На правах рукописи

Гасилин Вячеслав Владимирович

ФАУНА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ УРАЛО-ПОВОЛЖЬЯ В ГОЛОЦЕНЕ

03.00.08. – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2009

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

Научный руководитель – кандидат биологических наук, Косинцев Павел Андреевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Монахов Владимир Генрихович

кандидат биологических наук Яковлев Анатолий Германович

Ведущая организация – Зоологический институт РАН

Защита состоится « 21 » апреля 2009 г. в 15.00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.
Факс: (343) 260-82-56. Адрес сайта Института экологии растений и животных: http://www.ipae.uran.ru, e-mail: common@ipae.uran.ru

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

Автореферат разослан « 18 » марта 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук Пястолова О.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Многие изменения в фауне Северной Евразии, произошедшие за последние столетия под воздействием антроногенного фактора, существенны и уже необратимы. Для объективной оценки современной ситуации, прогноза ее развития и выработки стратегии по сохранению биоразнообразия необходимы знания о направленности изменений в животных сообществах, которые происходили до промышленного периода – важнейшего качественного скачка в истории взаимоотношений человека и природы.

Район исследования – юго-восток Восточной Европы (Урало-Поволжье)– входит в пограничную область между фаунами Европы и Азии. До настоящего момента его палеофаунистические исследования были локальными (Верещагин, Громов, 1952; Цалкин, 1958; Кузьмина, 1971, Косинцев, Бачура, 1999), посвященными лишь микротериофауне (Громов, 1957а, б, в; Таттар, 1958; Киселева, 1982; Дмитриев, 2001), либо в них не ставились вопросы формирования териофауны (Петренко, 1984, 2003).

Цель работы – изучить историю развития современной фауны крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене.

Задачи

1. Описать новые материалы по истории фауны крупных млекопитающих региона.

2. Провести методическую работу по выявлению новых диагностических признаков на черепах морфологически близких видов в родах *Marmota*, *Martes*, *Meles*.

3. Описать вековую и географическую изменчивость размеров костей фоновых видов.

4. Описать произошедшие в голоцене изменения ареалов видов.

5.Охарактеризовать фаунистические комплексы и описать их пространственно-временную динамику

6. Оценить географические и хронологические изменения структуры фауны копытных.

Научная новизна. Впервые выявлены основные этапы развития фауны крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене и описана вековая и географическая изменчивость фоновых видов.

В работе решены методические проблемы по различению краниологических остатков близкородственных видов в родах *Marmota, Martes* и *Meles*. Впервые получены данные о распространении и динамике ареалов, о времени появления и исчезновения, об изменчивости видов крупных млекопитающих Урало-Поволжья на протяжении голоцена.

В процессе исследования выделены фаунистические комплексы млекопитающих, описаны их характерные черты и пространственно-временные границы. Выявлена закономерность во временных изменениях ареалов этих комплексов.

Изучены пространственная и временная динамики количественных показателей структуры фауны копытных Урало-Поволжья.

Автором работы было впервые описано порядка 30 000 костных остатков млекопитающих из 60 местонахождений Урало-Поволжья (Гасилин, 2002; 2003 а, б; 2004 а, б; 2005 а, б, в, г; 2006 в; 2008).

Практическое значение. Результаты исследования могут быть учтены при работах по реакклиматизации видов, использованы при создании музейных экспозиций и в курсах лекций по истории региона. Предложенные новые диагностические признаки видов могут быть применены при обработке териологических коллекций.

Положения, выносимые на защиту.

1. Основными механизмами преобразований териофауны Урало-Поволжья вплоть до исторического времени были вымирание (до 2-ой половины среднего голоцена) и динамика границ ареалов ряда видов.

2. Установлено, что на протяжении 2-ой половины голоцена в Урало-Поволжье проявлялась тенденция к расширению ареалов видов открытых ландшафтов на север.

3. Распределение копытных в регионе имело зональный характер; вековые изменения их относительной численности были связаны с ландшафтными перестройками на территории Урало-Поволжья.

Апробация работы. Результаты работы были доложены на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных (Екатеринбург, 2004-2006), на Международных научных конференциях «Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий» (Ростов-на-Дону, 2005) и «Контактные зоны Евразии на рубеже эпох» (Самара, 2003), на Межрегиональной научной конференции «Самарский край в истории России» (Самара, 2004), на Всероссийской научной конференции «Динамика современных экосистем в голоцене» (Москва, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, в том числе 1 в журнале, рекомендованном ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 323 страницах, состоит из введения, 4 глав, выводов, списка цитируемой литературы, содержит 63 приложения (таблицы и рисунки). В основном тексте диссертации 40 рисунков и 43 таблицы. Список литературы включает 179 источников, в том числе 8 на иностранных языках.

