СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ **НИЗМЕННОСТИ**

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

УДК 591.9+551.79

Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности: Сб. науч. трудов. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Рассматриваются вопросы современного состояния фауны севера Западной Сибири, приводятся данные по ископаемым фаунам млекопитающих и насекомых, обсуждаются возможности реконструкции становления современных фаун. Значительное внимание уделено методическим вопросам палеоэкологических реконструкций и учета численности современных животных.

Сборник представляет интерес для зоологов широкого профиля, специалистов в области популяционной экологии, морфологии, палеонтологии четвертичного периода и биостратиграфии.

Ответственный редактор кандидат биологических наук **А. В. Бородин**

Рецензенты кандидаты биологических наук

Е. С. Некрасов, Ф. В. Кряжимский

$$C\frac{21008-1496-158(86)}{055(02)7}$$
29-1988 © YpO AH CCCP, 1988

ВВЕДЕНИЕ

В связи с интенсивным освоением Западной Сибири, особенно ее северных территорий, активизировались работы по изучению ее природных ресурсов как биологами, так и геологами. Следствие этого — рост информации о состоянии фауны и флоры в разные эпохи четвертичного периода, что создает предпосылки для решения ряда историко-экологических задач. Территория Западно-Сибирской низменности — удобный полигон для подобных исследований прежде всего благодаря хорошо выраженной ландшафтно-климатической и зоогеографической зональности.

Академик С. С. Шварц подчеркивал, что экологические исследования должны основываться на анализе не только современных приспособительных особенностей животных, но и развития географической среды, а также на знании филогенетических связей животных. Очевидна взаимосвязь всех наук, занимающихся изучением четвертичного периода: биологии (как неонтологии, так и палеонтологии), археологии, геологии и географии.

Зоологам-неонтологам необходимы данные по филогении животных и изменению ареалов отдельных видов для решения зоогеографических задач. Такие сведения могут дать только палеонтологические исследования, их традиционно широко используют в систематике и морфологии. В последние годы отмечается более тесное взаимопроникновение экологических и палеонтологических исследований.

В свою очередь, палеонтологи нуждаются в данных неонтологических исследований, которые часто являются для них своеобразными реперами. В палеонтологии, вернее, в том разделе биологии, который академик К. Л. Паавер предложил называть мезобиологией, широко используется знание морфологии современных видов, стациального распределения животных, их экологии, особенно при экологических реконструкциях ископаемых биоценозов. Для дальнейшего углубления тафономических исследований необходимы, например, сведения об избирательности отлова хищниками мелких млекопитающих и соответствии накапливаемых в первичных местонахождениях остатков разных видов их реальному соотношению в природе. Сложной проблеме взаимозависимости природы и хозяйственной деятельности человека мы обязаны возникновением (буквально за

последние десять — пятнадцать лет) такой науки, как археозоология, которая использует не только остеологический материал из археологических раскопок и эталонные коллекции для егоопределения, но и данные по природной обстановке того времени и типу хозяйственной деятельности населения.

Для проведения палеонтологических исследований нужны надежная региональная стратиграфическая схема, а также геолого-геоморфологические описания и характеристика местонахождений ископаемых остатков. С другой стороны, биостратиграфический метод прочно закрепил свои позиции в геологии, а ископаемые микромаммалии считаются наиболее надежным материалом для корреляций различных толщ четвертичных отложений. Таким образом, очевидно, что процесс интеграции всех упомянутых наук будет расширяться, что, несомненно, положительно скажется на плодотворности каждой из них.

В данный сборник вошли статьи специалистов, работающих в области всех перечисленных наук, но с ориентацией в основном на задачи исторической экологии. На современном этапе можно выделить два круга таких задач. К первому относятся исследования, направленные на изучение исторической динамики биологических свойств или природной среды обитания изучаемых форм. В настоящий момент очевидна необходимость разработки новых подходов или модификации уже существующих, поскольку традиционные методы не всегда удовлетворяют требованиям исследований подобного плана. Здесь они представлены работами, в которых на конкретном материале обсуждаются некоторые методические и методологические вопросы исторической экологии млекопитающих Западной Сибири. Следует отметить, что все методики, предложенные для ископаемого материала, могут с успехом применяться и в неонтологических исследованиях.

