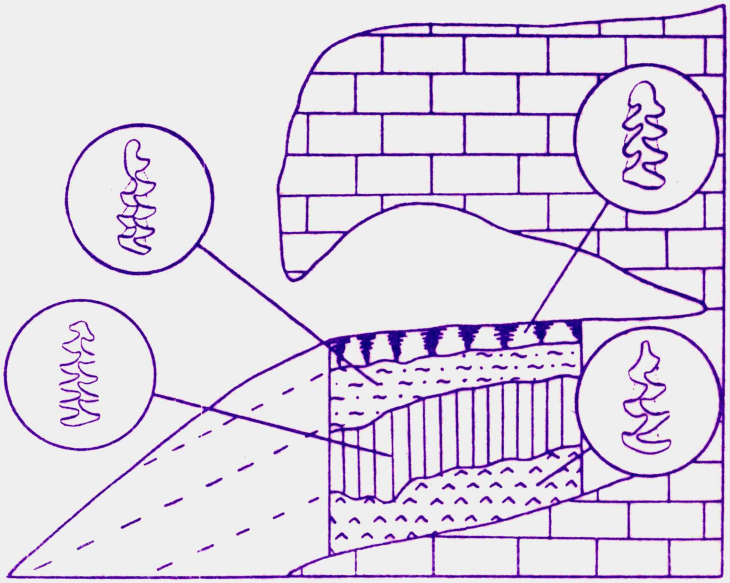
Н. Г. Смирнов

Мелкие млекопитающие среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
URALS DEPARTMENT
INSTITUTE OF PLANT & ANIMAL ECOLOGY

N.G. SMIRNOV

SMALL MAMMALS OF THE MIDDLE URALS IN LATE PLEISTOCENE/HOLOCENE

EKATERINBURG
NAUKA

1993

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Н.Г. СМИРНОВ

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СРЕДНЕГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

ЕКАТЕРИНБУРГ
УИФ <<НАУКА>>

1993

УДК 591.5 (470.55/57)

Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене / Н.Г. Смирнов. Екатеринбург: УИФ Наука, 1993. ISBN 5-02-007345-8.

Представленная палеофаунистическая сводка по мелким млекопитающим из отложений позднего плейстоцена и голоцена Среднего Урала содержит описания девяти многослойных местонахождений в карстовых полостях бассейнов рек Уфы и Чусовой. Большинство их имеют радиоуглеродные датировки. Выделены и охарактеризованы локальные фауны, отражающие основные этапы формирования современного облика фауны Среднего Урала. История мелких млекопитающих сопоставлена с палинологическими данными; показано влияние на биоту деятельности человека.

Работа рассчитана на зоологов, экологов, палеогеографов, археологов и других специалистов по истории формирования современной биоты.

Табл. 9. Илл. 3. Библиогр. 21 назв.

Ответственный редактор
кандидат биологических наук **Ф. В. Кряжимский**

Рецензент к. б. н. А. В. Бородин

Small Mammals of the Middle Urals in Late Pleistocene / Holocene / N. G. Smirnov. Ekaterinburg: Nauka. 1993. ISBN 5-02-007345-8.

The book represents the results of study of the fossil small mammals from Late Pleistocene / Holocene deposits of nine complex cavity sites situated in the basins of rivers Ufa and Tchusovaya (Middle Urals). The majority of them are radiocarbon dated. Local faunas have been described showing the main stages of the modern fauna development in the Middle Urals. The faunal data are added with pollen records; effect of human activities has been shown, too.

The book is intended for specialists in zoology, ecology, paleogeography, archeology, and others dealing with the problems on modern biota shaping.

Figs. 3. Tables 9. Ref. 21.

Editor F. V. Kryazhimsky

Reviewer A. V. Borodin

ISBN 5-02-007345-8

© Уральская издательская фирма "Наука", 1993

ВВЕДЕНИЕ

Эта работа представляет собой сводку новых материалов по истории развития фаун мелких млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Материалы получены в результате раскопок ряда карстовых полостей группой исторической экологии под руководством автора (рис. 1). Исключение составляет описание фауны из двух горизонтов грота Большой Глухой, который исследовали Б. И. Гуслицер, П. Ю. Павлов и В. А. Кочев. Последний передал описанные здесь материалы автору данной работы. Предварительные результаты изучения некоторых материалов, приведенных здесь, опубликованы ранее, большая часть приводится впервые. Исследование ряда местонахождений продолжается.

Из территорий, примыкающих к Среднему Уралу, наиболее подробно изучено среднее и южное Зауралья (Малеева, 1982) - плейстоценовая фауна. Однако голоценовая фауна здесь остается почти не исследованной, что затрудняет сопоставление наших данных по Среднему Уралу с аналогичными процессами на соседних территориях. В большей степени это возможно для Южного Урала, где изучены ряд этапов становления современной фауны в позднем плейстоцене и голоцене (Историческая экология животных. . . , 1990).

Благодарности: автор приносит искреннюю благодарность сотрудникам группы исторической экологии Института экологии растений и животных УрО РАН А. В. Бородину, Н. Г. Ерохину, А. В. Лобановой, А. Е. Некрасову, О. М. Короне и ученым Института Истории и археологии УрО РАН В. Н. Широкову, Н. Р. Тихоновой, С. Е. Чаиркину, принимавшим участие в раскопках и сборе материала. Особую признательность выражаю Т. П. Коуровой и М. В. Ражевой за большую помощь в первичной обработке материала. В экспедиционных работах в разные годы участвовали студенты Уральского, Эдинбургского университетов и Университета г. Глазго. Существенную помощь в организации экспедиционных работ на территории Среднеуральского природного парка оказывал его директор А. В. Добров. Радиоуглеродное датирование образцов проведено в лаборато-

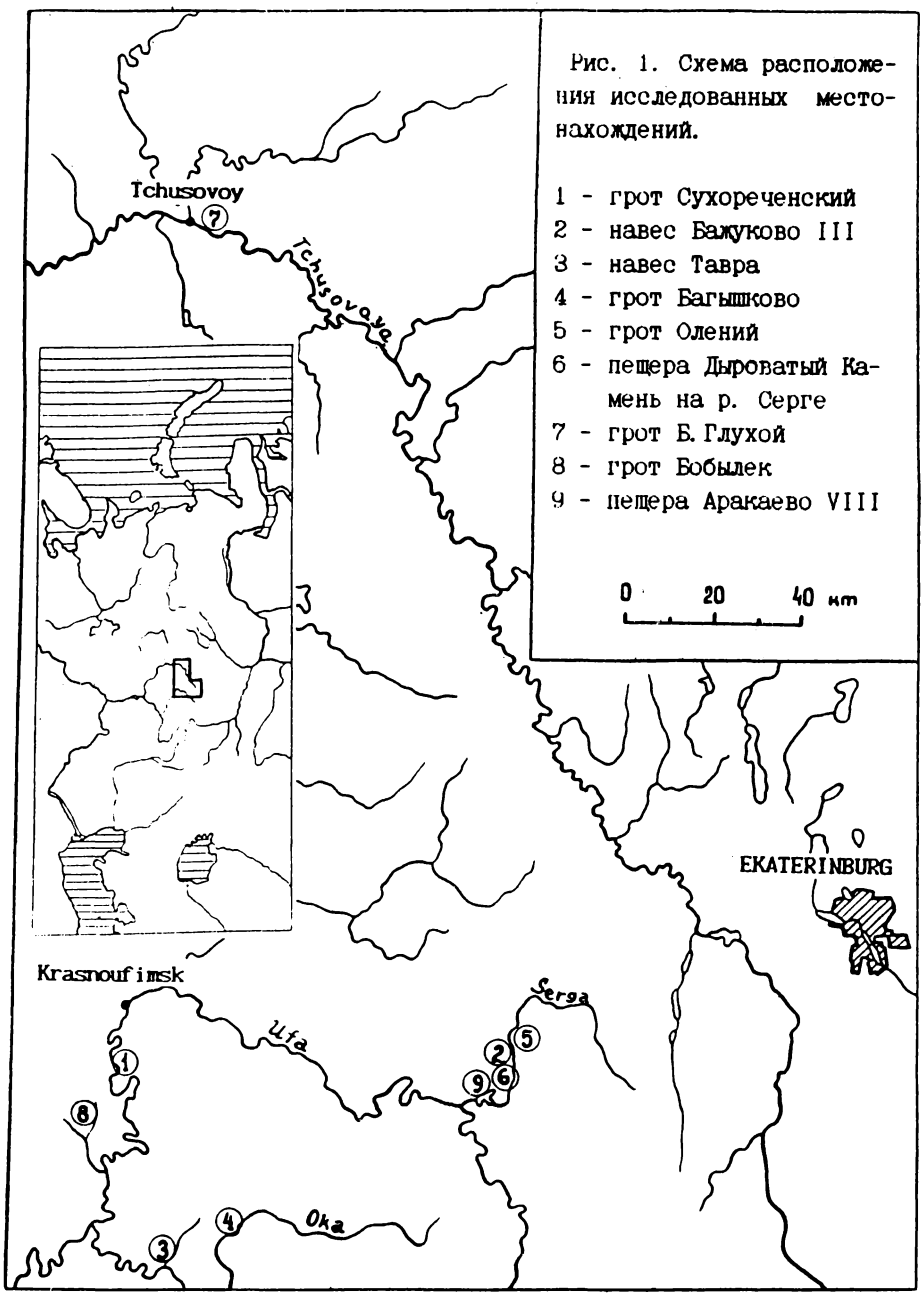


Рис. 1. Схема расположения исследованных местонахождений.

1 - грот Сухореченский
2 - навес Бажуково III
3 - навес Тавра
4 - грот Багышково
5 - грот Олений
6 - пещера Дыроватый Камень на р. Серге
7 - грот Б. Глухой
8 - грот Бобылек
9 - пещера Аракаево VIII

риях Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург), Института эволюционной морфологии и экологии животных РАН (Москва), Геологического института РАН (Москва).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (код проекта 93-04-6718). Руководителям всех перечисленных организаций автор приносит свою благодарность.

В подготовке рукописи к изданию, особенно материалов на английском языке, большую помощь оказала Г. В. Быкова.

ОЧЕРК СОВРЕМЕННОЙ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Средний Урал простирается от 59 до 56 градусов с. ш.. Большая часть описанных местонахождений расположена на широте 57 градусов на западном склоне хребта. Это наиболее низкогорное место Уральского хребта: высота основной части территории не достигает 400 м над уровнем моря, а самая высокая точка - гора Щунут-Камень - имеет высоту 726 м над уровнем моря. Данное пространство особенно интересно для изучения динамики фауны Среднего Урала в голоцене, так как здесь соприкасаются таежные и лесостепные ландшафты с вкраплениями элементов широколиственных лесов. Лесостепные участки на западном склоне Среднего Урала не имеют контактов с зональной лесостепью, они выглядят как лесостепной остров среди лесной зоны и именуются Красноуфимской лесостепью. Здесь среди фауны грызунов нет ни одного степного вида. На восточном склоне лесостепь распространена дальше на север, в глубь лесной зоны, и не изолирована от зональной Зауральской лесостепи. Там ныне обитают такие виды степной зоны, как узкочерепные полевки, слепушонки, суслики. Хребтовая часть, разделяющая восточный и западный склоны, хотя и имеет ничтожное превосходство по высоте над равнинами и к тому же пересечена долинами рек, занята таежной растительностью. Эта небольшая преграда служит барьером, отделяющим Красноуфимскую островную лесостепь от зональной Зауральской.

Современная фауна мелких млекопитающих Среднего Урала описана в ряде работ (Марвин, 1969; Большаков, 1977; Мелкие млекопитающие..., 1986). Все виды, обитающие ныне на Урале, можно разделить на группы по приуроченности к отдельным биотопам.

Так, группу лесных биотопов составляют белка, летяга, бурундук, лесная и желтогорлая мыши, лесная мышовка, красная, рыжая, красно-серая и темная полевки, лесной лемминг. Виды луговых биотопов - обыкновенный хомяк, полевая мышь, обыкновенная полевка. Околоводные биотопы и сырые луга населяют водяная полевка и полевка-экономка, степные биотопы - степная пищуха, большой суслик, серый хомячок, степная пеструшка, узкочерепная полевка (подвид M. gregalis gregalis). В тундровой зоне в сухих тундровых биотопах обитают копытный лемминг и узкочерепная полевка (подвид M. gregalis major), во влажных, болотистых биотопах - сибирский лемминг, полевка Миддендорфа и экономка. Специфические биотопы каменных россыпей на Приполярном Урале населяет альпийская пищуха (O. alpina hyperborea).

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ГРЫЗУНОВ

В специальных работах нами проанализирована возможность перенесения биотопической приуроченности голоценовых мелких млекопитающих на их плейстоценовых предков (Смирнов, 1992). При этом оговаривается, что такая процедура требует существенных оговорок, по крайней мере, по двум причинам. Первая заключается в неодинаковости самих биотопов в голоцене и плейстоцене, вторая - в изменении экологических свойств видов и подвидов изучаемых животных. Эти явления, называемые экогенезом, выражены у разных видов и в разных типах экосистем в неодинаковой степени. Так, ныне стенотопный род копытных леммингов, представленный в тундрах Евразии видом D. torquatus, существенно отличался от копытного лемминга D. guilielmi, обитавшего в перигляциальной лесостепи позднего плейстоцена. Это отличие, вероятно, по масштабу было таким же, как отличие современной тундры от этой самой перигляциальной лесостепи. Биотопическая приуроченность позднеплейстоценового подвида узкочерепной полевки M. gregalis kriogenicus была аналогична таковой плейстоценового копытного лемминга и отлична от приуроченности обоих современных подвидов, населяющих один - степи, другой - тундру. Этих зверьков - позднеплейстоценового копытного лемминга и узкочерепную полевку позднеплейстоценового подвида - можно считать индикаторами специфических биотопов, составлявших

основу перигляциальной лесостепи. Кроме того, в том ландшафте обитали виды, ныне населяющие луговые, степные и лесные биотопы. Виды лесных местообитаний в этих сообществах были крайне редки. В уже упомянутой работе (Смирнов,1992) с помощью факторного анализа было показано, что эти биотопические группировки выделяются не только в голоценовых, но и в перигляциальных фаунах, и что они, за некоторыми исключениями, аналогичны голоценовым. В эти исключения попадают водяная полевка и экономка, связь которых с околоводными лугами в плейстоцене, вероятно, была не столь тесной, как в голоцене. Наиболее сложен вопрос о вычленении в перигляциальной фауне видов тундровых биотопов. Скорее всего, прямых аналогов тундровых биотопов на Среднем и Южном Урале в позднем плейстоцене не существовало. Наиболее близкими к ним были относительно влажные биотопы, населенные сибирским леммингом. Этот вид в факторном пространстве занимает специфическое место, неизменно далекое от копытного лемминга, но, как правило, близкое к видам , обитающим во влажных лесных или луговых биотопах.

ОПИСАНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

При описании фаунистических сборов применялись некоторые методические приемы, требующие разъяснения. Так, во всех таблицах количество остатков каждого вида приведено в процентах, а не в абсолютном значении. Проценты вычислены на основе учета количества обнаруженных щечных зубов. Последнее для каждого вида делили на число таких зубов у одной особи этого вида с одной стороны. После получения такого коррегированного количества остатков вычисляли процентные отношения.

При обобщении материалов проводили деление видов на группы по относительному обилию их остатков. К группе очень многочисленных отнесены виды, доля остатков которых превышала 30 %. Многочисленными считались виды с процентом остатков от 10 до 29; обычными - от 1 до 9, редкими - от 0.2 до 1, очень редкими - менее 0.2 %.

Для некоторых местонахождений вычислены показатели видового разнообразия и степени выровненности долей видов. Методики и формулы, по которым проводились расчеты, опубликованы ранее (Смирнов, 1992).

ГРОТ СУХОРЕЧЕНСКИЙ

Грот Сухореченский находится в одноименной скале на правом берегу р. Уфа между поселками Сарана и Марийские Ключики в Красноуфимском районе Свердловской области. Этот участок долины является границей, отделяющей Красноуфимскую лесостепь от Уфимского плато. Грот находится на высоте около 80 м над рекой и представляет собой небольшую полость шириной 1 м, глубиной 1.5 м, высотой 1,5 м. Рыхлые отложения вскрыты на площади 1 х 0.5 м горизонтами по 3 см до глубины 35 см; ниже находится скальное ложе грота. Описание рыхлых отложений, включающее радиоуглеродные даты каждого горизонта, тафономические наблюдения, гранулометрию отложений, палинологические спектры, анализ остатков семян растений, костей рыб и млекопитающих и археологических находок, опубликовано (Грот Сухореченский..., 1992). Радиоуглеродное датирование показало, что накопление рыхлых отложений происходило неравномерно, с перерывами (табл. 1). Нижняя часть отложений (горизонты 9 - 12) сформировалась в третьей фазе суббореального периода 3 тыс лет назад; продолжительность формирования этих горизонтов не более 200 лет. Горизонты 7 и 8 образовались 2 тыс. лет назад, т. е. после перерыва в тысячу лет, в первой фазе субатлантического периода; их формирование продолжалось всего около ста лет. Горизонты 3, 4 и 5 образовались в интервале 900 - 600 лет назад, во второй фазе субатлантического периода. Период формирования поверхностных горизонтов 1 и 2 продолжался около 250 лет и был отделен от конца периода формирования третьего горизонта перерывом в 450 лет. Особенно важно, что отложения в этом гроте начали формироваться на скальном ложе, и отсутствие в гроте более древних отложений исключает вероятность попадания в изучаемые фауны костных остатков из плейстоценовых или раннеголоценовых слоев.

Полноценно можно охарактеризовать фауны только из горизонтов 1-2 и 3-5, тогда как из горизонтов 7-8 и 9-12 это сделать невозможно из-за малого количества обнаруженных там остатков. Однако даже по имеющимся материалам заметны яркие качественные и некоторые существенные количественные различия

Таблица 1.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях грота Сухореченский (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Горизонты, время их образования (в годах от н. д.)			
	1-2 (0-250)	3-5 (600-900)	7-8 (2000)	9-12 (3000)
Ochotona pusilla	-	-	-	0,3
Sciurus vulgaris	0,2	0,1	-	0,3
Pteromys volans	0,4	0,3	-	0.2
Tamias sibiricus	0,2	0,1	-	-
Sicista cf. betulina	-	-	-	1,6
Apodemus agrarius	0,5	-	5,4	-
Ap. sylvaticus	6,2	9,8	-	1,6
Ap. flavicollis	-	0,2	-	-
Cricetus cricetus	13,7	7,7	-	1,6
Clethrionomys ex gr rutilus-glareolus	2,5	9,3	38,5	15,5
Cl. rufocanus	1,0	0,6	4,2	5,2
Arv. terrestris	27,2	21,3	10,8	49,2
Microtus gregalis	-	1,3	-	2,4
M. oeconomus	0,5	0,8	-	0,9
M agrestis	2,8	4,0	30,7	7,9
M. arvalis	44,7	43,3	-	6,6
Myopus schisticolor	-	0,1	10,2	-
Rattus norvegicus	+	+	-	-
Всего щечных зубов	1704	1279	99	391
Показатель видового разнообразия (d)	1,93	2,39	-	-
Показатель выровненности долей видов (e)	0,60	0,62	-	-

в составе фаун из разных горизонтов, дающие представление о направлении и масштабах динамики фауны в конце среднего и в позднем голоцене.

В позднеголоценовых слоях отсутствуют остатки степной пищухи, которые встречены в отложениях придонных слоев. Другой степной вид - узкочерепная полевка - встречен также в нижних горизонтах и в горизонтах, сформированных во второй фазе субатлантического периода. Все другие виды, найденные в отложениях грота, населяют лесные, луговые или околоводные биотопы; кроме того, в верхних горизонтах обнаружены остатки синантропного вида - серой крысы. Соотношение видов, обитающих в разных биотопах, в разных горизонтах неодинаково. В первых двух, безусловно, преобладают остатки луговых видов над лесными, степные же отсутствуют совсем. В горизонтах 3 - 5 такое соотношение лесных и луговых форм сохраняется, но появляются остатки одного степного вида - узкочерепной полевки. В горизонтах 7 и 8 остатков так мало, что обсуждать соотношение долей разных видов невозможно. В нижних горизонтах (9 - 12) количество остатков несколько больше, но все же недостаточно для полноценного анализа, и о долях разных видов нужно судить с некоторой осторожностью. Бросается в глаза резкое сокращение доли луговых видов (за счет уменьшения доли остатков обыкновенной полевки) и соответственный рост доли остатков лесных видов на фоне присутствия двух степных - узкочерепной полевки и сеноставки.

НАВЕС БАЖУКОВО III

Местонахождение расположено на правом берегу р. Серга в 3 км от пос. Бажуково Нижнесергинского района Свердловской области. Долина р. Серги соприкасается с северо-восточной окраиной Красноуфимской лесостепи, где остатки степей представлены ныне лишь участками остепненной растительности на берегóвых известняковых скалах. Местонахождение представляет собой скальный навес шириной 6 м , глубиной 3 м. Рыхлые отложения были вскрыты на площади 1 кв. м горизонтами по 5 см до глубины 1,1 м. Остатки мелких млекопитающих были изучены из каждого горизонта отдельно и затем сгруппированы, как показано в табл. 2. Радиоуглеродное датирование слоев из данного местонахожде-

Таблица 2.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях навеса Бажуково III (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Глубина, см		
	0 - 20	21 - 85	86 - 110
Ochotona pusilla	-	-	0,6
Sciurus vulgaris	0,35	0,31	-
Pteromys volans	0,15	-	-
Sicista cf. betulina	0,26	0,58	-
Apodemus agrarius	-	0,77	-
Ap. sylvaticus	0,18	0,77	-
Cricetus cricetus	1,79	1,11	3,1
Clethrionomys sp.	6,54	60,03	42,7
Arv. terrestris	50,33	11,28	11,0
Microtus gregalis	-	-	17,1
M. oeconomus	9,77	3,58	8,5
M agrestis	5,55	10,11	12,8
M. arvalis	18,91	10,29	4,3
Myopus schisticolor	0,17	0,86	-
Всего щечных зубов грызунов	23031	1930	42
Показатель видового разнообразия (d)	1,22	2,14	-
Показатель выровненности долей видов (e)	0,56	0,70	-

ния пока не проводили, но по некоторым признакам можно качественно оценить их возраст. Так, поверхностные отложения продолжают формироваться и в наше время - на некоторых костях обнаружены остатки мягких тканей. Сохранность остатков и литология в горизонтах 1 - 20 см были однородными и не отличались от таковых поверхностных слоев. На этом основании верхний слой от-

несен к концу позднего голоцена. Отложения с глубины 20-85 см (слой 2) представлены светло-серой супесью со щебенкой и отличались от вышележащих отсутствием гумуса. Ниже приведено фаунистическое обоснование позднеголоценового возраста слоя 2. Глубже 85 см встречен третий слой, представленный рыжеватым суглинком со щебенкой. Его предположительный возраст - средний голоцен.

Каждый из трех выделенных слоев обладает своеобразными чертами. Первые два содержат только такие виды, которые обитают в окрестностях изучаемого местонахождения и сейчас. Различия между фаунами из слоев 1 и 2 состоят в существенно иных соотношениях долей остатков видов с разной биотопической приуроченностью. В верхнем слое доля остатков луговых видов явно преобладает над таковой лесных. В слое 2, наоборот, остатков лесных видов существенно больше. Резкое сокращение доли остатков лесных видов в слое 1 по сравнению со слоем 2 произошло в основном за счет уменьшения доли рыжих полевок - почти в десять раз - и темной полевки - в два раза.

В фауне из слоя 3 наиболее многочисленны, как и в слое 2, лесные полевки рода Clethrionomys, однако там же встречены остатки степных пищух и узкочерепных полевок - степных видов, в настоящее время не обитающих на западном склоне Среднего Урала.

НАВЕС ТАВРА

Местонахождение расположено в южной части Красноуфимской лесостепи, в зоне контакта со смешанными лесами Уфимского плато, в 7 км к юго-западу от пос. Большая Тавра Красноуфимского района Свердловской области и в 3 км от места впадения р. Тавра в р. Ай. Площадь пола навеса - 1.3 кв. м. Мощность рыхлых отложений - 21 см, они вскрывались горизонтами по 5-7 см. Стратиграфически отложения делятся на два слоя, граница между которыми проходит на глубине 12 см. Радиоуглеродное датирование отложений не проводили. Возраст верхнего слоя, безусловно, позднеголоценовый, так как накопление в нем продолжается и в настоящее время. Нижний слой сформировался, скорее всего, в начале позднего голоцена - там обнаружены в совместном залегании остатки серой крысы и степной пищухи (табл. 3).

Таблица 3.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях навеса Тавра (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Горизонты, их глубина, см	
	1-3 (0-12)	4-5 (13-21)
Ochotona pusilla	-	0,35
Sciurus vulgaris	0,07	-
Pteromys volans	0,06	0,06
Tamias sibiricus	-	0,11
Sicista cf. betulina	0,05	0,57
Apodemus sp.	1,21	2,84
Cricetus cricetus	2,74	2,68
Clethrionomys sp.	0,48	2,59
Arv. terrestris	0,32	15,29
M. oeconomus	0,35	0,05
M. agrestis	0,05	4,18
M. arvalis	89,14	70,00
Rattus norvegicus	2,22	0,84
Всего щечных зубов грызунов	14808	1202
Показатель видового разнообразия (d)	1,41	1,89
Показатель выровненности долей видов (e)	0,22	0,44

Фауна из верхнего слоя содержит только виды, обитающие в окрестностях навеса до настоящего времени. Соотношение долей остатков разных видов хорошо отражает специфику соотношения биотопов в данной местности. Очень многочисленным видом здесь является обыкновенная полевка, обитающая не только на лугах, но и на сельскохозяйственных полях, которые занимают большую

часть окрестностей навеса. Доминирование обыкновенной полевки в сборах из верхнего слоя столь велико, что на долю всех остальных двенадцати обнаруженных там видов приходится лишь около 10 % остатков. Среди них наиболее многочисленными оказались обыкновенный хомяк и синантропный вид - серая крыса. Виды лесных биотопов присутствуют в фауне , но количество их остатков очень незначительно.

В нижнем слое встречены остатки тех же видов , что и в верхнем (отсутствуют лишь остатки белки) и, кроме того, найдены зубы бурундука и степной пищухи. Количество видов лесных и луговых биотопов в сравниваемых слоях одинаково, но в нижнем появляется представитель степной биоты - степная пищуха. Несколько различны и доли остатков разных видов и их групп. Остатки обыкновенной полевки, как и в верхнем слое, преобладают , но не столь сильно. На втором месте по доле остатков находится водяная полевка, на третьем - темная полевка. Оценивая соотношение остатков видов разных биотопических групп во втором слое, необходимо подчеркнуть , что, несмотря на безусловное преобладание остатков луговых видов, доля лесных по сравнению с первым слоем увеличилась и на фоне этого появились остатки степного вида - сеноставки.

ГРОТ БАГЫШКОВО

Грот Багышково находится, как и навес Тавра, в южной части Красноуфимской лесостепи. Он расположен на окраине д. Багышково, на левом берегу р. Ока. Вход в грот расположен на высоте 7 м над рекой. В непосредственной близости от входа был заложен шурф площадью 1 кв. м и глубиной 0,3 м. Верхняя часть отложений до глубины 15 см образована гумусированым суглинком и почти не содержала костных остатков. Отложения на глубине от 15 до 25 см насыщены древесным углем, а костные остатки животных в разной степени обожжены. Радиоуглеродная дата, полученная по углю с глубины 15-20 см, оказалась равной 3060 ± 124 лет (ИЭРИЖ-145). Есть основания предполагать, что костные остатки из этого слоя по возрасту существенно не отличаются от углистых частиц. Сохранность остатков костей и зубов животных была столь плохой, что это не позволило провести количественную оценку частот встречаемости зубов разных видов, как в дру-

гих местонахождениях. Всего удалось определить до вида или рода 2645 зубов мелких млекопитающих. Среди них обнаружены: Ochotona pusilla, Sciurus vulgaris, Pteromys volans, Apodemus agrarius, Apodemus sylvaticus, Sicista sp., Cricetus cricetus, Clethriomomys ex gr. rutilus-glareolus, Microtus oeconomus, Microtus arvalis, Microtus agrestis, Microtus gregalis, Arvicola terrestris. Качественно можно оценить обилие остатков разных видов. Так, наиболее редкими были остатки степной пищухи и узкочерепной полевки, экономки; средние по встречаемости - белка, летяга, темная полевка, рыжие полевки, мышовки, мыши, обыкновенный хомяк. Максимальное количество остатков принадлежало обыкновенной и водяной полевкам.

