



ИСТОРИЧЕСКАЯ
ЭКОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ
Г **О** **Р**
ЮЖНОГО
У **Р** **А** **Л** **А**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР • УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Н. Г. Смирнов, В. Н. Большаков, П. А. Косинцев,
Н. К. Панова, Ю. И. Коробейников, В. Н. Ольшванг,
Н. Г. Ерохин, Г. В. Быкова

ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ ГОР ЮЖНОГО УРАЛА

СВЕРДЛОВСК 1990

УДК 574 : 575.8 : 569(470.55/.57) : 551.79

Историческая экология животных гор Южного Урала / Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Работа основана на материалах, полученных при анализе современного состояния растительности и животного населения гор Южного Урала, а также при изучении новых местонахождений ископаемых остатков позднего плейстоцена и голоцена в пещерах и торфяниках.

С помощью палеотериологического, палеознтомологического, спорово-пыльцевого, радиоуглеродного и других методов проведена реконструкция основных этапов формирования современных экосистем и дана их характеристика. На фоне динамики экосистем исследованы закономерности изменения морфологических признаков и экологических свойств некоторых видов млекопитающих. Особое внимание уделено теоретическим вопросам исторической экологии как части эволюционной экологии и проблеме разномасштабности динамических процессов в экосистемах и отдельных таксонах.

Книга предназначена для зоологов, ботаников, экологов, специалистов по изучению четвертичного периода, а также студентов биологических, географических и геологических факультетов вузов.

Табл. 51. Ил. 54. Библиогр. 231 назв.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **Н. Г. Смирнов**

Рецензенты
доктора биологических наук
Л. Ф. Семериков, А. Г. Малеева

ПРЕДИСЛОВИЕ

Южная часть Уральского хребта отличается замечательным разнообразием природных комплексов Европы и Азии, состоящих из фрагментов степной, лесной и тундровой биоты. Это обусловлено как пограничным положением Южного Урала, так и небольшим, но заметным градиентом распределения растений и животных в соответствии с высотной поясностью, которая, в свою очередь, осложнена асимметрией проявления на восточном и западном склонах.

При исследовании природных объектов этого района неизбежно встают вопросы их происхождения и истории, поэтому не случайно многие ученые обращаются к изучению истории формирования современного облика природы Южного Урала. Растительный и животный мир уже более 200 лет привлекает внимание ученых, начиная с экспедиций под руководством членов Петербургской Академии наук П. И. Рычкова и несколько позднее — П. С. Палласа. За эти годы неплохо изучено современное состояние флоры и фауны, высказано немало гипотез об их происхождении, но, к сожалению, база фактических данных для познания истории современных экосистем, особенно горной части Южного Урала, пополняется крайне медленно.

Богатейший материал по истории экосистем, а также отдельных видов хранят в себе два типа природных образований Южного Урала — торфяники и рыхлые отложения пещер. Именно в них обнаружены находки, ставшие основой для исследований. Работа задумана как комплексное исследование по истории современных экосистем и исторической экологии отдельных видов млекопитающих Южного Урала и выполнена коллективом авторов. На этапе сбора материалов в ней принимали участие большое число студентов, спортсменов-спелеологов, любителей-краеведов, которым авторы приносят благодарность. Без тесного содружества с археологами, и прежде всего с коллективом Института истории, философии и филологии СО АН СССР (руководитель В. Т. Петрин), она была бы просто невозможна, так как практически все полевые работы по разведке и раскопкам в пещерах Южного Урала проведены нами совместно.

При обработке и обсуждении материалов авторы пользовались консультациями ряда специалистов, особую благодар-

ность мы приносим сотруднику ИЭРиЖ УрО АН СССР А. В. Бородину — за консультации при определении ископаемых остатков лесных полевок, сотрудникам ЗИН АН СССР М. В. Зайцеву — за помощь в определении остатков насекомо-ядных и Б. А. Коротяеву — в определении долгоносиков, сотруднику МГУ С. В. Киселеву — за постоянное содействие в определении жуужелиц. Большую помощь в обработке материалов оказали Т. П. Коурова, А. В. Лобанова, А. Е. Некрасов.

В ходе исследований нами была начата эксплуатация установки определения абсолютного возраста по радиоуглероду. В работе над установкой постоянные помощь, советы и консультации мы получали от сотрудников ИЭМЭЖ АН СССР Л. Г. Динесмана, А. В. Князева, А. Б. Савинецкого, а также ГИН АН СССР — Л. Д. Сулержицкого и А. Л. Рябинина, ими же были проведены и контрольные анализы первых результатов, полученных на вновь созданной установке. Выражаем им свою глубокую благодарность.

1.1. МЕСТО ИСТОРИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ В РЕШЕНИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОБЛЕМ

Современные эволюционные исследования можно условно разделить на два направления. Одно занято выяснением механизмов эволюционного процесса и может быть обозначено как функциональное. Эти механизмы изучаются с позиций разных отраслей биологии: генетики, экологии, молекулярной биологии, биохимии, физиологии и т. д. Другое назовем динамическим: оно объединяет усилия, направленные на понимание происхождения и исторического развития биологических объектов. В нем необходимо выделить два подхода к познанию: эволюционно-генетический и временной. Мы вслед за В. Я. Проппом (1986) склонны разделять эти близкие и даже взаимопроникающие, но все же принципиально разные подходы, или типы исследований. «Генетическое исследование по необходимости, по существу своему всегда исторично, но оно все же не то же самое, что историческое исследование. Генетика ставит себе задачей изучение происхождения явлений, история — изучение их развития» (Пропп, 1986, с. 32). Таким образом, историческое (временное) исследование, в отличие от генетического, призвано проследить конкретный ход, этапы и временные закономерности развития изучаемого объекта. Оно развивается в биологии, опираясь на палеонтологический метод. Для того, чтобы не возникало терминологической путаницы, далее будем вместо термина «исторический» в качестве антонима к понятию «эволюционно-генетический» пользоваться определением «временной».

Вопросы происхождения, генезиса объектов решаются главным образом с помощью сравнительного метода (на морфологическом, анатомическом, гистологическом и молекулярном уровнях), кроме того, широко используются биогеографические данные. Один из вариантов эволюционной трактовки результатов сравнительного исследования состоит в том, что предпринимаются попытки реконструкции филогенетических связей между современными формами на основе их сходства и разли-

ция. Эта процедура имеет принципиальное отличие от филогенетических построений, основанных на палеонтологическом материале, где филогенетическая преемственность не подразумевается, а прослеживается на конкретном материале.

Синтез результатов применения обоих подходов, временного и генетического, в биологии дает полноценное эволюционное исследование динамического направления.

В современной эволюционной экологии господствующее положение занимают работы, выполняемые в рамках функционального направления, а в пределах динамического — те, которые ведутся с помощью генетического подхода: они направлены на выяснение происхождения тех или иных объектов и их свойств, а также выявление механизмов этих процессов. Именно выяснению экологических механизмов, микроэволюционных процессов посвящено основное количество современных эволюционно-экологических работ.

Нисколько не умаляя роль изучения экологических и генетических механизмов динамики популяционных процессов, направленных на поддержание устойчивости вида в изменяющихся условиях среды, отметим, что простого знания этих механизмов далеко не достаточно для понимания эволюции. Во-первых, процессы, доступные экспериментальному или сравнительному исследованию, в силу своей небольшой длительности, далеко не исчерпывают всего круга эволюционных явлений. Во-вторых, конкретный ход эволюции определяется не только механизмами, но и условиями их действия, предыдущим состоянием системы, а также некими внутренними свойствами эволюционирующего объекта. Незаменяемость исторического подхода и обусловлена уникальными возможностями раскрытия закономерной зависимости последующих стадий от предыдущих и описания конкретных скоростей, направлений и длительности эволюционного процесса в соответствующих масштабах времени.

Временные исследования занимают в решении общих проблем эволюционной экологии неоправданно скромное место. В то же время важность временного подхода в эволюционной проблематике диктуется не только общенаучными соображениями о необходимости взгляда на эволюцию как на сложный пространственно-временной процесс, имеющий определенную и еще почти не исследованную хронологическую структурированность. Актуальность разработки временного аспекта динамики видов и биогеоценозов связана еще и с тем, что глобальная средообразующая деятельность людей задает такие скорости биологическим и биосферным процессам, которые приходится сопоставлять со скоростями в периоды перестроек биосферы при сменах геологических эпох. Однако материала для таких сравнений явно недостаточно, несмотря на то, что палеонтологические исследования имеют громадные успехи в поз-

нении истории жизни на Земле на всех этапах ее развития. Дело в том, что палеонтология, находясь на стыке биологии, геологии и палеогеографии, разрабатывает спектр проблем, из которых лишь небольшая часть имеет прямой выход на решение эволюционных задач. Далеко не всякое палеонтологическое исследование является временным, так как огромное количество работ выполняется на ископаемом материале в целях описания тех или иных вымерших видов или экосистем. Они не направлены на решение специфических вопросов временного подхода и, как любое неонтологическое описание, дают лишь статистическую характеристику объекта. Среди палеонтологических дисциплин палеоэкология в этом плане — не исключение. Среди палеоэкологических работ значительную часть неизбежно составляют те, которые посвящены описанию биотопической приуроченности и других экологических характеристик ископаемых организмов. Понятно, что без фактической основы нельзя решать задачи временного содержания, но описательный уровень, к сожалению, часто остается единственным.

1.2. О РАЗНЫХ МАСШТАБАХ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

Одним из специфических понятий временного подхода к исследованию эволюционных процессов является масштаб биологического времени. Сторонники остальных подходов легко оперируют терминами таксономии и систематики, обозначая ими степень филогенетической дифференцировки объектов. Отношения между сравниваемыми синхронно живущими группами оценивают, например, как межпопуляционные, подвидовые или межвидовые. Для обозначения степени различий во времени групп, связанных филогенетической преемственностью, иногда используют аналогичную терминологию. Говорят о хронопопуляциях или хроноподвидах. Для ряда случаев этот подход оказывается приемлемым, хотя он чреват тем, что возникает неправомерная попытка поставить знак равенства между популяциями и хронопопуляциями, подвидами и хроноподвидами. Неправильность таких аналогий следует разъяснить подробно, что и будет сделано при разборе фактического материала в последующих главах; здесь же лишь укажем, что единицы с приставкой «хроно» можно рассматривать как эволюционные стадии развития объекта, а без нее — чаще как географические варианты соответствующей стадии. Ясно, что биологический смысл этих двух типов категорий совершенно различен. Кроме того, возникает чисто практическая трудность в решении вопросов: когда кончается одна хронопопуляция и начинается другая, с какого момента межхронопопуляционные различия считать уже межхроновидовыми? Использовать для установления таких границ приемы (методы?), которыми пользуются в неонтологиче-

ских исследованиях, бессмысленно, так как географические варианты и хронологические этапы — совершенно разные единицы, и критерии их выделения тоже различны. Эти соображения и заставляют обратиться к понятию масштаба биологического времени, когда возникает задача описывать филогенетическую дифференцировку во времени.

Не вдаваясь в подробное рассмотрение философских и общих естественнонаучных представлений о времени как инвариантном аспекте структуры природных процессов (Онопrienко и др., 1984), отметим лишь, что еще В. И. Вернадский (1975, с. 31) писал: «Для жизни время ... выражается в трех разных процессах: во-первых, время индивидуального бытия, во-вторых, время смены поколений без изменения формы жизни и, в-третьих, время эволюционное — смены форм одновременно со сменой поколений». Позднее Дж. Б. С. Холдейн (1966) говорил о необходимости различать масштабы времени на основе подразделения биологических процессов на молекулярные, физиологические, онтогенетические, исторические и эволюционные. К. Л. Паавер (1983, с. 120) отмечал: «Обоснованным представляется — различать в эволюционном времени микро-, макро- и мезоэволюционные масштабы. Мезоэволюционный масштаб времени соответствует продолжительности периода формирования локальных популяций, подвидов и видов. Данная шкала, охватывая промежутки времени в тысячи и десятки тысяч лет, гораздо крупнее небиологической, но она не включает миллионы, десятки и сотни миллионов лет, в ходе которых происходят макроэволюционные события».

Подразделение биологического времени исходя из разнокачественности процессов, идущих на разных уровнях — внутриорганизменном, онтогенетическом, популяционном, видовом, межвидовом, — представляется нам очень важным. На внутриорганизменном уровне происходят молекулярные и физиологические процессы, он выделен Дж. Б. С. Холдейном (1966); на организменном — процессы индивидуального бытия, по определению В. И. Вернадского (1975), которые Дж. Б. С. Холдейн (1966) называет онтогенетическими. Эти уровни не имеют непосредственного отношения к исторической экологии и далее нами рассматриваться не будут. Зато соотношения исторических и эволюционных процессов, по Дж. Б. С. Холдейну, время смены поколений без изменения форм жизни и эволюционное время, по В. И. Вернадскому, а также подразделение эволюционного времени на микро-, мезо- и макромасштабы, по К. Л. Пааверу, необходимо обсудить подробно.

Во-первых, В. И. Вернадский и Дж. Б. С. Холдейн обсуждают биологическое время вообще, тогда как К. Л. Паавер — лишь эволюционное. Представляется, что с позиции обсуждаемых здесь вопросов биологическое время удобно разделить на филогенетическое и экосистемное. Такое подразделение осно-

вано не на иерархическом принципе, а на относительной независимости процессов филогенетических (эволюционных) и экосистемных. Эти категории процессов принципиально различны по механизмам, их обеспечивающим, а главное — внутри каждой из них можно построить иерархическую систему масштабов времени и изучать связь между процессами разных типов и масштабов.

В филогенетическом времени можно выделить актуальный, исторический и эволюционный масштабы, которые соотносятся друг с другом однозначно: низшие присутствуют в составе высших (высшего).

В любой момент каждый биологический объект существует в актуальном масштабе; оценить же, в какой фазе исторического или эволюционного масштаба он находится, можно лишь апостериори. Мы считаем, что условную траекторию временной динамики биологических систем как в филогенетическом, так и в экосистемном времени можно представить в виде флуктуаций трех или двух масштабов. Самые мелкие флуктуации свойств наблюдаются в актуальном масштабе — это как бы витки спирали первичной хроноструктуры филогенетического процесса. Приобретая определенную направленность и непрерывно повторяясь, они могут образовывать витки вторичной структуры — исторической. Так можно представить схему внутривидовых временных процессов.

Эволюционный масштаб связан с фундаментальным филогенетическим явлением — видообразованием. В градуалистической модели эволюции это виток третичной структуры той спирали, которой мы обозначаем временную динамику. Пунктуалистическая модель должна отрицать исторический масштаб, поскольку он противоречит концепции стазиса; в соответствии с ней все колебания свойств на внутривидовом уровне считаются мелкими и, вероятно, могут быть сведены к динамике в актуальном масштабе. Эволюционный же выглядит в рамках пунктуализма как скачок, не сопоставимый с флуктуациями на низших уровнях.

Далее необходимо более подробно охарактеризовать каждый из названных масштабов.

Актуальный масштаб можно было бы назвать также популяционным, так как основной процесс, характерный для него, — смена поколений в популяции, когда последняя сохраняет свои характеристики на протяжении относительно длительного отрезка времени. В актуальном масштабе времени у некоторых видов наблюдаются циклические (например, сезонные) колебания экологических, морфологических и других характеристик. Различия значений морфологических признаков от года к году названы С. С. Шварцем (1963а) хронографической изменчивостью. Она является формой внутривидового процесса и должна быть отнесена к актуальному масштабу. Хронологи-

ческое его выражение может быть весьма различным, в зависимости от особенностей биологии вида и степени его изменчивости. Процессы, происходящие в этом масштабе времени, изучаются в неонтологических разделах биологии, при этом возможна постановка экспериментов. Исторические же методы используются явно недостаточно. Для видов с длительным периодом смены поколений данные по каким-либо характеристикам процессов в актуальном времени практически отсутствуют. Некоторые сведения о видах с циклом развития, не превышающим года, имеются, но их все равно мало для того, чтобы охарактеризовать этот масштаб как составную часть филогенетического времени.

Актуальный масштаб характеризуется прежде всего тем, что, «с точки зрения популяции», внутри него нет существенных различий между прошлым и настоящим: все актуальное время — это и есть настоящее, сегодняшнее. Из такого подхода следует, что именно для процессов, происходящих в данном масштабе, безоговорочно применим метод актуализма.

Применительно к филогенетическому времени актуальный масштаб практически можно ограничить теми случаями, когда между последовательными во времени выборками одного вида не наблюдаются статистически значимые сдвиги значений морфологических характеристик, сохраняющих направление изменения на отрезках времени, сопоставимых со сроком жизни нескольких десятков поколений. Если такие сдвиги есть, то процесс следует отнести к историческому масштабу, а актуальный входит в него на отдельных отрезках.

Исторический масштаб филогенетического времени отличается от актуального тем, что смена поколений приводит к возникновению различий между предыдущим состоянием популяции и последующим — на уровне внутривидовых категорий. Отличие исторического масштаба от мезоэволюционного, по К. Л. Пааверу (1980), состоит в том, что второй включает и видообразование, тогда как в первом рассматриваются только внутривидовые процессы. В историческом масштабе прошлое уже существенно отличается от настоящего, от которого оно отделено не просто определенным количеством поколений, а направленными изменениями внутривидовых категорий.

Исторический масштаб биологического времени доступен изучению только с помощью палеонтологических методов, так как время, за которое можно проследить изменения на отрезках в несколько десятков поколений, в большинстве случаев превосходит периоды, в течение которых проводятся неонтологические исследования.

Историческому масштабу соответствует вековая изменчивость морфологических признаков (Паавер, 1965; Смирнов, 1977). Реальные хронологические рамки, в которых реализуются филогенетические события исторического масштаба, весьма

разнообразны в разных группах животных. У млекопитающих изменения межпопуляционного ранга могут происходить за несколько сотен или тысяч лет; большая часть современных подвидов сформировалась около 10 тыс. лет назад, на рубеже плейстоцена и голоцена (но поскольку они еще живут, время их жизни пока определить нельзя). Верхний предел исторического масштаба совпадает со временем существования вида, а это весьма изменчивая величина даже среди млекопитающих: от десятков до сотен тысяч лет. Среди других групп животных палеонтологическими методами иногда невозможно выявить различия, превышающие внутривидовой уровень, между организмами, жизнь которых разделялась десятками миллионов лет.

События, происходившие в историческом масштабе биологического времени, обычно исследуют на материалах по голоцену, но это существенно обедняет изучаемые явления. Понятно, что чем ближе к нам события прошлого, тем легче их исследовать. Но это не должно быть причиной ухода от решения, скажем, такого вопроса, как специфичность протекания исторических процессов в разные геологические периоды.

Эволюционный масштаб филогенетического времени изучен значительно полнее актуального и исторического, поскольку включает в себя фундаментальные явления — видообразование и происходящее на его основе формирование высших таксонов. Однако проследить с помощью палеонтологических методов видообразование как качественный, необратимый скачок, создающий репродуктивную изоляцию между сосуществующими близкими формами, далеко не всегда возможно. Ведь в филетическом ряду предки и потомки репродуктивно изолированы временем, и в связи с этим проблема вида в палеонтологии занимает заметное место.

Однако в отличие от актуального и исторического изменения эволюционного масштаба можно сопоставить с таксономическими различиями, выявляемыми при сравнительно-географическом исследовании. Основанием для этого служит представление о том, что, во-первых, различия между видами установимы по единичной особи и носят не количественный, а качественный характер, вне зависимости от того, рецентные это виды или вымершие; во-вторых, любой вид — это эволюционная стадия в филетическом ряду.

Практически вся литература по темпам эволюции посвящена изучению событий в этом масштабе.

Вопрос о необходимости различать видообразование и эволюцию высших таксонов (мега- или макроэволюцию) широко обсуждается. Существует несколько вариантов ответа на него. Здесь нет смысла подробно разбирать их сильные или слабые стороны, так как все это имеет лишь косвенное отношение к эволюционной экологии.

1.3. СТРУКТУРА И МЕТОДЫ ИСТОРИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ

Основная задача исторической экологии животных — исследование экологических процессов, происходящих именно в историческом масштабе биологического времени, рамки которого определяются границами существования вида. Она изучает длительность, направление и скорости (т. е. хронологические характеристики) экологических процессов, идущих в этом масштабе.

Историческая экология животных является частью общей исторической экологии, включающей в себя также историческую экологию растений, биогеоценологию и экологию человека. Наиболее развита в настоящее время историческая биогеоценология, которая исследует изменение структуры, состава и трансформацию отдельных компонентов биогеоценозов (Динесман и др., 1979; Динесман, 1984).

Необходимо подчеркнуть, что историческая экология занимается главным образом исследованиями голоцена, и это вполне оправданно, так как именно в рамках этого периода произошли процессы, относящиеся к историческому масштабу биологического времени, и, кроме того, голоцен наиболее доступен для изучения. Однако сосредоточивать внимание только на нем было бы неоправданным обеднением исторической экологии. Процессы, относимые к историческому масштабу времени, происходили всегда, и особенности их протекания в другие эпохи представляют особый интерес, а потому не могут не изучаться исторической экологией.

Историческая экология животных опирается на исследование остатков животных (костей, хитиновых покровов, чешуй, ископаемого помета и т. д.) из различных источников: пищевых остатков хищных млекопитающих и птиц, кухонных отходов древних людей, захоронений в археологических памятниках, пещер, погребенных нор, отложений озер и болот, рыхлых наносов речных террас. При этом используют обычные палеонтологические методы, требующие некоторой модификации. Историческая экология растений исследует всевозможные микро- и макроостатки, применяя палинологический, карпологический, фитолитный и другие палеоботанические методы; материал также берется из разнообразных источников.

Историческая биогеоценология, используя данные по истории растительного и животного мира, почв, восстанавливает временную динамику и структуры экосистем, изучает историю взаимоотношения разных экосистем. К материалам по исторической экологии растений и животных здесь добавляются данные по истории почв, получаемые при изучении почв, погребенных как под искусственными сооружениями, так и естественным путем.

Вопросам совершенствования методов исследования сейчас придается первостепенное значение. Так, по решению Первого всесоюзного совещания по истории биогеоценозов СССР в голоцене изданы два методических сборника: «Общие методы изучения истории современных экосистем» и «Частные методы изучения истории современных экосистем»; в журнале «Экология» опубликована «Программа исследований по исторической экологии в СССР в связи с проблемами биосферы», составленная коллективом специалистов под руководством Л. Г. Динесмана. В ней отражены задачи исследования истории отдельных компонентов биогеоценозов: климата, почв, растительности, животного населения. Отдельные разделы программы посвящены комплексному изучению истории биогеоценозов на материалах разных объектов, донных отложений озер и болот, зоогенных отложений пещер, нор и поселений млекопитающих, культурного слоя археологических памятников, по письменным источникам. Программа нацеливает на совершенствование методик и накопление фактического материала. Эти направления получили дальнейшее развитие в серии сборников, изданных под редакцией Л. Г. Динесмана. Первый из них — «История биогеоценозов СССР в голоцене» (1976) — впервые в столь полном объеме отразил современный уровень изученности проблем исторической экологии в нашей стране.

1.4. СООТНОШЕНИЕ ИСТОРИЧЕСКОГО МЕТОДА И АКТУАЛИЗМА ПРИ РЕШЕНИИ ЗАДАЧ ИСТОРИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ И ПАЛЕОГЕОГРАФИИ

Рассмотрим некоторые вопросы применения таких общих методологических принципов, как историзм и актуализм, при исследовании историко-экологических и палеогеографических проблем. Суть метода актуализма сводится к использованию сведений о настоящем для исследования прошлого, и, как верно отметили К. М. Завадский и Э. И. Колчинский (1977), он противоположен историческому, для которого характерна обратная процедура — изучается прошлое для понимания настоящего. Этими авторами высказано принципиально важное положение, нуждающееся в подробном разборе: «Правильно, видимо, то, что общей теоретической основой этих методов служит принцип развития. Следствием этого принципа выступает ситуация, при которой настоящее более или менее отличается от прошлого. Именно для таких ситуаций, рассматривающихся в качестве общего случая, действительны оба метода» (с. 52).

Пользуясь методом актуализма, можно было бы, обнаружив остатки каких-то видов в отложениях определенного возраста, утверждать, что на месте находки во время захоронения остатков существовали условия, аналогичные тем, которые свойст-

венны современному ареалу найденного вида. Тогда с помощью принципа актуализма решается задача палеогеографии — воссоздание ландшафтно-климатической обстановки прошлого. На этом пути есть по крайней мере четыре существенных препятствия: 1) нередко в древних фаунах сосуществовали формы, ареалы которых в настоящее время имеют взаимоисключающие характеристики; 2) границы ареалов обусловлены не только, а может быть, даже не столько ландшафтно-климатическими факторами, сколько биотическими отношениями; 3) многие современные виды и роды имеют высокую эвритопность; 4) возможны, а в ряде случаев бесспорны факты исторической динамики экологических свойств видов, с которой и связана динамика ареала. Рассмотрим ~~перечисленные~~ фауны, где сосуществовали виды, ареалы которых в настоящее время не только не перекрываются, но и имеют взаимоисключающие характеристики. Это так называемые «смешанные», «мамонтовые», «перигляциального типа», «тундростепные», «дисгармоничные» фауны. Последний термин в наиболее общем виде отражает специфику описываемого явления. Существует представление о том, что совместное нахождение костных остатков северных оленей и сайгаков, лошадей, шерстистых носорогов, леммингов и степных пеструшек, сусликов и песцов — результат дальних сезонных миграций. Известно, что регулярные летние заходы стад сайгаков на север, в лесостепи — неотъемлемая часть образа жизни этих копытных в голоцене. Сейчас эти миграционные пути составляют сотни километров к северу от мест зимовок. Северные олени также совершают дальние перекочки — 500 км и более за сезон. При отсутствии в холодные эпохи плейстоцена лесной зоны ареалы этих видов могли перекрываться только за счет миграций. Однако признание фактов сезонных миграций еще не объясняет феномена дисгармоничных фаун. На обширных пространствах современной зоны умеренного климата Евразии и Северной Америки имеются сотни местонахождений, где в слоях холодных эпох плейстоцена встречаются только эти фауны, в которые входят не только копытные, но и грызуны, не способные к дальним передвижениям.

Феномен существования дисгармоничных фаун объясняется большинством современных исследователей не миграциями и не механическим смешением остатков, а тем, что в холодные эпохи плейстоцена существовал особый перигляциальный ландшафт, не имеющий аналогий в современности. Существование этого ландшафта доказано многочисленными данными, обобщенными в ряде крупных работ (см. напр. Величко, 1973). Однако это объяснение достаточно лишь при условии, что виды, обитавшие в составе дисгармоничных фаун, имели специфические экологические особенности, отличные от таковых у их современных потомков. Изменяемость экологических свойств видов необходимо рассматривать именно как условие существо-

вания дисгармоничных фаун в перигляциальном ландшафте, а не как альтернативное объяснение природы этой фауны (Громов, 1948; Вангенгейм, 1976).

Зона распространения дисгармоничных фаун, имеющих в своем составе степных и тундровых грызунов, в холодные эпохи позднего плейстоцена в европейской части СССР простиралась на 600 км с севера на юг, а в Западной Сибири — по крайней мере на 800 км. Совместное распространение сайгака и северного оленя фиксируется на значительно больших территориях (в Западной Сибири — примерно на 1,5 тыс. км).

Вероятно, зону, определяемую по остаткам мелких млекопитающих, можно признать территорией постоянного обитания представителей дисгармоничных фаун, а случаи находок сайги севернее ее и северных оленей южнее — результатом сезонных миграций. В пределах этой зоны стабильного существования дисгармоничной фауны позднего плейстоцена перекрывались ареалы и таких животных, современные потомки которых обитают в условиях, имеющих взаимоисключающие климатические и ландшафтные характеристики. Мы не относим к таковым случаи совместного нахождения представителей родов копытных леммингов и сибирских леммингов, с одной стороны, и сусликов и сурков — с другой, так как они ныне обитают на одних территориях в тундрах Восточной Сибири. Постоянно в дисгармоничные фауны входят пеструшки родов *Lagurus* и *Eolagurus*, обитающих сейчас только в степной зоне (в сочетании с леммингами, как копытными, так и настоящими). Крайний случай дисгармоничной фауны — совместное нахождение с леммингами садовой и лесной сони (Nadachowski, 1982).

Имея такой палеофаунистический материал и используя только метод актуализма, невозможно реконструировать древние климаты и ландшафты, поскольку в рамках этого метода нельзя представить обитание цокора, садовой сони или выхухоли в районах вечной мерзлоты и тундровой растительности, а леммингов — вне этих районов.

Вторая трудность использования актуализма при реконструкции климатов и ландшафтов прошлого по данным современных ареалов млекопитающих состоит в том, что их границы определяются далеко не только климатическими и ландшафтными факторами. Очень верно заметил Ю. И. Чернов (1975): «Утверждение тождества зоогеографических и ландшафтных границ фактически означает отказ от самостоятельного зоогеографического районирования. Если зоогеографические границы всегда совпадают с ландшафтными, то, естественно, нет никакого смысла в специальном зоогеографическом районировании. Зоогеографам остается «населять» физико-географические подразделения животными» (с. 185—186). Примерно то же можно сказать и о границах ареалов. Если бы они определялись климатическими рубежами, то соответствующие

изотермы нужно было бы лишь «населить» определенными видами. Однако можно привести много примеров того, что факторами, лимитирующими расселение млекопитающих, являются далеко не только температуры и количество осадков.

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

Лесная соня имеет весьма обширный ареал, заселяя в Европе леса от Швейцарии и Австрии на западе до Урала на востоке, и от Балканского полуострова на юге до Литвы и Татарии на севере. В Азии ареал вытянут по горным лесам от Кавказа и Передней Азии, через Среднюю Азию до Монгольского Алтая (Айрапетянц, 1983). На этой обширнейшей территории сони встречаются в самых разнообразных климатических поясах, проявляя поразительную пластичность экологических свойств. Пищевой рацион этого вида не ограничен орехами, семенами или плодами каких-то определенных растений, он включает таковые любых деревьев и кустарников, а также корма животного происхождения. Сони умеют устраивать различные летние гнезда-убежища и зимние подземные жилища, проявляя при этом удивительную изобретательность в нахождении строительных материалов, незаурядные упорство и агрессивность в занятии чужих мест, терпимость в выборе соседей. Даже такой существенный признак, как способ переживания неблагоприятных зимних условий, у них изменчив: в северных районах ареала спячка длится более семи месяцев, а в Передней Азии она отсутствует вовсе. Излюбленные биотопы лесной сони — заросли кустарников — также не являются единственно пригодными для жизни; зверьки могут находить подходящие места и среди скал, и даже в полузакрепленных бугристых песках. Существенный лимитирующий фактор на севере и востоке европейского ареала — отсутствие достаточного количества плодовых деревьев и кустарников. Как нам кажется, в подобных условиях даже обилие животного корма не дает спасительного выхода, так как в конкурентной борьбе лесную соню побеждает более крупный близкий вид — соня садовая.

В палеозоологической литературе по позднему кайнозою часто используется схема анализа, по которой на основе выделения видов или родов, имеющих в современности зональные ареалы или достаточно четкую биотопическую приуроченность (при постулировании неизменности этих характеристик), подсчитывается их доля (или доля их предков) в ископаемых фаунах и делается вывод о преобладании на изучаемой территории тех или иных ландшафтно-климатических условий (Chaline,

1972; Bonifay, 1982). Такие работы в прошлом помогали устранять полное незнание о среде в отдельные эпохи плейстоцена, сейчас же представляются не просто устаревшими, но и сдерживающими развитие историко-экологической науки, так как в самой их основе заложена мысль о полном тождестве биологических и ландшафтно-климатических характеристик ареалов предков и потомков и тем самым игнорируется принцип историзма.

Явление эволюции экологических свойств крупных таксонов животного и растительного мира не вызывает сомнения еще с тех пор, как распространилась идея об эволюции органического мира. Представление об изменяемости и эволюции морфологических свойств и характеристик видов доминирует в биологии со времени расцвета теории Дарвина, а идея об историческом изменении экологических свойств видов не только не является общепринятой, но и до сих пор встречает активное противодействие многих зоологов. Думается, что дело тут далеко не только в консервативности мышления. Прежде всего, напомним, что эволюция экологических свойств животных, названная Л. Ш. Давиташвили (1948) экогенезом, доступна для изучения лишь методами палеоэкологии, тогда как многие представители данной науки не исследуют историческую динамику экологических свойств, а наоборот, методом актуализма, по находкам ископаемых животных определяют такие характеристики, как глубина водоемов, их соленость и температуры для морских местообитаний и различные ландшафтно-климатические — для континентальных. Это положение было понятным и терпимым, пока в палеогеографии и палеоклиматологии биоиндикационный метод был практически лишь вторым наряду с литологическим. Идеи экогенеза тормозили развитие названных наук, не позволяя использовать метод актуализма для реконструкции среды прошлого на основании данных по экологии современных форм. Недоучет фактов эволюции экологических характеристик в некоторых группах животных, безусловно, в ряде случаев приводит к ошибкам при реконструкции среды, но для большинства беспозвоночных со слабыми возможностями адаптивных реакций эти ошибки существенно не искажают палеогеографическую картину. Иное дело — ситуация в палеогеографии сегодня, когда в ее арсенале появились прямые и точные изотопные, синоптико-динамические методы, применение которых делает необязательным использование находок остатков животных — «индикаторов» тех или иных ландшафтно-климатических условий: стало возможным прямыми палеотемпературными методами реконструировать климатические условия разных эпох; восстановление растительности осуществляется с помощью фитолитного метода и спорово-пыльцевого анализа.

Безусловно, ряд групп животных, например панцирные клещи и жесткокрылые, имеют значительно большую экологиче-

скую консервативность по сравнению с млекопитающими и потому в ряде случаев могут служить удобным индикатором природной среды в плейстоцене. Следовательно, применение ареалогического метода (в его традиционном варианте) по отношению к этим группам останется удобным и перспективным. Млекопитающие же с их огромными адаптивными возможностями могут служить скорее не индикаторами палеоусловий, а прекрасным объектом для исследования явлений экогенеза.

Изучение экогенеза на родовом, видовом и внутривидовом уровнях представляется перспективным и важным для решения проблем исторической и эволюционной экологии. Центральные вопросы здесь — скорость, направление и масштабы изменения таких экологических характеристик вида, как зональное и биотопическое распределение, кормовой спектр и другие доступные анализу параметры экологической ниши.

Подводя итог рассмотрению вопроса о соотношении актуализма и историзма при решении задач исторической экологии и палеогеографии плейстоцена и голоцена, следует подчеркнуть, что названные дисциплины во многом зависят друг от друга. Эта взаимозависимость выражается в необходимости реконструкции палеогеографических характеристик среды обитания животных для решения проблем исторической экологии. Последняя, в свою очередь, должна выяснить, насколько изменчивы во времени и пространстве экологические свойства тех или иных видов, чтобы использовать (или не использовать) их в качестве палеобиоиндикаторов условий среды в палеогеографии. Если попытаться сравнить, насколько каждая из этих дисциплин сейчас выполняет свои «обязанности» друг перед другом, то станет совершенно очевидно, что историческая экология находится лишь на начальном этапе накопления материала и выработки методики.

Чтобы в каждом конкретном случае решать вопрос о степени применимости метода актуализма для палеогеографической интерпретации того или иного палеозоологического материала, нужно прежде всего выяснить, с каким масштабом изменений во времени мы имеем дело — актуальным, историческим или эволюционным.

1.5. ИЗУЧЕНИЕ ЭКОГЕНЕЗА — ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЗАДАЧА ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Эволюция органических форм — сложнейший и многообразный процесс, изучаемый с разных позиций практически всеми биологическими дисциплинами. Экология и генетика вскрыли фундаментальные механизмы эволюции. Однако наиболее перспективен синтез этих подходов, когда элементарная единица

эволюции — популяция — рассматривается как эколого-генетическое единство.

Взгляд на эволюцию с точки зрения ее механизмов еще не исчерпывает всех возможностей ее исследования. Возможно и необходимо оценивать закономерности хода эволюции и по ее результатам — путем построения филогенетических схем, с одной стороны, и осмыслением результатов в плане освоения планеты разными формами живого, с другой.

Нам представляется более конструктивным не употреблять термин «эволюция» при рассмотрении закономерностей развития экосистем биосферного ряда — биоценозов и биогеоценозов, т. е. в рамках экосистемного времени, а ограничить его применение объектами, для которых действуют эколого-генетические механизмы (филогенетическое время).

Неоднократно предпринимались попытки выделения, изучения и классификации объектов по принципу единства исключительно экологических свойств, не объединенных генетическими связями. Наиболее значительная из таких попыток сформировалась в учение о жизненных формах у животных, однако серьезного влияния на исследование эволюционных закономерностей оно не оказало, лишь продемонстрировав многочисленные примеры параллелизмов и конвергенции.

К числу объектов, где действуют эколого-генетические механизмы, относятся популяции, подвиды, виды. С экологических позиций результаты их эволюции можно оценивать по степени и характеру динамики экологических ниш. Именно этот процесс и обозначается в данной работе термином «экогенез».

Таким образом, экогенез — процесс изменения во времени экологических свойств популяций и видов, происходящий на основе эколого-генетических механизмов, являющийся составной частью эволюции самих этих таксонов, а главное, приводящий к изменению их места и функций в биогеоценозах и биосфере. Свое воплощение экогенез получает в виде динамики форм и масштабов освоения ресурсов среды; он может либо сопровождаться изменением типа местообитания и ареала, либо протекать без их изменения. Хотя экогенез идет в рамках филогенетической составляющей биологического времени, но без особых доказательств ясно, что этот эволюционный процесс самым тесным образом связан с экосистемным временем.

На современном этапе основными задачами в изучении экогенеза являются: 1) совершенствование способов его вычленения из сложного комплекса эволюционных процессов; 2) поиски адекватных форм его описания на палеонтологическом и неонтологическом материале; 3) установление связи экогенетических процессов с морфофункциональной эволюцией таксонов, с одной стороны, и процессами динамики биогеоценозов, с другой; 4) изучение особенностей протекания экогенеза под действием антропогенных факторов. Особо важные задачи связа-

ны с исследованием хронологических параметров экогенеза: длительности, скорости, масштабов, направленности, их обусловленности как внутренними, так и внешними факторами, а главное — их специфичности в актуальном, историческом и эволюционном масштабе времени.

Л. Ш. Давиташвили (1947 а, б, в), один из крупнейших советских палеонтологов-эволюционистов, в серии статей изложил широкую программу исследований экогенетического направления в палеонтологии. Термин «экогенез» он использовал вслед за биологами начала века К. Детто и Ф. Негером. Определения данного понятия в этих и последующих работах Л. Ш. Давиташвили (1948, 1969, 1978) несколько отличаются в деталях, но суть сводится к тому, что это исторический, или эволюционный процесс развития экологических отношений между организмами и средой. В указанных работах главным образом на палеонтологическом материале обсуждаются данные об экогенетической экспансии отдельных типов, классов, отрядов, т. е. пути и закономерности освоения разных сред жизни крупными таксонами животного мира с момента их возникновения до современности. В широко развернувшихся в стране палеоэкологических исследованиях школы Р. Ф. Геккера это направление не получило большого развития, и понятие экогенеза почти не используется.

Термин «экогенез» употребляется в работе В. В. Черных (1986), где это понятие принципиально отличается от предложенного Л. Ш. Давиташвили. Необходимость использования этого термина возникла у В. В. Черных из-за отсутствия понятия, альтернативного «таксономической составляющей эволюции». По его мнению, экогенез и таксономическая составляющая эволюции различаются механизмами: в основе первого лежат взаимодействия неродственных форм, а вторая обусловлена главным образом биотическими отношениями родственных. Представление об эволюции как двойственном процессе, приводящем, с одной стороны, к филогенетическому преобразованию таксонов, а с другой — к освоению новых сред жизни, представляется нам весьма продуктивным. Правомочность такого деления не вызывает сомнений, если иметь в виду различия в результатах; точку зрения о различии в механизмах таксономической эволюции и экогенеза нельзя считать твердо обоснованной. Достаточно очевидно, что двойственность эволюционных явлений в популяциях обусловлена тем, что популяция одновременно является частью вида и ее изменения поэтому обусловлены генетическими и структурными закономерностями его организации; она же входит в состав биоценотического покрова, особенности динамики которого определяют средовое влияние. Возможно, для понимания проблемы целостности высших таксонов целесообразно различать механизмы взаимодействия родственных и неродственных форм, но упот-

реблять для этого термин «экогенез», на наш взгляд, некорректно, так как около сорока лет назад в него было вложено другое содержание (для обозначения процесса динамики экологических свойств организмов).

Именно в этом, но несколько более узком смысле употребляет термин «экогенез» Ю. О. Раушенбах (1985). Этот исследователь под экогенезом понимает процесс формирования взаимоотношений между организмом и средой, протекающий на основе эволюционного преобразования адаптивных реакций животных. Работы выполнены сравнительным и экспериментальными методами, а основное внимание в них уделено вскрытию эколого-физиологических механизмов экогенетических процессов, происходящих на внутривидовом уровне. Этим названные исследования в некоторой степени близки циклу работ по эволюционной экологии животных, где был использован метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). В книгах уральских экологов о путях приспособления позвоночных к условиям существования в Субарктике и в горах (Шварц, 1963 б; Данилов, 1966; Шварц, Ищенко, 1971; Большаков, 1972) показаны многие экогенетические закономерности, хотя термин «экогенез» и не применялся.

Без употребления этого термина М. А. Мензбир (1934) и позднее В. И. Громов (1948) привлекали соображения об эволюционном изменении экологических свойств видов и родов млекопитающих при объяснении природы смешанных верхнепалеолитических фаун.

К сожалению, в современных исследованиях, посвященных экологическим причинам и механизмам изменения ареалов животных, оказалось забытым понятие автономных миграций, введенное Д. Н. Кашкаровым и Е. П. Коровиным (1931). Их работа посвящена анализу экологических путей расселения флоры и фауны Средней Азии, и высказана продуктивная, но совершенно не используемая идея о том, что миграции необходимо разделять на два крупных класса: миграции вслед за распространением привычных климатических и других условий и миграции в новую в экологическом отношении среду, совершаемые за счет приобретения каких-то новых свойств расселяющимися животными. Миграции второго класса были названы Д. Н. Кашкаровым и Е. П. Коровиным (1931) автономными. «Причины миграций, расселения животных, как указано выше, лежат в изменении климатических элементов, в миграции климатов. Но есть еще другой вид миграций — миграции автономные, возникающие под влиянием появления в пределах вида новых геновариаций. Многие виды, занимающие определенные ареалы, размножаясь, стремятся расширить свой ареал обитания, но..., встречаясь с невидимыми экологическими барьерами, остаются в прежних границах. Они не в состоянии проникнуть и осесть в новом местообитании, не в силах подняться или

опуститься из одной зоны в другую. Но, давая под влиянием тех или иных причин ряд новых геновариаций, вид, если он достаточно пластичен, может оказаться способным переступить границу обитания родительской формы и, попав в другое местообитание или даже зону, закрепиться здесь, подвергнуться дальнейшим изменениям и дать начало новой форме» (с. 67).

1.6. ПРОЦЕДУРА ИСТОРИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОГЕНЕЗА

Экогенез невозможно изучать «вообще», это необходимо делать через исследование определенных характеристик. Коль скоро ранее было определено, что в самом общем виде он воплощается в изменении форм и масштабов освоения ресурсов среды, то самым очевидным способом оценки таких изменений является изучение динамики ареала. Можно, однако, изучать экогенез и на таких примерах, когда вид, оставаясь на той же площади, т. е. не меняя ареала, осваивает новые условия, пришедшие на смену прежним в результате изменения палеогеографической обстановки.

Как уже отмечалось, динамика ареала может быть двух типов: изменение площади обитания либо вслед за изменением площади привычных условий среды, либо в результате освоения новых условий. Именно второй тип указывает на экогенетические процессы, происходящие у изучаемой формы. Значит, начальным шагом на пути изучения экогенеза должно быть выявление фактов изменения ареалов (причем происходящего за счет освоения новых условий среды). Метод, позволяющий делать это, удобно именовать ареалогическим. Для его применения следует строго разграничить признаки ареала на топографические, климатические, флористические и фаунистические, вычленив наиболее удобные и надежные методы их описания и реконструкции и четко определить, что они дают для решения вопросов исторической экологии млекопитающих. Нам представляется, что параметры описания ареала должны отвечать четырем основным требованиям:

1) не должны быть ориентированы только на метод актуализма, при их применении следует учитывать возможность изменения данных признаков в пространстве и во времени;

2) каждый параметр должен содержать объективные сведения о биологически значимой характеристике ареала;

3) с равной или близкой степенью достоверности признаки должны быть установимы как для современного, так и для прошедших этапов существования видов;

4) историческая динамика признаков должна служить мерой изменения важнейших биологических показателей специфики среды именно изучаемого вида, а не окружающей среды вообще.

Топографические признаки ареала — это его площадь, тер-

риториальная привязка, протяженность в широтном или долготном направлении, степень целостности и т. д. Описание их обычно не вызывает особых трудностей как для современности, так и для прошлых эпох (при условии достаточной палеозоологической изученности обширных территорий). Труднопреодолимые методические сложности возникают в тех случаях, когда часть древнего предполагаемого ареала в настоящее время затоплена или осадки соответствующего времени не сохранились.

Размеры ареалов и особенно их историческая динамика — сокращение или увеличение во времени — наиболее общие и простые, но не самые точные индикаторы степени экологического прогресса вида. Другие топографические признаки ареала необходимы для понимания особенностей распределения вида по территории; они же служат и той основой, на которую проецируются все остальные сведения об изучаемом виде.

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

Важность получения объективных климатических характеристик ареалов млекопитающих для разных эпох трудно переоценить. Однако для решения задач палеоэкологии нужно знать не только величины среднегодовых показателей, но и распределение тепла и влаги по сезонам, а также другие параметры климата, особенно те, которые для разных видов могут быть различны. Особое внимание необходимо обращать на градиенты климатических показателей внутри ареала; понятно, что крайние величины имеют большее экологическое значение, чем средние. Поэтому и при временных сопоставлениях их изменения также следует учитывать.

Флористические признаки ареала, т. е. состав и соотношение разных групп растительности, описываются на основе геоботанических карт для современности и реконструируются методами спорово-пыльцевого анализа для прошлого. В безлесных районах, где основу растительности составляют злаки, существенным дополнением служат результаты фитолитного анализа.

В некоторых случаях возникает необходимость проводить определение углей, которых много встречается на археологических памятниках, а также привлекать результаты анализа разнообразных микроостатков растений и семян.

Значение описания флористических признаков ареалов

млекопитающих состоит прежде всего в том, чтобы дать полноценную характеристику мест обитания изучаемых животных. Для этого нужно ясное представление как о зональном типе растительности, так и о растительности локальных мест обитания (биотопов).

Фаунистическая характеристика ареала какого-либо вида, подвида или рода представляет собой список видов, а если необходимо — то и подвидов, ареалы которых перекрываются с таковым у изучаемой формы; желательны указывать и степень перекрывания ареалов, для чего можно ввести, например, следующие градации: 1) «полностью перекрываются» (95—100 % перекрываемой площади); 2) «сильно перекрываются» (соответственно более 60, но менее 95 %); 3) «значительно перекрываются» (от 30 до 60 %); 4) «слабо перекрываются» (от 10 до 30 %); 5) «соприкасаются» (при перекрывании менее чем на 10 %).

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

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

Данные о пространственной и временной динамике разных признаков ареала вида позволяют оценить роль тех или иных факторов в изменении условий его обитания и выявить случаи экогенетических сдвигов. Кроме того, применение ареалогического метода в предлагаемой форме даст возможность получить сведения, необходимые для выяснения того, как соотносятся процессы исторического экогенеза и временная динамика морфологических признаков, на которых базируется большая часть эволюционных построений. Это позволит представить пути и закономерности эволюции каких-либо видов с более широких позиций и в связи с исторической динамикой природной среды.

Если на некотором временном отрезке морфологические характеристики изучаемых животных остаются неизменными, а ареалогический метод показывает неизменность или продвижение ареала параллельно динамике привычных условий сре-

ды, то такие популяционные процессы необходимо относить к актуальному масштабу филогенетического времени. В таком случае поиски экогенетических процессов представляются бесперспективными. Это вовсе не означает, что в экосистемном времени изменения не могут превосходить актуальный масштаб. Ситуация, в которой, казалось бы, взаимосвязанные события экосистемного и филогенетического времени происходят в разных масштабах, кажется парадоксальной. На самом же деле она вполне реальна, так как различные виды по-разному реагируют на одни и те же изменения природной обстановки. Ведь в одном и том же сообществе для каждого вида существует своя микросреда, и ее изменение может совершенно не коснуться другого вида. Имеется множество примеров того, как существенные перестройки биоценотической обстановки исторического или большего масштаба имели катастрофические последствия для одних видов и совсем не сказывались на других.

Таким образом, вопрос о соотношении масштабов динамики процессов в экосистемном и филогенетическом времени для каждого исследуемого вида должен решаться заново.

В тех случаях, когда обнаруживается сдвиг морфологических характеристик исследуемых животных и параллельно выясняется, что динамика ареала вида сопровождается освоением не только новой территории, но и новой природной обстановки, возникает цепочка взаимосвязанных задач. Решение первого ряда вопросов должно прояснить масштаб и другие характеристики изменения морфологических признаков и привести к определению масштаба происшедших изменений. От этого зависит определение объема исследуемого объекта и выбор объекта для сравнения. Так, если различия между потомками и предками имеют внутривидовой, исторический масштаб, то и при поиске экологических различий нужно в первую очередь исследовать экологические параметры не видового, а именно межпопуляционного ранга, характерные именно для тех популяций, которые сравниваются. Аналогичный подход должен иметь место и при рассмотрении морфологических различий видового, эволюционного масштаба (т. е. реконструируются и сравниваются прежде всего экологические свойства изучаемой таксономической единицы, и по возможности — в полном объеме). Это особенно важно (но в то же время и особенно трудно) для видового масштаба, так как большинство экологических параметров подвержены значительным внутривидовым колебаниям и при изучении их временной динамики крайне сложно учесть весь видовой спектр варьирования изучаемых экологических признаков. Тем не менее делать это совершенно необходимо — для того, в частности, чтобы не принять изменения одной популяции (на примере которой, как правило, одной, ведется исследование) за изменение вида в целом.

Варьирование количественного и качественного составов

популяций — одно из важнейших свойств живых систем, обеспечивающих их нормальное функционирование в колеблющихся условиях среды (Шварц, 1969). Такое варьирование затрагивает практически все экологические свойства, временная динамика которых обуславливает экогенетический процесс. Здесь нет смысла рассматривать все эти свойства или признаки, но следует остановиться на тех из них, которые в большей степени доступны исследованию палеонтологическими методами. Требования при выборе экологических признаков те же, что и при выборе изложенных параметров ареала, а именно: они должны быть с равной степенью достоверности установимы как для неонтологического, так и для палеонтологического материала; должны описываться таким способом, который давал бы возможность установить степень изменения изучаемого признака. К числу экологических признаков, удовлетворяющих этим требованиям, можно отнести: приуроченность к определенной геоботанической зоне, биотопическую приуроченность, приуроченность к фаунистическому комплексу, долю в составе фауны, численность, пищевой спектр.

Принадлежность к геоботанической зоне устанавливается с помощью ареалогического метода, причем два момента следует отметить особо. Первый касается измерения этого признака, второй — способа его оценки при временной динамике самого зонального деления биосферы.

Обычное для палеотериологической литературы деление видов на тундровые, лесные, степные, пустынные и эврибионтные, строго говоря, не вполне приемлемо, так как при таком делении принадлежность вида к соответствующей зоне или биотопу оказывается не ясной, да и само содержание понятий «тундровая зона», «лесная зона» и т. д. для разных геологических периодов не остается неизменным. Эти соображения приводят к выводу, что, исходя из современных методических возможностей, для определения принадлежности какого-либо вида животных к той или иной зоне приходится определять саму зону как совокупность некоторых индикаторных группировок растительности. Этот критерий установим для палеонтологического, как и для неонтологического, материала и может быть измерен количественно (или хотя бы полуколичественно). Применительно к горным условиям аналогичный прием применим для определения высотных поясов.

Процедура измерения степени исторического изменения зональной приуроченности должна состоять в определении отличий соотношения эдификаторных группировок растительности с помощью спорово-пыльцевого анализа отложений, вмещающих остатки животных.

Установление принадлежности к фаунистическому комплексу, как правило, не вызывает трудностей, если достаточно четко определено, что входит в понятие «комплекс». Такая оговорка

не случайна, так как понятие «фаунистический комплекс» имеет несколько трактовок. В зоогеографии в него вкладывают, как правило, зональное содержание, а в палеонтологии — хронологическое.

Среди зоогеографов есть две группы исследователей, одна из которых рассматривает комплекс как результат единого исторического развития какой-то части животного населения (Мекаев, 1987), другая — руководящим принципом при выделении фаунистического комплекса считает единство условий среды, к которой животные приспособлены (Никольский, 1947). Для наших целей, применительно к зоогеографическому аспекту, полезнее пользоваться трактовкой Н. В. Тупиковой (1976), которая понимает этот комплекс как «специфический набор видов со сходным распространением, связанный общностью развития с определенными типами ландшафтов». При этом необходимо оговориться, что площади, занятые такими комплексами, далеко не всегда совпадают с границами геоботанических зон.

При рассмотрении хронологического аспекта мы придерживались деления на фаунистические комплексы по мелким млекопитающим.

Как уже было сказано в начале данного раздела, мы строили исследование так, чтобы оно проводилось на единых методических принципах как для палеонтологических, так и для неонтологических материалов. В соответствии с этим за основу фаунистической части работы была взята локальная фауна, представляющая собой население определенного района в конкретный промежуток геологической истории, в том числе и в современности. Состав и соотношение видов в локальной фауне выявлялись на основе данных по ряду сходных местонахождений, среди которых определены типовые. Методики описания фауны местонахождения приведены в этой главе ниже.

Внутри фауны могли выделяться географические варианты и хронологические фазы. Для каждой локальной фауны устанавливалась принадлежность к тому или иному стратиграфическому горизонту и фаунистическому комплексу (в хронологическом смысле). Принадлежность к нему в зоогеографическом смысле показана лишь для голоценовых фаун.

Рассмотрим степень выровненности долей видов в фауне. Из общей экологии (Одум, 1969) известно, что чем ближе к экстремальным абиотическим условиям существования, тем эта степень меньше. Иными словами, в экстремальных условиях в составе фаун бывает небольшое количество видов-доминантов, а чем более умеренными становятся условия обитания, тем меньше степень доминирования и тем более равномерно распределяются доли разных видов. В крайних теоретически представимых случаях, при обнаружении одинакового количества особей, в умеренных абиотических условиях все они будут при-

надлежать разным видам, тогда как в случае экстремальных условий — лишь одному. Реальные же ситуации размещаются в градиенте между этими крайними вариантами. Пользуясь формулой Пиелу (цит. по: Одум, 1969)

$$e = \frac{\overline{H}}{\log S},$$

где \overline{H} — индекс Шеннона, S — число видов, e — индекс выровненности, можно определить положение каждой фауны в градиенте между крайними положениями (при экстремальных условиях $e=0$, при наиболее умеренных $e=1$).

В данной работе мы приняли следующую градацию условий, оцененную по индексу выровненности e : 1—0,90 — условия мягкие; 0,89—0,70 — умеренные; 0,69—0,50 — суровые; 0,49—0,30 — близкие к экстремальным; 0,29—0,0 — экстремальные.

Особая привлекательность такой оценки для палеонтологического материала состоит в том, что здесь не требуется приписывать видам никаких экологических свойств, которые, как правило, не могут быть известны с достаточной точностью.

Вторым параметром для разделения фаун на типы послужила степень отличия от современных зональных фаунистических комплексов, или «степень дисгармоничности». Необходимость его введения вызвана тем, что современное зональное состояние фаун для плейстоцена — скорее редкость, чем правило, поскольку большинство фаун Северной Евразии в плейстоцене содержало элементы, которые ныне являются взаимоисключающими. Вот эту степень непохожести на современность мы и попытались определить, основываясь на оценке совместного нахождения в локальной фауне представителей родов, характерных для современных зональных комплексов тундр, тайги, степей, пустынь и широколиственных лесов. Фауна крайне дисгармоничного типа имеет в своем составе представителей родов, характерных ныне для всех зональных комплексов — от тундрового до широколиственных лесов. Фауна дисгармоничного типа состоит из представителей родов, характерных для тундрового комплекса и для степного, пустынного и таежного. Фауна межзонального типа включает элементы ныне соприкасающихся зональных комплексов.

Таким образом, при изучении экогенеза какого-либо вида необходимо определить, в фаунах какого типа он обитал в определенные эпохи и насколько велика была динамика этого показателя.

Оценивать биотопическую приуроченность значительно сложнее, чем зональную; в основе ее прямой оценки лежит применение палеоботанических данных. Однако для вычленения биотопической приуроченности какого-либо вида из общезональной обстановки необходимо применять специальные подходы.

Конечно, проще всего изменения биотопической приурочен-

ности фиксируются в тех случаях, когда в исследуемой древней экосистеме отсутствуют компоненты, слагающие растительность, типичную для биотопов современных представителей изучаемого вида животных.

Другой способ оценки основан на пыльцевом анализе копролитов млекопитающих. Правда, интерпретация пыльцевых спектров помета бывает различной. В ряде экспериментов получается так, что спорово-пыльцевой анализ отражает лишь спектр поедаемых растений (Савинецкий, Соколовская, 1984). В других случаях, в частности нами (Панова, Смирнов, 1988), показано, что в помет попадает пыльца всех растений, осевшая на поедаемых частях в виде пыльцевого дождя за большой период вегетации, так что фактически спектр помета отражает состав растений, цветущих поблизости от места кормежки (в том числе и тех, которыми животные никогда не кормятся). Если в каждом из исследуемых случаев удастся показать способ формирования пыльцевого спектра, то его анализ может дать сведения о биотопической приуроченности вида либо о его пищевом спектре.

Пищевой спектр легко устанавливается по составу помета: для травоядных животных — с помощью ботанического анализа остатков пищи, в том числе фитолитного и пыльцевого, для хищников — путем определения костных остатков жертв. Основные сложности в оценке этого показателя бывают связаны не столько с анализом копролитов, сколько с их поисками и выявлением видовой принадлежности. Известны и массовые скопления помета современных, голоценовых и плейстоценовых млекопитающих — в пещерах, под скальными навесами, в аллювиально-озерных отложениях.

Доля вида в составе зооценоза (фауны) на палеонтологическом материале может быть оценена лишь путем сложных и многоступенчатых поправок к тем первичным материалам, которые исследователь получает после определения костных остатков из того или иного местонахождения. В настоящее время нет универсальной методики таких расчетов (Паавер, 1979). Дело в том, что от исходного «живого» зооценоза до танатоценоза проходит целый ряд этапов формирования состава и соотношений остатков животных, причем каждый из этапов обладает своей избирательностью. Покажем, например, как идет этот процесс при формировании захоронений остатков млекопитающих. Поскольку в данной работе обсуждается почти исключительно материал из пещерных местонахождений, то имеет смысл еще более сузить круг рассматриваемых местонахождений и исследовать здесь только тип тафоценозов.

В основу предлагаемой схемы анализа положен принцип тафономической однородности, в соответствии с которым одну схему анализа без каких-либо поправок можно использовать для местонахождений, формировавшихся по одним и тем же

закономерностям и причинам. Одинаковыми должны быть источник и механизм образования скоплений остатков, а также условия их захоронения и минерализации и способы извлечения.

В соответствии с этим принципом к разным тафономическим группам приходится относить остатки крупных и мелких млекопитающих и анализировать их долю в составе танатоценоза отдельно. Для мелких млекопитающих есть несколько методик оценки и сравнения количества остатков (Малеева, 1983); однако мы их, исходя из специфики материала и задач исследования, несколько модифицировали. Наша методика состоит в следующем.

Для каждого слоя каждого местонахождения составляются три таблицы. В основе всего анализа лежит опись обнаруженных видов (и других таксономических единиц) с указанием количества каждого определенного элемента скелета и черепа, каждого зуба. Для унификации дальнейшей процедуры в первую таблицу включается список обнаруженных форм, содержащий данные о количестве щечных зубов каждой формы. Такие таблицы приведены в главе, содержащей описание местонахождений. Во многих случаях определению до вида поддаются только первые нижние коренные зубы (M_1), а остальные определяются лишь до рода. Это в первую очередь относится к представителям рода серых полевок. Ситуация, когда виды одного из родов определяются только по одному (первому нижнему) зубу, а остальные мелкие млекопитающие — по каждому зубу, заставляет выбрать определенный вариант расчетов. Первый из них предполагает учитывать в дальнейшем только первые нижние коренные зубы для всех форм, что, безусловно, отрицательно сказывается на устойчивости и достоверности полученных показателей. По второму варианту в расчетах участвуют все щечные зубы всех видов, но при вычислении коррелированного числа зубов серых полевок приходится применять одну условную процедуру. Последняя заключается в распределении всех остальных зубов серых полевок (кроме M_1) по видам в соответствии с предположением, что они распределяются по видам в той же пропорции, что и M_1 . Во всех наших расчетах мы пользовались вторым вариантом. Применение его позволило составить таблицы второго типа, включающие коррелированное количество остатков обнаруженных форм. Коррекция проведена путем деления количества определенных зубов на число щечных зубов у одной особи данной формы на одной стороне черепа. Это позволяет сравнивать доли остатков любых видов и родов среди мелких млекопитающих. Данные для таких сравнений приведены в таблицах третьего типа, где указана доля коррелированного количества остатков каждой формы, вычисленная из суммы коррелированного числа остатков мелких млекопитающих в данной выборке. Основываясь на результате такого расчета, без каких-либо оговорок

можно проводить сравнение как состава тафоценозов разных слоев внутри одного местонахождения, так и между местонахождениями одного тафономического типа. Для количественных сравнений был использован показатель сходства r , равный $\sum_{i=1}^m \sqrt{p_i q_i}$, где p_i и q_i — частоты коррелированного количества остатков одного и того же вида в двух сравниваемых списках, m — количество общих видов (морф) (Животовский, 1979).

Разные виды, в зависимости от их доли в составе тафоценоза, объединены в пять групп — по аналогии с градациями уровней численности, вслед за А. П. Кузьякиным (1962) и А. Г. Малеевой (1983): 1) очень многочисленные (30 % и более); 2) многочисленные (от 10 до 29,9 %); 3) обычные (1—9,9 %); 4) редкие (0,2—0,9 %); 5) очень редкие (менее 0,2 %).

Вопрос о том, насколько доля вида в тафоценозе соответствует его доле в исходном зооценозе, нами подробно не анализировался. Однако исходя из соображений о том, что хищники питаются прежде всего массовыми и доступными жертвами, следует полагать, что в тафоценозе по сравнению с зооценозом среди мелких млекопитающих обитатели открытых пространств будут преобладать (по численности?) над обитателями лесных (закрытых) биотопов; доля зимоспящих животных тоже будет занижена.

Для того, чтобы показатели доли вида в тафоценозе были устойчивы и достоверны, общий объем выборки должен составлять несколько сотен щечных зубов. Для получения же максимально полных видовых списков, в которые попали бы и достаточно редкие (и очень редкие) виды, в выборку следует включать не менее 1 тыс. щечных зубов мелких млекопитающих.

Интерпретация доли вида в составе зооценоза может быть различной. Из общих соображений ясно, что этот показатель служит своего рода индикатором степени благоприятности для конкретного вида всего комплекса биотических и абиотических условий среды. Его абсолютная величина зависит не только от этого главного условия, но, например, и от количества видов в составе ценоза. Нам представляется, что наиболее информативной является не столько сама абсолютная величина, сколько тенденция к ее увеличению или уменьшению.

Заключительная процедура экогенетического исследования должна обобщать все отдельные характеристики, а на основе такого обобщения можно сравнивать изучаемые формы по степени их экологической изменчивости во времени.

2.1. СОВРЕМЕННЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

По климатическому делению территории СССР (Алисов, 1956) горная часть Южного Урала относится к юго-восточной подобласти атлантико-континентальной лесной области умеренного пояса. Климат Южного Урала в пределах Челябинской области умеренно теплый, континентальный, с теплым летом, продолжительной холодной зимой и короткими переходными периодами (Румянцева, 1964). Годовая амплитуда температур от 33 до 38 °С. В горах климат более прохладный и влажный. Вблизи наиболее высоких вершин (Иремель, Зигальга и др.) климат таежно-лесного и субарктического типов, с укороченным вегетативным периодом, отрицательными среднегодовыми температурами и устойчивой влажностью. Здесь установлены длительное сезонное промерзание почв и фрагментарная многолетняя мерзлота (Кувшинова, 1968; Цветаев, 1960). Разнообразие рельефа и растительности в горах создает большую пестроту микроклиматических условий. Для горно-лесной зоны Челябинской области среднегодовая температура составляет +1—0 °С, на северо-западе — от 0,1 до 1,1 °С. Средняя температура января на северо-западе области —15—16 °С, июля — не более +17 °С, в высокогорьях до +12 °С. Среднегодовое количество осадков 500—700 мм, в высокогорьях оно местами превышает 800 мм. Но распределение их неравномерно. В целом западные склоны получают осадков больше, чем восточные.

Растительность Южного Урала описана во многих работах (Коржинский, 1985; Тюлина, 1931; Крашенинников, 1936, 1954; Соколова, 1951; Горчаковский, 1954, 1966, 1968, 1972, 1975 и др.; Цветаев, 1960; Колесников, 1961, 1964, 1969 и др., Игошина, 1964 и др.).

Для формирования современной растительности Южного Урала важное значение имел плейстоценовый флористический комплекс (из луговых, степных, лесных, субальпийских растений, чаще сибирского или дизъюнктивного евразийского ареала).

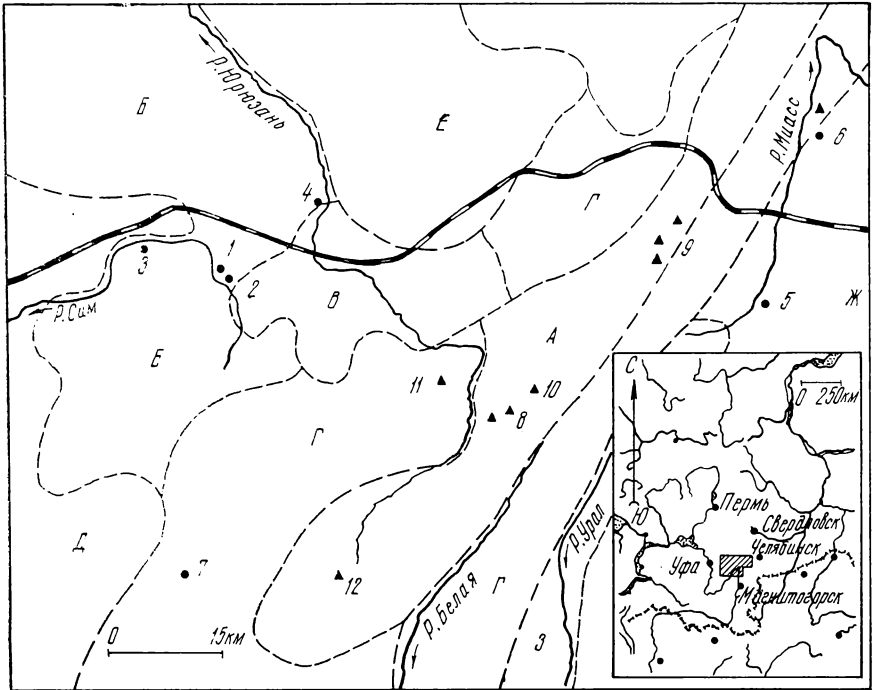


Рис. 1. Геоботаническая карта района исследований (по Горчаковскому и др., 1975) и основные районы работ.

А — Д — леса: А — камско-печорско-уральские, елово-пихтовые, южно-таежные; Б — камско-печорско-уральские, широколиственно-пихтово-еловые, подтаежные; В — сосново-восточно-уральско-западносибирские с примесью лиственницы, южно-таежные; Г — сосновые южно-уральские с примесью лиственницы, предлесостепные; Д — широколиственные восточно-европейские липовые и дубовые; Е — остепненные причерноморские луга и луговые степи; Ж — заволжско-казахстанские и западно-сибирские луговые степи и остепненные луга; З — заволжско-казахстанские и западно-сибирские богаторазнотравные типчково-ковыльные степи.

Местонахождения: 1 — Игнатиевская пещера, 2 — Сергиевские пещеры, 3 — Аша, 4 — Идрисовская пещера, 5 — навес Устиново, 6 — Ильменский государственный заповедник имени В. И. Ленина, 7 — Южноуральский заповедник (пос. Инзер).

Торфяные разрезы: 8 — Тыгынское болото на горе Большой Ирмель, 9 — оз. Зюраткуль и Малокрыльское болото, 10 — Тюлюкское болото, 11 — висячие болота на хр. Зигальга, 12 — гора Яман-Тау.

ла), появление которого на Урале связано с континентальными холодно-сухими фазами плейстоцена (Крашенинников, 1954). Кроме того, в теплые и влажные фазы квартера большую роль на западном склоне хребта играл неморальный флористический комплекс, сформировавшийся из пережитков умеренной флоры конца третичного периода и выступавший на Урале после оледенений из приуральского рефугиума и из Средней Европы (Игошина, 1964).

Из-за сильной расчлененности рельефа растительный покров на Южном Урале отличается сложностью и пестротой. Большое значение при этом имеют субмеридиональное расположение

хребтов и их барьерная роль в распределении осадков, что создает асимметричность ландшафтной структуры (Макунина, 1974). В горах зональная структура нарушается и осложняется высотной поясностью. По хребту происходит смещение растительных зон к югу. Южная граница лесной зоны в горной части проходит на 200 км южнее, чем на прилегающих равнинах. Пестрота в распределении растительности усиливается температурными инверсиями, а также разнообразием горных почвообразующих пород.

На Южном Урале представлены горно-степной, горно-лесостепной, горно-лесной, подгольцовый и горно-тундровый высотные пояса (Горчаковский, 1966, 1968). Наглядное представление о распределении растительности дает новая геоботаническая карта Урала и Предуралья (рис. 1), являющаяся частью обзорной карты растительности европейской части СССР (Горчаковский и др., 1975).

Горно-степной пояс можно проследить лишь в юго-восточной части Южного Урала, горно-лесостепной — фрагментарно в ряде мест восточного и отчасти западного макросклонов.

Горно-лесной пояс составляет основную часть ландшафта южно-уральских гор. Он охватывает западные и восточные склоны до 52° с. ш. на юге. Лесами заняты нижние ярусы среднегорий, низкогорья, предгорья и межгорные депрессии.

По новому ботанико-географическому районированию (Грибова и др., 1980), лесная растительность Южного Урала дифференцируется следующим образом. Горную осевую часть занимают камско-печорско-западноуральские темнохвойные южно-таежные леса из ели сибирской (*Picea obovata*) и пихты сибирской (*Abies sibirica*). На западном макросклоне выклиниваются восточно-европейские широколиственные леса, относящиеся к группе уральских горных широколиственных лесов, — дубовые и липово-дубовые, а также липовые с примесью других широколиственных древесных растений. Основными лесообразующими видами в них являются дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*), ильм, или вяз шершавый (*Ulmus scabra*), вяз гладкий (*Ulmus laevis*). К восточному макросклону приурочены южно-уральские предлесостепные сосновые и лиственнично-сосновые леса. Некоторые исследователи считают их континентальным аналогом широколиственных лесов западного склона Урала. Главный лесообразующий вид здесь — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), наряду с ней в древостоях принимает участие лиственница сибирская (*Larix sibirica*), иногда береза повислая (*Betula pendula*) (Игошина, 1964 и др.).

Темнохвойные леса осевой зоны Южного Урала занимают высоты от 650—750 до 1000—1200 м над ур. м. и представлены в нижней полосе пихтово-еловыми крупнотравными лесами с единичной примесью липы, переходящими ближе к вершинам в

кисличниковые и зеленомошниковые пихтово-еловые и еловые леса. Среди них встречаются смешанные, в основном производные, лиственнично-сосновые леса со вторым ярусом из ели и пихты, а также высокотравные лиственничные, произрастающие на щелнистых слабоподзолистых и дерново-подзолистых почвах. Коренные темнохвойные насаждения после пожаров и рубок частично сменяются березовыми и осиново-березовыми с примесью ели и пихты, с мощно развитым травяным покровом из лесного крупнотравья.

Между темнохвойными пихтово-еловыми и широколиственными лесами на западном макросклоне в пределах высот от 250—300 до 650—700 м над ур. м. выделяется полоса широколиственно-хвойных липово-дубово-пихтово-еловых лесов, местами с примесью клена и ильма, а также производных от них березовых и осиново-березовых лесов. Преобладают кисличниковые, злаково-крупнотравные и крупнопоротниковые типы леса с хорошо развитым подлеском. К. Н. Игошина (1964) считает, что широколиственно-хвойные леса образовались в результате отаеживания широколиственных лесов, произраставших здесь во время термического оптимума голоцена.