Ко второму кругу задач можно отнести работы, связанные с описанием конкретного материала и накоплением данных, характеризующих компоненты природных систем на разных уровнях организации (от организменного до уровня сообществ). В эту группу входят статьи традиционного плана, в которых приводятся новые данные по современным и ископаемым фаунам, а также сведения, уточняющие или дополняющие ранее полученные.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

Н. Г. СМИРНОВ

АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД В ИЗУЧЕНИИ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В большинстве работ по палеоэкологии авторы ограничиваются обсуждением вопросов реконструкции ландшафтной и климатической обстановки отдельных эпох и регионов и почти не касаются проблемы реконструкции (и тем более динамики) экологических свойств вымерших и ныне существующих плейстоценовых видов. Ареалогический метод, широко применяемый в работах по палеоэкологии плейстоценовых млекопитающих, нуждается в серьезном углублении как по линии конкретных методик его применения, так и в плане методологических основ его использования (Динесман, 1984). Суть метода сводится к исследованию ряда признаков ареала изучаемого вида и рассмотрению их в качестве обобщенных показателей биологических свойств вида. Рассматриваемая территория является весьма удобной моделью для разработки целого ряда вопросов палеоэкологии.

Западно-Сибирская низменность самая большая в мире, она протянулась более чем на 2300 км от берегов Карского моря на севере до Алтая на юге и на 1500 км с запада на восток от Уральских гор до Енисея (Абрамович и др., 1963).

Почти в строго широтном направлении сменяются зоны тундры, лесотундры, тайги, лесостепи и степи. В пределах низменности отсутствуют какие-либо физические преграды для расселения и миграций млекопитающих, это практически идеальная аккумулятивная равнина со слабым уклоном по долинам Оби и Иртыша.

Поверхность равнины до глубины 3000 м сложена осадочными породами от юрского до четвертичного возраста, причем последние перекрывают всю низменность мощным чехлом рыхлых отложений, в которых за последние два десятилетия были обнаружены многие местонахождения остатков крупных и мелких млекопитающих (Малеева, 1970; Зажигин, 1980; Смирнов и др., 1986). Основные толщи получили спорово-пыльцевую характеристику. Однако до сих пор наблюдается некоторая диспропорция палеонтологической изученности Западной Си-

бири: ее южные районы охарактеризованы несравнимо более подробно, чем северные. Существенная неравномерность имеется и в изучении фаун отдельных эпох плейстоцена. Недостаточность фактического материала удерживает от постановки задачи последовательной реконструкции пространственно-временной динамики ареалов млекопитающих Западной Сибири. Однако накопленные данные позволяют до определенной степени решить вопрос о границах применимости ареалогического метода для рассмотрения проблем палеоэкологии и палеогеографии.

Соотношение актуализма и исторического метода при анализе пространственно-временной динамики ареалов млекопитающих

Суть метода актуализма сводится к использованию сведений о настоящем для исследования прошлого, и, как верно отметили К. М. Завадский и Э. И. Колчинский (1977), он противоположен историческому методу, при котором прошлое изучается для понимания настоящего. Далее этими авторами высказано принципиально важное положение, которое необходимо процитировать и подробно разобрать: «Правильно, видимо, то, что общей теоретической основой этих методов служит принцип развития. Следствием этого принципа выступает ситуация, при которой настоящее более или менее отличается от прошлого. Именно для таких ситуаций, которые рассматриваются в качестве общего случая, действенны оба метода» (с. 52). По методу актуализма, обнаружив остатки каких-то видов в отложениях определенного возраста, можно утверждать, что на месте находки во время образования захоронения остатков существовали условия, аналогичные тем, которые характерны для современного ареала найденного вида. Тогда с помощью методов ареалогического и актуализма решалась бы палеогеографическая задача — воссоздать ландшафтно-климатическую обстановку прошлого. Однако на пути ее решения стоит по крайней мере четыре существенных препятствия: 1) заметное количество случаев, когда в древних фаунах сосуществовали формы, ареалы которых в настоящее время имеют взаимоисключающие характеристики; 2) обусловленность границ ареалов не только, а, может быть, даже не столько ландшафтно-климатическими факторами, сколько биотическими отношениями; 3) высокая эвритопность многих современных видов и родов; 4) возможные, а в ряде случаев бесспорные факты исторической динамики экологических свойств видов и связанная с этим линамика ареала. Обсудим эти ограничения подробнее.