1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

1.1 Материал. В работе использованы оригинальные и литературные данные о порядке 550 000 идентифицированных костных остатков крупных млекопитающих (19 000 из которых принадлежали 28 диким видам) из 322 местонахождений голоценового возраста с территории от Нижней Камы на севере до Прикаспийской низменности на юге и от р.Волги на западе до предгорий Урала на востоке. В настоящее время здесь представлены

лесостепная, степная и полупустынная зоны (Юго-Восток Европейской..., 1971). В потепления среднего голоцена наблюдался сдвиг зон к северу, в позднем голоцене – сдвиг южной границы леса к северу (Величко, Климанов, 1990; Динесман, 1976; Немкова, Климанов, 1988; Спиридонова, Алешинская, 1999; Чигуряева, Терешкова,1991).

Хронологический интервал исследования – от раннего голоцена (10 200 лет назад) до исторического времени. Для исторического времени состояние фауны рассмотрено на XVIII-середину XIX вв. (Кириков, 1959, 1966, 1979, 1983) – времени, к которому под влиянием антропогенного фактора сократились и не восстановились ареалы у многих исследованных видов, появились новые виды-синантропы, но не начались повсеместные работы по интродукции.

Все местонахождения делятся на зоо- и антропогенные.

Первая группа местонахождений – *зоогенные отложения* карстовых полостей, сурчин, нор, котлованов выдувов.

Вторая группа местонахождений – *археологические памятники* различного типа (поселения, ритуальные комплексы могильников, святилищ). Наиболее массовый материал из поселений. Эта группа составила большинство изученных местонахождений.

Все находки из поселений и могильников датированы археологическим и радиоуглеродным методами. Используются некалиброванные даты.

1.2 Методы морфометрического анализа. Для промеров костей лошади и кулана использовалась схема V. Eisenmann et al. (Studying fossil Horses, 1988), для промеров костей других видов – схема A. von den Drish (1976). Промеры сняты штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Анализировались репрезентативные выборки с использованием стандартных методов описательной статистики и многомерного анализа (Лакин, 1990; Факторный, дискриминантный..., 1989).

1.3 Методы анализа фаун. Элементарные фауны местонахождений сгруппированы в региональные фауны для периодов: атлантический и суббореальный 1 (8000–4100 л.н., AT-SB 1), суббореальные 2 и 3 (4100–2500 л.н., SB 2-3), субатлантический (2500–200 л.н., SA) и исторический (XVIII – середина XIX вв.) в пределах северной и южной лесостепной подзон и степной и полупустынной зон Поволжья и Предуралья (табл. 1).

Степень дифференциации фаун оценена по изменению коэффициента сходства Жаккара для фаунистических списков (K_J). Степень дифференциации фауны раннего голоцена (пребореального-бореального периодов, PB-BO) не оценивалась ввиду неполноты ее видового списка. Видовые списки для периодов AT и SB 1 после сравнения их по K_J были объединены в список для интервала AT-SB 1.

Данные о находках из могильников и зоогенных местонахождений учитывались при составлении видовых списков, но в количественный анализ не включались.

Достоверность разности долей по относительным показателям (при изучении частот встречаемости) оценивалась с помощью φ-критерия Фишера (Сидоренко, 2002). Недостоверные отличия не обсуждались.

2 ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ В РОДАХ *MARMOTA, MARTES, MELES* НА КРАНИОЛОГИЧЕСКОМ МАТЕРИАЛЕ

На территории Урало-Поволжья и соседних регионов обитает несколько близкородственных видов, ареалы которых сейчас соприкасаются (*Meles meles* и *M. leucurus*) или перекрываются (*Martes martes* и *M. foina, Marmota bobak* и *M. baibacina*). Для видовой диагностики остатков этих видов была проведена специальная работа. На рецентном материале были использованы известные (Громов, Ербаева, 1995; Паавер, 1965; Потапова, Барышников, 1990; Аристов, Барышников, 2001) и выделены новые диагностические признаки, по которым проводилось определение субфоссильных костных остатков. Все диагностические признаки имели частотное проявление, поэтому определение велось по комплексу признаков, а окончательная видовая идентификация носила кумулятивный характер.

2.1 Видовая идентификация краниологических остатков рода *Marmota*. *Сравнение рецентных выборок M. bobak* (n_1) и *M. baibacina* (n_2). Качественные признаки (n_1=52, n_2=104). По положению и степени редукции слезной кости (СК) выделено 6 морфотипов, из которых у *M. bobak* есть все 6, а у *M. baibacina* только 2. По частотам 2 общих морфотипов оба вида достоверно различаются.