В межгорных депрессиях по долинам рек Юрюзани, Катава, Сатки, Ая, Кусы и других распространены сосновые, лиственнично-сосновые и смешанные липово-сосновые леса. В отдельных местах, преимущественно по склонам восточной и юго-восточной экспозиций, такие леса поднимаются до высоты 700—800 м над ур. м. Они представлены липово-черничными, черничными, вейниково-крупнотравными с липой, орляково-разнотравными, реже — брусничными типами леса. В составе древостоев почти всегда имеются береза и осина (*Populus tremula*). Часть этих лесов, по-видимому, коренные, но многие, вероятно, возникли на месте выгоревших широколиственно-хвойных, имевших в примеси сосну и лиственницу (Колесников, 1964).

Широколиственные леса произрастают в западных предгорьях и в увалистой полосе западного склона Южного Урала в пределах высот от 150 до 700—800 м над ур. м. Неморальный элемент в них сильно обеднен по сравнению с европейскими широколиственными лесами. В травяном ярусе наряду с типичными неморальными участвуют бореальные и уральские виды. Ближайшие к объектам нашего исследования массивы широколиственных лесов в пределах Челябинской области расположены по течению р. Сим на высоте 130—160 м над ур. м., примерно в 100—120 км от оз. Зюраткуль. Фон здесь создают ильмово-кленово-липовые леса, а также кленовые и дубовые с примесью других широколиственных древесных растений. Они представлены злаково-высокотравными, кислично-широкотравными и крупнопоротниковыми типами леса. Значительные площади также заняты производными березовыми и осиново-березовыми лесами.

Сосновые боры восточного макросклона Южного Урала приурочены к высотам от 200 до 800 м над ур. м. Здесь они коренные, представляют собой явление климатогенного порядка и ведут свое начало от лиственнично-сосновых и лиственничных лесов плейстоцена. Лиственница на Южном Урале в настоящее время — порода реликтовая, неустойчивая к возобновлению, однако в более жестких условиях (на сухих почвах) она может выступать в качестве содоминанта в сосновых лесах, а в некоторых местах (на карбонатных породах) образует чистые лиственничники. Сосновые же леса приурочены больше к кислым горным породам.

Дуб на восточном макросклоне отсутствует, ильм и клен встречаются крайне редко. Местами под пологом сосновых и березовых лесов, преимущественно в средних частях склонов, произрастает липа (липняковые типы леса).

Березовые леса и на восточном макросклоне преимущественно производные. Коренные березняки крайне редки: они приурочены к сырым местообитаниям и образованы березой пушистой (*Betula pubescens*). Коренными, по-видимому, являются также некоторые островки березовых лесов в лесостепной зоне, образованные березой повислой (Колесников, 1969; Горчаковский, 1968).

Типологический состав лесов в горах Южного Урала, их распределение на эколого-топологических профилях, процессы динамики определяются преимущественно гидрологическим режимом, а также термическими условиями. Температурные инверсии, выражающиеся в стекании холодного воздуха в депрессионные формы рельефа, создают так называемые «морозные ямы» с ухудшенным термическим режимом и повышенной увлажненностью. По таким местообитаниям, а также на торфяных болотах в горно-лесном поясе Южного Урала встречаются холодолюбивые и гидрофильные северотаежные растения, такие как береза низкая (*Betula humilis*), морошка (*Rubus chamaemorus*), клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*).

Подгольцовый пояс прослеживается в верхних частях склонов самых высоких гор. Его образуют высокотравные редкостойные леса паркового типа, главным образом еловые и пихтово-еловые с травостоем из гречихи альпийской (*Polygonum alpinum*), аконита высокого (*Aconitum septentrionale*), папоротников, чередующиеся с высокотравными субальпийскими лугами (полями). Лиственница в подгольцовом поясе встречается крайне редко и единичными экземплярами. Верхнюю границу леса в горах осевой зоны образуют редкостойные еловые и пихтово-еловые криволесья и мелколесья с немногочисленными таежными спутниками: зелеными мхами, голубикой (*Vaccinium uliginosum*), черникой (*V. myrtillus*), брусникой (*V. vitis-idaea*), седмичником (*Trientalis europea*) и др. Реже попадаются березовые криволесья из березы извилистой (*Betula tortuosa*).

Положение верхней границы леса в центральной горной части Южного Урала варьирует в зависимости от географической широты, крутизны и экспозиции склонов, а также других условий. К югу верхний предел лесного пояса повышается. На Ирмельских горах и хребте Зигальга он проходит на высоте 1150 м, местами — 1200 м над ур. м., на горе Яман-Тау — на высоте 1250 м.

Горно-тундровый пояс на Южном Урале выражен фрагментарно. Настоящие горные тундры отмечены лишь на наиболее крупных хребтах (горы Ирмель, Яман-Тау). Среди них преобладают травяно-моховые тундры, встречаются пятнистые горные, а также тундроподобные растительные сообщества с господством таежных кустарничков (голубики, черники, брусники и др.), ряда типично таежных травянистых растений и зеленых мхов (*Hylocomnium splendens*, *Pleurozeum Schreberii*). Тундровая растительность Южного Урала в соответствии с ботанико-географическим районированием (Грибова и др., 1980) относится к южно-уральским травяно-моховым горным тундрам с господством аркто-альпийских и с участием алтайско-сибирских видов. Характерны также каменистые и лишайниковые тундры.

Детальное описание растительности западного склона Южного Урала, где расположены Игнатиевская, Серпиевские и Идрисовская пещеры, приведено в работе Л. А. Соколовой (1951). Все левобережье верхнего течения р. Сим занято широколиственно-темнохвойными лесами, которые почти вплотную примыкают к реке. Они представлены в основном дубово-пихтово-еловыми с примесью липы лесами с кисличниковым и сложным травяным покровом (крупнотравным, папоротниковым, злаковым). Под влиянием рубок смешанные широколиственно-хвойные леса местами сменились мелколиственными осиново-березовыми с примесью темнохвойных и широколиственных пород. На свежих вырубках развиваются крупнотравно-злаковые поляны.

Более поздняя карта растительности Челябинской области (Горчаковский и др., 1975) наглядно показывает, что за прошедшие четверть века площади широколиственно-хвойных лесов в этом районе сильно сократились, уступив место производным от них осиново-березовым лесам почти по всему близлежащему левому берегу в верховьях р. Сим. Широколиственно-хвойные леса сохранились участками на западных склонах возвышенностей. Еще западнее, на Симском плато, произрастают широколиственные леса из липы, дуба, клена. Правый берег верховой р. Сим занят преимущественно светлохвойными сосновыми с примесью лиственницы и березы, местами с липой. Они достигают высоты 400—700 м, местами, 800—900 м. По рельефу и геологическому строению эта территория близка западной горно-увалистой части макросклона с широколиствен-

но-хвойными лесами. Различия в растительности обусловлены, по-видимому, более сухими мезоклиматическими и почвенными условиями. По травяному покрову — это черничные, крупнотравно-вейниковые и остепненные сосновые леса. В полосе светлохвойных лесов встречаются настоящие мезофитные (в основном злаково-разнотравные) и остепненные луга вторичного происхождения.

К югу и юго-востоку по склонам наиболее высоких гор центральной хребтовой части сосновые леса сменяются темнохвойными пихтово-еловыми южно-таежными лесами.

С севера в полосу светлохвойных сосновых лесов языком врезается лесостепная растительность (южный отрог Месягутовской лесостепи). Она занимает низкогорное плато по левобережью р. Юрюзань, сложенное древними породами девона и карбона, с черноземными и темно-серыми лесостепными почвами, и охватывает район с. Кропачево, доходя на юге до с. Серпиевка. На территории этого лесостепного языка расположена Идрисовская пещера.

Лесостепная растительность представлена здесь луговыми ковыльно-разнотравными, кустарниково-полянно-разнотравными и овсцово-ковыльно-полянными степями с дубово-сосново-березовыми колками. В настоящее время коренная лесостепная растительность сохранилась лишь небольшими участками по пологим каменистым склонам. Равнинные площади почти все распаханы и заняты сельскохозяйственными угодьями.

Кунгурско-Красноуфимско-Месягутовский лесостепной остров среди бореально-лесной зоны представляет собой уникальное образование, являясь северным форпостом степной растительности в Предуралье. Устойчивость степных фитоценозов, своеобразие флоры, содержащей эндемики и реликты, свидетельствуют о его достаточно древнем происхождении (Горчаковский, 1967). Однако проблемы генезиса этого лесостепного острова остаются дискуссионными (Никонова и др., 1987).

Навес Устиново расположен на восточном макросклоне, на границе сосновых южно-таежных и производных от них березовых лесов и лесостепной зоны с березовыми и осиново-березовыми колками и остепненными лугами, большей частью освоенными под сельскохозяйственные угодья.

Таким образом, в районе расположения Идрисовской, Игнатиевской и Серпиевских пещер на сравнительно ограниченной территории смыкаются три комплекса растительности, различных по происхождению и экологическим требованиям: бореально-таежный, лесной неморальный и лесостепной. Сильная расчлененность рельефа и связанное с этим разнообразие экотопов, а также колебания климатических условий в прошлые геологические эпохи, вызывавшие смещения растительных зон и поясов, способствовали смещению и взаимопроникновению флористических элементов этих комплексов.

Сложность структуры растительного покрова данного района, сочетание различных генетических и географических элементов флоры ставят исследователя перед необходимостью изучения истории становления и развития современных биогеоценозов, в том числе растительности как важнейшего компонента природной среды и своеобразного индикатора физико-географических и климатических условий, весьма чутко реагирующего на их изменения.

Выполненные нами спорово-пыльцевые анализы пещерных рыхлых отложений на р. Сим — едва ли не первая попытка реконструкции растительности как важнейшего компонента природной обстановки в этом районе в эпоху верхнего палеолита.

2.2. СОВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА

Уральский хребет, протянувшийся в меридиональном направлении более чем на 2 тыс. км и пересекающий несколько зон — от тундровой на севере до степной на юге, — очень интересный район для изучения особенностей распространения животных по зонам и аналогичным высотным поясам. Проведенные в различных горных районах Урала и на прилегающих равнинных территориях исследования (Большаков, 1969, 1972) позволили обнаружить четыре типа распределения мелких млекопитающих по ландшафтным зонам и аналогичным высотным поясам. Первый выражается в строгом соответствии заселяемых видов зонам и поясам, второй отличается отсутствием предпочтения каких-либо зон и поясов. Третий тип свойствен видам, крайне стенотопным в условиях гор, такие виды приурочены к характерным местообитаниям верхних поясов гор Урала (каменистым россыпям). Четвертый (самый обычный) тип выражается в заселении видом нескольких ландшафтных зон и высотных поясов без четкой аналогии в распределении. Для животных последней группы характерна и изменчивость в распространении по поясам в зависимости от зонального положения участков хребтов. На примере Урала было установлено, что особенности распространения видов мелких млекопитающих по зонам и высотным поясам во многих случаях не совпадают; это свидетельствует и об известных различиях в приспособлении животных к условиям обитания в данных зонах и поясах.

Зоогеографическая характеристика Урала и прилегающих территорий достаточно подробно дана М. Я. Марвиным (1969). Автор выделил девять фаунистических участков, среди которых наибольший интерес для наших исследований представляет лесной горно-уральский, тянущийся узкой полосой от 51° с. ш. до Полярного круга. Отличительной чертой горно-уральского района по сравнению с прилегающими равнинными является взаимопроникновение элементов фаунистических групп из разных ландшафтных зон и, следовательно, более богатый видовой

состав грызунов. Ниже приводим список видов грызунов, обитающих на Южном Урале (Мелкие млекопитающие..., 1986).

Горно-уральский участок

Белка-лентяга	Лемминг лесной
Белка обыкновенная	Рыжая полевка
Бурундук	Красная полевка
Бобр (акклиматизирован)	Красно-серая полевка
Соня садовая	Водяная полевка
Мышовка степная	Обыкновенная полевка
Мышовка лесная	Пашенная (темная) полевка
Крыса серая	Полевка-экономка
Мышь домовая	Узкочерепная полевка
Мышь полевая	Ондатра
Мышь лесная	Слепушонка
Мышь желтогорлая	Сурук-байбак
Мышь-малютка	Большой суслик
Хомяк обыкновенный	Соня лесная

Равнинные территории

Малый суслик	Серый хомячок
Хомячок Эверсмана	Степная пеструшка
Серый сурик	Большой тушканчик

В горно-уральском участке отсутствуют виды южных степных и полупустынных ландшафтов. Несомненно, причина этого — проникновение далеко на юг по Уральскому хребту северных типов местообитаний, а не сам по себе горный характер местности, так как те же самые виды встречаются, например, в Мугоджарах, расположенных южнее. Иначе говоря, определяющий фактор расселения грызунов на Урале — ландшафтно-биотопические характеристики среды, а не поясно-климатические, которыми обычно объясняют расселение животных в горных районах.

О биотопическом распределении грызунов Южного Урала мы имеем возможность судить на основании многочисленных учетов, проведенных нами в 1960—1974 гг. на хребтах Зигальга, Сулея, Кукшик, а также в ряде районов Губерлинских гор (г. Кувандык Оренбургской области). Главная особенность современного состояния фауны грызунов горной части Южного Урала — повсеместное доминирование рыжих лесных полевков рода *Clethrionomys*. В качестве примера можно привести данные по учетам 1960—1967 гг. (табл. 1). Полевки трех видов этого рода составляют около 80 % грызунов, отловленных О. Ф. Садыковым в 1978—1984 гг. в районе горы Ирмель. Рыжая полевка была основным доминантом при учетах в верховьях р. Сим в 1985 г. (табл. 2). Однако эта закономерность нарушается при детальном рассмотрении биотопического распределения грызунов в разных районах. Вот как выглядит биотопи-

ческая приуроченность животных по многолетним данным О. Ф. Садыкова (Мелкие млекопитающие..., 1986). В кустарниковых каменистых степях доминирующий вид среди грызунов — лесная мышь (44 %), а субдоминант — степная мышовка (29 %). На долю рыжей полевки приходится 6 % общего количества добытых здесь грызунов. Помимо перечисленных видов встречаются полевки обыкновенная и темная, желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк, суслики большой и малый. Вблизи северной границы распространения кустарниковых каменистых степей изредка попадает бурундук. На остепненных полянах среди зарослей кустарников многочисленны колонии обыкновенной слепушонки.

В пойменных вязово-черемуховых лесах горно-степного пояса среди грызунов доминирует лесная мышь. На долю этого вида здесь приходится около 31 % от общего количества добытых грызунов. Несколько уступает ей рыжая полевка, доля которой в отловах составляет 28 %. Третий по численности вид в этом биотопе — лесная мышовка (13 %), четвертый — желтогорлая мышь. В еще меньших количествах встречаются полевки обыкновенная, темная и экономка, обыкновенная слепушонка, малый суслик, бурундук, отловлены единичные экземпляры красной полевки.

В каменистых россыпях горно-степного пояса, поросших различными кустарниками, шиповником, вишней, абсолютный доминант — рыжая полевка, на долю которой приходится 69 %. Лесная мышь существенно уступает ей по численности (24 %). Доля желтогорлой мыши составляет 4 %, обыкновенной полевки — 2 %, лесной мышовки — 1 %. Темная и красная полевки встречаются редко. Красно-серая полевка — стенопопный обитатель каменистых россыпей Урала — здесь отсутствует, она обнаружена только в каменистых россыпях горно-лесостепного пояса.

В лесных колках горно-лесостепного пояса доминирует лесная мышь, субдоминантами являются рыжая полевка (28 %) и желтогорлая мышь (21 %). В незначительных количествах здесь присутствуют красная, обыкновенная и темная полевки, лесная мышовка; на опушках колков попадают обыкновенная слепушонка, малый суслик, домовая мышь.

В пределах речных и ручьевых пойм горно-лесостепного пояса основной вид — рыжая полевка (36 %), затем следуют полевка-экономка (12 %), обыкновенная полевка и лесная мышь (по 9 %). По 4 % от общего числа добытых в поймах грызунов приходится на желтогорлую мышь и лесную мышовку, 2 % — на красную полевку. В густых пойменных березняках, помимо упомянутых видов, многочисленна темная полевка, доля которой местами достигает 43 %, но совокупная площадь таких участков невелика, и в целом темная полевка — достаточно редкий вид в поймах горно-лесостепного пояса.

Таблица 1

Распределение мелких млекопитающих по высотным поясам гор Южного Урала (средние данные учетов 1960—1967 г. г.), %

Виды	Высотный пояс		
	Горно-лесной	Подгольцовый	Гольцовый
Полевки лесные	30,0	90,6	80,0
Красная	7,3	2,5	6,0
Рыжая	22,7	31,0	—
Красно-серая	—	57,1	74,0
Полевки серые	21,1	1,1	6,0
Пашенная	9,4	1,1	6,0
Экономка	7,3	—	—
Обыкновенная	4,4	—	—
Водяная полёвка	2,2	—	—
Мыши	28,5	1,1	—
Лесная	19,0	1,1	—
Полевая	7,3	—	—
Малютка	2,2	—	—
Садовая соня	2,2	—	—
Мелкие наскомоядные	16,0	7,2	14,0
Прочие	4,4	—	—

Примечание. Число добытых зверьков (абс.) по поясам: 836, 460, 135 соответственно.

Таблица 2

Результаты отловов мелких млекопитающих в разных биотопах в верховьях р. Сим (1985 г.), %

Виды	Пойменные заросли черемухи (400)	Пойменный луг (175)	Смешанный лес (200)	Дубрава (400)	Широколиственный лес с лещиной (306)	Заросшая камышная роща (150)
Землеройки	40,3	—	4,8	28,8	13,1	14,3
Рыжая полевка	40,3	27,2	85,7	46,1	64,2	28,5
Красная полевка	5,5	9,2	—	15,4	13,1	—
Лесная мышь	2,8	9,2	—	3,8	3,6	35,7
Полевая мышь	—	—	—	—	1,2	14,3
Желтогорлая мышь	—	—	—	1,9	1,2	—
Обыкновенная полевка	—	36,2	4,8	—	2,4	—
Темная (пашенная) полевка	2,8	—	4,8	—	—	—
Полевка-экономка	1,4	18,2	—	—	—	—
Лесная мышовка	6,9	—	—	3,8	1,2	—
Соня садовая	—	—	—	—	—	7,2

Примечание. В скобках — число ловушко-суток.

В каменистых россыпях горно-лесостепного пояса доминирует рыжая полевка (44 %), субдоминирует лесная мышь (31 %), на третьем месте — желтогорлая мышь (10 %). Постоянно обитают красная, красно-серая, темная и обыкновенная полевки, а также лесная мышовка и бурундук.

В смешанных широколиственных и мелколиственных лесах горно-лесного пояса, занимающих склоны гор на высоте 500—600 м над ур. м. в центральной и северных частях региона, господствующее положение среди грызунов занимает рыжая полевка (48 %), субдоминантом является лесная мышь (26 %). Достаточно многочисленны здесь обыкновенная (8 %) и красная (7 %) полевки, в несколько меньших количествах присутствуют в отловах темная полевка (3 %), желтогорлая мышь (3 %), красно-серая полевка (2 %). Помимо перечисленных фоновых видов здесь обитают также лесная мышовка, бурундук, садовая соя, белка, обыкновенный хомяк, летяга.

В смешанных сосново-березовых лесах (на высоте 500—700 м над ур. м.) со множеством покосов, зарастающих вырубок и гарей наиболее многочисленны виды — рыжая (32 %) и обыкновенная (30 %) полевки. Высока численность и двух других видов серых полевок — темной (17 %) и экономки (8 %). В целом здесь встречаются те же виды, что и в мелколиственных лесах, за исключением красно-серой полевки.

В привершинных частях сравнительно невысоких гор центральной и северной частей региона смешанные широколиственные, мелколиственные и сосново-березовые леса граничат с каменистыми россыпями. Последние, доходя до высоты 700 м над ур. м., в фаунистическом отношении существенно отличаются от аналогичных образований на высоте 800 м и выше. Здесь самый многочисленный вид — красно-серая полевка (52 %), на втором месте — рыжая полевка (16 %), приблизительно в равных количествах присутствуют обыкновенная и темная полевки, лесная и желтогорлая мыши. Встречаются также красная полевка (2 %) и полевка-экономка (3 %). Среди других видов, отмеченных в смешанных лесах, практически нет таких, которые не использовали бы каменистые россыпи. Не составляет исключения даже такой вид, как обыкновенный хомяк.

Пологие склоны гор в центральной и северной частях Южного Урала на высоте 700—900 м над ур. м. заняты биотопом нижней тайги, который из-за периодических сплошных рубок включает значительные пространства вырубок разного возраста, находящихся на разных стадиях естественного лесовосстановления. Здесь доминирует красная полевка (41 %), субдоминантами являются рыжая (26 %) и обыкновенная (21 %) полевки, на долю красно-серой приходится 7 %, темной — 2 %. В целом фауна грызунов нижней тайги менее разнообразна по сравнению с таковой смешанных лесов. Это связано с тем, что такие виды, как садовая соя, обыкновенный хомяк, домовая и поле-

вая мыши, не поднимаются в горы выше 700 м. Верхнего предела распространения достигают в нижней тайге и популяции летяги, бурундука, желтогорлой мыши.

На высоте от 900 до 1100—1200 м над ур.м. склоны гор Южного Урала заняты биотопом верхней тайги бореального типа, который в последние десятилетия подвергается особенно интенсивным вырубкам. Здесь основные виды — красная (34 %) и рыжая (32 %) полевки, численность красно-серой существенно ниже (11 %), обыкновенной — 5 %, темной — 3 %. Только в биотопе верхней темнохвойной зеленомошной тайги заметную долю в отловах грызунов составляет лесной лемминг (2 %).

Как в нижней, так и в верхней тайге вырубки, имеющие возраст до 10 лет, по видовому составу и относительной численности видов существенно отличаются от собственно таежных биотопов. Так, доминирующая в светлохвойной тайге красная полевка на вырубках едва достигает 1 % общей численности. Доля рыжей полевки, наоборот, возрастает от 26 до 42 %, а темной полевки — от 2 до 19 %.

На вырубках в верхней тайге доля рыжей полевки составляет 44 %, а красной — лишь 6 %. До 14 % увеличивается доля обыкновенной полевки, до 10 % — темной, до 25 % — экономки, которая на вырубках в верхней тайге оказывается субдоминантным видом. Красно-серой полевки и лесного лемминга нет.

В биотопе каменистых россыпей на высоте 900—1100 м над ур.м. доминирует красная полевка (54 %), субдоминирует красно-серая (22 %), сравнительно многочисленна и рыжая (16 %). В незначительном количестве встречаются в россыпях обыкновенная и темная полевки, экономка, лесная мышь, лесная мышовка, лесной лемминг. В россыпях, граничащих со свежими вырубками, доля рыжей полевки возрастает до 35 %, а красно-серой снижается до 6 %. Наибольшее видовое разнообразие в россыпях наблюдается в межсезонье и зимой, когда многие виды переселяются сюда из прилежащих некаменистых стадий.

В подгольцовых еловых мелколесьях и березовых криво-лесьях обитают в основном красная (48 %) и красно-серая (45 %) полевки; встречаются рыжая, обыкновенная и темная полевки, лесной лемминг, лесная мышовка. Здесь находится верхний предел распространения обыкновенной белки.

Постоянные поселения грызунов в подгольцовом поясе приурочены к биотопу каменистых россыпей. Доминирует здесь красно-серая полевка (60 %), а красная является субдоминантом (36 %). На долю рыжей полевки в россыпях подгольцового пояса приходится 3 % от общего числа добытых грызунов. Кроме лесных полевков здесь в очень малом количестве обитают серые полевки, лесная мышовка, лесной лемминг.

В кустарниковых и кустарничковых тундрах наиболее многочисленна в отловах красная полевка (53 %), затем следуют красно-серая (38 %) и рыжая (6 %).

В характерных для гор Южного Урала травяно-моховых тундрах основной вид — красно-серая полевка, после него в отловах отмечена красная (соответственно 50 и 25 % от общего числа добытых здесь грызунов). Сравнительно многочисленны серые полевки: обыкновенная (10 %), темная (4 %), экономка (6 %), на долю рыжей приходится лишь 2 %.

В каменистых россыпях горно-тундрового пояса много красных и красно-серых полевков (45 и 42 % соответственно). Здесь встречаются также рыжая полевка, а из серых — обыкновенная, темная и полевка-экономка, изредка — лесной лемминг и лесная мышовка. Однако постоянные поселения образуют только первые два вида. Все остальные грызуны появляются здесь в благоприятные годы.

2.3. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЭНТОМОФАУНЫ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Энтомофауна Уральского хребта своеобразна. Здесь сочетаются виды с различными ареалами, а кроме многочисленных широкоареальных транспалеарктов и голарктов отмечены горнобореальные, аркто-альпийские, а также европейские и сибирские виды (Петерсен, 1924; Kuznezov, 1925; Фридолин, 1936). Довольно много видов — реликтов ледниковой эпохи, другие, как принято считать, сохранились на Урале с плиоцена. Предполагалось (Петерсен, 1924), что Урал служил убежищем третичной энтомофауны в ледниковую эпоху и затем именно отсюда сохранившиеся виды насекомых вновь заселили Европу. Н. Я. Кузнецов (1938), однако, признает эту роль Урала не столь широко, утверждая, что ледниковым убежищем могло быть лишь Приуралье.

Данные по истории флоры Урала (Горчаковский, 1969, 1975; Крашенинников, 1954), также свидетельствуют о наличии ледниковых убежищ на Урале, и наиболее обширным рефугиумом был, по всей видимости, район Южного Урала. В убежищах с третичной растительностью, как отмечает вслед за предшественниками Ю. М. Колосов (1936), характеризуя энтомофауну Урала, сохранился небольшой набор видов. Насекомые, как и другие беспозвоночные, имеют больше шансов сохраниться при таких ледниковых катастрофах, так как требуют для себя значительно меньшие участки территорий, чем более крупные теплокровные животные.

Эндемичных видов насекомых на Урале крайне мало. Все известные уральские эндемики найдены или на Южном Урале (жужелицы *Nebria uralensis* Glas., *Pterostichus urengaicus* Jur., *Carabus karpinskii* Kryzh.), или на Приполярном и Полярном (листоед *Chrysolina kusnetzovi* Jack., червец *Puto borealis* Borsch.) Такая немногочисленность эндемиков в столь обшир-

ном районе свидетельствует об относительной молодости его фауны¹.

Плейстоценовых реликтов среди насекомых не так много, как элементов третичной неморальной фауны. Это такие виды, как усач *Rosalia alpina* L., западнопалеарктический неморальный вид (изолированная популяция его обитает в Европе), найденный в дубравах Башкирии (Красная книга БАССР..., 1984). Другие известные представители этого палеархеатропического рода известны из Юго-Восточной Азии (пять видов) и Калифорнии. Третичным реликтом, возможно, является и жуколень (*Lucanus cervus* L.). В Южном Предуралье отмечена крайняя северо-восточная точка его нахождения (Ашинский район Челябинской области, устное сообщение З. И. Тюмасевой). Близкий, викарирующий вид *L. maculifemoratus* обитает в Приморье вместе с *Rosalia coelestina* Sem., викариатом *R. alpina*. Такие же амфипалеарктические ареалы с дизъюнкцией от Урала до Приморья у ряда видов дневных бабочек, представителей родов *Apatura* (*A. iris* L., *A. ilia* Schiff.), *Strymon* (*S. ilicis* Esp., *S. acaciae* F., *S. spini* Schiff.), а также *Argynnis* (*A. laodece* Pall.), *Limenititis* (*L. camilla* Schiff.), обитателей неморальной области Палеарктики. Указанные виды, скорее всего, не оставались в рефугиумах Южного Урала, а были оттеснены ледником на запад и частично восстановили свой ареал в постгляциальное время. Отсутствие в настоящее время сплошной неморальной зоны в Палеарктике с запада на восток препятствовало их распространению. Реликтами, сохранившимися на Южном Урале с плейстоцена, представляются и такие виды, как долгоножка *Tipula fenestrata* Schum., основной ареал которой находится в северо-западной Европе, но известна и ее находка из Южного Предуралья (Савченко, 1983); цикадка *Diplocolenus bensoni* China., найденная на горе Иремель (Ольшванг, Малоземов, 1987). Ранее она считалась эндемичной для горных районов Западной Европы. Большой интерес представляет недавняя находка в Башкирии дальневосточного вида — перламутровки непарной *Argynnis sagana* Dup. (Габидуллин, 1987). Вид распространен в Приморском крае, самая западная точка его нахождения была известна в районе г. Томска. На Южном Урале, по-видимому, существует небольшая островная его популяция, сохранившаяся с плейстоцена. Эта бабочка так же, как уже упомянутые долгоножка *T. fenestrata*, цикадка *D. bensoni*,

¹ Однако среди дождевых червей уровень эндемизма довольно высок, причем все они найдены в Южном Предуралье. Из 13 видов, известных с Урала (Перель, 1979), восемь — космополиты, один — широко распространенный восточный палеаркт — *Eisenia nordenskioldi* (Eisen.), четыре — встречаются только на Южном Урале (*Allolobophora diplotetrstheca* (Perel.), *A. tuberosa* Svet., *Eisenia intermedia* (Mich.) и *E. Uralensis* Mal.), виды рода *Eisenia* еще и на юго-востоке европейской части СССР. Это, безусловно, третичные реликты, живущие на Урале, как полагает Т. С. Перель (1979), с мелового периода.

явно сохранилась на Урале с доледниковых времен. Другие неморальные виды (*A. iris* или *A. laodice*), вероятно, просто частично восстановили свои ареалы в послеледниковье, так же, как это можно полагать по современным ареалам видов, считающихся «европейскими», «евро-сибирскими» или «восточно-палеарктическими». К западно-палеарктическим видам, найденным на Южном Урале, относятся такие бабочки, как желтушка *Colias myrmidone* Esp., парусник *Parnassius mnemosyne* L., сеница *Coenonympha arcania* L., долгоножки — виды, не переходящие за Урал дальше Западной Сибири. Основное число видов имеют более широкую область распространения, доходя от Европы до Енисея и Байкала, т.е. евро-сибирские ареалы. Это *Iphiclides podalirius* L., *Colias crocea* Fourc., *Melitae cinxia* L., многие долгоножки — *T. affinis* Schum., *T. subnodicornis* Mg., *T. macrocera* Zett., *Mongolojassus sibiricus* Horv. И, наконец, на Южном Урале есть и восточно-американские насекомые, ареалы которых распространяются от Урала в Сибирь. Таких видов немного: бабочки *Leptidea mossei* Fent., *Crabeta deidamia* Ev., *Erebia cyclopius* Ev., уже упоминавшаяся перламутровка *A. sagania*, слоник *Doritomus winteri* Kogot.

Большую часть современной энтомофауны Южного Урала составляют широко распространенные бореальные виды насекомых. Непосредственная близость степной зоны обуславливает довольно большое количество зональных степных видов. Соотношение на Южном Урале видов бабочек и долгоножек различной географической и зональной приуроченности по числу (А) и процентное (Б) таково:

Характер ареала	Чешуекрылые		Типулиды	
	А	Б	А	Б
Арктический и арктогорно-бореальный	7	3,8	6	19,4
Голарктический и транспалеарктический бореальный	74	40,9	8	25,8
Европейский	26	14,4	8	25,8
Амфипалеарктический дизъюнктивный	7	3,9	1	3,2
Западно-бореальный	26	14,4	6	19,4
Восточно-бореальный	8	4,4	—	—
Степной	30	16,6	2	6,4
Космополитический и палеотропический	3	1,6	—	—
Всего	181	100	31	100

Видно, что значительное число видов заселилось на Южный Урал с запада. Еще в прошлом столетии было замечено, что фауна бабочек Южного Урала носит европейский характер. В то же время Северный и Полярный Урал имеют много сибирских элементов фауны, отчего В. Э. Петерсен (1924) назвал Северное Зауралье Сибирью в Европе (на Южном Урале 14 % видов бабочек с европейским ареалом и 4 % — с сибирским, на Полярном — соответственно 6 и 9 % (Ольшванг, 1979)).

Сказанное относилось к доледниковым реликтам и постгляциальным видам, вновь занявшим территорию Южного Урала. Современники ледниковой эпохи обитают на Южном Урале. Причем в разных таксонах эти элементы представлены в неодинаковых соотношениях. Это арктоальпийские и даже арктические виды, ареалы которых находятся в тундровой зоне и в высокогорьях Евразии. Наиболее характерные гляциальные реликты в настоящее время обитают на островках тундровой растительности вершин горных хребтов. Такие очаги горной тундры наиболее выражены на самых крупных вершинах Южного Урала — Яман-Тау, Иремель, Зигальга, Уреньга и др. В настоящее время эти виды также находятся в своеобразных рефугиумах, как когда-то переживавшие ледниковое похолодание остатки плейстоценовой энтомофауны.

Из бабочек подобными реликтами являются желтушка *Colias palaeno* L. и перламутровка *Boloria aquilonaris* Stich. — обитатели болотных ассоциаций северной тайги и тундры, а также медведица *Holarctia cervini* Fell. (= *puengeleri* O. V. — Н), совка *Anarta cordigera* Thnb. (приводится по данным А. Ш. Габидуллиной (1987) и собственным наблюдениям) на горном массиве Иремель. Там находится наибольший по площади на Южном Урале массив горной тундры. Из обитающих на Иремеле насекомых некоторые арктоальпийские виды являются массовыми и доминируют в биоценозе. В первую очередь, это северный пластинчатый червец *Arctorthezia cataphracta* Shaw. (*Ortheziidae*) — самый многочисленный вид насекомых в горной тундре, биомасса которого достигала 3 г/м² (Ольшванг, 1984). Червец широко распространен в зоне тундры в высокогорьях Скандинавии, Урала, Сибири и Кавказа. Изолированная популяция этого вида живет и на Южном Урале. Довольно большая доля арктоальпийских видов среди южно-уральских комаров-долгоножек. Это *Tipula tristriata* Lund. — высокоширотный сибирский вид, *T. trispinosa* Lund., *T. excisa* Schum., *T. subexcisa* Lund., *T. kaisilai* Manh. — высокоширотные и высокогорные транспалеаркты, урало-сибирский высокогорный вид *T. dulkeiti* Sav.

Следует отметить также межледниковых реликтов того периода, когда получил развитие относительно сухой степной ландшафт. Наиболее характерный представитель этого периода — альпийская белянка *Synchlœ callidice* Hb., найденная в Ильменских горах. Этот вид распространен в горных тундрах Евразии, на Дальнем Востоке он встречается и в степях (Куренцов, 1965). К таким же межледниковым реликтам относят сатирид *Tryphysa phryne* Pall., *Coenonympha amaryllis* Stoll. и предположительно — долгоножку *Nephrotoma stackelbergi* Sav., обитающую в предгорных степях на Южном Урале и в Сибири (Савченко, 1983). Остатки перигляциальной фауны, по-видимому, сохраняются на остепненных вершинах некоторых гор, таких как серпентинитовые сопки в Ильменском заповеднике.

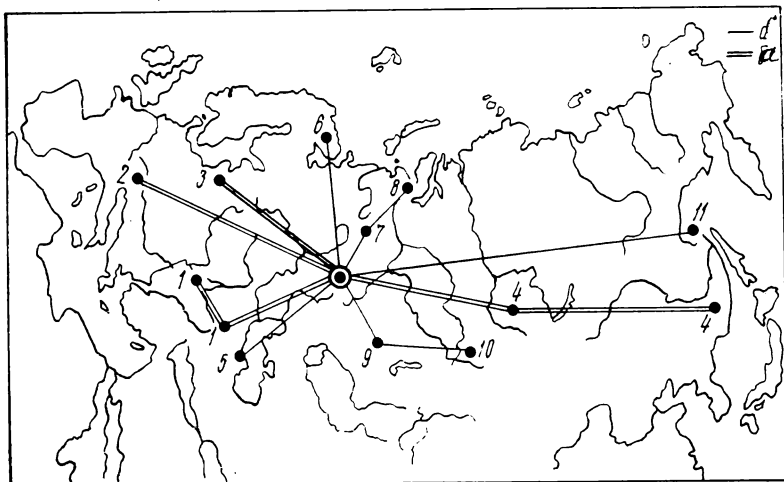


Рис. 2. Фаунистические связи реликтовых видов насекомых Южного Урала.

а — третичные, *б* — гляциальные реликты.
 1 — Крым — Кавказ (*Rosalia alpina*), 2 — горы средней Европы (*Diplocolenus bensoni*),
 3 — Северо-Западная Европа (*Tipula fenestrata*), 4 — Приморье, Средняя Сибирь (*Argynnis sagana*),
 5 — горы Кавказа (*Arctorthezia cataphracta*), 6 — Хибинь (*Tipula kaisilai*,
T. trispinosa, *Holoarctia cervini*), 7 — горы Северного Урала (*A. cataphracta*, *T. trispinosa*,
T. excisa, *T. tristriata*), 8 — горы Полярного Урала, Ямал (*T. tristriata*, *T. trispinosa*,
A. cataphracta, *Synchlloe callidis*), 9 — казахский мелкосопочник (*T. scripta*), 10 — Алтай —
 Саяны (*T. scripta*, *T. dulkeiti*, *T. subexcisa*), 11 — Шантарские острова (*T. kaisilai*).

Анализ палеоэнтомофауны легче проводить на жесткокрылых, остатки которых лучше сохраняются и достаточно обильно представлены по числу особей и видов.

Из приведенного краткого обзора видно, что на Южном Урале есть ряд видов насекомых, свидетелей конца плейстоцена и ледниковой эпохи; прослеживаются фаунистические связи этого района с различными регионами Евразии (рис. 2).

Среди жесткокрылых позднего кайнозоя разнообразной и многочисленной группой жуков в тафоценозах являются жужелицы (Медведев, 1976; Назаров, 1979; Киселев, 1981). Они же преобладают в составе почвенной фауны в различных современных биогеоценозах и достаточно хорошо изучены. Распространение жужелиц зависит от взаимодействия трех факторов: исторических причин, современных климатических и эдафических условий, способности к расселению (Крыжановский, 1983). С точки зрения истории и происхождения фауны жужелиц отдельных регионов, наибольший интерес представляют ареалы более локализованных видов, имеющих хорошо выраженные дизъюнкции, особенно в горных условиях. Один из интересных в этом отношении регионов — Южный Урал, где сложная история формирования природных ландшафтов обусловила в послетретичное время сравнительно большую разнородность фауны жужелиц, которая содержит различные по ге-

незису и экологии виды. Территория Южного Урала лежит в пределах трех геоботанических зон: лесной, лесостепной и степной (см. рис. 1). Наиболее полно исследована фауна жужелиц восточной части горных лесов, находящихся в пределах лесной зоны (Коробейников, 1979, 1986; Воронин, 1987), а также центральной высокогорной части (Матвеев, 1985; Кашеваров, 1986; Коробейников, 1986). Данные о современной и ископаемой фауне жужелиц западных предгорий Южного Урала приводятся нами впервые.

Исследования жужелиц в антропогенных отложениях проводятся в Евразии лишь в последнее время (Назаров, 1979; Медведев, 1976; Киселев, 1981; Lindroth, 1948; Coore, 1962, 1969). В Западной и Северо-Западной Сибири С. В. Киселевым (1973, 1981) прослежена смена фаун от позднего плиоцена до настоящего времени. В. И. Назаровым (1979) получены данные для территории Белоруссии по фауне лихвинского межледникового и валдайского оледенения. Интересны исследования голоценовых нор млекопитающих (Динесман, 1968; Медведев, 1976), а также насекомых пещер (Книсс, 1985). Рассмотрим кратко особенности фауны жужелиц отдельных частей Южного Урала в соответствии с геоботаническим районированием, проведенным Б. П. Колесниковым для Челябинской области (Колесников, 1961).

Подзона смешанных хвойно-широколиственных и южно-таежных хвойных лесов характеризуется наибольшим видовым богатством флоры и пестротой растительного покрова, представленного широким набором разнородных лесных, луговых, болотных, степных и горно-тундровых группировок (Колесников, 1961). Исследования фауны жужелиц западных предгорий Южного Урала проведены в широколиственных пихтово-еловых лесах в районе Игнатьевской пещеры и ее окрестностей. Обследованы долина р. Сим, прилегающие склоны и плакор (террасы с луговой растительностью, заросли кустарников, каменистые осыпи, лога, различные типы леса: дубняки, сосняки, производные березняки, осинники, вырубki на месте сосняков, луговые поляны). Данные о фауне и численности жужелиц собраны с помощью стандартных почвенных ловушек (стеклянных банок емкостью 0,5 л) в девяти биотопах и ручного отлова на экскурсионных маршрутах. За время учетов (с мая по август 1985 г.) было отловлено более 6 тыс. жужелиц, относящихся к 62 видам (табл. 3). Общий фон фауны жужелиц западной части подзоны составляют таежные виды с незначительным числом степных элементов: *Cicindela camrestris* L., *Notiophilus laticollis* Chd., *Poecilus cupreus* L. Наряду с ними в составе фауны существенное место (более 30 %) занимают виды, характерные для зоны смешанных и лиственных лесов европейской части Союза. Некоторые из них — общие с видами таежной зоны: *Carabus cancellatus* Ill., *C. glabratus* Pk., *Pterostichus ni-*

Таблица 3

Видовой состав и размещение жужелиц горных лесов Южного Урала

Виды	Ильменский заповедник	Южно-Уральский заповедник	Горная тундра	Бассейн р. Сим
<i>Cicindela silvatica</i> L.	+	—	—	—
<i>C. hybrida</i> L.	—	+	—	—
<i>C. campestris</i> L.	+	+	—	+
<i>Calosoma inquisitor</i> L.	—	+	—	—
<i>C. sycophanta</i> L.	+	—	—	—
<i>C. denticolle</i> Gebl.	+	+	—	—
<i>C. investigator</i> Ill.	—	+	—	—
<i>Carabus jantinus</i> Ganglb.	+	—	—	—
<i>C. violaceus</i> L.	+	—	—	—
<i>C. aurolimbatus</i> Dej.	+	—	—	—
<i>C. exaratus</i> Quens.	+	—	—	—
<i>C. schoenherrii</i> F.—W.	+	+	—	+
<i>C. convexus</i> F.	+	+	—	—
<i>C. clatrathus</i> L.	+	—	—	—
<i>C. granulatus</i> L.	+	+	—	+
<i>C. cancellatus</i> Ill.	+	—	—	+
<i>C. arcensis</i> Hbst.	+	—	—	+
<i>C. stscheglovi</i> Mnnh.	+	—	—	—
<i>C. henningi</i> F.—W.	—	+	—	+
<i>C. aeroginosus</i> F.—W.	+	+	—	—
<i>C. karpinskii</i> Kryh.	—	+	+	—
<i>C. estreicherii</i> F.—W.	+	—	—	—
<i>C. sibiricus</i> F.—W.	+	—	—	—
<i>C. glabratus</i> F.—W.	+	+	—	+
<i>Cychrus caraboides</i> L.	+	+	—	+
<i>Nebria livida</i> L.	+	—	—	—
<i>N. uralensis</i> Glas.	—	+	+	—
<i>N. gyllenhali</i> Schenh.	—	+	—	—
<i>Leistus rufescens</i> F.	+	—	—	—
<i>Notiophilus aquaticus</i> L.	+	+	+	+
<i>N. palustris</i> Duft.	+	+	—	+
<i>N. laticollis</i> Chd.	—	+	+	+
<i>N. biguttatus</i> F.	+	+	+	+
<i>Elaphrus uliginosus</i> F.	—	+	—	—
<i>E. cupreus</i> Duft.	+	+	—	+
<i>E. riparius</i> L.	+	+	—	+
<i>Loricera pilicornis</i> F.	+	+	—	+
<i>Clivina fossor</i> L.	—	+	—	+
<i>Dyschirius politus</i> Dej.	—	+	—	—
<i>D. aeneus</i> Dej.	+	—	—	—
<i>D. salinus</i> Schaum.	—	+	—	—
<i>D. globosus</i> Hbst.	+	+	—	—
<i>Brosicus cephalotes</i> L.	+	+	—	+
<i>Perileptus areolatus</i> Creutz.	—	+	—	—
<i>Lasiotrechus discus</i> L.	—	—	—	+
<i>Trechoblemus micros</i> Pz.	—	—	—	+
<i>Epaphius rivularis</i> Cyll.	+	+	—	—
<i>E. secalis</i> Pk.	+	+	—	+

Продолжение табл. 3

Виды	Ильменский заповедник	Южно-Уральский заповедник	Горная тундра	Бассейн р. Сим
<i>Trechus rubens</i> F.	—	+	—	—
<i>Tachyta nana</i> Gyll.	—	+	—	+
<i>Asaphidion flavipes</i> L.	—	+	—	—
<i>Bembidion lampron</i> Hbst.	—	+	+	+
<i>B. properans</i> Gebl.	—	+	+	+
<i>B. biguttatum</i> F.	+	+	—	—
<i>B. guttula</i> F.	—	+	—	—
<i>B. punctulatum</i> , Drop.	—	+	—	—
<i>B. gilvipes</i> Sturm.	+	—	—	—
<i>B. schueppeli</i> Dej.	—	+	—	—
<i>B. quadrimaculatum</i> L.	+	+	+	+
<i>B. quadripustulatum</i> Sov.	—	+	—	—
<i>B. doris</i> Panz.	+	—	—	—
<i>B. articulatum</i> Panz.	+	+	—	+
<i>B. octomaculatum</i> Soffe.	+	—	—	—
<i>B. semipunctatum</i> Don.	—	+	—	—
<i>B. obliguum</i> Sturm.	+	+	—	—
<i>B. varium</i> Oliv.	+	—	—	—
<i>B. dentellum</i> Thunb.	—	+	—	—
<i>B. minimum</i> F.	+	—	—	—
<i>B. crenulatum</i> Sahlb.	—	—	+	—
<i>B. fellmani</i> Mnnh.	—	—	+	—
<i>B. hiperboreorum</i> Munst.	—	+	—	—
<i>B. hirmocleum</i> Chand.	—	+	—	—
<i>B. saxatile</i> Gyll.	—	—	+	+
<i>B. bruxelense</i> Wesm.	+	+	—	—
<i>B. obscurellum</i> Motsch.	—	+	—	—
<i>B. petrosum</i> Gebl.	+—	—	—	—
<i>B. femoratum</i> Sturm.	+	—	—	—
<i>B. andrea</i> subsp. <i>polonicum</i> Mull.	+	—	—	—
<i>B. nitidulum</i> Marsh.	—	+	—	—
<i>Patrobus assimilis</i> Chd.	+	+	+	—
<i>P. excavatus</i> Pk.	+	+	—	—
<i>Poecilus punctulatus</i> Schall.	+	—	—	—
<i>P. lepidus</i> Leske	+	+	—	+
<i>P. cupreus</i> L.	+	+	+	+
<i>P. versicolor</i> Sturm.	+	+	—	—
<i>P. vernalis</i> Pk.	+	+	—	—
<i>Pterostichus aterrimus</i> Hbst.	+	—	—	—
<i>P. oblongopunctatus</i> F.	+	+	—	+
<i>P. niger</i> Schall.	+	+	—	+
<i>P. melanarius</i> Ill.	+	+	—	—
<i>P. nigrita</i> F.	+	+	+	+
<i>P. anthracinus</i> Ill.	+	—	—	—
<i>P. gracilis</i> Dej.	—	+	—	—
<i>P. strenuus</i> Pz.	+	+	—	+
<i>P. diligens</i> Sturm.	+	+	—	+
<i>P. kaninensis</i> Popp.	—	—	+	—
<i>P. aethiops</i> Pz.	—	—	—	+

Продолжение табл. 3

Виды	Ильменский заповедник	Южно-Уральский заповедник	Горная тундра	Бассейн р. Сим
<i>P. mannerheimi</i> Dej.	+	+	+	+
<i>P. kokeili</i> Mull.	—	—	+	—
<i>P. uralensis</i> Motsch.	+	+	—	+
<i>P. magus</i> Esch.	+	—	—	+
<i>P. urengaicus</i> Jur.	—	+	+	—
<i>Olistopus sturmi</i> Duft.	+	+	—	—
<i>O. rotundatus</i> Pk.	+	—	—	—
<i>Agonum obscurum</i> Hbst.	+	+	—	+
<i>A. assimile</i> Pk.	+	+	—	+
<i>A. mannerheimi</i> Dej.	—	+	—	—
<i>A. livens</i> Gyll.	+	—	—	—
<i>A. quadripunctatum</i> Dej.	+	+	—	—
<i>A. impressum</i> Pz.	+	—	—	—
<i>A. marginatum</i> L.	+	+	—	—
<i>A. sexpunctatum</i> L.	+	+	+	+
<i>A. ericeti</i> Pz.	+	—	—	—
<i>A. mulleri</i> Hbst.	+	—	—	+
<i>A. gracilipes</i> Duft.	+	+	+	—
<i>A. lugens</i> Duft.	—	+	—	—
<i>A. dolens</i> C. Sahlb.	—	+	—	—
<i>A. versutum</i> Gyll.	—	+	—	—
<i>A. viduum</i> Pz.	+	+	—	+
<i>A. moestum</i> Duft.	+	+	—	—
<i>A. micans</i> Nic.	+	—	—	+
<i>A. fuliginosum</i> Pz.	+	+	—	+
<i>A. gracile</i> Gyll.	+	+	—	+
<i>A. thorey</i> Dej.	+	—	—	+
<i>Synuchus nivalis</i> Pk.	+	+	+	+
<i>Calathus halensis</i> Schall.	+	+	—	—
<i>C. erratus</i> C. Halb.	+	—	—	—
<i>C. ambiguus</i> Pz.	+	—	—	—
<i>C. melanocephalus</i> L.	+	+	+	+
<i>C. micropterus</i> Duft.	+	+	+	+
<i>Amara similata</i> Gyll.	+	+	—	—
<i>A. plebeja</i> Gyll.	+	+	—	—
<i>A. ovata</i> F.	+	+	—	—
<i>A. nitida</i> Sturm.	+	+	—	+
<i>A. convexior</i> Steph.	—	+	—	—
<i>A. communis</i> Pz.	+	+	+	—
<i>A. lunicollis</i> Schödte	—	+	—	—
<i>A. littorea</i> Thoms.	+	—	—	—
<i>A. aenea</i> Deg.	+	+	—	+
<i>A. spreti</i> Dej.	—	+	—	—
<i>A. famelica</i> Zimm.	+	—	—	—
<i>A. eurynota</i> Pz.	+	+	—	—
<i>A. fameliaris</i> Duft.	+	+	—	+
<i>A. tibialis</i> Pk.	+	+	+	+
<i>A. ingenua</i> Duft.	+	+	—	—
<i>A. municipalis</i> Duft.	+	+	—	—
<i>A. errathica</i> Duft.	—	—	+	—
<i>A. bifrons</i> Gyll.	+	+	—	—
<i>A. infima</i> Duft.	+	—	+	—

Продолжение табл. 3

Виды	Ильменский заповедник	Южно-Уральский заповедник	Горная тундра	Бассейн р. Сим
<i>A. brunnea</i> Gyll.	+	+	+	—
<i>A. apricaria</i> Pk.	+	+	—	—
<i>A. fulva</i> Dej.	+	+	—	—
<i>A. concularis</i> Duft.	—	+	—	—
<i>A. equestris</i> Duft.	+	+	—	—
<i>A. majuscula</i> Chd.	+	—	—	—
<i>Curtonotus aulicus</i> Pz.	+	+	—	—
<i>C. convexiuscula</i> Marsh.	+	—	—	—
<i>C. desertus</i> Kryn.	+	—	—	—
<i>C. alpinus</i> F.	—	—	+	—
<i>Anisodactylus binotatus</i> F.	+	+	—	—
<i>A. nemorivagus</i> Duft.	—	+	—	—
<i>A. signatus</i> Pz.	—	+	—	—
<i>Stenolophus mixtus</i> Herbst	+	+	—	—
<i>Acupalpus meredianus</i> L.	+	+	—	—
<i>Bradycellus collaris</i> Payk.	+	+	—	—
<i>Trichocellus mannerheimi</i> R. Sahlb.	—	—	+	—
<i>Dicheirotrichus ustulatus</i> Dej.	+	—	—	—
<i>Ophonus punctulatus</i> Duft.	+	+	—	—
<i>O. seladon</i> Schaub.	—	+	—	—
<i>O. puncticollis</i> Pk.	—	—	—	+
<i>Pseudophonus rufipes</i> Deg.	+	+	—	+
<i>P. calceatus</i> Duft.	+	+	—	—
<i>Harpalus affinis</i> Schrnk.	+	+	—	+
<i>H. distinguendus</i> Duft.	+	+	—	—
<i>H. smaragdinus</i> Duft.	+	—	—	+
<i>H. atratus</i> Latr.	+	—	—	—
<i>H. quadripunctatus</i> L.	+	—	—	+
<i>H. luteicornis</i> Duft.	—	—	—	+
<i>H. latus</i> L.	+	+	—	+
<i>H. wincleri</i> Schaub.	—	+	—	—
<i>H. politus</i> Dej.	+	—	—	—
<i>H. tardus</i> Pz.	+	+	—	—
<i>H. calathoides</i> Motsch.	+	—	—	—
<i>H. anxius</i> Duft.	+	—	—	—
<i>H. vernalis</i> Duft.	+	—	—	—
<i>H. progrediens</i> Schb.	+	—	—	—
<i>Callistus lunatus</i> F.	—	+	—	—
<i>Chlenius vestitus</i> Pk.	+	+	—	—
<i>Ch. nigricornis</i> F.	+	+	—	+
<i>Ch. nitidulus</i> Schr.	—	+	—	—
<i>Ch. tristis</i> Schall.	—	+	—	—
<i>Oodes helopioides</i> F.	+	—	—	—
<i>O. gracilis</i> Villa	+	—	—	—
<i>Badister unipuctulatus</i> Bon.	+	—	—	—
<i>B. bipustulatus</i> F.	+	+	—	+
<i>B. sodalis</i> Duft.	—	—	—	+
<i>B. pettatus</i> Pz.	+	—	—	—

Виды	Ильменский заповедник	Южно-Уральский заповедник	Горная тундра	Бассейн р. Сим
<i>B. dilatatus</i> Chd.	+	—	—	—
<i>B. lacertosus</i> Sturm.	+	+	—	—
<i>Licinus depressus</i> Pk.	+	+	—	—
<i>L. cassideus</i> F.	+	—	—	—
<i>Panageus cruxmajor</i> L.	—	+	—	+
<i>Masoreus weiterhali</i> Gyll.	+	—	—	—
<i>Odocantha melanura</i> L.	+	—	—	—
<i>Lebia cyanocephala</i> L.	+	+	—	—
<i>L. crux minor</i> L.	+	—	—	+
<i>Dromius agilis</i> F.	—	+	—	—
<i>D. quadraticollis</i> A. Mor.	+	+	—	—
<i>D. fenestratus</i> F.	—	+	—	—
<i>D. angusticollis</i> R. Sahlb.	+	—	—	—
<i>Philorhisus notatus</i> Steph.	+	—	—	—
<i>Microlestus maurus</i> Sturm.	+	+	—	—
<i>M. minutulus</i> Gz.	+	+	—	—
<i>Syntomus truncatellus</i> L.	+	+	—	—
<i>Cymindis angularis</i> Gyll.	+	—	—	—
<i>C. vaporarium</i> L.	+	—	—	—
<i>Brachynus crepitans</i> L.	+	—	—	—

ger Schall., *P. oblongopunctatus* F., *P. aethiops* Pz., *Calathus microptherus* Duft., *Harpalus quadripunctuatus* L. Особое своеобразие фауне жуужелиц западных склонов Южного Урала придает значительно число европейских видов: *N. laticollis* Chd., *Bembidion saxatile* Gyll., *Badister sodalis* Duft., *Chlenius nigricornis* F. и др. С другой стороны, она обогащается за счет видов сибирского происхождения *Carabus henningi* F.-W., *C. schoenherri* F.-W., *Pterostichus mannerheimi* Dej., *P. magus* Esch.

К числу наиболее характерных элементов фауны относятся *Eraphius secalis* Pk., *A. obscurum* Hbst., *H. atratus* Latr., которые вместе с многочисленными здесь *C. granulatus* L., *P. niger* Schall., *P. oblongopunctatus* F. типичны для неморальных лесов более западных районов европейской части (Арнольди и др., 1972; Васильева, 1973; Жеребцов, 1979). Наконец, весьма показателен и специфичен для рассматриваемого района эндемичный вид *Pterostichus urengaicus* Jur., который совместно с *P. uralensis* Motsch. в дубовых лесах составлял более половины (47—61 %) общей численности жуужелиц в биотопе (табл. 4). В целом по численности в фауне изучаемого района, кроме названных видов, наиболее представительны в различных типах леса *C. granulatus* L., *C. henningi* F.-W., *P. oblongopunctatus* F., *P. niger* Schall., *P. mannerheimi* Dej., *Amara nitida* Sturm., в открытых биотопах *Poecilus lepidus* Leske., *P. cupreus* L., *A. sexpunctatum* L. Несмотря на значительную общность массовых видов *C. granulatus* L., *P. niger* Schall., *P. oblongopunctatus* F.,

Таблица 4

Распределение массовых видов жужелиц в основных элементах ландшафта в районе Игнatieвской пещеры (р. Сим), %

Виды	Дубняк		Березняк	Осинник	Вырубка	Суходольный луг	Пойменный луг	Кустарниковые заросли	Лог
	1	2							
<i>Carbus granulatus</i>	+	8,1	—	+	4,2	2,5	—	+	2,4
<i>C. cancellatus</i>	+	+	—	—	2,5	—	—	—	—
<i>C. henningi</i>	—	1,7	—	2,4	—	—	—	2,7	—
<i>Cychnus caraboides</i>	—	+	2,2	—	+	+	—	+	+
<i>Dyschirius</i> sp.	—	—	—	—	—	—	32,3	—	—
<i>Poecilus lepidus</i>	—	—	+	+	14,8	—	4,5	—	—
<i>P. cupreus</i>	—	—	+	+	19,7	27,1	31,5	—	—
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	24,5	15,9	54,8	42,9	8,5	4,9	+	31,3	30,8
<i>P. niger</i>	4,1	12,1	11,4	9,6	3,2	4,9	+	13,3	2,4
<i>P. mannerheimi</i>	7,3	1,7	1,8	2,4	4,9	—	—	+	7,7
<i>P. uralensis</i>	48,4	19,3	19,7	14,7	31,8	11,2	2,5	7,8	6,5
<i>P. urengaicus</i>	12,8	28,5	1,1	9,5	4,0	4,9	—	28,7	38,6
<i>Agonus sexpunctatum</i>	—	+	—	+	+	14,8	5,1	—	+
<i>Amara nitida</i>	+	5,3	—	8,4	+	9,9	14,6	+	+
<i>Harpalus luteicornis</i>	+	+	4,4	2,4	2,5	2,5	—	+	+

Примечание. (—) — вид отсутствует, (+) — вид редок.

P. mannerheimi Dej., *P. uralensis* Motsch., *Amara communis* Pz., на западном склоне снижается роль *P. melanarius* Ill., на восточном отсутствуют *C. henningi* F.-W., *Cychnus caraboides* L., *P. urengaicus* Cur., *A. nitida* Sturm., *H. luteicornis* Duft. В наиболее возвышенной центральной части Южного Урала (рассматриваемой подзоны) выделяется два изолированных друг от друга высотных пояса: горных темнохвойных лесов (верхняя граница образована главным образом еловыми и пихтово-еловыми редкостойными лесами паркового типа с сильно развитым травяным покровом) и горно-тундровый, образованный каменистыми россыпями и горными тундрами (Колесников, 1961; Горчаковский, 1975).

Фауну жужелиц темнохвойных лесов можно рассмотреть на примере Южно-Уральского заповедника (см. табл. 3), территория которого находится на стыке трех ландшафтных районов: гольцово-темнохвойного, сосново-широколиственного и мелколиственно-соснового (Кашеваров, 1986). Общей особенностью фауны жужелиц горных лесов центральной части Южного Урала является абсолютное преобладание таежных видов, среди которых европейский элемент доминирует над сибирским. К числу сибирских видов, распространенных от восточного склона до западных предгорий, относятся *C. schoenherri* F.-W., *P. mannerheimi* Dej., *P. uralensis* Motsch. и впервые здесь от-

меченные *Calosoma investigator* Ill., *C. henningi* F.-W. В темнохвойных лесах подзоны хорошо выражен комплекс бореомонтанных видов: *Nebria gyllenhali* Schenh., *Notiophilus aquaticus* L., *Epaphius rivularis* Gyll., *Bembidion nitidulum* Marsh., *Amara brunnea* Gyll. Среди них интересен *E. rivularis* Gyll., соединяющий западную и восточную части ареала, а также европейский *B. nitidulum* Marsh. Из арктоальпийских видов следует отметить *Bembidion hyperboreorum* Munst. и *B. obscurum* Motsch. Именно в горной части Южного Урала встречаются эндемичные виды *Carabus karpinskii* Kryzh., *Nebria uralensis* Glas., *P. urengaicus* Jug. В комплексе неморальных видов необходимо упомянуть представителей рода *Calosoma* — *C. inquisitor* L. и *Anizodactylus nemorivagus* Duft., типичных обитателей дубовых лесов (Арнольди, 1958), встреченных только в этой части Южного Урала. Степной элемент фауны жужелиц этой подзоны довольно представлен, но уступает по числу видов восточной и западной частям Южного Урала. Только здесь были встречены *Agonum lugens* Duft. и *Olistopus sturmi* Duft.

Характеризуя фауну горных темнохвойных лесов с количественной стороны, среди видов, преобладающих по обилию, следует отметить *Calathus micropterus* Duft., *P. niger* Schall., *P. oblongopunctatus* F., *E. secalis*, *P. pilicornis* L. В хвойно-широколиственных лесах существенное место занимают эндемичный вид *P. urengaicus* Jug., а также *P. uralensis*, *P. oblongopunctatus* F. (Кашеваров, 1986). Горно-тундровый пояс подзоны представлен изолированными участками на самых высоких горных вершинах (Яман-Тау, Иремеле, Зигальге, Нургуше и др.), однако именно здесь отмечены наиболее древние элементы фауны жужелиц, свидетельствующие об истории и времени ее формирования. Несмотря на относительную бедность видового состава (см. табл. 3), в фауне жужелиц горно-тундрового пояса наряду с широко распространенными видами, свойственными наиболее типичным лесным и околородным ландшафтам, содержатся бореомонтанные, арктоальпийские и эндемичные виды. К числу первых (бореомонтанных) относятся *N. aquaticus* L., *A. erratica* Duft., *A. brunnea* Gyll., *P. kokeili* Mill., встречающиеся также в равнинных южных тундрах Приобского Севера (Коробейников, 1987). Особенно интересна группа видов с арктоальпийским распространением, для которых гольцы Южного Урала представляют собой изолированные от основного ареала участки. Приводим краткую характеристику основных местообитаний некоторых видов этой группы.

1. *Pterostichus kaninensis* Porp.— арктоальпийский вид, известен из европейского сектора Субарктики, встречается на горных хребтах п-ова Канин (Porpius, 1910). На Южном Урале встречен на вершинах гор Иремель, Нургуш, хребта Таганай. Обитает в горных тундрах различных типов, многочислен в гольцовом поясе на курумниках.

2. *Curtonotus alpinus* F.— голарктический тундровый вид, отмечен также в горах Центральной Европы и в высокогорьях Монголии (Крыжановский, 1965, 1983). На Южном Урале найден впервые на вершине горы Нургуш (1406 м над ур. м) в сухой горной тундре. В зональной тундре — эврибионтный вид, предпочитает луговые участки в поймах рек и плакорные сухие тундры (Коробейников, 1987).

3. *Trichocellus mannerheimi* Sahlb.— голарктический бореальный вид, характерен для тундры (Крыжановский, 1983). На Южном Урале встречен на вершине горы Иремель (первая находка), хребте Таганай (гора Круглица); типичный обитатель горной тундры.

4. *Pterostichus kokeili* Mill.— встречается по всему Уралу — от Южного до Полярного (Шиленков, Воронов, 1973; Седых, 1974; Коробейников, 1986). На Южном Урале встречен на вершинах гор Иремель и Нургуш, редок. В южной тайге предпочитает елово-пихтовые, смешанные леса, многочислен на вырубках елово-пихтового леса (Шиленков, Воронов, 1973).

5. *Bembidion crenulatum* R. Sahlb.— восточно-сибирский вид (Porrius, 1910; Бударин, Матис, 1981). На Полярном Урале отмечен на каменистых берегах рек (Седых, 1974). На Южном Урале встречен на вершине горы Иремель на участке травяно-моховой тундры, редок.

6. *Bembidion fellmani* Mnnh.— бореальный вид, в зональной тундре встречен в пойме рек на луговых участках и песчаных косах (Коробейников, 1987). На Южном Урале обнаружен на вершинах гор Иремель, Зигальга, Таганай, Нургуш, Юрма. Обитает во влажных местах (в расщелинах скал, у воды) в каменистой тундре.

Своеобразие фауне гольцов придают эндемичные виды.

1. *Carabus karpinskii* Kryzh.— описан О. Л. Крыжановским (устное сообщение) по находкам А. Б. Матвеева на горе Иремель как эндемичный вид Южного Урала. За последнее десятилетие (1977—1987 гг.) этот вид нами был обнаружен на хребтах Уреньга, Нургуш, Иремель. Обитает в горных тундрах и каменистых россыпях гольцового пояса. Кроме тундровых участков вершин и курумников может встречаться на лугах подгольцового пояса (Кашеваров, 1986).

2. *Nebria uralensis* Glas.— впервые был найден Е. Г. Роддом, а затем Г. Г. Якобсоном в верховьях р. Белой в Башкирии (Глазунов, 1901). Нами отмечен на горах Яман-Тау (первая находка), Иремель, Таганай, Нургуш. Обитает в каменистых и травяно-моховых тундрах (по краям так называемых «котлов» (Тюлина, 1931), заполненных водой) и на каменистых россыпях вершин и склонов гольцов. Распространен в высокогорной части Челябинской области и Башкирии. Для Ильменского хребта (восточный склон Южного Урала) указан ошибочно (Коробейников, 1979).

3. *Pterostichus urengaicus* Jur.—распространен довольно широко в пределах центральной горной части Южного Урала и Предуралья. Кроме горно-тундрового пояса высокогорий встречается и в горно-лесном. Многочислен в широколиственных и смешанных лесах Башкирского Предуралья (Кашеваров, 1983, 1986; Матвеев, 1983, 1985). Нами встречен на горах Ирмель, Таганай, Уреньга, а также в широколиственных лесах и позднеголоценовых захоронениях (см. табл. 3) бассейна р. Сим (Челябинская область).

4. *Pterostichus uralensis* Motsch.—распространен от Южного до Полярного Урала (Шиленков, Воронов, 1973; Седых, 1974; Коробейников, 1979; Кашеваров, 1986); кроме того, отмечен в Среднем Поволжье как многочисленный вид в сосновых лесах Раифского массива (Жеребцов, 1979). На восточном склоне Южного Урала предпочитает сухие сосновые леса (Коробейников, 1979), на западном — многочислен в различных типах леса, вырубках и позднеголоценовых захоронениях (табл. 4, 5) бассейна р. Сим.

Подзона сосново-березовых лесов. Фауна жужелиц изучена преимущественно в Ильменском заповеднике и в Восточном Зауралье (Тихомирова и др., 1973; Коробейников, 1979). К настоящему времени для заповедника и некоторых сопредельных территорий (Воронин, 1987) известно 157 видов жужелиц, относящихся к 44 родам (см. табл. 2). Анализ распространения видов (Якобсон, 1905—1916; Крыжановский, 1965, 1983) показывает, что в составе фауны жужелиц этого района есть таежные, лесостепные и степные элементы и отсутствуют бореомонтанные и неморальные виды. На современный облик фауны жужелиц этой подзоны накладывает отпечаток пограничное положение с лесостепью. В составе фауны жужелиц участвует довольно значительное количество лесостепных и особенно степных элементов. Среди них большая часть — редкие виды, встречающиеся спорадически: *C. campestris* L., *Calosoma denticole* Gebl., *Carabus sibiricus* F.-W., *N. laticollis* Chd., *P. punctulatus* Duft. и др. Вместе с тем некоторые виды довольно многочисленны. Сюда следует отнести прежде всего обитателей лесостепи: лесной вид *Carabus stscheglovi* Mpph. и луговой *Carabus estreicheri* F.-W. Из степных видов наиболее многочисленны в открытых биотопах *P. cupreus* L., *Amara ingenua* Duft., *A. equestris* Duft. Некоторые степные виды (*A. equestris* Duft., *Harpalus anxius* Duft., *H. vernalis* Duft.) распространяются в основном благодаря наличию участков горной лесостепи — на серпентинитовых сопках в Ильменском заповеднике, на предвершинных участках гор Егозинская и Сугомак под Кыштымом и т. д. Такие изолированные участки степной растительности в горно-лесной зоне Южного Урала являются, по видимому, реликтами сухой и теплой фазы второй половины голоцена, когда изменение климата повлекло за собой сме-

Окончание табл. 5

Группа	Сим I				Сим II				Сим III						
	Слой 1		Слой 2		Слой 1		Слой 2		Слой 1		Слой 2а		Слой 2б		
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	
<i>Liophlocus tessellatus</i> Müll.	4	2	1	1											
<i>Sciaphobus asperatus</i> Bond.	2	1													
<i>Brachysomus echinatus</i> Bond.	2	1							6	3	7	4	1	1	
<i>Sitona lineelus</i> Bond.	1	1									2	1	2	1	
<i>Sitona</i> sp. 1	1	1													
<i>Sitona</i> sp. 2	1	1													
<i>Hylobius abietis</i> L.	3	2									3	2			
<i>Phytonomus meles</i> F.	1	1			1	1									
<i>Ph. ornatus</i> Cap.											1	1			
<i>Ph.</i> sp.	1	1									1	1			
<i>Phyncolus</i> sp.													1	1	
<i>Pissodes pini</i> L.											2	2	1	1	
<i>Ceutorhynchus asperiflorum</i>	1	1													
<i>C. virgatus</i> Gyll.									3	1					
<i>Rhinoncus</i> sp.	1	1													
<i>Apion</i> sp.	3	2													
Curculionidae indet.	35	22	1	1	2	1			7	3	2	1	2	1	
Curculionidae всего	96	53	2	2	26	13	6	3	41	20	66	32	34	19	
Ipidae															
<i>Scolytus</i> sp.											1	1			
<i>Ips asuminatus</i> Gyll.											1	1	1	1	
Ipidae всего	359	149	19	16	66	39	18	9	79	44	141	79	101	85	
COLEOPTERA всего															
NEUROPTERA															
Myrmeleontidae															
<i>Myrmeleon</i> sp.											1	1			
HYMENOPTERA															
Tenthredinidae											8	4			
Ichneumonidae	84		1	1	13		1	1	4	4	15	9			
Formicidae															
<i>Mirmica</i> sp.									3	3	5	5	1	1	
<i>Formica</i> sp.									8	8	4	4	1	1	
<i>Camponotus herculeanus</i> L.									30	27	20	20	21	21	
<i>Lasius</i> sp.													1	1	
Formicidae indet.	8	8			4	4					4	3			
Formicidae всего	8	8			4	4			41	38	33	32	24	24	
HYMENOPTERA indet.	9				10		1						22	6	
HYMENOPTERA всего	101	8	1	1	27	4	2	1	45	42	56	45	46	30	
DIPTERA											2	2			
LEPIDOPTERA	1	1							2	2					
INSECTA indet.	101		1		24		12		10	3	80	15	59	28	
INSECTA всего	562	158	21	17	117	43	32	10	136	91	280	142	206	143	

Примечание. А — количество остатков, Б — особей.

щение растительных зон в северном направлении (Горчаковский, 1969). Очевидно, к этому времени следует относить массовое проникновение степных и лесостепных видов жужелиц на Южный Урал вслед за экспансией степной растительности. В настоящее время фауна жужелиц подзоны находится под сильным влиянием хозяйственной деятельности человека. Нам установлено, что наибольшее количество лесостепных и степных видов жужелиц на территории Ильменского заповедника осваивает антропогенные ландшафты (залежи, населенные пункты, огороды и пр.). Это характерно для родов *Poecilus*, *Amara*, *Harpalus* и др. Известны случаи завоза инорайонных видов. Например, можно сослаться на совершенно уникальные находки двух видов рода *Carabus*: *C. exaratus* Quens., *C. janthinus* Ganglb., известных из горных и равнинных лесов Кавказа (Крыжановский, 1983).