Можно привести много примеров плейстоценовых фаун с сосуществующими видами, ареалы которых в настоящее время не только не перекрываются, но и имеют взаимоисключающие

характеристики. Это так называемые «смешанные фауны», мамонтовые, перигляциального типа, тундростепные, дисгармоничные фауны. Последний термин в наиболее общем виде отражает специфику описываемого явления. Существует представление о том, что совместное нахождение костных остатков северных оленей и сайгаков, лошадей, шерстистых носорогов, леммингов и степных пеструшек, сусликов и песцов - результат дальних сезонных миграций. Известно, что регулярные летние заходы стад сайгаков на север в лесостепи — неотъемлемая часть образа жизни этих копытных в голоцене. Сейчас эти миграции составляют сотни километров к северу от мест зимовок. Северные олени также совершают дальние перекочевки; их путь может достигать 500—700 км и более за сезон. В холодные эпохи плейстоцена, когда лесной зоны не было, ареалы этих видов могли перекрываться только за счет миграций. Однако признание факта сезонных миграций еще не объясняет феномена дисгармоничных фаун. Во-первых, на обширных пространствах современной зоны умеренного климата Евразии и Северной Америки имеются сотни местонахождений, слоях холодных эпох плейстоцена встречаются одни дисгармоничные фауны, в состав которых входят не только копытные, но и грызуны, не способные к дальним передвижениям. Правда, при массовых вспышках численности современных леммингов, когда плотность их поселений достигает определенных пределов, в горных районах иногда бывают случаи массовых передвижений вниз, с гор, но расстояния, которые способны пройти лемминги, не превышают 10 км. На равнинных же территориях даже при вспышках численности подобных направленных массовых передвижений не наблюдается.

Зона распространения дисгармоничных фаун, имеющих в своем составе степных и тундровых грызунов, в холодные эпохи позднего плейстоцена в европейской части СССР составляла до 800 км с севера на юг, а в Западной Сибири — 700 км. Совместное обитание сайгака и северного оленя фиксируется на значительно больших территориях, в Западной Сибири это зона протяженностью в том же направлении около 1500 км.

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

На таком палеофаунистическом материале только методом актуализма невозможно реконструировать древние климаты и ландшафты, поскольку рамки этого метода не позволяют представить обитание цокора, садовой сони или выхухоли в районах вечной мерзлоты и тундровой растительности, а обитание леммингов — вне этих районов.

Вторая трудность использования этого метода при струкции климатов и ландшафтов прошлого по данным современных ареалов млекопитающих состоит в том, что границы ареалов определяются далеко не только климатическими и ландшафтными факторами. Очень верно заметил Ю. И. Чернов (1975), обсуждая вопрос о соотношении зоогеографических и ландшафтных границ: «Утверждение тождества зоогеографических и ландшафтных границ фактически означает отказ от самостоятельного зоогеографического районирования. Если зоогеографические границы всегда совпадают с ландшафтными, то, естественно, нет никакого смысла в специальном зоогеографическом районировании. Зоогеографам остается «населять» физико-географические подразделения животными» (с. 185—186). Примерно то же можно сказать и о границах ареалов. Если бы климатические рубежи обусловливали границы ареалов животных, то пространства, ограниченные соответствующими изотермами, нужно было бы лишь «населить» определенными видами.

Можно привести массу примеров того, что лимитирующими факторами в расселении млекопитающих являются не только температура и количество осадков.

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

Лесная соня имеет весьма обширный ареал, заселяя в Европе леса от Швейцарии и Австрии на западе до Урала на востоке и от Балканского полуострова на юге до Литвы и Татарии на севере. В Азии ареал вытянут по горным лесам от Кавказа и Передней Азии через Среднюю Азию до Монгольского Алтая (Айрапетянц, 1983). На этой обширнейшей территории сони обитают в самых разнообразных климатических условиях и, проявляя поразительную пластичность экологических

свойств, вполне успешно эти пространства осваивают. Пищевой рацион вида не ограничен орехами, семенами или плодами определенных растений, а включает таковые любых деревьев и кустарников и, кроме того, корма животного происхождения. Сони умеют устраивать весьма разнообразные летние гнездаубежища и зимние подземные жилища, проявляя при этом большую изобретательность в подборе мест для строительства гнезд, выборе строительных материалов, а также упорство и агрессивность в занятии чужих мест и терпимость в выборе соседей. Даже такой существенный признак, как способ переживания неблагоприятных зимних условий, у них изменчив: в северных районах ареала спячка длится более семи месяцев, тогда как в Передней Азии она отсутствует вовсе. Излюбленные биотопы лесной сони — заросли кустарников — также не являются единственно пригодными для жизни; зверьки могут находить подходящие места и среди скал, и даже в полузакрепленных бугристых песках. Существенный лимитирующий фактор на севере и востоке европейского ареала — отсутствие достаточного количества плодовых деревьев и кустарников. Как нам кажется, в таких условиях даже обилие животного корма не дает спасительного выхода, так как в конкретной борьбе лесную соню побеждает более крупный близкий вид — соня саловая.