Выявлены 2 новых и формализованы 2 известных признака строения СК и смежных костей: по частотам их проявления оба вида достоверно различаются.

Количественные признаки. (n_1=57, n_2=50). На основе анализа 21 признака на черепе и 25 признаков на нижней челюсти *M. bobak* и *M. baibacina* выделено 15 признаков на черепе, в частности 8 признаков на передней стенке глазницы, имеющих наибольшую диагностическую ценность. По признакам на передней стенке глазницы был проведен *дискриминантный анализ пошаговый с включением* (ДА) для правой и левой сторон. Верность идентификации составила 94 и 100% для *M. bobak* и 97 и 100% для *M. baibacina*

Результаты видового определения субфоссильной выборки (n=52) *по качественным признакам.* В субфоссильной выборке сурка найдены все 6 морфотипов, по частотам 2-х общих для обоих видов были достоверные отличия субфоссильного сурка от *M. baibacina*. Субфоссильная выборка по всем признакам СК и смежных костей достоверно отличалась от выборки *M. baibacina* и не отличалась от *M. bobak*. Все это указывает на принадлежность субфоссильных остатков к *M. bobak*.

Результаты видового определения субфоссильной выборки (n=40) *по количественным признакам.* Отличия субфоссильного сурка и рецентных *M. bobak* от *M. baibacina* наблюдались на соответствующих графиках по ширине и поперечнику верхнего резца, по высоте надглазничных отростков над лобной костью и длине лба, по высоте СК над слезным отверстием и расстоянию от СК до предкрылового отверстия. Угол между скуловой и верхнечелюстной костями у *M. baibacina* был достоверно больше, чем у *M. bobak* и субфоссильного сурка.

По результатам ДА субфоссильные экземпляры отнесены к *M. bobak*.

Согласно результатам анализа морфотипических и размерных признаков черепа сурок голоцена Урало-Поволжья принадлежал виду *M. bobak*.

2.2 Видовая идентификация нижних челюстей рода *Martes*. *Сравнение рецентных выборок M. zibellina* (n=50) *M. martes* (n=70) *и M. foina* (n=30). Проведен ДА 10 признаков, по которым верность идентификации в обучающих группах составила для *M. zibellina* 82%, для *M. martes* 76%, для *M. foina* 87%. Априорная вероятность принята равной для всех видов.

Результаты видового определения субфоссильной выборки (n=29). Из Поволжья 3 субфоссильных экземпляра классифицированы как *M. foina* (p>0,92), а 2 экземпляра – как *M. martes* (p_1=0,85; p_2=0,74). Из Южного Предуралья 2 экземпляра отнесены к *M. foina* (p_1=1,00; p_2=0,99), 1 экземпляр к *M. martes* (p=0,61), 5 экземпляров – к *M. zibellina* (0,98> p>0,78).

Итак, в голоцене в Южном Предуралье обитали все 3 вида, а в лесостепи Поволжья – только *M. martes* и *M. foina*.

2.3 Видовая идентификация остатков рода *Meles*. *Сравнение рецентных выборок M. meles* (n_1) и *M. leucurus* (n_2). Качественные признаки (n_1=99, n_2=94). Выделено 5 новых морфотипических признаков на нижней челюсти для диагностики *M. meles* и *M. leucurus*. Верность идентификации по ним в рецентных выборках согласно результатам обобщенного дискриминантного анализа составила 95% и 100%.

Количественные признаки (n_1=31, n_2=25). Проведен анализ 23 размерных признаков на нижней челюсти. Установлено, что виды хорошо дифференцируются по абсолютным и относительным размерам венечного отростка: длина его основания у *M. meles* больше, чем у *M. leucurus*. По результатам ДА верность идентификации в обучающих группах *M. meles* и *M. leucurus* выше 95%. На черепе проведен статистический анализ 14 признаков. ДА 4-х из них показал, что верность идентификации в обучающих группах *M. meles* и *M. leucurus* 83% и 95%. Наибольший вклад в дискриминацию внес признак «расстояние от заднего края альвеолы M1/ до основания скулового отростка верхнечелюстной кости»

Результаты видового определения субфоссильной выборки по качественным признакам. Анализ краниологических признаков, показал, что 4 голоценовых черепа обладали признаками *M. meles*; из 13 нижних челюстей 9 имели признаки *M. meles* и 4 смешанные. Экземпляры с признаками *M. meles* происходили как из Южного Предуралья, так и из Поволжья.

Результаты видового определения субфоссильной выборки по количественным признакам. По размерам основания венечного отростка нижней челюсти все субфоссильные экземпляры попали в область распределения *M. meles*. Результаты идентификации с помощью *дискриминантных функций* и *факторного анализа* соответствуют полученным выше данным: все субфоссильные экземпляры оказались в области распределения *M. meles*. 4 субфоссильных черепа по результатам ДА идентифицированы как *M. meles*.