В целом для горных лесов Южного Урала от западных предгорий (р. Сим) до Восточного Зауралья (лесостепного) отмечено около 220 видов жужелиц (см. табл. 3). По характеру распространения преобладают таежные виды, характерные для зоны смешанных лесов, и степные. При относительно высокой степени сходства видового состава (многие виды распространены по всей полосе горных лесов) наблюдается различие в фауне отдельных его частей, и прежде всего — на восточном и западном склонах. Так, на западном склоне больше видов, характерных для смешанных и лиственных лесов европейской части Союза, и их число постепенно уменьшается с запада на восток. Это очень интересная группа, по своему происхождению связанная с фауной широколиственных лесов подзоны смешанных лесов из тех районов Европы, которые не покрывались ледником и где частью уцелела доледниковая плиоценовая фауна, продвинувшаяся после отступления ледника на восток и достигшая частично Урала и даже Енисея (Арнольди, 1953). Палеогеографические данные по истории Южного Урала показывают, что этот район не покрывался ледником даже в эпоху максимального оледенения Русской платформы, и лишь в центральных его частях на отдельных вершинах высоких хребтов в ледниковые эпохи, видимо, существовали небольшие ледники (Антропоген..., 1965). Поэтому в эпоху максимального (днепровского) оледенения в некоторых районах Южного Урала и Предуралья сохранились широколиственные леса (Горчаковский, 1969). Весьма вероятно, что в такого рода убежищах могла сохраниться некоторая часть видов неморального комплекса жесткокрылых, в том числе и жужелиц. Об этом, в частности, свидетельствует наличие видов с амфипалеарктическим распространением, в своем происхождении связанных с широколиственными или темнохвойно-широколиственными лесами (Крыжановский, 1983). Сюда следует отнести *Calosoma sycophanta* L., *C. inquisitor* L., *Lasiotrechus discus* L., которые рас-

пространены в широколиственных лесах Европы и Кавказа, а также на Дальнем Востоке. Следующая наиболее древняя по происхождению группа — эндемичные виды. Эндемичные жужелицы Южного Урала по своему генезису исторически связаны с видами Восточной Сибири (ангарской фауной). Так, *N. uralensis* близок к сибирским видам этого рода — *N. subdilatata* Motsch., *N. baicalica* Motsch., распространенным в горной части Южного Урала (Шиленков, 1974). *C. karpinskii* систематически близок к *C. odoratus* — ангарскому виду. Эндемичные *P. urengaicus* и *P. uralensis* относятся к сибирскому подроду *Eurypervis*. Эндемизм жужелиц Южного Урала известен только на видовом уровне, который, как правило, имеет четвертичный возраст (Крыжановский, 1965). О времени экспансии и путях проникновения горных видов Южной Сибири на Южный Урал можно судить лишь на основе имеющихся флористических данных. По мнению И. М. Крашенинникова (1954), накануне максимального оледенения в некоторых районах Южного Урала сложилась физико-географическая обстановка, характерная для перигляциальной зоны. По склонам гор и предгорьям были распространены лиственничные, сосновые и березовые леса, перемежавшиеся с участками травянистой растительности из холодо- и засухоустойчивых видов, исторически связанных с флорой лиственничных, сосновых и мелколиственных лесов Восточной Сибири. Такие леса в Восточной Азии очень широко распространились с конца третичного периода, и в них возникали холодоустойчивые формы травянистых растений, оказавшихся наиболее приспособленными к суровым условиям плейстоцена. Связующими звеньями между лесами Алтая, Западной Сибири и Южного Урала могли служить нагорные боры Казахстана и Тургайской ложбины (Горчаковский, 1987). Проникшие на Южный Урал в результате плейстоценовой миграции предковые формы ангарских видов образовали здесь, вследствие длительной изоляции, эндемичные виды, которые имеют реликтовый характер. Весьма интересна также и история проникновения бореомонтанных и особенно — арктоальпийских видов. Дизъюнкции видовых ареалов представителей этой группы датируются, как правило, ледниковым и послеледниковым временем (Крыжановский, 1969). Происхождение арктоальпийских видов и их проникновение в горные тундры Южного Урала, по-видимому, связано непосредственно с историей формирования здесь тундрового ландшафта. На основании палинологических данных показано, что непрерывная связь горной тундры этого района с зональной тундрой Севера существовала в первой половине плейстоцена, в период максимального оледенения, когда тундровая растительность продвинулась далеко на юг по Уральскому хребту и его предгорьям. В последнюю межледниковую эпоху (днепровско-валдайскую) в связи с потеплением климата верхняя граница леса в горах повысилась; в результате сильно

сократилась площадь тундр Южного Урала, и, вероятно, в этот период прервалась связь с зональными тундрами Севера (Горчаковский, 1969). Таким образом, в настоящее время в горно-тундровом поясе существует лишь обедненный состав тундровых реликтовых видов, сохранившихся только на отдельных высотах гор Южного Урала, изолированных друг от друга во времени и пространстве поясом горных темнохвойных лесов. И, наконец, к более позднему периоду — второй половине голоцена — относится проникновение степных видов в горно-лесную зону Южного Урала (как это показано на примере его восточного склона).

Наши исследования являются попыткой комплексного подхода к изучению фауны насекомых антропогена горных лесов Южного Урала на палеознтомологическом материале, с анализом современных зоогеографических особенностей составляющих ее видов. Наряду с зоогеографическим анализом современной фауны жуžелиц Южного Урала мы получили палеознтомологические материалы из различного типа «пещерных» захоронений. Сбор остатков в этих местонахождениях проведен по стандартной методике (Назаров, 1979), взмучиванием породы в воде, со сбором легкой фракции на ситах с размером ячеек 1 мм. Полный фаунистический список обнаруженных видов насекомых, относящихся к семи отрядам (более 80 видов), приводится в табл. 5. Наиболее представительными были жесткокрылые (88%), ископаемые остатки насекомых относились к этим отрядам, среди них по числу видов преобладали жуžелицы (23), долгоносики (22) и листоеды (10). Изученность современной фауны жуžелиц данного района (см. табл. 3, 4, 5) дает возможность охарактеризовать голоценовый комплекс этих насекомых как по составу, так и по обилию отдельных видов. Этот комплекс содержит практически все виды, отмеченные для данного района. Исключение составляет лесостепной *C. estreicher* F.-W., свойственный остепненным лугам Южного Урала (Коробейников, 1979). Большинство отмеченных в комплексе видов в современных условиях стали массовыми (табл. 4). Это свидетельствует, с одной стороны, о составе корма насекомоядных животных, поскольку накопление остатков жуков в захоронениях шло главным образом за счет разрушения погадок птиц (Сим I, Сим II) и помета млекопитающих (Сим III). С другой стороны, показано, что в составе корма животных преобладают, как правило, массовые виды насекомых, что можно легко обнаружить при сопоставлении числа особей в корме животного и в «охотничьем ареале». Отношение этих показателей известно как коэффициент поедаемости (Шварц, 1948).

В большинстве своем виды жуžелиц ископаемого комплекса распространены по всему таежному Южному Уралу, и вместе с тем *C. henningi* F.-W. типичен только для его западных предгорий (см. табл. 3), где встречается как в коренных (дубняках),

так и в производных типах леса и пойменных кустарниках. В табл. 3 приведены также сведения по числу остатков насекомых в различных по глубине слоях. В целом обнаруживаемые различия (по числу остатков на разных глубинах) объясняются условиями захоронения и хорошо выражены в открытых местонахождениях (Сим I, Сим II). В закрытых местонахождениях (Сим III) они несущественны. Изменения состава фауны жужелиц с глубиной по всем трем местонахождениям не обнаружено. Судя по представительности числа остатков, можно заключить, что наиболее близки по составу к современному комплексу фауны жужелиц и других жесткокрылых местонахождения Сим I и Сим III. Для последнего (слой 2а) по костям мелких млекопитающих получена радиоуглеродная дата 2790 ± 207 (ИЭМЭЖ — 724; ИЭРЖ — 18), свидетельствующая о голоценовом возрасте ископаемого энтомокомплекса. Напротив, зоогеографический анализ фауны жужелиц и других насекомых (главным образом из различных типов дизъюнктивных ареалов) показал, что история формирования энтомофауны горных лесов Южного Урала неразрывно связана с событиями, происходившими не только в голоцене, но и в плейстоцене. Одним из исторических факторов, оказавших влияние на распределение жужелиц, был ледниковый период, способствовавший на Южном Урале неоднократной смене климата и состава растительности. На территории горно-лесной части района в составе энтомофауны, кроме преобладающих таежных видов, можно выделить несколько эколого-географических группировок, ареалы которых отражают основные моменты истории формирования ландшафтов этого региона: 1) неморальный комплекс видов, в своем происхождении связанный с широколиственными и темнохвойно-широколиственными лесами; 2) высокогорные эндемичные виды восточно-сибирского происхождения, предковые формы которых на Южный Урал проникли в первой половине плейстоцена; 3) бореомонтанные, в крайнем выражении арктоальпийские виды, дизъюнкции видовых ареалов которых датируются, как правило, ледниковым и послеледниковым временем; 4) степные виды, голоценовые реликты, проникшие сюда во время термического максимума (средний голоцен). Таким образом, в составе энтомофауны мы находим дизъюнкции видовых ареалов, датировемых с конца третичного периода до среднего голоцена. В последнее время энтомофауна и ее современное распределение находятся под воздействием разносторонней хозяйственной деятельности человека. Надо отметить, что весьма существенную роль в формировании и сохранении фауны жужелиц как типичных обитателей лесной подстилки в горных лесах Южного Урала играла почва, относящаяся к одному из древнейших типов лесных местообитаний. Поэтому не случайно, что наиболее древние элементы фауны беспозвоночных животных на Урале содержатся именно среди

обитателей почвенной фауны. Это прежде всего уже упомянутые эндемичные виды дождевых червей, многочисленные в равнинных и горных лесах, а также жужелиц (Перель, 1967, 1979; Коробейников, 1978, 1979). Известно, что почвенный покров в горных областях наиболее разнообразен и именно почва как среда обитания почвенных животных в горных условиях претерпевала наибольшие изменения, особенно в период поднятия и оледенения (Ливеровский, 1974). На Урале эпейрогенетические поднятия происходили в плейстоцене; они превратили сильно выровненный рельеф третичного Урала в современные низкие и средневысотные Уральские горы (Оленев, 1965).

ОПИСАНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ И МЕТОДЫ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. МЕТОДЫ ПОЛЕВЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

Основная часть оригинального материала, послужившего основой для написания этой работы, была получена в ходе раскопок рыхлых отложений карстовых полостей. Раскопки проводились авторами во время экспедиций Института экологии растений и животных УрО АН СССР, а также при комплексном исследовании археологических памятников в пещерах и гротах в сотрудничестве с археологами В. Т. Петриным (Институт истории, философии и филологии СО АН СССР) и В. Н. Широковым (Институт истории и археологии УрО АН СССР). Поскольку вскрываемые площади были, как правило, весьма незначительными, то эти раскопки, в свете археологических задач, можно считать разведочными, хотя они и давали зачастую многочисленный палеобиологический материал.

Раскопки и извлечение палеозоологических материалов проводили по стандартным методикам (кроме специально отмеченных случаев). Рыхлые отложения вскрывали по участкам, фиксируя на плане и профилях крупные кости и археологические находки. Грунт, выбранный отдельными горизонтами, выносили из пещер и промывали на ситах с размером ячеек 0,8—1,0 мм. В тех случаях, когда контрольные отмывки показывали наличие остатков насекомых, работа дополнялась стадией отмучивания грунта и просеивания через сита с размером ячеек 0,5 мм (Назаров, 1984). Полученную после отмывки твердую фракцию (так называемый «концентрат») высушивали и разделяли на размерные фракции с помощью колонки почвенных сит.

Для ускорения разработки концентрата были применены оригинальные приборы.

1. Виброподающее устройство (ВПУ) для разработки минерально-органической смеси (рис. 3). Под действием вибратора концентрат одной размерной фракции из бункера постоянно поступает на просмотрный лоток, с которого вручную пинцетом выбирают кости, зубы, моллюски, фрагменты хитина. Скорость движения потока регулируется реостатом.

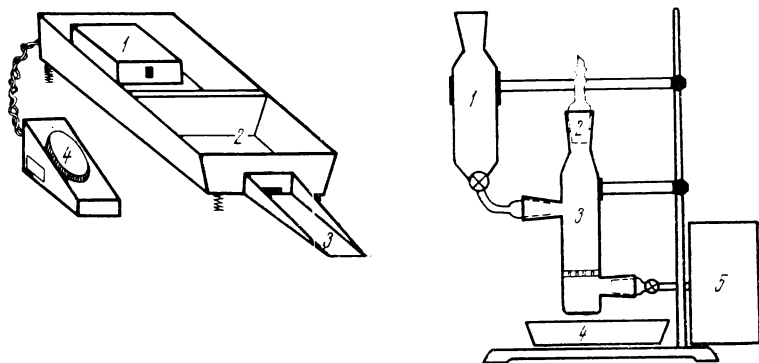


Рис. 3. Вибропадающее устройство (ВПУ) для разборки минерально-органической смеси.

1 — вибратор, 2 — бункер, 3 — просмотровый лоток, 4 — реостат.

Рис. 4. Устройство для очистки мелких палеозоологических остатков, извлеченных из четвертичных отложений.

1 — делительная воронка, 2 — переходник, 3 — промывочная колонка, 4 — кювета, 5 — микрокомпрессор (МК «Киев»).

2. Устройство для очистки мелких палеозоологических остатков, извлеченных из четвертичных отложений (рис. 4). Мелкие кости и зубы мелких млекопитающих засыпаются в промывочную колонку на одну четверть объема. Колонка заливается мыльным раствором из делительной воронки. Затем включается микрокомпрессор (МК «Киев») и открывается кран подачи воз-

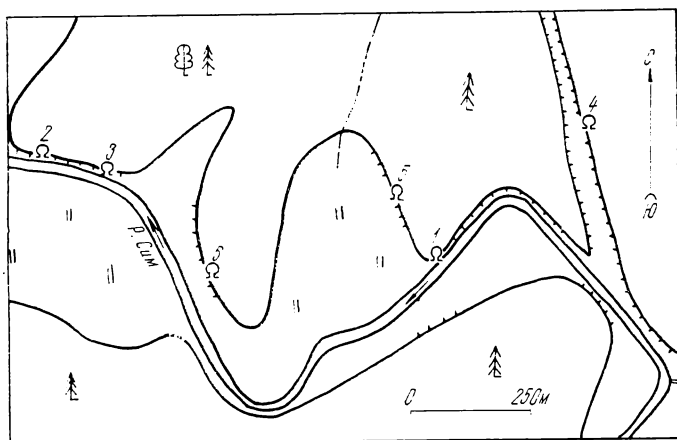


Рис. 5. Схема расположения местонахождений в районе Игнatieвской пещеры.

1 — Игнatieвская пещера, 2 — Прижим II, 3 — Прижим I, 4 — пещера «Аленушка», 5 — Сим I и II, 6 — Сим III.

Таблица 6

Возраст костных остатков из местонахождений Южного Урала

Местонахождение	№ слоя	Глубина, см	Возраст, лет	№ образца	Материал
Игнatieвская пещера, раскоп II	2а	5—25	14038±490	ИЭМЭЖ-366	Обломки крупных костей
	2б	45—55	13500±1660	ИЭРЖ-41	Обломки мелких костей
	3	90—100	Более 27500	ИЭМЭЖ-723	Обломки крупных костей
Игнatieвская пещера, раскоп V	3	60—80	Более 27620	ИЭРЖ-59	Обломки мелких костей
	8	175—195	Более 27500	ИЭРЖ-21	Обломки крупных костей
Прижим II	—	10—20	16650±400	ИЭРЖ-32	То же
	—	10—20	17070±1017	ИЭМЭЖ-700	То же
	—	50—60	21085±630	ИЭРЖ-37	Обломки мелких костей
Сим III	2А	5—15	2790±207	ИЭРЖ-18 ИЭМЭЖ-724	Обломки крупных костей
Пещера «Аленушка»	1	0—10	2718±171	ИЭРЖ-53	То же
Первая Серпиевская пещера	2	50—60	16585±598	ИЭРЖ-п3 ИЭМЭЖ-722	То же
Вторая Серпиевская пещера	3	30—40	25200±1800	ИЭРЖ-46	Обломки мелких костей
Устиново	1	0—30	4380±170	ИЭРЖ-47	То же
	3	60—90	12400±300	ИЭРЖ-49	То же

духа в колонку. Промывка костного материала происходит «в кипящем слое» в течение 5—10 мин. Пена удаляется через переходник и скапливается в кювете. При промывке хитина используется спиртовый раствор (70 %); в этом случае переходник и кювета не устанавливаются.

Выбранные и промытые таким образом зубы мелких млекопитающих определяли и выставляли на стеклянные пластинки, покрытые специально приготовленной мастикой.

Образцы для спорово-пыльцевого анализа отбирали и обрабатывали по стандартным методикам. Определение абсолютного возраста проводили на сцинтилляционных счетчиках радиоуглеродных установок лаборатории исторической и популяционной экологии ИЭРиЖ УрО АН СССР и группы исторической экологии ИЭМЭЖ АН СССР (табл. 6). Исходным материалом

для датирования служили наиболее массивные фрагменты мелко раздробленных костей из интересующих слоев. Химическая обработка костей заключалась в выделении и очистке коллагена, так как датировка по неорганической части кости менее достоверна (Ильвес и др., 1974). При этом навески кости в 100—400 г подвергали обработке 2%-й соляной кислотой с последующей вываркой коллагена в подкисленной до pH 2—3 воде при температуре 90 °С (Князев, 1984). В результате коллаген почти полностью переходит в раствор, в то время как гуминовые кислоты, являющиеся основным источником загрязнения образца, остаются во взвеси и удаляются центрифугированием. Очищенный раствор коллагена упаривается и высушивается до твердого состояния.

Счетным веществом является бензол. Его синтез осуществляется по следующей схеме. Мелкие навески коллагена сжигали в колориметрической бомбе (типа ЛБС) в кислороде под давлением 20—25 атм. В стальном реакторе при температуре 660—850 °С из углекислого газа и металлического лития образовывался карбид лития. Действием на него дистиллированной воды получали ацетилен. Бензол синтезировали из ацетилена в кварцевом реакторе на хром-алюмосиликатном катализаторе. Чистку бензола от воды осуществляли ангидроном, от вакуумной смазки — концентрированной серной кислотой. Сцинтилляционные добавки вносили по стандартной методике (Арсланов, 1987).

Большие навески коллагена обугливались в реакторе при давлении 1 атм без доступа воздуха при температуре 900 °С в течение 2 ч. Образовавшийся уголь (выход составляет 20—30 % от массы коллагена) спекался при температуре 850 °С с металлическим литием для синтеза карбида лития. Дальнейшая схема получения бензола аналогична предыдущей.

Датирование проводили на четырехканальном сцинтилляционном счетчике; работающем по схеме антисовпадений, с двумя рабочими шариковыми кюветами объемом 0,9 см³, а также кюветами фона и эталона (пятикратно наведенный бензол 1950 г.).

Установка работает в динамическом режиме со сменой кювет перед ФЭУ каждые 20 мин с выдачей информации на цифроречать (Сулержицкий и др., 1984).

Для контроля работы химической и счетной частей установки ИЭРиЖ УрО АН СССР была продатирована древесина известного возраста из поселения Мангазея. Полученная при этом дата — 419 ± 83 (ИЭРЖ-42) — вполне соответствует дендрохронологическим данным — 1450—1500 годы н. э. (Шиятов, 1972). Достоверность датировок подтверждена также повторным измерением образца ИЭРЖ-32 (16650 ± 400) в лаборатории ИЭМЭЖ АН СССР (ИЭМЭЖ-700; 17070 ± 1017). Перечень полученных радиоуглеродных дат для серии изученных местонахождений приведен в табл. 6.



Рис. 6. Общий вид входа в Игнатиевскую пещеру.

3.2. ИГНАТИЕВСКАЯ ПЕЩЕРА

Игнatieвская пещера расположена в 8 км к западу от с. Аратское Катав-Ивановского района Челябинской области, в правобережном скальном массиве р. Сим (рис. 5). Скала высотой 85 м имеет протяженность 300 м. Вход в пещеру расположен в нижней по течению части скалы на высоте 12 м от уровня реки (рис. 6). Предвходовая арка имеет диаметр 12 м, который уже через 20 м уменьшается до размеров 10×2 м. Карстовая полость развита по тектоническим трещинам карбонатного массива в северо-западном направлении (рис. 7). Работы в пещере проводили ежегодно с 1980 по 1986 г. Палеобиологические исследования были частью комплексного изучения этого памятника, ценного прежде всего из-за находящихся там рисунков человека эпохи позднего палеолита. Они обнаружены В. Т. Петриним, В. Н. Широковым и С. Е. Чаиркиным в 1980 г. Вскоре после их открытия в пещере были начаты комплексные исследования, в которых приняла участие группа исторической экологии Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

Ниже приведены результаты палеобиологических исследований двух из пяти раскопов в пещере, а также поверхности пола. Полное комплексное описание памятника будет сделано в специальной публикации.

Исследование поверхности пола. С поверхности пола всей пещеры был проведен сбор костных остатков крупных млекопитающих. Материал объединен в три выборки в соответствии с местом сбора: 1 — предвходовой грот, 2 — ход, соединяющий предвходовой грот и внутренние части пещеры, 3 — внутренние части пещеры (рис. 7, табл. 7). На участке 1 собраны наиболее сильно (до мелких осколков) раздробленные кости. Средняя степень раздробленности отмечена на участке 2. Менее всего раздроблены остатки на участке 3 (найлены целые кости и крупные фрагменты черепа). Окраска костей светло-желтая, желтая, охристо-желтая и светло-коричневая. Больше всего обнаружено костей первых двух типов окраски, меньше — последней.

Костные остатки принадлежат трем группам видов: 1 — плейстоценовым (сурок, песец, пещерный медведь, пещерная гиена, шерстистый носорог, первобытный бизон, сайга); 2 — плейстоцен-голоценовым (заяц, бобр, волк, куница, россомаха, лошадь, северный олень); 3 — голоценовым (барсук, косуля, лось, домашние формы). Среди остатков второй группы имеются экземпляры плейстоценового, голоценового и переходного типов сохранности. Из-за наличия последнего типа сохранности разделение на две хронологические группы затруднено.

Анализ распределения костей видов разных групп по участкам показывает, что по направлению в глубь пещеры возрастает доля остатков плейстоцен-голоценовых видов. В рыхлых

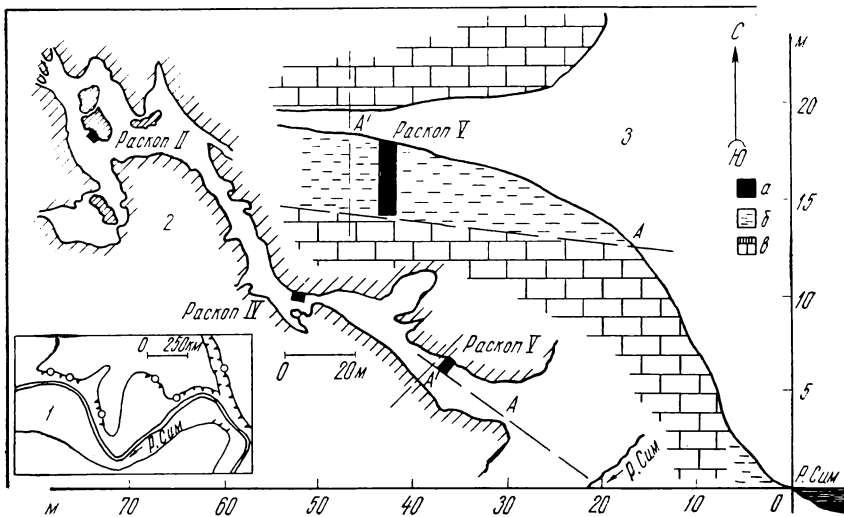


Рис. 7. Игнatieвская пещера.

1 — схема расположения пещеры, 2 — план пещеры, 3 — профиль пещеры во входной части; а — расположение раскопа, б — рыхлые отложения, в — известняковая скала.

отложениях внутренней части пещеры (не считая «натоптанный» слой) отсутствуют остатки голоценовых видов, т. е. накопление осадков прекратилось в конце плейстоцена.

Костные остатки попадали на дно пещеры несколькими путями: в результате жизнедеятельности хищников, гибели животных, деятельности древнего человека, а также из рыхлых отложений пещеры в результате роющей деятельности животных (прежде всего лисиц и барсуков). Кости плейстоценовых видов могли оказаться на полу пещеры вследствие переотложения либо гибели животных, иногда по обеим причинам. В последних двух случаях мы имеем остатки особей из популяции видов, находящихся на стадии вымирания. Подтверждением тому, что, по крайней мере, часть костей пещерного медведя принадлежит особям из этих популяций, служит следующий факт. На поверхности пола пещеры был найден целый копролит пещерного медведя, покрытый сверху кальцитовый корочкой. Копролиты из рыхлых отложений весьма непрочные и не могли быть целиком извлечены животными при рытье нор.

Следы погрызов, имеющиеся на большинстве костей, свидетельствуют о том, что поступление остатков в пещеру шло в основном за счет деятельности хищников. Несомненно, что и человек принимал участие в этом процессе, но фактов, бесспорно указывающих на это, пока не выявлено.

Итак, накопление костей на полу пещеры происходило за счет всех четырех отмеченных факторов, но роль каждого была различна.

Таблица 7

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих в сборах с поверхности пола Игнatieвской пещеры

Виды	№ участка		
	1	2	3
<i>Lepus</i> sp.	1	73	12
<i>Marmota bobac</i>	—	3	3
<i>Castor fiber</i>	1	—	—
<i>Canis lupus</i>	—	7	5
<i>Alopex lagopus</i>	—	2	1
<i>Vulpes vulpes</i>	—	12	5
<i>Ursus arctos</i>	3	12	4
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	2	8	16
<i>Martes martes</i>	—	2	—
<i>Martes</i> sp.	—	4	—
<i>Gulo gulo</i>	—	2	—
<i>Meles meles</i>	—	—	1
<i>Crocuta spelaea</i>	—	—	1
<i>Panthera spelaea</i>	—	1	1
<i>Equus</i> sp.	8	178	23
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	9	3
<i>Sus</i> sp.	—	2	—
<i>Capreolus capreolus</i>	42	216	22
<i>Alces alces</i>	2	25	7
<i>Rangifer tarandus</i>	—	26	13
<i>Bison priscus</i>	—	11	6
<i>Saiga tatarica</i>	—	2	1
<i>Canis lupus</i> f. <i>familiaris</i>	—	1	—
<i>Bos primigenius</i> f. <i>taurus</i>	—	52	—
<i>Sus scrofa</i> f. <i>domestica</i>	—	4	—
Mammalia indet.	87	889	109
Aves indet.	1	220	12

Кроме сборов костей крупных млекопитающих, с поверхности пола пещеры были отобраны образцы для спорово-пыльцевого анализа. Одним из обязательных условий правильной интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа является знание особенностей формирования спорово-пыльцевых спектров изучаемых отложений, степени их соответствия составу продуцирующей пыльцу растительности. В пещерах не происходит прямого оседания «пыльцевого дождя»; пыльца заносится, по-видимому, в основном с воздушными потоками, а также животными и человеком. Поскольку способность к переносу воздушным путем пыльцы разных растений различна, состав синхронных пыльцевых спектров по мере удаления от входа внутрь пещеры должен быть неодинаков. Для выявления соотношения между составом современной растительности и субрецентными спорово-пыльцевыми спектрами и были отобраны поверхностные образцы грунта из разных точек пола Игнatieв-

ской пещеры. Результаты спорово-пыльцевого анализа этих образцов приведены в табл. 8.

В настоящее время в окружении Игнатиевской пещеры произрастают сосновые и березовые леса, перемежающиеся участками широколиственно-хвойных — липово-дубово-пихтово-еловых, см. рис. 1 (Горчаковский и др., 1975). Спорово-пыльцевые спектры всех изученных поверхностных образцов Игнатиевской пещеры характеризуют лесную растительность: пыльца древесных в них преобладает. Наиболее близок составу современной растительности спектр поверхностного образца, взятого у входа в пещеру. В нем преобладает пыльца сосны, на втором месте — березы, в меньшем количестве содержится пыльца ели, пихты, ольхи, еще меньше — широколиственных пород: липы, дуба, орешника, клена. В образце 2 (в 10 м от входа, в глубь пещеры) также преобладала пыльца сосны, затем по мере удаления от входа (образцы 3, 4) ее содержание уменьшается и возрастает количество пыльцы березы, ольхи, липы. Значительно сокращается количество пыльцы ели и пихты, что вполне объяснимо, поскольку она тяжелая и крупная и по воздуху далеко не переносится. Пыльца ольхи и березы более летуча. Однако известна и очень высокая способность к переносу на дальние расстояния пыльцы сосны. Г. М. Левковская (1980), изучавшая пещерные отложения на Кавказе палинологическим методом, отмечала, что по мере удаления от входа количество пыльцы сосны в спорово-пыльцевых спектрах возрастает. В наших образцах такой закономерности не выявлено. Непонятно также увеличение количества пыльцы липы в глубине пещеры, поскольку известно, что пыльца широколиственных пород, как правило, далеко не разносится (Федорова, 1952). Возможно, выявленные различия в составе спорово-пыльцевых спектров объясняются не только разным расстоянием от входа, но и тем обстоятельством, что в данном случае, в силу малой интенсивности осадконакопления, в поверхностные образцы могли попасть не только современные отложения, но и частично более древние (голоценовые). Во всех образцах довольно много пыльцы трав, присутствуют споры папоротников и мхов.

Таким образом, результаты спорово-пыльцевого анализа поверхностных пещерных отложений достаточно хорошо отражают качественный характер растительности. Количественные же характеристики, безусловно, предстают в несколько искаженном виде, что необходимо учитывать при интерпретации спектров.

Раскоп II. Рыхлые отложения большого зала пещеры изучали в трех раскопах (Окладников, Петрин, 1982), однако наиболее полный разрез был получен в раскопе II, заложенном в 1983 г. В. Т. Петриным (рис. 8). Ниже приводится описание остеологического материала из этого раскопа (табл. 9, рис. 9).

Мелкие млекопитающие. В слое 1, который представ-

Таблица 8

**Результаты спорово-пыльцевого анализа образцов с поверхности пола
Игнатиевской пещеры (А) и из раскопа II (Б)**

Состав пыльцы и спор	А				Б		
	У вхо- да (1)	В 10 м от линии обрыва, раскоп V (1)	В середине основного коридора (4)	У раскопа II (2)	Глубина, см		
					3-5 (6)	10 (4)	15 (3)
Общее кол-во	615	225	200	400	250	352	240
Пыльца де- ревьев и кустар- ников	350/57	176/78	83/41,5	250/62,5	10/4	1/0,3	5,2
<i>Pinus</i>	195/56	130/74	22/27	26/10			
<i>Picea</i>	13/4	10/6	2/2	3/2			
<i>Abies</i>	12/3	1/0,5					
<i>Betula</i>	109/31	19/11	30/36	145/58	8	1	2
<i>Salix</i>			1/1		2		3
<i>Alnus</i>	16/4,5	8/4,5	10/12	50/20			
<i>Corylus</i>	2/0,6	4/2	2/2				
<i>Tilia</i>	2/0,6	3/1,5	11/13	26/10			
<i>Quercus</i>	2/0,6	1/0,5	5/6				
<i>Acer</i>	1/0,3						
Пыльца трав и кустарничков	232/38	24/11	77/38,5	132/33	170/68	350/99	195/81
Compositae	33/14	5	8/10	13/10	126/53	15/4,3	124/53
<i>Artemisia</i>	61/26	4	8/10	4/3	8/3	2/0,6	10/4
Chenopodia- seae	9/4	1	7/9	2/1,5		3/0,9	1
Caryophylla- seae	1/0,4	1		1/1			1
Poaceae	8/3	2	5/6	4/3	12/5	4/1,2	16/7
Cyperaceae	10/4	1	3/4	2/1,5	20/8	10/2,8	38/16
Polygon- seae	5/2	3	8/10	8/6	3	9/2,5	3
Ariaceae	6/2,5	1				7/2	
Ericaceae	1/0,4				1		2
<i>Valeriana</i>						1/0,3	
Водные		1					
Неопределен- ные	97/42	12	38/50	98/74	70/28	299/85	40/17
Споры	33/5		40/20	18/4,5			
Polypodia- seae	32	21	38	16		1/0,3	
<i>Sphagnum</i>	1	3	2	2			
<i>Lycopodium</i>		1					

Примечание. Во всех палинологических таблицах: в числителе — количество зерен пыльцы и спор, в знаменателе — то же в процентах. В скобках — число препара- тов.

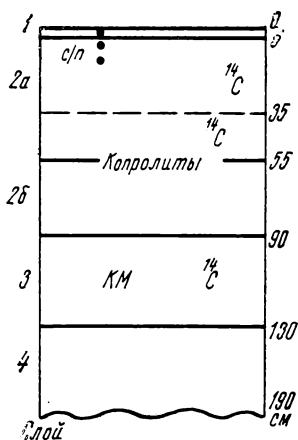


Рис. 8. Схема отложений раскопа II Игнатьевской пещеры.

с/п — место взятия образцов на спорово-пыльцевой анализ, ^{14}C — то же для радиоуглеродного датирования, КМ — слой, насыщенный костями крупных млекопитающих.

ляет собой поверхностный грязевой нанос мощностью 2 см, обнаружено всего 54 зуба грызунов, принадлежавших прежде всего серым, рыжим лесным и водяной полевкам, т. е. видам, характерным для современной фауны изучаемого района. Там же обнаружены единичные зубы степной пеструшки, серого хомячка, суслика. Этим видам в современной фауне нет. Представляется, что фауна из этого слоя тафономически смешана. Об этом говорит разная сохранность остатков. Такое же неоднородное происхождение имеет, несомненно, и фауна из слоя 1а (мондмилх). Количество остатков в нем также мало для проведения подробного анализа сохранности, но видовой состав и соотношение видов имеют промежуточный характер (между слоями 1 и 2).

Слой 2 имеет довольно значительную мощность — 0,85 м. В нем выделено несколько горизонтов. Самая верхняя часть названа слой 2а₁. Он лежит сразу под слоем мондмилха, имеет мощность около 5 см и в отличие от нижележащего слоя 2а не обогащен углистыми частицами. Слой 2а₃ — это та часть слоя 2, которая сильно обогащена углистыми частицами и где обнаружены культурные остатки. Глубина его залегания 0,1—0,35 м. Далее мы будем условно называть его горизонтом посещения. Слой 2а₂ — это та часть слоя 2, которая не отличается от горизонта посещения по глубине залегания, но в ней не было углистых частиц. Сравнение материалов из слоев 2а₁, 2а₂, 2а₃ показало, что различий между ними нет ни по видовому составу фауны, ни по соотношению видов. Все данные по этим слоям были объединены и обсуждаются далее под общим названием «верх слоя 2а». Состав фауны в нем резко отличен от такового из слоя 1. Все признаки указывают на ее принадлежность к верхнепалеолитическому комплексу. Это прежде всего резкое доминирование в фауне доли остатков узкочерепной полевки и присутствие в ней копытного лемминга, серого хомячка, степной и желтой пеструшек. Для навески костных остатков, извлеченных с глубины 5—25 см, получена конкретная радиоуглеродная дата: 14038 ± 490 (ИЭМЭЖ—366).

Нижняя часть слоя 2а залегает на глубине от 35 до 55 см, фаунистически она неотличима от верхней части. По костным

остаткам, полученным с глубины 45—55 см, установлена дата по C^{14} : 13500 ± 1660 (ИЭРЖ—41). Границей между слоями 2а и 2б служит горизонт, обогащенный копролитами пещерного медведя, Слой 3 мощностью 0,45 м представляет собой скопление костей пещерного медведя, с заполнением из супесчаного материала, глыб и щебня известняка. Для этого слоя (костные остатки с глубины 90—100 см) получена запредельная радиоуглеродная дата: более 27500 лет (ИЭМЭЖ—723). Там же обнаружены и костные остатки мелких млекопитающих, по видовому составу и соотношению видов не отличающиеся от таковых слоя 2. В слое 4 (песков) обнаружено крайне малое количество костных остатков, но, судя по ним, фауна из этого слоя не имеет существенных отличий от фауны слоя 2.

Выборки, пригодные для морфометрической обработки, даже по самым многочисленным видам удалось собрать лишь из слоев 2а и 2б. Их сравнение показывает, что статистически значимых различий между размерными признаками зубов узкочерепных полевок в этих слоях нет.

Таким образом, разрез рыхлых отложений в раскопе II Игнатьевской пещеры по остаткам мелких млекопитающих можно разделить на две части. К первой относится слой 1, фауна которого представлена главным образом видами современного фаунистического комплекса. Ко второй приходится отнести все остальные слои (2, 3, 4), в которых обнаружена фауна верхнепалеолитического комплекса. Существенных различий внутри этой части разреза по имеющимся материалам уловить не удалось.

Крупные млекопитающие. Остатки их (за исключением пещерного медведя) крайне малочисленны во всех слоях, они принадлежали в основном зайцу, сурку, лисице и песцу (табл. 10). Учитывая спектр питания двух последних видов, можно полагать, что накопление костных остатков в глубине пещеры шло в результате их жизнедеятельности. Значительную роль, видимо, играли также куницы, меньшую — волк и пещерная гиена. Своеобразным источником поступления костей мелких грызунов в отложения пещеры служил помет пещерных медведей; во многих исследованных копролитах этого вида найдены их остатки.

Костные остатки пещерного медведя слабо минерализованы, имеют светло-коричневую и коричневую окраску. Кости остальных видов в верхних слоях (до 55 см) большей частью желтые и охристо-желтые с дендритами окислов марганца и железа. В слое 2б преобладают, а в слоях 3 и 4 встречаются только кости коричневого цвета. Раздробленность костей травоядных высокая, хищников — меньше.

Ориентация костей в толще рыхлых отложений самая разнообразная, что указывает на отсутствие водного потока при их захоронении. Накопление костей шло двумя путями: в резуль-

Таблица 9

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из раскопа II Игнатиевской пещеры

Виды	№ слоя; глубина, м									
	1; 0—0,01	1a; 0,01—0,02	2a; 0,05—0,1	2a ₂ ; 0,05—0,35	2a ₃ ; 0,1—0,35	2a (верх); 0,05—0,35	2a (низ); 0,35—0,55	2b; 0,55—0,9	3; 0,9—1,3	4; 1,3—1,9
INSECTIVORA	—	2	—	8	2	10	—	—	—	—
LAGOMORPHA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ochotona</i> sp.	—	2	—	43	20	63	13	5	2	1
RODENTIA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Citellus superciliosus</i>	2	2	20	21	2	43	1	—	—	2
<i>Allactaga jaculus</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Allactagulus pygmaeus</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Apodemus sylvaticus</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Allocrietulus evermanni</i>	—	—	—	6	3	9	—	—	—	—
<i>Cricetulus migratorius</i>	3	—	10	12	9	31	6	2	3	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	—	—	—	14	2	14	—	—	—	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i> (M ₁)	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—
<i>Clethrionomys rutilus</i> (M ₁)	2	—	—	1	—	1	—	—	—	—
<i>Cl. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	8	7	3	6	4	14	—	—	—	—
<i>Lagurus lagurus</i>	1	—	12	44	49	105	6	—	2	8
<i>Eolagurus luteus</i>	—	—	—	4	1	5	1	—	—	—
<i>Dicrostonyx guilielmi</i>	—	1	6	21	23	50	11	—	5	5
<i>Lemmus sibiricus</i> (M ³)	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—
Lemmini gen. (кроме M ³)	—	—	—	2	1	3	1	1	—	1
<i>Arvicola terrestris</i>	15	12	8	9	10	27	8	—	2	1
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁)	—	5	82	94	101	277	30	4	12	4
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	1	2	15	19	26	60	1	3	1	2
<i>Microtus agrestis</i> (M ²)	2	1	2	5	—	5	—	—	—	—
<i>Microtus agrestis</i> (M ₁)	1	3	2	3	—	—	—	—	—	—
<i>M. ex gr. agrestis-arvalis</i> (M ₁)	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ² <i>M. agrestis</i> , M ₁)	19	13	284	557	324	1165	88	34	47	28

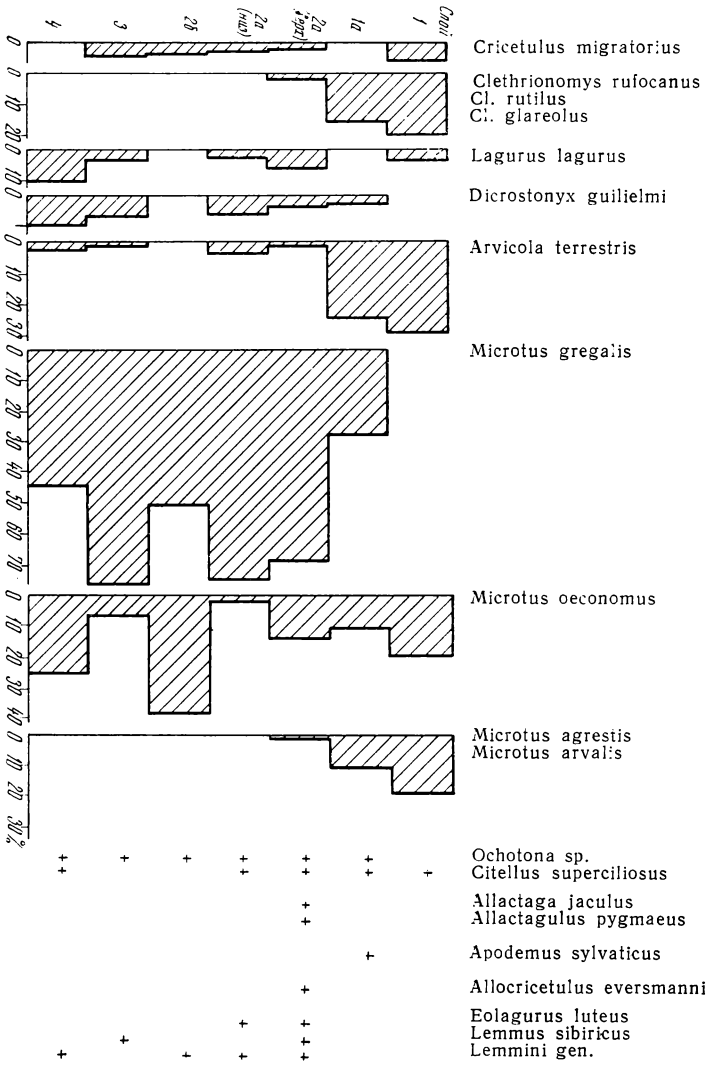


Рис. 9. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из раскопа II Игнatieвской пещеры.

Таблица 10

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из раскопа II Игнatieвской пещеры

Виды	№ слоя; глубина, см					
	Над монд- миллом; 0—2	2а (верх); 5—35	2а (низ); 35—55	2б; 55—90	3; 90—130	4; 130—190
<i>Lepus tanaiticus</i>	—	1	—	1	—	—
<i>Lepus</i> sp.	—	186	13	2	—	1
<i>Marmota bobac</i>	—	17	—	—	1	—
<i>Canis lupus</i>	1	2	—	—	5	—
<i>Alopex lagopus</i>	—	7	1	—	1	1
<i>Vulpes vulpes</i>	—	6	2	—	1	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	—	843	517	666	2627	117
<i>Martes</i> sp.	—	—	—	—	—	—
<i>Mustela erminea</i>	—	1	—	—	—	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	6	—	—	—	—
<i>Putorius</i> sp.	—	2	—	—	—	—
<i>Crocota spelaea</i>	—	1	1	—	—	—
<i>Equus</i> sp.	—	6	—	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	—	1	—	1	—
<i>Bos et Bison</i>	—	1	1	—	1	—
<i>Saiga tatarica</i>	—	1	1	—	1	—
Mammalia indet.	44	2104	627	219	2652	115
Aves indet.	1	13	—	1	1	—

тате жизнедеятельности хищников (остатки травоядных животных), а также гибели животных. Накопление костей пещерного медведя происходило за счет гибели животных во время зимней спячки. Возможен еще третий путь попадания костей в рыхлые отложения — деятельность человека. Однако фактов, свидетельствующих об этом, не обнаружено.

С глубиной заметно уменьшается (см. табл. 10) количество остатков и разнообразие всех видов, кроме пещерного медведя. Причина этого пока не совсем ясна. Максимальное количество остатков пещерного медведя наблюдается в так называемом костеносном слое, который представляет собой сплошной завал костей этого вида. Перемешаны разные элементы скелета от многих особей. Такое скопление могло образоваться в трех случаях: 1 — при повышенной смертности зверей, скорость осадконакопления обычная; 2 — при обычной смертности, осадконакопление замедленное; 3 — при обычных смертности и скорости осадконакопления, но уровень грунтовых вод длительное время колебался на глубине 90—130 см от поверхности, в результате чего почти все рыхлые отложения были вымыты и произошло «обогащение» слоя костями. В пользу последнего говорит некоторая окатанность костей из этого слоя. Весьма вероятно,

Рис. 10. Схема отложений раскопа V Игнатьевской пещеры.

Усл. обозн. см. на рис. 7, 8.

что слой формировался первым или вторым путем, а позднее, уже сформированный, подвергся действию колеблющегося уровня грунтовых вод.

Части трупов и кости скелетов павших особей растаскивались по пещере животными. На это указывает почти полное отсутствие находок костей в анатомическом порядке. В раскопе II отмечены только две такие находки: в одном случае — три сочлененных поясничных позвонка, в другом — сочлененные Мс II, III и IV.

Малочисленность остатков всех видов крупных млекопитающих, кроме пещерного медведя, не позволяет датировать время образования отложений точнее, чем поздний плейстоцен.

Спорово-пыльцевой анализ. Пыльца выделена лишь из образцов с глубины 3—5, 10 и 15 см; в образцах из нижележащих слоев пыльца и споры не обнаружены. Просмотренные пробы содержат много обугленных растительных остатков. Пыльцы мало (для подсчета 200—300 зерен просматривали от трех до шести препаратов), и она плохой сохранности: смятая, уплотненная, часто минерализованная, со сглаженной скульптурой. По некоторым сохранившимся характерным признакам большая часть пыльцы определена до семейства или рода, значительная часть не определена. Определенная пыльца принадлежала в основном травянистым растениям; более половины ее относится к семейству астровых (в том числе полыни). Довольно много пыльцы осок и злаков, встречается пыльца маревых, гречишных, зонтичных и некоторых других семейств разнотравья. Встречены лишь единичные пыльцевые зерна древесных видов — кустарниковых берез и ив. Результаты анализа отражают довольно однообразную, бедную, безлесную растительность типа перигляциальных степей (судя по основным компонентам спектров, осоково-злаково-разнотравных), с элементами тундровых кустарниковых сообществ. Состав растительности соответствует холодным и сухим, резко континентальным климатическим условиям. Плохая сохранность пыльцы свидетельствует о неблагоприятных условиях ее захоронения, что характерно для холодных эпох плейстоцена (см. табл. 8).

Раскоп V. Заложен в 1984 г. В. Т. Петриным. Расположен в предвходовом гроте. Рыхлые отложения были вскрыты на глу-

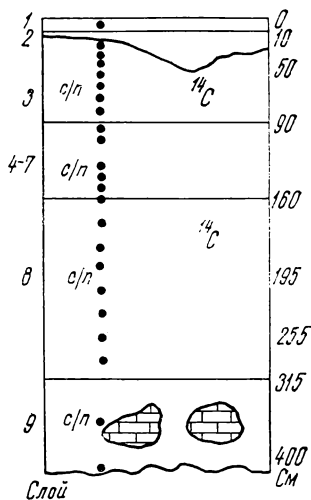


Таблица 11

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из раскопа V Игнatieвской пещеры

Виды	№ слоя; глубина, м						
	1; 0—0,1	3 (верх); 0,1—0,5	3 (низ); 0,5—0,9	8 (верх); 1,6—1,95	8 (средн. часть); 1,95—2,55	8 (низ); 2,55—3,15	9; 3,15—4,0
INSECTIVORA	2	—	—	13	5	—	126
LAGOMORPHA	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ochotona</i> sp.	—	—	—	3	16	15	134
RODENTIA	—	—	—	—	—	—	—
<i>Citellus superciliosus</i>	—	4	1	2	15	—	26
<i>Sicista</i> sp.	—	—	—	—	—	—	2
<i>Apodemus sylvaticus</i>	—	—	—	—	—	—	26
<i>Apodemus flavicollis</i>	—	—	—	3	4	—	4
<i>A. ex gr. sylvaticus-agra-</i> <i>rius</i> (кроме M^2)	1	—	—	8	10	5	16
<i>Allocricetulus eversman-</i> <i>ni</i>	—	—	—	—	—	—	23
<i>Cricetulus migratorius</i>	—	1	—	6	5	4	89
<i>Cricetus cricetus</i>	—	—	—	—	4	—	1
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	—	—	2	11	17	12	16
<i>Cl. rufocanus</i> (M_1)	—	—	1	2	4	3	1
<i>Cl. glareolus</i> (M_1)	1	—	—	—	4	4	—
<i>Cl. rutilus</i> (M_1)	2	—	—	1	3	1	—
<i>Cl. glareolus-rutilus</i> (M_1)	—	—	—	1	2	4	56
<i>Cl. gl.-rutilus</i> (кроме M_1)	5	—	—	9	21	18	45
<i>Lagurus lagurus</i>	2	5	4	24	10	—	167
<i>Eolagurus luteus</i>	—	—	—	1	—	—	—
<i>Dicrostonyx simplicior</i>	—	—	—	—	—	—	82
<i>Dicrostonyx guilielmi</i>	—	7	10	53	18	4	—
<i>Lemmus sibiricus</i> (M^3)	—	—	—	—	8	6	116
<i>Myopus schisticolor</i> (M^3)	—	—	—	—	—	—	3
Lemmini gen. (кроме M^3)	—	—	—	1	8	11	331
<i>Arvicola terrestris</i>	—	—	1	17	66	88	77
<i>Microtus gregalis</i> (M_1)	2	5	8	53	130	80	370
<i>Microtus oeconomus</i> (M_1)	2	1	5	39	116	81	120
<i>Microtus agrestis</i> (M^2)	—	—	—	1	13	11	55
<i>Microtus agrestis</i> (M_1)	—	—	—	3	12	16	22
<i>M. agrestis-arvalis</i> (M_1)	1	—	—	—	2	3	24
<i>Microtus</i> sp. (M_1)	—	—	—	1	9	2	7
<i>Microtus</i> sp. (кроме M^2 <i>M. agrestis</i> , M_1)	13	30	17	256	1441	474	2190

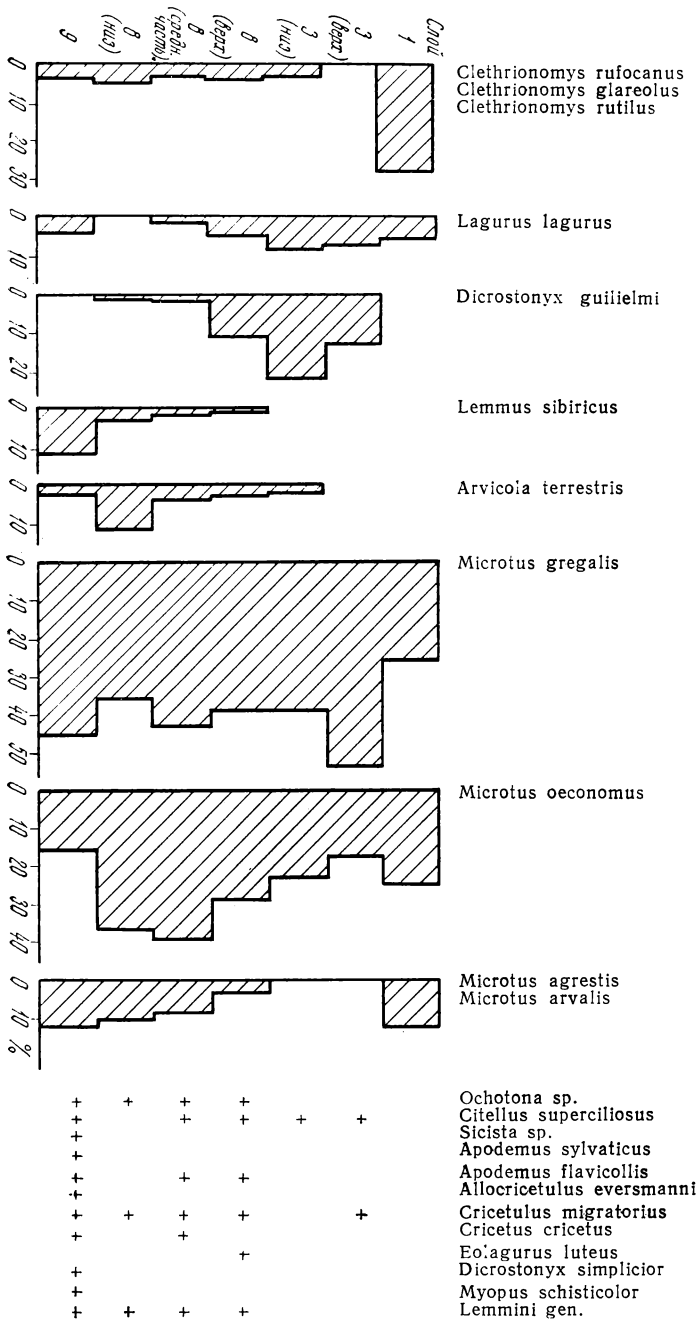


Рис. 11. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из раскопа V Игнatieвской пещеры.

бину 4 м (см. рис. 7); вся толща их оказалась подразделенной на девять слоев (рис. 10). К сожалению, сборы из слоев 1—7 (т. е. до глубины 160 см) оказались относительно немногочисленными, зато из нижней части отложений удалось получить весьма обильный материал (табл. 11, рис. 11).

Мелкие млекопитающие. Даже самый верхний слой рыхлых отложений не содержал в чистом виде современную фауну. Уже в первом 10-сантиметровом горизонте пылевидного осадка наряду с типичными для голоцена остатками рыжих полевков обнаружены зубы степных пеструшек и узкочерепных полевков. Ниже, начиная со слоя 3, фауна имеет типичный перигляциальный облик: в ней доминирует узкочерепная полевка, много полевки-экономки, заметную долю составляют остатки позднеплейстоценового копытного лемминга и степной пеструшки, встречены остатки суслика и серого хомячка.

Слой 8 мощностью 155 см был подразделен на верхнюю, среднюю и нижнюю части. Специфичной чертой видового состава фауны из этого слоя можно считать наличие в нем таких видов, как лесная и желтогорлая мыши. От верхней части к нижним растет доля обыкновенной и темной из серых полевков, а также водяной полевки; сокращается присутствие степных пеструшек и копытных леммингов. Доминирующее положение занимают узкочерепная и полевка-экономка, доли которых в фауне становятся практически равными.

Еще большее разнообразие свойственно фауне из слоя 9, который представляет собой крупноглыбовый горизонт с рыхлым заполнением. Она отличается от фауны предыдущего слоя как качественно, так и количественно. К качественным отличиям можно отнести присутствие в слое 9 остатков мышовки, хомячка Эверсмана, лесного лемминга, крота, которых нет в слое 8. Остатки копытных леммингов из слоя 9 отнесены к другому, более древнему виду, нежели материал из лежащих выше слоев. Кроме того, здесь необходимо отметить заметное увеличение доли остатков сибирского лемминга при сокращении доли полевки-экономки. Видом-доминантом остается узкочерепная полевка. По нашей просьбе сотрудником ЗИН АН СССР М. В. Зайцевым были изучены остатки насекомых из этого слоя. Оказалось, что они принадлежат ряду видов следующих родов: *Sorex*, *Crocidura*, *Neomys*, *Talpa*, *Desmana*, *Erinaceus*. Особое внимание обращает наличие остатков выхухолей, кротов и ежей, сочетание которых с остатками леммингов усиливает степень дисгармоничности изучаемой фауны.

Для более надежного расчленения толщи рыхлых отложений раскопа V необходимо обсудить степень морфологических различий представителей наиболее характерных видов, обнаруженных в разных слоях. Так, на основании измерения свыше 300 экз. первых нижних коренных зубов узкочерепной полевки установлено, что их размеры в слое 9 отличаются от таковых в

верхней части слоя 8 на 5 %, а форма — на 2 %. У копытных леммингов смена частот морфотипов на этом же интервале достигла 50 %. Размеры зубов полевки-экономки изменились на 2 %. К сожалению, из верхних частей рыхлых отложений (слои 1—7) материала, достаточного для анализа морфологических особенностей, собрать не удалось. Имеется лишь выборка зубов копытных леммингов из верхов слоя 3. Судя по морфологии первых и вторых верхних коренных зубов, этот слой по возрасту ближе к верхам слоя 8 раскопа V, чем к верхним частям отложений раскопа II.

Крупные млекопитающие. Костные остатки из разных слоев имеют разную сохранность и окрашенность. В слое 1 встречаются очень сильно раздробленные остатки голоценовой и плейстоценовой сохранности, от светло-желтой до охристо-желтой окраски, некоторые с дендритами окислов марганца и железа. Начиная со слоя 2, встречаются кости только плейстоценовой сохранности. Окраска костей в слоях 2—3 — от желтой до коричневой, с преобладанием желтой и охристо-желтой. Наряду с сильно раздробленными зубами здесь встречаются целые нижние челюсти (волков) и длинные трубчатые кости (копытных и волков). В слоях 3—7 кости желтого и охристо-желтого цвета немногочисленны, основную массу составляют светло-коричневые и коричневые кости; степень раздробленности их такая же, как у материала из слоев 2—3. Костное вещество костей желтого и охристо-желтого цвета плотное, у костей коричневого цвета — более рыхлое.

Костные образцы, взятые с глубины 60—80 см, дали за пределами даты по C^{14} древнее 27620 лет (ИЭРЖ—59).

В слое 8 кости имели только коричневый и темно-коричневый цвет, костное вещество сравнительно рыхлое. Степень раздробленности костей выше, чем в предыдущих слоях. Целыми найдены только метаподии и фаланги пещерного медведя. Материал из слоя 9 тоже очень сильно раздроблен, целые кости практически отсутствуют (кроме тарзальных, карпальных и фаланг). Все кости однородной охристо-желтой окраски с яркими дендритами солей марганца и железа. Костное вещество плотное. Наиболее сильно раздробленными во всех слоях оказались кости зайцев и сурков.

Основные пути накопления костного материала — деятельность хищников и гибель животных. Большое количество костей копытных и крупных хищников (табл. 12) указывает на то, что последние играли большую роль в этом процессе. Обилие костей пещерного медведя, в том числе новорожденных медвежат, свидетельствует, что медведи гибли во время зимней спячки.

С глубиной количество костей пещерного медведя увеличивается, а других видов — уменьшается. В этом, видимо, отражается процесс приближения данного участка ко входу при

Таблица 12

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из раскопа V Игнatieвской пещеры

Виды	№ слоя; глубина, см							
	1: 0-10	2-3: 10-50	3: 50-90	4-7: 90-160	8 (верх): 160-195	8 (средн. часть): 195-255	8 (низ): 255-315	9: 315-400
<i>Lepus tanaiticus</i>	2	6	3	—	—	3	—	—
<i>Lepus cf. europaeus</i>	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Lepus sp.</i>	179	235	94	74	39	38	37	160
<i>Marmota bobac</i>	10	48	68	25	19	9	20	7
<i>Canis lupus</i>	1	34	61	26	18	7	18	85
<i>Canis sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Alopex lagopus</i>	5	11	30	12	4	1	—	8
<i>Vulpes vulpes</i>	9	19	11	5	7	5	—	8
<i>Ursus arctos</i>	3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	9	223	343	432	465	1404	1124	—
<i>Sp. rossicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	47
<i>Martes sp.</i>	1	1	2	—	—	2	—	3
<i>Gulo gulo</i>	—	—	—	—	—	1	—	4
<i>Mustela erminea</i>	—	—	2	—	3	—	—	2
<i>Mustela nivalis</i>	—	1	—	—	—	—	—	5
<i>Mustela sp.</i>	—	—	1	—	1	—	1	5
<i>Putorius sp.</i>	—	1	—	—	2	—	—	1
<i>Crocuta spelaea</i>	1	9	4	1	1	—	—	—
<i>Panthera spelaea</i>	—	7	4	1	—	—	—	—
<i>Lynx lynx</i>	—	—	1	1	—	1	2	—
<i>Mammuthus primigenius</i>	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Equus sp.</i>	12	—	—	—	2	2	—	—
<i>Equus aff. latipes</i>	—	42	27	15	—	—	—	—
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	11	18	12	1	1	—	2
<i>Cervus elaphus</i>	—	14	16	8	2	3	—	4
<i>Capreolus capreolus</i>	82	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alces alces</i>	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	9	27	17	15	3	7	2	8
<i>Bison priscus</i>	—	3	3	—	—	1	—	2
<i>Bos et Bison</i>	—	1	1	—	1	—	1	—
<i>Saiga tatarica</i>	1	1	5	1	—	1	—	—
<i>Bos primigenius f. taurus</i>	5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Capra et Ovis</i>	2	—	—	—	—	—	—	—
Mammalia indet.	912	1362	1156	468	310	2156	5250	276
Aves indet.	13	5	5	3	7	43	16	15

разрушении пещеры. Этой закономерности не подчиняется самый глубокий слой—9, в котором число остатков медведя резко падает, а количество остатков других видов возрастает, что, возможно, связано с формированием слоя в результате перетолжения. Косвенно на это же указывает сильная раздробленность костей из него.

Видовой состав и сохранность костных остатков из слоя 1 свидетельствуют о его формировании в конце плейстоцена и голоцене. Начиная с глубины 160 см число остатков большинства видов резко сокращается, а количество костей пещерного медведя возрастает (см. табл. 12). Это указывает на существенное изменение режима поступления и захоронения костей. Исходя из этого, а также учитывая особенности строения толщи рыхлых отложений, мы рассматриваем остатки из слоев 2—7 (глубина 15—160 см) в совокупности. Материал из отдельных горизонтов по видовому составу и морфологии не противоречит этому. Данные из слоев 8 (160—315 см) и 9 (315—400 см) рассматриваются отдельно.

В выборке из слоев 2—7 присутствуют остатки крупного подвида волка (*Canis lupus ssp.*), широкопалой лошади, большого пещерного медведя, благородного оленя, рыси. В слое 8 представлены большой пещерный медведь, крупный подвид волка (*Canis lupus ssp.*), благородный олень, бобр, рысь. Этот слой формировался примерно в тех же условиях, что и слои 2—7, только несколько раньше. В целом материал из слоев 2—8 характеризует фауну одного из этапов позднепалеолитического фаунистического комплекса и может быть соотнесен со слоем 3 Первой Серпиевской пещеры.

Существенно иной комплекс из слоя 9. Для него характерно присутствие малого пещерного медведя, некрупного подвида волка (*Canis lupus ssp.*), некрупной формы россомахи, благородного оленя. Кроме некрупного волка найдено две кости довольно большой формы, определенной как *Canis sp.* Для родов *Canis* и *Gulo* отмечено увеличение размеров зубов в течение плейстоцена (Барышников, 1986; Сотникова, 1982; Kurten, 1973) и уменьшение их при переходе к современному межледниковью—голоцену. Учитывая эти факты, можно полагать, что материалы из слоя 9 отражают один из этапов развития фауны млекопитающих в микулинское межледниковье.

Спорово-пыльцевой анализ. Во всех проанализированных образцах четырехметрового разреза абсолютно преобладала пыльца трав (табл. 13). Исключение составил лишь образец из слоя 9 (глубина 3,5 м, в котором содержалась масса пыльцы каких-то зонтичных вместе с пыльником; пыльцы других видов очень мало: на шести препаратах обнаружено лишь 56 зерен, из них 21—пыльца различных травянистых растений, 35—древесных (березы, сосны, ели, ольхи), единично встречена также пыльца ильмовых и дуба.

Таблица 13

**Результаты спорово-пыльцевого анализа отложений раскопа V
Игнatieвской пещеры**

Состав пыльцы и спор	Глубина взятия образца, м						
	0,1 (4)	0,3 (4)	0,4 (2)	0,5 (2)	0,6 (2)	0,7 (2)	0,8 (2)
Общее количество . . .	418	255	270	216	259	327	176
Пыльца деревьев и ку- старников	9/2	9/4	30/11	15/7	28/11	40/12	
<i>Pinus</i> sp.	3	4	9	1	14	32	
<i>P. sibirica</i>			+	1			
<i>Picea</i>		2	17	3	9	4	
<i>Abies</i>			1			2	
<i>Larix</i>					1	1	
<i>Betula</i>	6	2	3	1	2	2	
<i>Salix</i>				9			
<i>Alnus</i>		1			1		
<i>Ulmus</i>							
<i>Tilia</i>					1		
<i>Quercus</i>							
Juglandaceae							
Пыльца трав и кустар- ничков	406/97	246/96	240/88	200/92,5	230/89	287/88	175/99
Compositae	51/13	38/16	50/21	71/35,5	60/26	50/17	33/19
<i>Artemisia</i>	7/1,7	2/1	4/2	28/14	3/1	5/2	3/2
Chenopodiaceae	1/02			2/1			
Caryophyllaceae			3/1			1/0,5	
Poaceae	5/1		8/3	4/2	6/2	9/3	7/4
Superaceae	4/1		8/3	6/3	4/2	6/2	
Polygonaceae	2/0,5	1/0,5		2/1	4/2	8/3	
Apiaceae						1/0,5	
Labiatae				2/1			
Geraniaceae				1/0,5			
Ericaceae							
<i>Ephedra</i>				1/0,5			
<i>Knautia</i>							
<i>Polemonium</i>							
<i>Plantago</i>							
Juncaceae							
<i>Typha</i>							
Неопределенные	336/83	205/82	166/69	87/44	153/66	207/72	132/75
Споры	3/1	2/1	2/1	1/0,4	1/0,4		1
Polypodiaceae	3	1	1				
<i>Sphagnum</i>							
<i>Lycopodium</i>		1					
<i>Equisetum</i>							1

Продолжение табл. 13

Состав пыльцы и спор	Глубина взятия образца, м							
	0,95 (1)	1,15 (2)	1,3 (2)	1,4 (1)	1,5 (2)	1,6 (4)	1,8 (2)	2,0 (1)
Общее количество	217	258	206	153	175	124	215	250
Пыльца деревьев и кустарников	17/8	20/8	3/1,5	10/6	2/1	5/4	10/5	3/1
<i>Pinus</i> sp.	10	2		6		4	3	
<i>P. sibirica</i>								
<i>Picea</i>		10	2				1	1
<i>Abies</i>	4							
<i>Larix</i>					1		4	
<i>Betula</i>	1	6	1	3	2	1	2	1
<i>Salix</i>								
<i>Alnus</i>	2	2		1				1
<i>Ulmus</i>								
<i>Tilia</i>								
<i>Quercus</i>								
Juglandaceae								1
Пыльца трав и кустарничков	200/92	237/92	202/98	142/93	173/99	118/95	195/90	247/99
Compositae	30/15	5/2	41/20	15/10,5	11/6,3	19/16	50/25	160/65
<i>Artemisia</i>	5/2,5	6/2,5		1/0,7			1/0,5	
Chenopodiaceae		1/0,4		1/0,7		1		
Caryophyllaceae	1/0,5						1/0,5	1/0,5
Poaceae	3/1,5	4/1,2	8/4	35/25	15/9	22/19	14/7	11/4
Cyperaceae		2/0,6	2/1	6/4,2	4/2	8/7		3/1
Polygonaceae	4/2	15/6	4/2			2/1,5	2/1	5/2
Apiaceae								
Labiatae								
Geraniaceae		3/1,2						
Ericaceae		1/0,4						
<i>Ephedra</i>								
<i>Knautia</i>			2/1					1/0,5
<i>Polemonium</i>								
<i>Plantago</i>				3/1,5				
Juncaceae								1/0,3
<i>Typha</i>			2/1,5		1/0,5			
Неопределенные	157/77,5	200/84	145/72	84/58	138/83	64/54	124/64	66/27
Споры		1	1	1/1		1/1	10/5	
Polypodiaceae				1			10	
<i>Sphagnum</i>		1/0,4						
<i>Lycopodium</i>								
<i>Equisetum</i>			1			1		

Окончание табл. 13

Состав пыльцы и спор	Глубина взятия образца, м						
	2,2 (1)	2,4 (2)	2,6 —	2,8 (2)	3,0 (7)	3,5 (6)	4 (4)
Общее количество . . .	184	315	303	285	183	56	116
Пыльца деревьев и кустарников	4/2	17/5	3/1	18/6	15/8	35/62,5	23/20
<i>Pinus</i> sp.		5			7	5	9
<i>P. sibirica</i>		1				1	2
<i>Picea</i>	2	3		1	2	1	
<i>Abies</i>							
<i>Larix</i>							4
<i>Betula</i>	2	8	3	4	3	16	8
<i>Salix</i>				13			
<i>Alnus</i>					3	1	
<i>Ulmus</i>						8	
<i>Tilia</i>							
<i>Quercus</i>						2	
Juglandaceae					1	1	
Пыльца трав и кустарничков	180/98	295/94	300/99	264/93	167/91	21/37,5	92/79
Compositae	88/49	100/34	59/20	112/42	4/2	1	13/14
<i>Artemisia</i>		3/1	4/1,3	16/6	1/0,6	1	7/7
Chenopodiaceae		1/0,3	1/0,3	1/0,6			
Caryophyllaceae							
Poaceae	6/3,3	28/9,5	6/2	18/7	6/4	1	13/14
Cyperaceae		14/5		15/6	3/2		1/1
Polygonaceae	3/1,6	25/8,5		7/3	2/1,2		8/9
Apiaceae							2/2
Labiatae							
Geraniaceae							
Ericaceae							
<i>Ephedra</i>							1/1
<i>Knautia</i>	3/1,6	6/2					
<i>Polemonium</i>		2/0,6			2/1,2		
<i>Plantago</i>							
Juncaceae						1	
<i>Typha</i>						2	
Неопределенные	80/44	115/39	93/35	148/88	15	45/49	
Споры		3/1	3/1	1/1		1/1	
Polypodaceae		3	2	1		1	
<i>Sphagnum</i>							
<i>Lycopodium</i>			1				
<i>Equisetum</i>							

Во всех остальных пробах пыльцы древесных относительно мало: от 1 до 12 %. Это главным образом пыльца берез (в том числе кустарниковых), ели, сосны, реже — лиственницы, ивы, ольховника. В трех образцах (на глубине 40, 70 и 95 см) встречена пыльца пихты, на глубине 60 см — липы. Встречающиеся единично пыльцевые зерна ореховых, очевидно, являются перерожденными.

Основную часть (80—99 %) спектра составляет пыльца трав и кустарничков. Преобладает пыльца астровых, присутствует пыльца гвоздичных, гречишных, гераниевых, ворсянковых и других семейств разнотравья. Довольно много также пыльцы злаков, несколько меньше — осок, полыней, есть пыльца маревых, изредка встречается пыльца водных (рогоз) и рудеральных (подорожник) растений. В небольшом количестве присутствуют споры папоротников и хвощей, единично — плаунов и сфагновых мхов.

Судя по составу спорово-пыльцевых спектров, в течение всего времени формирования осадков, вскрытых раскопом V, в исследуемом районе господствовала лугово-степная растительность, в основном злаково-разнотравная. В отдельных местобитаниях существовали острова разреженной лесной растительности, состоящие главным образом из березы, ели, сосны, лиственницы, а также кустарниковых сообществ — из ольховника, ив, низкой и карликовой берез. Большое количество пыльцы растений семейства астровых, многие из которых — сорные, рудеральные, вероятно, может быть связано с существованием нарушенных земель.

Характер растительности, выявленной по результатам спорово-пыльцевого анализа, свидетельствует о сухом и значительно более холодном (по сравнению с современным) континентальном климате. Самые холодные условия отражены в спектрах слоя 1 (глубина 10 см) и верхней части слоя 8 (глубина 1,5—1,6 м). Пыльца древесных здесь составляет 1—2 % и принадлежит только сосне, березе и лиственнице. Слои 3 и 4 формировались, по-видимому, в несколько более теплых условиях, что можно предположить по наличию в составе спектров пыльцы пихты и липы. Относительно теплые климатические условия были, вероятно, и во время формирования средней части слоя 9 (глубина 3,5 м), однако очень небольшое количество пыльцы и аномальный характер спектра не позволяют сделать достаточно определенных выводов о характере растительности этого отрезка времени.

3.3. ПЕЩЕРА ПРИЖИМ II

Скальный выход известняков на правом берегу р. Сим, в 1,5 км от Игнатиевской пещеры вниз по течению, имеет множество мелких карстовых полостей. Большая часть их находится при-

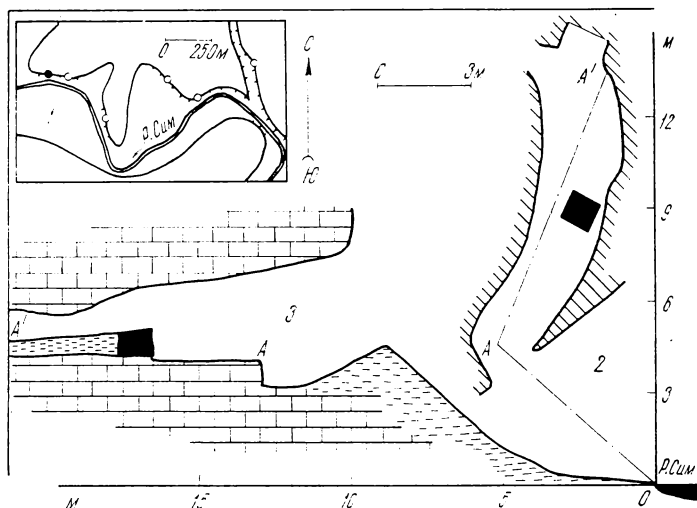


Рис. 12. Местонахождение Прижим II. Съемка ИЭРиЖ, 1987 г. Составили Н. Ерохин, А. Варов.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

мерно на одном уровне, на высоте 4—6 м относительно реки. Одна из пещер в средней части скалы названа нами Прижим II, в ней Н. Г. Смирновым в 1986 г. проведены раскопки рыхлых отложений (рис. 12). Вход в пещеру находится в 9 м от берега реки (рис. 13). Пол предвходовой площадки поднят относительно уровня реки на 4,5 м; высота входного отверстия около 3—4 м, ширина 2 м (рис. 14). Длина предвходового грота около 10 м, наибольшая высота 4 м. Пол грота неровный. Под входным скальным козырьком находится задернованный глыбовый и щебнистый вал высотой около 2 м. Спуск с него ведет к скальному дну с полостью, уходящей вниз под левую стену грота. Далее поверхность пола поднимается на 1 м и на этой поверхности, на высоте 4 м над уровнем воды в реке, лежит подошва слоя рыхлых отложений, имеющего мощность 0,8 м. Таким образом, поверхность слоя рыхлых отложений в гроте находится на высоте около 5 м над рекой. В ближней к входу части рыхлых отложений, на расстоянии 7 м от входа, был заложен шурф размером 1×1 м. Породу извлекали условными горизонтами по 10 см, так как во всей толще никаких естественных литологических слоев не наблюдалось. Вся толща рыхлых отложений представляла собой бурый суглинок со щебнистым заполнением и редкими кусочками угля. Археологических находок обнаружено не было.