В палеозоологической литературе по позднему кайнозою часто используется такая схема анализа, при которой на основе выделения видов или родов, имеющих в современности зональные ареалы или достаточно четкую биотопическую приуроченность, подсчитывается их доля или доля их предков в ископаемых фаунах и делается вывод о преобладании на изучаемой территории тех или иных ландшафтно-климатических условий (Маркова, 1985; Chaline, 1972; Bonifay, 1982). Такие работы в прошлом помогали устранять полное незнание о среде в отдельные эпохи плейстоцена, сейчас же представляются не просто устаревшими, но и сдерживающими развитие историко-экологических исследований, так как в самой их идее заложена мысль о полном тождестве биологических и ландшафтно-климатических характеристик ареалов предков и потомков, игнорирующая принцип историзма.

Явление эволюции экологических свойств крупных таксонов животного и растительного мира не вызывает сомнения уже со времен внедрения в умы ученых идеи об эволюции органического мира. Мысль об изменяемости и эволюции морфологических свойств и характеристик видов доминирует в биологии со времени расцвета теории Дарвина, тогда как идея об историческом изменении экологических свойств видов не только не является общепринятой, но и до сих пор встречает активное противодействие многих зоологов. Думается, что дело тут не только в консервативности мышления. Напомним, что явление эволюции

экологических свойств животных, названное Л. Ш. Давиташвили (1948) экогенезом, доступно реальному изучению лишь методами палеоэкологии, тогда как большая часть представителей этой науки занята не изучением исторической динамики экологических свойств, а обратным: методом актуализма по находкам ископаемых животных восстанавливаются такие характеристики, как глубина водоемов, их соленость и температура, для морских местообитаний и различные ландшафтно-климатические характеристики — для континентальных. Такое положение было понятным и терпимым до тех пор, пока в палеогеографии и палеоклиматологии биоиндикационный метод был практически лишь вторым наряду с литологическим. Идеи экогенеза служили тормозом для развития палеогеографии и палеоклиматологии, так как они не позволяли использовать метод актуализма для реконструкции среды прошлого на основе данных по экологии современных форм. Недоучет фактов эволюции экологических характеристик в некоторых группах животных, безусловно, в ряде случаев приводит к ошибкам в реконструкциях среды, но для большинства беспозвоночных со слабыми возможностями адаптивных реакций эти ошибки не влекут за собой серьезного искажения палеогеографической картины. Иное дело — ситуация в палеогеографии сегодня, когда появились такие прямые и точные методы, как изотопные или синоптикодинамические, применение которых делает необязательным использование находок остатков животных — индикаторов тех или иных ландшафтно-климатических условий. Стало возможным палеотемпературными методами реконструировать климатические условия разных эпох, восстанавливать растительность с помощью таких методов, как фитолитный и спорово-пыльцевой анализ.

Безусловно, ряд групп животных, например, панцирные клещи и жесткокрылые, имеют значительно большую экологическую консервативность по сравнению с млекопитающими, и потому в некоторых случаях могут выступать как удобный индикатор природной среды в плейстоцене. Следовательно, применение ареалогического метода в его традиционном варианте по отношению к этим группам останется удобным и перспективным. Млекопитающие же с их огромными адаптивными возможностями могут служить скорее не индикаторами палеоусловий, а прекрасным объектом для исследования явлений экогенеза.

Изучение экогенеза на родовом, видовом и внутривидовом уровнях представляется перспективным и важным в рамках проблем исторической и эволюционной экологии. Центральные вопросы здесь — скорость, направление и масштабы изменения таких экологических характеристик вида, как зональное и биотопическое распределение, кормовой спектр и другие доступные анализу параметры экологической ниши. Ареалогический метод может и должен сыграть важную роль в их решении.

Роль некоторых признаков ареала в изучении исторической экологии млекопитающих

Современное состояние проблем палеогеографии, палеоклиматологии и палеоэкологии настоятельно требует уточнения задач ареалогического метода и конкретных методик их решения. Для того, чтобы принцип развития был руководящим в получении информации при анализе пространственно-временной динамики ареалов, важно умело сочетать исторический метод и актуализм.

