 600-900 лет назад. Всего там найдено около 4.5 тыс. зубов грызунов. В составе фауны обнаружено 16 видов грызунов, три из которых не встречены среди современных обитателей данного района (желтогорлая мышь, лесной лемминг и узкочерепная полевка). Самым многочисленным видом здесь была обыкновенная полевка, очень многочисленными оказались водяная полевка и лесная мышь. В группе многочисленных видов были *Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus*, обыкновенный хомяк, узкочерепная и темная полевки. Редкими оказались экономка, красно-серая полевка, летяга, желтогорлая мышь, а очень редкими - белка, бурундук, лесной лемминг. Кроме этих видов, в составе фауны была обнаружена серая крыса - синантропный вид. Здесь по числу видов явно преобладают виды, связанные с лесными местообитаниями, а по доле остатков - луговые виды. В составе фауны сохранился один степной вид - узкочерепная полевка. Эта фауна имеет ряд признаков, которые можно отнести за счет влияния хозяйственной деятельности

человека. Прежде всего, это появление серой крысы. Ее проникновение на Урал обычно связывают с более поздним временем - периодом строительства железных дорог. Нахождка ее остатков в данных слоях позволяет предположить, что серая крыса расселилась существенно раньше, как вид, сопутствующий скотоводческому и земледельческому населению. Структура фауны также несет отпечаток антропогенных воздействий, так как столь высокое обилие остатков обыкновенной полевки характерно для территорий, в заметной степени подвергающихся распашке. Эти же признаки прослеживаются и по сборам из навеса Тавра, но там они выражены еще более ярко.

Красноуфимская фауна. Типовое местонахождение - гrot Сухореченский (горизонты 1, 2); к этой же фауне отнесены сборы из верхних горизонтов навеса Бажуково III и горизонтов 1-3 навеса Тавра. Общее количество определенных зубов грызунов - около 42 тысяч. В составе этой фауны обнаружены только те виды, которые населяют данную территорию в настоящее время. Среди них уже нет ни одного степного вида. Здесь отмечены только лесные и луговые виды, общее количество которых в обобщенном списке для всех местонахождений - 16. В разных местонахождениях этой фауны наблюдаются заметные различия в частотах остатков видов, связанные с неодинаковым соотношением лесных и луговых биотопов и пашни. Наибольшая доля лесных биотопов и минимальное количество пашни наблюдается в окрестностях навеса Бажуково III. Там очень многочисленным видом была водяная полевка, многочисленным обыкновенная полевка, обычными - экономка, темная полевка, полевки рода *Clethrionomys*, обыкновенный хомяк. К редким видам отнесены белка и лесная мышовка, а к очень редким - лесной лемминг, лесная мышь, летяга.

Признаком антропогенной трансформации фауны можно считать локальное сокращение видового разнообразия и резкое доминирование остатков обыкновенной полевки в районах наибольшего распространения сельхозугодий. Это особенно ярко проявилось в сборах из навеса Тавра. Там обнаружены остатки всего 12 видов, а на долю остатков всего одного вида, обыкновенной полевки, приходится 89% всех остатков.

Верхнешайтанская фауна. Позднеголоценовый этап развития фауны мелких млекопитающих Чусовского участка характеризуется на основе сборов из трех верхних горизонтов гrotа Шайтан. Из-за небольшого количества материала (293 зуба) в сборы наверняка не

попали редкие и тем более очень редкие виды. Среди встречаенных видов прослеживают остатки рыжей и красной полевок, затем идет красно-серая полевка. Доля остатков последней постепенно росла в течение голоцена, а в этой фауне она достигла наибольшей величины в ряду всех исследованных фаун. Заметна доля остатков лесного лемминга, которая так же, как и для красно-серой полевки, достигает максимальных значений за весь голоцен. Такой облик фауны из описываемых сборов вполне соответствует современному состоянию фаун таежных районов Среднего Урала, а этап ее развития можно назвать клетриономисным. Величина "г" при сравнении Среднешайтанской и Верхнешайтанской фаун равна 0,91. В фаунах позднего голоцена Среднего Урала доминируют остатки обыкновенной полевки, и, значит, хронологический аналог клетриономисного этапа долины Чусовой там следует именовать арвалис-<sup>ским</sup>.

х х х

Процесс перехода от дисгармоничных фаун позднего плейстоцена к голоцену и современности наиболее подробно рассмотрен на примере двух участков, Красноуфимского и Чусовского (южная и северная части Среднего Урала).

Если описывать голоценовую динамику фаун Урала в общем виде, можно отметить четыре главных процесса, которые проявлялись в разных регионах в разной степени и несколько не совпадали во времени. Первым из этих процессов необходимо считать исчезновение из состава фаун копытных и сибирских леммингов. Обычно их находки вне современного ареала считают показателем плейстоценового возраста отложений, но как нам удалось установить, это далеко не всегда так. Несмотря на то, что как массовый вид копытный лемминг действительно был характерен для валдайской эпохи плейстоцена, он пережил плейстоцен-голоценовый рубеж, продолжая обитать до среднего голоцена по крайней мере на юге Среднего Урала; несколько раньше он исчез в современных таежных районах. Этот факт мы рассматриваем как попытку копытных леммингов сформировать дизъюнктивный ареал, с двумя участками (тундровым и лесостепным), которая, однако, не увенчалась успехом.

Дизъюнктивный ареал в голоцене сформировался у узкочерепной полевки, имевшей в позднем плейстоцене единый ареал от современных тундр до степей. Узкочерепная полевка продолжала обитать на севере Среднего Урала до начала позднего голоцена, а на юге Среднего Урала почти до исторического времени.

Другие виды, которые ныне населяют степную зону, исчезали со Среднего Урала в следующей хронологической последовательности: желтая пеструшка, серый хомячок, степная пеструшка, степная пищуха. Безусловно, не случайно те из этих видов, которые дольше всего продолжали обитать на Среднем Урале в голоцене, и дальше других проникали на север в позднем плейстоцене.

Третий процесс, характерный для голоцена - увеличение роли лесных видов в фаунах. При этом, как на юге, так и на севере Среднего Урала росла доля лесных видов в фаунах, однако относительное обилие остатков этих видов постоянно росло в северной части Среднего Урала. Среди видов, приуроченных к лесным местообитаниям, в первой половине голоцена наиболее массовым была темная полевка, а далее она уступила роль доминантов лесным полевкам (*Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus*). Белка, лесной лемминг, темная, рыжая и красная полевки, лесная мышь эпизодически встречались в отложениях раннего и среднего голоцена, а в позднем устойчиво отмечаются в большинстве исследованных местонахождений. На Южном Урале, в дополнение к этим видам, в конце среднего голоцена обнаружены желтогорлая мышь и садовая соня. Рефугиум лесных видов в позднем плейстоцене, вероятнее всего, находился на Среднем Урале.