Мелкие млекопитающие. Сохранность костных остатков грызунов одинакова по всей толще. Видовой состав фауны мелких млекопитающих практически однороден во всех гори-



Рис. 13. Скальное обнажение в долине р. Сим. Вход в пещеру Прижим II отмечен стрелкой.



Рис. 14. Вход в пещеру Прижим II.

зонтах (табл. 14). Нет никаких различий и в морфологическом облике основных видов. Так, средние значения длины первого нижнего коренного зуба узкочерепной полевки в слоях 1—3, 4—5 и 6—8 составили соответственно, мм: $2,74 \pm 0,02$ ($n=67$); $2,74 \pm 0,17$ ($n=96$); $2,74 \pm 0,018$ ($n=83$). Распределение частот морфотипов M_1 у этого вида также одинаково. Коэффициент сходства (Животовский, 1979) между выборками из слоев 1—3, 4—5, 6—8 статистически не отличается от единицы. Нет заметных различий и в морфологии зубов копытных леммингов, а также полевок-экономок.

По видовому составу фауна принципиально отличается от таковой голоценовых местонахождений (рис. 15). Около половины всего коррелированного количества остатков принадлежало одному виду — узкочерепной полевке. Заметную долю (более 5%) составили остатки полевки-экономки, степной пеструшки, позднплейстоценового копытного лемминга и серого хомячка. Необходимо особо отметить наличие среди остатков ряда видов, которые сейчас в этом районе не обитают. Это пищуха, суслик

Таблица 14

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Прижим II

Виды	№ слоя							
	1	2	3	4	5	6	7	8
INSECTIVORA	20	4	22	28	17	29	—	9
LAGOMORPHA								
<i>Ochotona</i> sp.	29	12	12	24	22	26	7	—
RODENTIA								
<i>Citellus superciliosus</i>	1	—	1	11	10	20	16	—
<i>Sicista</i> sp.	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Allocricetulus evermanni</i>	2	—	—	3	1	—	7	—
<i>Cricetulus migratorius</i>	15	6	25	30	24	25	19	2
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	—	2	5	—	5	—	3	—
<i>Cl. rufocanus</i> (M ₁)	—	1	3	—	1	—	2	—
<i>Cl. rutilus</i>	1	—	2	1	—	1	—	—
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	—	—	2	4	—	—	—	—
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	5	2	4	10	10	6	—	—
<i>Lagurus lagurus</i>	21	27	34	38	68	67	29	4
<i>Eolagurus luteus</i>	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Dicrostonyx guillielmi</i>	13	19	15	35	49	26	13	1
<i>Lemmini</i> gen.	—	—	—	1	1	2	—	—
<i>Arvicola terrestris</i>	3	1	2	3	2	—	—	—
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁)	36	41	38	60	92	69	38	3
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	15	7	11	17	25	24	15	1
<i>Microtus agrestis</i> (M ²)	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> (M ₁)	1	—	—	—	1	3	—	1
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ² M. agrestis. M ₁)	188	164	180	322	436	438	217	30

Таблица 15

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из местонахождения Прижим II

Виды	Глубина залегания остатков, см							
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80
<i>Lepus tanaiticus</i>	1	1	—	—	3	—	2	—
<i>Lepus</i> sp.	40	29	21	44	58	38	22	5
<i>Marmota bobac</i>	7	9	9	8	28	3	8	—
<i>Canis lupus</i>	1	2	—	—	—	—	—	—
<i>Alopex lagopus</i>	3	1	3	3	—	1	—	—
<i>Vulpes vulpes</i>	—	—	—	1	2	—	—	1
<i>Ursus arctos</i>	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>Ursus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Mustela erminea</i>	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Equus</i> sp.	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	1	1	—	—	6	—	—	—
<i>Saiga tatarica</i>	—	—	—	—	—	1	—	—
Mammalia indet.	69	91	53	78	117	49	43	31
Aves indet.	—	—	—	3	4	—	—	—

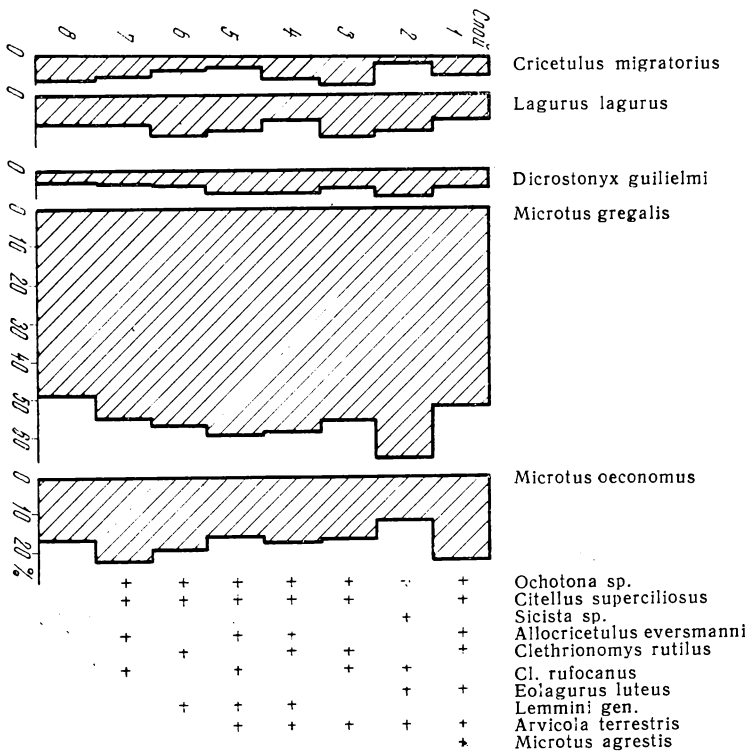


Рис. 15. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из местонахождения Прижим II.

сурок, хомячок Эверсмана, желтая пеструшка, сибирский или лесной лемминги. Доля коррелированного количества остатков насекомоядных (от общего количества остатков мелких млекопитающих) в среднем для всех горизонтов составляла 1%. Эти характеристики позволяют отнести фауну местонахождения Прижим II к верхнепалеолитическому комплексу.

Для отложений этой пещеры получены радиоуглеродные датировки: с глубины 10—20 см — 16650 ± 400 (ИЭРЖ-32) и 17070 ± 1017 (ИЭМЭЖ-700); с глубины 50—60 см — 21085 ± 630 (ИЭРЖ-37).

Крупные млекопитающие. Полученный в ходе раскопок материал по сохранности, цвету, степени раздробленности однороден во всей толще рыхлых отложений. Костное вещество плотное, палевого цвета, с мелкими дендритами солей железа и марганца. Степень раздробленности высокая.

Обилие остатков грызунов и зайцеобразных, сравнительная многочисленность хищников (прежде всего песца и лисицы) и единичные кости других видов указывают, что накопление костного материала шло, вероятно, в результате жизнедеятельно-

сти хищников и их гибели. Следует особо отметить наличие остатков бурого медведя. Это единственная находка его (плейстоценового возраста) среди всего изученного нами материала. Однородность остатков указывает на относительно быстрое их накопление в одинаковых условиях. Время накопления — один из этапов (вероятно, холодный) позднего плейстоцена (табл. 15).

Спорово-пыльцевой анализ трех образцов с глубины 5, 30 и 80 см не выявил принципиальной разницы в спектрах. Во всех случаях преобладала пыльца трав. Пыльцы древесных растений от 1,5 (в средней части разреза) до 27 % (в нижней). Это в основном пыльца сосны, встречается также пыльца ели, лиственницы, березы, ольхи. Пыльца травянистых растений принадлежит главным образом разным семействам разнотравья: прежде всего астровым, а также гречишным, зонтичным, гвоздичным и др.; встречается пыльца осок, злаков, маревых, рогоза. В образце с глубины 80 см 24 % составляют споры (в основном папоротников, единично — зеленых и сфагновых мхов), в других пробах споры встречены единично. Количественное соотношение между компонентами спектра несколько изменяется с глубиной. Так, если на глубине 5 см пыльца астровых составляла около 30 % спектра трав, а преобладала пыльца других семейств разнотравья, то на глубине 30 см пыльцы астровых уже около 60 %, 80 см — всего около 20 %.

В целом спорово-пыльцевые спектры всех трех образцов отражают господство лугово-степной и луговой растительности, что для исследуемого района соответствует более холодным и сухим (по сравнению с современными) климатическим условиям. Особенно отчетливо это выражено в спектре с глубины 30 см, в котором пыльца трав составила 97 % (до 60 % ее относится к семейству астровых).

3.4. ПЕЩЕРА «АЛЕНУШКА»

Пещера расположена в левом скалистом борту лога, выходящего к р. Сим в 300 м выше по течению от Игнатиевской пещеры (рис. 16), в 200 м от устья лога, в основании скалистого обнажения (Баранов, 1987) на высоте 16 м. Размеры входа $0,7 \times 1,2$ м; от него внутрь идет галерея, поперек которой (примерно в 20 м от входа) в 1985 г. Н. Г. Смирновым, А. В. Бородиным и Н. Г. Ерохиным был заложен раскоп (площадь $1,5 \text{ м}^2$, глубина 40 см). Во вскрытой толще рыхлых отложений выделено два слоя: 1 — гумусированной супеси (10 см), 2 — коричневой супеси (30 см). Найденные в первом кости имели желтую окраску. По костям косули получена (по C^{14}) дата 2720 ± 170 лет (ИЭРЖ-53), свидетельствующая, что формирование его началось не позднее конца среднего голоцена. Второй слой не содержал костей.

Костные остатки были собраны и с поверхности пола гале-

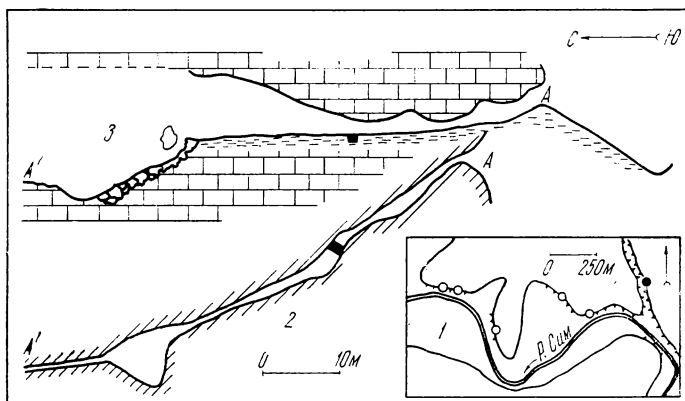


Рис. 16. Пещера «Аленушка». Съёмка ИЭРиЖ, 1985 г. Составили Н. Смирнов, Н. Ерохин, А. Бородин.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

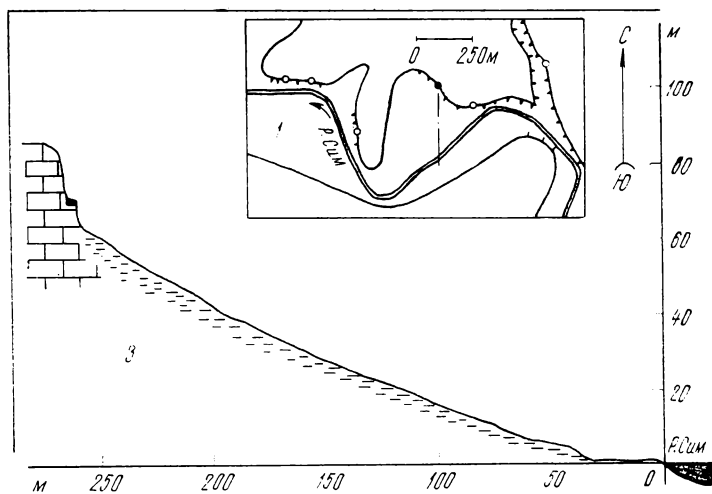


Рис. 17. Местонахождение Сим I. Съёмка ИЭРиЖ, 1985 г. Составили Н. Ерохин, Н. Смирнов.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

реи. Сохранность их различна: от одинаковой с костями из раскопа до свежих костей с сохранившимися сухожилиями. Костей плейстоценовой сохранности не было. По всей видимости, пещера служила логовом крупных хищников — медведей, волков, лисиц и накопление костей шло в результате их жизнедеятельности, с конца среднего голоцена до современности.

Видовой состав костных остатков из пещеры «Аленушка» следующий:

Виды	Сбор с поверхности	Раскоп I, глубина 0—10 см
<i>Lepus timidus</i>	5	—
<i>Lepus</i> sp.	115	4
<i>Eliomys quercinus</i>	1	—
<i>Cricetus cricetus</i>	6	—
<i>Vulpes vulpes</i>	8	1
<i>Ursus arctos</i>	3	—
<i>Sus</i> sp.	—	2
<i>Capreolus capreolus</i>	44	23
<i>Alces alces</i>	3	—
<i>Rangifer tarandus</i>	3	—
<i>Equus gmelini</i> f. <i>caballus</i>	1	—
<i>Sus scrofa</i> f. <i>domestica</i>	2	—
<i>Ovis ammon</i> f. <i>aries</i>	2	—
<i>Capra et Ovis</i>	15	—
Mammalia indet.	5	5
Aves indet.	33	14

3.5. НАВЕСЫ СИМ I И СИМ II

Местонахождения Сим I и Сим II представляют собой скопление костных остатков из разложившихся погадок филина. Они накапливались на скальном карнизе, расположенном на 8 м выше подножья скалы на отвесной известняковой стене в том же массиве, что и Игнатиевская пещера (рис. 17). Раскопки проведены Н. Г. Смирновым в 1983 г.

Мелкие млекопитающие. Первый слой — это поверхностное скопление костей с мелкой щебенкой и пылевидным бесструктурным гумусом. Мощность растительного детрита 2—5 см. Костные остатки в этом слое белого цвета. Среди видов, обнаруженных там, — серая крыса, освоившая районы Урала не ранее чем 200—250 лет назад. Эта дата и может быть принята для определения возраста слоя 1.

Слой 2 образован гумусированной почвой с детритом и небольшим количеством щебенки. Костные остатки имеют цвет от белого до светло-коричневого. Время образования слоя 2 точно определить трудно, но поскольку между слоями нет четкой границы, то, вероятно, его образование непосредственно предшествовало накоплению слоя. В обоих слоях обнаружены остатки насекомых (см. табл. 5).

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Сим I следующие:

Виды	№ слоя	
	1	2
INSECTIVORA	151	55
RODENTIA		
<i>Pteromys volans</i>	1	—
<i>Tamias sibiricus</i>	10	8
<i>Eliomys quercinus</i>	7	—
<i>Sicista</i> sp.	8	12
<i>Apodemus sylvaticus</i> (M ²)	3	1
<i>Apodemus agrarius</i> (M ²)	2	1
<i>Apodemus ex gr. sylvaticus-agrarius</i>	50	15
<i>Rattus</i> sp.	8	—
<i>Cricetus cricetus</i>	68	23
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	4	2
<i>Clethrionomys rufocanus</i> (M ₁)	1	—
<i>Clethrionomys glareolus</i> (M ₁)	9	3
<i>Clethrionomys rutilus</i> (M ₁)	11	4
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	7	3
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	92	59
<i>Aroicola terrestris</i>	58	24
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	2	1
<i>Microtus agrestis</i> (M ²)	14	8
<i>Microtus agrestis</i> (M ₁)	13	7
<i>Microtus arvalis</i> (M ₁)	77	24
<i>Microtus ex gr. arvalis-agrestis</i> (M ₁)	23	11
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ² <i>M. agrestis</i> , M ₁)	488	196

Сохранность остатков в этом местонахождении близка к эталонной для костного материала из погадок филина. Состав фауны и соотношение видов в ней не имеют сколько-нибудь существенных отличий в слоях 1 и 2. Материалы из этого местонахождения можно использовать для характеристики позднеголоценовой фауны данного района (с учетом специфики орнитогенного способа накопления). Всего там обнаружены остатки 15 видов грызунов, среди которых явно доминирует обыкновенная полевка (44 % от скорректированного количества остатков), можно выделить группу видов со сходной долей скорректированного числа остатков в 5—7 %, в нее входят полевки пашенная, водяная, рыжая и красная, обыкновенный хомяк. Доля остальных видов не превышает 5 %, но присутствие их в фауне весьма характерно (рис. 18). Все это обитатели лесных биотопов, для двух из которых — желтогорлой мыши и садовой сони — изучаемый район — самый северо-восточный край их ареалов.

Достаточно показательна и такая величина, как доля скорректированного числа остатков насекомоядных от общего скорректированного количества остатков мелких млекопитающих. Для слоя 1 она составляет 6, а для слоя 2 — 6,5 %.

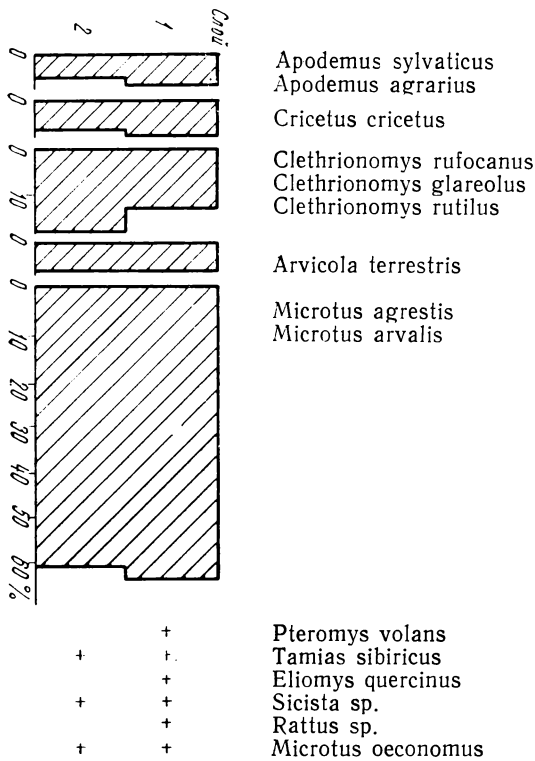


Рис. 18. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из местонахождения Сим I.

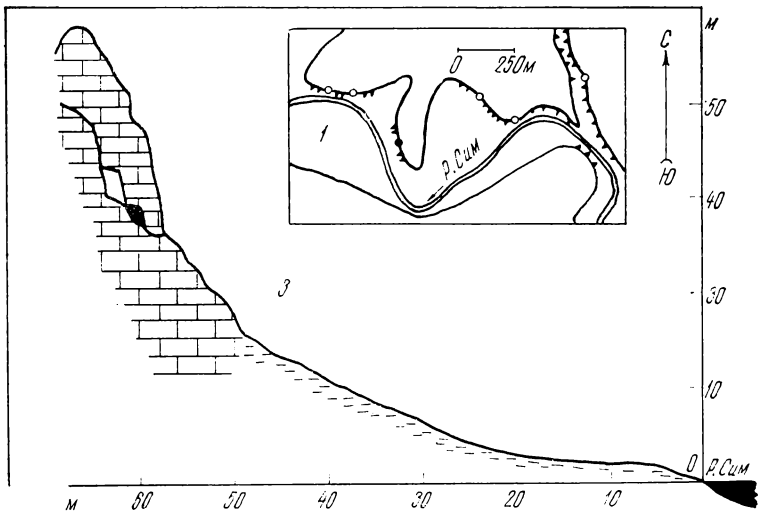


Рис. 19. Местонахождение Сим III. Съемка ИЭРиЖ, 1985 г. Составили Н. Ерохин, А. Бородин.

Усл. обозн. см. на рис. 7.

Таблица 16

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из местонахождений Сим I и II

Виды	Сим I		Сим II	
	1*	2	1	2
<i>Lepus timidus</i>	5	2	1	2
<i>Lepus sp.</i>	147	38	65	49
<i>Mustela erminea</i>	—	—	5	—
<i>Mustela nivalis</i>	2	—	4	1
<i>Lutreola sp.</i>	3	2	—	—
Mammalia indet.	4	1	7	2

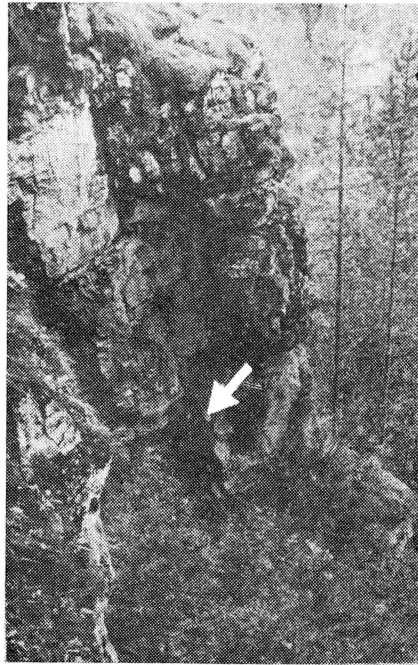
* N слоя.

Таблица 17

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Сим III

Виды	№ слоя			
	1	2а	2б	3
INSECTIVORA	79	11	302	8
RODENTIA	—	—	3	—
<i>Pteromys volans</i>	—	—	2	—
<i>Sciurus vulgaris</i>	—	—	—	—
<i>Citellus sp.</i>	2	—	—	—
<i>Eliomys quercinus</i>	—	—	1	—
<i>Sicista sp.</i>	21	37	145	6
<i>Apodemus sylvaticus</i> (M ²)	3	2	6	1
<i>Apodemus flavicollis</i>	—	1	10	—
<i>Apodemus agrarius</i> (M ²)	—	1	2	—
<i>A. ex gr. sylvaticus-agrarius</i>	9	10	66	5
<i>Micromys minutus</i>	—	—	2	—
<i>Cricetulus migratorius</i>	—	1	—	8
<i>Cricetus cricetus</i>	67	125	513	39
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	10	16	15	—
<i>Cl. rufocanus</i> (M ₁)	2	4	4	—
<i>Cl. glareolus</i> (M ₁)	2	16	36	—
<i>Cl. rutilus</i> (M ₁)	10	18	25	—
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	2	6	32	1
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	84	171	353	5
<i>Lagurus lagurus</i>	—	—	1	—
<i>Dicrostonyx sp.</i>	—	1	—	—
<i>Arvicola terrestris</i>	37	67	319	21
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁)	—	2	9	1
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	—	5	17	2
<i>Microtus agrestis</i> (M ²)	10	17	37	5
<i>Microtus agrestis</i> (M ₁)	10	18	38	—
<i>Microtus arvalis</i> (M ₁)	14	36	78	—
<i>M. ex gr. agrestis-arvalis</i> (M ₁)	5	4	32	2
<i>Microtus sp.</i> (кроме M ² M. agrestis, M ₁)	63	204	657	31

Рис. 20. Скальное обнажение в долине р. Сим.
Местонахождение Сим III отмечено стрелкой.



Определение остатков крупных млекопитающих представлено в табл. 16.

Спорово - пыльцевой анализ. В пробе из верхнего слоя осадков содержится множество спор папоротников семейства кочедыжниковых (не менее семи — восьми видов). Среди пыльцы 88 % приходится на древесные, и 12 % — на травянистые растения. В первой группе преобладает пыльца сосны (67%), на втором месте — березы (24%), около 5% составляет пыльца ели, встречается

пыльца пихты и липы. Большое количество спор папоротников объясняется, по-видимому, их обильным распространением вблизи местонахождения. Пыльцевой спектр отражает лесную растительность, преимущественно из березово-сосновых, а также смешанных лесов с участием темнохвойных и широколиственных пород.

В образце из нижнего слоя также абсолютно преобладают споры папоротников, но их относительное количество заметно снижается. В пыльцевом спектре пыльца древесных растений составляет до 70 %, доля пыльцы трав и кустарничков — около 30 %. В группе древесных больше пыльцы березы (67 %) и меньше — сосны (20 %); количество пыльцы ели и липы на том же уровне, пыльца пихты не отмечена.

Рассмотренный спорово-пыльцевой спектр характеризует явно лесную растительность. Но учитывая, что около трети всей пыльцы принадлежит травянистым растениям (преимущественно разнотравью) и что часть пыльцы берез относится к кустарниковым видам, можно утверждать, что леса в этот период были более разреженными, в них преобладала береза, а в растительном покрове заметное место занимали луговые поляны. По палинологическим данным, нижний слой может быть отнесен к раннему голоцену, а верхний, скорее, к позднему.

3.6. ГРОТ СИМ III

Местонахождение Сим III представляет собой скопление костных остатков в рыхлых отложениях среди глыбового завала, образовавшегося в гроте — устьевой части разрушенной карстовой пещеры. Оно находится в скале на правом берегу р. Сим в 600 м ниже по течению от Игнатиевской пещеры (скала расположена не на самом берегу, а в 50 м от реки (рис. 19, 20)). Высота скалы 50 м; грот расположен на высоте 14 м от подножья скалы и легко доступен, поскольку к нему можно подойти по широкому карнизу. Раскопки проведены А. В. Бородиным и Н. Г. Ерохиным в 1985 г.

Рыхлые отложения вскрыты на площади $1 \times 0,5$ м на глубину 0,25 м. В них выделены слои 1, 2а, 2б, 3 (рис. 21).

Слой 1 — поверхностный, мощностью 5 см, представляет собой скопление костей в пылеватом гумусированном субстрате со щебенкой. Слой 2б лежит на глубине от 5 до 15 см, он сложен темно-серым гумусированным суглинком и большим количеством мелкого щебня. Внутри этого слоя имеется линза, выделяющаяся обилием растительной трухи и названная слоем 2а, мощность ее 10 см. Под слоем 2б находится слой 3, состоящий из светло-серого суглинка с известняковой мукой и щебнем, его мощность 5 см.

Сохранность костных остатков в разных слоях этого местонахождения практически одинакова. Остатки либо вовсе не прокрашены, либо имеют светло-палевый цвет. Лишь в слое 2а обнаружены два зуба узкочерепной полевки и один зуб копытного лемминга, резко отличающиеся темно-бурой окраской. Эти зубы, безусловно, переотложены из нижележащих плейстоценовых слоев, которые нами не раскапывались.

При сравнении видового состава фауны из разных слоев обращает на себя внимание присутствие зубов узкочерепной полевки в слоях 2б и 3, серого хомячка — в слое 2а, степной пеструшки — в слое 2б, которые по сохранности не отличались от основной массы материала. Все эти виды в настоящее время на изучаемой территории отсутствуют, являясь обитателями степных биотопов, которые занимают ничтожные площади по скальным участкам. В слое 1 этих видов не найдено, зато обнаружено два зуба суслика, причем такой же сохранности, что и вся основная масса материала в этом слое. Известно (Некрасов, 1973), что суслики на Урале в последние десятилетия существенно расширили свой ареал, продвинувшись из лесо-

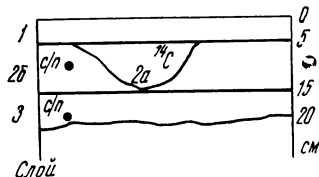


Рис. 21. Схема рыхлых отложений местонахождения Сим III.

Усл. обозн. см. на рис. 8.

степных районов в лесные, хотя не везде такие заходы привели к созданию устойчивых поселений. Представляется, что находка зубов суслика может быть связана именно с таким заходом.

Однако фаунистические различия между слоями не сводятся лишь к присутствию или отсутствию единичных остатков двух-трех степных видов — такие данные не имело бы смысла подробно обсуждать. Здесь же (рис. 22), в основной группе видов, составляющих фауну этого местонахождения, происходили заметные изменения относительного обилия. Наиболее существенно от слоя 1 к слою 3 уменьшилась доля остатков лесных полевок. Несколько возросло участие обитателя лугов — обыкновенного хомяка. Можно отметить и некоторый рост доли остатков околородных животных — полевки-экономки и водяной полевки. Доля насекомоядных (от общего коррелированного количества остатков) по слоям от 1 до 3 колеблется, %: 5; 0,4; 5; 2. Такие редкие виды, как соя, летяга, мышь-малютка, обнаружены лишь в самой большой по объему выборке, в слое 2б (см. рис. 22). Все эти данные (табл. 17) позволяют считать, что разрез отложений в местонахождении Сим III отражает голоценовую динамику фауны, скорее всего, от среднего до позднего голоцена, так как наличие степных и обилие луговых форм уже отмечалось как характерная особенность фауны среднего голоцена в горах Южного Урала (Смирнов, 1976).

Костных остатков крупных млекопитающих в местонахождении Сим III обнаружено немного:

Вид	№ слоя		
	1	2а	2б
<i>Lepus timidus</i>	—	—	1
<i>Lepus</i> sp.	2	5	7
<i>Capreolus capreolus</i>	--	1	—

Спорово-пыльцевой анализ. Спорово-пыльцевые спектры двух образцов (с глубины 10 и 20 см) близки между собой. В них преобладает пыльца древесных растений: 78 и 84 %. На пыльцу трав приходится 9 и 14 %, спор также немного. В группе древесных до 50 % пыльцы принадлежит сосне, на втором месте — береза (25 и 39 %), в небольшом количестве присутствует пыльца ели, пихты, липы, дуба. В пробе из нижнего горизонта встречено довольно много пыльцы ольхи. Пыльца трав принадлежит в основном представителям различных семейств разнотравья: астровых (больше всего), гречишных, гвоздичных, зонтичных, гераниевых и др. Результаты анализа спектров, таким образом, характеризуют растительность, близкую к современной: березово-сосновые и смешанные широколиственно-хвойные леса с луговыми высокотравными полянами. Исходя из палинологических данных эти отложения, вероятно, следует считать позднеголоценовыми.

3.7. ПЕРВАЯ СЕРПИЕВСКАЯ ПЕЩЕРА

Раскопки в Первой Серпиевской пещере были проведены под руководством В. Т. Петрина в 1986 г. (рис. 23—25). В ходе этих раскопок (при участии Н. Г. Смирнова, Н. Г. Ерохина и П. А. Косинцева) проведен сбор остеологического материала. Методика отмывки костных остатков здесь и во Второй Серпиевской пещере отличалась от употреблявшейся при раскопках остальных местонахождений. Из-за зимних условий здесь вынужденно применяли промывку мерзлой породы в теплом растворе синтетических моющих средств, что не могло не сказаться на сохранности костных остатков. Это обстоятельство не позволило провести анализ степени сохранности материала по методике, используемой для других местонахождений.

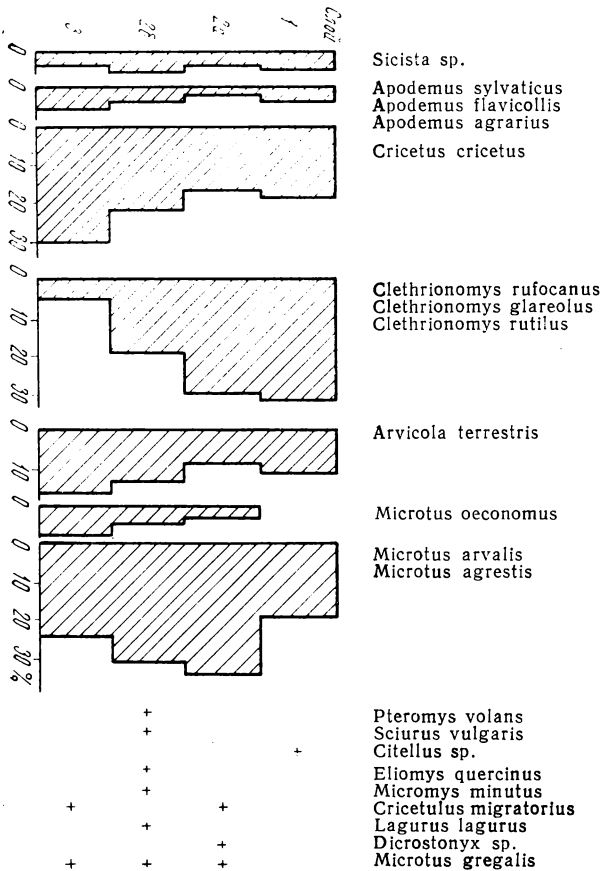


Рис. 22. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из местонахождения Сим III.

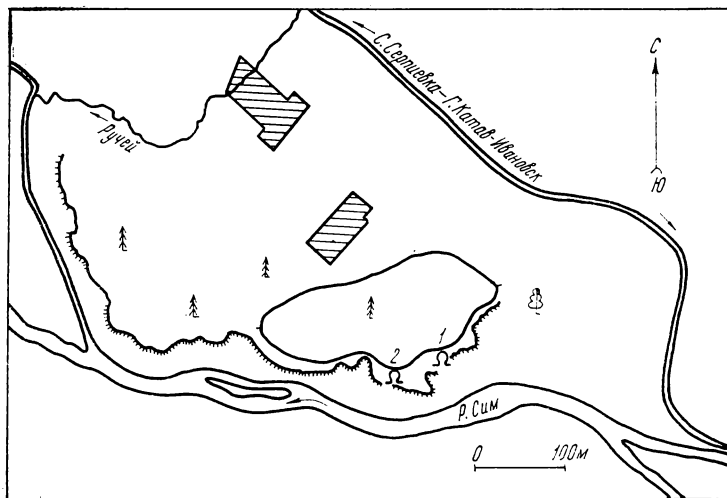


Рис. 23. Местонахождения в районе с. Серпиевка.
1 — Первая Серпиевская пещера, 2 — Вторая Серпиевская пещера.

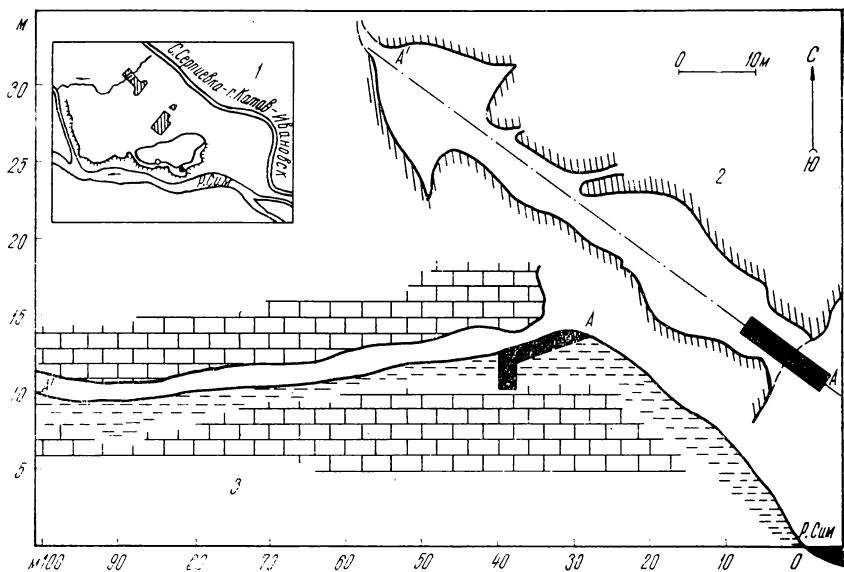


Рис. 24. Первая Серпиевская пещера. Съемка ИЭРиЖ, 1987 г. Составили
Н. Ерохин, А. Варов.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

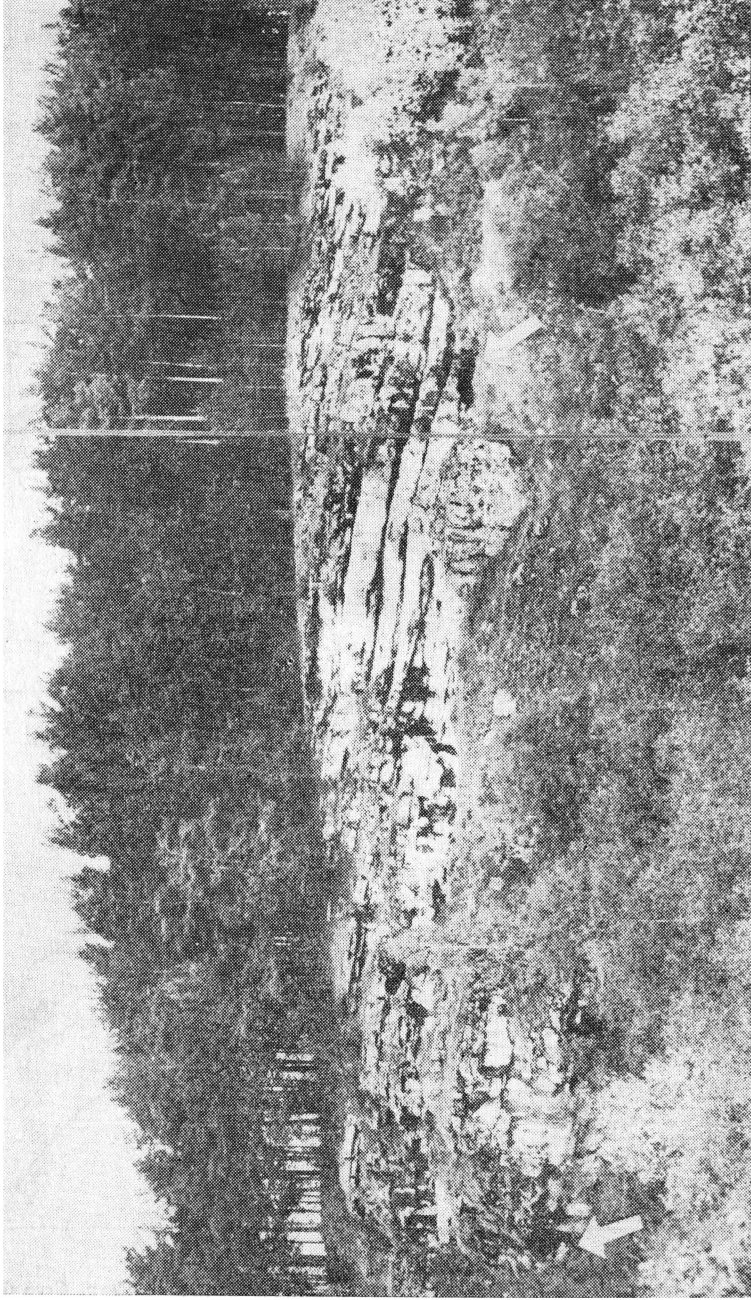
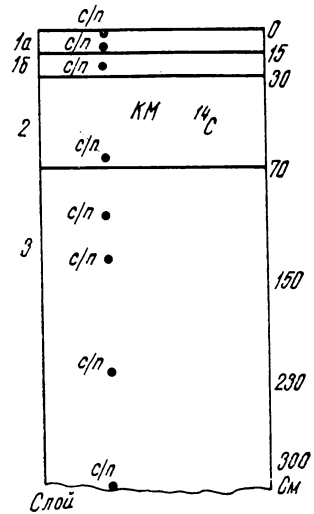


Рис. 25. Общий вид правого берега р. Сим.
Стрелками отмечены Первая (справа) и Вторая (слева) Серпиевские пещеры.

Рис. 26. Схема рыхлых отложений Первой Серпиевской пещеры.
Усл. обозн. см. на рис. 8.



Вскрытая толща рыхлых отложений расчленена на три слоя, внутри слоев 1 и 3 выделены подслои (рис. 26). Поверхностный слой 1а мощностью 15 см состоит из слабо развитого дерна, сильно обогащенного известковым щебнем. В фауне грызунов из этого слоя доминирующее положение занимают водяная и обыкновенная полевки (рис. 27), в заметных количествах встречены остатки обыкновенного хомяка, рыжих полевок, полевки-экономки. Малую часть (3 %) от количества коррегированных остатков составили зубы мышовок, меньше 1 % — остатки летяги, белки, желтогорлой и лесной мыши. Единично встречены зубы узкочерепной полевки, которые, возможно, перетолжены из нижележащих слоев.

Слой 1б имеет такой же состав, но щебенки в нем значительно меньше. Мощность слоя 15 см. Качественный и количественный состав фауны в нем почти идентичен таковым в слое 1а, только здесь еще обнаружены единичные остатки степной пеструшки, степной пищухи и суслика, доля узкочерепной полевки возросла до 8 %.

Слой 2 мощностью 0,4 м образован желтой глиной. Состав фауны и соотношение видов здесь существенно отличаются от таковых в слоях 1а и 1б. Безусловным доминантом становится узкочерепная полевка, доля других серых полевок сокращается в 2 раза, а водяная и рыжая полевки составляют менее 5 %. Появляются остатки копытного и сибирского леммингов, серого хомячка. Все это придает фауне перигляциальный облик. Возраст фауны из этого слоя, скорее всего, позднплейстоценовый, поскольку копытный лемминг принадлежит к виду *D. guilielmi*, характерному именно для этого времени. Морфологические особенности зубов узкочерепной полевки также не противоречат этой дате. Возраст кости с глубины 50—60 см 16585 ± 598 (ИЭМЭЖ-722, ИЭРЖ-ПЗ).

Слой 3 представлен бурой глиной с известняковыми глыбами и щебенкой, мощность его около 2 м. Пробы на микротерифауну были взяты с глубины — 1,0; 1,5; 2,3 и 3,0 м. Объем материала, полученного с глубины 3 м, столь невелик, что он далее не обсуждается. С трех других глубин получен вполне представительный материал, который показывает, что за время

накопления осадков в этом интервале глубин существенных изменений не происходило ни в составе фауны, ни в соотношении видов, ни по морфологическим характеристикам отдельных видов. Заметную долю в фауне составила полевка-экономка, которая также характеризуется наименьшими размерами по сравнению со всеми другими выборками этого вида. На долю других серых полевок приходится около 10 %, еще около 10 % — на остальные виды, такие как степная пеструшка, рыжая, красная и водяная полевки. Важно отметить, что в слое 3 найдены и остатки малочисленных видов: мышовок, желтогорлой мыши, хомячка Эверсмана, обыкновенного хомяка, копытного, лесного и сибирского леммингов. Из слоя 3 М. В. Зайцевым (ЗИН АН СССР) были определены остатки насекомоядных (представителей родов *Sorex*, *Talpa*, *Desmana*). Находки кротов и выхухолей сближают фауну этого слоя с фауной слоя 9 раскопа V Игнatieвской пещеры. В целом же для слоя 3 (без нижней его части) характерно преобладание остатков узкочерепной полевки.

Для определения геологического возраста этого слоя принципиально важна морфологическая характеристика копытных леммингов, узкочерепных полевок и полевок-экономок. Первый и второй верхние коренные зубы копытных леммингов имеют самое примитивное строение, т. е. представлены исключительно морфотипом «*simplicior*». Это позволяет отнести остатки копытных леммингов к виду *D. simplicior*, характерному для среднего плейстоцена.

Зубы узкочерепных полевок и экономок из слоя 3 Первой Серпиевской пещеры по размерам наиболее мелкие из всех рассмотренных выборок остатков этих видов, полученных из ранее изученных пещер (см. далее рис. 43, 45). В морфотипическом ряду они занимают крайнее положение. Это позволяет отнести обсуждаемый материал к первой половине позднего плейстоцена.

Таким образом, в отложениях Первой Серпиевской пещеры имеются костные остатки, которые необходимо относить к трем разным временным этапам. Слои 1а и 1б относятся к голоцену, слой 2 — к концу позднего плейстоцена, слой 3 — к его началу (см. рис. 27, табл. 18).

Крупные млекопитающие. Проведен сбор костных остатков с поверхности пола первого за входом грота. Он был условно разделен на три участка: передний, средний и дальний. Анализ распределения костей по ним (табл. 19) показывает, что от переднего к дальнему участку уменьшается общее число остатков; от переднего к среднему — возрастает доля плейстоценовых видов и исчезают домашние формы. Различия между средним и дальним участками несущественны.

Основной источник поступлений костей — деятельность хищников. Наличие на поверхности пола костей плейстоценовых

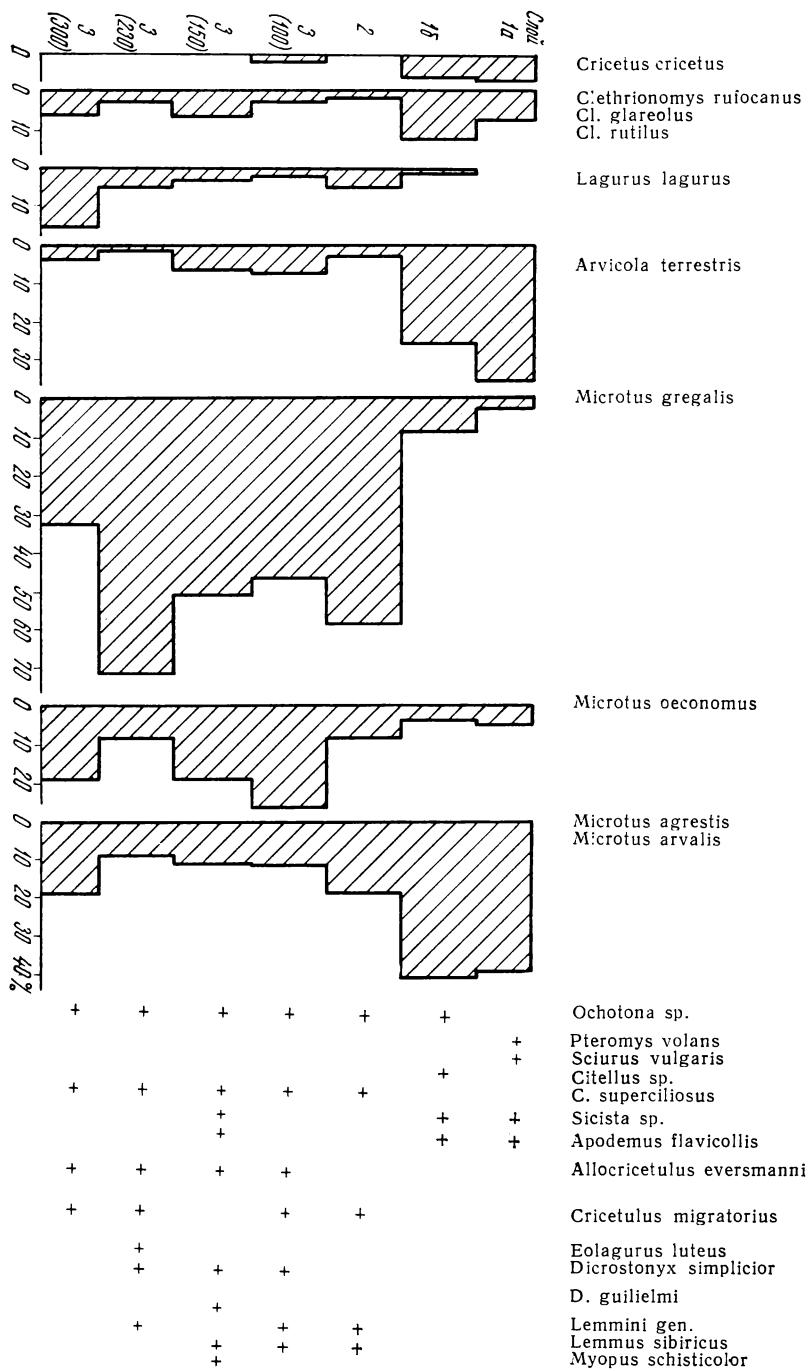


Рис. 27. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из Первой Серпиевской пещеры.

Таблица 18

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Первая Серпиевская пещера

Виды	№ слоя; глубина, см						
	1a	1б	2	3: 100	3: 150	3: 230	3: 300
INSECTIVORA	74	—	—	25	8	6	—
LAGOMORPHA	—	1	7	31	10	11	2
<i>Ochotona</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—
RODENTIA	2	—	—	—	—	—	—
<i>Pteromys volans</i>	1	—	—	—	—	—	—
<i>Sciurus vulgaris</i>	—	2	—	—	—	—	—
<i>Citellus</i> sp.	—	—	5	12	4	2	1
<i>Citellus superciliosus</i>	19	6	—	—	2	—	—
<i>Sicista</i> sp.	5	1	—	—	1	—	—
<i>Apodemus flavicollis</i>	3	—	—	—	—	—	—
<i>Apodemus ex gr. sylvaticus-agrarius</i>	—	—	—	3	1	1	1
<i>Allocricetulus evermanni</i>	—	—	3	3	—	4	1
<i>Cricetulus migratorius</i>	40	12	—	6	—	—	—
<i>Cricetus cricetus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i> (M ₁)	1	1	1	—	—	—	—
<i>Clethrionomys glareolus</i>	4	2	—	2	—	—	—
<i>Clethrionomys rutilus</i> (M ₁)	5	—	—	2	1	—	—
<i>Cl. ex gr. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	—	2	—	5	—	—	1
<i>Clethrionomys ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	28	16	1	32	21	7	2
<i>Lagurus lagurus</i>	—	1	8	14	7	16	9
<i>Eolagurus luteus</i>	—	—	—	—	—	4	1
<i>Dicrostonyx simplicior</i>	—	—	—	12	15	3	—
<i>Dicrostonyx guiljelmi</i>	—	—	1	—	—	—	—
Lemmini gen. (кроме M ³)	—	—	1	33	—	1	—
<i>Lemmus sibiricus</i> (M ³)	—	—	1	16	3	—	—
<i>Myopus schisticolor</i> (M ³)	—	—	—	—	1	—	—
<i>Arvicola terrestris</i>	188	44	4	109	23	3	2
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁)	2	5	22	122	45	45	5
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	5	2	3	70	10	5	3
<i>Microtus agrestis</i>	4	4	—	19	3	—	—
<i>Microtus agrestis</i> (M ₁)	1	—	—	12	4	—	—
<i>Microtus arvalis</i> (M ₁)	33	11	—	5	1	—	—
<i>Microtus ex gr. agrestis-arvalis</i> (M ₁)	9	8	—	13	4	5	2
<i>Microtus</i> sp. (M ₁)	—	—	6	1	1	1	1
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ²)	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. agrestis</i> , (M ₁)	196	59	129	1078	234	306	33

Таблица 19

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из местонахождения Первая Серпиевская пещера (сборы с поверхности пола)

Виды	Участок		
	Передний	Средний	Дальний
<i>Lepus timidus</i>	13	—	—
<i>Lepus</i> sp.	118	13	11
<i>Marmota bobac</i>	1	—	—
<i>Canis lupus</i>	5	—	—
<i>Vulpes vulpes</i>	24	1	1
<i>Ursus arctos</i>	9	—	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	—	—	1
<i>Martes zibellina</i>	1	—	—
<i>Martes</i> sp.	3	—	1
<i>Putorius</i> sp.	1	—	—
<i>Meles meles</i>	9	—	—
<i>Crocota spelaea</i>	3	—	—
<i>Equus</i> sp.	11	5	1
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	2	1	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	—	1
<i>Capreolus capreolus</i>	161	13	7
<i>Alces alces</i>	2	—	1
<i>Bison priscus</i>	1	3	—
<i>Canis lupus</i> f. <i>familiaris</i>	2	—	—
<i>Sus scrofa</i> f. <i>domestica</i>	2	—	—
<i>Bos primigenius</i> f. <i>taurus</i>	1	—	—
<i>Ovis ammon</i> f. <i>aries</i>	8	—	—
<i>Capra et Ovis</i>	1	—	—
Mammalia indet.	12	4	1
Aves indet.	97	8	6

видов может быть связано как с гибелью последних в конце плейстоцена, так и с роющей деятельностью животных в голоцене (см. табл. 19, 20).

Костные остатки из слоев 1а и 1б бледно-серой, часто желтоватой окраски, костное вещество плотное. Часть костей из слоя 1б имеет корродированную поверхность. Раздробленность ниже средней. Присутствие в слое 1 костей зайца-беляка, барсука, косули, а также общая сохранность остатков указывают на то, что здесь представлен типичный голоценовый фаунистический комплекс. Различия между слоями только в количестве остатков.

Кости из слоя 2 имеют палевый и светло-коричневый цвет. Костное вещество плотнее, раздробленность средняя. Многие кости со следами погрызов. Большое количество остатков копытных и волка позволяет полагать, что накопление костей шло в основном в результате жизнедеятельности последнего.

Отсутствие остатков пещерного медведя, на наш взгляд,

Таблица 20

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих местонахождения Первая Серпиевская пещера (раскоп I)

Виды	№ слоя; глубина, см					
	1а	1б	2	3; 100	3; 150	3; 230
<i>Lepus tanaiticus</i>	—	—	1	—	—	—
<i>Lepus timidus</i>	2	—	—	—	—	—
<i>Lepus</i> sp.	32	6	14	37	13	10
<i>Marmota bobac</i>	—	—	3	13	7	1
<i>Castor fiber</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Canis lupus</i>	1	—	11	2	—	—
<i>Alopex lagopus</i>	—	—	1	—	—	—
<i>Vulpes vulpes</i>	11	—	1	4	1	—
<i>Ursus arctos</i>	1	—	—	—	—	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	—	—	—	12	13	14
<i>Martes</i> sp.	1	—	3	6	3	—
<i>Mustela erminea</i>	3	1	—	4	—	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Putorius</i> sp.	—	—	—	4	—	—
<i>Mustela</i> sp.	—	—	—	—	2	—
<i>Meles meles</i>	2	1	—	—	—	—
<i>Lutra lutra</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Mammuthus primigenius</i>	—	—	1	—	—	—
<i>Equus uralensis</i>	—	—	58	—	—	—
<i>Equus</i> sp.	1	—	—	2	2	1
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	—	9	—	—	—
<i>Sus</i> sp.	1	—	—	—	—	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	—	—	3	2	—
<i>Capreolus capreolus</i>	8	2	—	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	—	34	—	1	1
<i>Bison priscus</i>	—	—	20	—	—	—
<i>Capra et Ovis</i> (f. <i>domestica</i>)	2	—	—	—	—	—
Mammalia indet.	6	3	28	9	18	14
Aves indet.	16	—	—	10	5	—

указывает на то, что этот участок ко времени образования слоя 2 оказался у самого входа в пещеру и поэтому был непригоден для устройства берлоги на зиму. Значит, этот слой образовался очень поздно, в самом конце плейстоцена. Отсутствие остатков благородного оленя свидетельствует о суровых климатических условиях во время формирования слоя. Остатки волка принадлежат крупному подвиду, а лошади — определены как присущие уральскому виду. Соотношение остатков копытных приводится в табл. 19, 20.

Вся совокупность данных позволяет считать, что находки из этого слоя отражают последний этап развития позднепалеолитического фаунистического комплекса.

Из слоя 3 получен материал с трех глубин: 100, 150 и 230 см от поверхности. Кости имеют палевою, охристо-желтую и серо-

вато-коричневую окраску, некоторые с дендритами солей марганца и железа. Костное вещество плотное, степень раздробленности высокая. Накопление костей шло в результате деятельности хищников и гибели животных. Общее число определимых остатков небольшое. Среди них многие принадлежат большому пещерному медведю, благородному оленю, есть кости бобра и выдры. Видовой состав костных остатков указывает на формирование слоя 3 в довольно мягких климатических условиях. Полнее всего он коррелирует со слоем 8 раскопа V Игнатьевской пещеры.

В сборах с поверхности пола из раскопа нет свидетельств участия человека в накоплении костных остатков, но подобное вполне возможно.

Спорово-пыльцевой анализ. Результаты палинологического анализа 3-метрового разреза осадков Первой Серпиевской пещеры представлены в табл. 21 и в виде спорово-пыльцевой диаграммы (рис. 28). Отличительная особенность этого разреза — присутствие во всех образцах большого количества спор папоротников семейства многоножковых. Поскольку известно, что споры папоротников далеко не разносятся, то по их наличию можно характеризовать особенности местных условий в непосредственной близости от пещеры. По-видимому, этому способствовало и расположение пещеры среди осыпных скальных обнажений, которые в изобилии заселяются папоротниками (в том числе и в настоящее время). Однако в прошлом, как показывают результаты анализа, их распространение достигало значительно больших масштабов. На спорово-пыльцевой диаграмме можно выделить четыре стадии, характеризующиеся преобладанием: I — пыльцы древесных растений, II — спор папоротников, III — пыльцы трав и кустарничков, IV — снова спор папоротников.

Стадию IV характеризуют спорово-пыльцевые спектры двух образцов: с глубины — 2,3 и 3,0 м (нижняя часть слоя 3). Эти образцы содержали очень мало пыльцы и спор: с семи и девяти препаратов насчитано соответственно 132 и 160 зерен. Из них около 80 % составляют споры папоротников. Древесные растения представлены только пыльцой сосны и берез, которая может переноситься на дальние расстояния. Пыльца цветковых травянистых растений присутствует единично. Это в основном пыльца прибрежно-водного рогоза. По-видимому, в этот период во время половодий пещеру регулярно заливало. Такая бедность спорово-пыльцевых спектров нижней части разреза объясняется, по-видимому, и бедностью состава растительности, и неблагоприятными условиями захоронения (в том числе, например, вымыванием пыльцы во время половодий).

Стадия III характеризуется спорово-пыльцевыми спектрами отложений с глубины 1,0 и 1,5 м (верхняя часть слоя 3). В них преобладает пыльца трав (50 % и более), 31—35 % составляют

Таблица 21

Результаты спорово-пыльцевого анализа отложений Серпиевских пещер

Состав пыльцы, спор	Первая Серпиевская					
	Глубина,					
	Поверх- ность (1)	15, слой 1а (3)	30, слой 1б (2)	90, слой 2 (4)	100, слой 3 (8)	150, слой 3 (7)
Общее кол-во	290	425	815	1555	355	645
Пыльца деревьев и кустарников	200/69	200/47	200/24,5	15/0,9	65/18	110/17
<i>Pinus sylvestris</i>	134/67	84/42	32/16	8	44/71	42/38
<i>Pinus sibirica</i>	6/3	10/5	4/2	1	2/4	14/13
<i>Picea</i>	3/1,5	1/0,5	1/0,5	2	2/2	5/4,5
<i>Abies</i>	1/0,5					
<i>Larix</i>	Ед.	1/0,5		Ед.		
<i>Alnus</i>	14/7	2/1	7/3,5		2/2	3/2,7
<i>Betula sec. Albae</i>	40/20	96/48	154/77	3	4/4	10/9
<i>Betula sec. Nanae-Fruticosae</i>						
<i>Carpinus</i>		1/0,5				
<i>Corylus</i>		1/0,5				1/0,9
<i>Tilia</i>	2/1	4/2	1/0,5		2/3	14/13
<i>Ulmus</i>		1/0,5	1/0,5			
<i>Quercus</i>				1	9/14	17/15,5
Juglandaceae						4/3,6
<i>Salix</i>						
Пыльца трав и кустарников	20/7	35/8	15/2	140/9	180/51	310/48
Ericaceae					1/0,6	5/1,6
Poaceae	3					
Cyperaceae	2					
Chenopodiaceae	1			2/1,4		1/0,3
Caryophyllaceae		1			3/1,7	
<i>Artemisia</i>	10	20	13	107/75,5	10/6	40/13
Asteraceae		2	1	12/9	126/69	124/46
Polygonaceae		1		1/0,7	16/9	14/4,5
Ranunculaceae	1	1			1/0,6	10/3,2
Thalictrum		1				3/1
Rosaceae					1/0,6	3/1
<i>Sanguisorba officinalis</i>						1/0,3
Apiaceae	1		1	1/0,7		24/8
Fabaceae				1/0,7		1/0,3
Geraniaceae		1				
Onagraceae		1				
<i>Scabiosa</i>					1/0,6	
<i>Knautia</i>						
<i>Valeriana</i>						
Liliaceae		1				12/4
Brassicaceae						
<i>Polemonium</i>						1/0,3
Urticaceae						1/0,3

пещера

Вторая Серпиевская пещера

см

230, слой 3 (9)	300, слой 3 (7)	Поверхность (1)	2, слой 1 (2)	7, слой 1 (5)	20, слой 2 (2)	35, слой 3 (5)
160	132	220	740	750	3250	1730
40/25	20/15	200/91	160/22	100/13	170/5,2	200/11,5
22/55	18	146/73	35/22	29/29	11/6,5	52/26
12/30		26/13	12/7,5	16/16	4/2,4	26/13
		12/6	7/4,5		74/44	78/39
		4/2		3/3		3/1,5
		Ед.	Ед.	2/2	1/0,5	3/1,5
2/5	2	1/0,5	5/3	14/14		27/13,5
		10/5	80/50	20/20	44/26	7/3,5
			18/11	3/3	29/17	2/1
			3/2	13/13	1/0,6	2/1
4/10			+	+	+	+
		1/0,5			6/3,5	
5/3	2/1,5	10/4,5	540/73	350/47	3000/92*	1400/81*
1			110/20,3	8/2,3	26/6,5	1/0,3
		1	7/1,3		6/1,5	
		2		4/1,1	6/1,5	3/0,9
			1/0,2	8/2,3	12/3	2/0,6
		1	84/15,5	30/9	86/21,5	90/26
		1	180/33,3	100/28	128/32	120/34
		1	17/3,2	38/11	15/3,7	22/6
			6/1,2	18/5	2/0,5	2/0,6
		2	16/3	18/5	2/0,5	2/0,6
			1/0,2	4/1	+	3/0,9
		1	2/0,4	4/1,1	30/7,5	+
		1	5/1	25/7	5/1,3	2/0,6
			5/1	4/1,1		+
				2/0,6	+	2/0,6
			1/0,2	2/0,6	2/0,5	1/0,3
1			5/0,9			
			1/0,2			

Окончание табл. 21

Состав пыльцы, спор	Перья Серпиевская					
	Глубина,					
	Поверх- пость (1)	15, слой 1а (3)	30, слой 1б (2)	90, слой 2 (4)	100, слой 3 (8)	150, слой 3 (7)
Campanulaceae						
<i>Convolvulus</i>						
<i>Plantago</i>						
Labiatae	1					
Alismataceae					1/0,6	
<i>Typha</i>						
Неопределенные	1	6		16/12	20/11	50/16
Споры	70/24	190/45	600/73,5	1400/90	110/31	225/35
Polypodiaceae	68/97	185/97	600/100	1400/100	105/95	220/98
<i>Botrychium</i>		1/0,5		Ед.	5/5	3/1,3
<i>Lycopodium annotinum</i>	1/1,5	2/1				
<i>L. complanatum</i>		2/1				
<i>L. clavatum</i>	1/1,5					
<i>Equisetum</i>						2/1
<i>Spgagnum</i>						

* Подсчет пыльцы трав и кустарничков прекращен, когда их количество достигло 400

споры папоротников; пыльцы древесных растений 16—18 %. Среди древесных больше всего пыльцы сосны, есть пыльца кедра сибирского, ели, березы, ольхи, ивы. Обращает на себя внимание значительное количество пыльцы липы и ореховых, которая, по всей вероятности, является переотложенной. В группе трав и кустарничков преобладает пыльца семейства астровых, много пыльцы разнотравья (гречишных, гвоздичных, лютиковых, розоцветных, зонтичных и других семейств). Спорово-пыльцевые спектры отражают лесостепную растительность с господством разнотравных лугово-степных сообществ. Климатические условия этой стадии по сравнению с предыдущей были, вероятно, теплее, но все же более холодные и сухие, чем в настоящее время.

Стадия II характеризуется спорово-пыльцевым спектром образца с глубины 90 см (слой 2). В нем содержится множество спор папоротников (90 %), и лишь 1 % составляет пыльца древесных растений; на долю пыльцы трав приходится 9 %, причем подавляющая часть ее принадлежит польням. Судя по результатам анализа, в то время господствовала степная растительность, а климатические условия были еще более сухими и холодными.

Стадия I представлена спорово-пыльцевыми спектрами образцов с глубины 15 и 30 см, отражающими лесную расти-

пещера		Вторая Серпиевская пещера				
см						
230, слой 3 (9)	300, слой 3 (7)	Поверхность (1)	2, слой 1 (2)	7, слой 1 (5)	20, слой 2 (2)	35, слой 3 (5)
			1/0,2	1/0,3	+	
3	2		1/0,2 3/06	3/1	+	
115/72	110/83	10/4,5	94/17,4	81/23,3	80/20	100/28
115/100	110/100	8	40/5,4	300/40	80/2,5	130/7,5
			39/98	298/29	79/99	128/98
				2/0,7		1/0,8
		2	1/2,5		1/1	1/0,8

на 20 зерен древесных в образце 4 и 350 — на 50 зерен древесных в образце 5.

тельность. Пыльца трав в них составляет от 2 до 8%. Спор папоротников много, но их количество уменьшается к поверхности, возрастает относительное содержание пыльцы древесных растений. Среди последней на глубине 30 см преобладает пыльца березы (в том числе кустарниковых видов), на втором месте — пыльца сосны, единично присутствует пыльца ольхи, липы, ильма. Ближе к поверхности содержание пыльцы сосны возрастает, увеличивается и присутствие теплолюбивых форм (граба, орешника). Рассмотренные спектры свидетельствуют о постепенном возрастании роли лесной растительности, что, несомненно, связано с повышением теплообеспеченности, уменьшением континентальности климата.

Поверхностный спектр отражает современную лесную растительность: преобладание сосны, примесь березы, присутствие ели, пихты, липы.

Таким образом, результаты анализа показали, что основная часть толщи осадков Первой Серпиевской пещеры формировалась в условиях холодного континентального климата при господстве травянистой растительности, которая вначале была представлена в основном папоротниками, затем лугово-степным разнотравьем, а во время формирования слоя 2 преобладали полынные степи. Лесная растительность имела островной характер, площади ее сокращались, достигнув минимума в период

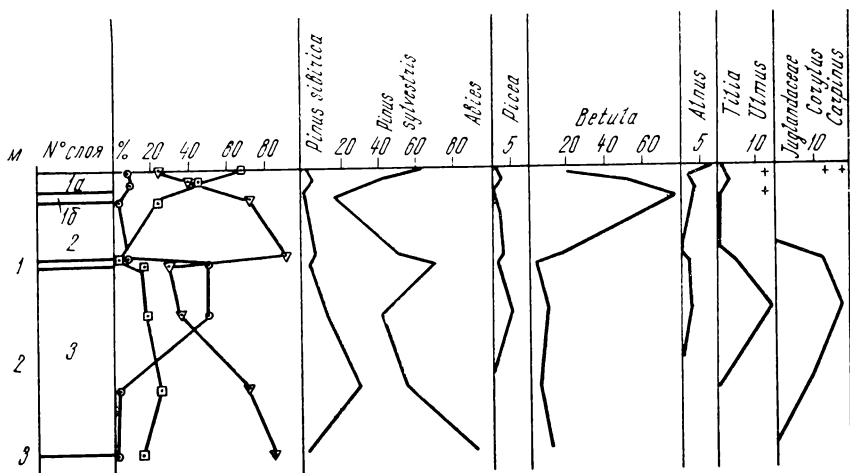


Рис. 28. Спорово-пыльцевая диаграмма отло
а — пыльца древесных растений,

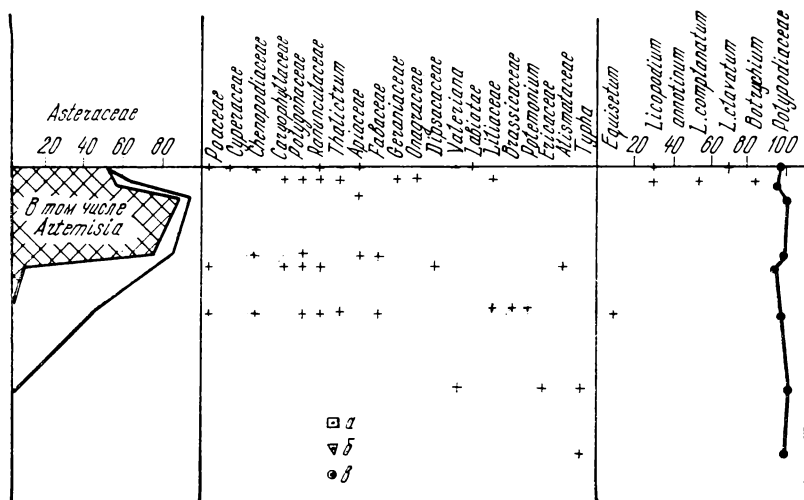
формирования слоя 2. Прослеженная динамика растительности свидетельствует о нарастании сухости и холода от слоя 3 к слою 2, который формировался, по-видимому, в более сухих и холодных условиях, чем вся остальная толща осадков.

Спорово-пыльцевые спектры слоев 1б и 1а свидетельствуют об обратном процессе — постепенном увеличении роли лесной растительности, появлении в ее составе широколиственных пород, что, несомненно, было обусловлено смягчением климата, увеличением теплообеспеченности и влажности в голоцене.

3.8. ВТОРАЯ СЕРПИЕВСКАЯ ПЕЩЕРА

Раскопки проводились осенью 1986 г. археологами В. Т. Петриным, С. Е. Чаиркиным, В. Н. Широковым при участии П. А. Косинцева и Н. Г. Смирнова.

Пещера находится на правом берегу р. Сим, у д. Серпиевка (см. рис. 23, 25 и 29). Вход в нее удален от русла реки на 25 м и поднят относительно уровня воды на 6 м. Пещера представляет собой горизонтальную полость (рис. 30). Шурф удален от входа на 50 м и находится на 2—3 м выше уровня воды в реке. В рыхлых отложениях, вскрытых шурфом, выделено три слоя. Из первого, представляющего собой поверхностные грязевые наносы мощностью 10 см, материл не собирали. Слой 2 был представлен плотным светлым суглинком и имел мощность 10—15 см. Слой 3 — это красно-коричневая пещерная глина с небольшим количеством угля в верхней части. Вскрытая мощность этого слоя 30 см. Кости с глубины 30—40 см имеют воз-



жений Первой Серпиевской пещеры.

б — пыльца трав, в — споры.

раст 25200 ± 1800 (ИЭРЖ-46). Нижняя часть слоя, почти не содержащая угля, названа слоем За (рис. 31).

Сохранность костных остатков Второй Серпиевской пещеры заметно не отличается от таковой из грота Прижим II или Игнатиевской пещеры.

В видовом составе мелких млекопитающих разных слоев существенных различий не наблюдалось (табл. 22, рис. 32). Можно лишь обратить внимание на присутствие в слое 2 нескольких остатков мышовок, не обнаруженных в слоях 3 и 4 несмотря на весьма значительный объем материала (около 4 тыс. зубов). Соотношение видов в разных слоях изменяется довольно слабо, однако можно отметить некоторые тенденции. Так, доля узкочерепной полевки, резко доминирующей во всех слоях, растет от слоя 2 к слою 4. Такой же рост наблюдается для остатков степной пеструшки и копытного лемминга. Доля водяной полевки, а также темной и обыкновенной полевки резко сокращается от слоя 2 к слою 3. Различий в распределении частот морфотипов M_1 узкочерепной полевки между выборками из разных слоев не обнаружено. Размеры зубов этого вида в разных слоях также совпадали. Все это позволяет считать фауну из слоев 2, 3 и 4 верхнепалеолитической, однако слои формировались, по-видимому, в несколько разных условиях. Скорее всего, это был период смягчения климата, т. е. ослабления его континентальности. Слой 4 характеризуется период наиболее сухой и холодный, а слоем 2 — заметно более теплый и влажный. Однако эти различия не выходят за пределы так называемых перигляциальных условий позднего плейстоцена.



Рис. 29. Вход во Вторую Серпиевскую пещеру.

Таблица 22

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Вторая Серпиевская пещера

Виды	№ слоя		
	2	3	4
LAGOMORPHA			
<i>Ochotona</i> sp.	10	87	8
RODENTIA			
<i>Citellus superciliosus</i> . .	1	45	1
<i>Sicista</i> sp.	9	—	—
<i>Allocricetulus eversmanni</i>	—	4	3
<i>Cricetulus migratorius</i> .	9	74	5
<i>Cricetus cricetus</i> . . .	6	1	—
<i>Clethrionomys rufocanus</i> .	7	3	1
<i>Clethrionomys rufocanus</i> (M ₁)	1	2	—
<i>Clethrionomys rutilus</i> . .	—	2	—
<i>Clethrionomys ex gr. glareolus-rutilus</i> (M ₁)	1	—	—
<i>Clethrionomys ex gr. glareolus-rutilus</i> (кроме M ₁)	4	15	2
<i>Lagurus lagurus</i>	55	364	84
<i>Eolagurus luteus</i>	—	1	—
<i>Dicrostonyx guilielmi</i> . .	24	158	47
Lemmini gen. (кроме M ³)	2	10	—
<i>Lemmus sibiricus</i> (M ³) .	1	3	—
<i>Arvicola terrestris</i> . . .	49	28	4
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁) .	78	383	78
<i>Microtus oeconomus</i> (M ₁)	14	100	12
<i>Microtus agrestis</i> (M ²) .	3	2	1
<i>Microtus agrestis</i> (M ₁) .	9	5	1
<i>Microtus arvalis</i> (M ₁) .	4	—	—
<i>Microtus agrestis-arvalis</i> (M ₁)	5	2	—
<i>Microtus</i> sp. (M ₁)	—	5	—
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ² M. <i>agrestis</i> , M ₁) . . .	357	1826	325

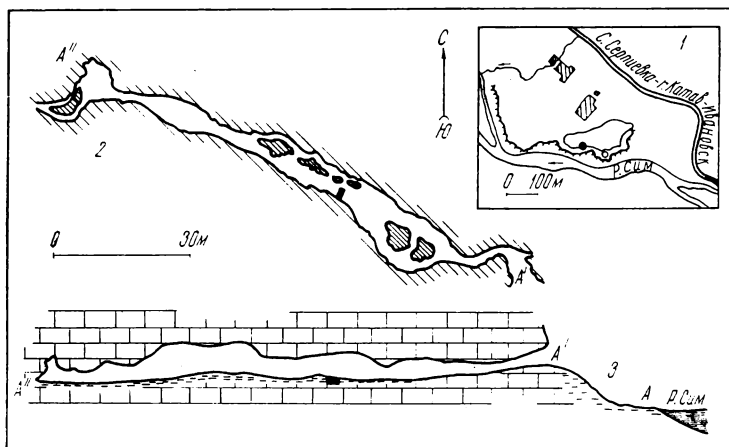


Рис. 30. Вторая Серпиевская пещера. Съемка ИИФ СО АН СССР, 1986 г.
Составил В. Широков.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

Крупные млекопитающие. В сборах с поверхности имеется только одна кость плейстоценовой сохранности — эпистрофей волка; остальные кости — голоценовые.