Такой состав фауны с единичными остатками представителей степных биотопов и обилием остатков луговых видов при наличии относительно небольшого количества остатков лесных видов отражает состояние фауны во второй половине среднего голоцена, когда степные элементы фауны на Среднем Урале были близки к вымиранию.

ГРОТ ОЛЕНИЙ

Грот Олений находится на западном склоне Среднего Урала в скальном выходе известняков левого берега р. Серги в 4 км от д. Половинка Нижнесергинского района Свердловской области. На предвходовой площадке шурфом площадью 4 кв. м вскрыты рыхлые отложения на глубину 1 м. В разрезе выделено четыре слоя. Во всех слоях, за исключением нижних горизонтов четвертого, среди остатков позвоночных животных встречено множество костей и чешуи рыб и большое количество костей бесхвостых амфибий, имеются и кости мелких млекопитающих и птиц. Скорее всего, это пищевые остатки выдры. В нижней части слоя 4 доля остатков рыб и амфибий меньше. В табл. 4 представлено соотношение количества зубов грызунов и пищух в одном из четырех участков площадью в 1 кв. м.

Для каждого из слоев проведены пыльцевой анализ и радиоуглеродное датирование. Оказалось, что почти вся толща рыхлых отложений сформировалась за относительно короткое время около 5 тыс. лет назад, т. е. в конце атлантического периода. (Слой 2 имеет дату 4840±109 лет, слой 2а - 5440±117, слой 4 -

Таблица 4.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях грота Олений (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Слои				
	1	2	2а	3	4
Ochotona cf. pusilla	0,08	0,03	0,09	-	0,3
Sciurus vulgaris	1,6	0,79	0,18	-	2,99
Sicista sp.	0,5	1,58	0,9	6,23	10,48
Apodemus sp.	0,5	1,05	0,54	3,12	0,75
Cricetulus migratorius	-	-	0,18	-	-
Cricetus cricetus	0,5	1,32	0,54	1,56	3,74
Clethrionomys rufocanus	1,01	3,95	3,43	4,68	1,5
Cleth. ex. gr. rutilus - glareolus	36,82	28,45	27,3	29,61	17,97
Lagurus lagurus	0,5	0,26	0,36	-	1,5
Dicrostonyx sp.	1,01	0,26	0,12	0,25	0,12
Lemmus cf. sibiricus	2,6	2,24	1,27	-	-
Myopus schisticolor	-	+	+	-	-
Arvicola terrestris	9,08	12,91	16,27	10,91	13,48
Microtus gregalis	3,53	1,05	1,08	1,56	2,25
Microtus oeconomus	19,67	29,24	29,83	12,47	8,98
Microtus agrestis	10,09	5,8	11,93	6,23	14,97
Microtus arvalis	14,12	11,06	5,97	23,38	20,96
ВСЕГО зубов	1088	1831	1985	253	560

5122±92; номера лабораторных образцов соответственно ИЭРиЖ 180, 181, 182.)

В отложениях грота найдена серия каменных орудий, датированная археологом В. Н. Широковым эпохой неолита - энеолита, что не противоречит радиоуглеродной датировке.

Пыльцевые спектры всех слоев одинаково бедные, но однотипные и характеризуют растительность лесного типа с преобладанием пыльцы древесных пород (сосны и березы). Это не исклю-

чает присутствия в растительном покрове луговых и степных участков.

В фауне мелких млекопитающих качественных различий между отдельными слоями нет, но заметны некоторые сдвиги в долях разных видов. Наибольший интерес вызывает присутствие тех видов, которых нет в современной фауне этого района, - пищухи, степной пеструшки, серого хомячка, узкочерепной полевки и особенно - копытного и сибирского леммингов. Эти виды входили в состав верхнепалеолитического фаунистического комплекса, типичного для позднего плейстоцена Среднего Урала. Характер сохранности их зубов в отложениях данного грота не дает оснований считать их здесь переотложенными. Ранее нами показано, что узкочерепные полевки и пищухи обитали на близких территориях вплоть до начала позднего голоцена (Грот Сухореченский..., 1992). Присутствие леммингов, пеструшек и серых хомячков в среднем голоцене на Среднем Урале ранее не отмечалось. Обнаружение их остатков вносит существенные коррективы в представления об истории современной фауны не только Среднего Урала, а также заставляет по-иному рассматривать вопрос о хронологии и, возможно, причинах вымирания верхнепалеолитического комплекса мелких млекопитающих.

ПЕЩЕРА ДЫРОВАТЫЙ КАМЕНЬ НА РЕКЕ СЕРГЕ

Пещера находится на правом берегу р. Серга в 3 км от пос. Бажуково Нижнесергинского района Свердловской области. Рыхлые отложения вскрывали горизонтами по 10 см. Раскоп находится у входа в пещеру, а его глубина пока составляет 2 м. На какой глубине находится скальное дно пещеры, неизвестно.

Ниже приводится описание остатков животных, обнаруженных в четырех горизонтах, характеризующих основные этапы формирования отложений данного памятника (табл. 5).

От поверхности до глубины 90 см лежит очень рыхлый гумусированный суглинок со щебнем средне- или позднеголоценового возраста. Характеристика фауны из этого слоя дается по материалам из горизонта 8.

В горизонте 8 обнаружена фауна, в которой более половины остатков принадлежит видам лесных местообитаний, по этому признаку ее следует датировать средним голоценом. По качест-

Таблица 5.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях пещеры Дыроватый Камень (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Горизонты			
	8	10	11	17
Ochotona cf. pusilla	0,3	2,6	4,2	2,3
Citellus major	-	-	0,04	-
Sciurus vulgaris	-	-	0,02	-
Sicista sp.	6,1	4,3	0,71	-
Apodemus sylvaticus	1,5	0,7	0,15	-
Cricetulus migratorius	-	0,8	0,8	3,0
Cricetus cricetus	1,9	0,4	0,02	-
Lagurus lagurus	-	1,0	2,0	20,5
Clethrionomys rufocanus	-	0,3	0,6	0,2
Clethr. ex gr. rutilus-glareolus	43,6	31,0	9,7	3,9
Dicrostonyx sp.	0,6	0,05	0,02	19,6
Lemmini gen.	2,3	0,6	0,04	1,2
Arvicola terrestris	6,7	3,1	1,2	0,35
Microtus gregalis	16,9	25,4	52,8	42,6
Microtus oeconomus	11,1	6,0	10,9	2,4
Microtus agrestis	4,4	15,5	16,8	1,2
Microtus arvalis	4,4	8,3		2.4
Общее количество зубов	313	1989	17945	513

венному составу и по соотношению видов она отличается от современной. Прежде всего, в ней представлены три вида, которых нет в современной фауне изучаемого района (узкочерепная полевка, степная пищуха и копытный лемминг); эти виды являются реликтами позднеплейстоценовых сообществ.

В горизонте 10 обнаружена фауна, по основным характеристикам аналогичная таковой из горизонта 8, но в ней доля плейстоценовых реликтов больше как по количеству остатков, так и по количеству видов (добавляются серый хомячок и степная

пеструшка). Соотношение долей остатков лесных, степных и луговых видов близко к процентным отношениям этих групп в фауне из горизонта 8, но не идентично им. В данном горизонте доля остатков видов лесных биотопов составляет 47%, степных - около 30%, а луговых 22%. Среди лесных видов существенно больше доля темной полевки и соответственно меньше - рыжей и красной. Это свидетельствует о большем участии лиственных лесов и кустарников по сравнению с растительностью периода формирования восьмого горизонта, когда, вероятно, в лесах были более распространены хвойные породы.

Особо следует отметить находки в горизонте 10 остатков нескольких особей белозубок, которые не отмечались ни в более ранних, ни в более поздних фаунах этого района. Анализу фауны насекомоядных будет посвящена специальная работа. Здесь лишь подчеркнем, что именно в этом горизонте отмечены особое обилие остатков землероек и их видовое разнообразие, включая и такие необычные для Среднего Урала формы как белозубки. Наряду с другими фактами это может свидетельствовать о более мягких, по сравнению с современными, климатических условиях периода формирования фауны горизонта 10 (прежде всего, более теплых, но, вероятно, и несколько более сухих). Обитателям нынешних степей, лесостепей и лесов это позволяло сосуществовать на Среднем Урале.

Большое своеобразие фауны из слоя 10 позволяет выделить на ее основе специфический этап в развитии фауны грызунов Среднего Урала и присвоить ей собственное наименование - Среднеуральская. Ее возраст атлантическое - бореальное время, т.е. около 7 - 8 тыс. лет назад.

Ниже вскрыт бурый суглинок, заполняющий пространство между крупными глыбами, в интервале глубин от 90 до 190 см. В нем обнаружены микролитические пластинки мезолитического возраста. Имеется радиоуглеродная датировка костных остатков мелких млекопитающих из этого слоя (горизонт 11) - 9327 ± 158 лет (ИЭМЭЖ-1072, ИЭРИЖ-185), что указывает на первую половину бореального времени. В слое найдено большое скопление остатков мелких млекопитающих, характеристика которых дается по материалам с площади в 1 кв. м (горизонт 11, мощность 10 см, вскрыт на глубине 110 см от поверхности). Обратим внимание на количество зубов, содержавшееся в этом небольшом объеме породы -

почти 18 тыс.

Фауна из этого горизонта названа нами Сергинской. В ней обнаружено 17 видов мелких млекопитающих, среди которых виды, характерные для совершенно разных природных зон и сейчас вместе, в одних сообществах, не встречающиеся. Это суслики, серые хомячки, степные пеструшки, степные пищухи и узкочерепные полевки, обитающие ныне в степях; лемминги, потомки которых ныне живут в тундрах; и такие лесные обитатели , как белки, лесные мыши, рыжие полевки. По набору видов эта фауна мало отличается от фауны из горизонта 10, однако по соотношению долей видов различия очень заметны. Так, около половины всех коренных зубов мелких млекопитающих здесь принадлежит узкочерепной полевке, которая в горизонте 10 хоть и многочисленна, но уступает по доле остатков рыжим и красным полевкам. Последние являются индикаторами лесных условий, а в горизонте 11 составляют менее 10%. По количеству остатков здесь явно доминировали виды степных местообитаний (60%), а виды лесных биотопов, уступая последним, составляли вполне заметную величину - около 30%. Такая большая доля остатков видов лесных биотопов отличает Сергинскую фауну от фаун, типичных для приледниковых условий позднего плейстоцена (а они встречены в этом местонахождении в нижележащих слоях) с характерными для них крайне малым количеством остатков лесных видов и значительно большим участием тундровых, а наиболее массовая форма - узкочерепная полевка - принадлежала к особому подвиду, отличавшемуся крупными размерами.

Узкочерепные полевки из горизонта 11 относятся к современному степному подвиду M. g. gregalis; длина первого моляра (у ста измеренных зубов) оказалась равна 2.49+ 0.132.

Таким образом, фауна горизонта 11 формировалась в своеобразный период развития биоты Среднего Урала , характеризующий переход от плейстоценовой фауны к голоценовой. Специфика этого этапа состоит в доминировании степных элементов при небольшой доле тундровых и вполне заметной - лесных. Остатки аналогичных сообществ описаны нами совместно с В. А. Кочевым из слоев 12 и 13 грота Большой Глухой на р. Чусовой (см. ниже). Они имеют и близкий радиоуглеродный возраст.

Под слоем бурого суглинка с резким несогласием лежит слой красной глины позднеплейстоценового возраста, фауна из которо-

го описана по сборам из горизонта 17. Остатки из горизонта 17 представляют собой образец так называемой Аракаевской фауны верхнепалеолитического фаунистического комплекса, которая впервые была описана из отложений типового местонахождения - слоя 12 пещеры Аракаево VIII. В отложениях горизонта 17 состав и соотношение количества остатков разных видов оказались очень близкими к таковым для типового местонахождения (описание см. ниже).

ГРОТ БОЛЬШОЙ ГЛУХОЙ

Грот Большой Глухой находится на правом берегу р. Чусовой в 8 км от г. Чусового Пермской области, на западном склоне Среднего Урала. Там вскрыты отложения среднего и позднего плейстоцена и голоцена. Предварительные итоги изучения полученного палеонтологического и археологического материала частично опубликованы (Гуслицер, Павлов, 1987; Кочев, 1991). В данном сообщении приводится характеристика материала из двух горизонтов (12 и 13) верхней части отложений, раскопанных в 1986 г. Горизонт 12 соответствует нижней части слоя белой известковой супеси, а горизонт 13 - "слою красноватого цвета" в первоначальном описании (Гуслицер, Павлов 1987). Возраст слоя 13 по радиоуглеродному датированию 10607 ± 158 лет (ИЭМЭЖ-1049), что соответствует рубежу поздней дриассовой эпохи позднего плейстоцена и начальному периоду голоцена - пребореалу. Вышележащий слой 12, безусловно, имеет уже голоценовый возраст (вероятнее всего, он относится к пребореальному периоду). Результаты данной работы позволяют дать характеристику содержащейся в этих слоях фауны (табл. 6).