Четвертый процесс - синантропизация фауны, фактически проявлен на юге Среднего Урала в позднем голоцене и выразился в увеличении долей остатков видов луговых местообитаний, прежде всего обыкновенной полевки, за счет сокращения долей остатков степных и лесных видов. Историческая тенденция сокращения видов степных местообитаний на территории современной лесной зоны, начавшаяся еще в раннем голоцене, усугубилась антропогенными воздействиями; вместе они привели к полному их исчезновению не только там, где не осталось степных биотопов, но и в островных лесостепях западного склона Среднего и Южного Урала. В отдельных районах сформировались фауны с пониженным видовым разнообразием и резким доминированием остатков одного вида - обыкновенной полевки. Появление серой крысы, как один из признаков синантропизации фауны, отмечено для юга Среднего Урала существенно раньше, чем это зафиксировано в письменных источниках.

Все эти процессы были характерны для динамики фаун в голоцене не только на Урале. В литературе имеются подробные сведения о динамике фаун в голоцене Восточной Европы (Kordos, 1978; Nadachowski, 1989 и др.). Три вида степных грызунов исчезают в

Корреляционная схема стадий развития локальных фаун Урала  
в позднем плейстоцене и голоцене

Хроноологические этапы		Районы			
		Южный Урал	Юг Среднего Урала	Север Среднего Урала	Северный Урал
		арвикольно-агрестисная	арвалисная	клетриономисная	
			арвалисно-арвикольная		
Голоцен			арвикольно-клетриономис-ная	клетриономис-но-агрестисная	
			клетриономис-но-экономус-ная		
			клетриономис-но-агрестис-ная	клетриономис-но-грегалисная	
			грегалисно-агрестисная	грегалисно-агрестисная	
		грегалисная	грегалисно-лагурусная	дикростникно-грегалисная	дикростоникс-ная
Первая половина позднего плейстоцена	грегалисно-экономусно-экономусная	экономусно-грегалисная			леммусно-дикростониксная

голоцене из состава фаун в Венгрии: какой-то из видов хомячков, узкочерепная полевка и пищуха. Их исчезновение датируется соответственно бореальным, концом атлантического и концом суббореального периода. В Польше хомячок исчезает почти одновременно со степной пеструшкой существенно раньше, в конце позднего вальдая, а узкочерепная полевка примерно в то же время, что и в Венгрии.

Последние находки копытных леммингов зафиксированы в Польше в среднем голоцене. Настоящие лемминги немного переживают плейстоцен-голоценовый рубеж, их последние находки отмечены в преобореальное время.

Для Польши показано, что такие лесные грызуны, как лесная соня и полчок появляются в составе фаун в самом конце позднего плейстоцена, а остатки садовой сони впервые зафиксированы в начале позднего голоцена.

### ВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ

В данном разделе работы приведены сведения о внутри- и межпопуляционной изменчивости размерных и морфотипических характеристик зубов, на основе которых делается вывод о таксономической принадлежности и степени морфологических изменений у отдельных видов; здесь же описана динамика ареалов и изменения относительной численности видов в отдельных районах. Эти сведения должны прояснить вопрос о специфике реакций отдельных таксонов на средовые изменения в позднем плейстоцене и голоцене. И. М. Громов (1990), проанализировав подобные вопросы на широком материале по арвиколинам Восточной Палеарктики, показал разнообразие форм зависимости темпов и направлений эволюции зубного аппарата у представителей разных родов полевок от степени изменений среды и морфобиологической пластичности видов. При этом отмечены различия в сопряженности перестройки ареалов и эволюции зубной системы у гидрофильных и криоксерофильных видов. У представителей второй группы (родов *Lagurus* и *Eolagurus*) подчеркнуты деградация западной части ареала и возрастание долей архаичных морфотипов на востоке. Для другой группы этого не прослеживается. В качестве своеобразного явления И. М. Громов отмечает высокие темпы микроэволюции зубов копытных леммингов на фоне сложных перестроек ареала.

### Копытные лемминги.

Изучению копытных леммингов в данной работе уделено особое внимание. Известно, что эволюционное развитие в трибе *Dicrostonyx* - один из примеров наиболее высоких темпов морфологической эволюции млекопитающих. В связи с этим ископаемые остатки копытных леммингов используются для дробного расчленения отложений позднего плейстоцена; другие таксоны мелких млекопитающих на этом временном отрезке претерпели морфологические изменения значительно меньшего масштаба. Не менее интересен такой аспект эволюции копытных леммингов, как история их экологических свойств. Он неизбежно возникает при сравнении ареалов ископаемых и современных представителей рода.

Описание и сравнение формы зубов. А. К. Агаджаняном (1973, 1978 и др.) были описаны морфотипы, отражающие основной эволюционный процесс усложнения формы зубов путем надстройки новых элементов. Нами были взяты за основу морфотипы, выделенные А. К. Агаджаняном, и разработаны количественные подходы для описания изменчивости формы каждого из шести зубов (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986).

Внутрипопуляционная изменчивость современных леммингов отражает весь путь исторических преобразований от формы "*simplicifolius*", у которой отсутствуют новообразования, до формы "*togquatus*", где они развиты в максимальной степени. Для понимания хода этого преобразования небезразлично, будем ли мы описывать внутрипопуляционную изменчивость как случай полиморфизма, где ряд усложнения образован серией дискретных морфотипов, или как случай постепенного и непрерывного варьирования количественного признака.

Степень развития новообразований оценивалась нами путем измерения соответствующих углов с помощью окуляр-транспортира, по методике, предложенной В. А. Кочевым (1984).

Во всех ископаемых и современных выборках модальные классы распределений значений углов на всех зубах, как с буккальной, так и с лингвальной стороны, находятся в двух областях: в интервале от 0 град. до 15-20 град. или в интервале 65-90 град.; в области значений углов от 25 до 50 градусов модальные классы не встречаются. Это свидетельствует о том, что форма зубов у копытных леммингов варьирует хотя и непрерывно, но эта непрерывность об разуется, скорее всего, за счет перекрывания периферийных частей двух распределений - одного со средним значением примерно 15 град., а другого 80 град. Эти два распределения соответству-

ют морфотипам "henseli" и "torquatus". Необходимость выделения морфотипа "simplicior" диктуется его качественным своеобразием, которое особенно ярко проявляется на всех верхних зубах и  $M^1$ .

### *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1779

Современный ареал: Ныне *D. torquatus* обитает исключительно в тундрах арктического побережья и тех участков горных тундр Приполярного Урала, которые имеют прямую связь с зональными. Они отсутствуют в островных горных тундрах не только Южного, Среднего, но и Северного Урала, где, казалось бы, есть все условия для их обитания.