Результаты изучения качественных и количественных признаков полностью совпали. Только 2 черепа с нижними челюстями дали двойственную картину: по морфотипическим признакам они принадлежали *M. leucurus*, а по большинству размерных – *M. meles*. Строение половой кости одной из этих особей характерно для *M. leucurus*.

Итак, в местонахождениях среднего и позднего голоцена Урало-Поволжья обнаружены кости *M. meles*. Остатки, которые следует относить к *M. leucurus* или гибридным формам, обнаружены в местонахождениях позднего голоцена Южного Предуралья.

3 ДИНАМИКА АРЕАЛОВ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Заяц-беляк и заяц-русак – *Lepus timidus* L. и *L. europeus* Pall. Южная граница ареала зайца-беляка сейчас идет по югу лесостепи, ареал русака занимает все Урало-Поволжье. В голоцене русак населял Северный Прикаспий (Дмитриев, 2001) и полагали, что оба вида постоянно обитали в Среднем Поволжье на протяжении голоцена (Цалкин, 1958; Громов, 1957 а).

Анализ краниологического материала показал, что в среднем и позднем голоцене север региона населял только *L. timidus* (Гасилин, 2006 б). Русак тут появился 150 л.н. (Кириков, 1966).

Вековая изменчивость. По размерам черепа беляк позднего голоцена превосходил синтопных рецентных беляков.

Географическая изменчивость. По размерам нижней челюсти беляки Урало-Поволжья и Западной Сибири (Косинцев, 1988) в позднем голоцене не отличались.

Сурок степной – *Marmota bobak* Müll. В голоцене ареал сурка не изменялся, только в историческое время произошла его фрагментация.

Вековая изменчивость. К современности произошло уменьшение размеров черепа у сурка в степной зоне. Субфоссильный сурок достоверно крупнее современного сурка по 11 из 21 признака черепа.

Географическая изменчивость. Субфоссильный сурок лесостепи был достоверно крупнее сурка из степи по 6 из 21 признака черепа.

Бобр речной – *Castor fiber* L. В среднем и позднем голоцене ареал бобра охватывал лесостепь и степь. К XIX в. он исчез в Среднем Поволжье, а в Южном Предуралье – во 2-ой половине XIX в.

Вековая изменчивость. Размеры костей скелета бобров среднего и позднего голоцена достоверно не отличались.

Географическая изменчивость. Бобр Урало-Поволжья в среднем и позднем голоцене по размерам костей не отличался от бобров Среднего Урала и лесостепи Западной Сибири и был достоверно меньше бобров Молдавии и Среднего Поднепровья.

Корсак – *Vulpes corsac* L. В AT-SB1 самое северное место находки на 50° с.ш. В SB2 – на 53°с.ш. В XVIII-XIX вв. северная граница ареала проходила уже много южнее – по югу степной зоны.

Медведь бурый – *Ursus arctos* L. До XVIII-XIX вв. южная граница ареала шла по югу северной степи. Отдельные находки известны южнее (50°с.ш.).

Соболь, куницы лесная, каменная – *Martes zibellina* L., *M. martes* L., *M. foina* Erxleben. В среднем и позднем голоцене каменная и лесная куницы населяли Предуралье и Поволжье. Соболь известен только в позднем голоцене на севере Южного Предуралья. К XVIII вв. в регионе исчезают каменная куница и соболь.

Барсуки европейский и азиатский – *Meles meles* L. и *M. leucurus* Hodgson. В голоцене в Урало-Поволжье обитал европейский вид *M. meles*. В позднем голоцене в Южном Предуралье появились особи со смешанными признаками – возможно, гибриды с *M. leucurus*. В конце позднего голоцена в регионе произошла смена европейского барсука азиатским барсуком.

Вековая изменчивость. По признакам нижней челюсти установлено, что от среднего голоцена к позднему размеры барсука уменьшились.

Тарпан – *Equus gmelini* Antonius. В 1-ой половине среднего голоцена ареал занимал весь регион. В XVIII-XIX вв. обитал между рр. Волгой и Уралом. Вымер в конце XIX в.

Вековая изменчивость у тарпана Нижнего Поволжья проявилась в колебаниях размера таранной кости на протяжении АТ-периода.

Географическая изменчивость, судя по размерам многочисленных костей нижнего отдела конечностей, у тарпана среднего голоцена степной зоны Урало-Поволжья, Восточной Европы и Казахстана не проявлялась.