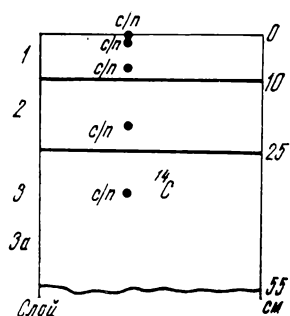
Во всех трех слоях раскопа кости близки по типу сохранности, костное вещество плотное. Цвет костей палевый, только в слое 4 имеются экземпляры светло-коричневой окраски. Все кости покрыты мелкими дендритами окислов железа и марганца. Кости из слоя 2 покрыты тонким кальцитовым налетом. Степень раздробленности выше средней. Основные источники поступления костей — деятельность хищников и гибель животных. Преобладал, по всей видимости, первый путь. Участие человека в этом процессе не прослеживается. Заметных различий в видовом составе между слоями нет (табл. 23). Все комплексы относятся к позднепалеолитической фауне.

Следует отметить находку в слое 2 фрагмента постоянного нижнего коренного зуба, принадлежащего, вероятнее всего, лосю. Это единственная находка этого вида в позднем плейстоцене. Возможно, слой 2 отражает начальный этап перехода позднепалеолитического фаунистического комплекса в современный.

Спорово-пыльцевой анализ. В толще осадков выделено три слоя, в каждом из которых взят образец на спорово-пыльцевой анализ (см. табл. 21, рис. 31). Спектр поверхностного образца отражает современную лесную растительность. В спектрах всех трех слоев преобладает пыльца травянистых растений, много спор папоротников. Пыльца древесных видов составляет от 5 до 22%. Соотношение между отдельными компонентами спектров меняется на протяжении разреза (рис. 33).

Рис. 31. Схема рыхлых отложений Второй Серпиевской пещеры.

Усл. обозн. см. на рис. 8.



Спектры образцов слоев 2 и 3 близки между собой. Содержание пыльцы трав и кустарничков в них достигает 81—92 %. Основную массу ее составляет пыльца астровых, в том числе много полыней; в заметном количестве содержится пыльца разнотравья: гречишных, гвоздичных, зонтичных, розоватных, лютиковых и т. д., а также злаков. Спор от 2,5 до 7,5 %, в основном это папоротники. В группе древесных наибольшее количество пыльцы (39 и 44 %) принадлежит ели. Присутствует пыльца сосны, кедра, пихты, березы, ольхи, единично — липы.

Спорово-пыльцевые спектры образцов с глубины 2 и 7 см (слой 1) характеризуются относительно высоким содержанием пыльцы древесных растений и меньшим — травянистых. Качественный состав последней меняется мало, но количество пыльцы полыней несколько уменьшается, а злаков увеличивается (от слоя 2 к слою 1). Среди древесных резко уменьшается содержание пыльцы ели и увеличивается — березы.

В целом же спорово-пыльцевые спектры всех трех образцов отражают господство лугово-степной растительности, существование островных еловых, а затем березовых и сосново-березовых лесов паркового типа, перемежающихся высокоотравными лугами. Такая растительность близка к подгольцовому поясу гор Южного Урала, но отличается большим участием полыней. В настоящее время подгольцовый пояс на Южном Урале находится на высоте свыше 1000 м, в то время как Серпиевские пещеры расположены на высоте около 400 м над ур. м. Следовательно, климатические условия времени формирования исследуемых отложений были значительно холоднее современных, а судя по существенному количеству пыльцы полыней, вероятно, и суше. Наименьшую облесенность территории отражает спорово-пыльцевой спектр слоя 2. Вероятно, этот слой и формировался в наиболее холодных (из всего разреза) условиях: на него падает максимум пыльцы кустарниковых берез, минимум — сосны, ольхи, липы. Нижняя часть слоя 1 формировалась в относительно более теплых условиях (здесь максимум пыльцы ольхи и липы). Затем опять произошло некоторое похолодание, но амплитуда его уменьшилась.

3.9. МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ АША I

Местонахождение Аша I расположено на восточной окраине г. Аша (Челябинская обл.) на левом берегу р. Сим. В резуль-

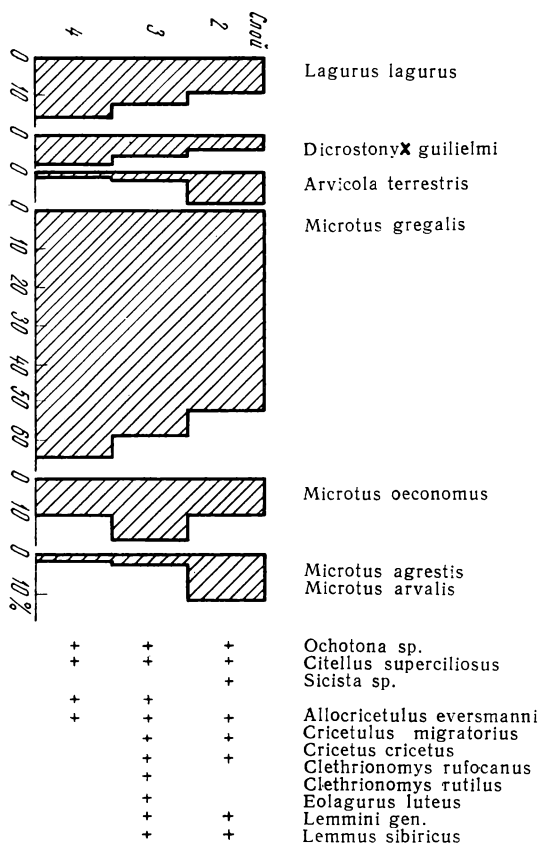


Рис. 32. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из Второй Серпиевской пещеры.

тате взрывных работ на северном склоне горы Аджигардак оказалась вскрыта и в значительной мере разрушена пещера (рис. 34). Рядом с ней были вскрыты крупная вертикальная трещина и несколько небольших ниш в теле скалы. Они заполнены рыхлыми отложениями. Карстовые полости расположены на высоте 15 м над надпойменной террасой, а осыпи, содержащие костные остатки, протянулись от них шлейфом вниз до подножья горы.

Сборы костных остатков проведены В. А. Козловым в 1980 г. в шести точках, описание которых приводится ниже.

Аша I—1 — раскоп внутри оставшейся части пещеры, слева у входа. Вскрытая площадь 1,2 м². Наблюдается четыре слоя (рис. 35) (сверху вниз): 1 (0—10 см) — утопанный слой козьего помета и суглинка.

Таблица 23

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих, Вторая Серпиевская пещера, раскоп I

Виды	Поверхность	№ слоя		
		2	3	4
<i>Lepus tanaiticus</i>	—	—	1	2
<i>Lepus</i> sp.	2	77	176	45
<i>Marmota bobac</i>	—	1	5	5
<i>Canis lupus</i>	2	3	14	—
<i>Alopex lagopus</i>	—	—	4	—
<i>Vulpes vulpes</i>	2	7	23	4
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	—	3	12	4
<i>Martes</i> sp.	1	—	2	1
<i>Mustela erminea</i>	—	1	2	2
<i>Mustela nivalis</i>	—	1	1	—
<i>Mustela</i> sp.	—	—	—	—
<i>Putorius</i> sp.	—	—	1	—
<i>Meles meles</i>	1	—	—	—
<i>Crocota spelaea</i>	—	1	—	—
<i>Panthera spelaea</i>	—	—	1	—
<i>Equus</i> sp.	—	2	—	1
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	—	1	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	—	1	—
<i>Capreolus capreolus</i>	5	—	—	—
<i>Alces alces</i>	2	1	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	1	—	—
<i>Bos et Bison</i>	—	—	—	—
<i>Saiga tatarica</i>	—	1	—	—
<i>Bos primigenius</i> f. <i>taurus</i>	2	—	—	—
<i>Ovin amon</i> f. <i>aries</i>	1	—	—	—
Mammalia indet.	42	51	10	19
Aves indet.	—	2	22	7

Таблица 24

Состав фауны и количество костных остатков млекопитающих из местонахождения Аша I

Виды	№ точки					
	1	2	3	4	5	6
<i>Lepus</i> sp.	4	2	4	—	—	—
<i>Ochotona</i> sp.	4	—	1	—	—	—
<i>Marmota bobac</i>	6	1	9	—	3	—
<i>Cricetus cricetus</i>	1	—	1	—	1	2
<i>Canis lupus</i>	—	16	16	—	8	—
<i>Vulpes vulpes</i>	1	8	5	—	2	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	55	278	466	4	100	—
<i>Mustela erminea</i>	2	—	—	—	—	—
<i>Crocota spelaea</i>	—	—	—	—	—	1
<i>Panthera spelaea</i>	—	—	1	—	1	—
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	—	2	—	—	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	1	3	—	—	—
<i>Megaloceros giganteus</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Bison priscus</i>	—	—	1	—	—	—
Mammalia indet.	78	3	2	—	—	—
Aves indet.	10	1	—	—	—	—

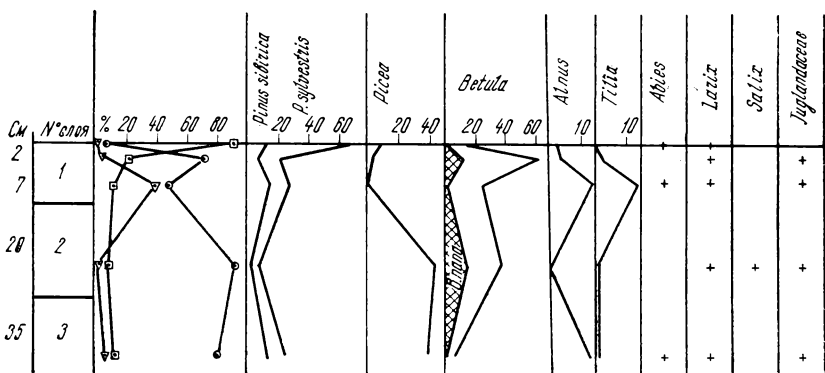


Рис. 33. Спорово-пыльцевая диаграмма
Усл. обозн.

2 (10—25 см) — плотный, коричневато-бурый гумусированный суглинок с небольшим количеством мелкого известнякового щебня.

3 (25—60 см) — плотный буровато-желтый суглинок с большим количеством известнякового щебня среднего и крупного размера.

4 (60—74 см) — валунно-галечный с заполнением светложелтой глины. Рыхлые отложения из этой точки были просеяны через сито с диаметром ячеек 1 мм. Почти все кости происходят из слоя 3, и только они будут рассматриваться далее (табл. 24).

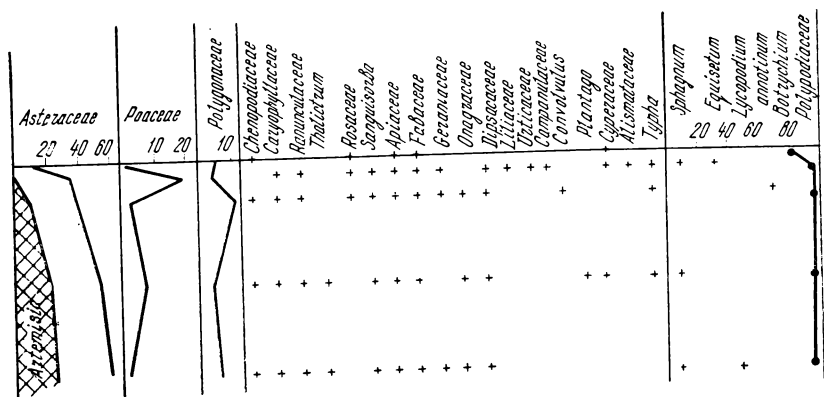
Аша I—2 — раскоп на расположенном рядом со входом в пещеру скальном уступе, с рыхлыми отложениями, сохранившимися от разрушенной части пещеры. Вскрытая площадь 2 м², мощность отложений от 117 до 142 см. Отложения однородные по всей толще и представляют собой бурый суглинок со значительным количеством известнякового щебня.

Аша I—3 — осыпь, под входом в пещеру и площадкой (Аша I—2), образовавшаяся в результате разрушения горного массива и рыхлых отложений пещеры. Костные остатки собирали с поверхности и из приповерхностного слоя осыпи.

Аша I—4 — раскоп в верхней части рыхлых отложений трещины, вскрытая площадь около 1 м² на глубину 0,5 м. Трещина заполнена красно-бурой глиной. Высота трещины 3 м, ширина в верхней части 1,2 м, в нижней — 0,7 м.

Аша I—5 — осыпь под трещиной (Аша I—4), образовавшаяся в результате разрушения скалы и рыхлого заполнения трещины. Костные остатки собраны с поверхности и из приповерхностного слоя осыпи.

Аша I—6 — ниша в скале над точкой Аша I—2, заполненная



отложений Второй Серпиевской пещеры.
см. на рис. 28.

бурой глиной на глубину 0,5 м. В процессе раскопок все заполнение было выбрано. Здесь найден неполный скелет новорожденного детеныша пещерной гиены.

Местонахождение Аша I — единственное из изученных, где найдена кость гигантского оленя. Пока неясно, отражает ли это низкую численность вида либо определенную фазу динамики териофауны этого района в плейстоцене (см. табл. 24).

Костное вещество плотное, степень раздробленности ниже средней. По сохранности кости делятся на две группы. Большая часть имеет окраску от серо-коричневой до черной. Только кости горностая, сурка и пищухи из точки Аша I—1 имеют желтую окраску. Сходное строение сохранившихся участков рыхлых отложений и сохранность костных остатков позволяют считать, что все находки (кроме отмеченных выше) происходят из однотипных отложений и, видимо, отражают один этап в развитии позднепалеолитического фаунистического комплекса. На этом основании материал из разных точек можно рассматривать как одну выборку. По тафономии, составу фауны и времени формирования Аша I ближе всего к слою 8 раскопа V Игнавиевской пещеры. Отмеченные выше светлоокрашенные кости происходят из верхнего слоя точки Аша I—1 и относятся, видимо, к концу позднего плейстоцена.

3.10. ИДРИСОВСКАЯ ПЕЩЕРА

Идрисовская пещера находится в скальном обнажении левого берега р. Юрюзань в Салаватском районе Башкирской АССР в 1,5—2 км к востоку от деревни Краснополье. Вход в пещеру расположен в 42 м над рекой и представляет собой четыре «окна» почти в отвесном скальном выходе. Одно из «окон» —

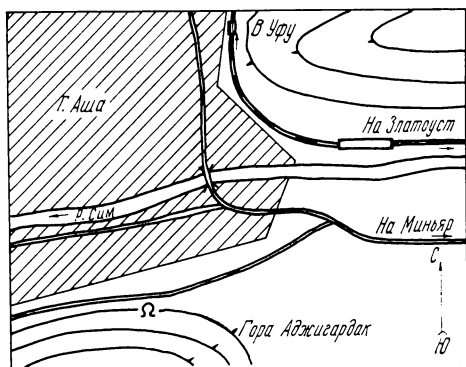


Рис. 34. Схема расположения местонахождения Аша.

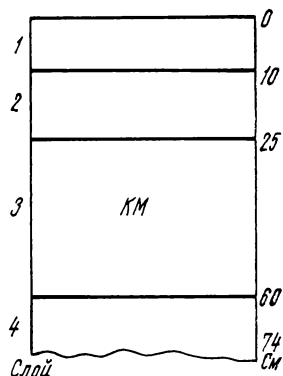


Рис. 35. Схема рыхлых отложений местонахождения Аша I—1.

Усл. обозн. см. на рис. 8.

основной вход, передний грот пещеры. В нем на удалении 15 м от линии входа В. Н. Широковым заложен шурф (рис. 36). Рыхлые отложения вскрывали условными горизонтами мощностью 10 см. Для получения материала по мелким млекопитающим содержимое юго-восточной четверти шурфа промывали отдельно от остальной породы, однако, как показало сравнение, различий в составе и соотношении видов фауны по площади не выявляется.

Общая мощность рыхлых отложений в шурфе оказалась равной 120 см. Эти отложения лишь в верхних первых сантиметрах образуют явно выраженные слои: несколько миллиметров наносной грязи, под которой находится слой мондмилха, в свою очередь закрывающий слой супеси со щебнем и глыбами, очень пестрый по составу. Последний и образует всю толщу рыхлых отложений. В нем встречаются, кроме зерен песка разного состава и частиц глины, известняковая щебенка и глыбы, мелкие образования вторичных карбонатов, стяжения окислов железа и марганца, частицы угля. Все это придает слою пеструю окраску. Соответственно такую же окраску имеют и костные остатки из этих отложений. Окраска зубов и костей варьирует от черной до светло-желтой, причем даже мелкие фрагменты имеют на разных участках разный цвет. Такая пестрота наблюдается по всей глубине, но к нижней части отложений остатков темных тонов становится все меньше, так как заполнение преимущественно глинистое, без заметных следов марганца и железа. Эти наблюдения позволяют считать, что разная прокрашенность костей не является хронологическим признаком.

В первом горизонте, который объединил остатки из верх-

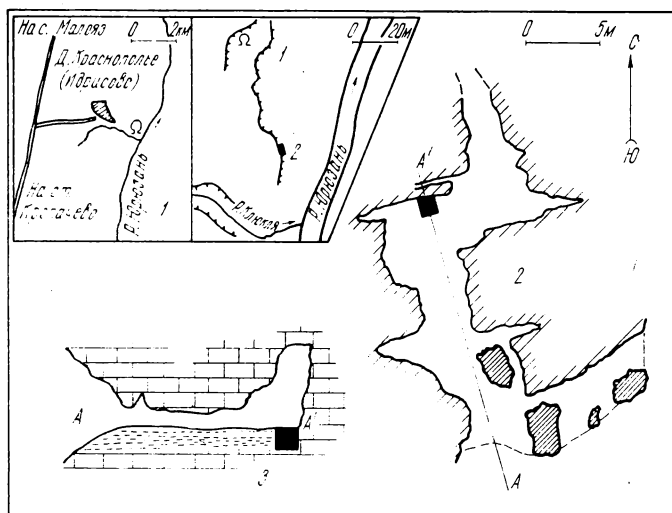


Рис. 36. Идрисовская пещера. Съемка ИИиА, 1987 г. Составил В. Широков.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

него, гумусного слоя, из мондмилха и из верхов супесчаного слоя, состав фауны не может характеризовать какой-либо хронологический этап из-за своей смешанности. В нем есть кости и с голоценовым и с плейстоценовым типом сохранности.

Фауна из всех нижележащих горизонтов представляется единой и безусловно относится к верхнепалеолитическому комплексу (рис. 37, табл. 25). Различий в ее составе между отдельными горизонтами не замечено, лишь несколько выделяется по соотношению видов самый нижний горизонт. В каждом из них остатки узкочерепной полевки безусловно преобладают, что позволяет отнести этот вид к категории очень многочисленных. К многочисленным видам следует отнести экономку и степную пеструшку, обычным — настоящего лемминга, серого хомячка, хомячка Эверсмана, суслика, рыжую, обыкновенную полевку. К редким относятся копытный лемминг, а к очень редким — мыши, обыкновенный хомячок, водяная полевка, большой тушканчик, желтая пеструшка.

В нижнем десятом горизонте на глубине 90—100 см возрастает доля сибирского лемминга, лесных полевок, так что из категории обычных они переходят в группу многочисленных, одновременно сокращается количество остатков серого хомячка и узкочерепной полевки. Эти изменения могли быть вызваны увеличением доли лесных биотопов в период образования нижних горизонтов отложений (см. табл. 25).

Крупные млекопитающие. В передней части пещеры был проведен сбор костей с поверхности пола. Имеется только

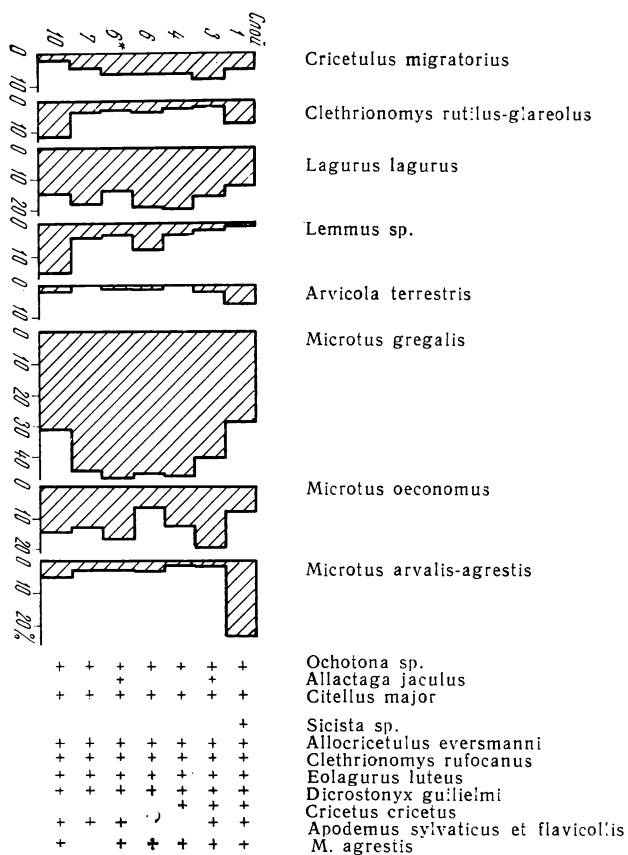


Рис. 37. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из Идрисовской пещеры.

одна кость плейстоценовой сохранности—ребро пещерного медведя. Кости лошади и овцы очень «свежие» на вид, так что остатки лошади, безусловно, принадлежат домашней форме.

Материал из раскопа очень разнообразной окраски—от желтой до черной, часть костей пестрые. Это отражает пестроту вмещающей породы. Костное вещество плотное, степень раздробленности высокая. Кости покрыты дендритами солей марганца и железа.

В раскопе только из горизонта 1 имеется небольшое количество материала голоценовой сохранности. Все кости сурка—плейстоценового возраста. Идрисовская пещера—единственное местонахождение, где обнаружены кости корсака. Следует отметить преобладание остатков песка над остатками лисицы, как и в горизонтах 50—160 см раскопа V Игнatieвской

Таблица 25

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения Идрисовская пещера

Виды	№ горизонта; глубина, см						
	1; 0—10	3; 20—30	4; 30—40	6; 50—60	6*; 50—60	7; 60—70	10; 90—100
INSECTIVORA							
<i>Sorex</i> sp.	63	22	—	—	18	—	13
<i>Talpa europaea</i>	8	2	—	—	—	—	—
LAGOMORPHA							
<i>Ochotona</i> sp.	15	36	40	13	76	14	22
RODENTIA							
<i>Allactaga jaculus</i>	—	1	—	—	2	—	—
<i>Citellus major</i>	4	12	24	2	30	9	1
<i>Sicista</i> sp.	7	—	—	—	—	—	—
<i>Allocrietulus evermanni</i>	3	9	16	7	44	14	6
<i>Cricetulus migratorius</i>	25	60	56	17	121	16	7
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	2	1	7	1	10	3	8
<i>Cl. rutilus-glareolus</i>	36	15	21	7	38	14	56
<i>Lagurus lagurus</i>	62	118	195	53	280	75	72
<i>Eolagurus luteus</i>	1	2	7	2	1	6	5
<i>Dicrostonyx guillemi</i>	2	18	10	2	10	6	7
Lemmini gen.	3	17	29	23	61	15	75
<i>Arvicola terrestris</i>	31	12	4	3	7	—	5
<i>Microtus gregalis</i> (M_1)	24	51	94	26	176	29	31
<i>M. oeconomus</i> (M_1)	7	25	25	4	66	9	14
<i>M. agrestis</i> (M^2)	4	2	1	1	—	—	1
<i>M. arvalis-agrestis</i> (M_1)	20	1	2	1	7	1	4
<i>Microtus</i> sp. (кроме M_1 , M^2)	271	394	469	116	1044	207	197
<i>Cricetus cricetus</i>	18	3	1	—	—	—	—
<i>Apodemus sylvaticus et flavicollis</i>	1	2	—	—	2	1	1

* Сборы со всей площади раскопа, кроме «колонки».

пещеры, в местонахождении Прижим II и в слоях 2, 3 раскопа I навеса Устиново. Однако в последних двух случаях это может быть случайным явлением, связанным с малочисленностью остатков. Во всех горизонтах определены остатки большого пещерного медведя. Кости волка принадлежат крупному подвиду. Определить точно, какому, затруднительно, так как единственная нижняя челюсть происходит от очень старой особи с сильно стертными и частично редуцированными зубами. В горизонтах 1—6 остатков сурка значительно меньше, чем зайца, но с горизонта 9 доля сурка резко возрастает и в горизонтах 11, 12 почти уравнивается с зайцем. Остатков копытных немного, и, видимо, по этой причине не найдено костей первобытного бизона. Чаше всего встречаются остатки северного

Таблица 26

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из раскопа I Идрисовской пещеры

Виды	Поверхность	№ горизонта									
		1	3	4	5	6	9	10	11	12	
<i>Talpa</i> sp.	—	4	1	1	—	1	—	2	—	—	—
<i>Lepus tanaiticus</i>	—	1	12	6	5	1	3	1	3	—	—
<i>Lepus cf. europaeus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Lepus</i> sp.	—	51	427	393	115	142	68	150	34	38	—
<i>Marmota bobac</i>	—	8	83	63	19	32	40	50	31	34	—
<i>Castor fiber</i>	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Canis lupus</i>	—	—	1	3	2	3	1	2	—	—	—
<i>Alopex lagopus</i>	—	1	17	43	13	20	22	15	—	—	—
<i>Vulpes vulpes</i>	—	—	9	2	—	3	1	1	1	—	—
<i>Vulpes corsac</i>	—	—	2	4	1	—	—	—	—	—	—
<i>Ursus arctos</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spelaearctos spelaeus</i>	1	—	7	8	9	2	8	14	5	1	—
<i>Martes</i> sp.	1	—	—	2	—	—	4	6	20	19	—
<i>Mustela erminea</i>	—	1	5	4	—	1	—	1	—	—	—
<i>Mustela nivalis</i>	—	—	7	13	—	10	4	11	6	1	—
<i>Putorius</i> sp.	—	—	2	—	—	1	—	—	—	1	—
<i>Mustela</i> sp.	—	—	2	1	—	—	—	1	—	—	—
<i>Equus</i> sp.	—	1	1	4	1	1	—	1	—	—	—
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	—	1	1	1	—	1	—	1	—	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	—	—	2	2	—	—	—	2	—	—
<i>Capreolus capreolus</i>	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alces alces</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	1	2	2	3	1	3	2	1	—	—
<i>Saiga tatarica</i>	—	—	3	2	4	1	—	2	—	—	—
<i>Equus gmelini f. caballus</i>	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ovis ammon f. aries</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mammalia indet.	4	411	427	289	242	763	79	326	231	115	—
Aves indet.	1	4	—	6	4	5	—	6	3	6	—

оленя, несколько реже — сайги, затем лошади, носорога и благородного оленя. Наличие благородного оленя и отсутствие бизона (видимо, по причине его малочисленности) сближают этот комплекс с фауной из слоев 2—7 раскопа V Игнatieвской пещеры. По многочисленности остатков северного оленя и сайги рассматриваемый комплекс близок к фауне из слоев 2—3 навеса Устиново. В целом остатки из Идрисовской пещеры могут быть соотнесены с фауной из раскопа V (слои 2—8) Игнatieвской пещеры. В отличие от последней, рассматриваемая фауна имеет более степной облик (наличие остатков корсака, многочисленность костей сайги и северного оленя). Причем фауна из нижних горизонтов содержит больше степных элементов (сурок, заяц, схожий с русаком), чем из верхних (табл. 26).

Из горизонтов 10—12 происходит часть скелета *Martes* sp., чем и объясняется многочисленность ее остатков. Основным пу-

тем накопления костных остатков была деятельность хищников (волка, лисицы, песца, корсака). Следов участия человека в этом процессе нет.

3.11. МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ИДРИСОВО

Местонахождение Идрисово расположено у основания скалы, где находится Идрисовская пещера (см. рис. 30). Под наскальными изображениями В. Н. Широковым в 1987 г. был заложен раскоп площадью 13 м². Рыхлые отложения мощностью до 110 см были выбраны полностью, до скального основания. Три слоя имели следующее строение (рис. 38): 1 — дерн толщиной 10 см. Содержал керамику раннего железного века и средневековья; 2 — гумусированная супесь с известняковой щебенкой, толщиной 60 см. Содержал керамику энеолита и эпохи бронзы; 3 — желтая глина мощностью до 40 см. Находок нет.

Кости коричневатого-серого цвета голоценовой сохранности, костное вещество плотное, у многих поверхность корродирована. Степень раздробленности выше средней. Данное местонахождение имеет совершенно иную тафономию, чем все остальные, так как здесь основным источником поступления костей была деятельность человека (на основании этого лошадь отнесена к домашней форме). Исключение составляют остатки мелких млекопитающих, которые попали сюда в результате естественной гибели особей.

Состав фауны и количество костных остатков млекопитающих из местонахождения Идрисово следующие:

Вид	№ слоя		Вид	№ слоя	
	1	2		1	2
<i>Talpa europaea</i>	—	5	<i>Sus</i> sp.	—	1
<i>Lepus timidus</i>	1	—	<i>Capreolus capreolus</i> . . .	46	42
<i>Cricetus cricetus</i>	2	11	<i>Alces alces</i>	6	17
<i>Arvicola terrestris</i>	—	5	<i>Equus gmelini</i> f. <i>caballus</i>	1	2
<i>Microtus</i> sp.	4	—	Chiroptera gen.	—	1
<i>Canis lupus</i>	—	2	Mammalia indet.	49	100
<i>Sus scrofa</i>	1	—	Aves indet.	6	16

Это единственное местонахождение, где есть остатки кабана. Несмотря на тафономическое своеобразие, состав остатков копытных существенно не отличается от данных по другим голоценовым местонахождениям. Время формирования слоя 2 — вторая половина среднего голоцена, слоя 1 — поздний голоцен. Датировки даны на основании археологических материалов.

3.12. НАВЕС УСТИНОВО

Навес расположен в Миасском районе Челябинской области, в 1 км к северу от железнодорожной станции Устиново (рис. 39). Здесь, в верхнем течении Миасса, по берегам имеются вы-

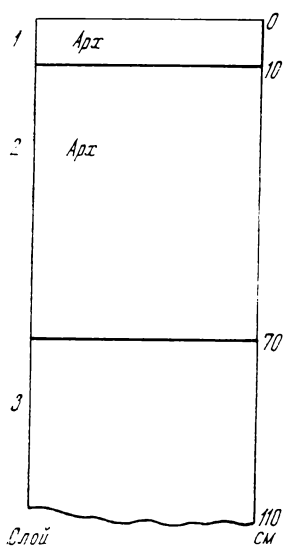


Рис. 38. Схема рыхлых отложений раскопа Идрисово.

Арх.— археологические находки.
Остальные усл. обозн. см. на рис. 8.

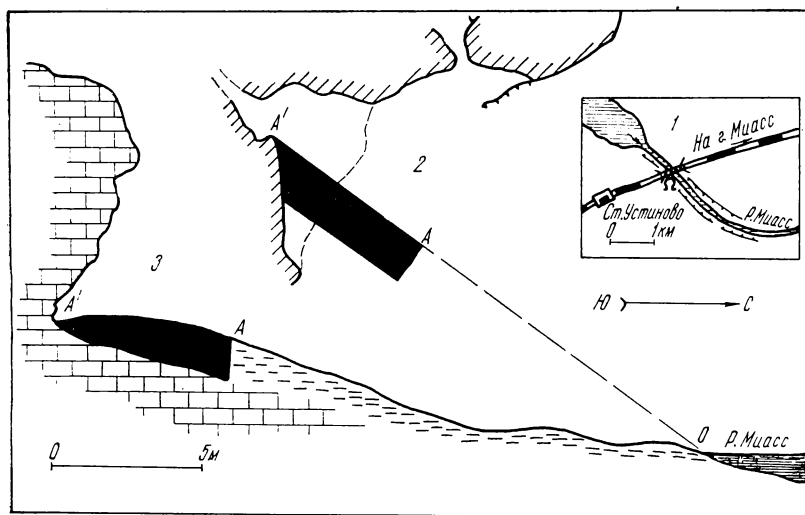
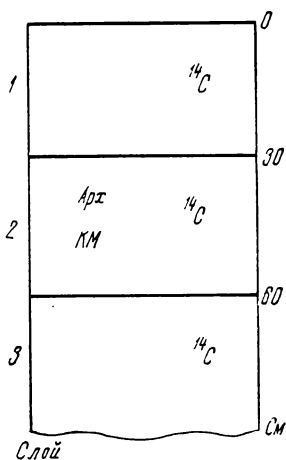


Рис. 39. Навес Устиново. Съемка ИИиА, 1988 г. Составил В. Широков.
Усл. обозн. см. на рис. 7.

Рис. 40. Схема рыхлых отложений местонахождения Устиново.

Усл. обозн. см. на рис. 8 и 38.



ходы белого мраморизованного известняка, протянувшиеся на расстояние 0,8—1 км. Они резко сужают долину реки до 50—70 м, придавая ей вид каньона. Высота скальных обнажений в среднем около 10—15 м, ширина реки 15—25 м. В этом карстовом участке, в 20 м ниже по течению от железнодорожного моста и в 5,5 м над уровнем реки, находится навес. Он представляет собой нишу размерами 5,5×3×4,5 м. В центральной ее части на уровне поверхности рыхлых отложений имеется узкий (до 0,5—0,7 м), невысокий (до 0,4 м) ход, ведущий в глубь скального останца. Современная поверхность на площадке под навесом в целом ровная, заросла кустарником, от линии навеса отлого спускается к реке. Береговая кромка перемыта драгой.

Материал из этого района представляет интерес потому, что район расположен на той же широте, что верховья р. Сим, но на восточном склоне Урала. Участок долины р. Миасса, где находится навес, представляет собой слегка всхолмленную лесостепную территорию, вплотную примыкающую к восточным склонам Уральского хребта на западе и к Ильменскому хребту на севере. В настоящее время там имеются жилые колонии слепушонки, обитают большой суслик, полевки обыкновенная, экономка, водяная, но не встречено таких степных видов, как сурок, степная пеструшка, серый хомячок и узкочерепная полевка. Таким образом, изучение истории формирования фауны этого района может служить примером того, как из перигляциальных дисгармоничных сообществ позднего плейстоцена сформировалась современная лесостепная фауна восточного склона Южного Урала.

Чтобы получить материал для исследования, в 1988 г. В. И. Широковым, Н. Г. Смирновым, Н. Г. Ерохиным на площадке у ниши была заложена разведочная траншея размерами 4,5×1,7 м, длинной осью перпендикулярно линии навеса.

В результате раскопок выявлена следующая стратиграфия рыхлых отложений (описание В. Н. Широкова, рис. 40).

1. Темно-серый пылеватый гумусированный слой мощностью в среднем около 0,3 м пронизан множеством корней растений, содержит известковую крошку, щебень и валуны. Последние отбивают контакт этого и нижележащего слоя; между слоями

контакт четкий. Под навесом грубообломочный материал залегает горизонтально, только в восточной стенке отмечено наклонное и вертикальное залегание. За линией навеса щебень и валуны лежат наклонно к реке, под небольшим ($10-20^\circ$) углом, согласно залеганию слоев. Встречены фрагменты керамики, от двух сосудов, датированных железным веком и энеолитом.

2. Слой бурого макропористого делювиального суглинка мощностью в среднем около 0,3 м. Наблюдается падение слоя от скальной стенки в сторону реки, угол падения около $10-20^\circ$. Слой менее всего насыщен грубообломочным материалом, встречены отдельные валуны. В восточной стенке он нарушен западением гумуса и щебня верхнего слоя, наблюдается окрашенность в серые тона. В западной стенке мощность слоя значительно уменьшается — до 0,1 м; слой осложнен вымыванием гумуса и также имеет сероватый оттенок.

Обнаружены кости плейстоценовых животных и каменные изделия: три из зелено-красной полосчатой яшмы (нуклеус и два отщепы) и два из светло-серой кремнистой породы (отщеп и пластина треугольного сечения).

3. Белесовато-желтый макропористый суглинок элювиального происхождения, с коричневыми прослойками, отчетливо фиксирующимися между обломками известняка. В восточной стенке залегает параллельно верхним слоям, в западной поднимается близко к поверхности: здесь на протяжении 2,5 м контакт между слоями нечеткий. В кровле множество дробленных костей животных. Значительно содержание грубообломочного материала на скальном основании. В восточной стенке контакт между слоями четкий, в западной отбивается щебневым горизонтом.

Мелкие млекопитающие. В слое 1 остеологический материал имеет голоценовый тип сохранности. Внутри наблюдается существенная разница в прокрашенности костей и зубов. Поскольку состав вмещающей породы этого слоя в общем довольно однородный, то можно допустить, что степень прокрашенности отражает хронологические различия внутри материала, Радиоуглеродная дата для этого слоя — 4380 ± 170 (ИЭРЖ-47) — была получена по темным и светлым костям, представленным в образце примерно в равном количестве. Вспомним, что в этом слое найдена керамика раннего железного века и энеолита. Таким образом, остеологический материал накапливался в слое 1 по крайней мере на протяжении последних двух третей голоцена.

Разделение зубов мелких млекопитающих на две группы по прокрашенности выявило различия в видовом составе этих групп и в соотношении видов внутри них. В группе, где зубы имеют светлую окраску, встречены остатки белки и рыжей полевки, которых нет в группе с темной окраской, и наоборот, среди последних есть остатки сурка, слепушонки, которых нет в первой группе. Если сравнивать соотношение видов, то очевидно, что доля степняков (таких, как узкочерепная полевка, степная пе-

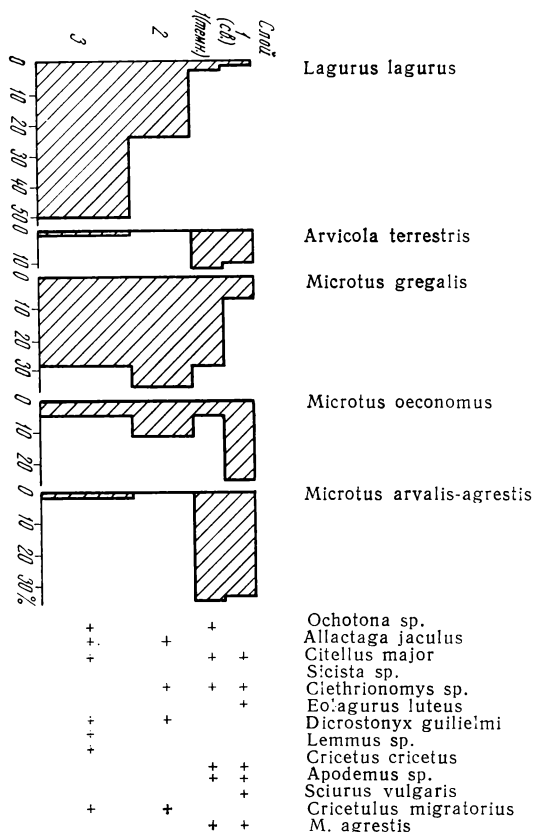


Рис. 41. Соотношение костных остатков мелких млекопитающих из местонахождения Устиново.

струшка, слепушонка) в «темной» группе заметно больше. Представление о соотношении видов в фауне из слоя 1 дает рис. 41. Очень многочисленны полевки группы *M. arvalis-agrestis* (причем *M. agrestis* составляют незначительную часть). К категории многочисленных можно отнести водяную полевку (для группы светлых еще и экономку, а для темных — узкочерепную полевку). Обычными видами следует признать суслика, мышовок, слепушонку, хомяка обыкновенного, мышей.

Принципиально другой состав имеет фауна из слоев 2 и 3. Костные остатки здесь имеют плейстоценовый тип сохранности, большая часть их светлой окраски с налетом марганца. Эти сборы безусловно характеризуют позднеплейстоценовый этап развития природы Южного Урала. Радиоуглеродные даты слоя 3 — 12400 ± 300 (ИЭРЖ-49) подтвердили это заключение. К сожалению, из слоя 2 собрано всего 58 зубов мелких млекопитающих, поэтому материал невозможно обсуждать и сравни-

Таблица 27

Состав фауны мелких млекопитающих и количество определенных остатков из местонахождения навес Устиново

Виды	№ слоя		
	1	2	3
INSECTIVORA			
<i>Sorex</i> sp.	23/25*	3	—
LAGOMORPHA			
<i>Ochotona</i> sp.	—/11	—	3
RODENTIA			
<i>Allactaga jaculus</i>	—	2	2
<i>Citellus major</i>	10/10	—	2
<i>Sicista</i> sp.	33/11	—	—
<i>Cricetulus migratorius</i>	—	3	9
<i>Clethrionomys</i> sp.	1/—	1	—
<i>Lagurus lagurus</i>	1/9	16	225
<i>Eolagurus luteus</i>	—	1	16
<i>Ellobius talpinus</i>	20/25	2	12
<i>Dicrostonyx guillemi</i>	—	—	6
<i>Lemmus</i> sp.	—	—	5
<i>Arvicola terrestris</i>	38/40	—	4
<i>Microtus gregalis</i> (M ₁)	5/24	6	26
<i>M. oeconomus</i> (M ₁)	18/4	2	4
<i>M. agrestis</i> (M ²)	5/3	—	—
<i>M. arvalis-agrestis</i> (M ₁)	23/28	—	1
<i>Microtus</i> sp. (кроме M ₁ , M ²)	203/180	25	123
<i>Cricetus cricetus</i>	15/13	—	—
<i>Apodemus</i> sp.	8/2	—	—
<i>Sciurus vulgaris</i>	4/—	—	—

* В числителе — остатки светлой окраски, в знаменателе — темной.

вать с другим по количественным показателям. Из слоя 3 удалось получить более 400 зубов грызунов, среди которых к категории очень многочисленных относится степная пеструшка, а многочисленной является узкочерепная полевка. Обычные виды — экономка, тушканчик, желтая пеструшка, слепушонка, серый хомячок, копытный лемминг, сибирский лемминг, обыкновенная полевка (см. рис. 41, табл. 27).

Крупные млекопитающие. Костные остатки из слоя 1 имеют голоценовый тип сохранности, но различаются по цвету: зуб зайца светлый, зуб лошади и пяточная кость сурка — серые, нижняя челюсть косули — темная.

В слое 2 кости плейстоценовой сохранности серо-палевого, серо-желтого и желто-палевого цвета с дендритами солей марганца и железа. Костное вещество плотное, раздробленность ниже средней. В слое 3 кости той же сохранности, желтого и желто-палевого цвета с дендритами. Степень раздробленности

Т а б л и ц а 28

Состав фауны и количество костных остатков крупных млекопитающих из навеса Устиново (раскоп I)

Виды	№ слоя		
	1	2	3
<i>Lepus tanaiticus</i>	—	—	3
<i>Lepus</i> sp.	1	4	122
<i>Marmota bobac</i>	1	3	178
<i>Canis lupus</i>	—	2	4
<i>Alopex lagopus</i>	—	—	5
<i>Vulpes vulpes</i>	—	1	—
<i>Crocota spelaea</i>	—	2	—
<i>Equus uralensis</i>	—	8	4
<i>Equus</i> sp.	1	—	—
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	2	5
<i>Capreolus capreolus</i>	1	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	14	19
<i>Bison priscus</i>	—	—	4
<i>Saiga tatarica</i>	—	1	8
Mammalia indet.	27	29	347
Aves indet.	—	—	12

высокая. На многих костях следы погрызов. Наряду с множеством остатков грызунов в слоях 2 и 3 имеется значительное количество костей крупных копытных (табл. 28). Это обстоятельство, а также видовой состав хищников указывают на то, что основной путь накопления костей — деятельность животных. Не исключено участие человека в этом процессе: по крайней мере некоторые кости копытных из слоя 2 могли быть расколоты его рукой. По тафономии это местонахождение близко к местонахождению Серпиевская Первая пещера, слой 2. Среди остатков нет костей пещерного и бурого медведей, что, видимо, связано с неблагоприятными условиями для устройства берлоги. По составу костных остатков местонахождение отличается от остальных преобладанием в группе заяц — сурок последнего и значительным количеством остатков сайги. Это связано, на наш взгляд, с расположением его в предгорном районе, где условия были более степными, чем в горах. Накопление остатков шло в холодную фазу конца позднего плейстоцена и по времени может быть сопоставлено со слоем 2 Первой Серпиевской пещеры — последний этап развития позднелолитического фаунистического комплекса.

ИСТОРИЯ ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОТЫ ЮЖНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ

4.1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРНОЙ ЧАСТИ ЮЖНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ, ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Впервые обобщенное представление о путях развития растительности Южного Урала в плейстоцене и голоцене было изложено И. М. Крашенинниковым (1954). Его выводы, во многом не утратившие своего значения до настоящего времени, были основаны главным образом на результатах флорогенетического и ареалогического методов анализа, а также на немногих имевшихся к тому времени палеоботанических и палеогеографических данных.

Дополнительные сведения были получены более поздними исследованиями четвертичных (в том числе озерно-болотных голоценовых) отложений с применением спорово-пыльцевого анализа, являющегося одним из основных методов изучения истории растительности прошлых эпох (Благовещенский, 1943; Брадис, 1951; Чигуряева, Хвалина, 1961; Хвалина, 1963; Рябова, 1965, 1968; Стефановский, 1965; Немкова, 1976, 1978 и др.). Однако все эти работы касаются в основном территории Башкирского Предуралья и частично — восточного склона Южного Урала и Южного Зауралья. Для территории собственно горной части региона до недавнего времени была известна только одна пыльцевая диаграмма Сычиного болота на горе Яман-Тау (Генкель, Осташева, 1933), датированная авторами и М. И. Нейштадтом (1957) поздним голоценом.

Между тем центральная горная провинция Южного Урала по физико-географическим условиям и растительности существенно отличается от прилегающих территорий Предуралья и Зауралья. Если в целом на этих широтах Южный Урал входит в лесостепную и степную зоны, то его горная часть покрыта лесами таежного типа, а рельеф имеет типично среднегорный характер. Естественно, что и история формирования растительности в горной части имела свои специфические черты.

Т а б л и ц а 29 Основные этапы развития растительности в горах Южного Урала в голоцене

Период голоцена	Палино-зона	Центральная горная часть		Восточный склон, 300—400 м над ур. м.
		900—1100 м над ур. м.	700 м над ур. м.	
Субатлантический	SA	1	Пихтово-еловые леса с примесью березы, сосны, кедра, местами ольхи. Уменьшение участка широколиственных видов	Березово-сосновые леса с участком липы. Ольшанки
	SB			
Атлантический	AT-2	2	Широколиственно-хвойные леса с участием ильма, вяза, липы, дуба, клена, лещины, граба	Смешанные леса с участием ильма, вяза, дуба, липы, граба, лещины
	AT-1			
Бореальный	BO-2	4	Елово-березовые леса с примесью сосны, кедра, ливственницы, с участком ильма	Березово-сосновые леса с примесью ели
	BO-1			
Предбореальный	PB-2	6	Увеличение доли травянистой и кустарниковой растительности	Березово-сосновые леса с примесью ели
	PB-1			
Поздний дриас	Dгз	8	Преобладание холодных степей и тундр. Лиственный редколесья с елью	Преобладание холодных степей. Лиственный редколесья

В целях изучения истории растительности центральной горной части Южного Урала в голоцене нами в 70—80-х годах проведены исследования горных болот этого района с применением метода спорово-пыльцевого анализа торфа и в 80-х годах — рыхлых отложений пещер.

В качестве объектов были выбраны торфяные болота, лежащие на разных высотных уровнях в зоне центрального южно-уральского поднятия. Всего изучено восемь торфяных разрезов на территории протяженностью более 100 км по субмеридиональному профилю (см. рис. 1). Это три разреза болот в районе оз. Зюраткуль (высота около 720 м над ур. м.), два разреза на Тыгынском болоте у подножия горы Б. Иремель (около 1000 м над ур. м.), болото в верховьях р. Тюлюк (около 900 м над ур. м.), всياчие болота на хребте Зигальга (1040 м над ур. м.) и горе Яман-Тау (1120 м над ур. м.). Все болота находятся в пределах пояса темнохвойных пихтово-еловых лесов в нижней части южно-таежного, выше — среднетаежного облика. Результаты исследований опубликованы (Маковский, Панова, 1977; Панова, 1981, 1982; Панова, Маковский, 1987; и др.).

На восточном склоне Южного Урала на территории Ильменского заповедника исследовано болото Клюквенное (высота около 400 м над ур. м.). Ботанический и спорово-пыльцевой анализы отложений этого болота были выполнены С. В. Кац (Н. Я. Кац, С. В. Кац, 1978). Спорово-пыльцевой анализ показал, что наиболее древние болота с глубокой торфяной залежью (7 м и более) расположены в нижней части горно-лесного пояса на высоте до 700 м над ур. м. На спорово-пыльцевых диаграммах этих болот (Зюраткульского, Малокрыльского, Клюквенного) выделяется восемь палинозон, отражающих основные этапы развития растительности в голоцене, начиная с позднего дриаса до современности. Болота, лежащие на высотах более 900 м над ур. м., образовались в атлантическом периоде, на их диаграммах выделяется только три палинозоны, которые соответствуют трем верхним палинологическим комплексам более глубоких разрезов.

Сравнительный анализ полученных нами спорово-пыльцевых диаграмм торфяников, расположенных на разных высотных уровнях в центральной горной части Южного Урала и на его восточном макросклоне, привлечение литературных данных по истории растительности и других компонентов природной среды в голоцене (в том числе по прилегающим территориям Башкирского Предуралья и Среднего Урала) позволили установить основные закономерности многовековых растительных смен в горах Южного Урала и выявить их региональные особенности.

Общая схема развития зональной растительности в центральном горном районе Южного Урала (в сравнении с восточным макросклоном) во время голоцена представлена в табл. 29. В ней предпринята попытка отразить некоторые высотные и

экспозиционные различия в растительном покрове в разные периоды этого времени.

В позднеледниковье в условиях холодного и сухого резко-континентального климата, широкого распространения многолетнемерзлых грунтов растительность перигляциальной зоны имела большое сходство на обширных территориях. В позднем дриасе характер растительного покрова во многом еще сохранял перигляциальные позднеледниковые черты. На всем Южном Урале в это время преобладала кустарничково-травянистая растительность типа холодных степей и тундростепей. Редкие островные лесные группировки состояли в основном из лиственницы, на более увлажненных местах в горах произрастала ель. Структура растительного покрова отличалась мозаичностью, обусловленной многообразием горных экотопов. В связи с начавшейся деградацией многолетней мерзлоты в древнем голоцене образовывались переувлажненные территории, которые зарастали осоками и другими водно-болотными растениями. В понижениях в изобилии произрастали кустарниковые березки, ивы, местами встречался ольховник. В то же время возвышенные сухие экотопы были заняты степными сообществами с господством полыней, маревых, разнотравья. На сухих каменистых участках произрастали эфедра и другие ксерофитные кустарнички. С повышением среднегодовых температур и деградацией мерзлоты улучшились условия для произрастания древесных растений. Первым и главным лесообразователем, заселяющим свободные территории в горах Южного Урала, была лиственница. Наибольшее ее распространение здесь относится к древнему голоцену. В последующие периоды она вытеснялась постепенно другими древесными видами.

В раннем голоцене после довольно резких и сравнительно непродолжительных (около 500 лет) климатических колебаний, выразившихся в изменении соотношений перигляциально-степного и лесного компонентов растительного покрова, происходит более или менее постепенное поэтапное заселение территории лесной растительностью. В предбореальном периоде выделяются две фазы: с преобладанием лесной растительности (елово-сосново-лиственничной при участии липы, ильма, дуба, лещины) и кустарничково-травяного растительного комплекса. Столь раннее появление широколиственных древесных растений в центральной части Южного Урала в послеледниковый период свидетельствует о близком местонахождении их убежищ во время последнего оледенения.

В первую половину бореального периода растительность среднегорной полосы Южного Урала можно охарактеризовать как лиственнично-сосново-березовую лесостепь. Во второй половине бореала процесс перестройки перигляциального растительного комплекса завершается; в горах Южного Урала формируются растительные пояса с господством в среднегорной поло-

се лесных формаций. Степная растительность в это время отступает в предгорья, тундровая оттесняется в высокогорья, кустарниковые березки и другие холодолюбивые растения находят убежища и на болотах. Формирование сомкнутого лесного покрова в раннем голоцене, несомненно, было обусловлено потеплением климата, уменьшением его континентальности.

В отличие от северо-западных и центральных районов России, где в бореальном периоде было довольно сухо и преобладали сосново-березовые леса (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977), в центральной горной части Южного Урала во второй половине бореала на фоне преобладания сосновых лесов был уже хорошо развит пояс темнохвойной тайги (из ели с участием кедра сибирского). Воздушные потоки с Атлантики в этот период, огибая скованный остатками Скандинавского ледникового щита северо-запад Европы, распространялись главным образом на северо-восточную часть европейской территории СССР и Западную Сибирь (Хотинский, 1977). Очевидно, часть влажных воздушных масс проникала вдоль Уральского хребта к югу, обеспечивая в горных районах Урала необходимые условия для произрастания темнохвойных лесов. Кроме того, на Южный Урал в это время могли влиять воздушные потоки со стороны Средиземноморья.

К концу раннего голоцена, когда с таянием остатков материковых льдов на севере Европы произошел коренной перелом в циркуляции атмосферных потоков, Уральский хребет, в силу своего субмеридионального простирания, становится существенным климатическим барьером на пути преобладающего западного переноса влажных воздушных масс, и главной причиной отличий в составе формирующейся растительности центральной горной полосы и восточного макросклона с этого времени является меньшая влагообеспеченность последнего. Влагоаккумулирующая роль горных хребтов способствовала произрастанию в центральной горной части Южного Урала темнохвойных древесных видов (ели, пихты, отчасти кедра сибирского), которые были здесь одними из главных лесообразователей. В восточных же предгорьях преобладали сосновые и березово-сосновые леса, местами с лиственницей.

В первой половине атлантического периода на фоне увеличения теплообеспеченности и умеренной влажности в среднегорной полосе Южного Урала широко распространились сосновые леса; в верхней части лесного пояса преобладали елово-березовые формации. Широколиственные древесные виды, которые появились в центральной горной части Южного Урала уже в предбореале, с началом атлантического периода становятся постоянным компонентом древостоев. Доля их участия постепенно возрастает, они распространяются к северу и к востоку и поднимаются вверх по горным склонам. Расширяется ареал сибирского кедра, который распространяется на восточный

склон и в верхний горный пояс. Лиственница к середине периода почти полностью исчезает в среднегорной полосе, сохраняясь местами в верхней части лесного пояса, в экотопах, неблагоприятных для ели.

В атлантическом периоде начался торфообразовательный процесс в межгорных и склоновых понижениях верхней части горно-лесного пояса. Повышение влажности во второй половине атлантического периода способствовало усилению процессов заболачивания в горах Южного Урала и сокращению дренированных территорий, пригодных для произрастания сосновых лесов. Роль их заметно падает, увеличивается распространение березы. С конца атлантического периода в составе темнохвойных формаций центральной горной полосы Южного Урала постоянно присутствует пихта.

По теплообеспеченности вторая половина атлантического периода ассоциируется с климатическим оптимумом голоцена, когда наибольшего расцвета и распространения достигала теплолюбивая неморальная флора. В центральной горной части Южного Урала в это время произрастали смешанные широколиственно-хвойные леса, которые поднимались до высоты 1000—1100 м над ур. м., т. е. на 300—400 м выше и на 100—150 км восточнее их современного предела распространения на Южном Урале. Широколиственные древесные растения в них были представлены наибольшим из всего голоцена числом видов: кроме липы, дуба, ильма, вяза, лещины, клена росли отсутствующие ныне на Южном Урале берест и граб обыкновенный.

На восточном макросклоне Южного Урала во второй половине атлантического периода произрастали также смешанные, в основном березово-сосновые леса с участием широколиственных видов: дуба, вяза, липы, граба, лещины; в заметном количестве встречался кедр сибирский.

Раннесуббореальное похолодание остановило дальнейшее распространение широколиственных древесных растений и вызвало их частичную деградацию. Однако еще в середине суббореального периода они составляли заметную примесь в лесах этого района, в том числе встречался и граб.

С конца суббореального и в течение субатлантического периода происходило более или менее постепенное направленное уменьшение участия в составе лесов широколиственных видов, особенно в верхней части горно-лесного пояса. Липа, ильм, реже дуб сохранялись лишь в средних частях склонов в виде небольшой примеси. С конца субатлантического периода и на современном этапе в центральном горном районе Южного Урала наблюдается природная тенденция к прогрессивному развитию темнохвойных пихтово-еловых лесов.

Рассмотрение установленных нами последовательных многовековых смен растительного покрова в горах Южного Урала в свете имеющихся в литературе палеогеографических данных

показывает, что они отчетливо отражают общую направленность и ритмичность динамики природно-климатической обстановки в голоцене во всей северной Евразии. Однако реакция растительности не была однозначной. Тенденции, вызванные общепланетарными климатическими изменениями, корректировались местными региональными и локальными условиями, в частности, местоположением в рельефе.

Развитие растительности, бесспорно, определялось комплексом причин, в том числе немаловажную роль всегда играли эдафические и эндогенные биоценотические факторы, связанные с онтогенезом и взаимоотношениями составляющих биоценоз видов, филоценогенезом и др. Однако ведущая роль принадлежала климатическому фактору. Подтверждением этому является одинаправленность кривых, отражающих глобальные изменения климата в голоцене и полученных не только различными биоиндикационными методами (палинологическим, палеофаунистическими, дендрохронологическими и т. д.), но и геофизическими (например, палеотемпературным) и др., а также синхронность переломных рубежей (История биогеоценозов... 1976).

На основе серии спорово-пыльцевых диаграмм, их региональной и межрегиональной корреляции, в том числе с диаграммами болот Среднего Урала, датированными по радиоуглероду (Хотинский, 1977), для исследуемого района разработана палиностратиграфическая шкала, которая сопоставлена с соответствующими шкалами сопредельных районов и хронологически увязана с эталонными схемами подразделения голоцена (табл. 30). Указанные шкалы для Южного и Среднего Урала в большей части аналогичны. Отличия выявлены лишь для бореального периода, которому на Среднем Урале соответствует одна фаза развития растительности, а на Южном — две. Это связано с тем, что на Южном Урале более продолжительное время сохранялись горные степи и становление лесного покрова проходило сложнее.

В схемах палиностратиграфического подразделения голоцена Урала и центра Русской равнины существенные различия наблюдаются для суббореального и субатлантического периодов. На Русской равнине в течение этих периодов выделяется пять фаз развития растительности, тогда как на Южном и Среднем Урале резких смен растительности не происходило. По-видимому, циклональная деятельность Атлантики в это время (в частности, две эпохи повышенной увлажненности, Хотинский, 1977) на Русской равнине проявилась сильнее, чем на Урале. Занимая промежуточное положение между Русской равниной и Западной Сибирью, Урал и в развитии природы в голоцене обнаруживал (в более сглаженной форме) черты обеих этих территорий.

В холодную валдайскую эпоху верхнего плейстоцена, по представлению И. М. Крашенинникова (1954), на большей части

Таблица 30

Сопоставление палиностратиграфических подразделений голоцена Южного, Среднего Урала и Русской равнины

Абсолютный возраст	Периоды голоцена (по М. И. Нейштадту)	Период голоцена (по Блитту-Сернандеру)	Пыльцевые зоны голоцена Южного Урала	Фазы голоцена Среднего Урала (по Н. А. Хотинскому)	Пыльцевые зоны центра Русской равнины (по М. И. Нейштадту)		
Тысяч лет назад	1 2	Поздний голоцен Н ₄	Субатлантический SA	1	VI	1	
						2	
	3 4 5 6	Средний голоцен Н ₃	Суббореальный SB	2 3	V IV	3	
						4	
			7 8	Атлантический AT	4 5	III	5
							6
	9 10	Ранний голоцен Н ₂	Бореальный BO	6 7	II ^б _a	7	
						8	
	11	Древний голоцен Н ₁	Поздний дриас Dг ₃	8	I	9	
						10	
			Аллеред Al			11	

Южного Урала, как и на прилегающих территориях Предуралья и Зауралья, а также юга Западной Сибири, был широко распространен своеобразный растительный комплекс из островных лиственничных, сосновых и березовых лесов, перемежающихся с участками степной растительности, который исследователь называет «холодной позднеплейстоценовой лесостепью». При этом в горах лесные ценозы состояли в основном из лиственницы, а на равнинных территориях — из сосны и березы. Ближе к хребтовой полосе в предгорьях Южного Урала в лиственнично-сосново-березовых лесах, возможно, произрастали также ель и пихта. В верхнем поясе гор значительно расширялась территория с аркто-альпийской растительностью. На Общем Сырте и

в Южном Заволжье сохранялись участки обедненных по составу смешанно-широколиственных лесов.

Накопленный в последующие годы фактический (палеоботанический) материал не только не опровергает, но уточняет и пополняет эти обобщенные представления, дает возможность более детально охарактеризовать растительность плейстоцена отдельных районов.

Лучше других в этом плане изучена территория Башкирского Предуралья (Чигуряева, Яхимович, 1965; Немкова, 1976, 1978, 1981; Яхимович и др., 1983; Плейстоцен Предуралья..., 1987; и др.). Согласно спорово-пыльцевым данным, подкрепленным в работах 70—80-х годов радиоуглеродными датировками, в Башкирском Предуралье в калининскую стадию валдайской эпохи растительность была представлена сосново-березовыми редколесьями (местами с елью), степными и тундровыми сообществами. Во время молодого-шекснинского межстадиала преобладали сосновые леса с примесью березы и небольшим участием широколиственных пород: дуба, липы, вяза, граба. В районе г. Уфы в это время произрастали еловые леса. В осташковское время они сменились холодной лесостепью, в основном березовой, с примесью сосны, ели, редко — липы. В степных сообществах господствовало разнотравье, главным образом растения семейства сложноцветных, а также зонтичных, гречишных, гвоздичных и др. Довольно много было полыней, маревых, встречалась эфедра. В Оренбургском Приуралье (Хвалина, 1963; Березовчук, 1978), на территории современной степной зоны, в начале второй половины верхнего плейстоцена (калининское время) доминировала степная растительность с преобладанием полыней, при большом участии сложноцветных и разнотравья. Выше (в молодого-шекснинскую стадию) возросла роль лесной растительности (сосны, березы, ольхи, примеси широколиственных — дуба, липы, ильма, граба). В следующую стадию (осташковское время) вновь преобладала травянистая растительность, но уже с господством сложноцветных и разнотравья, меньше — полыней, маревых, злаков, присутствовала эфедра.

Спорово-пыльцевые анализы отложений позднего плейстоцена на восточном склоне Южного Урала и в Южном Зауралье (Боярская, Малаева, 1967; Стефановский, 1965; Лидер, 1976) характеризуют лесостепную растительность с преобладанием березы и сосны, южнее г. Магнитогорска — степи с господством маревых. По собственно горной части Южного Урала данные фрагментарны. Здесь наряду со степными и лесными сообществами были распространены и тундровые ценозы.

По результатам выполненного нами спорово-пыльцевого анализа пещерных отложений выделяются две различные группы спорово-пыльцевых спектров: 1) отражающие преобладание лесной растительности (это верхние слои отложений Первой

Серпиевской пещеры, отложения местонахождений Сим II и III); 2) характеризующие господство безлесной, травянистой, лугово-степной растительности (отложения пещер Игнатиевской и Второй Серпиевской, грота Прижим II, нижних слоев Первой Серпиевской пещеры).

По составу пыльцы и спор, как и по положению осадков в разрезе, первая группа спектров должна быть отнесена к голоцену. По корреляции со спорово-пыльцевыми диаграммами торфяников центральной горной части (полосы) Южного Урала (Панова, 1981) спектры слоев 16 Первой Серпиевской пещеры и нижнего слоя местонахождения Сим II можно датировать ранним голоценом. В этот период на фоне явного увеличения лесных массивов еще значительное место занимали безлесные пространства, покрытые травянистой растительностью. Среди древесных пород в это время первенствовала береза, а в травянистой растительности, наряду с разнотравьем, большую роль играли папоротники. Обе тенденции (преобладание березы и большое количество папоротников) здесь, на западном макросклоне, выражены сильнее, чем в центральной горной полосе, где наряду с березой значительное место занимали лиственница и сосна, а в травяном покрове — полыни, кроме того, существовала и тундровая кустарничковая растительность. Это и понятно: в более высоком горном поясе центральной полосы дольше сохранялись перигляциальные сухие и холодные условия, тогда как на западном склоне, при меньших высотах, климат был уже более мягким. В Предуралье (в нижнем течении р. Белой) также наряду с сосново-березовыми лесами много безлесных пространств, причем в травяном покрове на смену маревым, полянам, разнотравью тоже приходят папоротники (Немкова, 1976).

К среднему голоцену, вероятно, можно отнести слой 1а Первой Серпиевской пещеры, в котором наблюдается наибольшее участие в спектрах пыльцы широколиственных древесных пород. Судя по составу спорово-пыльцевых спектров, в исследуемом районе в это время произрастали смешанные березово-сосновые леса с примесью ели, пихты, липы, местами — ильма, дуба, граба, орешника, ольхи. В травяном покрове преобладали пестрое разнотравье и папоротники, местами по сухим каменистым склонам встречались участки степной растительности с полынями. В центральной горной части Южного Урала в это время произрастали смешанные широколиственно-хвойные леса, но с заметно большим участием темнохвойных пород (ели и пихты). Западнее, в нижнем течении р. Белой, участие ели в лесах было также более значительным.

Отложения верхнего слоя местонахождения Сим II, всего разреза Сим III, в спектрах которых явно доминирует сосна, относятся, по-видимому, к позднему голоцену. Эти спектры отражают растительность, близкую к современной в данном районе: березово-сосновые и сосновые леса с небольшим участием

темнохвойных и широколиственных пород, с разнотравным и папоротниковым травяным покровом.

Все остальные изученные осадки по спорово-пыльцевым спектрам, отражающим господство травянистой растительности, следует, очевидно, отнести к холодной валдайской эпохе верхнего плейстоцена.

Исключение составляет слой 9 из самого глубокого разреза — раскопа V Игнatieвской пещеры. Положение его неясно. Пыльца выделена из глинистых осадков, заполняющих пространство между глыбами, и количественное содержание ее очень невелико. Однако среди насчитанных зерен преобладает пыльца древесных, в том числе встречена пыльца ильма и дуба, нигде в верхних слоях не отмеченная. Это дает основание полагать, что проанализированные осадки формировались в более теплое время, нежели вся остальная толща. Вероятно, глыбовый завал мог образоваться в холодное время — например, в результате обрушения свода пещеры от морозного выветривания. Пространства между глыбами заполнялись уже в более теплых условиях межледникового времени, когда на окружающих территориях распространились смешанные леса с участием широколиственных пород. Последующие же отложения в Игнatieвской пещере накапливались, по-видимому, в холодное и сухое время, когда площади, занятые лесами, сильно сократились. Результаты спорово-пыльцевого анализа характеризуют на протяжении длительного времени господство лугово-степной, в основном злаково-разнотравной растительности. Среди разнотравья доминировали сложноцветные, многие представители которых являются обитателями нарушенных грунтов. По сухим склонам были распространены степные ассоциации с участием полыней и маревых, по более низким сырым местообитаниям — луговые сообщества с участием осок, представителей лугового разнотравья и высокотравья (семейства гречишных, гераниевых, зонтичных, гвоздичных, ворсянковых и др.). По более благоприятным местообитаниям горных склонов, в межгорных ложбинах, защищенных от холодных северных ветров, сохранялись острова лесной растительности, в основном из березы и сосны, местами с участием лиственницы, а в более увлажненных местообитаниях — ели. Соотношение между отдельными компонентами растительных сообществ в течение всего рассматриваемого периода несколько изменялось, но общий характер растительности оставался неизменным. Так, во время формирования третьего слоя на фоне господства травянистой растительности несколько увеличивается роль ели в лесных ценозах, расширяется ареал пихты и липы, они появляются в непосредственной близости от Игнatieвской пещеры. Это может свидетельствовать о некотором смягчении континентальности климата, во всяком случае, о большей влажности.

Радиоуглеродная датировка образца из этого слоя (с глу-

бины 0,6—0,7 м) показала возраст, превышающий 27 тыс. лет. Вероятно, отложения раскопа V Игнatieвской пещеры относятся к начальной холодной стадии валдайской эпохи (ханмейскому времени). Отложения слоя 9 в таком случае должны быть отнесены к микулинскому межледниковью. Однако анализ одного образца, к тому же содержавшего очень незначительное количество пыльцы и спор, не дает возможности утверждать это с полной определенностью.

В период формирования нижних слоев отложений Первой Серпиевской пещеры (слой 3 глубиной 100—150 см), судя по результатам спорово-пыльцевого анализа, господствовала также лесостепная растительность, но с несколько большим участием лесных сообществ, видовой состав которых был к тому же более разнообразным. В этих отложениях, кроме пыльцы двух видов сосен, ели, берез, лиственницы, ольхи, встречена еще пыльца орешника и граба, а также довольно много пыльцы липы — до 14 % и ореховых (*Pterocarya*, *Juglans*) — до 17 %. Происхождение последней в исследуемых осадках неясно; вероятно, она является переотложенной. Тем не менее состав рассмотренных спорово-пыльцевых спектров характеризует более теплые климатические условия, чем в период формирования основной толщи раскопа V Игнatieвской пещеры. Состав травянистой растительности по числу встреченных форм пыльцы был также более разнообразным (см. табл. 21). Хотя и здесь доминировали сложноцветные (астровые), другие семейства разнотравья были представлены в значительном количестве, много было и папоротников.

Существенно более холодные и сухие климатические условия были в период отложения слоя 2 этого разреза. Площади под лесами в это время, видимо, сильно сократились. Абсолютно господствовала травянистая растительность, особенно много было папоротников, из цветковых растений — полыней. Видовой состав как древесных, так и травянистых растений был намного беднее, чем во время формирования нижележащих осадков. Полученная для слоя 2 абсолютная дата по C^{14} (около 17 тыс. лет назад) показала, что он относился к концу максимальной фазы последнего оледенения.

Осадки слоя 3, лежащие ниже, очевидно, формировались в один из периодов потепления в верхнем плейстоцене, вероятно, в каргинское (молого-шекснинское) время.

К концу каргинской стадии и началу последнего (полярно-уральского, осташковского) оледенения, согласно полученной для слоя 3 дате (25200 ± 1800 , ИЭРЖ-46), относятся нижние слои (2 и 3) отложений Второй Серпиевской пещеры. Спорово-пыльцевые спектры этих двух слоев близки между собой. Следует отметить, что они хорошо сопоставляются и со спектрами нижних слоев осташковского горизонта, вскрытого у д. Горнова на р. Белой в районе г. Уфы (Плейстоцен Предуралья..., 1987).

Спорово-пыльцевые спектры этих отложений отличаются значительным содержанием пыльцы ели (до 40 %) среди древесных, при явном общем преобладании пыльцы травянистых растений. Встречается пыльца липы и некоторых других широколиственных древесных. В группе трав больше всего пыльцы разнотравья, среди которого доминирует пыльца растений семейства астровых, много полыней и пыльцы других семейств.

Все это характерно и для спорово-пыльцевых спектров слоев 2 и 3 отложений Второй Серпиевской пещеры. Такая хорошая корреляция палинологических данных подтверждает возраст этих осадков, определенный по радиоуглероду.

Судя по результатам спорово-пыльцевого анализа, в исследуемом нами районе на границе каргинского и полярно-уральского времени господствовали разнотравные, местами остепненные, луга и луговые поляны с преобладанием растений семейства астровых. Широко были представлены и другие семейства разнотравья: гречишные, лютиковые, розоцветные, зонтичные, бобовые, гераниевые, кипрейные, гвоздичные и др. В том числе встречались такие растения высокотравья, как валериана, кровохлебка, короставник, скабиоза, василистник, горец змеиный и др., хорошо растущие на обильно увлажненных луговых полянах. В составе луговых сообществ произрастали также злаки и осоки. По более крутым склонам в изобилии росли полыни, реже — маревые. Заметное место в растительном покрове занимали папоротники. Луга перемежались островными еловыми лесами паркового типа. В виде примеси в их составе встречались сосны, березы, ольха, лиственница, реже — пихта и липа. Заметное количество пыльцы кустарниковых берез и ив в слое 2 является свидетельством существования элементов тундровых кустарниковых сообществ. Такая растительность соответствует умеренно холодным и влажным климатическим условиям.