#### Изменчивость морфологических признаков.

Внутрипопуляционная изменчивость. На основе изучения 40 черепов современных копытных леммингов с полуострова Ямал был проведен факторный анализ зубной системы по 20 признакам. Общий вывод, который можно сделать из этих расчетов, состоит в том, что признаки, характеризующие размеры зубов и их форму, очень слабо связаны друг с другом. Слабая связь признаков, характеризующих степень развития дополнительных элементов на зубах, соприкасающихся при перетирании пищи, указывает на то, что их взаимодействие обусловлено скорее морфогенетическим, нежели функциональным единством. Наибольшая связь существует между степенью развития дополнительных элементов на первом и втором верхних зубах.

Для установления степени наследуемости формы зубов были проведены расчеты коэффициентов корреляции родители-потомки для 32 семей по  $M^1$  и 34 семей по  $M^2$  из виварных разводок. Для расчетов использованы средние значения для родителей и детенышей (не менее 10). Соответствующие коэффициенты оказались равны 0,67 и 0,71. Такие относительно высокие коэффициенты явно свидетельствуют о существенной генотипической составляющей в изменчивости формы изучаемых зубов.

Географическая изменчивость формы зубов современных копытных леммингов. Для оценки географической изменчивости современных копытных леммингов были проанализированы частоты разных вариантов строения на примере  $M^1$  и  $M^2$  из серии выборок *D. torquatus torquatus* с острова Вайгач, полуострова Ямал, *D. t. chionopaes* из районов устья р. Лены и побережья Чукотской губы, *D. vinogradovi* с острова Врангеля. Их сравнения проводились по критерию сходства "г" (Рис. 1). Достоверных различий в распределении

лений частот между разными выборками с Ямала обнаружено не было. В географической изменчивости современных евразийских копытных леммингов прослежена тенденция некоторого усложнения строения зубной системы с запада на восток. Эта тенденция выражена относительно слабо для верхних зубов, которые в наибольшей степени показательны при эволюционных изменениях зубной системы копытных леммингов.

При обсуждении географических различий в строении зубов современных копытных леммингов нельзя обойти вопрос о соотношении этих различий с таксономическим положением разных форм. Приведенные материалы по евразийским леммингам показывают, что разные виды (*D. torquatus* и *D. vinogradovi*) по строению зубной системы практически не различаются, тогда как внутри одного вида, населяющего материк, наблюдаются некоторые различия.

**• Пункты ископаемых находок:** Распространение современного вида копытных леммингов вне современного ареала точно оценить пока сложно, так как такие находки редки, и количество остатков в каждом местонахождении так мало, что определить видовую принадлежность с полной уверенностью удается только в единичных случаях. Известны находки копытных леммингов в раннем голоцене в Белоруссии (Калиновский, 1989), в Польше (Nadachowski, 1982). Известна находка копытного лемминга в гроте Квадратном на Южном Урале (Сухов, 1981) с неясной датировкой, но в фауне явно голоценового облика.

В ряде случаев присутствие остатков копытных леммингов в голоценовых толщах может быть вызвано переотложением их из плейстоценовых осадков. Тем не менее, как уже отмечалось, на Среднем Урале остатки копытных леммингов обнаружены в пяти карстовых полостях, в слоях раннего и даже среднего голоцена. Зафиксирован один случай нахождения массовых остатков копытных леммингов *D. cf. torquatus* далеко за пределами современного ареала. Они найдены в пещере Дыроватый Камень на р. Чусовой в фауне с радиоуглеродной датой в 13,7 тыс. лет. Были промерены соответствующие углы на 123 первых верхних коренных зубах и 100 вторых. Существенно более половины зубов отнесены к морфотипу *torquatus*, характерному для современного копытного лемминга, около одной трети к морфотипу *henseli*, типичному для позднеплейстоценовых копытных леммингов; и менее 1% отнесено к морфотипу *simplicior*, который преобладает у еще более древних форм.

**Происхождение и история вида.** Происхождение *D. torquatus* от

позднеплейстоценового *D. guillelmi* не вызывает сомнений. Требуют уточнения время и место появления первых *D. torquatus*, формы замещения им предкового *D. guillelmi*, география этого процесса.

Имеющиеся к настоящему времени данные позволяют считать, что появление *D. torquatus* совпадает по времени с плеистоцен-голоценовым переходом, однако на каком-то отрезке позднего плеистоцена эти два вида сосуществовали, занимая, вероятно, разные участки ареала.

На Среднем Урале копытные лемминги пережили плеистоцен-голоценовый «убеж». имея морфотипический облик уже близкий к современному виду. Размеры зубов голоценовых леммингов были несколько меньше, чем у позднеплейстоценовых. Обитание копытных леммингов на Среднем Урале в голоцене мы рассматриваем как попытку этого вида закрепиться на этих территориях на фоне трансформации перигляциальной зоны в лесостепную.

#### *Dicrostonyx guillelmi* Sanford, 1870

**Характеристика ареала.** Копытный лемминг характерен для всех местонахождений тундровых позднеплейстоценовых и дисгармоничных фаун, которые описаны в соответствующем разделе работы. Его ареал охватывал весь Урал, от края ледника до 53° град. с. ш. В Зауралье и Западной Сибири самая северная находка известна на среднем Ямале, южный же край ареала охарактеризован недостаточно подробно. Пока наиболее южной точкой с находками этого вида следует считать навес Устиново на восточном склоне Урала, — на линии его контакта с Зауральем (65° градусов с. ш.). Скорее всего, далее к востоку южная граница ареала копытного лемминга в позднем плеистоцене проходила несколько севернее.

На территориях Восточной Европы, прилегающих к Уралу, находок копытного лемминга так мало, что описать его ареал в этой части пока невозможно. Судя по тому, что в Западной Европе южная граница ареала копытных леммингов в позднем плеистоцене проходила примерно на широте 47° градусов с. ш., а в Восточной Европе несколько севернее, около 52° град. с. ш., можно предполагать, что в Предуралье она была примерно на одной широте с Южным Уралом.

В фаунах первой половины позднего плеистоцена копытные лемминги не занимали доминирующего положения ни в одной из известных фаун. На Северном Урале доли их остатков колебались так, что этот вид находился в категории обычных или редких. На Среднем Урале копытные лемминги были в категории очень редких видов. На Южном Урале в относительно более древней Сергиевской

фауне копытные лемминги были среди обычных видов, а в более поздней Аракаевской - среди редких.

В позднем валдае, в тундровых позднеплейстоценовых фаунах копытный лемминг имел примерно такую же долю остатков, как и сибирский, образовывая ядро этих фаун. В дисгармоничных фаунах этого времени его доля существенно убывала с севера на юг. Так, на Северном Урале он был явным доминантом с долей остатков около 80%. В северной части Среднего Урала в это время обитал копытный лемминг, близкий к современному виду, доля его остатков составляла 46% (очень многочисленный вид). На юге Среднего Урала он был уже в категории многочисленных видов (около 15%), а на Симском участке Южного Урала доля его остатков составляла 3-6%, и он был отнесен к группе обычных видов.