Кулан – *Equus hemionus* Pall. Самые северные находки в АТ – на 50°-51°с.ш., в SB 2 – на 54°с.ш., в SA – на 55°34'с.ш. В XVIII в. ареал кулана в регионе занимал лишь нижнее течение р.Урал.

Вековая изменчивость. У кулана Нижней Волги в АТ шло уменьшение размеров дистальных отделов конечностей.

Географическая изменчивость. В АТ кулан Нижней Волги отличался по размерам таранной кости, 1 и 2 фалангам от кулана Северного Прикаспия.

Кабан – *Sus scrofa* L. В среднем-позднем голоцене ареал охватывал весь регион. В XIX в. вид остался в Северном Прикаспии.

Олень благородный – *Cervus elaphus* L. В голоцене обитал по всему региону, кроме Закамья. В XIX в. в северной половине региона не известен.

Косуля сибирская – *Capreolus pygargus* L. Сравнение размеров костей косуль региона с синхронными *C. capreolus* и *C. pygargus* (Цалкин, 1966; Паавер, 1965; Косинцев, 1981) указало на принадлежность ее виду *C. pygargus*. В среднем-позднем голоцене ареал вида охватывал северную половину региона. С начала XIX в. вид был редок в лесостепном Поволжье, а во 2-ой его половине исчез полностью.

Вековая изменчивость. *C. pygargus* среднего и позднего голоцена отличались по размерам плечевой и таранной костей. Косули позднего голоцена по размерам нижней челюсти крупнее рецентной косули Поволжья.

Географическая изменчивость. По размерам нижней челюсти и таранной кости косуль среднего голоцена Урало-Поволжья, Среднего Урала и Западной Сибири, косуль позднего голоцена Урало-Поволжья и Среднего Урала различий не найдено. Косуля Урало-Поволжья в позднем голоцене достоверно отличалась по размерам нижней челюсти и плечевой кости от косули Центрального Черноземья.

Лось – ***Alces alces* L.** Лось в голоцене обитал в северной половине региона (Гасилин, 2006 б), где исчез в конце XVIII – начале XIX вв. в результате сжатия ареала. К концу XIX в. вид здесь появился вновь.

Вековая изменчивость. У лосей среднего и позднего голоцена происходили разнонаправленные изменения размеров 1 и 2 фаланг.

Географическая изменчивость. Лось региона в позднем и среднем голоцене отличался от лося Прибалтики по размерам плечевой, таранной костей, 1 и 2 фалангам.

Олень северный – ***Rangifer tarandus* L.** Ареал в среднем голоцене доходил до широты Средней Волги. В позднем голоцене он сократился к северу и востоку. Во 2-ой половине XIX в. вид был обыкновенен вне региона – в лесах запада Казанской губернии, куда прикочевывал большими стадами зимой с севера (Богданов, 1871).

Тур – ***Bos primigenius* Bojanus.** Ареал в AT-SB 1 заключал почти весь регион, кроме северных районов. Самая северная в регионе и самая восточная в Европе точка находки – на 54°42' с.ш., 53°39' в.д.

Особенностью волго-уральской части голоценового ареала тура является то, что вымирание его здесь началось значительно раньше, чем в западной и восточной частях. Последние его популяции держались в полупустынной зоне, а не в лесах, как это было позднее в Западной Европе.

Сайга – ***Saiga tatarica* L.** На протяжении среднего-позднего голоцена ареал расширялся к северу и в позднем голоцене вид освоил весь регион. В историческое время ареал сократился и вид сохранился только в междуречье рр. Волги и Урала.

4 ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ФАУН

4.1 Фауны Поволжья и Предуралья. Отличия фаун Поволжья и Предуралья выявлены для позднего голоцена и исторического времени (XVIII-XIX вв.). В позднем голоцене только в состав фауны Южного Предуралья входили благородный олень и (в северной части) соболь; в позднем голоцене из Зауралья в западном направлении начал продвижение азиатский барсук, сменяя аборигенный европейский вид. В историческое время различия фаун увеличились: косуля исчезла в Поволжье, но обитала в Южном Предуралье, на севере Южного Предуралья осталась реликтовая популяция медведя, в Заволжье сохранились отдельные колонии сурка, в Нижнем Поволжье и Прикаспийской низменности – последние в регионе популяции кабана и сайги.