Прежде всего следует строго разграничить признаки ареала на географические, климатические, флористические и фаунистические, вычленить наиболее удобные и надежные методы их реконструкции и описания и четко определить, что они дают для решения вопросов исторической экологии млекопитающих. Представляется, что параметры описания ареала должны отвечать четырем основным требованиям.

- 1. Они не могут быть ориентированы только на метод актуализма, их применение должно учитывать возможность изменения признаков в пространстве и времени.
- 2. Қаждый признак обязан давать объективные сведения о биологически значимой характеристике ареала.
- 3. С равной или близкой степенью достоверности признак должен быть установим как для современного, так и для прошедших этапов существования видов.
- 4. Историческая динамика этого признака должна служить мерой изменения важнейших биологических показателей и специфики среды именно изучаемого вида, а не окружающей среды вообще.

Географические признаки ареала — это его площадь, территориальная привязка, протяженность в широтном или долготном направлениях, степень целостности и т. д. Описание их обычно не вызывает особых трудностей как для современности, так и для прошлых эпох (при условии достаточной палеозоологической изученности обширных территорий). Труднопреодолимые методические сложности возникают в тех случаях, когда часть древнего предполагаемого ареала в настоящее время затоплена или осадки соответствующего времени размыты более поздними трансгрессиями, что, например, часто имело место в северных районах Западной Сибири.

Размеры ареала и особенно их историческая динамика—сокращение или увеличение во времени—служат наиболее общим и простым индикатором степени экологического прогресса вида. Другие географические признаки ареала необходимы для понимания особенностей распределения вида по территории; они же составляют ту основу, на которую проецируются все остальные сведения об изучаемом виде.

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

Важность получения объективных климатических характеристик ареалов млекопитающих для разных эпох трудно переоценить. Однако для решения задач палеоэкологии необходимо знать не только величины среднегодовых показателей, но и распределение тепла и влаги по сезонам, а также другие параметры климата, главным образом те, которые на разные виды оказывают различное влияние. Особое внимание необходимо обращать на градиенты климатических показателей внутри ареала: понятно, что минимальные и максимальные величины имеют большее экологическое значение, чем средние. Поэтому и при временных сопоставлениях также важно учитывать исторический ход не только средних значений температур или количества осадков в пределах ареала, но и изменение крайних значений этих признаков.

Флористические признаки ареала, т.е. состав и соотношение разных групп растительности, описываются на основе геоботанических карт для современности и реконструируются методами спорово-пыльцевого анализа. В безлесных районах, где основу растительности составляют злаки, существенное дополнение дают результаты фитолитного анализа (Динесман, 1984). В некоторых случаях возникает необходимость проводить определение углей, которые в массе встречаются на археологических памятниках, а также привлекать результаты анализа разнообразных микроостатков растений и семян.

Значение описания флористических признаков ареалов млекопитающих состоит прежде всего в том, чтобы дать полноценную характеристику мест обитания изучаемых животных. Для этого необходимо ясное представление как о зональном типе растительности, так и о растительности локальных мест обитания (биотопов). Последнее практически невозможно без применения специальных исследований (см., напр., ст. Н. К. Пановой с соавторами в наст. сб.).

Фаунистическая характеристика ареала какого-либо вида, подвида или рода представляет собой список видов, а если необходимо, то и подвидов, ареалы которых перекрываются с таковым изучаемого объекта; желательно указывать и степень перекрывания ареалов. Для описания ее можно ввести, например, следующие градации: 1) «полностью перекрываются»—

95—100 % площади ареала изучаемого вида перекрывается ареалом другого вида; 2) «сильно перекрываются» — перекрыто более 60% площади ареала изучаемого вида; 3) «значительно перекрываются» — перекрывание составляет от 30 до 60% площади ареала; 4) «слабо перекрываются» — перекрывающиеся площади составляют от 10 до 30%; 5) «соприкасаются» — при перекрывании площадей менее чем на 10%.

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

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

Соотношение разных признаков ареала в их пространственной и временной динамике позволит оценить роль разных факторов в изменении экологического статуса вида, условий его обитания и путей реализации экологического прогресса. Кроме того, применение ареалогического метода в предлагаемой форме ведет к получению данных для выяснения соотношения процессов исторического экогенеза и временной динамики морфологических признаков, на которых базируется большая часть эволюционных построений. Это даст возможность представить пути и закономерности эволюции каких-либо видов с более широких позиций и в связи с исторической динамикой природной среды.