Если обобщить все сведения о пространственных и временных колебаниях относительной численности копытного лемминга в тундровых и дисгармоничных фаунах позднего плейстоцена, то можно заметить, что меньшая доля остатков этого вида наблюдалась в тех локальных фаунах, где было больше всего видов лесных местообитаний. Максимальная доля его остатков была в северной зоне распространения дисгармоничных фаун, то есть там, где еще встречались виды степных местообитаний, но уже почти не было лесных. Видимо, оптимальными условиями для обитания позднеплейстоценовых копытных леммингов были ландшафты с холодным и сухим климатом. Предел его распространения на юге определялся таким сочетанием тепла и влаги, которое оказывалось допустимым и для существования степных фаун. Крайне малая относительная численность копытного лемминга наблюдалась в фаунах, обитавших в условиях лесостепной растительности.

Была проведена специальная работа (Смирнов, 1988) по анализу степени перекрывания ареала *D. guillelmi* с ареалами других видов мелких млекопитающих; в результате был получен вывод о том, что список таких видов включает по крайней мере тридцать форм. Среди них находятся десять видов, которые ныне обитают в степях и полупустынях, около десяти видов характерных для лесных местообитаний, четыре вида, потомки которых обитают в тундровых биотопах, и ряд луговых видов.

Эти факты свидетельствуют о значительно более широком спектре условий, в которых обитали позднеплейстоценовые копытные лемминги, по сравнению с их современными степнобионтными потомками.

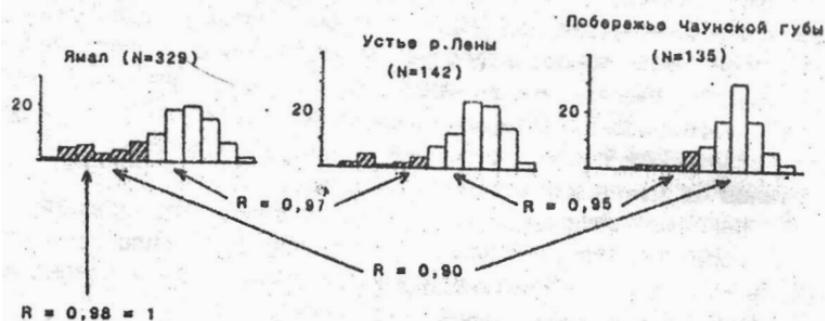
Временные и географические различия морфологии коренных зубов. Усложнение формы жевательной поверхности коренных зубов копытных леммингов показано в большом количестве работ и не нуждается в дополнительном подтверждении. Высокая скорость этого процесса также хорошо известна. Опыт работы с многослойными разрезами показывает, что во всех случаях, когда из разных горизонтов одного разреза удавалось получить достаточно большой материал, наблюдался последовательный сдвиг распределения частот морфотипов от менее к более сложным.

Наиболее важными, на современном этапе исследований, являются вопросы о том, насколько равномерно проходило это усложнение в отдельных районах, и в какой степени была выражена асинхронность процесса на разных территориях.

Мы сочли возможным отобрать из всего имеющегося материала только четыре достаточно синхронных, но географически удаленных выборки для сравнения степени развития дополнительных структур на зубах копытного лемминга в позднем плейстоцене. Это сборы из Игнатиевской пещеры и пещеры Прижим II на Южном Урале с радиоуглеродными датами в 14 и 16 тыс. лет; материалы из пещер юга Среднего Урала (Аракаево VIII и Бобылек) с датами в 14 и 15 тыс. лет; материалы из пещеры Дыроватый Камень на р. Чусовой (Север Среднего Урала) с датой около 14 тыс. лет и материалы из слоя Медвежьей пещеры с возрастом в 16 тыс. лет. Первые три из них были изучены нами по единой методике, а для четвертой были использованы литературные сведения, которые количественно сравнить с первыми не представляется возможным. Результаты проведенного сравнения приведены на рис. 1. Они свидетельствуют о наличии статистически значимых различий в соотношении морфотипов внутри любой из пар сравниваемых выборок. Копытные лемминги из Медвежьей пещеры были наиболее близки к выборке из местонахождений юга Среднего Урала. Копытных леммингов с севера Среднего Урала, как это уже было отмечено, можно отнести к современному виду, о чем говорит отсутствие статистически значимых различий в соотношении долей морфотипических классов при их сравнении с современными леммингами Ямала.

Таким образом, в пределах одного стратиграфического горизонта – позднего валдая, в выборках, отличающихся по возрасту всего на 2 тыс. лет, обнаруживаются различия, которые не только статистически значимы, но леммингов из разных районов можно отнести даже к разным видам.

## А. СОВРЕМЕННОСТЬ



## Б. ПОЗДНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН (14 - 15 тыс. лет назад)

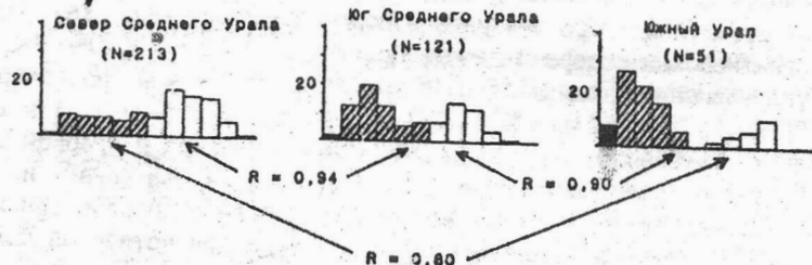


Рис. 1. Географические различия частот морфотипов (%) и отдельных морфотипических классов  $M^{1,2}$  у современных (А) и позднеплейстоценовых (Б) копытных леммингов.

Условные обозначения: ■ морфотип "simplicior" (0 град.),  
■ морфотип "henseii" (5-50 град.), □ морфотип "torquatus" (55-115 град.).

Такие географические различия морфотипических особенностей копытного лемминга одного хроносреза позднего плейстоцена свидетельствуют о неравномерности скоростей усложнении их формы. Неравномерность скорости морфологической эволюции широко известна в палеонтологии. Это явление послужило основой для появления теории прерывистого равновесия. Согласно этой теории, в

некоторых случаях эволюция протекает не как постепенные преобразования морфологических признаков, которые описываются градуалистической моделью, а путем резких скачков, которые следуют за периодом стазиса. На обширном материале разными авторами было показано, что для представителей подсемейства полевок, к которым относятся и копытные лемминги, более характерны преобразования морфологических признаков по градуалистической модели. Возможно, копытные лемминги являются одним из исключений из этого правила. Высокая скорость и неравномерность темпов морфологических преобразований их зубов могут быть обусловлены, на наш взгляд, сочетанием двух основных предпосылок: (1) Обширным и достаточно неоднородным по ландшафтно-климатическим условиям ареалом. Следствие этого - большая вероятность существования внутривидовых единиц со специфическими адаптациями. Однако одного этого фактора, безусловно, недостаточно для объяснения необычайно высоких скоростей морфологических преобразований. Например, у настоящих леммингов в позднем плейстоцене ареал был немногим меньше, чем у копытных леммингов, но у рода *Lemmus* отмечается удивительная морфологическая консервативность в пределах не только позднего, но и среднего плейстоцена, для описания которой вполне подходит понятие стазиса. (2) Другой предпосылкой, способствовавшей появлению высоких скоростей морфологических преобразований, можно считать особо широкую внутрипопуляционную изменчивость формы жевательной поверхности, имеющей более ярко выраженный, чем у других полевок, полиморфный характер.