4.2 Анализ фаунистических комплексов. До конца позднего голоцена на всей территории региона обитали бобр, волк, лисица, хорь степной, барсук европейский, выдра, тарпан, кабан, лось. Изменения в составах региональных фаун (Смирнов, 2003) происходили в основном за счет видов, у которых одна из «широтных границ» ареала проходила по территории Урало-Поволжья. Перемещение этих границ определяло динамику региональных фаун (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав фаун крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене (СЛП – северная лесостепная подзона, ЮЛП – южная лесостепная подзона, СЗ – степная зона, ПЗ – полупустынная зона)

Виды	«Зона»	PB-BO	AT	SB 1	AT-SB 1	SB 2-3	SA	XIX вв.
Lepus timidus	СЛП	?	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	+
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
Lepus europaeus	СЛП	-	-	-	-	-	-	+
	ЮЛП	-	-	-	-	-	-	+
	СЗ	-	?	?	?	?	?	+
	ПЗ	+	+	+	+	+	+	+
Marmota bobak	СЛП	+	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
Castor fiber	СЛП	+	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Canis lupus	СЛП	-	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	+
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	+
Vulpes vulpes	СЛП	+	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	+
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	+
Vulpes corsac	СЛП	-	-	-	-	+	+	-
	ЮЛП	-	-	-	-	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	+
Ursus arctos	СЛП	+	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
Martes sp.	СЛП	+	+	+	+	-	-	-
	ЮЛП	+	+	+	+	-	-	-
	СЗ	-	-	-	-	+	-	-

Виды	«Зона»	PB-BO	AT	SB 1	AT-SB 1	SB 2-3	SA	XIX вв.
Martes zibellina	СЛП	?	?	?	?	?	+	-
Martes martes	СЛП	?	?	?	?	+	+	+
	ЮЛП	?	?	?	?	+	+	+
Martes foina	СЛП	?	?	?	?	+	+	-
	ЮЛП	?	?	?	?	+	+	-
Gulo gulo	СЛП	-	-	-	-	-	+	-
	ЮЛП	-	-	-	-	-	+	-
	СЗ	-	-	-	-	+	-	-
Mustela putorius	СЛП	-	-	-	-	-	-	+
	ЮЛП	-	-	-	-	-	-	+
Mustela eversmanni	СЛП	+	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	+
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	+
Meles meles	СЛП	-	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	?	?	?	?	?	-
Meles leucurus	СЛП	-	-	-	-	-	+	+
	ЮЛП	-	-	-	-	-	+	+
	СЗ	-	-	-	-	-	+	+
	ПЗ	-	-	-	-	?	?	+
Lutra lutra	СЛП	-	+	+	+	+	+	+
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	+
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Lynx lynx	СЛП	-	-	-	-	+	+	-
	ЮЛП	-	-	-	-	-	+	-
Equus gmelini	СЛП	-	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	+	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	+	+	+	+	?	?	-
Equus hemionus	СЛП	-	-	-	-	+	+	-
	ЮЛП	-	-	-	-	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Sus scrofa	СЛП	+	+	-	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	+	+	-	?	?	+
Camelus bactrianus	ЮЛП	+	-	-	-	-	-	-
	СЗ	-	-	-	-	-	-	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-

Окончание таблицы 1

Виды	«Зона»	PB-BO	AT	SB 1	AT-SB 1	SB 2-3	SA	XIX вв.
Cervus elaphus	СЛП	-	-	-	-	+	+	-
	ЮЛП	-	+	-	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Capreolus pygargus	СЛП	-	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	-
Alces alces	СЛП	+	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	+	+	+	+	+	+	-
	СЗ	-	-	+	+	+	+	-
	ПЗ	-	+	+	-	?	?	-
Rangifer tarandus	СЛП	+	+	+	+	+	+	-
	ЮЛП	-	+	-	+	-	-	-
Bos primigenius	СЛП	-	-	-	-	-	-	-
	ЮЛП	-	+	+	+	-	-	-
	СЗ	-	+	+	+	-	-	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Bison priscus	СЗ	-	-	+	+	-	-	-
Gazella subgutturosa	СЗ	-	+	+	+	+	-	-
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	-
Saiga tatarica	СЛП	-	-	-	-	-	+	-
	ЮЛП	-	+	-	+	+	+	-
	СЗ	-	+	+	+	+	+	+
	ПЗ	-	+	+	+	?	?	+

Фауна раннего голоцена представлена небольшим числом местонахождений. Имеющиеся данные показывают, что она была близка фауне 1-ой половины среднего голоцена. Её отличает наличие дикого верблюда в лесостепи, который позднее сохранился только на юге региона.

Динамика дифференциации териофауны рассмотрена начиная со среднего голоцена в хронологическом и географическом аспектах. На основе анализа коэффициентов сходства Жаккара (K_J) между региональными фаунами на территории Урало-Поволжья выделены фаунистические комплексы: 3 в AT-SB 1 – лесостепной, степной и полупустынный, 2 в SB 2-SA – лесостепной-степной и полупустынный и вновь 3 комплекса в XIX в. – лесостепной, степной и полупустынный. Степень дифференциации между ними была наибольшей в XIX в.