Согласно современным представлениям о климатических ритмах плейстоцена (Гричук М. П., Гричук В. П., 1960; Зеликсон, 1985), термоигротическая фаза в конце межледниковой эпохи сменяется криоигротической начала следующего оледенения. Выявленная растительность вполне соответствует представлениям о климате этого переходного периода.

Во время формирования слоя 1 Второй Серпиевской пещеры, судя по результатам спорово-пыльцевого анализа, также преобладала травянистая растительность с господством астровых и другого разнотравья, качественно представленного теми же семействами и родами растений. Однако количественные соотношения здесь иные: полыней стало меньше, злаков больше. Соотношение между травянистой и древесной растительностью изменяется в пользу последней, и состав ее также другой: сообщества были сначала в основном березово-сосновые, с заметным участием ольхи и липы, а затем — преимущественно березовые, с небольшой примесью сосны, ели, липы, ольхи. Судя по

составу спорово-пыльцевых спектров, климатические условия в этот период (отложения верхних слоев осадков) были, видимо, несколько теплее, чем в предыдущий, когда формировались нижележащие слои толщи. Временная их принадлежность проблематична. Возможно, они относятся к концу позднеледникового, а осадки холодного полярно-уральского времени в этой пещере не представлены.

Заключительную холодную и сухую фазу полярно-уральского (осташковского) времени валдайской эпохи характеризуют спорово-пыльцевые спектры культурного слоя из раскопа II Игнатиевской пещеры. Для него получено две даты: $13\,355 \pm 192$ (ИЭМЭЖ-355) и $14\,038 \pm 490$ (ИЭМЭЖ-366). Судя по результатам палинологического анализа, в это время абсолютно господствовала травянистая растительность (с доминированием астровых при участии другого разнотравья, а также злаков, осок, полыней, маревых), которая соседствовала с тундроподобными зарослями из кустарничковых берез и ив. Древесная растительность в эту фазу находилась в очень угнетенном состоянии.

Хорошо сопоставляются спорово-пыльцевые спектры двух верхних образцов осадков из грота Прижим II. В них абсолютно преобладает пыльца трав: 94—99 % и даже больше, причем особенно много пыльцы растений семейства астровых. Пыльцы древесных очень мало, но все же встречена пыльца сосны, березы, лиственницы, ели, ольховника, ивы.

По составу пыльцы древесных растений эти спектры близки пыльцевому спектру слоя 2 Первой Серпиевской пещеры, а по количественному и качественному представителю пыльцы трав — спектрам культурного слоя раскопа II Игнатиевской пещеры. Они также отражают господство травянистой, лугово-степной растительности при очень незначительном участии древесной и соответствуют холодным и сухим климатическим условиям, которые были характерны для заключительной фазы последнего (полярно-уральского) оледенения. Возраст осадков подтверждают радиоуглеродные даты, полученные для отложенной грота Прижим II, глубина 10—20 см (см. табл. 6).

Несколько менее сухие и холодные условия характеризуются спорово-пыльцевыми спектрами нижнего слоя местонахождения Прижим II. Во время накопления этих отложений преобладала лугово-степная растительность, но лесные сообщества все же занимали несколько большее место в растительном покрове. Судя по полученным пыльцевым спектрам, в составе лесов в это время встречались липа и пихта. В травянистых сообществах также доминировали растения семейства астровых, но в заметном количестве присутствовали и папоротники. Судя по радиоуглеродной дате, полученной для образца с глубины 60 см из грота Прижим II ($21\,085 \pm 630$, ИЭРЖ-37), т. е. несколько выше проанализированного палинологически образца

придонного слоя, рассматриваемые спорово-пыльцевые спектры характеризуют растительность первой половины полярно-уральского ледникового времени.

Таким образом, все изученные нами рыхлые отложения пещер формировались в течение позднего плейстоцена и голоцена. Спорово-пыльцевых спектров, характеризующих растительность микулинского межледниковья, нами не выделено. Лишь предположительно, под большим вопросом вследствие недостаточности фактического материала, к этому времени можно было бы отнести слой 9 раскопа V Игнatieвской пещеры. Вся остальная толща отложений этого раскопа, по-видимому, относится к ханмейскому времени, когда в исследуемом районе растительность была лесостепной с преобладанием степных и лугово-степных злаково-разнотравных сообществ. Редкие островные лесные ценозы состояли в основном из березы и сосны с примесью лиственницы и ели, а также кустарниковых берез, ольховника, ив. В наиболее благоприятных местообитаниях сохранились пихта и липа. Климатические условия континентального типа — с холодными малоснежными зимами и сухим теплым летом.

Во время каргинского (молого-шекснинского) межстадиала, к которому предположительно отнесены отложения слоя 3 Первой Серпиевской пещеры, климатические условия также были сухими, но несколько более теплыми. Господствовала лугово-степная, папоротниковая и разнотравная растительность, но площади, занятые лесами, увеличивались, и в них произрастали более теплолюбивые, широколиственные виды древесных (липа, возможно, орешник и даже граб).

На рубеже каргинского и полярно-уральского времени климат стал более влажным. Растительность этого времени была представлена островными еловыми редколесьями паркового типа с разнотравным покровом, которые перемежались с обширными высокотравными и папоротниковыми луговыми полянами.

В полярно-уральское время по мере нарастания материкового оледенения на севере континентальность климата усиливалась, влажность и среднегодовые температуры снижались. В составе лесной растительности значительно уменьшилось участие ели, которая уступила роль эдификатора сосне и березе. Увеличивались пространства, занятые травянистой и кустарниковой растительностью. Видовой состав травянистых сообществ становился беднее. Все эти тенденции достигали кульминации в конце максимальной фазы полярно-уральского ледникового времени.

В древнем голоцене, с начавшимся потеплением и таянием ледников, снова начала распространяться древесная растительность. Вышли из убежищ и расселились более требовательные к условиям среды виды. К концу раннего голоцена леса стали преобладающим типом растительности.

Результаты спорово-пыльцевого анализа показали, что на протяжении всего позднего плейстоцена на Южном Урале господствовала травянистая степная и лугово-степная растительность. Характерной чертой ее было доминирование различных растений семейства астровых, а в некоторые периоды — полыней. Однако в горных районах Южного Урала даже в самые холодные периоды находились местообитания, где произрастала лесная растительность, а в западных предгорьях Южного Урала в убежищах сохранялись и представители неморальной (широколиственной) флоры.

4.2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Для характеристики голоценового этапа развития фауны мелких млекопитающих мы использовали материалы сборов костных остатков из гротов: Сим I (слои 1, 2), Сим II (слои 1, 2), Сим III (слои 1, 2а, б) навес Устиново (слой 1), Первой Серпиевской пещеры (слои 1а, б). Обобщение этих материалов проведено в соответствии с методикой, изложенной в разделе 1.6. Обсуждение голоценовых фаун ведется на основе данных, приведенных в табл. 31, 32. Для района расположения гротов Сим I, II, III характеристика состава и соотношения видов в голоцене основана на массовом материале, и, имея в виду его достаточную представительность, мы сочли возможным описать на его базе фауну, названную нами Симской. Она характеризует позднеголоценовое население мелких грызунов и зайцеобразных района распространения широколиственно-хвойных лесов западного склона Южного Урала. Как было отмечено в характеристике растительности, в наши дни эти леса в результате рубок сменились мелколиственными осиново-березовыми с примесью темнохвойных и широколиственных пород. Основными чертами Симской фауны грызунов можно считать довольно большое видовое разнообразие (20 видов) и относительно равномерное распределение видов по группам обилия (пять видов многочисленных, шесть — обычных, четыре — редких, пять — очень редких). Качественное своеобразие этой фауны создается за счет присутствия в ней двух видов, характерных для европейских фаун (желтогорлой мыши и садовой соны). 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 (соны) 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 хомя-

Таблица 31

Распределение видов по обилию в позднелайнозойских фаунах Южного Урала (бассейны рек Миасс и Юрюзань)

Категория численности	Миасская, II фаза	Миасская, I фаза	Устьиновская	Игнатьевская, Юрюзанский вариант	Аратская, Юрюзанский вариант
Очень многочислен- ные, 30 % и более			<i>L. lagurus</i>	<i>M. gregalis</i>	<i>M. gregalis</i>
Многочисленные, 10—29,9 %	<i>M. arvalis</i> <i>M. oeconomus</i> <i>Arv. terrestris</i>	<i>M. arvalis</i> <i>M. gregalis</i> <i>Arv. terrestris</i>	<i>M. gregalis</i>	<i>M. oeconomus</i> <i>L. lagurus</i>	<i>M. oeconomus</i> <i>L. lagurus</i> <i>Lemmus sibiricus</i> <i>Cl. rutilus-glareolus</i>
Обычные, 1—9,9 %	<i>M. agrestis</i> <i>M. gregalis</i> <i>Sicista</i> sp. <i>Ellobius talpinus</i> <i>C. cricetus</i> <i>Apodemus</i> sp. <i>Citellus major</i>	<i>M. agrestis</i> <i>Ellobius talpinus</i> <i>M. oeconomus</i> <i>C. cricetus</i> <i>L. lagurus</i> <i>Sicista</i> sp. <i>Cit. major</i> <i>Ochotona</i> sp.	<i>M. oeconomus</i> <i>Eolagurus luteus</i> <i>Allactaga jaculus</i> <i>Cr. migratorius</i> <i>Ellobius talpinus</i> <i>D. guillelmi</i> <i>Lemmus sibiricus</i> <i>M. arvalis-agrestis</i>	<i>Cr. migratorius</i> <i>Lemmus sibiricus</i> <i>Allocc. eversmanni</i> <i>Ochotona</i> sp. <i>Cl. rutilus-agres-</i> <i>tis</i> <i>Cit major</i>	<i>M. arvalis-agrestis</i> <i>Ochotona</i> sp. <i>Cl. rufocanus</i> <i>Cr. migratorius</i> <i>D. guillelmi</i> <i>Eolagurus luteus</i> <i>Arv. terrestris</i>
Редкие 0,2—0,9 %	<i>Sciurus vulgaris</i> <i>L. lagurus</i> <i>Cl. rutilus-glareo-</i> <i>lus</i>	<i>Apodemus</i> sp.	<i>Arv. terrestris</i> <i>Ochotona</i> sp. <i>Cit. major</i>	<i>Arv. terrestris</i> <i>D. guillelmi</i> <i>Cl. rufocanus</i>	<i>Apodemus</i> sp.
Очень редкие, ме- нее 0,2 %				<i>Allactaga jaculus</i> <i>Eolagurus luteus</i> <i>Apodemus</i> sp.	<i>Cit. major</i>

Т а б л и ц а 32

Распределение видов по обилию в позднекайнозойских фаунах Южного Урала (бассейн р. Сим)

Категория численности	Фауна			
	Саянская	Игнатьевская	Аратская	Серпиевская
Очень многочисленные, 30 % и более		<i>M. gregalis</i>	<i>M. gregalis</i> <i>M. oeconomus</i>	<i>M. gregalis</i>
Многочисленные, 10—29,9 %	<i>M. arvalis</i> <i>M. agrestis</i> <i>Arv. terrestris</i> <i>Cl. rutilus</i> <i>C. cricetus</i>	<i>M. oeconomus</i>		<i>M. oeconomus</i>
Обычные, 1—9,9 %	<i>Cl. glareolus</i> <i>M. oeconomus</i> <i>Sicista</i> sp. <i>Cl. rufocanus</i> <i>Ap. sylvaticus</i> <i>Ap. flavicollis</i>	<i>L. lagurus</i> <i>D. guillelmi</i> <i>Cr. migratorius</i> <i>Ochotona</i> sp.	<i>M. agrestis</i> <i>Arv. terrestris</i> <i>Cl. rufocanus</i> <i>Ochotona</i> sp. <i>Cl. glareolus</i> <i>Lemmus sibiricus</i>	<i>Lemmus sibiricus</i> <i>M. agrestis</i> <i>Arv. terrestris</i> <i>M. arvalis</i> <i>L. lagurus</i> <i>Ochotona</i> sp. <i>Cl. rutilus</i> <i>D. simplator</i>
Редкие, 0,2—0,9 %	<i>Pt. volans</i> <i>Tamias</i> sp. <i>Elomys quercinus</i> <i>M. gregalis</i>	<i>Arv. terrestris</i> <i>Citellus</i> sp. <i>Allocc. eversmanni</i> <i>Cl. rufocanus</i> <i>Cl. rutilus</i> <i>Lemmus sibiricus</i> <i>M. agrestis</i> <i>M. arvalis</i>	<i>Cl. rutilus</i> <i>Cr. migratorius</i> <i>Ap. sylvaticus</i> <i>Citellus</i> sp. <i>L. lagurus</i> <i>D. guillelmi</i>	<i>Cr. migratorius</i> <i>Allocc. eversmanni</i> <i>Citellus</i> sp. <i>Sicista</i> sp. <i>Ap. sylvaticus</i> <i>Miopus</i> sp.
Очень редкие, менее 0,2 %	<i>Ap. flavicollis</i> <i>Micromys minutus</i> <i>L. lagurus</i> <i>Cr. migratorius</i> <i>Cit. major</i>	<i>Sicista</i> sp. <i>C. cricetus</i> <i>Eolagurus luteus</i> <i>Allactaga</i> sp. <i>Allactagulus</i> sp.	<i>Ap. flavicollis</i> <i>C. cricetus</i>	<i>C. cricetus</i> <i>Ap. flavicollis</i> <i>Cl. rufocanus</i> <i>Cl. glareolus</i>

чок, большой суслик. Ни один из них 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.

Многочисленную группу составляют обитатели лугов и пойменных кустарниковых зарослей, а также лесные виды. В то же время виды, которые можно было бы считать индикаторами лесной растительности (летяга, бурундук, садовая соя), 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 легкодоступны (а названные виды таковыми не являются). 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. Таким образом, этот район, растительность которого, безусловно, относится к лесной зоне, характеризуется фауной мелких грызунов, в которой обитатели лесных биотопов не преобладают, а лишь постоянно встречаются в небольшом количестве. На первом месте среди них — красная полевка, за ней рыжая, далее идет лесная мышь.

Сборы из слоев 1а и 1б Первой Серпиевской пещеры также характеризуют голоценовый этап развития фауны мелких млекопитающих верхнего течения р. Сим, однако ряд особенностей состава и соотношения элементов в этих сборах не позволяет безоговорочно отнести их к Симской фауне. Так, в слое 1а состав и соотношение видов весьма близки к таковым Симской фауны, но несколько ниже по сравнению с ней доля видов, типичных для лесных биотопов. В слое 1б тенденция сокращения доли обитателей леса за счет роста таковой «степняков» еще заметнее. В таком же направлении изменяется и качественный состав фауны: в слое 1б появляются остатки пищухи, суслика, степной пеструшки, которых не было в слое 1а. Скорее всего, эти особенности фауны голоценовых слоев Первой Серпиевской пещеры обусловлены ее непосредственной близостью к южному краю Месягутовской лесостепи. Среди голоценовых остатков грызунов здесь еще встречены зубы желтогорлой мыши, но уже нет остатков садовой соны. Возможно, отсутствие последней есть следствие недостаточного объема выборки, но в то же время именно где-то здесь проходит восточная граница ареала этих европейских видов.

К сожалению, мы не располагаем оригинальными материалами по голоценовым мелким млекопитающим островной Месягутовской лесостепи, изучение своеобразия этой фауны — задача будущих исследований. Особенно интересно было бы сравнить историю названной островной лесостепной фауны с зональными лесостепями восточного склона Урала. Характери-

стика последних может быть дана по сборам из слоя I навеса Устиново (данные приведены выше) и по нашим материалам из голоценовых слоев грота Зотинский на р. Багаряк. Как те, так и другие материалы характеризуют фауну периферии Зауральской лесостепи: навес Устиново находится на западной ее окраине, а грот Зотинский — на северной. Количественную характеристику фауны лесостепи можно дать лишь по сборам из отложений навеса Устиново. Фауна, которую они могут представлять, названа нами М и а с с к о й, а район ее распространения соответствует зауральским лесостепям. Хронологические рамки ее существования затруднительно определить точнее, чем средний и поздний голоцен. Внутри этой фауны, по материалам из навеса Устиново, выделено два хронологических этапа: первый, более ранний — на основании костных остатков из слоя I, но имевших большую прокрашенность гумусного типа; второй этап характеризует восстановленную современную фауну, т. е. состав комплекса грызунов, живущих в данном районе в настоящее время, с учетом тех видов, которые исчезли из его состава в результате деятельности человека за последние несколько веков.

В отличие от Симской фауны Миасская не столь богата по количеству видов (12—14). Другая ее особенность — относительно меньшее число видов, составляющих группы многочисленных, редких и очень редких (по три-четыре вида). Большая часть видов (шесть-семь) относится к категории обычных. По качественному составу эта фауна отличается от Симской отсутствием в ней желтогорлой мыши и садовой сони, а также присутствием слепушонки и сурка. Остальные виды общие. Доли же видов в сравниваемых голоценовых фаунах отличаются заметно. В категории многочисленных видов общими являются обыкновенная, пашенная и водяная полевки; доля обыкновенного хомяка, и особенно красной полевки, в составе Миасской фауны существенно меньше. Представители рода лесных полевок в Миасской фауне составляют менее 1 %, попадая таким образом в категорию редких, тогда как в Симской фауне красная полевка входит в группу многочисленных, а рыжая и красная — в группу обычных. Уже одно это отличие ясно указывает на существенно более степной облик Миасской фауны, который особенно четко проявляется в первой фазе ее развития. Узкочерепная полевка в составе родентиокомплекса этого времени занимала очень видное место и входила в группу многочисленных видов.

Чтобы объективно отразить степень различий между Симской и Миасской фаунами, а также сопоставить эти различия с диапазоном хронологических изменений внутри каждой из них, приведем соответствующие показатели сходства. Так, при сравнении состава и соотношения видов Миасской фауны первой и второй фазы эта величина составляет 0,89. При сравне-

нии второй фазы Миасской фауны с одним из типовых местонахождений Симской фауны, гротом Сим I (слой 1), значение этого показателя оказалось 0,69. Сравнение первой фазы Миасской фауны со слоем 26 грота Сим III дало значение показателя сходства 0,77. Еще одно сравнение было проведено между слоями 1а и 1б Первой Серпиевской пещеры; показатель сходства их фаун составил 0,90.

Таким образом, уровень сходства между фаунами разных географических зон в пределах Южного Урала характеризуется значениями показателя сходства 0,7—0,8, а степень сходства хронологически различных этапов внутри одной голоценовой фауны — 0,90. Для характеристики голоценовых фаун по степени умеренности абиотических условий были рассчитаны показатели выровненности доли видов (e). Для слоя 2а грота Сим III e равен 0,72; для слоя 2б — 0,78; для слоев 1 и 2 навеса Сим II соответственно 0,89 и 0,70; для слоя 1 навеса Сим I e равен 0,71, а для группы «светлых» остатков из слоя 1 навеса Устиново 0,74. Таким образом, все местонахождения Симской и Миасской фаун оказались соответствующими типу фаун с умеренными условиями. Степень их отличия от современных зональных фаун имеет смысл обсуждать только для первых фаз развития, поскольку вторые фазы — современные и они-то и принимаются за эталон зонального состояния. Таким образом, Симская фауна в современном облике может быть определена как зональная фауна широколиственно-хвойных лесов, обитающая в умеренных условиях. Более ранние фазы развития Симской фауны, как и Миасской, являются межзональными, лесостепными, но условия их обитания — также умеренными.

Для характеристики плейстоценового этапа развития фауны мелких млекопитающих использованы те же методические приемы, что и для описания голоценового, а именно: по фаунистическим характеристикам отдельных слоев ряда местонахождений выделялись синхронные этапы с близкими комплексами грызунов. Этим этапам (фаунам) даны соответствующие названия, и, если позволял материал, внутри фаун выделяли определенные хронологические фазы развития или географические варианты. Таких фаун для плейстоцена гор Южного Урала выделено четыре. Из них три (Игнatieвская, Аратская, Серпиевская фауны) характеризуют последовательные хронологические этапы развития териофауны западного склона Южного Урала и одна — восточного (Устиновская).

Игнatieвская фауна выделена на основании обобщения материалов из 13 горизонтов и слоев четырех местонахождений. Это верхи слоя 2 раскопа II Игнatieвской пещеры, все восемь горизонтов грота Прижим II, слой 2 Первой Серпиевской пещеры, слои 3, 4 Второй Серпиевской пещеры. Судя по радиоуглеродным датировкам, положению в разрезах, морфологиче-

ским особенностям фоновых видов, эта фауна существовала во время накопления отложений полярно-уральского горизонта позднего плейстоцена, синхронного сартанскому в Западной Сибири или осташковскому Восточной Европы. Хронологический интервал ее существования можно определить от 25—30 до 10 тыс. лет. На основе этой фауны позднее сформировалась голоценовая Симская фауна.

Для Игнatieвской фауны прежде всего характерно резкое преобладание доли одного вида — узкочерепной полевки, при относительно высоком общем числе видов родентиокомплекса (19—20). Даже в категории многочисленных оказался всего один вид — полевка-экономка, тогда как в Симской фауне к этой группе относится пять видов. Наибольшее количество видов Игнatieвской фауны попало в категорию редких (семь видов); обычных и редких видов в ней по пять. Качественный состав Игнatieвской фауны существенно отличается от такового Симской. Присутствующие в последней лесная, желтогорлая и полевая мыши, мыш-малютка, садовая соя, летяга, бурундук в Игнatieвской фауне не обнаружены, зато в ее составе есть два вида тушканчиков, желтая пеструшка, два вида леммингов, хомяк Эверсмanna, степная пищуха, которых в Симской фауне нет. Общими для обеих фаун являются узкочерепная полевка, экономка, серый хомячок, водяная полевка, большой суслик, три вида рыжих полевок, обыкновенная и пашенная полевки, мышовки, обыкновенный хомяк. Разумеется, доли этих видов в составе Игнatieвской и Симской фаун существенно разные. Так, обыкновенный хомяк в составе Симской фауны находился в категории многочисленных видов, тогда как в Игнatieвской он очень редок. Общий зональный облик Игнatieвской фауны определяется обилием родов грызунов, ныне обитающих в степях и полупустынях, в сочетании с родами, современные представители которых типичны для тундровой зоны. В небольшом количестве присутствуют в ней и лесные полевки — обитатели лесной зоны.

Такое смешение элементов разных современных зональных фаун характерно для так называемых «смешанных», или «дисгармоничных», фаун верхнепалеолитического, или мамонтового, комплекса, которые отмечены в перигляциальной зоне. В соответствии с принятой нами типологией, Игнatieвскую фауну необходимо отнести к дисгармоничным, причем условия ее обитания приближались к экстремальным: индекс выровненности долей видов, рассчитанный для типового местонахождения (верхов слоя 2 раскопа II Игнatieвской пещеры), оказался равным 0,45. Эти фауны широко известны по всей северной Евразии, и к настоящему времени уже описано довольно большое количество их географических вариантов. Однако для проведения региональных сопоставлений внутри верхнепалеолитического комплекса необходима надежная хронологическая кор-

реляция, которая, как правило, отсутствует. В горах Южного Урала наиболее близкие по морфологическим особенностям отдельных видов комплексы грызунов были обнаружены при раскопках Идрисовской пещеры (в горизонтах 3—8). Найденную там фауну мы склонны рассматривать как Юрюзанский (географический) вариант Игнatieвской. По качественному составу эти фауны практически не различаются, за исключением одного: в Идрисовской пещере присутствуют остатки лесных мышей (категория очень редких видов), тогда как в Игнatieвской фауне представителей этого рода нет. Количественное соотношение основных видов в сравниваемых родентиокомплексах весьма близко, но не идентично. Юрюзанский вариант отличается большей долей степных и полупустынных форм. Такие различия, по-видимому, отражают какие-то особенности района расположения Идрисовской пещеры, в результате которых и сформировался более степной (по сравнению с верховьями р. Сим, где расположены типовые местонахождения Игнatieвской фауны) облик фауны. Такое предположение кажется обосновательным еще и потому, что, как уже отмечалось, современная ландшафтная обстановка этих близлежащих районов существенно различается, причем с той же направленностью, которую мы предполагаем для плейстоцена. В настоящее время одна из пещер (Игнatieвская) находится в зоне хвойно-широколиственных лесов, другая (Идрисовская) — в зоне островных лесостепей. Хотя перигляциальные плейстоценовые экосистемы и были, вероятно, менее дифференцированными, чем современные зональные сообщества, но различия в них, скорее всего, также существовали.

Эти различия между Игнatieвской фауной и ее Юрюзанским вариантом отразились и на их принадлежности к разным типам. Хотя обе относятся к категории дисгармоничных фаун, по индексу выровненности Юрюзанский вариант ($e=0,61$, рассчитан для слоя б) попадает в группу фаун, обитавших в суровых условиях, но не приближающихся к экстремальным, как типичная Игнatieвская фауна.

Опишем еще один вариант дисгармоничной фауны, характерной для полярно-уральского горизонта, — Устиновскую фауну — по типовому местонахождению, навесу Устиново. Она отражает состав и соотношение видов грызунов в сообществах восточного склона Южного Урала, в месте контакта его с Зауральем. Устиновская фауна — непосредственный плейстоценовый предшественник голоценовой Миасской фауны. Приведем описание Устиновской фауны, одновременно сопоставляя ее с синхронной Игнatieвской, а также Миасской фауной, с которой она связана генетически.

По общему облику рассматриваемая фауна, безусловно, ближе к Игнatieвской, чем к Миасской, в первую очередь благодаря резкому преобладанию всего двух видов над всеми

остальными. Индекс выровненности (e) для Устиновской фауны — 0,58. Однако с наибольшей частотой здесь встречается не узкочерепная полевка, как в Игнatieвской фауне, а степная пеструшка; первая отошла из категории очень многочисленных в следующую — многочисленных. Существуют еще и отличия в качественном составе фаун восточного и западного склонов. Так, в первых присутствует слепушонка — вид, ни одного остатка которого не встречено среди десятков тысяч зубов грызунов из плейстоценовых и голоценовых местонахождений в верховьях Сима и Юрюзани. В составе Устиновской и Миасской фаун он встречается с частотой 5—9 %. Из показателей качественного состава необходимо отметить еще одну важную особенность Устиновской фауны — присутствие в ней представителей родов копытных и настоящих леммингов, что, собственно, и придает ей дисгармоничный облик, поскольку все остальные виды входят и в состав Миасской фауны, имеющей лесостепной облик. Таким образом, Устиновскую фауну по особенностям видового состава, соотношению видов и индексу выровненности можно отнести к типу дисгармоничных фаун, обитавших в суровых условиях. Насколько суровыми они были, говорит присутствие в составе Устиновской фауны слепушонки — вида, крайне специализированного на роющем образе жизни, при котором она питается подземными частями растений. Эта адаптация, безусловно, возникла очень давно, на уровне не ниже родового. Наличие данного вида в фауне свидетельствует, как минимум, об отсутствии здесь многолетней мерзлоты.

Более древний этап развития верхнепалеолитического комплекса в горах Южного Урала может быть сопоставлен с каргинским (молого-шексинским) горизонтом позднего плейстоцена. Для его характеристики была выделена фауна мелких млекопитающих, названная нами Аратской (по названию села, ближайшего к Игнatieвской пещере). Типовое местонахождение для описания этой фауны — слой 8 раскопа V Игнatieвской пещеры. Эта фауна благодаря сочетанию в ней таких видов, как копытный и сибирский лемминги, степная пеструшка, узкочерепная полевка, имеет облик перигляциальной, дисгармоничной. Ее близость к Игнatieвской и Устиновской фаунам проявляется и в явном доминировании остатков всего двух видов над долей всех остальных пятнадцати. Эти самые многочисленные виды — узкочерепная полевка и полевка-экономка — те же, что и в большинстве других плейстоценовых фаун Южного Урала. То, что Аратская фауна — генетический предшественник Игнatieвской и обе они относятся к перигляциальным фаунам верхнепалеолитического комплекса, говорит об их большом сходстве. Однако Аратская фауна все же выделена как самостоятельная, поскольку для нее характерно некоторое своеобразие как качественного состава, так и распределения видов по их доле в сообществе. Первое проявляется прежде всего в

том, что в Аратской фауне присутствует два вида мышей — лесные и желтогорлые, которых в Игнatieвской фауне нет. Кроме того, различен и морфологический облик массовых видов этих фаун. Уровень и направление этих различий будут описаны ниже, но здесь необходимо отметить, что ни в одном случае они не достигают видового ранга.

Распределение видов в соответствии с их долей в Аратской фауне заметно отличается от такового в Игнatieвской. Среди обычных видов на первом месте находится пашенная полевка, доля которой в Игнatieвской фауне оказывалась на грани категорий редких или очень редких видов. Доля водяной полевки в низах слоя 8 достигает 10 %, тогда как ни в одном из слоев Игнatieвской фауны она не поднимается выше 2 %. Рыжая и красно-серая полевки в Аратской фауне попадают в категорию обычных видов, а в Игнatieвской первая из них вообще не отмечена, а вторая встречается лишь как редкий вид. Все эти особенности ясно указывают, что условия обитания Аратской фауны были более мягкими, чем Игнatieвской. Скорее всего, климатическая обстановка, хоть и оставалась перигляциальной, была несколько более умеренной, отличалась большей влажностью и не столь низкими температурами.

Исходя из значения показателя выровненности долей видов, рассчитанного для низов слоя 8 раскопа V ($e=0,63$), следует принять, что Аратская фауна обитала в суровых условиях, но ее положение тяготеет, скорее, к умеренным, чем к экстремальным. По степени отличия от современной зональной структуры фауны ее необходимо отнести к типу крайне дисгармоничных.

В нижних слоях Идрисовской пещеры обнаружена фауна, которая может рассматриваться как географический (Юрюзанский) вариант Аратской фауны. На это указывают и ее положение в разрезе, и состав (наличие остатков лесных и желтогорлых мышей), и близость морфологического облика отдельных видов. Но, как и в Юрюзанском варианте Игнatieвской фауны, доля степной пеструшки здесь существенно выше, чем в аналогичных слоях Аратской фауны. По принятой нами типологии, Юрюзанский вариант Аратской фауны можно отнести к крайне дисгармоничным, условия обитания были, по-видимому, умеренными ($e=0,73$).

Наиболее древней из фаун горной части Южного Урала, которую можно охарактеризовать массовыми сборами, является Серпиевская фауна. Типовыми местонахождениями для ее описания послужили слой 9 раскопа V Игнatieвской пещеры и слой 3 Первой Серпиевской пещеры. В этой фауне, как и во всех описанных плейстоценовых фаунах данного района, абсолютно доминируют узкочерепная полевка и полевка-экономка. Хотя доминирование узкочерепной полевки в Серпиевской фауне не столь подавляющее, как в Игнatieвской, но все же более значительное, чем в Аратской. Вторая характер-

ная особенность Серпиевской фауны — сосуществование в ней представителей родов, которые в настоящее время в одних сообществах не встречаются. Это прежде всего настоящие и копытные лемминги, с одной стороны, и мыши — с другой, что придает фауне облик крайне дисгармоничной. Обращает на себя внимание большая доля остатков сибирского лемминга, который в Игнatieвской фауне встречался единично (категория редких видов). В Аратской фауне его доля несколько увеличивается, так что он становится обычным видом, хотя и занимает в этой категории последнее место. В Серпиевской же фауне он оказывается на границе категорий обычных и многочисленных видов: в слое 9 раскопа V Игнatieвской пещеры остатки сибирского лемминга составляют 11 %, а в слое 3 Первой Серпиевской пещеры — от 0,3 до 3 %.

Темная полевка в составе Серпиевской фауны составляет около 5 %, т. е. примерно столько же, сколько и в Аратской, и значительно больше, чем в Игнatieвской.

Степная пеструшка и пищуха занимают примерно одинаковое место в списке, получившемся при усреднении данных для двух указанных местонахождений, однако следует отметить, что в самых низах отложений Первой Серпиевской пещеры доля степной пеструшки заметно выше этих средних данных.

Очень важным обстоятельством в характеристике этой фауны является присутствие в ней остатков копытных леммингов вида *Dicrostonyx simplicior*, обнаруженных как в слое 9 раскопа V Игнatieвской пещеры, так и в слое 3 Первой Серпиевской пещеры. Этот вид типичен для среднелейстоценовых фаун Европы, а его развитие привело к возникновению другого вида — *Dicrostonyx guiljelmi*, типичного для позднего плейстоцена и представленного в Аратской и Игнatieвской фаунах. Данный процесс будет обсуждаться в специальном разделе, однако здесь следует указать, что, поскольку переход от одного вида к другому фиксируется по смене частот определенных морфотипов, то и границы переходов в этой динамике проводятся с достаточной степенью условности (причем точность как бы пропорциональна количеству имеющегося материала). В нашем случае остатков копытных леммингов Серпиевской фауны оказалось очень мало. Все эти оговорки необходимы для того, чтобы разъяснить, почему получилось так, что остатки копытных леммингов из Серпиевской фауны по формальным критериям отнесены к среднелейстоценовому виду, а сама фауна — к позднему плейстоцену. Подробное обоснование такого положения возможно лишь с учетом данных по морфологии массовых видов, входящих в состав этой фауны.

Заканчивая характеристику Серпиевской фауны, необходимо прокомментировать список редких и очень редких видов. В нем оказались виды, принадлежащие к родам, современные представители которых обитают в полупустынях, степях, широ-

колиственных лесах и в тайге. В числе прочих здесь встречаются даже такие формы, как выхухоли, кроты и ежи. Их присутствие, причем в сочетании с леммингами, заставляет отнести Серпиевскую фауну к типу крайне дисгармоничных. Учитывая же значение индекса выровненности ($e=0,64$), следует отнести Серпиевскую фауну к группе, обитавшей в суровых условиях, хотя условия ее обитания, скорее, ближе к умеренным, чем к экстремальным. Таким образом, принимая во внимание весь комплекс данных по этой фауне, можно достаточно уверенно предположить, что она существовала на заключительных этапах микулинского межледникового, при переходе его к ханмейскому времени.

Для оценки степени суровости условий и меры дисгармоничности Серпиевской фауны необходимо (несколько забегаая вперед) сослаться на положения о существенном отличии экологических характеристик ряда плейстоценовых грызунов от таковых их современных потомков. Это прежде всего касается леммингов, полевки-экономки, в меньшей степени — узкочерепной полевки и пеструшек. Доказательство той или иной степени экогенетических изменений у этих форм не может служить основанием для того, чтобы отрицать существенную стабильность каких-либо экологических характеристик у других. Примером последних могут служить кроты, выхухоли, ежи, желтогорлые мыши, т. е. виды, адаптации которых к теплым или умеренным условиям носят весьма глубокий характер и основаны на пищевой специализации и на способе переживания зимних условий и особенностях энергетики. Эти адаптации, безусловно, исключают вероятность быстрого экогенетического сдвига, который мог бы обеспечить возможность их обитания в экстремальных условиях, близких к современным арктическим. Достаточно умеренные условия существования Серпиевской фауны явно реконструируются на основании палеоботанических данных (присутствие в спектрах широколиственных пород). Однако все это дает лишь довольно общую характеристику условий, тогда как нельзя обойти и вопрос об особенностях их (условий) за счет подъема в горы, хотя бы и на относительно небольшую высоту. Насколько существенной могла быть мозаика биотопов в верховьях р. Сим из-за разной экспозиции склонов? Насколько определено была выражена высотная поясность? Перепады высот в этом районе сейчас достигают 300 м, в основном же не превышают 150 м. В этих условиях главные различия в типе растительности наблюдаются в следующем. На склонах южной экспозиции в наиболее благоприятном высотном интервале произрастают дубравы (причем как выше, так и ниже этой полосы дубравы не выдерживают холодов). На небольших участках известняковых скал южной экспозиции имеются небольшие площади степных реликтов. На склонах северной экспозиции преобладают хвойные леса. Высотная

поясность в существующем интервале практически не проявляется. Лишь на самых вершинах хребтов (около 600 м над ур. м.) имеются небольшие участки каменистых россыпей. Гольцовый пояс и горные тундры на Южном Урале находятся на высотах от 1200 м в 70 км восточнее описываемого района.

Для того, чтобы допустить сосуществование на территории вблизи верховьев р. Сим в плейстоцене участков горных тундр (хотя бы на вершинах хребтов) одновременно с широколиственными лесами, необходимо предположить существование здесь перепада высот около 1000 м. Однако комплекс геолого-геоморфологических данных делает такую расчлененность рельефа совершенно невероятной. Это позволяет отбросить предположение о том, что дисгармоничность плейстоценовых фаун может быть результатом смещения остатков видов, сосуществовавших когда-то на одной территории, но в разных биотопических условиях различных высотных поясов.

Завершив характеристики отдельных фаун мелких грызунов Южного Урала, обитавших здесь в позднем плейстоцене и голоцене, можно провести их обобщенное сравнение.

Безусловно, самым крупным рубежом в развитии фаун был переход от плейстоцена к голоцену. С ним совпадает смена фаун на уровне хронологических фаунистических комплексов — современного и верхнепалеолитического. Сходство между локальными фаунами, принадлежащими к разным комплексам, оценено с помощью критерия сходства (r) в 0,35 (Симская — Игнatieвская) и 0,42 (Миасская — Устиновская).

Географически различные, но синхронные фауны внутри верхнепалеолитического комплекса имеют сходство при величине 0,78 (Устиновская — Игнatieвская); 0,80 (Устиновская — Юрюзанский вариант Игнatieвской); 0,95 (Игнatieвская — ее Юрюзанский вариант); 0,82 (Аратская и ее Юрюзанский вариант).

Примерно такой же уровень сходства и у хронологически отличающихся фаун позднего плейстоцена из верховьев р. Сим: 0,88 (Игнatieвская — Аратская); 0,89 (Аратская — Серпиевская); 0,88 (Игнatieвская — Серпиевская).

Все южно-уральские фауны современного фаунистического комплекса принадлежат к группе зональных с умеренными условиями, тогда как фауны верхнепалеолитического комплекса либо дисгармоничные, обитавшие в условиях, близких к экстремальным, либо крайне дисгармоничные, существовавшие в суровых условиях.

4.3. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Основанием для выделения этапов развития фауны крупных млекопитающих служили, с одной стороны, соотношение костных остатков (прежде всего копытных), а с другой — система-

тический статус отдельных форм (пещерного медведя, волка и лошади). Для анализа взяты тафономически однородные местонахождения — логова крупных (пещерного льва, пещерной гиены, волка) и отчасти средних (лисицы, песца) хищников. Это пещеры «Аленушка» (сбор с поверхности, раскоп I, слой 0—10 см), Игнatieвская (раскоп V, слои 1,2—7,9), Первая Серпиевская (раскоп I, слои 1 и 2), Устиново (раскоп I, слои 1—2 и 3), сбор с поверхности Игнatieвской, Идрисовской, Первой и Второй Серпиевских пещер (табл. 33). Кроме того, привлечены материалы из местонахождений с иной тафономией — Идрисовской пещеры, раскопа I и Идрисово, раскопа II, слоев 1, 2. Здесь в первом случае формирование танатоценоза шло за счет жизнедеятельности песца и лисицы при участии волка, а во втором — в результате деятельности человека. Следует отметить, что деятельность человека могла быть одним из факторов формирования танатоценозов как на поверхности пола пещер, так и в местонахождениях навеса Устиново (раскоп I, слои 1 и 2), пещер Игнatieвской (раскоп V, слои 1, 2 и 3), Первой Серпиевской (раскоп I, слой 1) и Идрисовской (раскоп I, слои 1—3). Результат этой деятельности отражается в танатоценозе так же, как и жизнедеятельность крупных хищников: происходит накопление остатков крупных млекопитающих (включая зайцев и сурков). Различие заключается в своеобразном соотношении добываемых видов. Подобное своеобразие свойственно каждому хищнику и является одной из характеристик вида, так же, как, видимо, и избирательность притаскивания в логово разных частей тела добытых животных. По-видимому, в результате деятельности человека и крупных хищников в танатоценозах достаточно полно отражается видовой состав фауны крупных млекопитающих, а их соотношение оказывается искаженным.

Голоценовый этап в чистом виде представлен материалами из местонахождений горно-лесного пояса: пещер «Аленушка» (сбор с поверхности и раскоп), Первой Серпиевской (раскоп I, слой 1), Сим I, II, III, а также Зауральской лесостепи: Устиново (раскоп I, слой 1), Месягутовской лесостепи (Идрисово). По материалам первой группы местонахождений выявляются сугубо голоценовые виды: заяц-беляк, косуля, лось, барсук, вероятно, европейская норка, домашние формы. Остальные виды — волк, лисица, бурый медведь, ласка, горностай, северный олень — обитали здесь и в плейстоцене. Из них только бурый медведь является по преимуществу голоценовым видом, остальные были обычными для плейстоценовых фаун. Материалы из Идрисово дают еще один вид, характерный для голоцена и редкий в плейстоцене, — кабана. В немногочисленных материалах из навеса Устиново (раскоп I, слой 1) имеется единственная кость сурка голоценовой сохранности. Он входил в голоценовую териофауну Зауральской лесостепи, в отличие от горно-лесной зо-

Таблица 33

Соотношение остатков копытных животных из пещер Южного Урала

Виды	Поверхность										Раскопы					
	Игнatieвской					Первой Серпиевской					«Алепушка»	Идрисово, слой 1-2	Игнatieвская, раскоп V		Первая Серпиевская, раскоп I, слой 2	Устиново, раскоп I, слой 2, 3
	1*		2		3		1		2				3			
	1*	2	3	1	2	3	1	2	3	«Алепушка»	«Алепушка»	«Алепушка»				
Кол-во остатков, экз.	52	360	75	191	22	10	70	23	114	113	235	121	65			
Из них, %																
Лошадь	15,4	33,9	30,7	5,8	22,7	10,0	—	—	—	10,6	35,7	47,9	18,5			
Носорог	—	1,4	4,0	1,0	4,6	—	—	—	—	—	17,4	7,4	10,8			
Кабан	—	—	—	—	—	—	—	—	0,9	—	—	—	—			
Благородный олень	—	—	—	—	—	10,0	—	—	—	—	16,2	—	—			
Косуля	80,8	43,3	29,3	84,3	59,1	70,0	62,8	100,0	76,3	72,6	—	—	—			
Лось	3,8	3,6	9,3	1,0	—	10,0	4,3	—	20,2	1,8	—	—	—			
Северный олень	—	4,0	17,3	—	—	—	4,3	—	—	7,9	25,1	28,2	50,8			
Первобытый бизон	—	3,1	8,0	0,5	13,6	—	—	—	—	—	2,6	16,5	6,1			
Сайга	—	0,7	1,4	—	—	—	—	—	—	0,9	3,0	—	13,8			
Домашние формы	—	10,0	—	7,3	—	—	28,6	—	2,6	6,2	—	—	—			

* № участка.

ны и, видимо, Месягутовской лесостепи. Более детально охарактеризовать голоценовую териофауну восточных предгорий Урала помогут материалы из голоценовых археологических памятников оз. Аргазы, которое находится несколько севернее навеса Устиново. Здесь определены остатки бобра, волка, лисицы, бурого медведя, кабана, благородного оленя, косули, лося, северного оленя, сайги, домашних форм (Косинцев, 1988).

На основании состава современной (Кириков, 1952, 1959, 1966; Марвин, 1969) и субфоссиальной териофауны можно описать голоценовый этап ее развития. На всей рассматриваемой территории на протяжении голоцена обитали: заяц-беляк, речной бобр, волк, лисица, бурый медведь, соболь, куница, россомаха, горностай, ласка, колонок, европейская норка, черный хорь, барсук, выдра, кабан, благородный олень, со второй половины голоцена — домашние формы. По составу фауны крупных млекопитающих выделяется по крайней мере два района: горнолесной и восточных предгорий (фактически западная окраина Зауральской лесостепи). В первом обитали перечисленные виды и, вероятно, редко проникавший сюда заяц-русак. Во втором, кроме упомянутых видов, присутствовали: заяц-русак, сурок-байбак, корсак, светлый хорь, сайга, по всей видимости, в позднем голоцене здесь обитал благородный олень (Косинцев, 1988). Очень вероятно, что с появлением новых материалов выделится третий район — Месягутовская лесостепь.

Еще три вида могли входить в состав голоценовой териофауны рассматриваемого района: тур, зубр и дикая лошадь — тарпан. Изредка в среднеголоценовых археологических памятниках Башкирии (неопубликованные данные П. А. Косинцева) и Северного Казахстана (Зайберт, 1983) встречаются остатки крупных быков. Возможно, они обитали и на изучаемой территории. Тарпан встречался в прилежащих к Южному Уралу степи и лесостепи вплоть до недавнего времени (Кириков, 1959, 1966). Со среднего голоцена в этих же районах весьма многочисленна домашняя форма лошади (Косинцев, 1986, 1988; Петренко, 1984). Из-за отсутствия достаточного материала по морфологии тарпана различить дикую и домашнюю формы (при малых выборках) невозможно. Поэтому к домашней форме мы отнесли самые «свежие» кости и остатки из местонахождения Идрисово, которые оказались там в результате деятельности человека. Другие остатки заведомо голоценового возраста были определены, в силу их малочисленности и сильной раздробленности, как *Equus sp.* Нет голоценовых находок, которые можно было бы обоснованно отнести к тарпану. Однако на поверхности пола Игнатиевской пещеры имеются кости лошади промежуточной, плейстоцен-голоценовой (раннеголоценовой?) сохранности. Среди материалов из неолитического поселения на Среднем Урале есть остатки лошади (неопубликованные данные П. А. Косинцева). Все это указывает на достаточно большую вероятность на-

личия тарпана в голоценовой териофауне рассматриваемой территории.

Анализ смешанных (плейстоцен-голоценовых) комплексов с поверхности пола Игнatieвской и Первой Серпиевской пещер и из слоя I раскопа V Игнatieвской пещеры показывает, что их основу составляют остатки голоценовых видов.

Наиболее сложно восстановить динамику численности отдельных видов и состава териофауны во времени. Как уже отмечалось, в голоценовой териофауне рассматриваемой территории произошло одно значительное событие — появление в середине голоцена домашних животных. Рассматривая количественное соотношение остатков косули и лося, можно отметить повсеместное значительное преобладание первой над второй. Это свойственно всем местонахождениям: чисто голоценовым и со смешанным материалом, горно-лесным районам и Месягутовской лесостепи. Подобное соотношение характерно для териофауны лесостепи (Млекопитающие Советского Союза, 1961). Местонахождения из этой зоны дают одинаковую картину, независимо ни от факторов накопления остатков — присутствие человека (Идрисово, раскоп I слою 1—2, см. табл. 33) или деятельность крупных хищников (Идрисовская пещера, поверхность пола, см. табл. 33), ни от времени накопления: средний (Идрисово, раскоп I, слой 2), поздний (то же, слой 1) или весь (?) голоцен (Игнatieвская пещера, сбор с поверхности). Наши исследования (Косинцев, Стефанов, 1989) показали, что в условиях лесостепи племена, жившие главным образом за счет охоты, добывали копытных пропорционально их численности в биоценозах, а охотники из скотоводческих племен предпочитали самых крупных копытных, в частности лося. Материалы из Идрисово показывают, что независимо от той роли, какую играли в формировании танатоценоза охотники и скотоводы (археологические данные свидетельствуют, что и те, и другие принимали в этом участие), он реально отражает значительное преобладание косули над лосем в течение, по крайней мере, второй половины среднего — позднего голоцена.

Во всех чистых и смешанных комплексах из местонахождений горно-лесной зоны доля костей косули выше, чем в местонахождениях Месягутовской лесостепи (см. табл. 33). Если это отражает реальное соотношение лося и косули в природе, то мы должны допустить, что до самого последнего времени на этой территории была лесостепь.

Голоценовая история отдельных компонентов биоценозов горно-лесной зоны (мелкие млекопитающие, насекомые, моллюски, растительность) показывает, что в прошлом доля видов открытых пространств в них была выше, чем сейчас. Однако доминирующими всегда были лесные виды (см. разделы 2.3, 4.1, 2), что не согласуется с данными по косуле и лосю. Преодолеть возникшее противоречие позволяет тафономия пещерных

местонахождений. Все они до недавнего времени были логовами хищников, из которых копытных добывает только волк. Но даже ему затащить в пещеру часть туши добытого лося затруднительно, тогда как коосулю — гораздо легче. Таким образом, шло избирательное накопление остатков косули. В результате в танатоценозе соотношение лося и косули оказалось обратным по сравнению с биоценозом. По всей видимости, преобладание лося над косулей в горно-лесной зоне сохранялось на протяжении всего голоцена.

Судя по немногочисленности археологических материалов или их отсутствию, древний человек посещал пещеры эпизодически (Игнatieвская, Первая и Вторая Серпиевские) или совсем не бывал в них («Аленушка»), поэтому его роль в формировании танатоценозов была весьма незначительна. Материалы Игнatieвской пещеры (сборы с поверхности, см. табл. 33) показывают, что жизнедеятельность волка и в незначительной степени — человека может привести к формированию танатоценоза, в общем реально отражающего биоценоз.

Самое крупное изменение и численности и состава териофауны вызвано хозяйственной деятельностью человека в историческое время — XIX—XX вв. (Кириков, 1952, 1959, 1966; Марвин, 1969).

Об этом свидетельствует тот факт, что из состава голоценовой териофауны исчезли бобр, соболь, тарпан, кабан, благородный и северный олени, сайга (Кириков, 1959, 1966; Марвин, 1969). Сильно сократилась численность остальных промысловых видов. В первой половине — середине XX в. в результате акклиматизации на этой территории появились новые виды: ондатра, американская норка, енотовидная собака, был реакклиматизирован бобр. В Ильменском и Башкирском государственных заповедниках реакклиматизирован благородный олень и сделана попытка акклиматизации пятнистого оленя. В последние десятилетия эти районы естественным образом заселил кабан, постепенно растет численность остальных видов промысловых животных.

О систематическом статусе большей части видов в голоценовое время судить затруднительно из-за малочисленности их остатков. Все кости волка принадлежат крупному подвиду, видимо, обитающему здесь и сейчас, — *Canis lupus lupus* L. Косуля, бесспорно, относилась к сибирскому подвиду *Capreolus capreolus pygargus* Pall.

Плейстоценовая териофауна представлена следующими местонахождениями: Игнatieвская пещера (раскоп II, слои 2—4; раскоп V, слои 2—9), Первая Серпиевская (раскоп I, слои 2, 3), Вторая Серпиевская (слои 2—4), Прижим II (слои 1—8), Идрисовская (горизонты 3—12), навес Устиново (слои 2, 3), Аша I (точки 1—6). Все они характеризуют позднепалеолитический фаунистический комплекс и позволяют выделить три эта-

па в его развитии. Характеристика этих этапов фауны крупных млекопитающих из-за недостатка материала может быть дана только по части местонахождений.

Третий этап представляет собой завершающую фазу позднепалеолитического фаунистического комплекса и описан по находкам в Серпиевской пещере (раскоп I, слой 2) и Устиново (раскоп I, слои 2, 3). Оба местонахождения представляют собой логова крупных и мелких хищников; в формировании последнего некоторую роль играл человек. В обоих местонахождениях остатки лошади принадлежат *Equus uralensis* Kuzmina, остатки волка — крупному подвиду, близкому к современному *Canis lupus lupus* L., отсутствует благородный олень, есть остатки большого пещерного медведя (по другим местонахождениям этой фауны). Но в соотношении остатков копытных имеются различия (см. табл. 33). Так, в горных районах (Первая Серпиевская пещера) почти половина остатков принадлежит лошади, далее идут северный олень, первобытный бизон и совсем немного остатков шерстистого носорога. В районе восточных предгорий (Устиново) половину остатков составляют кости северного оленя, далее примерно одинаковое количество остатков лошади, сайги, носорога и меньше всего — первобытного бизона. Кроме того, это единственное местонахождение, где остатков сурка больше, чем остатков зайца (см. табл. 28). Приведенные факты свидетельствуют о разном составе териофауны в горном и предгорном районах в конце плейстоцена. Вероятно, это проявление зональности, так как предгорная фауна того времени, как и современная, имеет более «степной» облик. Третий этап существовал в период последнего позднеплейстоценового похолодания. К нему же относятся местонахождения Игнatieвская пещера (раскоп II, слой 2) и Прижим II.

Второй этап представлен местонахождениями: Игнatieвская пещера (раскоп V, слои 2—8), Вторая Серпиевская (раскоп I, слои 3, 4), Идрисовская (раскоп I, горизонты 3—12), Аша (точки 1—6). Наиболее полно он может быть охарактеризован по первому из перечисленных местонахождений. Оно представляет собой логово крупных и мелких хищников, а в начале его формирования — еще и место зимней спячки пещерных медведей. Остатки лошади принадлежат *Equus aff. latipes*, волка — крупному подвиду *Canis lupus* spp. В нашем материале представлены большой пещерный медведь, благородный олень, бобр, рысь, пещерный лев, появляется сходный с русаком заяц (см. табл. 12). Среди копытных многочисленны остатки лошади и северного оленя, значительны — шерстистого носорога и благородного оленя и совсем немного остатков сайги и первобытного бизона. Весьма обильно представлен песец, он часто преобладает над лисицей. Остальные местонахождения отнесены к этому этапу по наличию остатков благородного оленя и большого пещерного медведя. Они дополняют общий список фауны

следующими видами: выдра, большерогий олень, корсак (см. табл. 23, 24, 26).

По относительному обилию северного оленя и шерстистого носорога, малочисленности бизона и наличию сайги второй этап напоминает предгорный «степной» вариант третьего этапа. Еще более «степной» облик имеет фауна из Идрисовской пещеры, где наиболее многочисленны северный олень и сайга, только отсюда известен корсак и здесь совсем нет бизона (см. табл. 26). Это местонахождение расположено в западных предгорьях Южного Урала (современная Месягутовская лесостепь), т. е. и в этот период наблюдалась «зональность» в составе териофауны. Следует иметь в виду, что понятие «степная» фауна на этом этапе, видимо, имеет другой смысл, чем в применении к современной фауне. Плейстоценовая «степная» фауна только по отдельным компонентам сходна с современной степной фауной и не тождественна ей.

Весьма затруднительно отнести к какой-либо фауне материал из местонахождений Игнatieвская пещера (раскоп II, слои 3, 4) и Вторая Серпиевская (раскоп I, слой 2) из-за невыразительности его по изученным группам.

Первый этап представлен одним местонахождением — Игнatieвская пещера (раскоп V, слой 9). Здесь найдены остатки малого пещерного медведя, благородного оленя, некрупного подвида волка — *Canis lupus* ssp. и некрупной формы росомахи. Из особенностей следует отметить очень малое количество остатков сурка (см. табл. 12). Это наиболее ранняя из изученных фаун.

Состав териофауны всех трех этапов показывает, что наиболее мягкие климатические условия были во время существования двух первых. Видимо, они отражают фауну интерстадиалов. Датировать их затруднительно, но весьма вероятно, что первый этап существовал в одну из фаз микулинского межледниковья, а второй — в один из интерстадиалов позднего плейстоцена.

Сравнение позднеплейстоценовых фаун Южного, Среднего (Верещагин, 1982; Кузьмина, 1975, 1982; Петрин, Смирнов, 1977) и Северного (Кузьмина, 1971; Смирнов и др., 1981) Урала обнаруживает качественные и количественные различия в их составе. На Среднем Урале найдены позднеплейстоценовые остатки барсука, белки и лося, а на Северном — белки, косули и лося. На Южном Урале эти виды известны только в составе голоценового териокомплекса, здесь отсутствуют остатки овцебыка. Севернее Южного Урала нет пещерной гиены (Дуброво, 1966; Кузьмина, 1971, 1982), благородного оленя, корсака. С юга на север возрастает относительное количество остатков северного оленя, лошади, песца, зайца и уменьшается — пещерного медведя, сурка, лисицы, первобытного бизона, шерстистого носорога и сайги. Эти изменения безусловно отражают широтную динамику природных условий.

Глава 5

ДИНАМИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

5.1. УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА

Узкочерепная полевка — вид, имеющий в настоящее время обширный ареал, простирающийся по всей степной зоне, — от р. Урал на западе до р. Амур на востоке. Кроме того, этот же вид населяет 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).

Разумеется, история столь дифференцированного вида с громадным ареалом не может быть простой, и восстановить ее во всей полноте нельзя без четкого представления о путях развития многих местных популяций.

Северные и южные популяции современных узкочерепных полевок образованы существенно разными, но однотипными внутри каждой из этих групп адаптивными типами. Принадлежность к северной или южной группе популяций, на наш взгляд, еще совсем не означает единства происхождения. Было бы крайне маловероятным предполагать, что все современные северные или южные популяции и подвиды произошли путем разделения каких-то единичных недифференцированных предков, имевших ареал от Атлантики до Тихого океана. Можно, вероятно, ставить вопрос о происхождении двух адаптивных типов, северного и южного, но не о происхождении конкретных внутривидовых групп.

Наиболее подробно (из ближайших к Южному Уралу территорий) описаны плейстоценовые узкочерепные полевки из окрестностей Новгород-Северского (Рековец, 1985) и из Среднего Зауралья (Черных, Малеева, 1971). (К сожалению, эти сборы не имеют датировки такой точности, которая позволила бы со-

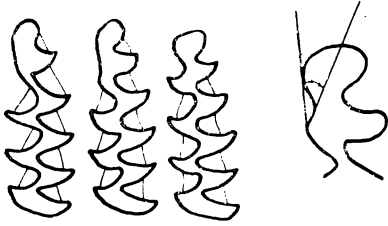


Рис. 42. Морфотипы M_1 узкочерепной полевки.

1978, который, по мнению автора описания, вымер на рубеже плейстоцена и голоцена, не оставив после себя современных форм. А. Г. Малеева, исходя из своих материалов, считает, что среди позднеплейстоценовых узкочерепных полевок Среднего Зауралья обитали две формы, крупная и мелкая, из которых первая, отступив на север, дала современный северный подвид *M. gregalis major*, а вторая послужила предком степного подвида *M. g. gregalis*.

Материалы по узкочерепным полевам Южного Урала, которые были получены нами при исследовании описанных фаун, могут пролить свет на происхождение и плейстоценовую историю зауральских и приуральских популяций номинативного подвида *M. (S.) g. gregalis* Pallas, 1778.

Узкочерепные полевки встречены во всех описанных нами фаунах Южного Урала: Симской, Миасской, Устиновской, Игнatieвской, Аратской, Серпиевской. В Симской фауне этот вид относится к категории редких, во второй фазе Миасской фауны он обычен, в первой фазе этой же фауны, а также в Устиновской фауне — многочислен, в остальных узкочерепная полевка — явный доминант; категория очень многочисленных видов.

Для характеристики морфологических особенностей этих животных использованы размеры и особенности формы параконида первого нижнего коренного зуба. К сожалению, не удалось исследовать морфологические признаки черепа и нижних челюстей — из-за их плохой сохранности. После проведения предварительной методической работы с оценкой нескольких параметров параконида было установлено, что наиболее информативный признак — степень выраженности выемки на буккальной стороне передней петли. Этот признак оценивали с помощью измерения соответствующего угла (с точностью до 5°), как это показано на рис. 42. Зубы с наиболее простым вариантом строения (без выемки) обозначали как 0° , они отнесены к грегалоидному морфотипу, зубы с выемкой, равной 5, 10, 15° , — к грегалоидно-микротидному, а с углами в 20° и более — к микротидному морфотипам. Частоты соответствующих значений углов зубов полевок из разных местонахождений приведены в табл. 34, размерные характеристики M_1 — в табл. 35. В обобщенном виде материал представлен на рис. 43.

Т а б л и ц а 35

Размеры M_1 узкочерепных полевок *M. gregalis* Южного Урала, мм

№ вы- борки	Местонахождение	Про- мер*	n	$\bar{x} \pm m$	σ	lim
1	Зауралье (современные)	Д	84	$2,51 \pm 0,021$	0,188	$2,08 \div 2,90$
		Ш	84	$0,94 \pm 0,007$	0,062	$0,80 \div 1,08$
2	Голоценовые остатки из Первой Серпиевской пещеры, слой 16 и гро- та Сим III, слой 26 Навес Устиново	Д	11	$2,53 \pm 0,056$	0,185	$2,35 \div 2,90$
		Ш	10	$0,99 \pm 0,030$	0,094	$0,75 \div 1,20$
3	Слой 1	Д	22	$2,61 \pm 0,029$	0,136	$2,30 \div 2,80$
		Ш	26	$0,96 \pm 0,011$	0,055	$0,85 \div 1,05$
4	Слой 3	Д	16	$2,75 \pm 0,054$	0,214	$2,35 \div 3,10$
		Ш	21	$1,02 \pm 0,018$	0,083	$0,85 \div 1,20$
5	Идрисовская пещера, горизонт 1 Прижим II, горизонты	Д	19	$2,66 \pm 0,023$	0,167	$2,30 \div 2,90$
		Ш	23	$1,00 \pm 0,017$	0,080	$0,85 \div 1,15$
6	1—3	Д	67	$2,74 \pm 0,020$	0,165	$2,35 \div 3,15$
		Ш	67	$1,09 \pm 0,015$	0,119	$0,85 \div 1,30$
7	4, 5	Д	96	$2,74 \pm 0,017$	0,169	$2,40 \div 3,30$
		Ш	96	$1,08 \pm 0,008$	0,077	$0,90 \div 1,35$
8	6, 8	Д	83	$2,74 \pm 0,018$	0,163	$2,40 \div 3,25$
		Ш	83	$1,08 \pm 0,009$	0,082	$0,90 \div 1,35$
9	Идрисовская пещера, горизонты 3	Д	47	$2,63 \pm 0,023$	0,158	$2,20 \div 2,95$
		Ш	51	$1,02 \pm 0,014$	0,099	$0,80 \div 1,25$
10	4	Д	76	$2,71 \pm 0,020$	0,172	$2,30 \div 3,30$
		Ш	78	$1,02 \pm 0,009$	0,076	$0,90 \div 1,25$
11	6	Д	120	$2,72 \pm 0,015$	0,166	$2,35 \div 3,20$
		Ш	123	$1,00 \pm 0,009$	0,094	$0,85 \div 1,25$
12	10, 12	Д	28	$2,71 \pm 0,030$	0,160	$2,40 \div 3,00$
		Ш	37	$0,99 \pm 0,014$	0,087	$0,85 \div 1,15$
13	Игнатиевская пещера, раскоп II, слой 2 (верх)	Д	175	$2,69 \pm 0,013$	0,177	$2,53 \div 3,25$
		Ш	176	$1,04 \pm 0,006$	0,077	$0,85 \div 1,25$
14	II, глубина 45—55 см	Д	20	$2,67 \pm 0,040$	0,179	$2,30 \div 2,90$
		Ш	20	$1,06 \pm 0,014$	0,063	$0,90 \div 1,15$
15	V, слой 8 (верх)	Д	34	$2,71 \pm 0,031$	0,182	$2,40 \div 3,15$
		Ш	34	$1,01 \pm 0,017$	0,101	$0,80 \div 1,15$
16	V, слой 8 (средн. часть)	Д	64	$2,66 \pm 0,019$	0,152	$2,30 \div 3,10$
		Ш	64	$1,00 \pm 0,011$	0,086	$0,85 \div 1,25$
17	V, слой 8 (нижн. часть)	Д	40	$2,61 \pm 0,026$	0,163	$2,35 \div 3,00$
		Ш	40	$0,97 \pm 0,012$	0,076	$0,80 \div 1,15$
18	V, слой 9	Д	196	$2,60 \pm 0,013$	0,186	$2,25 \div 3,30$
		Ш	196	$0,98 \pm 0,007$	0,099	$0,80 \div 1,20$
19	Первая Серпиевская пещера, глубина, м 100	Д	90	$2,59 \pm 0,019$	0,179	$2,30 \div 3,10$
		Ш	92	$0,98 \pm 0,008$	0,077	$0,80 \div 1,15$
20	150	Д	26	$2,56 \pm 0,032$	0,164	$2,30 \div 2,90$
		Ш	26	$0,98 \pm 0,017$	0,088	$0,80 \div 1,10$

№ вы- борки	Местонахождение	Про- мер*	n	$\bar{x} \pm m$	σ	lim
21	230—300 Вторая Серпиевская пещера, горизонт	Д	23	$2,62 \pm 0,029$	0,139	$2,45 \div 2,95$
		Ш	23	$0,98 \pm 0,013$	0,064	$0,85 \div 1,10$
22	3	Д	217	$2,68 \pm 0,011$	0,163	$2,25 \div 3,25$
		Ш	217	$1,03 \pm 0,006$	0,084	$0,80 \div 1,25$
23	4	Д	52	$2,68 \pm 0,023$	0,163	$2,40 \div 3,10$
		Ш	52	$1,04 \pm 0,010$	0,073	$0,85 \div 1,15$

* Д — длина, Ш — ширина.

Анализ этих данных ясно говорит о том, что к современному подвиду *M. g. gregalis* можно отнести лишь голоценовые остатки узкочерепных полевок из Миасской и Симской фаун. Эти зверьки характеризуются небольшими размерами (судя по размерам M_1) и невысокой частотой (менее 10 %) грегалоидного морфотипа. Небольшой объем выборки не позволяет дать полноценное описание морфотипического облика этих животных, однако, как нам кажется, оснований для отнесения их к современному подвиду вполне достаточно.

Узкочерепные полёвки из состава Игнatieвской и Устиновской фаун имеют практически одинаковый морфологический облик: крупные размеры и примерно 30 % грегалоидного морфотипа. По размерам зубов эти полёвки занимают промежуточное положение между современным северным и южным подвидами. Была предпринята попытка проверить предположение А. Г. Малеевой о наличии среди позднплейстоценовых узкочерепных полевок из смешанной фауны двух форм этого вида. На рис. 44 приведены кривые распределения размеров зубов в ряде выборок. Ни одна из них не дает оснований предполагать неоднородность изучаемых выборок. Постепенно распределены и частоты зубов с разной степенью выраженности буккальной выемки. Проверена возможность образования групп за счет связи размеров зуба с формой параконида. Для этого рассчитаны коэффициенты корреляции между длиной M_1 и величиной угла с буккальной стороны зуба в четырех выборках. Результаты расчетов ясно говорят об отсутствии такой связи.

Таким образом, нам не удалось обнаружить данных, свидетельствующих о наличии каких-либо морфологически своеобразных групп среди узкочерепных полевок конца позднего плейстоцена Южного Урала. Имеющиеся материалы позволяют отнести их к подвиду *M. g. kriogenicus*. Это заключение основано на большой близости строения и размеров M_1 .

Узкочерепные полёвки из более древних Аратской и Сер-

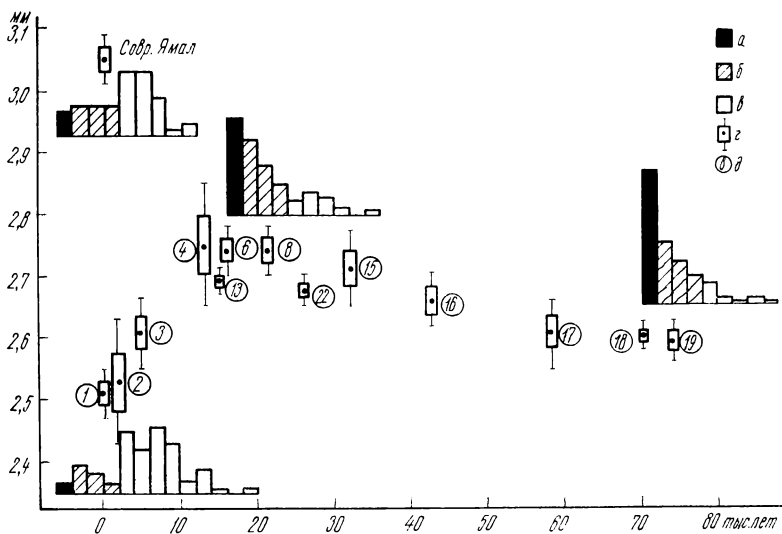


Рис. 43. Длина M_1 и частоты морфотипов узкочерепной полевки. Морфотипы: а — грегалоидные, б — грегалоидно-микротидные, в — микротидные; з — среднеарифметические \bar{x} , $\bar{x} \pm m$, $\bar{x} \pm 2$; д — номера выборок (см. табл. 35).

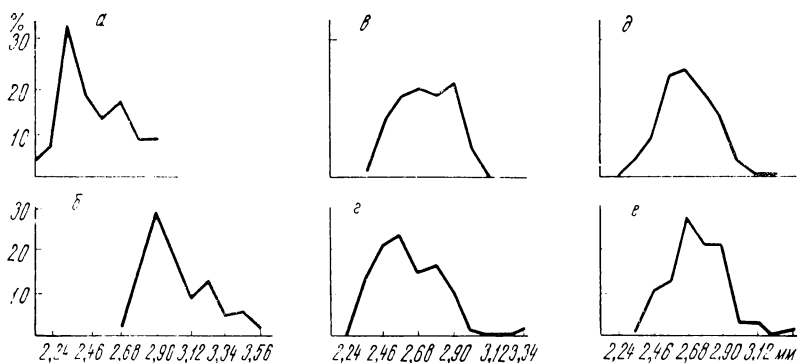


Рис. 44. Кривые распределения длины M_1 узкочерепных полевок. а — современные *M. gregalis gregalis*, Зауралье; б — современные *M. gregalis major*, Ямал; в — Идрисовская пещера (глубина 80—90 см); г — Игнatieвская пещера, раскоп V, глубина 400 см; д — Вторая Серпиевская пещера, горизонт 3; е — пещера Прижим 11 (глубина 30—50 см).

пиевской фаун уже не могут быть отнесены к этому подвиду без специальных оговорок. Размеры зубов полевок из Аратской фауны мельче, чем полевок из Игнatieвской, а у животных из Серпиевской — еще мельче и равны таковым полевок первой фазы Миасской фауны. Распределение частот морфотипов принципиально однотипное для Игнatieвской, Аратской и Серпиевской фаун. Во всех наибольшую частоту имеет грегалоидный вариант строения, а далее с усложнением формы параконида (и, соответственно, с убыванием значений угла) частота встречаемости падает. Для более древних узкочерепных полевок доминирование грегалоидного варианта и убывание частот сложных вариантов выражены более резко.

Имея в распоряжении морфологические характеристики зубов полевок из отдельных фаун, можно описать динамику этих характеристик во времени. На рис. 43 эта динамика показана на хронологической шкале. Из этих данных ясно, что направление изменения размеров на рубеже плейстоцена и голоцена изменилось. В интервале от 70 до 14—20 тыс. лет размеры узкочерепных полевок увеличивались, и скорость этого увеличения, рассчитанная в дарвинах, составляет в среднем 0,79.

Эта средняя величина — результат усреднения трех оценок скоростей: 0,58; 0,8 и 1,0 дарвин, которые, в свою очередь, получены при разных вариантах сравнения размеров M_1 полевок, обитавших в составе Игнatieвской и Серпиевской фаун (соответственно: верхи слоя 2 раскопа II Игнatieвской пещеры — Первая Серпиевская пещера, глубина 100 см; верхи слоя 2 раскопа II Игнatieвской пещеры — слой 9 раскопа V Игнatieвской пещеры; Прижим II — слой 9 раскопа V Игнatieвской пещеры).

Для отрезка времени поздний плейстоцен — голоцен — современность получено пять оценок скоростей изменения длины M_1 : 8,3 дарвина (современные — Устиново, слой 3); 9,5 дарвина (современные — Устиново, слой 1); 6,3 дарвина (Устиново, слой 1 — слой 3); 3,1 дарвина (Сим III — Игнatieвская пещера, слой 2 раскопа II); 5,9 дарвина (Сим III — Прижим II). Среднее значение этих величин составляет 5,6 дарвина. Данные свидетельствуют о том, что темпы изменения размеров на отрезках поздний плейстоцен — современность и внутри позднего плейстоцена различаются на целый порядок. Примерно такого же уровня различия в скоростях изменения соотношений морфотипов, которые оценивали с помощью показателя сходства по полиморфным признакам (r) (Животовский, 1979). Поскольку он может варьировать от 0 до 1, то легко вычислить, на сколько процентов различаются две сравниваемые выборки, и уже на основе этих данных рассчитать скорости изменения соотношений морфотипов в дарвинах. Они оказались равными (для отрезка времени конец позднего плейстоцена — голоцен — современность): 57,5 дарвинов (современность — Усти-

ново, слой 1); 12,5 дарвинов (Устиново, слой 1 — слой 3); 18,3 дарвина (современность — Устиново, слой 3); 17,9 дарвина (современность — Игнatieвская пещера, слой 2, раскоп II). Скорости изменения внутри позднего плейстоцена оказались равными 0,55 (Прижим II — Игнatieвская пещера, слой 9 раскопа V) и 0,54 дарвина (Игнatieвская пещера, верхи слоя 2 раскопа II — слой 9 раскопа V).

Таким образом, скорости изменений размерных и морфотипических характеристик у узкочерепной полевки оказались сопоставимыми и равными десятым долям дарвина внутри позднего плейстоцена и первым десяткам дарвинов внутри голоцена. Направление же изменений этих двух категорий морфологических признаков оказалось различным.