Вопрос о том, насколько полно морфологические изменения у копытных леммингов соответствуют модели прерывистого равновесия, имеет не только теоретическое, но и практическое значение. От его решения зависит обоснованность использования особенностей строения зубов этих ископаемых животных в биостратиграфии. На данной стадии однозначно ответить на этот вопрос не представляется возможным. Мы считаем, что наиболее адекватно соответствует имеющимся фактам такая модель, которая совмещает в себе отдельные положения и градуализма, и прерывистого равновесия. Из первой можно использовать такую характеристику как наличие трендов морфологических преобразований, что противоречит положению пунктуалистической модели об отсутствии каких-либо изменений в периоды стазиса. Из второй модели не противоречит фактам по крайней мере два положения - о неравномерности темпов морфологических изменений и о том, что новые при-

наки появляются в отдельных участках ареала, а не распространяются на всем ареале путем постепенного накопления мелких видоизменений.

Изложенные факты заставляют с большой осторожностью относиться к описаниям ископаемых подвидов копытных леммингов только на основе особенностей строения их зубов (Кочев, 1993), и тем более представляется неправомерным использование этих подвидов для биостратиграфических целей на широких территориях. С другой стороны, не следует и абсолютизировать неравномерность темпов морфологических преобразований в отдельные периоды, и на этом основании исключать возможность использования морфологических трендов для биостратиграфических работ. Вопрос состоит в разрешающей способности таких датировок. Практика показывает, что для биостратиграфического расчленения отложений в пределах звеньев и надгоризонтов плейстоцена материалы по копытным леммингам дают неплохие результаты. Когда же стоит задача определения возраста отложений в пределах сопредельных горизонтов и тем более слоев внутри горизонтов позднего плейстоцена, то надо быть готовым к возможным трудностям, связанным с неравномерностью темпов морфологической эволюции, вероятность чего особенно возрастает в периоды крупных перестроек биоты.

#### Узкочерепная полевка - *Microtus gregalis* Pall. 1778

Узкочерепная полевка - вид, имеющий в настоящее время обширный диэпиктивный ареал. Его южный участок расположен в степной зоне, от р. Урал на западе до р. Амур на востоке. Кроме того, этот же вид населяет и тундровую зону, от р. Сев. Двина на западе до р. Анадырь на востоке. Все это население разделяется на ряд подвидов, однако, как указывает И. М. Громов (Громов, Поляков, 1977), тундровые популяции разных подвидов имеют общие свойства, не характерные для степных. Прежде всего, северные узкочерепные полевки отличаются крупными размерами, что, в свою очередь, обуславливает ряд морфофизиологических особенностей (Шварц, 1963).

Ареал и место узкочерепных полевок в составе фаун позднего плейстоцена и голоцене. В первой половине позднего плейстоцена узкочерепная полевка входила в состав всех зональных фаун Урала и прилегающих территорий. Ее остатки обнаружены в тундровых, дисгармоничных и степных фаунах, но доли остатков этого вида сильно отличались в разных районах. Максимальная доля остатков узкочерепных полевок была в дисгармоничных фаунах Южного Урала,

где этот вид был самым многочисленным среди мелких млекопитающих (около 45%). Далее к северу его доля в составе дисгармоничных фаун уменьшалась - на юге Среднего Урала она была равна 17%, а на Северном Урале менее 10. В тундровых фаунах первой половины позднего плейстоцена в Предуралье в некоторых местонахождениях процент ее остатков не уступал таковым для копытных и сибирских леммингов. В степных фаунах Зауралья узкочерепные полевки занимали значительно более скромное место в составе фаун, заметно уступая по относительной численности другим видам, и, прежде всего степной пеструшке.

В дисгармоничных фаунах позднего ваддая доля остатков этого вида повсеместно увеличилась. Так, на Южном Урале она выросла более чем до 60%, на юге Среднего Урала до 40%, на севере Среднего Урала эта величина была равна примерно 30%, а на Северном Урале она выросла не существенно.

В начале голоцене на Среднем Урале доля остатков узкочерепной полевки продолжала увеличиваться как в северной (до 35%), так и южной частях (до 53%). В это время здесь наблюдался пик значений относительной численности этого вида за весь поздний плейстоцен и голоцен. Позднее, в голоцене, прослеживается постепенное уменьшение относительной численности узкочерепных полевок на Среднем Урале, которое в позднем голоцене привело к их полному исчезновению как в современных таежных районах, так и в островных лесостепях западного склона Среднего и Южного Урала. Для других районов Урала проследить динамику долей остатков этого вида в голоцене не удается.

Динамика морфологических особенностей и история современных подвидов. Для характеристики морфологических особенностей этих животных использованы размеры и особенности формы параконида первого нижнего коренного зуба ( $M_1$ ).

При нашем участии была проведена специальная методическая работа по оценке взаимосвязи 17 параметров параконида (Смирнов, Больshaиков, Бородин, 1986). Было установлено, что наиболее информативный признак - степень выраженности выемки на бокальной стороне передней петли. Этот признак оценивали с помощью измерения соответствующего угла (с точностью до 5 град.). Зубы с наиболее простым вариантом строения (без выемки) обозначали как 0 град., они отнесены к грегалоидному морфотипу, зубы с выемкой, равной 5, 10, 15 град., - к грегалоидно-микротидному, а с углами в 20 град. и более - к микротидному морфотипу.

Распределения частот зубов узкочерепных полевок с разной степенью выраженности буккальной выемки на  $M_1$  были одновершинными. Это показывает, что, в противоположность примеру с копытными леммингами, у узкочерепных полевок морфотипы не являются дискретными и качественно своеобразными, а скорее искусственными группами, отражающими степень непрерывного и постепенного усложнения строения параконида.

Нам не удалось обнаружить данных, свидетельствующих о наличии каких-либо морфологически своеобразных внутрипопуляционных групп среди узкочерепных полевок Урала и севера Западной Сибири.

В ряде работ (Малеева, 1971, и др.; Рековец, 1985) показано общее направление изменения частот разных морфотипов  $M_1$  у узкочерепных полевок на протяжении плейстоцена, образующих временный тренд уменьшения доли грегалоидного морфотипа за счет увеличения частот грегалоидно-микротидного и микротидного.