Отличия в видовом составе этих комплексов были следующими. В AT-SB 1 в лесостепной комплекс входили представители рода *Martes*, рысь и олень северный; степной комплекс отличался от лесостепного наличием корсака, кулана, зубра и джейрана. Около 70% видов (n=17) были общими для этих комплексов. Степной комплекс отличался от полупустынного присутствием зайца-беляка, сурка, медведя

и зубра и отсутствием русака и дикого верблюда. Доля общих видов (n=16) составляла 76%. При переходе от SB 1 к SB 2 на севере региона исчезли тур и зубр.

В SB 2-3 в лесостепи-степи (данные по полупустыне для этого и следующего периода есть только по зайцу-русаку) обитали заяц-беляк, сурок, бобр, корсак, медведь, европейский барсук, кабан, косуля, лось; сезонно до севера региона теперь доходил кулан. В SA сайга, как и кулан и корсак, уже достигала северной части лесостепи; сдвинулся к северу ареал благородного оленя, но, в общем, состав комплексов лесостепи и степи остался прежним.

В XVIII-XIX вв. число видов фауны крупных млекопитающих в регионе уменьшилось более чем в 2 раза, а ареалы и численность оставшихся видов сильно сократились. Произошли изменения, деформировавшие структуру териофауны региона. Обедненную лесостепную фауну конца XIX в. отличало обитание здесь лесной куницы, хоря лесного, медведя, степную – корсака и сайги; доля общих видов (n=8) составляла 73%. Полупустынный комплекс выделялся сохранившимся здесь кабаном; степной комплекс в отличие от полупустынного включал зайца-беляка и сурка; общих видов (n=7) было 64%.

Итак, в течение голоцена вплоть до XVIII-XIX вв. в регионе проявлялась тенденция к сближению состава зональных фаун за счет обогащения фауны лесостепи видами открытых ландшафтов.

Слабая хронологическая дифференциация региональных фаун отразила стабильность состава фауны Урало-Поволжья в голоцене до XVIII-XIX вв.

Наиболее динамичными в голоцене были северные границы ареалов копытных и границы ареалов куньих, кроме хоря степного: до конца XIX в. изменили ареалы по два вида куниц и барсуков, хорь черный и росомаха. Наиболее устойчивыми оказались ареалы у псовых (табл. 1).

4.3 Динамика структуры фауны копытных. В материале представлены все известные для голоцена Восточной Европы копытные. Во все периоды остатки копытных встречены в большинстве поселений. Ни один из видов в течение голоцена не встречался одинаково часто в северной и южной частях региона.

В AT-SB 1 зафиксировано наибольшее число видов копытных, обитавших в регионе в голоцене. 1-ое место по численности на севере занимали тарпан и лось (более 90% костей копытных). Причем, доля лося в северном направлении возрастала, а тарпана падала. Переход общества в SB 2 к производящему хозяйству отражен в материале в виде резкого снижения числа находок диких видов и массового появления остатков домашних копытных. Начиная с этого времени в ядро фауны копытных лесостепи-степи, кроме лося и, вероятно, тарпана (отличия его остатков от костей домашней формы, появившейся в этот период в массе, не найдены), входили субдоминанты – косуля и кабан.

Показано, что от среднего к позднему голоцену относительная численность лося в Урало-Поволжье уменьшалась, а численность косули

нарастала. В южной половине региона доминантами по численности в течение голоцена выступали сайга и кулан.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что для диагностики близкородственных видов *Marmota, Martes* и *Meles* могут быть использованы комплексы морфотипических и морфометрических признаков. Виды *Marmota* различаются по частотам проявления морфотипов строения передней стенки глазницы, по строению слезной и смежных с ней костей, по размерам черепа; виды *Martes* различаются по размерам нижней челюсти; виды *Meles* различаются по частотам проявления морфотипов строения нижней челюсти, по ее размерам.

2. Вековая изменчивость выявлена у 5-ти видов. На протяжении 2-ой половины голоцена произошло уменьшение размеров сурка степного, барсука европейского, кулана, косули, тура. У бобра, лисицы, лося размеры достоверно не изменялись.

3. Географическая изменчивость выявлена у 3-х видов. В среднем-позднем голоцене размеры сурка в северной части ареала были крупнее, чем в южной, бобр среднего и позднего голоцена был мельче бобров, обитавших в Восточной Европе западнее р.Волги, в среднем голоцене куланы Нижней Волги и Северного Прикаспия различались по размерам костей дистальных отделов конечностей.