В соответствии с принятой нами классификацией (Историческая экология..,1990), в группы очень многочисленных и многочисленных из фауны этих слоев попали виды рода Microtus - узкочерепная полевка, темная, экономка, а также лесные полевки из группы rutilus-glareolus. Присутствие в фауне степных пеструшек, пищух вместе с копытными и настоящими леммингами придает ей характер дисгармоничной фауны, которые были широко распространены в Северной Евразии в позднем плейстоцене. Однако фауна из этих слоев по ряду признаков сильно отличается от описанных ранее фаун холодной фазы позднего плейстоцена, су-

Таблица 6.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях Грота Большой Глухой (корреги:рованное количество зубов, %)

Вид	Горизонты	
	12	13
Ochotona cf. pusilla	4,9	5,5
Sicista sp.	0,4	-
Apodemus sylvaticus	0,19	0,08
Cricetulus migratorius	0,19	0,3
Cricetus cricetus	0,19	0,08
Sciurus vulgaris	0,19	0,08
Lagurus lagurus	-	0,2
Clethrionomys rufocanus	1,8	1,3
Clethr. ex gr. rutilus-glareolus	10,0	8,6
Dicrostonyx sp.	1,1	0,08
Lemmini gen.	0,7	0,4
Arvicola terrestris	3,1	2,2
Microtus gregalis	31,2	35,4
Microtus oeconomus	15,5	20,9
Microtus agrestis	30,5	24,8
Общее количество зубов	2456	4907
Показатель выровненности долей видов	0,62	0,61

ществовавших на Среднем Урале в период от 25 до 12 тыс. лет (Смирнов,1992). Для них было характерно доминирование узкочерепной полевки подвида M. g. kriogenicus Recovets, обилие копытных леммингов и степных пеструшек и ряд других признаков, которых нет у фауны из описываемых слоев. Для определения подвидовой принадлежности узкочерепных полевок были оценены длина M_1 и соотношение морфотипов M_1. Для зубов из горизонта 13 длина M_1 оказалась равна 2,61+0,12 мм (N=108), а из 12-ого - 2,57+0,14

мм (N=120). Столь мелкие размеры (особенно для зубов из горизонта 12) совершенно не характерны для M. g. krigeniens, они, скорее, приближаются к таковым у современного степного подвида M. g. gregalis. Распределение зубов из двух описываемых горизонтов по морфотипам также уклоняется от типичного для позднеплейстоценового подвида (25 - 30% грегалойдного морфотипа) в сторону уменьшения его доли (16 и 19%).

Весьма своеобразной чертой описываемой фауны является обилие темной полевки, доля которой в фаунах холодной фазы позднего плейстоцена не превышает нескольких процентов. Присутствие белки и лесной мыши, значительное количество серых и лесных полевок, а также крайне малое количество остатков леммингов, степной пеструшки и серого хомячка, наряду с уже перечисленными особенностями морфологии M узкочерепной полевки, придают этой фауне весьма своеобразный облик, аналогов которому на Урале пока не известно. Эта фауна характеризует этап перехода от позднеплейстоценовых дисгармоничных сообществ холодной фазы плейстоцена к фаунам современного зонального типа.

ГРОТ БОБЫЛЕК

Памятник расположен на юге Свердловской области, на Уфимском плато, в 15 км от р. Уфы, в верховьях ручья Бобылек, вблизи впадения в него безымянного ручья. В его окрестностях произрастают смешанные леса с примесью широколиственных пород. Ближайшие лесостепные участки находятся не ближе чем в 15 км.

Грот имеет вид просторной карстовой полости с двумя входами, площадь пола около 250 кв. м. В 1990 и 1991 гг. плейстоценовые отложения были выбраны в двух раскопах: внутри грота на площади 6 кв. м до скального дна и на склоне у главного входа, на площади 15 кв. м до глубины 2,5 м.

Мелкие млекопитающие изучены из семи литологических слоев раскопа 1990 г. (внутри грота). Результаты определения представлены в табл. 7.

Слой 1 представлен суглинком; он лежит непосредственно под гумусированным слоем голоценового возраста. Контакт между этими слоями резкий. От нижележащего слоя 2а он отличается малым количеством щебня. Судя по стратиграфическому положению и составу фауны, этот слой относится к самому концу позднего

Таблица 7.

Состав фауны и соотношение количества остатков в плейстоценовых слоях грота Бобылек (коррегированное количество зубов, %)

Вид	Слои						
	1	2а	2б	2в	3	4	6
Ochotona sp.	2,5	1,5	2,4	1,2	0,7	0,3	0,24
Citellus major	0,08	0,3	1,8	0,27	0,5	0,04	0,12
Sciurus vulgaris	-	-	-	-	-	0,4	-
Allactaga jaculus	-	-	-	0,07	-	-	-
Apodemus sylvestris	-	-	-	0,14	-	0,3	0,24
Apod. flavicollus	-	-	-	-	-	0,08	-
Cricetulus migratorius	2,0	2,9	0,71	0,9	-	-	-
Allocricetullus eversmanni	0,19	0,18	0,12	0,34	-	-	-
Cricetus cricetus	-	-	-	-	0,34	0,3	0,24
Clethrionomys ex. gr rutilus-glareolus	2,8	2,1	3,4	3,3	8,6	8,3	7,3
Cleth. rufocanus	-	1,1	3,1	4,7	2,6	0,08	-
Lagurus lagurus	12,2	21,1	16,5	7,4	1,7	-	-
Eolagurus luteus	0,08	-	0,12	-	-	-	-
Dicrostonyx guilielmi	7,7	14,5	1,3	5,4	1,7	0,08	-
Lemmus cf. sibiricus	0,4	0,7	0.7	5,5	6,0	7,3	10,1
Arvicola terrestris	0,19	-	-	0,3	2,6	3,5	1,2
Microtus gregalis	39,2	40,8	29,0	41,1	31,1	17,8	17,8
Microtus oeconomus	20,8	12,6	30,6	23,5	31,1	45,7	51,4
Microtus agrestis	9,8	-	-	6,1	8,6	16,1	11,4
Microtus arvalis	2,1	2,2	10,3	-	4,3	-	-
Общее количество зубов	1674	1792	1069	904	365	1930	1043
Показатель видового разнообразия	-	1,95	-	-	-	2,53	-

плейстоцена. Характерными чертами фауны из этого слоя являются доминирование узкочерепной полевки и многочисленность остатков экономки и степной пеструшки. Значительное количество остатков копытных леммингов в сочетании с почти таким же количеством темной полевки придают фауне слоя 1 своеобразный облик, характеризующий переход от фауны наиболее холодной и сухой эпохи позднего плейстоцена к раннеголоценовым фаунам с заметной долей лесных элементов.

Слой 2а представляет собой суглинистые отложения с большим содержанием щебня. Он залегает на глубине около 1 м от современной поверхности и имеет мощность около 0.5м. В нем обнаружены археологические находки верхнепалеолитического возраста (Волокитин и др.,1992).

По тазовой кости носорога для этого слоя получена радиоуглеродная дата - 14 200±400 (ИЭРЖ-164). Фауна из этого слоя дает ясное представление о природной обстановке времени его накопления. В ней очень многочисленными были узкочерепные полевки подвида M. g. kriogenicus, которые составляли ядро перигляциальных фаун холодных эпох позднего плейстоцена в Восточной Европе и на Урале. В категории многочисленных видов оказались степные пеструшки, копытные лемминги и полевки экономки. Присутствие в этой фауне, наряду с перечисленными видами, сибирского лемминга, серого и эверсманнова хомячков придают ей облик типичных дисгармоничных фаун, обитавших в холодных и сухих безлесных условиях. Показательна для фауны этого слоя максимальная по всему разрезу частота остатков копытного лемминга. В нижележащих слоях она становится меньше, и в слое 4 составляет менее 1%, а самом нижнем слое 6 копытные лемминги не встречены совсем, несмотря на весьма значительное количество собранного материала. Еще реже падает частота остатков всех видов, приуроченных к аридным условиям.

Фауны из слоев 2б, 2в и 3 представляются переходными между фауной из слоя 2а, обитавшей в наиболее холодных и сухих условиях, и фауной из слоев 4 и 6 с явно более теплыми и влажными условиями.

По рогу северного оленя из слоя 3 в лаборатории Геологического института РАН (Москва) была получена запредельная радиоуглеродная дата - более 33 тыс. лет .

В более древних нижних слоях 4 и 6 фауна имеет совсем

другой облик. В ней присутствуют такие лесные и луговые виды как белка, лесная и желтогорлая мышь, обыкновенный хомяк и др. Там, в противоположность фауне времени формирования слоя 2а, совершенно нет остатков степных и желтых пеструшек, серых и эверсманновых хомячков. Остатков копытного лемминга не обнаружено в слое 6, а в слое 4 его зубов найдено всего 1. Доминирующим видом там является полевка-экономка, а на втором месте по обилию стоят темная и узкочерепная полевки. Такой состав и соотношение видов в фауне свидетельствуют о более теплых и влажных условиях времени формирования нижних горизонтов по сравнению с верхними. Скорее всего, нижние горизонты отложений грота формировались в период, близкий к микулинскому межледниковью.

ПЕЩЕРА АРАКАЕВО VIII

Пещера Аракаево VIII находится в Нижнесергинском районе Свердловской области в 4,5 км на северо-восток от д. Аракаево. Раскопки здесь проводились в предвходовом гроте (раскоп 1) и в глубине пещеры (раскоп 2). Предварительные результаты изучения палеонтологических сборов из раскопа 1 были опубликованы (Смирнов, 1979).

Отложения в раскопе 2 были вскрыты на глубину 3 м. Во всей толще обнаружены остатки мелких млекопитающих, но стратиграфия верхней части разреза очень нечеткая из-за крупных глыб, которые помешали надежно выделить слои. Здесь приведены только результаты изучения материалов из слоя 12 (глубина 2,4 м) раскопа 2. Радиоуглеродный возраст остатков из этого слоя равен 15739 ± 590 лет (ИЭМЭЖ-230).

Фауна из данного местонахождения относится к категории дисгармоничных из-за совместного присутствия в ней видов, современные потомки которых обитают в разных природных зонах: тундре, тайге, степи (табл. 8). Сообщества такого типа были широко распространены в Северной Евразии на протяжении ледниковых эпох плейстоцена. Для позднеплейстоценовых фаун такого типа характерно присутствие D. guilielmi, показатель эволюционного уровня которого в данном местонахождении, оцененный по методике В. А. Кочева (1983) с нашими изменениями (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986), равен 43. Среди 65 первых и вторых верхних

Таблица 8.

Состав фауны и соотношение количества остатков в отложениях раскопа 2 пещеры Аракаево VIII (коррегированное количество зубов, %%)

ВИДЫ	слой 12
Ochotona cf. pusilla	1,22
Apodemus sylvaticus	0,23
Cricetus cricetus	0,03
Cricetulus migratorius	4,8
Allocricetulus eversmanni	0,15
Clethrionomys ex gr. rutilus - glareolus	4,02
Clethrionomys rufocanus	0,13
Arvicola terrestris	0,62
Lemmus cf. sibiricus	0,15
Microtus gregalis	40,00
Microtus arvalis	0,15
Microtus oeconomus	11,50
Dicrostonyx guilielmi	15,70
Lagurus lagurus	16,80
Eolagurus luteus	2,9
Microtus agrestis	0,95
Всего зубов мелких млекопитающих	3225
Показатель выровненности долей видов	0,64

коренных зубов морфотип "henseli" составлял 58%, а "torquatus" - 42%. Другая типичная черта этой фауны - обилие остатков узкочерепных полевок подвида M. g. kriogenicus. Длина M_1 этих полевок из описываемых сборов оказалась равна 2,69±0,17 мм (N=110), что несколько меньше, чем у этого подвида из места первоописания. Однако сборы из ряда уральских местонахождении сходного возраста показывают, что для M. g. kriogenicus здесь такие размеры типичны. К грегалойдному морфотипу принадлежит 22% первых нижних зубов, к грегалойдно-микротидному - 36%, а к микротидному - 42%.

К описываемой фауне очень близка не только по видовому

составу, но и по соотношению видов фауна из слоя 2а грота Бобылек. В обеих этих фаунах доминирует узкочерепная полевка, очень сходны доли многочисленных видов (степных пеструшек, копытных леммингов и экономок), похожий состав группы обычных видов (серый хомячок, лесные полевки, пищуха) и очень невелика доля настоящих леммингов. Фауна из Аракаево отличается от сборов из слоя 2а грота Бобылек лишь наличием в первой единичных остатков лесной мыши и обыкновенного хомяка. Территориальная и хронологическая близость описываемых местонахождений, аналогичные состав и структура сборов мелких млекопитающих позволяют отнести их к одной локальной фауне.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Наиболее древние фауны мелких млекопитающих на территории Среднего Урала известны из нижних слоев грота Большой Глухой (Гуслицер, Павлов, 1987). На основании археологических находок и наличия в их составе среднеплейстоценового Dicrostonyx simplicior они датированы холодной эпохой среднего плейстоцена.

Фаун, достоверно датированных микулинским межледниковьем, до сих пор не обнаружено. Наиболее теплая из позднеплейстоценовых фаун обнаружена в нижних слоях грота Бобылек и названа нами Саргаинской (табл. 9). Очень многочисленным видом в ней была только экономка, а в категории многочисленных видов оказались узкочерепная и обыкновенная полевки. Рыжая, красная, темная и водяная полевки и сибирский лемминг вошли в группу обычных видов. Редкими были белка, лесная мышь, обыкновенный хомяк и степная пищуха. Категория очень редких видов образована желтогорлой мышью, красно-серой полевкой, большим сусликом и копытным леммингом. В этой фауне была относительно велика доля остатков насекомоядных - 5.4 %.

В пыльцевых спектрах отложений, содержавших Саргаинскую фауну, обнаружены редкие зерна пыльцы древесных растений - дуба, липы, березы, сосны, лиственницы, пихты, а среди травянистых преобладало разнотравье (в первую очередь сложноцвет-

Таблица 9.

Локальные фауны Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене

Время, тыс. лет	Подразделения плейстоцена и голоцена	Локальная фауна		
			Доля остатков видов (%)	Число видов
0	СУБАТЛАНТИК	КРАСНОУФИМСКАЯ ФАУНА		
		лесные	13	9
		степные	0	0
		луговые	87	5
		Присутствует Rattus norvegicus		
		СУХОРЕЧЕНСКАЯ ФАУНА		
		лесные	25	10
		степные	1	1
		луговые	74	5
2,5	СУББОРЕАЛ			
5	АТЛАНТИК	ФАУНА ГРОТА ОЛЕНИЙ		
		лесные	44	7
		степные	2	4
		луговые	54	5
7,5	БОРЕАЛ	СРЕДНЕУРАЛЬСКАЯ ФАУНА		
		лесные	47	5
		степные	30	4
		луговые	22	5
		Среди землероек отмечены белозубки, еще присутствуют единичные остатки тундровых видов		
9,7		СЕРГИНСКАЯ ФАУНА		
		лесные	30	6
		степные	60	5
		луговые	10	5
	ПРЕБОРЕАЛ	Присутствуют единичные остатки тундровых видов		
10,3	ПЛЕЙСТОЦЕН			
12,5	ПЕРВАЯ ПОЛОВИНА ВАЛДАЯ	АРАКАЕВСКАЯ ФАУНА		
		лесные	4	3-5
		степные	26	5-6
		луговые	14	3
		перигляциальные	56	3
25		САРГАИНСКАЯ ФАУНА		
		лесные	25	7
		степные	18	3
		луговые	50	3
		перигляциальные	7	2

ные, в том числе полыни), при ничтожном количестве мхов и папоротников. Такой состав фауны и пыльцевых спектров не находит аналогов в современных экосистемах.