По сборам из Новгород-Северского описан ископаемый подвид *M. g. kriogenicus* Rekovets, 1978, который, по мнению автора описания, вымер на рубеже плейстоцена и голоцене, не оставил после себя потомков среди современных форм. А. Г. Малеева, исходя из своих материалов, считает, что среди позднеплейстоценовых узкочерепных полевок Среднего Зауралья обитали две формы, крупная и малая, первая из которых, отступив на север, дала современный северный подвид *M. gregalis major*, а вторая послужила предком степного подвида *M. g. gregalis*.

В. А. Кочев (1993), изучая плейстоценовые материалы Северного Урала, пришел к выводу, что разрыв ареала и образование двух подвидов произошли ранее среднего плейстоцена.

Проведенный нами анализ динамики соотношения размеров и морфотипических особенностей  $M_1$  показывает, что в разных районах историческая динамика этих морфологических характеристик была различной.

На Южном Урале в первой половине позднего плейстоцена обитали узкочерепные полевки с размерами, аналогичными современным степным, но с совершенно иным распределением морфотипов. У них доля грегалоидного морфотипа была около 50%, тогда как у современных она не достигала 10. В местонахождениях с возрастом от 25 до 14 тыс лет встречались узкочерепные полевки более крупных размеров, а доля грегалоидного морфотипа была около 30%. Эти поздневалдайские полевки Южного Урала были очень близки к под-

виду *M. g. kriogenicus* из южных районов Восточной Европы. При переходе к голоцену размеры зубов уменьшились; доля грегалоидного морфотипа продолжала сокращаться. Эти данные позволили предположить, что наблюдавшийся постепенный ряд морфотипических изменений отражал генетическую преемственность населения узкочерепных полевок на Южном Урале. Позднеглациальное похолодание вызвало укрупнение размеров этих животных в соответствии с различиями, которые существуют у современных северных и южных форм этого вида.

На юге Среднего Урала тенденции исторической динамики размеров и морфотипических особенностей были подобны тем, которые показаны для Южного. Различия состоят в том, что, как в первой половине позднего плейстоцена, в позднем валдае и в голоцене размеры зубов узкочерепных полевок здесь были меньше, чем на Южном Урале. Замечен и некоторый сдвиг морфотипических характеристик в сторону уменьшения доли грегалоидного морфотипа для выборок позднего валдая. Эти особенности не позволяют безоговорочно отнести узкочерепных полевок позднего валдая с юга Среднего Урала к подвиду *M. g. kriogenicus*. Морфологические характеристики голоценовых узкочерепных полевок здесь оказались своеобразными, за счет очень мелких размеров (даже меньше таковых для современного южного подвида) и доли грегалоидного морфотипа, равной таковой для позднего валдая. Возможно, это свидетельствует о том, что на юге Среднего Урала при переходе от позднего валдая к голоцену произошло лишь уменьшение размеров зубов, а морфотипические характеристики остались неизменными. Напомним, что на этих территориях узкочерепные полевки вымерли в позднем голоцене и прямой генетической связи с современными не имеют.

На севере Среднего и на Северном Урале соотношение размерных и морфотипических характеристик *M<sub>1</sub>* узкочерепных полевок позднего плейстоцена и раннего голоцена еще сильнее отличается от таковых для Южного Урала. Узкочерепные полевки из северной подзоны распространения дисгармоничных фаун на всем изученном промежутке позднего плейстоцена не претерпели заметных направленных морфологических изменений, ни по размерам, ни по соотношению морфотипов. Из трех рассмотренных подвидовых форм (двух современных и одной ископаемой) их характеристики ближе всего к современному степному подвиду, но не идентичны ему. Этих вымерших в голоцене животных невозможно рассматривать в качестве предка ни одной из современных групп узкочерепных полевок.

Позднеплейстоценовые узкочерепные полевки из состава тунд-

ровых фаун имели размеры зубов и соотношение морфотипов, промежуточные между современным степным и ископаемым подвидами (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986). Это либо не позволяет найти среди позднеплейстоценовых форм изучаемой территории предков современного тундрового подвида, либо заставляет предположить очень резкое изменение морфологического облика и особенно размеров узкочерепных полевок тундровой зоны на рубеже плейстоцена и голоцен. Остается неясным, когда полевки, обитающие в настоящее время в тундровых районах, приобрели такие крупные размеры, которые отличают их и от вымершего подвида, и от современного степного.

Обобщая все изложенные факты по пространственной и временной динамике морфологических особенностей узкочерепных полевок, следует обратить внимание на два существенных и не вполне ясных явления. Первое связано с характером географической изменчивости размеров зубов в позднем валдае. В это наиболее холодное время, как ни странно, наиболее крупные размеры имели полевки из южных районов распространения дисгармоничных фаун. Полевки, обитавшие севернее, в этот же период были мельче, не только относительно современных тундровых, но и относительно позднеплейстоценовых из южной части ареала дисгармоничных фаун. Видимо, это можно считать одной из своеобразных черт узкочерепных полевок из состава дисгармоничных фаун, по сравнению с современными представителями этого вида, имевшими дизъюнктивный ареал. Эта особенность возникла за счет сплошного ареала, существовавшего в условиях меньшего градиента среды.

Второе явление связано с неравномерностью темпов преобразования формы параконида  $M_1$  у узкочерепных полевок из разных частей ареала на Урале. Соотношения грегалоидных, грегалоидно-микротидных и микротидных морфотипов, характерные для современных, и северного, и южного, подвидов, возникли на Среднем и Южном Урале лишь в позднем голоцене, тогда как на Северном Урале узкочерепные полевки с аналогичным соотношением морфотипов уже обитали по крайней мере на 30 тыс. лет раньше.

#### Прочие виды

На материалах с Южного Урала для степной пеструшки прослежена динамика размеров, по направлению совпадающая с таковой для узкочерепной полевки, то есть, на временном отрезке от первой половины позднего плейстоцена до позднего валдая их

размеры увеличивались, а затем, к современности, уменьшались. Масштаб этих изменений у степной пеструшки был несколько меньшим, чем у узкочерепной полевки. Совпадение направлений изменения размерных показателей у этих двух видов, безусловно, не было случайным. Это указывает на подобие реакций южных популяций узкочерепных полевок и типичных обитателей степей, степных пеструшек, на поздневалдайское похолодание и последовавшее затем голоценовое потепление и увлажнение климата. Еще раз подчеркнем, что для узкочерепных полевок северной части распространения дисгармоничных фаун подобного тренда не наблюдалось.