4. В голоцене в Урало-Поволжье северные границы ареалов корсака, кулана, оленя благородного, сайги и южная граница ареала оленя северного сдвигались к северу, северные границы ареалов верблюда, тура отступали к югу, восточные границы ареалов куницы каменной, барсука европейского, западные границы ареалов барсука азиатского и зубра смещались на запад.

5. На протяжении второй половины голоцена вплоть до исторического времени в регионе проявлялась тенденция к сближению состава лесостепного и степного фаунистических комплексов за счет обогащения фауны первого видами степного комплекса.

6. В среднем голоцене содоминантами в составе фауны копытных северной половины Урало-Поволжья были лось и тарпан. В позднем голоцене произошло сокращение относительной численности лося и увеличение относительной численности косули, которые стали содоминантами в фауне копытных.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Гасилин В.В.** Новое археозоологическое местонахождение – именьковский памятник селище Ош-Пандо-Нерь / В.В. Гасилин // Самарская Лука: бюл.– Самара, 2002. – № 12. – С. 125–135.

2. **Гасилин В.В.** Промысловая териофауна лесостепного Среднего Поволжья в голоцене / В.В. Гасилин // Исследования в области биологии и методики ее

преподавания: межвузовск. сб. науч. тр. / Самар. гос. пед. ун-т. – Самара, 2003. – Вып.3 (1). – С. 239–244.

3. Скарбовенко В.А. Раскопки курганного могильника Заплавное I / В.А. Скарбовенко, **В.В. Гасилин**, П.В. Ломейко, М.С. Седова // Археологические открытия 2002 года / отв. ред. В.В.Седов. – М., 2003. – С. 298-299.

4. **Гасилин В.В.** Костные остатки животных археологического памятника Сиделькино II / В.В. Гасилин // Материалы археологической экспедиции СОИКМ им. П.В. Алабина и Международной конференции «Контактные зоны Евразии на рубеже эпох». – Самара, 2003. – С.36–39.

5. Матвеева Г.И. Раскопки городища Лбище / Г.И. Матвеева, Л.А. Вязов, **В.В. Гасилин** // Археологические открытия 2003 г. – М., 2004. – С. 323–325.

6. **Гасилин В.В.** Крупный рогатый скот Биктимировского городища (Юж. Приуралье) / В.В. Гасилин // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых, 25-29 апр. 2004 г. – Екатеринбург, 2004. – С. 55–57.

7. **Гасилин В.В.** Фауна крупных млекопитающих лесостепной зоны Волго-Уральского региона в голоцене / В.В. Гасилин // Экология: от генов до экосистем: материалы конф. молодых ученых, 25-29 апр. 2005 г. – Екатеринбург, 2005. – С. 53–54.

8. **Гасилин В.В.** Фауна предыменьковских и раннеименьковских памятников лесостепного Поволжья / В.В. Гасилин // Сташенков Д.А. Оседлое население Самарского лесостепного Поволжья в I-V вв. н.э. – М., 2005. С.59–66. – (Раннеславянский мир; Вып. 7).

9. **Гасилин В.В.** Фауна Старомайнского городища именьковской культуры / В.В. Гасилин // Краеведческие записки. – Самара, 2005. – Вып. 12. – С. 59–66.

10. Косинцев П.А. Фауна крупных млекопитающих степной зоны Волго-Уралья в голоцене / П.А. Косинцев, **В.В. Гасилин** // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий: материалы междунар. конф. – Ростов н/Д, 2005. – С. 43 – 45.

11. **Гасилин В.В.** Заяц-беляк Урало-Поволжья в голоцене / В.В. Гасилин // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых, 24-28 апр. 2006 г. – Екатеринбург, 2006. – С. 37–38.

12. **Гасилин В.В.** Распространение и промысел лося (*Alces alces* L.) в голоцене лесостепного и степного Заволжья и Предуралья / В.В. Гасилин // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Рос. науч. конф., 2-3 февр. 2006 г. – М., 2006. – С. 66–72.

13. Косинцев П.А. Охота в хозяйстве древнего населения Волго-Уральской лесостепи / П.А. Косинцев, **В.В. Гасилин** // Вопросы археологии Поволжья / [И.Н. Васильева (отв. ред)]. – Самара, 2006. – Вып. 4. – С.484–490.

14. Косинцев П.А. Вековая динамика фауны крупных млекопитающих Южного Урала / П.А. Косинцев, **В.В. Гасилин** // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2008. – Вып. 12. – С. 85-91.

Подписано в печать 16.03.2009 г. Формат 60x84 1/16
Усл. печ. л. 1,0. Бумага «Гознак». Тираж 100 экз. Заказ №67

Отпечатано в типографии ООО «ИРА УТК»
620219, г. Екатеринбург, ул. К. Либкнехта, 42. Тел. (343) 350-97-24