Очень непросто оказалось отнести некоторые виды из состава Саргаинской фауны к определенным биотопическим группам. Это прежде всего касается одного из самых массовых видов - узкочерепной полевки. Представители этого вида имеют своеобразный морфологический облик, который не позволяет отнести их пока ни к одному из подвидов с определенной экологической характеристикой.

На Северном Урале в средней и нижней частях разреза пещеры Студеной обнаружена фауна грызунов сходная с Саргаинской по явному доминированию остатков сибирского лемминга над копытным и большему обилию экономки в сравнении с узкочерепной полевкой (Гуслицер, Павлов, Панюкова, 1989).

Фауна, близкая по времени, описана А. Г. Малеевой для Южного Зауралья (Малеева,1982) под названием Верхнеалабугская. По отношению к Саргаинской она находится немного южнее и восточнее. Ее зональный облик совершенно иной - степной и полупустынный.

Главная фаза валдая, или сартанский горизонт (по сибирской схеме), в местной стратиграфической схеме именуется евлаткинским горизонтом и датируется от 25.3 до 12.3 тыс. лет. Фауны, относящиеся к этому времени, обнаружены на Среднем Урале в нескольких местонахождениях. Наиболее массовый и хорошо датированный материал происходит из двух - грота Бобылек (слой 2а) и пещеры Аракаево VIII (слой 12). По материалам из грота Бобылек нами была описана Саранинская фауна (Смирнов, 1992). После обработки материалов из пещеры Аракаево VIII, название этой фауны мы предлагаем заменить и именовать ее далее Аракаевской (см. табл. 9). Состав и соотношение долей остатков видов в этих местонахождениях очень сходны, но предыдущее название следует признать неудачным из-за того, что оно слишком созвучно с более древней Саргаинской фауной.

В Аракаевской фауне в категории очень многочисленных видов находится узкочерепная полевка (подвид M. g. kriogenicus), в категории многочисленных - экономка, копытный лемминг и степная пеструшка. Среди обычных видов оказались серый хомячок, обыкновенная, красно-серая, рыжая и красная полевки, пищуха.

Категория редких видов представлена всего двумя видами - сибирским леммингом и большим сусликом. Очень редким оказался только один вид - хомячок Зверсманна. Водяная полевка, обыкновенный хомяк, темная полевка и желтая пеструшка обнаружены только в Аракаевской пещере , их остатков не найдено в соответствующем слое пещеры Бобылек. Доля остатков желтой пеструшки - около 3 %, а каждого из трех остальных видов составляет менее 1%. Эти различия, скорее всего, можно трактовать как географические вариации в пределах одной локальной фауны.

Растительность периода существования Аракаевской фауны можно охарактеризовать по палинологическим спектрам из соответствующего слоя пещеры Бобылек. Этот спектр более чем наполовину состоял из спор папоротников, около 40% составила пыльца травянистых растений, а на долю древесных приходилось всего 4,3%. Среди последних встречены пихта, ель, лиственница. Такой спектр указывает на практически безлесные условия с небольшими участками древесной растительности по долинам рек.

Таким образом, Аракаевская фауна и условия ее обитания существенно отличались от таковых предшествовавшей ей Саргаинской. Эти отличия проявляются как в качественном составе фаун, так и в соотношении долей остатков видов разных биотопических группировок. Из этих двух фаун только в более древней Саргаинской обитали белки, лесные и желтогорлые мыши, которые вместе с рыжими , красными и темными полевками составили в ней группу видов, связанных с лесными биотопами. Их остатков было около 25 % , тогда как в Аракаевской фауне доля остатков лесных видов уменьшилась до 3 %, и среди них обнаружены только полевки рода Clethrionomys. Не менее существенное различие этих фаун связано с составом и долей остатков степных видов. В Саргаинской фауне из степных видов обнаружены только пищуха и суслик , остатки которых составили менее 1 %. При переходе к Аракаевской фауне состав группы степных видов пополнился степной и желтой пеструшкой, серым и зверсманновым хомячками, и доля остатков этой группы выросла до 26 %. Обитатели луговых биотопов (экономка, обыкновенный хомяк, водяная и обыкновенная полевки) доминировали в Саргаинской фауне; их доля составляла около 50 %. При переходе к Аракаевской фауне количество их остатков уменьшилось до 15%. Группа видов, характерных для перигляциальных лесостепей, как в Саргаинской , так и в Арака-

евской фауне, включала узкочерепную полевку и копытного лемминга, но количество остатков их выросло с 18 до 55%, т.е. группа стала доминирующей.

Следующий этап в развитии фауны мелких млекопитающих Среднего Урала - переход от дисгармоничных фаун позднего плейстоцена к голоценовым фаунам современного зонального типа. Этот этап представляют два местонахождения - слои 12 и 13 грота Большой Глухой и горизонт 11 грота Дыроватый Камень на р. Серге. Фауны из этих местонахождений очень близки по качественному составу, но несколько различаются по соотношению остатков степных и лесных видов. Отнесение их к одной локальной фауне было бы неправомерно из-за географической удаленности, поэтому будем далее фауну из горизонтов 12 и 13 грота Большой Глухой называть Чусовской, а фауну из горизонта 11 грота Дыроватый Камень - Сергинской (см. табл. 9).

По видовому составу обе эти фауны отличаются от Аракаевской очень немногим - в них присутствуют остатки белки и лесной мыши и отсутствует хомячок Эверсманна. Остальные виды общие. Однако доли общих видов в плейстоценовой Аракаевской и в древнеголоценовых Чусовской и Сергинской фаунах очень различны. Именно на временном отрезке, разделяющем эти фауны, произошло изменение подвидового статуса у вида доминанта - узкочерепной полевки.

Принадлежность к плейстоценовому подвиду M. g. kriogenicus или к современным подвидам - степному M. g. gregalis и тундровому M. g. major - определяется размерами первых нижних моляров и долей среди них грегалойдного морфотипа. Узкочерепные полевки как из Чусовской, так и из Сергинской фауны, и по размерам (длина M_1 2.61, 2.57, 2.49мм против 2.7мм у M. g. kriogenicus), и по доле грегалойдного морфотипа (16-20% против 25-30% у вымершего подвида) относятся к современному степному подвиду, и их остатки следует относить к группе видов степных биотопов.

С учетом этих данных состав и структура Сергинской фауны, по сравнению с предшествовавшей ей Аракаевской, выглядит следующим образом. Самым многочисленным видом в обеих фаунах была узкочерепная полевка, но подвидовая принадлежность ее разная. В группу многочисленных видов в Сергинской фауне входили темная полевка (практически отсутствовавшая в Аракаевской фауне) и (с меньшей частотой остатков) экономка. Очень близко к

последней число остатков полевок рода Clethrionomys. Эти виды (и еще степная пищуха) и были наиболее массовыми в Сергинской фауне. Копытных леммингов и степных пеструшек, входивших в ядро Аракаевской фауны, среди них нет.

Распределение частот остатков видов разных биотопов также существенно изменилось. В Сергинской фауне видов перигляциальных биотопов, преобладавших в Аракаевской, скорее всего, не осталось совсем, так как узкочерепная полевка перешла в категорию степных, а видовая принадлежность копытного лемминга неясна. Виды степных биотопов в Сергинской фауне составили около 60% остатков, лесных - около 30%, луговых - 10%; в Чусовской соответственно 40, 40 и 20%. Относительно большая доля степных видов в Сергинской фауне объясняется ее более южным (на 150 км) расположением относительно Чусовской.

Сразу выше по разрезу отложений Сергинской фауны в гроте Дыроватый Камень обнаружена фауна, которая не имеет пока точной возрастной привязки. Судя по тому, что она моложе Сергинской, но явно древнее фауны, датированной атлантическим периодом, ее возраст, вероятно, около 7 - 8 тыс лет (бореальный - атлантический периоды). Мы предлагаем называть ее Среднеуральской (см. табл. 9). Видовой состав ее почти не отличался от такового Сергинской фауны, но доля остатков степных видов была в два раза меньше (около 30%), а луговых и лесных видов - существенно больше (соответственно 22 и 47%). Важно отметить, что рост доли остатков лесных видов произошел за счет полевок рода Clethrionomys, при сохранении доли темной полевки.

Атлантический период голоцена представляет самостоятельный этап в развитии климата и биоты , но на Среднем Урале фауна мелких млекопитающих этого времени пока изучена довольно слабо. Для рубежа суббореального и атлантического периодов выделяется фауна грота Олений (см. табл. 9). В то время в Красноуфимской лесостепи обитали лесные, луговые, степные и, как ни странно, тундровые виды. Среди последних обнаружены копытные и настоящие лемминги, а из степных видов - сеноставка, серый хомячок, степная пеструшка и узкочерепная полевка. Доля остатков как тундровых, так и степных видов не превышала первых единиц процентов, а основу фауны составляли лесные и луговые виды. Остатков первых в этой фауне было около 10%, вторых - несколько более 50%. По сравнению с предыдущей фауной соотношение

остатков видов внутри группы лесных почти не изменилось: в ней преобладают остатки рыжих и красных полевок.

О фаунах суббореального времени можно с достоверностью сказать лишь то, что в их составе на Среднем и на Южном Урале сохранялись степные элементы - узкочерепная полевка и сеноставка, хотя они были очень редки. Основу же фауны составляли лесные и луговые виды, однако доля лесных по сравнению с фауной атлантического времени начала сокращаться.

В субатлантическое время тенденция сокращения доли остатков лесных видов и увеличения луговых усиливается. При этом качественный состав групп лесных и луговых видов не изменяется. Видовой состав фауны в субатлантическое время стал другим за счет исчезновения последнего степного вида и появления видов-синантропов. Последние остатки узкочерепной полевки встречаются в слоях имеющих возраст около 800 лет от наших дней, а остатков сеноставки в отложениях субатлантика уже не найдено. В слоях с последними находками узкочерепной полевки впервые обнаружены остатки синантропного вида - серой крысы.

Еще одним признаком синантропизации фауны можно считать локальное сокращение видового разнообразия и резкое доминирование остатков обыкновенной полевки в районах наибольшего распространения сельхозугодий. Это особенно ярко проявилось в сборах из навеса Тавра.

Вторая половина субатлантического периода охарактеризована многочисленными сборами в ряде местонахождений (навес Бажуково III, грот Сухореченский, навес Тавра). На их основе выделены две последовательно сменяющие друг друга фауны - Сухореченская и Красноуфимская (см. табл. 9). Материалы по этому периоду, собранные в разных районах, отражают не только специфические условия естественных ландшафтов, но и разную степень их антропогенной трансформации.

Н. Н. Никонова с соавторами (1987) считают, что интенсивное хозяйственное освоение Красноуфимской лесостепи началось в XVIII в. в связи со строительством здесь русских крепостей и проявлялось прежде всего в форме широкомасштабной распашки травяных сообществ на черноземных почвах. Эти исследователи составили карту восстановленной растительности, на которой видно, что луговые степи и остепненные луга занимали не менее половины картированного участка. Вопрос о времени начала ант-

ропогенной деградации экосистем Красноуфимской лесостепи нельзя считать решенным. Выяснить его мешает слабая археологическая изученность территории. Однако представляется вполне вероятным, что массовый приток русского населения с земледельческими традициями не начал, а лишь продолжил и ускорил деградацию степных участков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неравномерность изученности разных регионов Среднего Урала и периодов истории фауны мелких млекопитающих не позволяет получить картину ее развития в позднем плейстоцене и голоцене во всех деталях. Однако материалы, представленные в этой работе, дают основание для ряда обобщений.

Фауны первой половины позднего плейстоцена на Среднем Урале имеют некоторые общие черты с таковыми на Южном и Северном: это относительно высокие доли настоящих леммингов и лесных видов. Общий облик фауны этого времени, называемой на Среднем Урале Саргаинской , близок к лесолуговому. Максимальные видовое разнообразие в группе лесных видов и доля остатков видов этой группы наблюдались именно на Среднем Урале. Саргаинская фауна по структуре (соотношению видового разнообразия и степени выровненности долей видов) была близка к современным лесостепным фаунам. Видовой состав и особенно присутствие в фаунах настоящих леммингов, при малой доле степных видов, придают им облик дисгармоничных фаун, но они, тем не менее, сильно отличались от типичных дисгармоничных фаун конца позднего плейстоцена.

Фауны главной фазы валдая обладали самой большой спецификой видового состава и структуры на всем Урале. На Среднем Урале наблюдалось соотношение высокого таксономического разнообразия и более выровненных, чем для других районов Урала, долей видов. Это свидетельствует о том, что в самое суровое время условия для существования дисгармоничных перигляциальных фаун были наиболее благоприятны именно на Среднем Урале. Здесь фауна этого времени описана под названием Аракаевской.

Плейстоцен - голоценовый переход, с резкой сменой климатической обстановки и массовым вымиранием ряда видов крупных млекопитающих, почти не сказался на видовом составе фауны мел-

ких млекопитающих Среднего Урала. Резко изменилось лишь соотношение долей остатков видов разных экологических групп.

Наиболее характерными чертами Сергинской фауны древнего голоцена на Среднем Урале являются переход доминирующего вида - узкочерепной полевки - в другую подвидовую форму и рост доли остатков лесных видов (за счет темной полевки).

В Среднеуральской фауне бореального периода уже около половины остатков принадлежало видам лесных биотопов, а степные виды не только сохранялись в ее составе, но по доле остатков составляли около одной трети.

На территориях, занятых ныне островными лесостепями Среднего Урала, виды степных биотопов обитали вплоть до второй половины субатлантического времени. Их вымирание шло в следующей последовательности: суслик, серый хомячок (бореальное время), степная пеструшка, сеноставка (суббореал), узкочерепная полевка (вторая половина субатлантика).