На Южном Урале для другой пары видов - водяной полевки и экономки, показаны совпадающие тренды размерных показателей во временинном интервале: первая половина позднего плейстоцена - голоцен - современность. Их размеры на этом отрезке времени относительно плавно увеличивались. Эта пара видов тоже не случайно имела единий по направлению тренд размерных показателей, так как оба эти вида имеют сходную биотопическую приуроченность. В современных фаунах они обитают в луговых и околоводных биотопах. Если их биотопическая приуроченность и изменялась во времени, то можно предположить, что такое изменение было у этих видов подобным. Последнее предположение можно сделать, исходя из отсутствия смысла направления динамики размерных показателей обоих видов на плейстоцен-голоценовом рубеже. При переходе от относительно влажных условий первой половины позднего плейстоцена к более сухому и холодному климату позднего валдая размеры этих видов увеличились, как и отмеченных ранее видов. Далее, при переходе к голоцену и к современности, климат стал более теплым и влажным, и следовало бы ожидать уменьшения размеров этих видов, подобно тому, которое наблюдалось у узкочерепных полевок и степных пеструшек, но размеры водяных полевок и экономок продолжали увеличиваться. Одно из объяснений этого явления предложено нами; сно состоит в предположении о большей связи этих видов с околоводными биотопами в голоцене по сравнению с их плейстоценовыми предками. Во влажных биотопах микроклиматические условия отличаются более низкими температурами, и, если предположить, что обсуждаемые виды в голоцене стали занимать более влажные биотопы, то увеличение размеров можно объяснить реакцией на такую смену микроклиматических условий. В пользу такого объяснения свидетельствует и динамика относительной численности этих видов в составе дисгармоничных фаун.

Для других видов из состава дисгармоничных фаун заметных морфологических изменений на изученном отрезке времени не прослеживается.

Ни у одного из исследованных видов не наблюдалось исторической динамики в соотношениях морфотипов, по масштабам сопоставимой с той, которая выявлена у копытного лемmingа и узкочерепной полевки. Только у экономки на Южном Урале прослежено некоторое увеличение доли экономусного морфотипа, аналогичное, но несколько меньшее, чем это было показано другими исследователями для западной части ареала вида (Рековец, 1978; и др.).

Эти данные свидетельствуют о том, что на кардинальные изменения ландшафтно-климатической обстановки и связанные с этим перестройки структуры и состава фаун разные виды реагировали не одинаково.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

История современных грызунов Урала и прилегающих территорий рассмотрена с двух сторон - как развитие фаунистических комплексов и преобразования входящих в них видов. Применение методов актуализма и историзма и их сочетание обусловлено спецификой рассмотренного временного интервала: поздний плейстоцен - голоцен - современность. На этом относительно небольшом хронологическом промежутке происходили разные по эволюционной значимости процессы. При их описании и классификации было использовано понятие о масштабе биологического времени. Выделялись процессы эволюционного, исторического и актуального масштабов. Они различались по таким параметрам как хронологическая протяженность, скорость, направленность, степень обратимости и возможность использования метода актуализма при их исследовании. Использование понятия о масштабе создает возможность сопоставлять процессы, протекающие как в филогенетическом времени (изменения в популяционно-видовых системах), так и в экологическом (изменения в многовидовых экологических системах, например, фаунистических комплексах).

Реакции в экологических системах на основное событие в истории природы на рассмотренном промежутке времени - переход от гиперзонального (по А. А. Величко, 1973) состояния географической среды к современному зональному - рассматриваются с двух альтернативных позиций: миграции биот и индивидуально-видовых изменений ареалов (Graham, 1985). При исследовании процессов морфологической эволюции в филогенетическом времени существуют

также две модели - прерывистого равновесия и градуализма. Применительно к конкретным материалам показано многообразие реальных ситуаций, которые невозможно описать, строго придерживаясь альтернативных вариантов этих моделей.

Основной методологический принцип, которым необходимо пользоваться при исследовании изложенных материалов, состоит в том, что только на базе сопряженного изучения процессов, протекающих в экологическом и филогенетическом времени, возможна оценка эволюционной значимости и масштабов каждого из этих составляющих единого биологического времени. Его использование показало, что изменения эволюционного масштаба в составе фаун сопровождались изменениями разного масштаба (эволюционного, исторического или актуального) у разных видов. Оценка же этих морфологических изменений вне связи с описанием динамики ареала и положения вида в экосистеме не дает адекватного представления о степени трансформации популяционно-видовой системы, занимающей ключевое положение как в экосистемной, так и в филогенетической организации жизни. Это положение, являющееся одним из основных в современной биологии, имеет принципиальное значение и в историческом подходе к исследованию эволюционных проблем.

#### ВЫВОДЫ

1. В истории грызунов Урала, как и других районов северной части Евразии и Америки, в позднем плейстоцене и голоцене выделяются два крупных этапа, различия между которыми имеют эволюционный масштаб.

Для первого на Урале охарактеризованы три зональных фаунистических комплекса: плейстоценовый тундровый, дисгармоничный, и плейстоценовый степной. Дисгармоничные фауны не находят аналогов среди современных, из-за присутствия в их составе видов, потомки которых ныне обитают в самых разных природных зонах, от тундровой до степной. Этот этап был характерен для позднего плейстоцена, но дисгармоничные фауны грызунов продолжали существовать на Урале и в первой половине голоцена. Сопоставление данных из разных регионов Евразии показывает, что исчезновение дисгармоничных фаун на Урале завершилось позднее, чем в Западных регионах Европы.

2. Дисгармоничные фауны позднего плейстоцена на Урале имели существенные пространственные и хронологические различия исторического масштаба; на основе различий в видовом составе и

относительной численности разных видов в пределах зоны распространения дисгармоничных фаун выделено три подзоны - Северная, Средняя и Южная. Охарактеризованы две хронологических стадии их развития - первая половина позднего плейстоцена и поздний валдай. Для первой половины позднего плейстоцена по сравнению с поздним валдаем было характерно относительно большее видовое разнообразие и большая выровненность долей остатков разных видов. Кроме хронологических стадий, по видам-доминантам описаны фазы развития локальных фаун: на Южном Урале грегалисно-экономусная, для Среднего Урала экономусно-грегалисная, а для Северного Урала леммусно-дикростониксная.

3. Показаны региональные различия в составе и структуре фаун грызунов в поздневалдайское время. Для фаун дисгармоничного типа, существовавших в позднем валдае на Южном Урале, было характерно высокое видовое разнообразие в сочетании с резким доминированием остатков одного вида (узкочерепной полевки); в это же время на Северном Урале существовали фауны с крайне бедным видовым составом и резким доминированием остатков копытного лемминга. На Среднем Урале фауны характеризовались промежуточной величиной видового разнообразия и более выровненными долями остатков разных видов. Это свидетельствует о том, что именно здесь были наиболее благоприятные условия для существования большинства видов, входивших в состав дисгармоничных фаун.

4. На изученном отрезке времени в наибольшей степени видоизменились ареалы копытных леммингов, узкочерепных полевок и настоящих леммингов. У первых двух видов прослеживаются и наиболее существенные изменения морфологических характеристик. Копытный лемминг и узкочерепная полевка в плейстоцене входили в специфическую криоксрофильную биотопическую группу. Изменения видовых характеристик у копытных леммингов и узкочерепных полевок отнесены к эволюционному масштабу. У остальных видов грызунов на этом же временном промежутке такие изменения не выходили за рамки исторического или актуального масштабов.