Для морфотипической структуры характерно постоянное, прослеженное и для плейстоцена, и для голоцена, уменьшение доли грегалоидного морфотипа за счет роста числа микротидных. В размерах наблюдается увеличение от начала к концу позднего плейстоцена, затем произошла смена направления, и в течение голоцена размеры стали уменьшаться. Для определения таксономического ранга этих изменений необходимо сопоставить их с уровнем различий между современными подвидами. В наибольшей степени, как уже отмечалось, дифференцированы тундровые и степные группы популяций и соответствующие подвиды. На рис. 43 изображено распределение частот морф M_1 и размеров этих зубов у ямальской популяции тундрового подвида *Microtus gregalis major* и зауральской популяции степного подвида *M. gregalis gregalis*. Даже эти крайне различные по размерам современные подвиды имеют весьма сходное распределение частот морфотипов. Коэффициент сходства между ними равен $0,90 \pm 0,03$ (для сравнения: коэффициент сходства между выборками из Игнatieвской и Серпиевской фаун $0,97 \pm 0,01$). Показатель сходства между современным южным подвидом и полевками из Игнatieвской фауны $0,80 \pm 0,04$, а между современными полевками и животными из Серпиевской фауны — $0,67 \pm 0,05$.

Таким образом, различия между синхронными современными подвидами даже из разных зон несопоставимо малы по сравнению с различиями между хроноподвидами. Это явно указывает на то, что процессы динамики частот морфотипов во времени характерны для вида в целом. Об этом же говорят и материалы А. Г. Малеевой (Большаков и др., 1980) о степени различия морфологического облика разных популяций современных узкочерепных полевок. Значит, эта характеристика не может быть основой для определения степени таксономической дистанции между синхронными подвидами по аналогии с хроноподвидами. Она может лишь указывать на степень различий в темпах преобразований частот морфотипов у разных синхронных внутривидовых форм. Из этого следует и еще один важ-

ный вывод: о принципиальной неравнозначности хроноподвидов и географических подвидов.

Оценивая степень различий разных выборок узкочерепной полевки во времени, удобнее использовать не таксономическую терминологию, а динамическую, т. е. понятие масштаба изменений. В соответствии с ней, изменения в населении узкочерепных полевков на протяжении позднего плейстоцена и голоцена необходимо отнести к историческому масштабу, поскольку они не выходят за пределы внутривидового уровня и имеют направленный характер, устойчиво сохраняющийся на протяжении длительных отрезков времени.

Судить о том, протекали ли у узкочерепных полевков на этом отрезке времени процессы экогенеза, можно по следующим признакам: динамика окружающей растительности и типа фауны, место вида в составе локальной фауны и уровень его численности.

Самые древние из изученных нами узкочерепные полевки из состава Серпиевской фауны обитали в лесостепных условиях конца микулинского межледниковья, когда растительность была представлена разнообразным набором трав, кустарников, а среди деревьев встречались ильм и дуб. Серпиевская фауна отнесена нами к типу крайне дисгармоничных, обитавших в суровых условиях, приближающихся к умеренным. В этой фауне узкочерепная полевка занимала положение очень многочисленного вида. При переходе к следующей фауне — Аратской — условия обитания также остались суровыми, а тип фауны — крайне дисгармоничным, растительность же трансформировалась в умеренно холодную лесостепь со значительно меньшим участием древесных пород. В этих условиях доля узкочерепной полевки в фауне на первых этапах несколько снизилась, но затем снова выросла. При этом размеры полевков начали увеличиваться.

На заключительном этапе позднего плейстоцена (Игнatieвская фауна), когда условия стали не просто суровыми, но экстремальными, а растительность трансформировалась в холодные, практически безлесные степи, доля узкочерепных полевков в сообществе возросла до 60—70 %. При переходе от Игнatieвской фауны к Симской (условия умеренные, растительность имеет характер лесостепей) доля узкочерепных полевков резко упала, сначала до долей процента, а затем и до нуля.

В Миасской зональной лесостепной фауне умеренных условий доля этого вида по сравнению с Устиновской фауной также уменьшилась на порядок. В этих условиях узкочерепные полевки представлены уже современным южным подвидом, отличающимся мелкими размерами и преобладанием микротидного морфотипа.

Таким образом, узкочерепные полевки в условиях наиболее экстремальной абиотической обстановки позднего плейстоцена оказались многочисленным видом, а на переход к умеренным

условиям голоцена отреагировали морфофункциональными изменениями, которые привели к формированию особого, «лесостепного», подвида с мелкими размерами. Этот последний вымер на территории южных окраин островной Месягутовской лесостепи в позднем голоцене, но существует в лугово-степных биотопах Зауральской лесостепи, занимая в фауне этого района весьма скромное место.

Определить, какого масштаба экогенетические процессы шли при этом у узкочерепных полевок, можно лишь по косвенным признакам.

5.2. ПОЛЕВКА-ЭКОНОМКА

Этот вид встречен во всех исследованных нами фаунах, в том числе и современных. И в настоящее время он имеет весьма широкое географическое распространение: ареал его охватывает тундры, лесотундры, таежную и часть лесостепной зоны СССР и Западной Европы. В пределах ареала выделяется ряд подвигов, среди которых тундровые отличаются крупными размерами.

Среди позднплейстоценовых форм описан (Рековец, 1985) подвид *M. oeconomus major* Rekovets, также отличающийся крупными размерами. Тенденция укрупнения этих полевок на отрезке времени от среднего к концу позднего плейстоцена и к голоцену прослежена А. Г. Малеевой (1971) для Среднего Зауралья и А. Надаховским, изучавшим этот вид в ископаемом состоянии на территории Польши (Nadachowski, 1982). На Южном Урале, судя по данным табл. 36 и рис. 45, на этом отрезке времени полевки-экономки также несколько увеличивались в размерах. При переходе плейстоцена в голоцен у экономок Южного Урала (в противоположность узкочерепным полевам) не произошло смены направления динамики размеров: они продолжали увеличиваться. Скорость этого увеличения на протяжении плейстоцена составляла, по разным вариантам сравнений: 0,54; 0,78 и 0,91 дарвина. На голоценовом отрезке скорости увеличения длины M_1 были равны 1,3 и 2,4 дарвина.

Факт сохранения направления динамики размеров при переходе от плейстоцена к голоцену заслуживает специального обсуждения. При этом необходимо вспомнить, что на протяжении изучаемого отрезка плейстоцена условия обитания мелких млекопитающих изменялись от суровых до экстремальных и параллельно этому размеры экономок возрастали. Такой характер зависимости размеров от климатических условий отмечен для этого вида в целом по материалам изучения географической изменчивости. Если бы эта зависимость сохранялась и на голоценовом отрезке истории, то следовало бы ожидать резкого уменьшения размеров экономок в современную эпоху, так как условия из позднплейстоценовых экстремальных преобразовались

Т а б л и ц а 36

Размеры M_1 полевки-экономки *M. oeconomus* Южного Урала

№ вы- борки	Местонахождение	Про- мер*	n	$\bar{x} \pm m$	σ	lim
1	Голоценовые остатки Первой Серпиевской пещеры, слой 1а, Сим. I, II, III	Д	35	$2,80 \pm 0,023$	0,136	$2,55 \div 3,20$
		Ш	45	$1,17 \pm 0,011$	0,071	$0,95 \div 1,25$
		ДП	53	$1,33 \pm 0,015$	0,105	$1,20 \div 1,60$
2	Навес Устиново, слой 1	Д	14	$2,80 \pm 0,034$	0,129	$2,65 \div 3,15$
		Ш	16	$1,10 \pm 0,015$	0,059	$1,00 \div 1,20$
		ДП	20	$1,31 \pm 0,023$	0,102	$1,20 \div 1,60$
3	Прижим II, слой 1—3	Д	19	$2,75 \pm 0,036$	0,156	$2,50 \div 3,00$
		Ш	18	$1,10 \pm 0,019$	0,082	$1,00 \div 1,25$
		ДП	28	$1,36 \pm 0,021$	0,114	$1,15 \div 1,60$
4	4, 5	Д	25	$2,76 \pm 0,033$	0,165	$2,50 \div 3,10$
		Ш	24	$1,08 \pm 0,012$	0,061	$0,95 \div 1,20$
		ДП	35	$1,32 \pm 0,018$	0,106	$1,15 \div 1,55$
5	6—8	Д	27	$2,68 \pm 0,034$	0,178	$2,35 \div 3,05$
		Ш	29	$1,03 \pm 0,019$	0,105	$0,85 \div 1,25$
		ДП	36	$1,27 \pm 0,018$	0,109	$1,10 \div 1,55$
6	Идрисовская пещера, горизонт 3	Д	17	$2,74 \pm 0,042$	0,175	$2,45 \div 3,05$
		Ш	24	$1,08 \pm 0,015$	0,073	$0,95 \div 1,20$
		ДП	25	$1,29 \pm 0,022$	0,110	$1,05 \div 1,50$
7	4	Д	18	$2,68 \pm 0,036$	0,154	$2,45 \div 3,00$
		Ш	22	$1,01 \pm 0,017$	0,079	$0,90 \div 1,15$
		ДП	24	$1,25 \pm 0,021$	0,104	$1,05 \div 1,45$
8	6	Д	50	$2,72 \pm 0,022$	0,152	$2,35 \div 3,00$
		Ш	62	$1,02 \pm 0,008$	0,062	$0,85 \div 1,10$
		ДП	66	$1,28 \pm 0,012$	0,100	$1,05 \div 1,45$
9	10, 12	Д	13	$2,61 \pm 0,053$	0,190	$2,40 \div 2,90$
		Ш	16	$1,03 \pm 0,034$	0,135	$0,65 \div 1,20$
		ДП	17	$1,27 \pm 0,024$	0,099	$1,05 \div 1,45$
10	Игнатиевская пещера, раскол II, слой 2 (верх)	Д	47	$2,72 \pm 0,024$	0,163	$2,45 \div 3,05$
		Ш	45	$1,10 \pm 0,010$	0,067	$1,00 \div 1,25$
		ДП	52	$1,29 \pm 0,015$	0,105	$1,05 \div 1,55$
11	V, слой 8 (верх)	Д	25	$2,67 \pm 0,038$	0,190	$2,35 \div 3,10$
		Ш	25	$1,06 \pm 0,019$	0,093	$0,85 \div 1,25$
		ДП	32	$1,27 \pm 0,021$	0,117	$1,05 \div 1,55$
12	V, слой 8 (средн. часть)	Д	70	$2,62 \pm 0,020$	0,170	$2,25 \div 3,00$
		Ш	63	$1,03 \pm 0,012$	0,094	$0,85 \div 1,20$
		ДП	101	$1,23 \pm 0,010$	0,104	$1,00 \div 1,45$
13	V, слой 8 (низ)	Д	46	$2,66 \pm 0,022$	0,152	$2,35 \div 3,10$
		Ш	45	$1,05 \pm 0,011$	0,075	$0,85 \div 1,20$
		ДП	75	$1,24 \pm 0,010$	0,082	$1,10 \div 1,45$
14	V, слой 9	Д	72	$2,64 \pm 0,022$	0,190	$2,35 \div 3,15$
		Ш	72	$1,04 \pm 0,012$	0,098	$0,85 \div 1,30$
		ДП	108	$1,26 \pm 0,012$	0,126	$1,00 \div 1,60$

№ вы- борки	Местонахождение	Про- мер*	n	$\bar{x} \pm m$	σ	lim
15	Первая Серпиевская пещера, глубина, см 100	Д	39	$2,57 \pm 0,020$	0,126	$2,35 \div 3,20$
		Ш	42	$0,98 \pm 0,011$	0,073	$0,75 \div 1,20$
		ДП	61	$1,21 \pm 0,011$	0,089	$1,05 \div 1,60$
16	150	Д	4	$2,53 \pm 0,052$	0,104	$2,40 \div 2,65$
		Ш	4	$0,95 \pm 0,046$	0,091	$0,85 \div 1,05$
		ДП	9	$1,22 \pm 0,030$	0,091	$1,10 \div 1,35$
17	230—300	Д	4	$2,58 \pm 0,060$	0,119	$2,45 \div 2,70$
		Ш	4	$1,03 \pm 0,014$	0,029	$1,00 \div 1,05$
		ДП	8	$1,19 \pm 0,034$	0,095	$1,05 \div 1,35$
18	Вторая Серпиевская пещера, горизонт 3	Д	56	$2,69 \pm 0,022$	0,162	$2,35 \div 2,95$
		Ш	57	$1,08 \pm 0,009$	0,070	$0,90 \div 1,25$
		ДП	65	$1,27 \pm 0,013$	0,102	$1,05 \div 1,45$
19	4	Д	10	$2,72 \pm 0,076$	0,239	$2,45 \div 3,10$
		Ш	11	$1,06 \pm 0,027$	0,089	$0,90 \div 1,20$
		ДП	11	$1,27 \pm 0,032$	0,106	$1,10 \div 1,45$

* Д — длина, Ш — ширина, ДП — длина паракониды.

в умеренные голоцена. Поскольку этого не произошло, приходится предполагать, что на рубеже плейстоцена и голоцена у южно-уральских экономок произошла смена характера связи размеров с абиотическими условиями. В этом плане необходимо сопоставить данные процессы с динамикой доли полевки-экономки в составе фаун. На всем плейстоценовом этапе (Симская и Игнатиевская фауны с Юрюзанским вариантом) экономка находилась в категории многочисленных видов, а в Аратской была даже очень многочисленной, сравнявшись с узкочерепной полевкой. В голоценовой Симской фауне доля ее резко сократилась: она стала относиться к категории обычных видов; в настоящее время в долине р. Сим полевка-экономка в отловах встречается единично. Такие изменения можно объяснить исходя из биотической приуроченности современных экономок. Последние обитают в сырых местах: их обычные биотопы — поймы рек, болота, заросли кустарника. Влажные биотопы на Южном Урале в течение позднего плейстоцена не могли иметь большего распространения, чем в голоцене, это следует из всего комплекса палеобиологических и палеогеографических данных. Скорее всего, современная биотопическая приуроченность есть результат экогенетических преобразований у данного вида, произошедших на рубеже плейстоцена и голоцена.

Если же сохранение модуса увеличения размеров в голоцене трактовать как следствие этого процесса, то отпадает необхо-

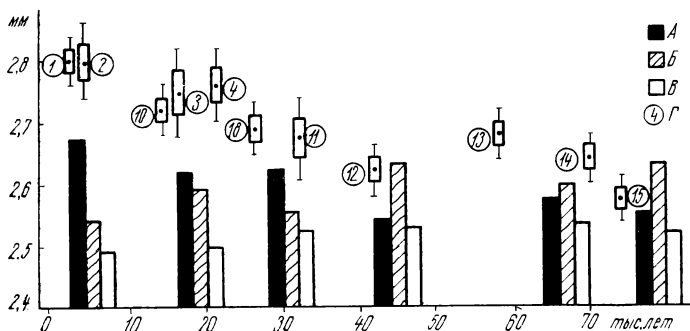


Рис. 45. Длина M_1 и частоты морфотипов полевки-экономки.
 А, Б, В — морфотипы (см. рис. 46), Г — номера выборок (см. табл. 36).

димось толковать его как изменение связи размеров зверьков с климатическими характеристиками. Можно реконструировать плейстоцен-голоценовую динамику экологических и морфологических свойств экономки следующим образом.

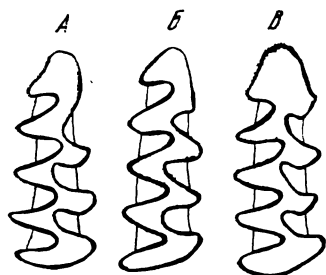
На протяжении плейстоцена вид обитал в относительно сухих биотопах, а на прогрессирующее похолодание и иссушение реагировал увеличением размеров в соответствии с закономерностями современной географической изменчивости. При переходе к голоцену биотопы, оптимальные для плейстоценовых экономок, резко сокращаются, и вид осваивает новые, более влажные. Это приводит к сокращению его численности и к реакции на микроклиматические условия новых биотопов как на похолодание, в результате чего размеры зверьков не уменьшаются, а продолжают расти.

Параллельно этим процессам у экономок Южного Урала прослежены некоторые изменения в распределении морфотипов, аналогичные тому, что было показано А. Надаховским для плейстоценовых экономок Польши (Nadachowski, 1982; рис. 46).

5.3. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА

Водяная полевка — один из немногих видов, который входил в состав всех исследованных нами фаун Южного Урала и продолжает обитать в данном районе в настоящее время. Эта устойчивость вида вполне объяснима исходя из громадной экологической пластичности водяной полевки, позволяющей ей находить подходящие биотопы по всей Европе, в Сибири, Казахстане и Передней Азии. Такими биотопами являются в летнее время берега рек и озер, в зимнее — более сухие местообитания: участки лугов и поля. Вид отличается и очень высокой степенью морфологической изменчивости, проявляющейся на разных системах признаков (размерах, форме зубов, степени дифференциации эмали, ряде признаков, в той или иной степени

Рис. 46. Морфотипы M_1 полевки-экономки.



обусловленных обитанием в околоводной среде). Описаны некоторые закономерности изменения размеров и особенностей строения водяных полевков в течение плейстоцена. Наиболее четко прослежено увеличение размеров у более поздних представителей рода по сравнению с предковыми. Так, по данным, приводимым И. М. Громовым (Громов, Поляков, 1977), раннеплейстоценовый вид *A. mosbachensis* имел длину M_1 3,0—3,4—3,7 мм, среднеплейстоценовый вид *A. chosaricus* — 3,5—3,9 мм, а среди современных *A. terrestris* различают мелкие формы с M_1 длиной 3,6—4,1 мм и крупные с M_1 до 4,5 мм. По данным А. П. Марковой (1982), средние значения длины M_1 в разных современных популяциях водяных полевков колеблются от 3,82 до 4,37 мм, тогда как у плейстоценовых полевков Русской равнины — от 3,25 до 3,92 мм. По нашим данным (рис. 47), водяные полевки из Серпишевской фауны имели среднюю длину M_1 3,89 мм, из Аратской фауны — 3,85, из Игнatieвской — 4,02, из Симской — 4,13 мм. Таким образом, на отрезке времени от периода существования Аратской фауны до начала позднего голоцена прослеживается увеличение размеров M_1 водяной полевки. Скорость этого увеличения равна 1,8 дарвина на отрезке от Аратской фауны до Игнatieвской и 1,5 дарвина на отрезке от Игнatieвской фауны до Симской.

Кроме размеров, зафиксированы существенные направленные изменения в характере дифференциации эмали. Мы оценивали этот признак, в соответствии с рекомендацией А. К. Марковой (1982), по коэффициенту K , рассчитанному как отношение толщины эмали на передней стенке конида к ее толщине на задней стенке. У примитивных форм рода *A. mosbachensis*, появившихся на рубеже раннего и среднего плейстоцена, структура эмали была аналогична таковой у мимомисных корнезубых предков, т. е. на задних стенках призм нижние зубы имели более толстую эмаль, чем на передних (K менее 1). Со второй половины среднего плейстоцена до начала позднего существовали водяные полевки с дифференциацией эмали промежуточного типа между мимомисным и современным. С начала микулинского межледниковья на большей части ареала появляются водяные полевки, имеющие более толстую эмаль на передних стенках призм нижних зубов, как у большинства современных микротин.

Чтобы обозначить положение водяных полевков из наиболее

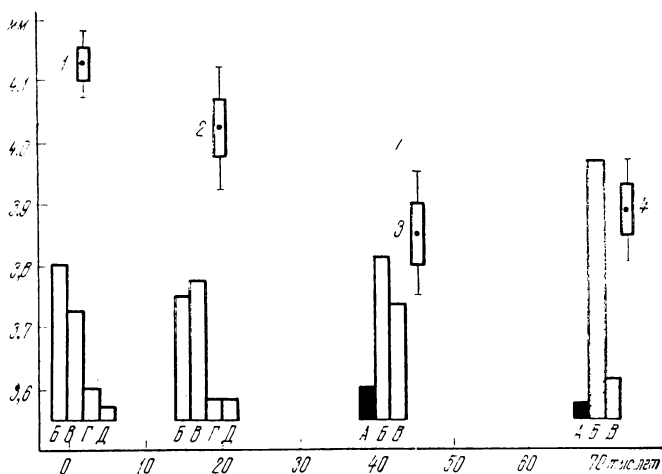


Рис. 47. Длина M_1 и частоты зубов водяной полевки.

А — Д — морфотипы. Значения K : А — 0,75—0,99; Б — 1,0—1,24; В — 1,25—1,49; Г — 1,5—1,74; Д — 1,75—2,0 (пояснения в тексте). Выделены значения $K < 1$. 1 — Сям III; 2 — Прижим II, Игнatieвская пещера, раскоп II, верх слоя 2; 3 — Игнatieвская пещера, слой 8; 4 — Игнatieвская пещера, слой 9, Первая Серпиевская пещера, слой 3.

древней из рассматриваемых нами фаун — Серпиевской, укажем, что лишь у одного экземпляра (из 24) величина этого коэффициента оказалась меньше 1, остальные имели значения больше 1. В Аратской фауне таких экземпляров ($K < 1$) оказалось два из 19, а в Игнatieвской и Сямской фаунах все экземпляры имели $K > 1$ и изменяющийся от 1,08 до 1,94.

Таким образом, все ископаемые остатки водяных полевок из Серпиевской, Аратской и тем более Игнatieвской и Сямской фаун, бесспорно, принадлежат к виду *A. terrestris* и, судя по морфологическим особенностям, — позднплейстоценовому этапу его развития. Вопрос о их подвидовой принадлежности мы здесь не рассматриваем из-за ограниченности материала, но можно указать, что по размерам и дифференциации эмали эти водяные полевки существенно отличаются от подвидов, описанных для позднего плейстоцена Южного и Среднего Зауралья (Малеева, Елькин, 1986).

Наибольший интерес для обсуждения представляет вопрос о тех процессах, которые сопровождали «переживание» этим видом рубежа между плейстоценом и голоценом. Как отмечалось, водяные полевки обладают высокой экологической пластичностью и существенной морфологической изменчивостью. Во всех изученных фаунах доля этого вида находится в обратной зависимости от степени «экстремальности» абиотических условий. Очевидно, что этому виду благоприятствовали условия умеренного влажного и теплого климата. Размеры зверьков, как уже отмечалось, имеют тенденцию к увеличению в пределах всего плейстоценового отрезка существования вида. Вероятно,

Т а б л и ц а 37

Фаунистическая характеристика европейской и западно-сибирской частей ареала позднплейстоценового копытного лемминга *Dicrostonyx guilielmi*

Степень перекрывания ареала	Виды грызунов и зайцеобразных, ареал которых перекрывается с ареалом <i>D. guilielmi</i>
Полное	x+0 <i>Lemmus lemmus</i>
Сильное	x+0 <i>Microtus gregalis</i> , <i>Lepus</i> sp. x+ <i>Microtus ex gr. middendorffii-hyperboreus</i>
Значительное	x+0 <i>Lagurus lagurus</i> , <i>Microtus oeconomus</i> , <i>Arvicola terrestris</i> , <i>Ochotona</i> sp., <i>Citellus</i> sp. x+ <i>Clethrionomys rutilus</i> , <i>Microtus agrestis</i>
Слабое	x+0 <i>Clethrionomys glareolus</i> , <i>Cricetulus migratorius</i> , <i>M. arvalis</i> , <i>Marmota</i> sp. x+ <i>Eolagurus luteus</i> , <i>Cl. rufocanus</i>
Соприкасаются	x+ <i>Allactaga jaculus</i> +0 <i>Apodemus sylvaticus</i> , <i>Apodemus flavicollis</i> , <i>Glis glis</i> , x+0 <i>Cricetus cricetus</i> x <i>Miospalax</i> sp., <i>Allocriquetulus evermanni</i> , <i>Ellobius talpinus</i> , 0 <i>Eliomys quercinus</i> , <i>Pitymys subterraneus</i> , <i>Allocriquetulus bursae</i> , + <i>Sicista betulina</i> , <i>Spalax</i> sp.

Примечание. Знаки x, +, 0 обозначают, что вид встречается в местонахождениях Западной Сибири, Восточной Сибири и Западной Европы соответственно.

нельзя указать столь же общей для вида тенденции изменения размеров в голоцене. Южно-уральские водяные полевки (см. рис. 47) увеличивали размеры от позднего плейстоцена к современности. Эта же тенденция отмечена для Зауралья (Малеева, Елькин, 1986). Однако в других районах, например на юге ФРГ, верхнплейстоценовые водяные полевки были крупнее голоценовых (Storch, 1974). Такие различия у столь пластичного и полиморфного вида, безусловно, и должны быть, так как в его составе (Громов, Поляков, 1977) имеются мелкие и крупные расы как во времени, так и в пространстве. Для водяных полевок Зауралья (Малеева, Елькин, 1986) известна географическая закономерность увеличения размеров с севера на юг, но только с ее помощью объяснить временную динамику размеров водяных полевок невозможно. Скорее всего, здесь, как и в случае с полевкой-экономкой, не обойтись без представлений о некотором изменении биотопической приуроченности.

5.4. КОПЫТНЫЕ ЛЕММИНГИ

Представители рода копытных леммингов на Южном Урале исчезли в голоцене, как исчезли они в это время отовсюду, где обитали в течение плейстоцена в составе дисгармоничных фаун. Ныне это представители исключительно тундр арктического побережья и тех участков горных тундр Приполярного Урала, которые имеют прямую связь с зональными. Они отсутствуют в островных горных тундрах не только Южного, но и Северного Урала, где, казалось бы, есть все условия для их обитания.

В плейстоценовых фаунах Южного Урала обнаружено два вида копытных леммингов: *D. simplicior* в Серпиевской фауне и *D. guilielmi* — в Аратской, Игнатиевской и Устиновской.

Ранее нами была предпринята попытка с помощью ареалогического метода решить вопрос о степени экогенетических изменений в роде копытных леммингов (Смирнов, 1988). На материалах равнинных территорий Западной Сибири в сочетании с данными по другим регионам было показано, что фаунистические характеристики ареалов современных и плейстоценовых копытных леммингов как в количественном, так и в качественном отношении принципиально различны (табл. 37, 38). Западная Сибирь представляется особенно удачной моделью исследования временной и пространственной динамики фаунистического окружения копытных леммингов, так как на равнинных пространствах ее нет сколько-нибудь существенной пестроты биотических условий; последние меняются весьма постепенно, в соответствии с зональным широтным градиентом. Эти материалы показали, что плейстоценовые предки современных копытных леммингов обитали в составе самых разнообразных типов фаун — от зональных фаун крайне экстремальных условий до крайне дисгармоничных фаун умеренных условий. Современные же евразийские копытные лемминги обитают только в тундровых зональных фаунах крайне экстремальных условий. Это само по себе уже достаточно красноречиво свидетельствует об экогенетических сдвигах у копытных леммингов, происходящих в совершенно определенном направлении — сужении экологической пластичности и специализации к условиям арктических экосистем.

Различия в распространении и экологических характеристиках современных и плейстоценовых копытных леммингов удобно проиллюстрировать такой несколько условной аналогией. Если плейстоценовых копытных леммингов можно сравнить с современной узкочерепной полевкой в полном объеме этого вида, то современные *D. torquatus* представляют собой как бы остатки от этого обширного населения, если предположить, что вымерла его степная часть и осталась лишь тундровая.

Все это, безусловно, в полной степени относится и к леммингам Южного Урала. В данном регионе копытные лемминги об-

Т а б л и ц а 38

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

Степень пере- крытия ареалов	<i>D. torquatus</i>	<i>D. groenlandicus</i>	<i>D. hudsonius</i>
Полное	* <i>Lemmus sibiricus</i> * <i>Lepus timidus</i>		<i>Lepus arcticus</i>
Сильное	* <i>Microtus gregalis</i>	<i>Lemmus sibiricus</i> <i>Clethrionomys rutilus</i> <i>Lepus arcticus</i> <i>Citellus parryi</i>	<i>Synaptomys borealis</i> <i>Microtus pennsylvanicus</i>
Значительное	* <i>M. middendorffii</i> <i>Ochotona hyperborea</i>	<i>M. pennsylvanicus</i> <i>M. oeconomus</i>	<i>Cl. gapperi</i> <i>Ondatra zibetica</i> <i>Erithizon dorsatum</i>
Слабое	<i>Alticola lemminus</i> * <i>Cl. rutilus</i> <i>Cl. rufocanus</i> * <i>M. agrestis</i> * <i>Arvicola terrestris</i> <i>Citellus parryi</i>	<i>Ondatra zibetica</i> <i>Erithizon dorsatum</i> <i>Lepus americanus</i> <i>Lepus othus</i> <i>Castor canadensis</i>	<i>Phenacomys intermedius</i> <i>Lepus americanus</i> <i>Tamiasciurus hudsonius</i> <i>Castor canadensis</i>
Соприкасаются	* <i>Cl. glareolus</i> * <i>Ondatra zibetica</i> * <i>Sicista betulina</i> * <i>Sciurus vulgaris</i> * <i>Pteromys volans</i> * <i>Tamias sibiricus</i> <i>Marmota camtschatica</i>	<i>Cl. gapperi</i> <i>Ph. intermedius</i> <i>M. xanthognatus</i> <i>M. miurus</i> <i>Syn. borealis</i> <i>Zapus hudsonius</i> <i>Tamiasciurus hudsonius</i> <i>Ochotona princeps</i>	<i>Peromyscus maniculatus</i> <i>M. chrotorrhinus</i> <i>Zapus hudsonius</i> <i>Napaeozapus insignis</i> <i>Glaucomys sabrinus</i>

* Виды обитают в Западной Сибири.

наружены в составе всех фаун верхнепалеолитического комплекса, причем в Игнatieвской дисгармоничной фауне экстремальных условий они присутствуют в категории обычных видов, так же, как и в Устиновской. В более древних Аратской и

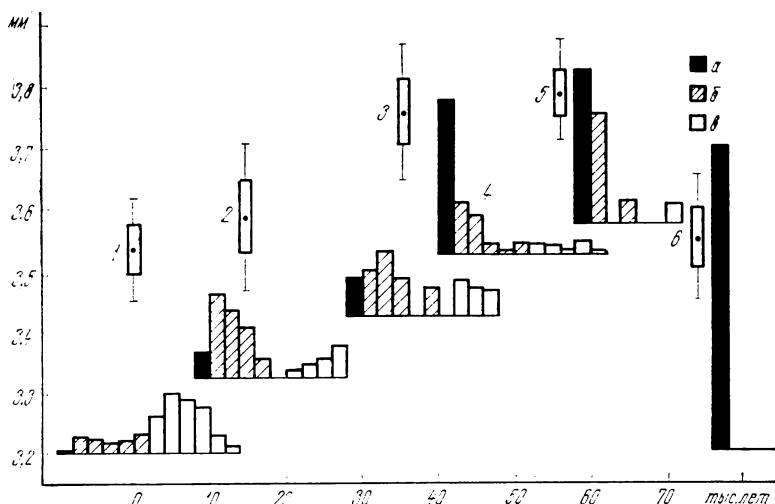


Рис. 48. Длина M_1 и частоты морфотипов M^1 и M^2 копытных леммингов. *a* — *simplicior*, *b* — *henseli*, *v* — *torquatus*. 1 — современные, Ямал ($n=40$ для измерений, $n=120$ для морфотипов), 2 — Прижим II, Игнatieвская пещера, раскоп II, верх слоя 2 ($n=51$), 3 — Вторая Серпиевская пещера ($n=33$), 4 — Игнatieвская пещера, раскоп V, слой 3 ($n=74$), 5 — Игнatieвская пещера, раскоп V, слой 8 ($n=4$), 6 — Игнatieвская пещера, раскоп V, слой 9, Первая Серпиевская пещера, слой 3 ($n=21$).

Серпиевской фаунах доля их заметно меньше, и эти фауны уже относятся к типу крайне дисгармоничных, существовавших в умеренных и суровых, но не экстремальных условиях. (Мы уже разбирали вопрос о том, насколько суровыми могли быть эти условия, если здесь же обитали желтогорлые мыши и выхухолы.) В составе Аратской фауны жили лемминги со значительно менее сложными по форме коренными зубами, чем в Игнatieвской, а в Серпиевской фауне — с еще менее сложными, чем в Аратской (степень этих различий показана на рис. 48). Качественно она выражается в присутствии лишь одного морфотипа *simplicior* у леммингов Серпиевской фауны, тогда как в остальных имеются еще морфотипы *henseli* и *torquatus*, с преобладанием последнего у современных *D. torquatus*. Количественно эти различия можно отразить с помощью коэффициента сходства r . Так, при сравнении распределения морф у современных леммингов с Ямала и у леммингов из Игнatieвской фауны этот коэффициент оказался равным 0,74; сходство последних с представителями Аратской фауны равно 0,65. При сравнении сходства леммингов из Серпиевской и Аратской фаун $r=0,71$. Это результаты сравнения последовательных стадий. Сходство же между крайними представителями этого ряда, т.е. леммингами из Серпиевской фауны и современными обитателями тундры, характеризуется равным всего 0,10; при сравнении первых с леммингами из Игнatieвской фауны $r=0,28$.

В. А. Кочев (1986) предложил способ оценки степени слож-

ности строения двух верхних зубов копытных леммингов с помощью так называемого показателя эволюционного уровня (ПЭУ). Мы рассчитали его для разных местонахождений и сравнили с теми значениями, которые, по представлению В. А. Кочева, должны иметь лемминги разных хроноподвидов и видов.

В соответствии с этим, лемминги Серпиевской фауны должны датироваться первой половиной среднего плейстоцена, так как они имеют ПЭУ $= -5^\circ$, лемминги Аратской фауны — последней четвертью среднего плейстоцена (ПЭУ $= +8^\circ$). Датировка разных местонахождений и слоев, содержащих Игнatieвскую фауну, в соответствии со значениями ПЭУ, должна колебаться от 120 до 20 тыс. лет, т. е. от первой половины микулинского межледниковья до полярно-уральского горизонта (ПЭУ от 13 до 44°). Эти оценки представляются нам крайне мало реалистичными, так как они противоречат всему комплексу данных по другим видам, а также геологическим и палеоботаническим сведениям. Возможно, что такое положение наблюдается из-за относительно малых объемов выборок, использованных для подсчета ПЭУ, но, скорее всего, дело не только в этом. Общая для рода копытных леммингов тенденция усложнения зубной системы во времени, безусловно, хорошо обоснована громадным фактическим материалом многих исследователей. Так, А. К. Агаджанян (1973) убедительно показал, что ею можно руководствоваться при определении геологического возраста вмещающих пород, как и многими другими палеонтологическими данными. Однако изменения зубной системы копытных леммингов — один из редчайших случаев удивительно быстрых морфологических преобразований даже в столь богатом событиями плейстоцене. Этот процесс происходил на громадных территориях и в весьма разнообразных условиях. Представляется, что использовать его в качестве некоего универсального количественного показателя возраста по меньшей мере неоправданно — из-за неизбежных региональных различий в скоростях изменений. Эти соображения, как и некоторые факты по истории копытных леммингов Западной Сибири (Смирнов и др., 1986), удерживают нас от употребления подвидовых наименований, предложенных В. А. Кочевым исключительно на основе ПЭУ. Представляется, что процесс преобразования копытных леммингов на протяжении плейстоцена и при переходе от плейстоцена к голоцену значительно богаче разными событиями, нежели просто регрессионная кривая усложнения формы зубов, построенная по нескольким точкам.

На Южном Урале прослеживается ряд событий этого процесса, к числу важнейших из них можно отнести переход (без заметного перерыва) от *Dicrostonyx cf. simplicior* к *D. guilielmi* и весь позднеплейстоценовый этап существования *D. guilielmi*, а также его вымирание на рубеже плейстоцена и голоцена. В ходе

этого процесса прослеживаются не только возрастание сложности зубной системы, но и существенные экологические сдвиги эволюционного масштаба.

Экологические характеристики леммингов из Серпиевской фауны, безусловно, существенно отличались от таковых у леммингов Игнатиевской фауны и принципиально — от характеристик современных леммингов. Копытные лемминги Серпиевской фауны были обитателями умеренных или несколько более суровых условий лесостепей, в которых островками были представлены широколиственные породы. Наиболее важной чертой леммингов этого вида можно считать способность обитать как в этих условиях, так и в тундрах севера европейской части и Западной Сибири, где они известны в составе типичных тундровых фаун.

Совсем иными были условия обитания леммингов Игнатиевской фауны: экстремальная обстановка холодных степей с небольшим количеством кустарников и ничтожно малым присутствием древесных пород, например лиственницы. Такие условия по степени экстремальности ближе к характеристикам среды обитания современных представителей рода, но все же они далеко не одинаковы, как не могут быть одинаковыми тундра и степь.

С исчезновением холодных степей вымер и плейстоценовый вид копытного лемминга, не оставив своих потомков. Известно, что на севере он трансформировался в современного копытного лемминга. Здесь же, на Южном Урале, мы не находим никаких свидетельств обитания леммингов в голоцене. Было бы крайне интересно пронаблюдать стадии этого вымирания, но пока, к сожалению, отсутствуют палеотериологические находки в хребтовых районах, где участки перигляциальных степей могли существовать дольше, чем в предгорьях.

5.5. СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА

Степная пеструшка — современный вид, история которого прослежена по ископаемым остаткам довольно подробно (Зажигин, 1969; Малеева, 1976; Маркова, 1982). Его непосредственный предок — вид *Lagurus transiens* — трансформировался в современную степную пеструшку в разных районах и в разные периоды среднего и позднего плейстоцена. Как отмечает И. М. Громов (Громов, Поляков, 1977), в восточных районах степная пеструшка до сих пор сохраняет архаичные черты в строении зубов и имеет более крупные размеры, как и предковая позднплейстоценовая форма.

Данные, характеризующие размеры и морфотипический облик первых нижних зубов степных пеструшек из разных местонахождений (рис. 49), ясно показывают, что пеструшки всех исследованных нами фаун принадлежат к современному виду.

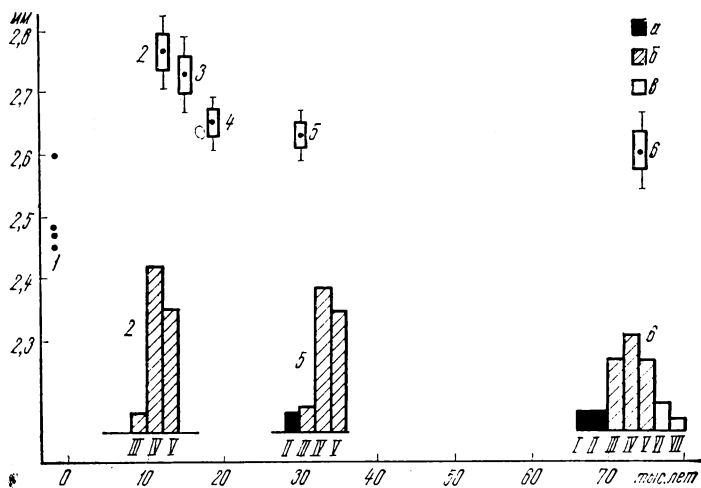


Рис. 49. Длина M_1 и частоты морфотипов (I—VII) степной пеструшки, выделенных по В. Н. Большакову с соавторами (1980).

a — транзитный и послетранзитный морфотипы, *b* — основные морфотипы, *v* — лагуродонтный и морфотипы отклонения.
 1 — современные выборки разных районов, 2 — Навес Устиново, слой 3 ($n=17$), 3 — Игнатиевская пещера, раскоп II, верх слоя 2 ($n=17$), 4 — Прижим II ($n=46$), 5 — Вторая Серпиевская пещера ($n=43$), 6 — Игнатиевская пещера, раскоп V, слой 9, Первая Серпиевская пещера, слой 3 ($n=25$).

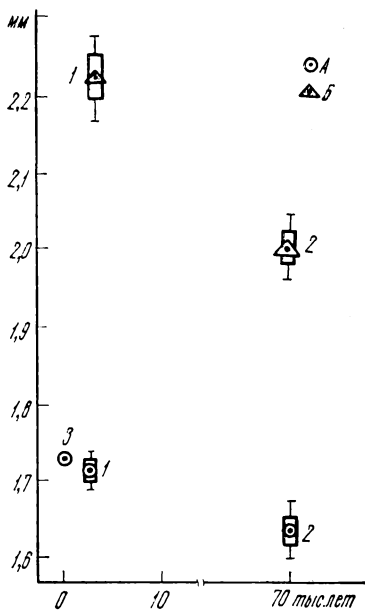


Рис. 50. Длина M_1 лесной (А) и желтогорлой (Б) мышей.

1 — Сим III; 2 — Игнатиевская пещера, раскоп V, слой 9; 3 — Западная Европа (современные, по: Handbuch..., 1978).

Динамика их размеров в позднем плейстоцене убеждает в том, что по мере нарастания степени экстремальности климата степные пеструшки становились крупнее, и это продолжалось до конца позднего плейстоцена, а затем в голоцене последовало резкое уменьшение размеров. Такой характер изменений подтверждается наличием прямой зависимости размеров пеструшек и степени экстремальности (континентальности) условий.

На Южном Урале степные пеструшки были наиболее многочисленны в Устиновской фауне (категория очень многочисленных видов); несколько ниже их доля была в Юрюзанских вариантах Игнatieвской и Аратской фаун (категория многочисленных видов). В Игнatieвской фауне доля степной пеструшки уменьшается уже до категории обычных видов, так же, как в Серпиевской и во второй фазе Миасской фаун. В Аратской фауне и в первой фазе Миасской доля степных пеструшек становится такой малой, что они оказываются в категории редких видов. В Симской фауне обнаружено менее 0,2 % остатков степных пеструшек (по отношению к общему числу остатков грызунов), т. е. вид становится очень редким. В наши дни пеструшки в верховьях р. Сим не обнаружены, их распространение на Южном Урале не выходит за пределы зональных степей.

Сведения о доле рассматриваемого вида в плейстоценовых фаунах еще не доказывают прямой связи этого показателя со степенью выровненности доли видов в сообществе как показателя экстремальности условий среды. К сожалению, мы не располагаем палинологическими данными для отложений навеса Устиново и Идрисовской пещеры. Это не дает нам права утверждать с полным основанием, что Устиновская фауна, а также Юрюзанские варианты Игнatieвской и Аратской фаун существовали в условиях, которые более других плейстоценовых были похожи на современные, т. е. «теплые», степи; мы можем лишь предполагать это по косвенным данным. Если же принять такое предположение, то далее следует, что доля степной пеструшки в сообществе грызунов должна быть прямо связана с распространением степных условий, близких к современным, так как в условиях холодных плейстоценовых степей, в которых обитала Игнatieвская фауна, или в относительно более «лесных», в которых жила Серпиевская фауна, доля степных пеструшек была относительно мала.

5.6. ЛЕСНАЯ И ЖЕЛТОГОРЛАЯ МЫШИ

Представители рода *Apodemus* обнаружены в Симской, Миасской, Аратской и Серпиевской фаунах. Желтогорлые мыши встречены в Серпиевской, Аратской (с ее Юрюзанским вариантом) и Симской фаунах, причем во всех они являлись очень редким видом. Лесная мышь присутствовала в тех же фаунах и еще в Юрюзанском варианте Игнatieвской, а также в Миас-

ской, и повсюду была более многочисленной, чем желтогорлая. Полевая мышь обнаружена в составе Симской фауны.

Желтогорлая и лесная мыши Южного Урала хорошо различаются по размерам любого зуба; кривые распределения их по этому признаку практически не перекрываются. На основании различий в размерах M_1 желтогорлых и лесных мышей из состава Серпиевской и Симской фаун (рис. 50) можно предполагать увеличение размеров этих зверьков от начала позднего плейстоцена к современности. В экстремальных по условиям обитания Игнatieвской и Устиновской фаунах остатков лесных и желтогорлых мышей не обнаружено, но рефугиум, где они пережили неблагоприятные условия конца позднего плейстоцена, вероятно, находился где-то поблизости. На это указывают и находки лесной мыши в Юрюзанском варианте Игнatieвской фауны.

Судя по современным ареалам, лесная мышь легче переносит экстремальные резко континентальные условия, чем желтогорлая, ареал которой связан с распространением широколиственных лесов. Именно поэтому в фаунах, для которых предполагаются более суровые условия, лесная мышь встречается чаще, чем желтогорлая. Зверьки обоих видов имеют более крупные размеры в северо-восточной части ареала, где условия наиболее суровые. В этой связи вызывает недоумение тот факт, что голоценовые желтогорлые мыши, обитавшие в безусловно более благоприятных условиях, чем мыши из Серпиевской фауны, оказались крупнее последних. Можно лишь предположить, что желтогорлые мыши конца позднего плейстоцена, обитавшие где-то в расположенном неподалеку рефугиуме, были еще крупнее современных и на рубеже плейстоцена и голоцена началось их расселение, сопровождавшееся измельчением. Однако это предположение требует проверки, в частности, сборами в районах предполагаемого рефугиума. Весь комплекс палеозоологических и палеоботанических данных говорит о том, что наиболее вероятное расположение этого рефугиума — Южное Предуралье, хотя, судя по современному биотопическому распределению (см. раздел 2.2), для обитания желтогорлой мыши совсем не обязательны широколиственные леса.

5.7. ХОМЯЧКИ ЭВЕРСМАННА И СЕРЫЙ

Хомячок Эверсманна — типичный обитатель степей и полупустынь, зимоспящий грызун, питающийся семенами, зернами и мелкими животными; роет глубокие норы, где делает большие запасы кормов.

В горах Южного Урала этот вид в настоящее время обитает лишь по самой южной их оконечности, и в голоценовых фаунах описываемых районов (Симской и Миасской) не отмечен. Зато в плейстоценовых Игнatieвской и Серпиевской фаунах он встре-

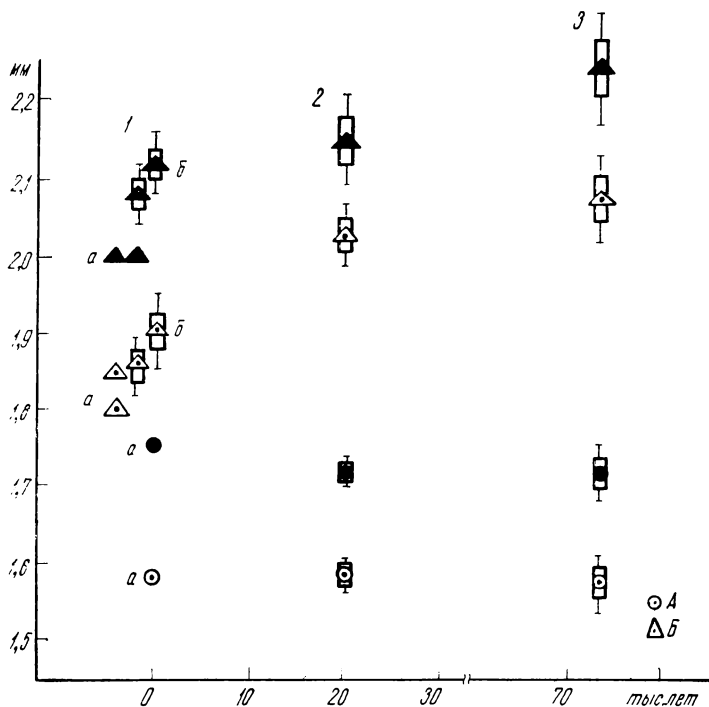


Рис. 51. Длина M_1 и M_1' (черные значки) серых хомячков (А) и хомячков Эверсмманна (Б).

1 — современные (а — по В. А. Топачевскому с соавторами (1987), б — наши данные); 2 — из местонахождений Игнatieвской фауны; 3 — из местонахождений Серпиевской фауны.

чался, хотя и не был массовым (составляя доли процента от общей численности остатков). Сравнение размеров зубов этих хомячков и современных представителей вида из восточной и западной частей ареала показывает, что самыми крупными были хомячки из Серпиевской фауны и со временем происходило очень слабое (статистически едва уловимое лишь по крайним значениям) уменьшение размеров (рис. 51, табл. 39).

Серый хомячок также степной вид, но распространенный значительно шире предыдущего. С запада на восток его ареал тянется от Южной Европы (Греция) до Алтая, с севера на юг — от лесостепей Зауралья до Афганистана. В горах Памира серый хомячок поднимается на высоту почти до 4 тыс. м.

Понятно, что имея такой ареал, вид не может не обладать громадной экологической пластичностью. На Южном Урале в настоящее время он распространен несколько шире хомячка Эверсмманна, но также имеет весьма ограниченный ареал, обитая лишь по самой южной, степной кромке хребта. В верховьях

Таблица 39

Размеры зубов *Allocricetulus evermanni*, мм

Место сбора	Показатель	Длина		
		M ₁	M ₂	M ₃
Поволжье, Оренбург (современные; коллекция ЗИНа)	\bar{n}	15	15	15
	$\bar{x} \pm m$	1,86±0,020	1,50±0,013	1,36±0,011
	σ	0,076	0,052	0,044
	lim	1,75÷2,00	1,45÷1,60	1,30÷1,45
Зауралье, Северный Казахстан (современные; коллекция ЗИНа)	\bar{n}	12	13	13
	$\bar{x} \pm m$	1,90±0,029	1,56±0,018	1,34±0,029
	σ	0,099	0,065	0,106
	lim	1,70÷2,00	1,50÷1,70	1,20÷1,15
Игнatieвская пещера, раскоп V. Первая Серпиевская пещера, слой 3	\bar{n}	9	8	4
	$\bar{x} \pm m$	2,08±0,037	1,63±0,027	1,53±0,032
	σ	0,112	0,076	0,065
	lim	1,95÷2,30	1,50÷1,75	1,45÷1,60
Игнatieвская пещера (верх), раскоп II. Вторая Серпиевская пещера, Прижим II.	\bar{n}	7	4	—
	$\bar{x} \pm m$	2,03±0,026	1,58±0,032	—
	σ	0,070	0,065	—
	lim	1,95÷2,20	1,50÷1,65	—

Таблица 40

Размеры зубов *Cricetulus migratorius*, мм

Место сбора	Показатель	Длина		
		M ₁	M ₂	M ₃
Игнatieвская пещера, раскоп V. Первая Серпиевская пещера, слой 3	\bar{n}	17	21	8
	$\bar{x} \pm m$	1,58±0,017	1,26±0,012	1,21±0,011
	σ	0,071	0,054	0,032
	lim	1,45÷1,70	1,15÷1,35	1,15÷1,25
Игнatieвская пещера (верх), раскоп II. Вторая Серпиевская пещера, Прижим II	\bar{n}	62	54	31
	$\bar{x} \pm m$	1,59±0,011	1,27±0,007	1,19±0,011
	σ	0,090	0,050	0,064
	lim	1,45÷1,85	1,20÷1,40	1,10÷1,35

Ширина M_1	Длина			Ширина M_3
	M_1	M_2	M_3	
15 1,15±0,011 0,044 1,05÷1,25	15 2,08±0,020 0,077 1,95÷2,25	15 1,52±0,010 0,037 1,45÷1,60	15 1,13±0,015 0,056 1,05÷1,25	15 1,09±0,032 0,122 0,70÷1,20
13 1,16±0,017 0,061 1,00÷1,25	14 2,12±0,022 0,082 2,00÷2,25	14 1,51±0,022 0,082 1,35÷1,65	14 1,14±0,027 0,100 1,00÷1,30	14 1,14±0,018 0,066 1,05÷1,25
4 1,43±0,116 0,233 1,20÷1,65	6 2,25±0,037 0,089 2,15÷2,40	5 1,66±0,029 0,065 1,60÷1,75	1 — — —	1 — — —
— — — —	8 2,16±0,035 0,098 2,00÷2,30	2 — — —	4 1,28±0,025 0,050 1,25÷1,35	4 1,24±0,024 0,048 1,20÷1,30

Ширина M_2	Отношение ширины к длине M_2	Длина			Ширина M_3
		M_1	M_2	M_3	
8 0,98±0,025 0,070 0,90÷1,05	8 81,39±2,198 6,216 75,0÷91,3	23 1,72±0,021 0,101 1,50÷1,90	14 1,30±0,019 0,072 1,20÷1,45	5 1,04±0,019 0,042 1,00÷1,10	5 0,91±0,019 0,042 0,85÷1,05
31 0,99±0,013 0,071 0,80÷1,10	31 82,85±0,964 5,365 72,70÷91,70	41 1,72±0,013 0,083 1,55÷1,90	36 1,29±0,015 0,091 1,15÷1,40	24 1,00±0,010 0,051 0,90÷1,10	24 0,90±0,008 0,038 0,85÷0,95

р. Сим серый хомячок сейчас отсутствует, однако в составе Симской фауны он обнаружен, хотя и там очень редок. Самые благоприятные условия для его обитания в данном районе были, по-видимому, во время распространения Игнatieвской фауны, так как в ней это обычный вид. К той же категории он относился и в Устиновской фауне, а также Юрюзанском варианте Игнatieвской и Аратской фаун. В самой Аратской фауне, как и в Серпиевской, этот вид был редким.

Размеры зубов серых хомячков (табл. 40) оставались неизменными на всем изучаемом отрезке времени — от существования Серпиевской фауны до современности. По-видимому, этот вид удерживался в изменяющихся во времени условиях среды за счет пластичности своих экологических свойств, без изменения морфологических.

6.1. ПЕЩЕРНЫЕ МЕДВЕДИ

БОЛЬШОЙ ПЕЩЕРНЫЙ МЕДВЕДЬ—*URSUS (SPELAEARCTOS) SPELAEUS* ROSENMÜLLER ET HEINROTH, 1794

Этому виду принадлежит наибольшее количество остатков среди крупных млекопитающих. Они встречаются почти во всех плейстоценовых отложениях вплоть до самых поздних. Подвидовая принадлежность пещерного медведя Южного Урала пока не ясна. Для медведя Среднего Урала Н. К. Верещагиным (1973) дано подвидовое название—*Ursus (Spelaearctos) spelaeus kaniwetzi* N. Ver., без описания. Южно-уральский медведь может быть как географическим вариантом в пределах упомянутого подвида, так и самостоятельным подвидом.

Почти все остатки происходят из трех местонахождений: Игнатиевской пещеры, раскопа I—II, слоев 2—4 (около 150 особей); раскопа V, слоев 1—8 (около 200 особей) и Аша I (см. табл. 10, 12, 24). (Далее в тексте: P. I—II и P. V без указания пещеры). Для анализа материал из отдельных слоев объединялся в соответствии с их стратиграфическим положением и временем формирования. Наиболее представительными являются сборы из Игнатиевской пещеры. В них присутствуют все элементы скелета, но непропорционально велико количество зубов (табл. 41, 42). По неизвестной причине шло интенсивное разрушение части костей скелета, тогда как уцелевшие кости имеют хорошую сохранность. Очень много зубов молочной генерации (табл. 43, 44). Состав и сохранность костных остатков, отсутствие следов погрызов указывают, что их накопление шло в результате естественной гибели зверей во время зимней спячки. На костях отсутствуют какие-либо тератологические изменения.

dP_4 из разных слоев по размерам и пропорциям (табл. 45) статистически не различаются, тогда как размеры и пропорции dP^4 (табл. 46) меняются во времени. Длина dP^4 из раннего слоя (P. V, сл. 8) статистически достоверно (на 0,1 %-м уровне значимости) меньше таковой из более поздних слоев (P. V, сл. 2—

Таблица 41

Состав костных остатков пещерного медведя (*Spelaearctos spelaeus* Rosenmüller et Heiproth.) из раскопа I—II Игнatieвской пещеры

Кости	№ слоя; глубина, см								Всего
	2а (верх); 5—35	2а (низ); 35—55	2б; 55— 90	3; 90— 100	3; 100— 110	3; 110— 120	3; 90— 130	4; 130— 180	
Череп мозговой . . .	54	40	69	23	55	37	126	23	312
Череп лицевой . . .	16	9	14	3	10	8	23	3	65
Нижняя челюсть . . .	27	17	17	21	18	9	52	1	114
Зубы	569	220	280	383	500	545	1614	61	2744
Позвонки	20	38	37	13	24	11	56	1	152
Ребра	16	50	45	6	8	4	21	—	132
Лопатка	2	1	1	1	—	3	5	1	10
Таз	6	9	2	1	—	5	9	—	26
Ключица	3	3	2	—	1	2	3	—	11
Бакулюм	—	—	2	1	2	3	7	—	9
Плечо	19	18	18	7	7	8	25	2	82
Лучевая	9	5	12	5	7	3	17	3	46
Локтевая	2	7	11	4	9	3	18	1	39
Бедро	11	4	11	6	5	2	15	1	42
Большая берцовая . . .	2	7	9	2	15	7	26	1	45
Малая берцовая	1	1	—	1	—	—	3	—	5
Пяточная	2	2	3	3	4	3	12	1	20
Таранная	1	—	3	2	2	4	10	—	13
Тарзальные и кар- пальные	8	7	13	23	21	16	68	2	98
Сезамовидные	12	13	13	19	11	26	61	1	100
Коленная чашечка . . .	—	—	1	—	—	—	2	—	3
Метаподии	17	13	29	65	52	38	171	5	235
Фаланга									
I	14	24	30	27	41	41	124	4	196
II	20	15	19	23	30	29	88	4	146
III	12	14	25	15	29	22	71	2	124

7 и P. I—II, сл. 3—4), но не отличается от наиболее поздней выборки (P. I—II, сл. 2). Во времени наблюдается резкое увеличение, а затем постепенное уменьшение длины этого зуба (см. табл. 46). Ширина dP^4 вначале также резко увеличивается (P. V, сл. 8—P. V, сл. 2—7; различия на 0,1 %-м уровне значимости), потом заметно уменьшается (P. V, сл. 2—7—P. I—II, сл. 3—4; различия на 1 %-м уровне значимости) и в конце снова несколько увеличивается (P. I—II, сл. 2 статистически не отличается от P. I—II, сл. 3—4 и P. V, сл. 2—7). Иначе изменяются пропорции dP^4 . Происходит закономерное увеличение относительной ширины зуба (P. V, сл. 8—P. V, сл. 2—7, отличия не достоверны; P. V, сл. 2—7—P. I—II, сл. 3—4 и P. I—II, сл. 3—4—P. I—II, сл. 2—различия достоверны на 1 %-м уровне значимости) и относительной длины лингвального выступа (в ряду выборок: P. V, сл. 8—P. V, сл. 2—7—P. I—II, сл. 3—

Таблица 42

Состав костных остатков пещерного медведя (*Spelaeartcos spelaeus* Rosenmüller et Heipröth.) из раскопа V Игнatieвской пещеры

Кости	№ слоя							Всего
	1	2—3	3	4—7	8 (верх)	8 (средн. часть)	8 (низ)	
Череп мозговой	1	5	6	5	14	68	80	174
Череп лицевой	—	—	2	3	5	18	4	32
Нижняя челюсть	—	1	1	2	2	7	12	25
Зубы	8	195	304	378	404	1194	875	3358
Позвонки	—	—	—	2	6	2	7	17
Ребра	—	—	1	2	5	4	12	24
Лопатка	—	—	—	—	—	2	2	4
Таз	—	—	1	1	1	2	4	9
Ключица	—	—	—	1	—	—	6	7
Бакулюм	—	—	—	—	—	3	4	7
Плечо	—	1	1	2	5	6	7	22
Лучевая	—	1	1	1	—	5	6	14
Локтевая	—	—	—	2	1	7	1	11
Бедро	—	—	—	1	—	1	5	7
Большая берцовая	—	—	—	3	2	1	1	7
Малая берцовая	—	—	3	—	1	2	2	8
Пяточная	—	—	1	1	—	1	1	4
Таранная	—	—	—	—	—	1	—	1
Тарзальные и карпаль- ные	—	3	2	8	2	8	15	38
Сезамовидные	—	4	3	4	1	8	16	36
Коленная чашечка	—	1	1	—	—	2	2	6
Метаподии	—	4	5	8	4	14	18	53
Фаланга								
I	—	3	5	5	5	19	21	58
II	—	3	5	3	4	17	9	41
III	—	2	1	1	3	14	15	36

4 — P. I—II, сл. 2 различия не достоверны только между P. V, сл. 2—7 и P. I—II, сл. 3—4, в остальных парах различия достоверны на 0,1 %-м уровне значимости). Свообразно изменяется отношение длины лингвального выступа к наибольшей ширине зуба (см. табл. 46).

Распределение значений всех признаков dP^4 и dP_4 имеет четко выраженный одновершинный характер с несколько растянутой правой частью (см. табл. 45, 46). Это указывает на слабое проявление полового диморфизма в размерах и пропорциях dP^4 и dP_4 большого пещерного медведя. Анализ изменчивости размеров dP^4 и dP_4 показывает, что наибольшие значения коэффициента вариации имеет самая поздняя выборка — P. I—II, сл. 2 (см. табл. 45, 46). По средним значениям коэффициента вариации пяти признаков (длина, ширина dP_4 ; длина, ширина

Таблица 43

Распределение зубов пещерного медведя (*Spelaearctos spelaeus* Rosenmüller et Heinroth) по слоям раскопа I—II Игнatieвской пещеры

Зубы	№ слоя; глубина, см								Всего
	2а (верх); 5—35	2а (низ); 35—55	2б; 55—90	3; 90—100	3; 100—110	3; 110—120	3; 90—130	4; 130—180	
<i>Id</i>	141	53	29	46	66	79	222	21	466
<i>Cd</i>	59	32	47	54	51	44	164	6	308
<i>Pd</i>	30	13	9	6	13	10	42	5	99
<i>Pd</i> ⁴	51	17	26	16	21	25	72	2	168
<i>Pd</i> ₄	48	19	13	16	33	26	81	2	163
<i>I</i> ¹	6	5	6	6	15	19	46	—	63
<i>I</i> ²	14	4	11	29	20	22	77	—	106
<i>I</i> ³	9	7	7	23	16	20	67	—	90
<i>C</i> ¹	14	4	8	12	23	8	47	—	73
<i>Pm</i> ⁴	11	3	10	12	22	20	56	1	81
<i>M</i> ¹	19	3	11	13	18	22	61	—	94
<i>M</i> ²	13	5	12	29	20	37	92	1	123
<i>I</i> ₁	6	5	6	20	11	8	45	4	66
<i>I</i> ₂	15	6	13	7	17	23	51	4	89
<i>I</i> ₃	11	8	9	14	19	20	59	1	88
<i>C</i> ₁	14	5	10	12	28	8	53	1	84
<i>Pm</i> ₂₋₃ ²⁻³	1	1	1	—	1	1	2	—	5
<i>Pm</i> ₄	5	4	10	15	13	14	46	1	66
<i>M</i> ₁	15	7	10	14	29	29	78	1	111
<i>M</i> ₂	11	6	10	14	19	17	59	4	90
<i>M</i> ₃	6	1	9	8	14	19	47	—	63
<i>I</i> ₁₋₂ ¹⁻²	—	1	1	—	—	—	—	—	2
<i>C</i> ₁ ¹	19	5	7	17	21	25	72	6	109
<i>M</i> ₁₋₃ ¹⁻²	50	6	5	—	10	49	75	1	137

и длина лингвального выступа *dP*⁴) эта выборка статистически достоверно (на 0,1 %-м уровне значимости) отличается от выборки Р. I—II, сл. 3—4 и от выборок Р. V, сл. 2—7 и Р. V, сл. 8 (на 5 %-м уровне значимости).

По размерам и пропорциям *dP*⁴ и *dP*₄ из местонахождения Аша I ближе всего к выборке из Р. V, сл. 8 (см. табл. 45, 46).

Изменение размеров щечных зубов не имеет столь выраженного характера, как молочных премоляров. Оно носит обратный характер. Самые крупные размеры имеют зубы из наиболее древней выборки — Р. V, сл. 2—8 (материалы из Р. V рассматриваются как одна выборка из-за их малочисленности). Во времени происходило некоторое уменьшение размеров. Сильнее всего уменьшилась длина *Pm*⁴ (различия между выборками Р. V, сл. 2—8 и Р. I—II, сл. 2 достоверны на 1 %-м уровне зна-

Таблица 44

Распределение зубов пещерного медведя (*Spelaearctos spelaeus* Rosenmüller et Heinroth) по слоям раскопа V Игнatieвской пещеры

Зубы	№ слоя							Всего
	1	2—3	3	4—7	8 (верх)	8 (средн. часть)	8 (низ)	
<i>Id</i>	3	53	72	99	133	427	314	1101
<i>Cd</i>	2	30	45	77	54	142	111	461
<i>Pd</i> _{1—3} ^{1—3}	1	13	20	23	62	211	187	517
<i>Pd</i> ⁴	—	17	26	34	34	118	87	316
<i>Pd</i> ₄	1	18	29	30	36	120	85	319
<i>I</i> ¹	—	8	4	7	7	5	1	32
<i>I</i> ²	—	3	14	13	8	8	11	57
<i>I</i> ³	—	9	9	5	5	7	7	42
<i>C</i> ¹	—	3	3	2	1	2	2	13
<i>Pm</i> ⁴	—	2	4	5	2	3	1	17
<i>M</i> ¹	—	—	4	8	6	10	4	32
<i>M</i> ²	—	2	10	10	4	5	2	33
<i>I</i> ₁	1	3	2	5	3	11	5	30
<i>I</i> ₂	—	3	6	8	1	6	8	32
<i>I</i> ₃	—	5	5	3	3	5	3	24
<i>C</i> ₁	—	3	9	5	1	5	4	27
<i>Pm</i> _{2—3} ^{2—3}	—	3	—	2	—	—	1	6
<i>Pm</i> ₄	—	4	3	5	3	4	5	24
<i>M</i> ₁	—	3	10	5	9	10	9	46
<i>M</i> ₂	—	—	4	—	3	4	3	14
<i>M</i> ₃	—	2	2	4	3	3	—	14
<i>I</i> _{1—2} ^{1—2}	—	1	2	1	3	3	5	15
<i>C</i> ₁ ¹	—	8	14	21	10	44	20	117
<i>M</i> _{1—3} ^{1—2}	—	2	7	6	13	41	—	69

чимости). Размеры остальных зубов уменьшились незначительно, и только в длине *M*₁ различия достигают 5 %-го уровня значимости. Пропорции зубов практически не изменились. Заметное увеличение коэффициента вариации произошло только в выборках *Pm*⁴ (табл. 47).

Было проанализировано распределение размеров (наибольшей длины, ширины) и пропорций щечных зубов из раскопа I—II и *P*₄ из раскопа V. Только в четырех случаях кривая распределения имела слабый двувёршинный характер. Это ширина *Pm*₄ и *M*₁ (P. I—II, сл. 3—4) и длина и ширина *M*¹ (P. I—II, сл. 2—4). Во всех остальных случаях кривые распределения были одновершинные со слаборастянутым правым крылом. Подобное распределение может отражать либо преобладание в выборке зубов одного пола, либо слабое проявление в их размерах и пропорциях полового диморфизма. По нашему мнению, имеет место последнее.

Изменчивость размеров μP_4 пещерного медведя (*Spielaerctos spelaeus* Rosenmüller et Heinroth)

Признак	Слой	Вариационный ряд				n	lim	$M \pm m$	σ	C_v	
Длина наибольшей, мм	Р. I—II, сл. 2 Р. I—II, сл. 3—4 Р. V, сл. 2—7 Р. V, сл. 8 Аша I	10,8	11,6	12,4	13,2	14,0	14,8				
		4	7	9	4	—	—	24	11,0 ÷ 13,9	0,83	6,7
		2	13	7	2	—	—	24	11,0 ÷ 13,6	0,61	4,9
		3	9	10	2	2	—	26	10,9 ÷ 14,7	0,88	7,0
		10	34	24	8	—	—	76	11,0 ÷ 14,0	0,65	5,3
		—	4	1	1	—	6	11,8 ÷ 13,5	0,63	5,1	
Ширина наибольшей, мм	Те же	5,3	5,9	6,5	7,1	7,7	8,3				
		4	12	8	1	1	—	28	5,6 ÷ 8,2	0,56	8,7
		6	15	9	2	—	—	32	5,6 ÷ 7,3	0,44	6,9
		3	16	9	6	—	—	34	5,4 ÷ 7,5	0,50	7,6
		5	46	21	4	—	—	76	5,4 ÷ 7,6	0,41	6,4
		1	3	4	—	—	—	8	5,9 ÷ 7,1	0,49	7,5
Отношение ширины к длине, %	Те же	45,0	48,5	52,0	55,5	59,0	62,5				
		1	12	8	1	1	—	23	45,2 ÷ 60,3	2,86	5,5
		—	15	9	—	—	—	24	48,8 ÷ 54,1	1,59	3,1
		2	12	9	2	—	—	25	47,7 ÷ 55,6	2,37	4,6
		3	41	23	9	—	—	76	47,1 ÷ 58,3	2,52	4,8
		—	3	2	—	1	6	50,8 ÷ 59,3	3,12	5,8	

Изменчивость размеров *dp*¹ пещерного медведя (*Spelaeoarcctos spelaeus* Rosenmüller et Heinroth)

Признак	Слон	Вариационный ряд					n	lim	M±m	σ	C _v		
Длина наибольшей, мм	Р. I—II, сл. 2	9,0	10,0	11,0	12,0	13,0	14,0	34	9,5÷12,9	11,07±0,14	0,79	7,1	
	Р. I—II, сл. 3—4	—	—	11	17	2	—	30	10,1÷12,2	11,30±0,10	0,57	5,0	
	Р. V, сл. 2—7	—	—	2	20	9	—	31	10,8÷13,0	11,78±0,10	0,54	4,6	
	Р. V, сл. 8	8	44	41	4	4	1	87	9,6÷13,2	10,97±0,07	0,69	6,3	
	Аша I	—	4	3	—	—	—	7	10,2÷11,8	10,90±0,26	0,69	6,3	
Ширина наибольшей, мм	Те же	6,0	6,5	7,0	7,5	8,0	8,5	9,0	9,5	—	—	—	—
	—	—	6	11	13	11	3	1	—	6,8÷9,2	7,78±0,08	0,57	7,3
	—	—	2	8	17	4	—	—	—	6,7÷8,5	7,68±0,07	0,38	4,9
	—	—	1	8	14	10	2	—	—	6,8÷8,9	7,85±0,08	0,48	6,1
	—	2	18	41	19	7	2	—	—	6,4÷8,6	7,39±0,05	0,47	6,4
—	—	2	4	—	—	2	—	—	6,6÷8,9	7,54±0,29	0,85	10,7	
Отношение ширины к длине лингвального выступа, %	Те же	80	84	88	92	96	100	—	—	—	—	—	
	—	—	10	15	9	3	—	37	85,1÷98,9	90,33±0,54	3,27	3,6	
	2	4	4	11	11	3	—	31	82,7÷98,9	91,08±0,71	3,95	4,3	
	4	16	9	4	—	—	33	80,6÷95,6	87,86±0,62	3,54	4,0		
	2	13	35	24	15	—	89	83,5÷98,9	91,73±0,39	3,72	4,1		
—	—	1	4	2	1	—	8	87,9÷98,7	91,69±1,28	3,63	4,0		

Таблица 47

Размеры зубов пещерного медведя (*Spelaearctos spelaeus* Rosenmüller et Heinroth) из Игнatieвской пещеры

Признак	n	lim	$M \pm m$	σ	C_v
Длина Pm^4					
Р. I—II, сл. 2	21	17,0 ÷ 22,2	19,65 ± 0,32	1,47	7,5
Р. I—II, сл. 3—4	44	17,9 ÷ 22,9	20,27 ± 0,17	1,15	5,7
Р. V, сл. 2—8	9	20,0 ÷ 23,0	21,01 ± 0,32	0,97	4,6
Ширина Pm^4					
Р. I—II, сл. 2	20	11,2 ÷ 15,7	13,69 ± 0,29	1,30	9,5
Р. I—II, сл. 3—4	43	11,5 ÷ 15,7	13,90 ± 0,17	1,10	7,9
Р. V, сл. 2—8	9	12,4 ÷ 15,4	14,34 ± 0,29	0,88	6,1
Длина M_1					
Р. I—II, сл. 2	22	27,2 ÷ 31,7	29,30 ± 0,31	1,43	4,9
Р. I—II, сл. 3—4	55	27,5 ÷ 32,0	29,66 ± 0,17	1,26	4,2
Р. V, сл. 2—8	13	28,4 ÷ 34,0	30,64 ± 0,50	1,81	5,9
Ширина талонида M_1					
Р. I—II, сл. 2	25	13,1 ÷ 16,0	14,59 ± 0,15	0,74	5,1
Р. I—II, сл. 3—4	58	13,1 ÷ 16,2	14,50 ± 0,09	0,71	4,9
Р. V, сл. 2—8	16	13,2 ÷ 16,1	14,90 ± 0,22	0,87	5,8
Отношение длины M_1 к ширине талонида M_1					
Р. I—II, сл. 2	22	46,7 ÷ 54,2	49,65 ± 0,39	1,85	3,7
Р. I—II, сл. 3—4	53	45,4 ÷ 52,0	48,59 ± 0,20	1,46	3,0
Р. V, сл. 2—8	12	45,6 ÷ 51,3	48,05 ± 0,47	1,64	3,4

Распределение ширины диафиза Mt II и Mt III имеет бимодальный характер, в чем проявляется половой диморфизм, наиболее яркий в величине поперечного диаметра клыков (Kurtén, 1955). Было проанализировано распределение этого признака на C_1 в выборке из Р. I—II, сл. 2—4:

Вариационный ряд, мм	n	lim	$M \pm m$	σ	C_v
13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24					
1 2 8 10 7 0 4 4 1 2 4	43	14,0 ÷ 23,9	18,18 ± 0,42	2,73	1,50

Оно распадается на две части, разделенных хиатусом в классе 18,1—19,0 мм. Левая часть представлена клыками самок (28 экз.), правая — самцов (15 экз.). Это соотношение самок и самцов (69,8 и 30,2 %) статистически достоверно (на 5 %-м уровне значимости) отличается от теоретически ожидаемого — 50 и 50 % соответственно. Таким образом, в районе раскопа I—II заметно чаще погибают во время спячки самки, чем самцы. Косвенно на это же указывает малочисленность бакулюмов (см. табл. 41, 42).