Весьма своеобразной структурой отличаются и фауны позднего голоцена, сформировавшиеся в условиях развития сельскохозяйственных угодий. Для них характерно сочетание малого видового разнообразия и чрезвычайно слабой выровненности долей видов.

В целом исследование истории фаун мелких млекопитающих показывает, что динамика этой группы животных во времени дает существенно иное представление о голоценовой истории биоты, чем материалы по крупным млекопитающим и пыльцевые данные по истории растительности. Специфика заключается прежде всего в том, что мелкие млекопитающие - обитатели открытых перигляциальных и степных биотопов - не вымерли на Среднем Урале при формировании лесной зоны. Время вымирания на изучаемой территории таких крупных млекопитающих, как мамонт, шерстистый носорог, овцебык, пещерный лев и пещерный медведь, точно пока не установлено, но достоверные находки этих видов в голоценовых отложениях неизвестны (Кузьмина,1975; Косинцев,1991). Можно предположить, что они вымерли на первых этапах перехода от плейстоцена к голоцену, так как для поддержания устойчивой численности им необходимы значительно большие площади биотопов, чем мелким млекопитающим аналогичных местообитаний. Степной и перигляциальный комплекс мелких млекопитающих деградировал здесь на протяжении всего голоцена. Наиболее труднообъяснимым является феномен переживания копытным леммингом

плейстоцен-голоценового рубежа. Этот вид, ныне обитающий только в зональных тундрах, находил для себя какие-то подходящие биотопы на Среднем Урале в раннем и среднем голоцене. Обитание копытных леммингов вне зональных тундр в перигляциальных сообществах в плейстоцене широко известно. Находки этого вида также отмечались ранее вне тундровых сообществ в раннем голоцене, например в Белоруссии (Калиновский,1989). Там копытные лемминги продолжали существовать вместе с узкочерепными полевками в фаунах, где уже доминировали виды лесных местообитаний.

Виды, обитающие ныне в степях и лесостепях жили на Среднем Урале на протяжении почти всего голоцена, но постепенно сокращалось как их видовое разнообразие, так и относительное количество остатков. Последние популяции узкочерепных полевок и степных пищух дожили до позднего голоцена. Они продолжали существовать, удовлетворяясь относительно небольшими по площади открытыми биотопами степного облика, пока, вероятно, те не сократились до какого-то критического минимума. Оценить степень распространенности в среднем и позднем голоцене биотопов открытого типа внутри зональных лесных сообществ только по пыльцевым данным (Панова, Коротовская, 1990) оказалось невозможным. Об их сколько-нибудь существенном распространении на Среднем Урале в голоцене вряд ли стоит судить до получения данных по мелким млекопитающим.

Из изложенного видно, что динамика фауны Среднего Урала в конце плейстоцена и в голоцене хорошо проявляется в виде изменения двух показателей: соотношения числа видов разных местообитаний и количества остатков этих видов (косвенно отражающего их относительную численность). Так, показано, что доли и абсолютное количество видов лесных местообитаний в это время увеличивались (рис. 2, табл. 9). Параллельно этому сокращалось количество видов перигляциальных и степных местообитаний. Эти процессы по имеющимся материалам выглядят относительно постепенными и однонаправленными; последнее совпадает с представлениями ряда палеогеографов о соотношении леса и степи в голоцене (Хотинский,1986). Другая картина наблюдается при рассмотрении динамики долей остатков видов разных местообитаний (рис. 3, табл. 9). Снижение этого показателя для видов перигляциальных биотопов на рубеже плейстоцена и голоцена выглядит значительно более резким, чем изменение количества этих видов. То же можно

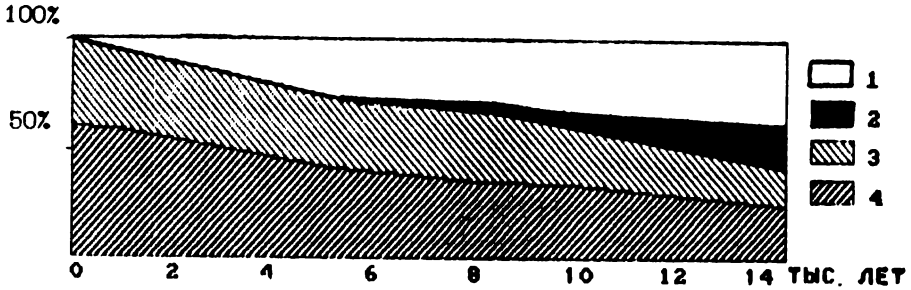


Рис. 2. Соотношение видов разных местообитаний на Среднем Урале в конце плейстоцена и в голоцене.

1 - степные виды, 2 - виды перигляциальных биотопов, 3 - луговые виды, 4 - лесные виды.

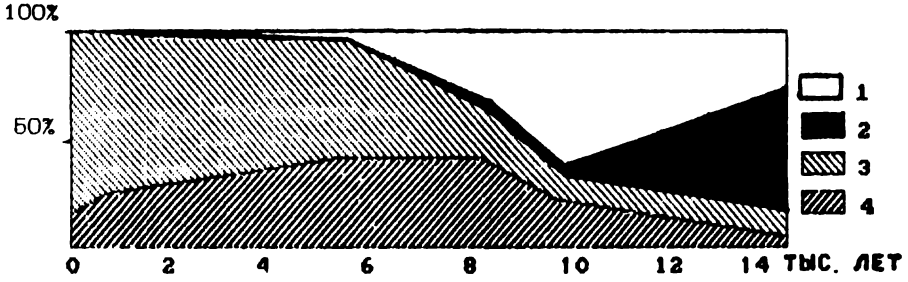


Рис. 3. Количество остатков видов разных местообитаний на Среднем Урале в конце плейстоцена и в голоцене.

Усл. обозн. те же, что и на рис. 2.

сказать и об изменении доли остатков видов степных биотопов: она резко сократилась в интервале от 8 до 5 тыс. лет, тогда как число видов сокращалось значительно более плавно.

Существенная асинхронность в вымирании разных элементов позднеплейстоценовых экосистем в изучаемом регионе и формирование современного облика фауны демонстрируют очень слабую степень целостности биоты и независимость ее отдельных компонентов. С учетом этих моментов задача комплексной оценки динамики экосистем и степени их антропогенной деградированности становится особенно сложной. При ее решении невозможно полагаться на какие-либо отдельные индикаторные формы, а необходимо привлекать материалы по возможно большему количеству разных таксономических и экологических групп как животных, так и растений.

SUMMARY

Rook shelter Sukhorechensky. The site is situated in the rock of the same name at the right bank of the Ufa river (Fig.1, N 1), where the river valley makes the abutment line separating the Krasnoufimsky forest-steppe from the Ufimsky plato. Lying some 80 metres over the river surface the cavity is small enough: about 1 m wide, 1.5 m deep and 1.5 m of hight.

Loose deposits were disclosed reaching bedrock at a depth of 35 cm, the square being 1 x 0.5 m, by the 3-cm phantom horizons (layers). The description of those layers structure, accompanied with radiocarbon data, taphonomical observations, granulometry results, pollen and macrofossil vegetation data, together with those on fish and small mammals bone remains, had been published earlier (Smirnov et al.,1992, in Russian). Radiocarbon dating has shown that loose deposits were accumulated irregularly, with intermissions (See Tab.1: Species list and ratio in the cavity Sukhorechensky, corrected number of molars, %%). Lower strata of the deposits (horizons 9-12) were formed during the third phase of Subboreal, about 3

000 yr B.P., the accumulation interval not exceeding 200 years. The horizons 7-8 formed about 2 thousand years B.P. (i.e., after the pause of some thousand years), during the Subatlantic, the interval being no longer than an age. Horizons 3-4-5 were formed during the second phase of the Subatlantic, between 900-600 years B.P. Then again came a gap of about 450 years, and afterwards the horizons 2 and 1 were formed during some 250 yr. It is especially important that the deposits in the cavity started to form on the bedrock, and thus more ancient strata were absent there, that made it out of question the occurrence of Pleistocene/early Holocene bone remains in the faunas at study.

Data from the horizons 7-8 and 9-12 can be discussed but hardly as the quantity of remains there was small enough, especially when compared to those from the layers 1-2 and 3-5. Yet the figures obtained indicated clear differences both in the species lists and ratio (the latter being especially significant) of the faunas from the diverse horizons, which pointed to imagine the trends and scales in the faunal dynamics in the terminal mid- and Late Holocene.

The Late Holocene layers missed the remains of the steppe haymakers which were marked in the bottom sediments. The remains of another steppe animal, the narrow-skulled vole, were observed in the lower strata, too, and, besides, in the horizons formed during the second phase of the Subatlantic time. All the other animal species, the remains of which had been found in the cavity deposits, usually inhabit the forests, pratal and by-water biotopes. In addition to those, there occured the remains of a synanthropic species, the Norway rat.

Ratio of the species inhabiting various biotopes differed between the horizons. In the first two of them the remains of the meadow-dwelling species prevailed clearly, and the "steppe" species did not occur at all. In the horizons 3-5 the proportion between the forest- and meadow-dwellers reserved, and, besides, there were found the remains of one steppe species, the narrow-skulled vole. The horizons 7-8 were so poor by the fossil material that it was of no sense to discuss the species ratio in them. The bottom layers (N 9-12) included

the larger quantity of remains but not sufficient for a full-value analysis, and one ought to be careful when discussing the figures of the species proportions. Still one can see that the share of the meadow-dwelling species falls (mainly for the decrease of the common vole remains), accompanied by the corresponding rise of the forest-inhabitants percentages; the remains of the two steppe species, the haymaker and the narrow-skulled vole, were marked, too.

Rock shelter Bazhukovo III. The site is situated at the right bank of the Serga-river (Fig.1, N 2). The valley of the Serga-river is contiguous to the north-east edge of the Krasnoufimsky forest-steppe island, where the remains of steppes are now represented only by the steppe-like vegetation plots at the bank limestone crags. The rockshelter is 6 metres broad and 3 m deep. Loose sediments were disclosed at 1 sq. m, by the layers 5 cm thick and reached a depth of 1.1 m. Small mammals remains from each stratum were studied separately and then grouped (see Tab. 2: Species lists and ratio in the deposits of the cavity Bazhukovo III).

Radiocarbon dates for this site strata have not been got yet, but we can estimate the age by some indirect qualitative traits. Thus we see, that the process of the upper sediments formation has not finished up to the present moment, as the remains of the soft tissues were still reserved on some bones. Good preservation of bones and the sediments lithology were the same in the first 20 cm of the deposits, not differing from those in the surface layer. That was the reason to consider this stratum as dated to the terminal Late Holocene (further on we shall show the faunal basis to reason the Late-Holocene age of this second layer, too). Sediments from 20 to 85 cm (the second layer) were represented by the light-grey sandy loam with rubbles, distinct from the upper layer by the humus lack. Lower on, from the depth exceeding 85 cm, there came the third layer of the rust-coloured loam with rubbles, probably of the middle-Holocene age.

Each of the three layers distinguished was distinct for its peculiar features. The first two of them included the remains of the animals that live in the vicinity of the site

up to the present days. Faunas of the two layers differed only in the proportions of the species of ~~the~~ different environmental conditions preference. In the upper layer the share of remains of the meadow-dwelling animals (different species) prevailed, that of the forest inhabitants being smaller. In the second layer the picture obtained was just the contrary, as the share of the forest animals (remains) was significantly larger than that of the meadow-dwellers. The proportion was changed mainly due to the fluctuation of the Clethrionomys-voles share (nearly by an order of magnitude) and that of Microtus agrestis (about 2 times).

In the deposits of the third layer, remains of the Clethrionomys voles were seen to be the most numerous. Yet the remains of the steppe haymakers and the narrow-skulled voles were marked there, too, both of them being the steppe species, not met in the region (western slope of the Middle Urals) at the present time.

The shed Tavra The site is situated in the south part of Krasnoufimsky forest-steppe, at the contact line with the mixed forests of the Ufimsky plato (Fig.1, N 3). The floor under the shed covered 1.3 sq.m, the layer of sediments was 21 cm thick, and those were excavated in 5-7 cm (phantom horizons). One can see the stratification line between the two strata observed 12 cm deep. No radio- carbon dates were received from the sediments of the site, yet we can estimate the age indirectly. Thus, the upper layer is, for sure, of the late-Holocene age, as the accumulation process is not finished up to now. The lower stratum, probably, must be referred to initial late-Holocene, as there had been marked together the remains of the Norway rat and the steppe haymaker (see Tab.3: Species list and ratio in the deposits of the shed Tavra; corrected number of molars, %%).

Fauna of the upper layer included only remains of the species now inhabiting the surroundings, and the species ratio perfectly pointed to the shares of different biotopes in the landscape. The species extremely abundant in the fauna was the common vole, Microtus agrestis, known to inhabit not only meadows but the crop fields, too. The dominance of these voles

was so striking that the total of all the rest, twelve species designated among the remains in this layer was no more than 10% (the common hamster and synanthropic Norway rat occupying the first two places by their numbers). The inhabitants of the forest biotopes have been marked in the fauna in but low numbers.

The bottom layer showed the presence of the same species (only squirrels missing) and, besides, the molars of the chipmunk and the steppe haymaker. The number of the species inhabiting both forest and steppe biotopes in the two layers was the same, but the remains ratio differed. The common vole was the dominating form, too, but not so sharply. The water vole remains appeared to be at the second place, and those of Microtus agrestis at the third. Thus, one can see that the total of the meadow-dwelling species remains form the dominating group, but the share of the forest inhabitants in this layer was higher as compared to the upper one.

The cavity Oleniy. The cavity is situated at the western slope of the Middle Urals, in the limestone crag at the left bank of the Serga- river (Fig. 1, N 5). Loose deposits were disclosed with a pit that covered 4 sq. metres and reached a depth of 1 m. Four layers were distinguished there. All the sediments (with the exception of the bottom strata only) contained abundant fish bones and scales, many amphibian bones, bone remains of birds and small mammals. The most probable, that all of them were ever the food waste of an otter. At the bottom of the sequence the share of fish and amphibian remains was seen to decrease. The Tab. 4. (Species list and ratio in the deposits of the caviy Oleniy; corrected number of molars, %%) shows the ratio of the rodents and haymakers molars got at one of the 4 plots (1 sq. metre).