5. Виды мелких млекопитающих, обитающие ныне в степных биотопах, в позднем плейстоцене проникали до Северного Урала; далее других сдвигались на север ареалы степной пищухи и степной пеструшки. До северных районов Среднего Урала прослежено проникновение серого хомячка. В южной части Среднего Урала отмечены наиболее северные находки желтой пеструшки, хомячка Эверсманна, большого тушканчика.

Из степных видов, изменения размеров зубов в позднем плейстоцене и голоцене прослежены на Южном Урале у степной пеструшки. Направление этих изменений было аналогично таковым узкочерепной полевки из этого района. Однотипность реакций этих видов на динамику климата указывает на сходство адаптивных процессов у южных узкочерепных полевок и степных пеструшек.

Среди луговых видов единый тип динамики размерных характеристик установлен для водяной полевки и экономки. Отличие его состояло в том, что на плейстоцен-голоценовом рубеже не произошло смены направления изменения размеров.

6. Проведенное нами изучение динамики морфологических признаков на микроотрезках геологического времени подтверждает справедливость мнения о том, что у полевок преобладают изменения, довольно хорошо соответствующие представлениям по градуалистической модели. В то же время удалось выявить, что высокие темпы морфологических преобразований сопровождаются их неравномерностью на разных участках видового ареала. Это заставляет считать, что такие случаи лучше описываются с помощью теории прерывистого равновесия.

7. Использование данных по грызунам для биостратиграфического расчленения отложений позднего плейстоцена и голоцена обладает определенной спецификой. Эта специфика обусловлена сочетанием высоких темпов преобразований состава и структуры фаун с небольшими масштабами морфологических изменений у основной части видов. Использование морфологических особенностей видов с высокими скоростями изменений дает хорошие результаты для относительной хронологии в стадельных районах; надежная межрегиональная корреляции этих данных невозможна без использования абсолютных методов датирования.

8. Динамика фаун грызунов в голоцене изучена наиболее подробно на примере Среднего Урала. Для южной части Среднего Урала выделено и описано шесть стадий развития локальных фаун. Смену этих фаз описывают четыре основных процесса: исчезновение обитателей криоксерофитных биотопов, исчезновение степных видов, увеличение роли в сообществах лесных видов и, на последних этапах, синантропизация фауны.

9. Современный облик фаун определяется двумя основными факторами: исторически предопределенными тенденциями динамики соотношения между видами разных биотических групп и антропогенными воздействиями. Естественная динамика, проявляющаяся в

увеличении роли видов лесных биотопов, в совокупности с распашкой степных местообитаний, привела в позднем голоцене к полному исчезновению степных видов грызунов в островных лесостепях Среднего Урала.

Антропогенные воздействия проявляются на Среднем Урале в виде локального сокращения видового разнообразия при резком доминировании в составе фаун одного вида - обыкновенной полевки.

Основные положения работы изложены в следующих публикациях:

Смирнов Н. Г. Ландшафтная интерпретация новых данных по фауне андроновских памятников Зауралья // Вопросы археологии Урала, вып. 13. Свердловск, 1975. С. 32-41.

\* Петрин В. Т., Смирнов Н. Г. Палеолитический памятник в Шикаевке на правобережье Тобола // Вопросы археологии Урала, вып. 13. Свердловск, 1975. С. 75-85.

Смирнов Н. Г. Некоторые особенности голоценового этапа развития териофауны Урала // История биогеоценозов СССР в голоцене. Москва: Наука, 1976. С. 213-221.

Смирнов Н. Г. Использование субфоссильных остатков млекопитающих в популяционной экологии // II Congressus Theriologicus Internationalis. Вгю, 1978. Р. 365.

Смирнов Н. Г., Васильев А. Г. Опыт количественного описания рисунка жевательной поверхности M1 водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) для изучения популяционной изменчивости // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 54-63.

Смирнов Н. Г., Попов Б. В. Историко-экологический анализ вековой и географической изменчивости хомяка обыкновенного на Урале // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 21-47.

Смирнов Н. Г., Бененсон И. Е., Попов Б. В. Применение биометрии при изучении субфоссильных остеологических материалов // Частные методы изучения истории современных экосистем. Москва: Наука, 1979. С. 223-238.

Смирнов Н. Г., Бородин А. В., Коурова Т. П. Факторный анализ форм зубов некоторых ископаемых и современных полевок // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 83-85

Смирнов Н. Г. Экологический подход к изучению вековой изменчивости млекопитающих // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. Москва: АН СССР, 1984. С. 87-101.

Бородин А. В., Смирнов Н. Г. Основные этапы развития фауны мелких млекопитающих в экосистемах севера Западной Сибири. Экология, 1984, N 2. С. 75-77.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н. Неравномерность темпов усложнения зубной системы копытных леммингов // Доклады АН СССР, 1985, Т. 281, N 4. С. 1017-1020.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. М. Наука, 1986. 145 с.

Смирнов Н. Г. Ареалогический метод в изучении плейстоценовых млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 5-20.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А., Панова Н. К., Коробейников Ю. И., Ольшванг В. Н., Ерохин Н. Г., Быкова Г. В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск, 1990. 244 с.

Смирнов Н. Г. Палеоэкологические методы в реконструкции палеогеографических обстановок плейстоцена // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки (Доклады международного симпозиума). Новосибирск, 1990. С. 275-280.

Smirnov N.G. Interpretation of past environments based on analysis of rodent communities structure in North Eurasia and America // Abstracts of the Sixth International Conference. Washington, 1990.

Смирнов Н. Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов . Чтения памяти академика В. Н. Сукачева, 10 . М. Наука, 1992. С 17 - 35.

Смирнов Н. Г., Ерохин Н. Г., Быкова Г. В., Лобанова А. В., Корона О. М., Широков В. Н., Некрасов А. Е., Ражева М. В. Гrot Сухореченский - памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992. с. 20 - 43.

Smirnov N.G., Bolshakov V.N., Kosintcev P.A., Panova N.K., Olschwang V.N. Late Pleistocene / Holocene mammals and biota history In the South Urals. Ekaterinburg. 1992. 25 p.

Смирнов Н. Г. Структура и состав позднекайнозойских фаун грызунов гор Южного Урала // В кн.: В. Т. Петрин "Палеолитическое святилище в Игнатиевской пещере на Южном Урале". Новосибирск: Наука, 1992. С. 165-178.

Безель В. С., Кряжимский Ф. В., Семериков Л. Ф., Смирнов Н. Г.

Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. 1, Общие подходы // Экология. 1992, N 6. С.3-12.

— Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плеистоцене и голоцене. Екатеринбург: УИФ Наука, 1993. 84 с.