Был проведен анализ возрастного состава погибших особей

Таблица 48

Распределение I_{1-2}^{1-2} пещерного медведя (*Spelaearctos spelaeus* Rosenmüller et Heinegth) разной степени стертости по слоям Игнatieвской пещеры и местонахождения Аша I

Точки	Класс							d.f. %
	I	II	III	IV	V	VI	VII	
P. I—II, сл. 2	43	17	6	10	6	8	1	60,7
	47,2	18,7	6,6	11,0	6,6	8,8	1,1	
P. I—II, сл. 3—4	63	57	23	31	14	23	14	25,4
	27,9	25,2	10,2	13,7	6,2	10,2	6,2	
P. V, сл. 2—7	15	21	11	12	8	4	9	65,9
	18,8	26,3	13,8	15,0	10,0	5,0	11,3	
P. V, сл. 8	18	16	12	7	11	3	5	89,4
	25,0	22,2	16,7	9,7	15,3	4,2	6,9	
Аша I	6	25	32	36	15	9	6	5,5
	5,0	21,0	26,9	30,3	12,6	7,6	5,0	

Примечание. В числителе — абсолютное количество, экз., в знаменателе — относительное, %.

по степени стирания зубов. Рассмотрено распределение частот I_{1-2}^{1-2} разной степени стертости в разных слоях (табл. 48). Эти резцы весьма удобны для анализа из-за многочисленности, прорезаются почти одновременно (Dittrich, 1960) и стираются практически в одном режиме. По степени стертости они были разделены на семь классов: 1 — прорезавшиеся без следов стертости; 2 — на коронке заметны следы стирания; 3 — коронка стерта примерно на 1/4 своей длины; 4 — то же на 1/2 длины; 5 — то же на 3/4 длины; 6 — от коронки остается узкая полоса эмали; 7 — коронка стирается до корня. Ряды распределений были сравнены методом χ^2 (полученные значения χ^2 приведены в табл. 49, во всех случаях d.f.=6). Эти значения в известной мере отражают также дистанции между выборками по данному параметру. Выделилось три группы выборок. Наибольшим своеобразием отличается выборка из точки Аша I, где преобладают взрослые и старые особи, а молодые составляют около 1/3 (см. табл. 48). Следующая группа выборок (P. V, сл. 8; P. V, сл. 2—7 и P. I—II, сл. 3—4) характеризуется примерно равным соотношением молодых и взрослых и старых особей (см. табл. 48). Статистически значимых различий между выборками этой группы нет (см. табл. 49). Особое место занимает самая поздняя выборка (P. I—II, сл. 2), где группа молодых составляет 2/3 (см. табл. 48). Различия между выборками из этих групп статистически достоверны. Наименьшую достоверность (5 %-й уро-

Таблица 49

Значение χ^2 ($d. f. = 6$) для распределений табл. 48

Точки	1	2	3	4	5
1					
2	13,43				
3	23,00	7,68			
4	17,24	10,66	3,66		
5	64,80	48,30	20,77	26,28	

вень значимости) имеют выборки Р. I—II, сл. 3—4 и Р. I—II, сл. 2 (см. табл. 49). Это и понятно: они весьма близки хронологически. Таким образом, в популяции происходило увеличение во времени смертности молодых особей в период зимней спячки.

Было проанализировано изменение относительного числа молочных резцов от суммы молочных и постоянных J_{1-3}^{1-3} (см. табл. 48) в разных выборках. Малочисленность их в точке Аша I, видимо, связана с методом сбора. В остальных выборках количество молочных резцов очень сильно колеблется, что вероятно, отражает изменения смертности подсосных медвежат и лончаков. Окончательные причины этого явления пока не ясны.

Рассматривая историю популяции пещерного медведя Южного Урала в течение позднего плейстоцена, можно отметить несколько особенностей: слабый половой диморфизм в размерах dP^4 , dP_4 большей части щечных зубов и хорошее его проявление в размерах $MtIII$ и $MtII$; разнонаправленность изменений во времени размеров dP^4 и Pm^4 , а также остальных щечных зубов; слабое проявление этих изменений в размерах dP_4 и пропорциях молочных и постоянных зубов; увеличение во времени смертности молодняка и степени изменчивости dP^4 и Pm^4 . Последнее, возможно, как-то связано с вымиранием этого вида.

МАЛЫЙ ПЕЩЕРНЫЙ МЕДВЕДЬ — *URSUS (SPELAEARCTOS)*
ROSSICUS BORISSIAK, 1930

Остатки этого вида найдены только в Игнатиевской пещере, Р. V, сл. 9 в количестве 47 экз., вероятно, от пяти особей (см. табл. 12). Подавляющее большинство составляют молочные (21 экз.) и постоянные (11 экз.) зубы. Для промеров пригодны: один целый и один фрагмент M_1 (наибольшие длина 26,6 мм, ширина 13,9 и 13,4 мм); $McIV$ (наибольшая длина 62,2 мм; ширина диафиза 14,2 мм, ширина и поперечник проксимального конца 17,6 и 24,4 мм); гороховидная кость (наибольшая длина — 38,0 мм). По размерам и морфологии все остатки очень близки к описанным А. А. Борисяком (1932). Впервые найден dP^4 : наибольшие длина 10,3 мм, ширина — 7,2 мм, длина лингваль-

ного выступа — 7,1 мм. Эти значения и отношения ширины и длины лингвального выступа к наибольшей длине попадают в пределы вариации данных показателей у большого пещерного медведя (см. табл. 47). Отношение длины лингвального выступа к ширине зуба (101,4 %) не попадает в пределы изменчивости этого показателя у большого пещерного медведя (см. табл. 46). У последнего его значение, вычисленное на 208 экз., не превышает 100 %. Являются ли различия этого показателя у большого и малого пещерных медведей качественными, или они будут трансгрессировать, можно будет сказать, только получив новые материалы по последнему виду. Остатки малого пещерного медведя найдены лишь в самых древних из изученных отложениях, где отсутствуют находки костей большого пещерного медведя. Предположительно они относятся к концу микулинского межледниковья. Интересно отметить, что в Кизеловской пещере на Среднем Урале найдены в большом количестве также остатки только этого вида, но там они датируются концом вюрма (Верещагин, 1983).

6.2. ВОЛК

ВОЛК — *CANIS LUPUS* L., 1758

Остатки волка обычно во всех местонахождениях (см. табл. 7, 10, 12 и др.) и представлены фрагментами черепа, нижними челюстями, изолированными зубами и костями конечностей. Степень раздробленности средняя. Для сравнения была использована серия черепов номинативного подвида — *Canis lupus lupus* L. из Южного Зауралья (череп: 8 ♂, 8 ♀, 6?; нижняя челюсть: 10 ♂, 9 ♀, 6?).

Из ископаемого материала исследовали наиболее характерные остатки — нижние челюсти и хищнические зубы: целую нижнюю челюсть из Первой Серпиевской пещеры (P. I, сл. 2), четыре фрагмента и два M^1 из Игнatieвской пещеры (P. V, сл. 2—3); один фрагмент и два M_1 из Игнatieвской пещеры (P. V, сл. 9). Все три группы находок датируются поздним плейстоценом и морфологически различаются между собой.

Нижняя челюсть из Первой Серпиевской пещеры целая, с P_2 — M_2 . Форма, расположение зубов, размеры и пропорции, как у современных волков Южного Зауралья (табл. 50). Отличительная особенность — относительно узкий M_1 , каких не встречено в современной выборке.

Из четырех фрагментов нижней челюсти из Игнatieвской пещеры (P. V, сл. 2—8) у двух сохранился полностью альвеолярный ряд, один фрагмент с альвеолами C_1 — P_3 и один с альвеолами C_1 — P_2 . Размеры челюстей и M_1 крупные. Отличительной особенностью является укороченный и высокий ремолярный от-

Таблица 50

Абсолютные размеры (мм) и пропорции (%) нижней челюсти и M_1 у современных и плейстоценовых *Canis lupus* L., 1758 Южного Урала

Признак	Современные		
	<i>n</i>	lim	<i>M</i>
Альвеолярная длина			
Pm_1-M_3	23	91,0÷101,6	96,5
То же Pm_1-4	24	47,4÷55,8	51,5
То же M_1-3	24	41,4÷49,7	45,8
Высота у Pm_3	25	21,7÷29,0	24,5
Длина M_1	20	25,6÷31,0	28,2
Ширина M_1	22	10,6÷12,9	11,6
Индексы			
2 : 1	23	51,4÷55,7	53,6
3 : 1	23	44,9÷49,9	47,4
3 : 2	23	82,1÷97,3	88,6
4 : 1	23	23,5÷29,7	25,5
6 : 5	20	38,9÷44,4	41,3

дел (см. табл. 50). Тело челюсти изогнуто винтообразно; зубной ряд дугообразный, премолярный отдел приподнят относительно молярного. Из-за укорочения премолярного отдела ряд премоляров сомкнутый, частично они заходят друг за друга. Отношение альвеолярной длины моляров и премоляров более 90 %, отношение высоты тела у P_3 к альвеолярной длине P_1-M_3 более 30 %, тогда как у современных эти отношения в среднем менее 90 и 30 %; M_1 в среднем длиннее и уже и схож с M_1 из Первой Серпиевской пещеры (см. табл. 50).

Фрагмент нижней челюсти из Игнatieвской пещеры (P. V, сл. 9) с альвеолами P_1-P_4 небольших размеров, с высоким премолярным отделом и сомкнутым рядом премоляров. Последние несколько заходят друг за друга. Особенность — наличие альвеолы P_0 (отмечена также у одного современного волка). По длине M_1 попадают в самое начало вариационного ряда этого признака у современного волка и гораздо мельче этих зубов остальных ископаемых волков. А относительная ширина M_1 такая же, как у современных, и заметно больше, чем у ископаемых (см. табл. 50).

Таким образом, в позднем плейстоцене на Южном Урале существовало две формы волка — мелкая и крупная. Предположительное время существования мелкой формы — микулинское межледниковье. Возможно, она является предком крупной формы, которая существовала на протяжении валдайской эпохи, пережила плейстоцен-голоценовую трансформацию биоценозов

Поздний плейстоцен				
Крупная форма				Мелкая форма (Игнatieвская пещера, P. V, сл. 9)
Первая Серпиев- ская пещера, P. I, сл. 2	Игнatieвская пещера, P. V, сл. 2—3			
	n	lim	M	
95,8	2	94,5 ÷ 86,1	90,3	—
50,3	2	45,0 ÷ 49,8	47,4	—
47,4	2	46,0 ÷ 43,6	44,8	—
26,0	2	27,4 ÷ 28,0	27,7	24,4
28,5	3	28,3 ÷ 31,5	29,5	26,8; 25,6
10,6	3	11,0 ÷ 11,8	11,3	11,5; 10,9
52,7	2	52,7 ÷ 52,3	52,5	—
49,6	2	48,7 ÷ 50,6	49,7	—
94,2	2	92,4 ÷ 96,9	94,7	—
27,2	1	36,8	—	—
37,2	3	37,5 ÷ 39,9	38,2	42,9; 42,6

и, несколько изменившись, превратилась в современную форму волка.

Среди остатков крупной формы выделяются морфологическим своеобразием находки из Игнatieвской пещеры (P. V, сл. 2—8). От нормальной нижней челюсти из Серпиевской пещеры они отличаются сильно искривленным телом. В то же время они сходны по размерам M_1 и основным пропорциям (табл. 50), что не позволяет считать их относящимися к самостоятельному виду или подвиду. По нашему мнению, это своеобразная экоморфа, существовавшая в популяциях. Укорочение и утолщение премолярного отдела и винтообразное искривление тела челюстей указывают на то, что они испытывали постоянные сильные нагрузки в дорсовентральном направлении. Приподнятостью передней части и дугообразным расположением зубов эти челюсти напоминают челюсть гиены. Подобные изменения в строении тела челюсти могли произойти только в период ее роста, у волка это примерно до 7—8 мес. На наш взгляд, формирование таких «ненормальных» челюстей связано с тем, что щенята больше, чем обычно, грызли крупные кости. Возникшее в результате этого искривление челюстей сохранялось у особей всю жизнь. Причина большого количества крупных костей в питании волчат, обитавших в районе Игнatieвской пещеры, пока не ясна. Очевидно, что эта роль в разных районах была разной. Поэтому доля особей с искривленными челюстями в разных популяциях и, вероятно, внутри популя-

Таблица 51

Размеры (мм) и пропорции (%) костей позднеплейстоценовых лошадей (*Equus* L., 1758) Южного Урала

Признак	<i>Equus aff. latipes</i>			<i>Equus uralensis</i> Kuzmina		
	<i>n</i>	lim	\bar{M}	<i>n</i>	lim	\bar{M}
Альвеолярная длина Pm^2-M^3	—	—	—	—	184,5	—
Длина M^3	—	—	—	5	29,2÷30,9	29,9
Ширина M^3	—	—	—	5	22,6÷25,3	24,1
Длина протокона M^3	—	—	—	5	15,2÷16,6	15,8
Индекс протокона M^3	—	—	—	5	52,1÷54,6	53,0
Длина пясти	5	215,7÷240,5	226,2	3	211,0÷219,4	214,0
Индекс ширины диафиза пясти	4	17,0÷18,1	17,4	3	16,6÷16,7	16,6
Сагитальная длина по переднему краю передней ΦI	—	76,3	—	3	72,7÷77,2	75,2
Ширина диафиза передней ΦI	—	35,9	—	3	34,4÷38,1	36,0
Сагитальная длина передней ΦII	2	37,1÷41,8	39,5	—	—	—

ции — между семьями волков — разная. Это должно найти отражение в танатоценозах, и в разных выборках ископаемого материала доли «ненормальных» челюстей будут различны.

6.3. ЛОШАДЬ

ЛОШАДЬ — РОД *EQUUS* L., 1758

Остатки лошадей найдены во всех местонахождениях. Не всегда они могут быть определены до вида. Некоторые данные уже приводились в литературе (Карачаровский, 1951). Имеется две достаточно большие выборки, которые могут быть определены до вида.

ЛОШАДЬ — *EQUUS AFF. LATIPES*

Остатки лошади из слоев 2—7 Р. V Игнatieвской пещеры отличаются довольно крупными размерами (см. табл. 51) и занимают промежуточное положение между *E. latipes* Gromova (Кузьмина, 1980) и *E. uralensis* Kuzmina (Кузьмина, 1985). Материалы В. В. Карачаровского (1951) не имеют строгой стратиграфической привязки, поэтому их затруднительно объединить с нашими данными. Однако все описанные им плюсневые кости имеют такие же размеры, как у *E. latipes* Gromova (Кузьмина, 1980). Это указывает на существование на Южном Урале в один из

периодов позднего плейстоцена сравнительно крупной лошади. Формирование этих отложений (Игнatieвская пещера, Р. V, сл. 2—7) происходило в достаточно умеренных условиях (см. главу 3). По мнению В. И. Громовой (1965), теплый климат и лесные условия способствовали увеличению роста лошадей, похолодание и ксерофитизация — измельчанию. Подобное наблюдается на Южном Урале — в интерстадиале обитали крупные лошади (*E. aff. latipes*), в период похолодания — мелкие (*E. uralensis* Kuzmina). Интересно отметить, что на Русской равнине (Кузьмина, 1980) и в Молдавии (Давид, 1980) это проявляется слабо. По нашему мнению, такая форма является предковой для следующей.

УРАЛЬСКАЯ ЛОШАДЬ — *EQUUS URALENSIS* KUZMINA, 1985

Этому виду принадлежат остатки из отложений конца позднего плейстоцена (Первая Серпиевская пещера, Р. I, сл. 2; Устиново, Р. I, сл. 2—3). По размерам и пропорциям (табл. 51) они близки к остаткам уральской лошади из местонахождений Среднего Урала (Кузьмина, 1985). Время существования уральской лошади на Южном Урале — конец позднего плейстоцена.

6.4. ЗАЯЦ

РОД *LEPUS* L., 1758

Диагностика фрагментов костей этого рода весьма затруднительна. Прежде всего это касается посткраниального скелета. При определении остатков использовали признаки, приводимые в определителях (Млекопитающие фауны СССР, 1963) и работах А. А. Гуреева (1964) и Л. И. Рековца (1985).

ЗАЯЦ-БЕЛЯК — *LEPUS TIMIDUS* L., 1758

Все достоверно определяемые остатки этого вида имеют голоценовый тип сохранности и найдены либо в голоценовых, либо в смешанных местонахождениях.

ДОНСКОЙ ЗАЯЦ — *LEPUS TANAITICUS* GUREEV, 1964

Остатки этого вида имеют плейстоценовый тип сохранности и происходят из плейстоценовых местонахождений (см. табл. 10, 12 и др.). Было проведено сравнение строения затылочных мышечков и головок сочленовных отростков нижних челюстей у зайца-русака, зайца-беяка и ископаемой формы. Строение указанных костей оказалось наиболее близким у двух полседних, но хорошо выраженные различия есть и у них (рис. 52). Мы полагаем, что ископаемые находки относятся к донскому зайцу, так как все остальные определяемые остатки принадлежат это-

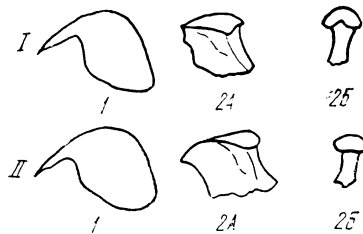


Рис. 52. Строение затылочного мыщелка и головки сочленовного отростка нижней челюсти донского зайца и зайца-беляка.

I — *Lepus tanaiticus* Gureev (Идрисовская пещера, раскоп I, горизонт 3), *II* — *Lepus timidus* L. (Каз. ССР, Кустанайская обл., Семизоерский район, ♀). 1 — затылочный мыщелок (вид сбоку); 2 — головка сочленовного отростка нижней челюсти: А — вид с медиальной стороны, Б — спереди (снизу).

му виду. Головка сочленовного отростка нижней челюсти донского зайца имеет явно выраженную «шалашеобразную» форму (спереди-снизу) и треугольной формы «язычок» суставной поверхности, загибающийся на медиальную сторону головки. Суставная поверхность затылочного мыщелка, лежащая на основании затылочной кости, у донского зайца имеет «подтреугольную» форму, тогда как у зайца-беляка она более овальная. Эти признаки могут быть использованы при диагностике ископаемых остатков зайцев рода *Lepus* и служить дополнением к диагнозу вида. *L. tanaiticus* Gureev, 1964.

ЗАЯЦ, СХОДНЫЙ С РУСАКОМ — *LEPUS* CF. *EUROPAEUS* PALLAS

Найдено два фрагмента черепа, по строению близкие к таковым зайца-русака. Это скуловый отросток височной кости (Игнатьевская пещера, Р. V, сл. 3) и фрагмент верхнечелюстной кости с лицевой остью (Идрисовская пещера, Р. I, гор. II). Первый фрагмент по общему виду похож на скуловый отросток зайца-русака, но по массивности и мелким деталям строения он ближе к таковому донского зайца. Как показывает изученный материал, строение лицевой ости весьма изменчиво, поэтому, несмотря на сходство строения одного экземпляра и лицевой ости зайца-русака, мы не стали безоговорочно относить его к этому виду. Обитание зайца-русака на Южном Урале в плейстоцене предположить возможно, но либо численность его была все время очень низкой, либо он появлялся только в наиболее благоприятные периоды.

LEPUS SP.

Большая часть остатков из-за их сильной раздробленности или отсутствия известных диагностических признаков до вида не определена. Все определенные голоценовые остатки принадлежат зайцу-беляку, а плейстоценовые — донскому. Исходя из этого считаем, что можно все не определенные до вида остатки отнести (в соответствии с их датировкой) к этим двум видам.

Временная динамика морфометрических признаков свое-

образна у каждого из рассмотренных видов крупных млекопитающих. У большого пещерного медведя размеры щечных зубов на временном отрезке начало (середина) — конец позднего плейстоцена несколько уменьшаются, составляя от 1,7 до 6,5 % от размеров зубов самой древней выборки. Только длина Pm_4 и ширина M_2 увеличиваются соответственно на 2,0 и 1,9 %. Если dP^4 из Р. V Игнatieвской пещеры рассматривать единой выборкой, как и щечные зубы, то прослеживается та же тенденция — уменьшение размеров к концу плейстоцена. Рассматривая зубную систему в целом, следует отметить, что эта тенденция незначительна. Шло ли параллельно изменение размеров тела, неизвестно. Вид не переживает биоценотических перестроек на рубеже плейстоцена и голоцена. Возможный механизм вымирания — повышенная смертность молодых особей.

На этом же временном отрезке заметно уменьшились размеры тела у лошади, что прослеживается на протяжении всего плейстоцена и связано, видимо, с изменением климата (Громова, 1965). На Южном Урале этот процесс был ярко выражен (см. табл. 51). Уменьшение длины пясти здесь составило 5,4 %, а за такое же примерно время в Молдавии — 2,8 % (Давид, 1980), на Дону — 1,8 % (Кузьмина, 1980). Лошадь пережила рубеж плейстоцена — голоцена, но какой была голоценовая дикая лошадь Урала — неизвестно.

Размеры волка на протяжении плейстоцена изменяются противоположно: они увеличиваются (Kurtén, 1968). Это же наблюдается на нашем материале, причем параллельно изменяются размеры M_1 нижней челюсти и их пропорции (см. табл. 50). Выделяется два этапа этого процесса, жестко не связанных с изменением климата. Волк — один из немногих видов, переживших плейстоцен — голоценовый переход без заметных изменений в размерах и, вероятно, численности на огромной территории. По размерам позднеплейстоценовые волки иногда чуть крупнее современных, но статистически часто не отличаются. Это отмечено для Северного Урала (Кузьмина, 1971), Кавказа (Барышников, 1986), Польши (Vigai, 1963). То же, видимо, было и на Южном Урале (см. табл. 50). Возможно, причиной изменений волка в позднем плейстоцене были не столько иной климат и вызванная этим динамика биоценозов, сколько изменение биоценотических связей. Волк представляет собой яркий пример морфологической и экологической пластичности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеонтологический материал, на основе которого выполнена настоящая работа, дает представление о динамических процессах, происходивших в биоте Южного Урала в течение последних нескольких десятков тысяч лет. Важно отметить, что в этот интервал попали такие события, как последнее плейстоценовое похолодание и переход биоты от плейстоценового типа к современному (голоценовому). Последствия общеклиматического сдвига планетарного масштаба на рубеже плейстоцена и голоцена оказали столь существенное влияние на строение и функционирование экосистем Северной Евразии и Америки, что справедливо оцениваются как своеобразная экологическая катастрофа. Именно с рубежом этих двух периодов связано вымирание не только отдельных видов (мамонта, шерстистого носорога, пещерного медведя и так далее), но и исчезновение своеобразной «перигляциальной» биоты, в составе которой они обитали (Величко, 1973). Эта граница времен давно служит объектом пристального внимания палеонтологов, исследующих эволюционный процесс, так как изучение его дает материалы и для понимания того, что происходит в отдельных таксонах в момент глубокого и очень быстрого изменения экологической обстановки. События такого масштаба в биосфере известны и на более древних этапах ее истории, но рубеж плейстоцена и голоцена уникален. Своеобразие его заключается в том, что практически все современные ныне живущие виды растений и животных являются его свидетелями и в их внутривидовой истории можно обнаружить его следы. Именно поэтому исторический масштаб биологического времени наиболее интересно изучать на таком материале.

Менее привлекательны сведения о млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена для исследования процессов видообразования, так как в это время (за исключением одного — двух спорных случаев) появление новых видов не зафиксировано. Зато большой интерес представляет исследование видов, существовавших в плейстоцене и вымерших на рубеже его с голоценом, так как подобный материал дает возможность весьма подробно проследить многие процессы, приведшие к этому наименее исследованному эволюционному явлению. По сути дела, подавляющая часть работ по эволюционной теории нацелена на

ту сторону эволюции, которая связана с происхождением новых видов. Вымирание, хотя и является не менее важной составляющей эволюции, остается предметом исследований лишь небольшой части эволюционистов, главным образом палеонтологов (Давиташвили, 1969).

Материал, представленный в работе, позволяет обсуждать многие вопросы, имеющие отношение как к закономерностям динамики экосистем, так и к проблемам эволюционной теории. Надеемся, что заинтересованный читатель извлечет из него хотя бы некоторые факты для осмысления интересующих его проблем.

Нам же хотелось обратить внимание на те аспекты эволюционной проблематики, которые теснее других соприкасаются с вопросами исторической экологии животных. Последовательность их обсуждения определена иерархией уровней организации, на которых действуют исследуемые процессы.

Первая категория вопросов касается морфологических особенностей исследованных млекопитающих. Они связаны в первую очередь с определением закономерностей динамики морфологических признаков разных категорий. Здесь обсуждают закономерности, обуславливающие направления изменений, а также их скорости, протяженность и масштабы.

Вторая группа проблем рассматривается на базе данных по временной и пространственной динамике экологических свойств видов в целях классификации последних по степени и направлению этой динамики.

При обсуждении третьей группы вопросов ставится задача определить степень зависимости между динамикой экологических свойств и морфологических признаков для получения более полного представления о внутривидовой динамике таксона и роли в ней процессов экогенеза.

Четвертая категория вопросов объединяет проблемы биоценотической (зооценотической) динамики и обсуждается в целях установления масштаба динамических процессов на том или ином хронологическом этапе, а также определения доли вклада в эту динамику разных компонентов биоценозов (растительности, зооценозов и т. д.).

В соответствии с задачами, поставленными в работе, особое внимание при обсуждении уделяется специфике протекания процессов в историческом масштабе времени, а также характеристике особенностей истории экосистем Южного Урала.

Основное место уделяется обсуждению тех материалов, которые позволяют проследить динамику процессов в филетических линиях, на едином для них отрезке времени, охватывающем период существования Серпиевской, Аратской, Игнатиевской и Устиновской фаун верхнепалеолитического комплекса и современных (Симской и Миасской). Такая единая протяженность процессов в разных линиях, прослеженная на общей небольшой

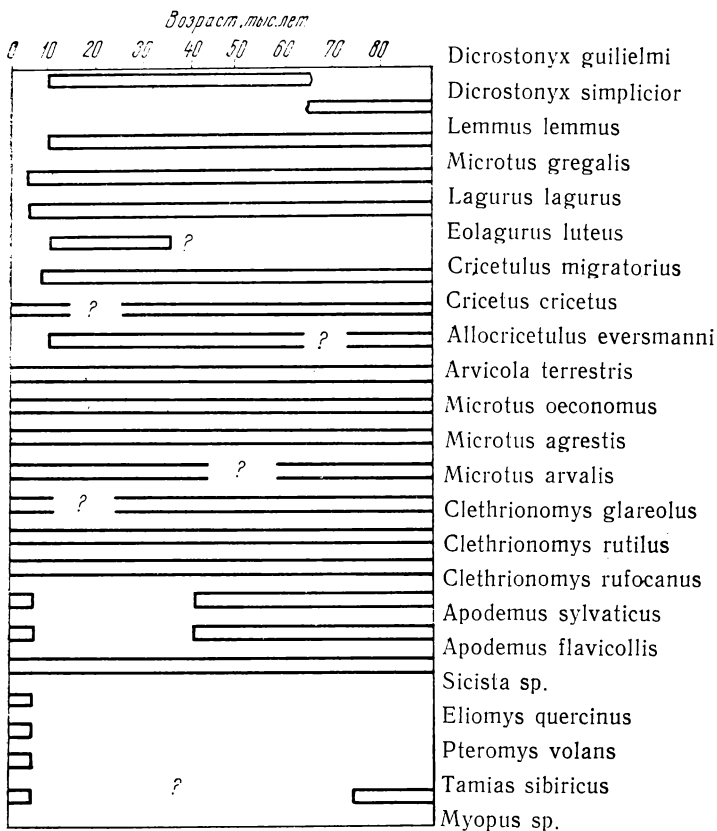


Рис. 53. Время существования ряда видов грызунов в горах Южного Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

территории, создает предпосылку для обсуждения многих вопросов, решение которых зачастую заходит в тупик в случае привлечения материалов, разрозненных хронологически либо территориально.

Для наглядности сгруппируем изучаемые виды на основании первой временной характеристики исследуемых процессов — протяженности (рис. 53).

Ряд видов грызунов обитали в этом регионе Южного Урала в течение всего изучаемого отрезка времени позднего плейстоцена и голоцена (около 70 тыс. лет). Это полевки: водяная, экономка, темная и обыкновенная, красно-серая, рыжая и красная. Такие виды, как степная пеструшка, серый хомячок и узкочерепная полевка, обитали здесь в течение всего позднего плейстоцена, пережили рубеж плейстоцена и голоцена, но исчезли при последнем. Копытный и сибирский лемминги, хомячок

Эверсманны и большой тушканчик существовали в фаунах позднего плейстоцена, исчезнув на рубеже позднего плейстоцена и голоцена. Два вида грызунов — лесная и желтогорлая мыши — обитали в горах Южного Урала в составе Серпиевской и Аратской фаун; позднее, в конце позднего плейстоцена (в Игнatieвской фауне) они здесь не обнаружены, но вновь появляются в позднем голоцене.

Таким образом, процессы единой протяженности, на единой территории, строго говоря, можно обсуждать лишь внутри каждой из этих четырех групп.

Для характеристики динамики свойств и признаков узкочерепной полевки и степной пеструшки можно использовать (и сравнить) материалы по Серпиевской, Аратской, Устиновской, а также Миасской фаунам, так как в составе последней эти виды обитали и в голоцене, а Устиновскую фауну можно считать близким аналогом Игнatieвской.

Без знания масштаба, в рамках которого произошел зафиксированный нами сдвиг, невозможно правильно подойти и к оценке направления и скорости процессов. Обозначение масштаба происходящих изменений, по сути дела, определяет и временные границы системы, историческое развитие которой исследуется. Это могут быть либо серия сменяющих друг друга видов (эволюционный масштаб), либо внутривидовые группы, характеризующие состояние вида или его части в некотором, исторически значимом, интервале времени (исторический масштаб), либо, наконец, внутривидовая временная динамика на уровне актуального масштаба.

При изучении грызунов можно судить о масштабе происходящих сдвигов, привлекая две группы признаков: размеры и форму зубов.

Размеры зубов млекопитающих и, в частности, грызунов, достаточно тесно коррелируют с размерами тела и поэтому обычно рассматриваются в качестве показателя этой важной характеристики. Изучению закономерностей пространственной и временной динамики размеров животных посвящено немало количество работ, обзор которых дан К. Шмидт-Нильсеном (1987). Именно на динамике размерных показателей основаны оценки большинства скоростей эволюции млекопитающих в кайнозое (Haldane, 1949; Kurtén, 1959; Паавер, 1965).

Форма зубов у грызунов служит важнейшим таксономическим признаком, однако ряд показателей ее подвержен и внутривидовой изменчивости. На основании подвидовых очерков, приведенных в главе 5, можно с уверенностью отнести к историческому масштабу изменения, наблюдаемые у полевок водяной, узкочерепной, экономки, степной пеструшки. Сдвиги эволюционного масштаба можно констатировать лишь в роде копытных леммингов, поскольку на рубеже Серпиевской и Аратской фаун вид *Dicrostonyx simplicior* преобразовался в *D. guiljelmi*, вымер-

ший здесь на рубеже плейстоцена и голоцена, а в тундровых районах превратившийся в современных копытных леммингов вида *D. torquatus*.

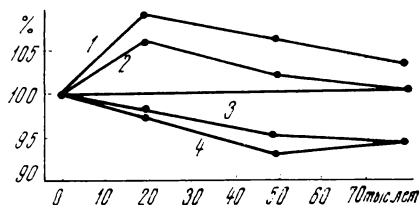
Судя по морфологическим признакам, лишь один из исследованных видов грызунов — серый хомячок — оказался стабильным на протяжении всего времени существования Серпиевской, Аратской, Игнатиевской фаун; все плейстоценовые серые хомячки практически идентичны современным представителям вида, обитающим в этих районах сегодня. Это позволяет считать, что у серого хомячка изменения не вышли за пределы актуального масштаба.

У некоторых видов, например, лесной и желтогорлой мышей, определить масштаб произошедших изменений сложно, поскольку их обитание на данной территории прерывалось во время существования Игнатиевской фауны и нет оснований считать мышей, обитавших до и после этого перерыва на данной территории, принадлежащими к одной и той же развивающейся популяции.

В пределах каждого из масштабов изменений следует обсудить такую характеристику развития, как направленность. А. С. Раутиан (1988) при обсуждении эмпирических закономерностей эволюции справедливо отметил, что, поскольку развитие не может быть ненаправленным, то для любых двух состояний системы, разделенных некоторым отрезком времени, можно указать вектор изменения. Этот же исследователь обращает внимание на обязательность разграничения качественно различных понятий, относящихся к направлениям динамики системы: направления развития и направления отдельного выбора. Направленное развитие следует обсуждать только там, где можно выделить элементарное звено развития, которое образуется минимум из трех последовательных, связанных состояний. Первое из них — это состояние системы в момент, предшествующий выбору некоторого нового состояния; второе — в момент осуществления выбора (операнд); третье — после выбора. Собственно выбор определяется как операция, которая обусловлена состоянием операнда и среды (оператор) (Раутиан, 1988). В этом элементарном звене развития важнейшее значение имеет такое свойство системы, как память. Именно благодаря ей состояние, предшествующее операнду, может влиять на выбор. Это в конечном итоге и отличает направленность развития от направленности единичного выбора.

Приведенная теоретическая схема, как представляется, может быть применена к любым развивающимся системам, обладающим памятью, — от популяции до высших таксонов, однако на практике одни и те же факты могут рассматриваться как элементарное звено развития одной системы (например, популяции) и в то же время как отдельный выбор в рамках другой. Возможен и такой случай, когда отдельный выбор системы, жи-

Рис. 54. Направление изменения размеров узкочерепной полевки (1), степной пеструшки (2), экономки (3) и водяной полевки (4).



вущей в большем масштабе эволюционного времени, может вбирать в себя целую серию элементарных звеньев развития, обуславливающих направленность развития системы, живущей во времени меньшего масштаба. Именно эти соображения заставляют рассматривать направления изменений в пределах групп видов со сходным масштабом. На рис. 54 показаны направления динамики размеров водяной полевки, экономки, степной пеструшки, узкочерепной полевки. Можно видеть, что у двух первых видов наблюдается увеличение размеров, на котором рубеж плейстоцена и голоцена никак не отражается. У степной пеструшки и узкочерепной полевки в течение позднего плейстоцена шло увеличение размеров до рубежа плейстоцена и голоцена; затем происходит резкое уменьшение. Эти два типа направления описывают динамику в историческом масштабе времени. Для актуального масштаба характерна практически полная стабильность (серый хомячок). Направление изменений в эволюционном масштабе, отмеченное у копытных леммингов, сравнивать не с чем, так как у других форм изменений этого масштаба не наблюдалось. В период от Аратской фауны до Игнatieвской у копытных леммингов произошло уменьшение размеров, масштаб которого мы считаем историческим. Такое направление на данном отрезке времени наблюдалось только у этого вида грызунов, тогда как по крайней мере у шести видов размеры увеличивались. При этом ни у одного из них не отмечена смена направления изменения формы зубов на исследованной протяженности процесса. У узкочерепной полевки и степной пеструшки усложнялся параконидный отдел. Для полевки-экономки, скорее, характерен рост доли типичного экономусного морфотипа. У водяной полевки заметного сдвига в изменении соотношения морфотипов не прослежено.

Таким образом, в рамках исторического масштаба филогенетического времени на отрезке одинаковой протяженности от начала позднего плейстоцена до современности наблюдали два типа направления динамики размеров и три типа направленности в изменении формы зубов (усложнение, стабилизация, отсутствие изменений). Такое разнообразие даже среди столь небольшого набора видов, при одинаковом для всех направлении динамики условий среды, лишний раз подтверждает мне-

ние о том, что направление выбора целиком определяется внутренними свойствами системы. Среда же влияет на направление выбора лишь в той степени, в какой она отражена в этих свойствах. Применительно к нашим случаям можно раскрыть это положение следующим образом. Рубеж плейстоцена и голоцена, существенным образом изменивший и направление, и интенсивность абиотических и биотических факторов, поставил всех обитателей Игнatieвской фауны перед выбором путей развития в новой среде. Узкочерепная полевка и степная пеструшка, сохранив приуроченность к сухим травянистым биотопам, отреагировали на потепление в соответствии с видовой нормой реакции на изменение температуры: уменьшили размеры тела, при этом направление изменения формы зубов у них не отмечено, а в параконидном отделе первых нижних зубов продолжалось усложнение в прежнем направлении.

Водяная полевка и экономка на рубеже плейстоцена и голоцена изменили свою биотопическую приуроченность и тем самым трансформировали действие факторов среды таким образом, что динамика размеров у этих видов сохранила направление, сформировавшееся на протяжении плейстоцена. Таким образом, экогенетические процессы у двух этих видов оказались наиболее интенсивными из всех рассмотренных в историческом масштабе филогенетического времени.

Эти же примеры показывают, что степень сопряженности процессов исторического экогенеза и морфогенеза может быть весьма различной.

Вопрос о скоростях эволюционных процессов в последние десятилетия превратился в один из самых острых в эволюционной теории. Это связано с выдвинутым Н. Эддриджем и С. Гулдом теорией прерывистого равновесия (Gould, Eldredge, 1977), в которой перерывы в палеонтологической летописи тракуются как отражение пути видообразования через скачок с высокой скоростью, за которым следует длительный период стазиса. Концепция стазиса, которая допускает лишь незначительные флуктуации или ненаправленные сдвиги, не сказывающиеся на дальнейшей судьбе вида, на наш взгляд, противоречит слишком большому числу фактов, чтобы считать ее достаточно обоснованной. Отстаиваемое в данной работе представление о наличии своеобразного исторического масштаба филогенетического времени совершенно противоположно концепции стазиса. Именно в рамках исторического масштаба происходят внутривидовые изменения, иногда достигающие весьма высоких скоростей (от единиц до первых десятков дарвинов). Конкретные данные из главы 5 данной работы дополняют примеры таких изменений, известные ранее (Kurtén, 1959, Паавер, 1965; Большаков, Смирнов, 1978).

Скорости изменения тех или иных признаков в историческом масштабе, по сути дела, не являются оценками скорости эволю-

ции, поскольку не отражают скоростей видообразования, хотя такая трактовка часто встречается в литературе.

Имеющийся эмпирический материал позволил Б. Куртену (Kurtén, 1959) различать три типа скоростей изменения морфологических признаков (главным образом размерных). Это А-скорости (в среднем около 12 дарвинов), В-скорости (в среднем 0,5 дарвина) и С-скорости (0,023 дарвина). Первые описаны на основании голоценовых материалов, вторые — материалов по плейстоцену, третьи — по третичному периоду. Нам представляется принципиально важным, что А-скорости установлены на материалах внутривидовых дифференцировок, как и часть В-скоростей; но С-скорости — это скорости морфологических изменений другого, большего, масштаба филогенетических процессов.

Представляется, что для обсуждения вопросов о скоростях эволюции материалы по скоростям морфологических сдвигов отдельных признаков, особенно размерной природы (т. е. полигенных), заведомо непригодны, так как сдвиг их значений в историческом масштабе характеризует внутривидовые сдвиги, которые не являются в полном смысле эволюционными. Сравнение значений какого-то размерного признака у разных видов, пусть и связанных филетической преемственностью, строго говоря, не может быть мерой эволюционных изменений, поскольку неясно, в какой степени этот сдвиг отражает филогенетическую дистанцию между видами.

Значение изучения временной динамики морфологических признаков на внутривидовом уровне состоит не в оценке скорости эволюции. Скорости изменений в историческом масштабе необходимо измерять прежде всего для того, чтобы уметь отличать его от актуального масштаба и вести сравнение динамических параметров у разных видов внутри категории исторических изменений. С этой точки зрения данные по скоростям изменения размерных признаков грызунов, приведенные в пятой главе, можно сопоставлять с длительностью и направлением этих же изменений, а также с данными по скоростям и масштабам сдвигов в биоценоотическом и климатическом окружении.

У двух видов — узкочерепной полевки и степной пеструшки — скорости изменения размеров на голоценовом отрезке их истории оказались примерно на порядок выше, чем в период плейстоцена; первые можно отнести к группе А-скоростей по Куртену, вторые — к группе В. У водяной полевки и полевки-экономки скорости динамики размеров в голоцене и плейстоцене различались не более чем в два раза и равны, в среднем, 1,3 дарвина, т. е. приближаются к группе В-скоростей. Различие в голоценовых скоростях изменения размеров у этих двух пар видов дополняет разницу в направлениях их изменений и некоторые различия в протяженности. Главным же отличием исторических изменений у этих двух пар видов можно считать разную степень экогенетических изменений. Это позво-

ляет отнести изменения у узкочерепной полевки и степной пеструшки к типу экологически пассивных, т. е. происходящих в соответствии с экологической нормой реакции видов на изменение среды; направления и скорость изменения размеров определялись этой нормой и вполне соответствуют скорости и направлениям изменения климатической и биоценотической обстановки.

Второй тип развития популяций в историческом масштабе времени проявился у водяной полевки и полевки-экономки; он может быть назван экологически активным, т. е. протекает при участии экогенетических процессов. В этом случае изменения, происходившие в направлении и скорости динамики размеров, явно указывают на сдвиг нормы реакции на средовые воздействия, что сопровождалось сменой биотопической приуроченности видов.

Еще более глубокий экогенетический сдвиг произошел в рамках эволюционного масштаба времени у копытных леммингов при переходе от позднплейстоценового вида *D. guilielmi* к современной *D. torquatus*, но эти процессы шли за пределами Южного Урала (где популяции *D. guilielmi* вымерли, не оставив потомков).

Анализ роли экогенетических процессов у других видов млекопитающих — задача будущих исследований. Степень же динамики разных групп животных в истории зооценозов гор Южного Урала можно проследить и на имеющемся материале. Безусловно, наиболее динамичной группой среди животного населения Южного Урала оказались крупные млекопитающие; среди них лишь небольшая часть от числа видов, обитавших здесь в начале позднего плейстоцена, дожила до современности, причем на рубеже плейстоцена и голоцена исчезло 52% от числа видов, встречавшихся здесь накануне этого рубежа. Для мелких грызунов соответствующие величины составили 42%. Большая устойчивость мелких грызунов связана, вероятно, не столько с тем, что им необходима меньшая площадь подходящих биотопов, сколько с более совершенными механизмами экологических и морфофизиологических адаптаций.

Анализ состава современной энтомофауны показывает, что население насекомых просто невозможно сравнивать с млекопитающими по устойчивости, так как здесь действуют механизмы совершенно другого уровня. И жизненная стратегия большинства групп насекомых в сочетании с экологической специализацией обеспечивает устойчивое существование, пусть в небольших по площади, но все же имеющихся в условиях гор разнообразных биотопах, в том числе и унаследованных с третичных времен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А. К. Копытные лемминги плейстоцена // Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М., 1973. Сб. 5. С. 320—353.
- Агаджанян А. К., Ербаева М. А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 200 с.
- Айрапетянц А. Э. Сони. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 189 с.
- Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 128 с.
- Антропоген Южного Урала // Под ред. В. Л. Яхимович. М.: Наука, 1965. 271 с.
- Арнольди Л. В. Жесткокрылые, или жуки Coleoptera // Животный мир СССР. М., 1953. Т. 4. С. 434—486.
- Арнольди Л. В. Жесткокрылые Крыма // Животный мир СССР. М., 1958. Т. 5. С. 122—128.
- Арнольди К. В., Шарова И. Х., Клюканова Г. Н., Бутрина Н. Н. Жужелицы (Carabidae, Coleoptera) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. М., 1972. С. 215—230.
- Арсланов Х. А. Радиоуглерод: геохимия и геохронология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 300 с.
- Баранов С. М. Колумбы шестого океана. Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1987. 192 с.
- Барышников Г. Ф. Плейстоценовые волки рода *Canis* Большого Кавказа // Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., 1986. С. 33—52. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 149).
- Березовчук Л. С. Растительность северо-восточной части Оренбургского Приуралья в плейстоцене и голоцене по палинологическим данным // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов, 1978. С. 96—101.
- Благовещенский Г. А. История лесов восточного склона Среднего Урала // Сов. ботаника. 1943. № 6. С. 4—16.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 380 с.
- Большаков В. Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969. С. 28—36.
- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
- Большаков В. Н., Смирнов Н. Г. Роль некоторых антропогенных факторов в увеличении темпов микроэволюции // Эволюционная теория и проблема «Человек — природа». Тарту, 1978. С. 36—41.
- Борисяк А. А. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 137—202.
- Боярская Т. Д., Малаева Е. М. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде (на примере восточного склона Урала, бассейнов Ангары, Алдана и п-ова Камчатка). М.: Наука, 1967. 201 с.
- Брадис Е. М. Торфяные болота Башкирской АССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1951.

Бударин А. М., Матис Э. Г. Жужелицы (Carabidae, Coleoptera) юга Магаданской области // Фауна и экология наземных членистоногих Сибири. Иркутск, 1981. С. 3—21.

Вангенгейм Э. А. Перигляциальная зона и особенности формирования фауны млекопитающих СССР в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 92—101.

Васильева Р. В. Экологические характеристики биоценологических комплексов жужелиц на юге смешанных лесов в Брянской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.

Верещагин Н. К. Кизеловская пещера-ловушка зверей на Среднем Урале // Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л., 1982. С. 37—44 (Тр. ЗИН АН СССР, Т. 111).

Верещагин Н. К. Краниологические характеристики современных и ископаемых медведей // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 6. С. 920—930.

Вернадский В. И. Размышления натуралиста. М.: Наука, 1975. 176 с.

Воробьева Э. И. Морфологические основы динамической устойчивости // Современные проблемы эволюционной морфологии. М., 1988. С. 6—28.

Воронин А. Г. Фауна и население жужелиц основных биотопов подзоны предлесостепных сосновых и березовых лесов таежной зоны южного Зауралья // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 45—56.

Габидуллин А. Ш. Убежище северных элементов булавоусых чешукрылых (*Lepidoptera*, *Rhopalocera*) на Южном Урале // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 10—12.

Генкель А. А., Осташева Е. И. Висячие болота окрестностей горы Яман-Тау на Южном Урале // Изв. Перм. биол. науч.-исслед. ин-та. 1933. Т. 8, вып. 6—8. С. 233—252.

Глазунов Д. К. Новый вид рода *Nebria Latr.* (Coleoptera, Carabidae) с Южного Урала // Рус. энтомот. обозрение. 1901. № 1—2. С. 20—22.

Горчаковский П. Л. Высокогорная растительность Яман-Тау — крупнейшей вершины Южного Урала // Ботан. журн. 1954. Т. 30, № 6. С. 827—841.

Горчаковский П. Л. Красноуфимская лесостепь — ботанический феномен Предуралья // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 1. С. 1574—1592.

Горчаковский П. Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. М.: Наука, 1987. 158 с.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 66).

Горчаковский П. Л. Растительность // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211—261.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 270 с.

Горчаковский П. Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.

Горчаковский П. Л., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. Растительность Урала на новой геоботанической карте // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1385—1400.

Грибова С. А., Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Гричук М. П., Гричук В. П. О приледниковой растительности на территории СССР // Перигляциальные явления на территории СССР. М., 1960. С. 66—100.

Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории

- СССР (Млекопитающие, палеолит). М., 1948. 521 с. (Тр. Ин-та геологических наук; Вып. 64).
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8).
- Громова В. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука, 1965. 142 с.
- Гуреев А. А. Зайцеобразные. М.; Л., 1964. 276 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 10).
- Давид А. И. Териофауна плейстоцена Молдавии. Кишинев, 1980. 186 с.
- Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 575 с.
- Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Т. 2. Тбилиси: Мецниереба, 1978. 523 с.
- Давиташвили Л. Ш. Экогенетические процессы частного значения // Сообщ. АН ГССР. 1947 а. Т. 8, № 7. С. 435—439.
- Давиташвили Л. Ш. Экогения жизненных областей и типов местобитаний // Сообщ. АН ГССР. 1947б. Т. 8, № 6. С. 387—391.
- Давиташвили Л. Ш. Экогения типов, классов и других подразделений органического мира // Сообщ. АН ГССР, 1947в. Т. 8, № 5. С. 313—319.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск, 1966. 148 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 56).
- Динесман Л. Г. Изучение истории биогеоценозов по норам животных. М.: Наука, 1968. 100 с.
- Динесман Л. Г. Палеоэкологические методы изучения истории современных биогеоценозов // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М., 1984. С. 4—13.
- Динесман Л. Г., Нейштадт М. И., Флеров К. К. Изучение голоценовой истории биогеоценозов в связи с проблемами биосферы // Общие методы изучения истории современных экосистем. М., 1979. С. 7—13.
- Дуброво И. А. Плейстоценовые млекопитающие Среднего и Южного Урала и их стратиграфическое значение // Науч. тр. Перм. политех. ин-та. 1966. Т. 20. С. 125—135.
- Жеребцов А. К. Фауна и экология жувелиц (Coleoptera, Carabidae) естественных биогеоценозов подзоны южной тайги Среднего Поволжья (на примере Раифского лесничества Волжско-Камского заповедника): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979.
- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 587—601.
- Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л.: Наука, 1977. 235 с.
- Зажигин В. С. К истории развития пеструшек (Rodentia, Microtinae) в антропогене Евразии // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188, № 3. С. 722—725.
- Зайберт В. Ф. Сложение неолитической ботайской культуры в Урало-Приуртышском междуречье // Использование методов естественных и точных наук при изучении древней истории Западной Сибири. Барнаул, 1983. С. 88—90.
- Зеликсон Э. М. Смена лесных ценогенетических комплексов на протяжении плейстоценового климатического ритма (на примере Центра Русской равнины) // Палинология четвертичного периода. М., 1985. С. 45—67.
- Игошина К. Н. Растительность Урала // Растительность СССР и зарубежных стран. М.; Л., 1964. С. 83—230.
- Ильвес Э. О., Лийва А. А., Пуннинг Я.—М. К. Радиоуглеродный метод и его применение в четвертичной геологии и археологии Эстонии. Таллинн: Изд-во АН ЭССР, 1974. 232 с.
- История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука, 1976. 290 с.
- Карачаровский В. В. Позднечетвертичная фауна пещер бассейна р. Юрюзани (Южный Урал) // Материалы и исследования по археологии Урала

- и Приуралья. М., 1951. Т. 2. С. 244—269. (Материалы и исследования по археологии СССР; № 21).
- Кац Н. Я., Кац С. В. О сменах растительности на восточных предгорьях Южного Урала в послеледниковое время // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 3. С. 89—97.
- Кашеваров Б. Н. Некоторые итоги изучения массовых видов жужелиц в высокогорной части Южного Урала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1983. С. 23.
- Кашеваров Б. Н. Особенности населения жужелиц в горно-таежной зоне Южного Урала // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 56—76.
- Кашкарров Д. Н., Коровин Е. П. Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны в Средней Азии // Журн. экологии и биоценологии. 1931. № 1. С. 28—87.
- Кириков С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 174 с.
- Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 347 с.
- Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.
- Киселев С. В. Позднеплейстоценовые жесткокрылые Зауралья // Палеонтол. журн. 1973. № 4. С. 70—73.
- Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-востока Сибири. М.: Наука, 1981. 116 с.
- Книсс В. А. Пещерная фауна юго-восточной Башкирии и ногохвостки (*Collembola*) как ее существенный компонент: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985.
- Князев А. В. Опыт получения бензола из небольших количеств костного вещества // Проблемы изучения истории современных биоценозов. М., 1984. С. 118—121.
- Колесников Б. П. Леса Челябинской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 125—156.
- Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Тр. Ильмен. гос. заповедника. 1961. Вып. 8. С. 105—129.
- Колесников Б. П. Растительность // Природа Челябинской области. Челябинск, 1964. С. 135—158.
- Колосов Ю. М. Насекомые Урала // Природа Урала. Свердловск, 1936. С. 233—251.
- Коржинский С. И. Об Урале как центре распространения растений // Тр. Спб. о-ва естествоиспытателей. Отд. ботаники 1895. Т. 25. С. 10—11.
- Коробейников Ю. И. Жужелицы Ильменского заповедника и их сезонная динамика активности // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. Свердловск, 1979. С. 44—62. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР; Вып. 130).
- Коробейников Ю. И. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 38—44.
- Коробейников Ю. И. О фауне и экологии жужелиц высокогорий Южного Урала // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального использования. Свердловск, 1986. С. 29.
- Коробейников Ю. И. Численность и биомасса дождевых червей (*Lumbricidae*) в лесах Ильменского заповедника // Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Свердловск, 1978. С. 86—96 (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР; Вып. 130).
- Коробейников Ю. И. Эколого-фаунистическая характеристика жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 33—34.
- Косинцев П. А. Особенности хозяйства восточного склона Урала в

- раннем железном веке // Проблемы Урало-Сибирской археологии. Свердловск, 1986. С. 79—89.
- Косинцев П. А. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 32—51.
- Косинцев П. А., Стефанов В. И. Особенности хозяйства населения лесного Зауралья и Приишимской лесостепи в переходное время от бронзового века к железному // Становление и развитие производящего хозяйства на Урале. Свердловск, 1989. С. 105—119.
- Кочев В. А. Копытный лемминг плейстоцена Северо-Востока европейской части СССР (морфология, эволюция, систематика, стратиграфическое значение) и сопровождающая фауна грызунов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1986.
- Красная книга Башкирской АССР. Редкие растения и животные. Проблемы их охраны. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1984. 199 с.
- Крашенинников И. М. Растительность // Природа Урала. Свердловск, 1936. С. 140—160.
- Крашенинников И. М. Географические работы. М.: Географгиз, 1954. 612 с.
- Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.: Наука, 1965. 419 с.
- Крыжановский О. Л. Еще раз о составе и происхождении альпийских фаун жесткокрылых // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 8. С. 1156—1165.
- Крыжановский О. Л. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodiidae, Trachurachidae, семейство Scarabidae. Л.: Наука, 1983. 341 с. (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т. 1, вып. 2).
- Кувшинова К. В. Климат // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 82—117.
- Кузьмина И. Е. Видовой состав и относительная численность млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л., 1982. С. 44—48. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. III).
- Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1975. № 43. С. 63—71.
- Кузьмина И. Е. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь верхнего Дона // Млекопитающие Восточной Европы в антропогене. Л., 1980. С. 91—118. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 93).
- Кузьмина И. Е. Уральская позднеплейстоценовая лошадь // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л., 1985. С. 64—88. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 131).
- Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. Л., 1971. С. 44—122. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 49).
- Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. М.; Л., 1938. 80 с. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 5).
- Кузьякин А. П. Зоогеография СССР. Биogeография. М., 1962. 182 с. (Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Крупской; Т. 109, вып. 1).
- Кузнецов А. И. Зоогеография Приамурья. М.: Наука, 1965. 155 с.
- Ланделиус Э. А. (мл.), Грэхем Р. У., Андерсон Э. и др. Наземная фауна позвоночных // Природные условия США в позднечетвертичное время: (поздний плейстоцен). Л., 1986. С. 242—275.
- Левковская Г. М. Палинологическая характеристика отложений в пещерах Кударо I и Кударо III // Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М., 1980. С. 128—151.
- Ливеровский Ю. А. Почвы СССР: Географическая характеристика. М.: Мысль, 1974. 462 с.
- Лидер В. А. Четвертичные отложения Урала. М.: Наука, 1976. 144 с.
- Маковский В. И., Панова Н. К. Формирование растительности верхнего горного пояса Южного Урала в голоцене // Развитие лесообразовательного процесса на Урале. Свердловск, 1977. С. 3—17.
- Макунина А. А. Ландшафты Урала. М.: Изд-во МГУ, 1974. 160 с.

Малеева А. Г. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов СССР. М., 1983. С. 146—178.

Малеева А. Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Тр. ЗИН АН СССР. 1976. Т. 66. С. 47—57.

Малеева А. Г. Позднеплейстоценовая полевка-экономка (*Microtus oesonotus* Pall.) из состава «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С. 25—35. (Уч. зап. Урал. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 115, вып. 9).

Малеева А. Г., Елькин Ю. А. Водяная полевка среднего и позднего плейстоцена в местонахождениях Зауралья и систематические взаимоотношения среднеплейстоценовых, позднеплейстоценовых и современных форм рода *Arvicola* (Rodentia, *Microtinae*) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Л., 1986. С. 98—117. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 156).

Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск: Изд. УрГУ, 1969. 156 с.

Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука, 1982. 186 с.

Матвеев А. Б. Вертикально-поясное распределение жуужелиц (*Coleoptera*, *Sagabidae*) в центральной части Южного Урала // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Уфа, 1985. С. 58.

Матвеев А. Б. Жуужелицы лиственных лесов Башкирского Предуралья // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1983. С. 36.

Медведев Л. Н. Колеоптерологический анализ // Частные методы изучения истории современных экосистем. М., 1979. С. 128—135.

Медведев Л. Н. Методика и перспективы применения колеоптерологического анализа для изучения четвертичных отложений и история формирования биогеоценозов // История развития растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене. М., 1968. С. 115—123.

Медведев Л. Н. О составе энтомокомплексов из голоценовых копролитов барсука в Подмоскowie // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 183—193.

Меклаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука, 1987. 126 с.

Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала) / Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.

Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР. М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 223 с.

Млекопитающие Советского Союза. Т. I. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 776 с.

Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.

Назаров В. И. Жесткокрылые из местонахождения Рубежное и среда их обитания // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 79—88.

Назаров В. И. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеонтологическим данным. М., 1984. 96 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 205).

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Некрасов Е. С. Биологические особенности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1973.

Немкова В. К. История растительности Предуралья за поздне- и послеледниковое время // Актуальные вопросы современной геохронологии. М., 1976. С. 259—276.

Немкова В. К. Стратиграфия поздне- и послеледниковых отложений Предуралья // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа, 1978. С. 4—45.

Немкова В. К. Флора и растительность Предуралья в плиоцене, плейстоцене и голоцене // Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. М., 1981. С. 69—77.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических ком-

- плексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221—230.
- Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Разновременные карты растительности (на примере Красноуфимской лесостепи) // Геоботаническое картографирование. Л., 1987. С. 26—39.
- Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. 279 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1969. 740 с.
- Окладников А. П., Петрин В. Т. Новая пещера на Урале с палеолитическими росписями // Природа, 1982. № 1. С. 70—75.
- Оленев А. М. Урал и Новая Земля. Очерк природы. М.: Мысль, 1965. 215 с.
- Ольшванг В. Н. Зоогеографический очерк чешуекрылых Полярного Урала // Материалы 7-й Всесоюзной зоогеографической конференции. М., 1979. С. 63—65.
- Ольшванг В. Н. К исследованию продуктивности северного пластинчатого червеца // Материалы 4-го Всесоюзного совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск, 1984. Ч. 4. С. 31—32.
- Ольшванг В. Н., Малоземов А. Ю. Население хортобионтных членистоногих в горной тундре Южного Урала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 121—130.
- Оноприенко В. И., Симakov К. В., Дмитриев А. Н. Методология и понятийный базис геохронологии. Киев: Наук. думка, 1984. 128 с.
- Павер К. Л. Изучение видообразования и новые модели процесса эволюции // Основы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 115—133.
- Павер К. Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 2. С. 165—176.
- Павер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1965. 497 с.
- Панова Н. К. Формирование растительного покрова среднегорного высотного пояса Южного Урала с изменениями климата в голоцене // Взаимосвязь среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981. С. 40—57.
- Панова Н. К. История горных лесов центральной части Южного Урала в голоцене // Лесоведение. 1982. № 1. С. 26—34.
- Панова Н. К., Макаровский В. И. О голоценовой динамике растительности и возрасте болот в верхнем таежном поясе горы Яман-Тай // Восстановительная и возрастная динамика в таежных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1987. С. 95—102.
- Панова Н. К., Смирнов Н. Г. Ископаемый помет полевков как источник палеоэкологической информации // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 65—80.
- Перель Т. С. Дождевые черви (Lumbricidae) Южного Урала // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 9. С. 1321—1328.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами Lumbricidae и других Megadrili). М.: Наука, 1979. 272 с.
- Петерсен В. Э. Предварительный отчет о путешествии для изучения *Lepidoptera* и их распространение по Уральскому хребту в 1903 г. // Изв. Рус. Геогр. о-ва. 1924. Т. 40. С. 631—634.
- Петренко А. Г. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука, 1984. 173 с.
- Петрин В. Т., Смирнов Н. Г. Палеолитические памятники в горах Среднего Урала и некоторые вопросы палеолитоведения Урала // Археологические исследования на Урале и в Западной Сибири. Свердловск, 1977. С. 56—71.
- Плейстоцен Предуралья / Яхимович В. Л., Немкова В. К., Сиднев А. В. и др. М.: Наука, 1987. 112 с.
- Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 204 с.

- Программа исследований по исторической экологии // Экология. 1977. № 4. С. 104—112.
- Пропп В. Я. Исторические корни волшебной сказки. Л.: Изд-во ЛГУ, 1986. 365 с.
- Раутиан А. С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. М., 1988. Т. 2. С. 76—117.
- Раушенбах Ю. О. Экогенез домашних животных. М.: Наука, 1985.
- Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. думка, 1985. 168 с.
- Румянцева А. Я. Климат // Природа Челябинской области. Челябинск, 1964. С. 60—89.
- Рябова Т. П. Обоснование возраста и спорово-пыльцевого комплекса голоценовых торфяников Башкирского Предуралья // Материалы по флоре и растительности Юго-Востока. Саратов, 1968. С. 110—114.
- Рябова Т. П. Развитие растительности Башкирского Предуралья в голоцене // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1965. № 1. С. 134—138.
- Савинецкий А. Б., Соколовская В. Т. Пыльцевые спектры экскрементов птиц // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М., 1984. С. 24—28.
- Савченко Е. Н. Комары-долгоножки семейства Tipulidae. Общая часть и начало систематической части: подсем. Dolichopezinae: подсем. Tipulinae (начало). Л.: Наука, 1983. 585 с. (Фауна СССР. Насекомые, двукрылые; Т. 2, вып. 1—2).
- Седых К. Ф. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1974. 191 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Иностран. лит., 1948.
- 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. Динамика териофауны и изменчивость некоторых млекопитающих Среднего, Южного Урала и Зауралья в голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1976.
- Смирнов Н. Г. К определению понятия «вековая изменчивость» // Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1977. С. 31—32.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Смирнов Н. Г., Косинцев П. А., Бородин А. В. Влияние хозяйственной деятельности древнего населения на экосистемы Западной Сибири и Зауралья // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981. С. 166—178.
- Соколова Л. А. Основные черты растительности западного склона (северной части) Южного Урала // Геоботаника. М.; Л., 1951. Вып. 7. С. 134—180.
- Сотникова М. В. К истории рода *Gulo* в Евразии // Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л., 1982. С. 65—73. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 111).
- Стефановский В. В. Четвертичные отложения восточного склона Южного Урала и Зауралья // Стратиграфия четвертичных (антропогенных) отложений Урала. М., 1965. С. 172—190.
- Сулержицкий Л. Д., Рябинин А. Л., Динесман Л. Г. Динамический режим измерения активности образцов как способ повышения надежности и точности радиоуглеродных датировок // Проблемы изучения истории современных биоценозов. М., 1984. С. 102—117.
- Сухов В. П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала // К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа, 1978. С. 64—83.
- Тихомирова А. Л., Маракушина Л. П., Пронова Г. Я. Сезонность попадания напочвенных жуков в канавки в двух типах леса в Южном Зауралье // Экология почвенных беспозвоночных. М., 1973. С. 174—180.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековец Л. И. Грызуны верхнеэоценовых и раннеантропоценовых отложений Хаджибейского лимана. Киев: Наук. думка, 1987. 208 с.

Тупикова Н. В. Картографирование животного населения // Биогеография. М., 1976. Т. 1. С. 98—218.

Тюлина Л. Н. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Изв. Всесоюз. Геогр. о-ва. 1931. Т. 63, вып. 5—6. С. 453—499.

Федорова Р. В. Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1952. Вып. 52. С. 91—103.

Фридолин В. Ю. Фауна Северного Урала как зоогеографическая единица и как биоценотическое целое // Труды Ледниковых экспедиций. М., 1936. № 1. С. 245—270.

Хвалина Н. Я. О растительности бассейна реки Сакмары во второй половине верхнего плейстоцена // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1963. № 4. С. 122—126.

Холдейн Дж. Б. С. Время в биологии // Природа. 1966. № 8. С. 37—44.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

Цветаев А. А. Геоботаническая характеристика горного района Ирмель (Южный Урал) // Зап. Баш. фил. ВГО СССР. 1960. Вып. 3. С. 87—100.

Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. 284 с.

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

Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука, 1986. 143 с.

Черных И. И., Малеева А. Г. Узкочерепная полевка (*Microtus Stenocranius gregalis* Pall.) из состава позднплейстоценовой «смешанной фауны» юга Тюменской области // Фауна Урала и пути ее реконструкции. Свердловск, 1971. С. 15—25. (Уч. зап. Урал. гос. ун-та. Сер. биол.; № 115, вып. 9).

Чигуряева А. А., Хвалина Н. Я. Материалы к флоре и растительности Башкирского Предуралья в голоцене // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1961. № 1. С. 131—139.

Чигуряева А. А., Яхимович В. Л. О флоре и растительности Предуралья в среднекачгильское — голоценовое время // Антропоген Южного Урала. М., 1965. С. 164—187.

Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963а. Т. 42, вып. 3. С. 417—433.

Шварц С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 5. С. 441—444.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963б. 130 с. (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 33).

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 65).

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 3. Земноводные. Свердловск, 1971. 60 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 79).

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 58).

Шиленков В. Г. О систематике и географическом распространении жуликов рода *Nebria* Latr. (Coleoptera, Carabidae) Уральских гор // Биогеография и краеведение. Пермь, 1974. С. 60—63. (Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та; Т. 31).

Шиленков В. Г., Воронов Г. А. Эколого-фаунистическая характеристика населения жуликов южной тайги Камского Приуралья // Вопросы эко-

логии и териологии. Пермь, 1973. С. 88—115. (Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та; Т. 109).

Шиятов С. Г. Дендрохронология Мангазеи // Проблемы абсолютного датирования в археологии. М., 1972. С. 119—121.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они важны. М.: Мир, 1987. 259 с.

Якобсон Г. Г. Жуки России, Западной Европы и сопредельных стран. Спб., 1905—1916. 1024 с.

Яхимович В. Л., Немкова В. К., Попова-Львова М. Г. Сводный разрез плиоцена и плейстоцена в районе деревень Султанаева и Юлушева // Фауна и флора плиоцена и плейстоцена (Опорный разрез Султанаева — Юлушева). М., 1983. С. 36—43.

Bigaj J. Szczatki Canidae z plejstocenu Polski // Folia Quatern. 1963. Т. 3. Р. 255.

Bonifay M. F. Palaeoclimatologie quantitative: methode fondée sur les grands mammifères quaternaires et premiere application aux regions sud de la France // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1982. N 38. P. 207—226.

Chaline J. Arvicolid Data (Arvicolidae, Rodentia) and Evolutionary Concepts // Evol. Biol. 1987. V. 21. P. 237—310.

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

Cooper G. R. A Pleistocene Coleopterous fauna with arctic affinities from Fladbury, Worcestorshire // Quart. J. Geol. Soc. 1962. V. 118. P. 103—123.

Cooper G. R. Insects remains from Mid Weichselian deposits at Peel, the Netherlands // Meded. Rysks. Geol. Vienst. Pt 3. 1969. N 20. P. 79—83.

Dittrich L. Milchgebissentwicklung und Zahnweehsel beim Braunbären (U. arctos L.) und anderen Ursiden // Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Leipzig, 1960. Bd 101, H. 1. S. 1—141.

Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. V. 3. P. 11—151.

Haldane J. B. S. Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution // Evolution. 1949. N 1. P. 51—56.

Handbuch der Säugetier Europas // Herausgegeben von Jochen Niethammer und Franz Krapp. Wiesbaden, 1978. Bd 1. Nagetiere 1. 476 p.

Janossy D. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1986. 208 p.

Kusnezov N. J. (Кузнецов Н. Я.) Some new Eastern and American elements in the fauna of Lepidoptera of Polar Europe // Докл. АН СССР. 1925. С. 119—122.

Kurtén B. Fossil glutton (Gulo gulo L.) from Tornewton Cave, South Devon // Commentationes Biologicae. 1973. V. 66. P. 3—8.

Kurtén B. Pleistocene Mammals of Europe. L.: Weidenfeld and Nicolson, 1968. 317 p.

Kurtén B. Rates of evolution in fossil mammals // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. V. 24. P. 205—215.

Kurtén B. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenmüller and Heinroth // Acta Zool. Fennica. 1955. V. 90. P. 1—48.

Lindroth Ch. Interglacial insect remains from Sweden // Sver. Geol. Unders., Ca. 1948. N 492. P. 1—20.

Matthews I. V. Tertiary and quaternary environments: historical background for an analysis of the Canadian insect fauna // Mem. Entomol. Soc. Can. 1979. V. 108. P. 31—86.

Nadachowski Adam. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 1982. 109 p.

Poppius B. Die Coleopteren des arctischen Gebietes // Fauna Arctica. Jena, 1910. Bd 5. S. 291—447.

Storch G. Zur Pleistozän-Holozän-Grenze in der Kleinsäugerfauna Süddeutschlands // Zt. Säugetierkunde. 1974. Bd 39, H. 2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ И МЕТОДЫ ИСТОРИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ (<i>Н. Г. Смирнов</i>)	5
1.1. Место исторического исследования в решении эволюционных проблем	5
1.2. О разных масштабах биологического времени	7
1.3. Структура и методы исторической экологии	12
1.4. Соотношение исторического метода и актуализма при решении задач исторической экологии и палеогеографии	13
1.5. Изучение экогенеза— центральная задача эволюционной экологии животных	18
1.6. Процедура исторического исследования экогенеза	22
ГЛАВА 2. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОТЫ ЮЖНОГО УРАЛА	32
2.1. Современные климатические условия и растительность района исследований (<i>Н. К. Панова</i>)	32
2.2. Современное распределение мелких млекопитающих в горах Южного Урала (<i>В. Н. Большаков</i>)	39
2.3. Географический анализ энтомофауны горных лесов Южного Урала в связи с историей ее развития (<i>Ю. И. Коробейников, В. Н. Ольшванг, Н. Г. Ерохин</i>)	45
ГЛАВА 3. ОПИСАНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТАТКОВ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ И МЕТОДЫ ИХ ИССЛЕДОВАНИЯ (<i>Н. Г. Смирнов, Н. К. Панова, П. А. Косинцев, Н. Г. Ерохин, Г. В. Быкова</i>)	68
3.1. Методы полевых и лабораторных работ	68
3.2. Игнатиевская пещера	73
3.3. Пещера Прижим II	93
3.4. Пещера «Аленушка»	99
3.5. Навесы Сим I и Сим II	101
3.6. Грот Сим III	106
3.7. Первая Серпиевская пещера	108
3.8. Вторая Серпиевская пещера	122
3.9. Местонахождение Аша I	127
3.10. Идрисовская пещера	131
3.11. Местонахождение Идрисово	137
3.12. Навес Устиново	137
ГЛАВА 4. ИСТОРИЯ ОТДЕЛЬНЫХ КОМПОНЕНТОВ БИОТЫ ЮЖНОГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ	144
4.1. История развития растительности горной части Южного	243

Урала в позднем плейстоцене и голоцене, по палинологическим данным (<i>Н. К. Панова</i>)	144
4.2. Основные этапы развития фауны мелких млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене (<i>Н. Г. Смирнов</i>)	159
4.3. История развития фауны крупных млекопитающих (<i>П. А. Косинцев</i>)	171
ГЛАВА 5. ДИНАМИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ (<i>Н. Г. Смирнов</i>)	179
5.1. Узкочерепная полевка	179
5.2. Полевка-экономка	188
5.3. Водяная полевка	191
5.4. Копытные лемминги	195
5.5. Степная пеструшка	199
5.6. Лесная и желтогорлая мыши	201
5.7. Хомячки Эверсмanna и серый	202
ГЛАВА 6. ОПИСАНИЕ МОРФОЛОГИИ ОСТАТКОВ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (<i>П. А. Косинцев</i>)	207
6.1. Пещерные медведи	207
6.2. Волк	217
6.3. Лошадь	220
6.4. Заяц	221
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	224
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	233

**Николай Георгиевич Смирнов,
Владимир Николаевич Большаков,
Павел Андреевич Косинцев,
Ната Константиновна Панова,
Юрий Иванович Коробейников,
Владимир Николаевич Ольшванг,
Николай Геннадьевич Ерохин,
Галина Владимировна Быкова**

**ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ ГОР
ЮЖНОГО УРАЛА**

Рекомендовано к изданию
ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО АН СССР
по плану выпуска 1990 г.

Редактор А. И. Пономарева
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Н. Р. Рабинович
Корректоры Г. К. Лохнева, Г. Н. Старкова

НИСО № 141(88)—1620. Сдано в набор 26.09.90.
Подписано в печать 19.02.91. Формат 60×90^{1/16}.
Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная.
Печать высокая. Усл. печ. л. 15,5. Уч-изд. л. 17.
Тираж 600. Заказ № 100. Цена ~~2 р. 80 к~~ *5 р. 60 к.*

Институт экологии растений и животных.
620008, Свердловск, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202.
Типография издательства «Уральский рабочий».
Свердловск, пр. Ленина, 49.