For each layer pollen analyses and radiocarbon dating had been done, too. The dates obtained have shown that nearly the whole sequence of sediments was formed some 5 thousand years B. P. (i. e. at the end of the Atlantic), during the relatively short time interval. The dates are as follows: layer N 2 4840+109; N 2a - 5440+117; N 4 - 5122+92.

A serie of stone tools have been found in the cavity

sediments dated by the archaeologist V.N.Shyrokov to the Neolithic - eneolithic ages; that was consistent with the dates obtained.

Pollen data from all the samples were very poor, and all showed to the similar vegetation, that of the forest type, with dominant pollen of trees (pines and birches). Yet nobody can exclude the presence of meadow and steppe plots in the vegetation cover.

The faunas of small mammals did not differ in the species lists ("fauna quality"), but the shares (percentile values) of the certain taxa revealed shifting. It is especially interesting, that there occured the remains of some animals which do not inhabit the region now (haymakers, steppe lemmings, migratory hamsters, narrow-skulled voles and, especially, the collared and Siberian lemmings). All these species were a part of the Late-Paleolithic faunal complex, typical for the Late Pleistocene in the Middle Urals. Good preservation of teeth in the sediments of the cavity did not allow to regard them as re-buried. Earlier we had already established that the haymakers and narrow-skulled voles had been inhabiting the neighbouring territories till the initial late-Holocene (Smirnov et al.,1992, in Russian). But the presence of lemmings (both of the tundra and steppe species) and of the migratory hamsters in the Middle Urals during the mid-Holocene had been never marked before. And the fact of their remains being found here is to change some significant details in our notions on the faunas history and not only for the Middle Urals. This fact makes us to change the interpretation of the data as regards the problem of chronology and reasons of extinction of the upper-Paleolithic complex of small mammals.

Cave Dyrovaty Kamen' at the Serga-river. The cave is situated at the right bank of the Serga- river (Fig.1, N 6). Loose deposites were disclosed by the phantom horizons 10 cm thick, in a pit just near the entrance excavated to 2 metres deep and not having reached the bottom. Bone remains from the site are at study now.

Downstairs we describe animal remains derived from 4

layers and significant to determine the main stages in formation of the site deposits (see Tab. 5: Species list and ratio in the deposits of the Cave "Dyrovaty Kamen " at the Serga-river ; corrected number of molars, %%).

Immediately under the surface and reaching the depth of 90 cm there lied a stratum of very loose loam with rubbles dated to the mid- or late Holocene. The fauna of this layer was characterized based on materials from the horizon N 8. This horizon demonstrated the fauna in which the larger part of remains refered to the species inhabiting forest environments, and according to this, the fauna ought to be dated to the mid- Holocene. It was distinct from the present-time fauna both in the species list and ratio, and the first point here was that it included three species not represented in the region now the narrow-skulled vole, steppe haymaker and the collared lemming, those three being the remnants of the Late Pleistocene communities.

Horizon 10 revealed the fauna, in the main features similar to that of the 8th horizon, but the share of the Late-Pleistocene remnants in it was larger both in amount of remains and number of the species as migratory hamster and the steppe lemming were added to the previous three species. The portions of remains of the forest-,steppe- and meadow-dwelling animal species were similar to those in the 8th-horizon fauna, but not to the full extent (forest inhabitants - 47%, steppe forms - 30%, meadow-dwellers - 22%). Among the forest animals the share of M. agrestis increased, while that of Clethrionomys voles (C. glareolus,C. rutilus) fell. This might argue for the larger proportion of the deciduous trees and bushes in the forest stand as compared to that during the time when the sediments of the 8th horizon had been formed and coniferous trees were probably the main part in the forests.

The fact to be especially interesting as regards horizon N 10, was that several Crocidura specimens had been found there, occurring neither in the earlier nor later faunas of the region. The insectivores fauna is to be discussed in details in a special publication. Yet it should be mentioned here that it was this horizon which was marked for unusual abundance of the shrews remains and their species variety,

with the presence of such rare for the Middle Urals forms as Crocidura sp. Together with some other facts, this is probably to indicate that the conditions during the sequence formation (horizon 10) period were warmer and, perhaps, drier than today. This allowed the animals now existing at the conditions of either steppes, forest-steppes or forests, to exist together in the environments of the Middle Urals.

The fauna of this stratum looked so strange that we described it as a special stage of the rodent fauna development in the Middle Urals and named it Sredneuralsky fauna (what means "the fauna of the Middle Urals"). This fauna existed during the Atlantic and Subboreal time, ca 7000-8000 yr B.P.

Under the stratum described, in the interval 90-190 cm, there occurred the brown loam filling interspaces between the big clods which included microlithic bladelets of mezolithic age. Radiocarbon date yielded from the small mammals bones from this layer (horizon N 11) showed 9327_+158 yr B.P., thus corresponding to the first half of the Boreal time. The layer revealed multitude of small mammals remains which was described by the data derived from the volume 1 sq.m x 10 cm thick (horizon N 11, 110 cm deep from the surface). One should mark the amount of molars obtained from this volume: 18 000. The fauna was named Serginsky.

The list of this fauna contained 17 species of small mammals, many of which could not be met in the same communities now. These are susliks, migratory hamsters, steppe lemmings, steppe haymakers and narrow-skulled voles, which live in steppe communities; lemmings, the descendants of which now inhabit the tundras; the forest-dwellers as squirrels, Apodemus mice and Clethrionomys voles. The species list of this fauna was similar to that from the horizon 10, but the species ratio differed significantly. Thus, about a half of the molars amount here belonged to Microtus gregalis, which was numerous in the community of the 10 horizon, too, but there it was inferior in numbers to Clethrionomys glareolus and Cl.rutilus. The share of the forest voles remains, considered to indicate to the existence of forest environments did not exceed 10% in horizon 11. Animals of the steppe

habitats were sharply dominant (60%), but the portion of the forest-dwellers was high enough, too (30%). The latter was just the feature to distinguish the fauna discussed from those which existed at periglacial conditions of the late Pleistocene being found lower in the sequence and showing but few remains of forest animals and significant portion of tundra species; the most abundant species there, the narrow-skulled vole, referred to a distinct subspecies prominent for its large dimensions. Contrary to that, narrow-skulled voles from horizon N 11 were designated as the modern steppe subspecies, M. g. gregalis, having M1 length equal to 2.49+_0.32 mm (n=100).

Thus, the fauna of horizon 11 describes an original period of the biota development in the Middle Urals, probably corresponding to the Pleistocene-Holocene transition interval. This stage was unusual for prevailing steppe elements, not many tundra forms and a marked portion of the forest-dwellers. A similar community has been described by the author, together with V. A. Kochev, from the cavity named Bolshoi Glukhoi at the river of Tchusovaia; radiocarbon dates were of the near values, too (the site and the fauna will be described below).

Under the brown-loam layer there lied, with significant discordance, a stratum of red clay dated to late Pleistocene, the fauna of which was described by the remains from horizon N 17. The latter exemplify the so-called Arakaevsky fauna of the late Pleistocene faunal complex, which has been firstly studied on the data from the layer 12, cave Arakaevo VIII (see below). The remains derived from the horizon 17 showed the species list and ratio very similar to those in the typical site.

Cavity Bolshoi Glukhoi. The cavity is situated at the right bank of the Tchusovaya-river, at the western slope of the Middle Urals (Fig. 1, N 7). Sediments of mid- and Late Pleistocene and Holocene were disclosed there. The preliminary results of study of paleontological and archaeological materials have been published partly, in Russian (Guslitzer, Pavlov, 1987; Kochev, 1991). Our report presents the characteristics of materials got from the two horizons (N 12,

13) of the upper part of sediments disclosed in 1986. Horizon 12 corresponded to the lower part of the stratum of white limy sandy loam. Horizon 13 was determined as "the reddish layer" (Guslitzer, Pavlov, 1987), radiocarbon date for it being 10607+158, what corresponded to the transition period from the late Dryas time (Late Pleistocene) to the beginning of Holocene (Pre-Boreal). The upper-lying layer N 12 was, for sure, of the Holocene age, probably, Pre-Boreal. The materials received allowed to describe the faunas of the strata (See Tab. 6. Species list and ratio in the deposits of the cavity "Bolshoi Glukhoi"; corrected number of molars, %%) shows the species ratio in strata 12 and 13 .

According to our classification by numbers (Smirnov et al., 1990), all the species of small mammals were assigned to the certain groups. Thus, the groups of abundant and numerous species included some Microtus voles (M. gregalis, M. agrestis, M. oeconomus), and Clethrionomys voles ex gr. rutilus-glarelus. Besides those, there occured the remains of steppe lemmings and the haymakers, as well as those of the collared and brown lemmings. This feature made the fauna to be disharmonious; the faunas of this type were widely distributed in the North Europe during the Late Pleistocene. Yet the fauna of the stratum at study was distinct from the previously described faunas dated to the Late Pleistocene cold phase which existed in the Middle Urals during the interval 25-12 thousand years B. P. (Smirnov, 1992). Those faunas showed the dominance of the narrow-skulled vole remains (subspecies M. g. kriogenicus Recovets), abundance of the collared and steppe lemmings, and some other features not revealed in the fauna of the stratum discussed. To designate the subspecies status of the narrow-skulled voles we studied the first lower molars in respect to their length and morphotype ratio. Teeth from the horizon 13 showed the figures 2.61+0.12 mm (N=108), and those from horizon 12, L= 2.57+0.14 mm (N = 120). These values are too small and not characteristic for M. kriogenicus; they rather approximate the figures of the modern steppe subspecies M. gregalis gregalis. Morphotype ratio in the teeth got from the horizons at study also appeared to differ from that in the Late-Pleistocene subspecies.

An original feature of the fauna dicussed was the abundance of the field vole (M. agrestis) remains, the share of which in in the faunas dated to the Late-Pleistocene cold phase usually did not exceed few percentiles.

Thus, the features to make quite specific characteristics of this fauna, were the occurence of the squirrels and forest mice, numerous Microtus and Clethrionomys remains accompanied by those of the collared and steppe lemmings and migratory hamsters, together with the described features of the molars morphology in M. gregalis. All this made the fauna to look so strange that no analogues to it could be found yet in the Urals. We consider this fauna to describe the transition period, from the disharmonious communities of the Late Pleistocene cold phase to the faunas of the modern zonal type.

Cavity Bobyliok. The site is situated in the south of the Sverdlovsky region, in the upstreams of the Ufa-river at the Ufimsky plato, some 15 kms from the river, at the confluence of the Bobyliok and an unnamed stream (Fig. 1, N 8). Around it there grow mixed forests with a touch of broad-leaved trees. The nearest forest-steppe plots are some 15 kms far.

The cavity is formed by a large karst chamber with two entries and some 250 sq. metres in area.

In 1990-1991 Pleistocene deposits were disclosed in two excavations. One of them, situated inside the cavity, covered 6 sq. metres and reached bedrock; the other was situated on the slope in front of the main entrance and reached a depth of 2.5 m; it covered 15 sq. metres.

Small mammals were studied from the inside excavation of 1990, from the 7 lithological layers established in the series of loose Pleistocene deposits. Several (7 or 9 ?) thousand of molars had been studied; the results being shown in Table 7 (Species list and ratio in the deposits of the cavity Bobyliok; corrected number of molars, %%).

The first stratum formed of loam lied just under the humus layer of the Holocene age, with sharp boundary between them. It was distinguished from the layer 2a, situated lower, in the smaller proportion of rubbles. Judging by the stratigraphic position and the species list, this stratum was

dated to the terminal Late Pleistocene. Fauna of this layer is distinct for the dominant position of M. gregalis and numerous remains of the tundra voles and steppe lemmings. Remains of the collared lemmings were in significant numbers, too, and nearly as many as those of Microtus agrestis. All these features made the original image of the fauna, characterizing the period when the fauna of the most cold and arid epoch of Late Pleistocene turned to transform into the early-Holocene-dated faunas demonstrating the visible share of the forest elements.

Stratum 2a was represented by loam sediments with high proportion of rubbles. It was about 0.5 m thick, at an average depth of 1 metre from the modern surface. Upper Paleo- lithic artifacts made of stone and bone, as well as numerous faunal remains, were recovered from it.

A rhinocerous bone from this layer yielded a radiocarbon date of about 14200 years B.P. Fossil fauna from this layer provided to interpret the environment existing at the time of the layer accumulation. There occured quite abundant remains of the narrow-skulled vole (subspecies M. gregalis kriogenicus), the animals which made the main body of the so-called peri-glacial faunas corresponding to the cold epochs of the Late Pleistocene in the eastern Europe and in the Urals. In the group of the numerous species there were the steppe and collared lemmings, tundra voles. These species, together with Siberian lemmings, migratory and Eversmann,s hamsters made the fauna to be typically disharmonious and suggested a non-forest setting with a cold and arid climate. Along the whole series of sediments, the demonstrative feature of this fauna was the highest proportion of the collared lemmings remains. Towards the bottom, this figure values decreased gradually; in the stratum N 4 the value did not exceed 1%, and in the sixth layer the species was not met at all, in spite of the large quantity of the material obtained. Another demonstrative feature of the deposits sequence was that one could see even more abrupt decline of the proportion of the remains referring to the animal species usually attached to arid conditions.

Faunas of the strata 2a,2b and 3, seem to be intermediate between the 2a-layer fauna, which existed at the most cold and

arid conditions, and the faunas of the layers 4 and 6, when the conditions turned to warmer and more humid.

A reindeer antler from the third layer yielded a radiocarbon date of about 33 thousand years B.P., beyond the installation limit.

Situated lower more ancient strata 4 and 6 exhibited quite another type of the fauna, with some forest and meadow-dwelling species represented in it (Sciurus vulgaris, Apodemus sylvaticus, Ap. flavicollis, Cricetus cricetus, etc.). Opposite to the 2a-layer fauna, there were neither Dicrostonyx remains nor those of Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, nor the hamsters (Eversmann's and migratory). The tundra vole was the dominant species, followed in abundance with the remains of Microtus agrestis and M. gregalis. Such species ratio in the fauna points to the warmer, more humid conditions preceding the time interval when the upper part of the deposits was formed. The most likely, that the lower cavity sediments had been formed during the period of time near to the Mikulino interglacial.

Cave Arakaevo VIII. The cave is situated in the Sverdlovsky region (Fig.1, N 9). Two pits were excavated, one in the pre-exit chamber (N 1) and another inside the cave (N 2). The first results of study of the fossil material from the pit N 1 had been published some time ago (Smirnov, 1979).

Sediments in the second pit had been disclosed to a depth of 3 m. The whole succession of the deposits included small mammals remains. Stratification of the upper part of sediments could not be distinguished clearly due to large stone lumps included in the loose deposits. Now we give only the results of study of the materials got in the stratum 12 (2.4 metres of depth), pit N 2. Radiocarbon date yielded by the bones from this layer was 15739+590 years B.P.

Table 8 shows the amount of small mammals molars (column 1) and their ratio (column 2; %% from the corrected number of remains) in the cave Arakaevo VIII, pit N 2, stratum 12.

The fauna of the site appeared to be disharmonious as it contained the remains of the animals which now inhabit quite diverse natural zones like tundra, taiga and steppes. Communities of this type were widely spread in North Eurasia

during the Pleistocene cold epochs. Late Pleistocene faunas of this type are distinct for the presence of Dicrostonyx guilielmi. The specimens of this species from the site discussed showed the value of the "evolutionary level index", calculated according to the method by V.A.Kochev (1983, in Russian) equal to 43. Among 65 first and second upper molars there were 58% of the "henseli" morphotype, and those of the "torquatus" type composed 42%. Another feature of this fauna was the abundance of the narrow-skulled voles remains, designated as M.gregalis kriogenicus. Length value in these voles equaled to 2.69+0.17 mm (N= 110), being a bit smaller than that in the voles of the same subspecies got from the basic site it had been described from. Yet our materials got from the whole series of the Urals sites of the similar age have shown such size values. As for the morphotypes, 22% of the first lower molars showed the "gregaloid" type, 36% occurred as "gregaloid-microtid" type and 42% were described as "microtid" type.

In both the species list and ratio the fauna described was similar to that of the 2a-stratum of the Bobyliok cavity. Both of them showed the dominant narrow-skulled vole; the shares of the numerous species (the collared and steppe lemmings, tundra voles) were nearly in the same values; the groups of the ordinary species included the same taxa (Clethrionomys voles, migratory hamster, haymaker); quota of the brown lemmings was small enough. The moment to distinguish the two faunas was the fact that the "Arakaevo"- fauna exhibited few isolated specimens of molars of the forest mouse and the common hamster. Territorial and chronological similarity of the two faunas of small mammals point to consider both of them as one local fauna.

Main stages of development of the small mammals fauna in the Middle Urals during the Late Pleistocene and Holocene

The chapter contains general discussion of the data from all the sites examined. Local faunas are described for the main periods of the Late Pleistocene and Holocene, the data being integrated in the Table 9.

Conclusion

Since the different regions of the Middle Urals have been studied irregularly and yet unsufficiently, as well as the different periods of the small mammals fauna development, we can not yet describe the whole picture of the fauna history during the late Pleistocene and Holocene in details. However, the materials shown in this issue allow us to draw some conclusions, which we try to discuss below.

The faunas of the Middle Urals dated to the late Pleistocene first half, showed some features in common with the simultaneous faunas of the South and North Urals, and in particular, the relatively high proportions of the brown lemmings and animals preferring forest biotopes. General image of this fauna, named Sargainsky in the Middle Urals, includes both forest and meadow associations. As for the group of the forest-dwelling species, both maximum species variety (number of species designated) and the amount of bone remains had been marked just for this fauna of the Middle Urals. In this case the faunal structure, i.e. the figures of the species diversity and equitability index, were similar to those found in the modern forest-steppe faunas. The species contents and especially presence of the brown lemmings remains, accompanied with a small proportion of the steppe animals in the communities, made the fauna to look dis- harmonious, yet being distinct enough from the typical dis- harmonious faunas of the terminal late Pleistocene.

The faunas of the region dated to the Valdai main phase revealed the most original species lists and structures of the whole Urals. The faunas of the Middle Urals showed high species diversity and higher equitability indexes than those derived from the other regions of the Urals. This, perhaps, may argue for the idea that during the most severe time interval, when the disharmonious faunas existed, the conditions being the most favourable for their life-being could be observed just in the Middle Urals (the corresponding

Table 9.

Local faunas of the Middle Urals in Late Pleistocene/ Holocene

Time, yr x1000 B. P.	Periods of Pleistocene & Holocene	Local faunas		
		Quota of remains (%)		Species number
0	SUB-ATLANTIC	KRASNOUFIMSKY FAUNA		
		forest species	13	9
		steppe species	0	0
		meadow species	87	5
		Rattus norvegicus was marked		
		SUKHORECHENSKY FAUNA		
		forest species	25	10
		steppe species	1	1
		meadow species	74	5
2,5	SUB-BOREAL			
		FAUNA FROM THE CAVITY OLENIY		
5	ATLANTIC	forest species	44	7
		steppe species	2	4
		meadow species	54	5
		SREDNEURALSKY FAUNA		
7,5	BOREAL	forest species	47	5
		steppe species	30	4
		meadow species	22	5
		Crocidura remains are marked among shrews, few remains of the tundra species still present		
		SERGINSKY FAUNA		
9,7	PRE-BOREAL	forest species	30	6
		steppe species	60	5
		meadow species	10	5
		Few remains of the tundra species are marked		
10,3	PLEISTOCENE			
12,5	FIRST HALF OF THE VALDAI TIME	ARAKAEVSKY FAUNA		
		forest species	4	3-5
		steppe species	26	5-6
		meadow species	14	3
		periglacial sp.	56	3
25				
		SARGAINSKY FAUNA		
		forest species	25	7
		steppe species	18	3
		meadow species	50	3
		periglacial sp.	7	2

fauna was named Arakaevsky).

The Pleistocene-Holocene transition with the abrupt shift of climatic situation and extinction of a whole series of megamammals species, had but small effect upon the species contents of the small mammals fauna in the Middle Urals. It was only the ratio of species of different ecological preferences that changed significantly during the transition time interval.

The most essential features of the Serginsky fauna of the Middle Urals dated to the ancient Holocene were the transformation of the dominant species, the narrow-skulled vole, into the diverse subspecies form, and, secondly, the increase of the portion of the forest-inhabiting animals (mainly due to the share of Microtus agrestis).

In the Sredneuralsky fauna of the Boreal time the share of the forest-dwellers remains covered about a half of the whole amount, and that of the steppe species approximated to one-third of it.

At the territories of the Middle Urals now occupied by the forest-steppes, animals of the steppe associations were marked till the second half of the Subatlantic time, extinction of those species occurring in the following succession: suslik, migratory hamster (Boreal time); steppe lemming and haymaker (SB); narrow-skulled vole (SA, second half).

Original structure is demonstrated by the faunas of the late Holocene, formed at the conditions of the developing agriculture; these faunas show low species diversity and very low equitability (the shares of different animals differ strongly).

Thus, investigation of small mammals associations history has shown that temporal dynamics of this group of animals suggests essentially different conception of the biota Holocene history, as compared to those based upon megamammals data and pollen records. The fossil evidence shows that the small mammals inhabiting open, periglacial and steppe biotopes, did not become extinct while the forest zone started to form. It has not been registered for sure when the megafaunal species (mammoth, woolly rhinoceros, musk ox, cave

lion, cave bear, etc.) turned to become extinct in the Middle Urals, but none of their remains had been obtained yet from the Holocene-dated sediments (Kuz'mina, 1975; Kosintsev, 1991; both in Russian). Probably it happened at the beginning of the Pleistocene/Holocene transition period, as to survive in sufficient numbers those mammals needed the significantly larger areas in ecosystems as compared to the small mammals of the same biota. The steppe and periglacial associations of small mammals showed their degradation here during the whole Holocene time interval. A phenomenon to be especially difficult to explain is the data showing that the collared lemming had survived the Pleistocene-Holocene boundary. Thus, this species now inhabiting only the zonal tundras, during the early and mid- Holocene proved able to find some suitable biotopes in the environments of the Middle Urals. It is widely known that during the Pleistocene time Dicrostonyx lemmings were a part of numerous azonal periglacial associations. The remains of these animals dated to the early Holocene previously had been marked beyond the tundra communities, too, for example, in Byelorussia (Kalinovsky, 1989, in Russian). There the collared lemmings co-existed with the narrow-skulled voles, being integrated into the faunas already demonstrating the dominant forest-dwelling species.

The animals which live now only in the steppe and forest-steppe ecosystems were marked in the Middle Urals during the whole Holocene time, but their species gradually decreased, together with the relative amount of the remains. The final populations of the narrow-skulled vole and the steppe haymaker survived till late Holocene. They probably occupied the relatively small steppe-like open biotopes before those became too small, having reduced over some critical size. Based only upon the pollen record (Panova, Korotovskaya, 1990) it appeared impossible to evaluate how widely were such biotopes spread. We could say nothing about their distribution in the Middle Urals during the Holocene time before we have got the data on the small mammals.

Thus we see the significant shift in extinction of the different elements of the late Pleistocene ecosystems in the region at study, and formation of modern faunal complexes

really demonstrated but weak integrity of the biota, its separate parts showing to be independant enough. Taking all this into consideration, one ought to understand, how difficult it becomes in reality to evaluate the complex dynamics of ecosystems and the degrees of their human-effected degradation. In order to solve the problem, one can not study only some isolated indicator elements but should attract the data on different taxonomical and ecological groups of both animals and plants, and as many of them as possibly available.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н. Звери Урала. Свердловск. Сред.-Урал. кн. изд-во, 1977. 137 с.

Волокитин А. В., Смирнов Н. Г., Широков В. Н., Тихонова Н. Р. Грот Бобылек - новый памятник конца верхнего палеолита на Среднем Урале // Палеоэкология и расселение древнего человека в Северной Азии и Америке (Краткое содержание докладов международного симпозиума). Красноярск, 1992. С. 36-39.

Грот Сухореченский - памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи / Смирнов Н. Г., Ерохин Н. Г., Быкова Г. В. и др. // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992. С. 20-43.

Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю. О первоначальном заселении северо-востока Европы. Сыктывкар, 1987. 23 с.

Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю., Панюкова Н. Н. Биостратиграфия и возраст отложений пещеры Студеной на верхней Печоре // Биостратиграфия фанерозоя Тимано-Печорской провинции. Сыктывкар, 1989. С. 92-100.

Историческая экология животных гор Южного Урала / Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А. и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1990. 244 с.

Калиновский П. Ф. Палеогеография позднеледниковья и голоцена Белоруссии по териологическим данным // Палеогеография кайнозоя Белоруссии. Минск, 1989. С. 133-140.

Кочев В. А. Окуляр-транспортир для измерения углов на микрообъектах // Палеонтология фанерозоя севера европейской части

СССР. Сыктывкар, 1983. С. 74-75.

Кочев В. А. Развитие плейстоценовой фауны грызунов северо-востока европейской части СССР. Сыктывкар, 1991. 82 с.

Косинцев П. А. Крупные млекопитающие Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1991.

Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода, 1975, N 43. С. 63-71.

Малеева А. Г. Мелкие млекопитающие верхнеалабугской позднеплейстоценовой фауны, Южное Зауралье // Плиоцен и плейстоцен Урала. Свердловск, 1982. Ч. 2. С. 9-38.

Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1969. 156 с.

Мелкие млекопитающие Уральских гор / Большаков В. Н., Балахонов В. С., Бененсон И. Е. и др. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 101 с.

Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Разновременные карты растительности (на примере Красноуфимской лесостепи) // Геобстаническое картирование. Л., 1987. С. 26-39.

Панова Н. К., Коротовская Т. Г. Палинологические исследования торфяника у озера Песчаное //Лесоэкологические и палинологические исследования болот на Среднем Урале. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 49-55.

Рековец Л. И. Новый подвид узкочерепной полевки (Microtus gregalis Pall.) из позднеплейстоценовых отложений Украины. //Докл. АН УкрССР. 1978. Сер. Б. N 6. С. 563-567.

Смирнов Н. Г. Костные остатки позднеантропогеновых млекопитающих из отложений пещеры Аракаево VIII (предварительное сообщение) // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 70-72.

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

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

Хотинский Н. А. Взаимоотношение леса и степи по данным изучения палеогеографии голоцена // Эволюция и возраст почв СССР. Пущино, 1986. С. 46-53.

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

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение..... 5
Очерк современной фауны мелких млекопитающих
Среднего Урала..... 7
Биотопическая приуроченность
плейстоценовых грызунов..... 8
Описание местонахождений..... 9
Грот Сухореченский.....10
Навес Бажуково III 12
Навес Тавра.....14
Грот Багышково.....16
Грот Олений.....17
Пещера Дыроватый Камень на реке Серге.....19
Грот Большой Глухой (в соавторстве
с В. А. Кочевым).....23
Грот Бобылек.....25
Пещера Аракаево VIII 28
Основные этапы развития фаун
мелких млекопитающих.....30
Заключение.....37
Summary.....41
Литература.....59

CONTENTS

Introduction..... 5
Modern fauna of small mammals of the Middle Urals..... 7
Biotopic distribution of Pleistocene rodents.... 8
Description of sites..... 9
Rock shelter Sukhorechensky.....10
Rock shelter Bazhukovo III.....12
Shed Tavra.....14
Cavity Baghyshkovo.....16
Cavity Oleniy.....17
Cave Dyrovaty Kamen at the Serga-river....19
Cavity Bolshoi Glukhoi (written together with V. A. Kochev).....23
Cavity Bobyliok.....25
Cave Arakaevo VIII.....28
Main stages of development of the small mammals fauna 30
Conclusion.....37
Summary.....41
References.....59

Смирнов Николай Георгиевич

Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене

Рекомендовано к изданию Ученым Советом Института экологии растений и животных УрО РАН

Ответственный за выпуск Г. В. Быкова

Подписано в печать .04.93. Формат 60 x 84 1/16 Заказ N532. Усл. печ. л.4,9. Уч.-изд. л.3,8 Тираж 250.

Екатеринбург, К-83, пр. Ленина,51. Типолаборатория УрГУ
Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202. Институт экологии растений и животных УрО РАН