Опыт использования географической и фаунистической характеристики ареалов копытных леммингов для изучения исторической экологии рода

В настоящее время вид Dicrostonyx torquatus населяет самую северную оконечность низменности — полуострова Ямал, Гыдан, Тазовский. Ширина полосы ареала этого вида составляет около 800 км (между 66 и 73° с. ш.). Следует отметить, что северная граница ареала проходит по границе суши, а не обусловлена какими-то иными факторами. В позднем плейстоцене на территории Западной Сибири обитал копытный лемминг

D. guilielmi, считающийся предковым по отношению к современному, причем его ареал на обсуждаемой территории был значительно шире. Остатки этого вида обнаружены в позднеплейстоценовых отложениях на Ямале, в низовьях и районах широтного участка течения Оби, на ее притоках Вах, Малый Юган, в местонахождениях на притоке Иртыша — р. Демьянке (Смирнов и др., 1986). Южнее, в центральных районах низменности (на юге Тюменской, в Омской и Новосибирской областях) определить районы обитания копытного лемминга в позднем плейстоцене очень трудно из-за отсутствия местонахождений мелких млекопитающих, возраст которых был бы надежно датирован поздним плейстоценом. Среди сборов А. Г. Малеевой позднеплейстоценовые остатки копытного лемминга D. guiliemi отмечены в отложениях соответствующего возраста в местонахождении Ница в Зауралье (Малеева, 1983). Копытные лемминги обнаружены и на другом, восточном, фланге низменности в позднеплейстоценовых покровных суглинках Багатского карьера (Галкина, Форонова, 1980). Эти данные позволяют предположить, что в позднем плейстоцене южная граница ареала вида проходила примерно по 56° с. ш. Северную же границу определить сложнее, так как очертания суши Западной Сибири в позднем плейстоцене — предмет острых дискуссий среди геологов. Вероятно, не будет большой ошибкой оценить ширину ареала копытного лемминга с севера на юг в позднем плейстоцене примерно в 1500 км — если исходить из синхронности находок остатков вида на Ямале и в средней части низменности. Возможно, ареал леммингов в это время и не достигал такой протяженности, если в холодные фазы позднего плейстоцена северная оконечность низменности была непригодна для обитания животных из-за развития покровного ледника и подпрудных озер или трансгрессий, и зверьки могли жить только южнее этих водоемов. В эпохи потеплений ширина ареала не всегда менялась, а весь он смещался к северу; возможно, что следы такого состояния мы и обнаруживаем в местонахождениях на Ямале и Нижней Оби. Вопрос состоит в том, где была южная граница ареала в теплые эпохи, а северная — в холодные, и может быть решен только с помощью методов радиоуглеродного датирования имеющихся находок и новых сборов позднеплейстоценовых фаун.

В отложениях среднеплейстоценового возраста находки копытных леммингов (*D. simplicior* — *D. okaensis*) довольно многочисленны в Томском Приобье — Кубаево, Мазалово, Карташов (Зажигин, 1980), Воровский яр (Мотузко, 1975); на участке от Тобольска до Ханты-Мансийска в нижнем течении Иртыша и на нижней Оби — Хашгорт (Смирнов и др., 1986). Остатки копытных леммингов имеются также в местонахождении Мальково под Тюменью (Малеева, 1970), вероятно, возраст их тоже среднеплейстоценовый.

Степень перекрыва- ния ареала	D. torquatus	D. graenlandicus	D. hudsontus
Полное	* Lemmus sibiri- cus * Lepus timidus		Lepus arcticus
Сильное	* Microtus grega- lis	Lemmus sibiri- cus Clethrionomys ru- tilus Lepus arcticus Citellus parryi	Synaptomys bo- realis Microtus pensil- vanicus
Значительное	* M. middendorf- fii Ochotona hyper- borea	M. pensilvanicus M. oeconomus	Cl. gapperi Ondatra zibetica Erithizon dorsa- tum
Слабое	Alticola lemminus * Cl. rutilus Cl. rufocanus * M. agrestis * Arvicola terrestris Citellus parryi	Ondatra zibetica Erethizon dorsa- tum Lepus americanus Lepus othus Castor canadensis	Phenacomys intermedius Lepus americanus Tamiasciurus hudsonius Castor canadensis
Ареалы соприкаса- ются	* Cl. glareolus * Ondatra zibeti- ca * Sicista betulina * Sciurus vulga- ris * Pteromis volans * Tamias sibiri- cus Marmota cam- tschatica	Cl. gapperi Ph. intermedius M. xanthognatus M. miurus Syn. borealis Zapus hudsonius Tamiasciurus hudsonius Ochotona princeps	Peromyscus ma- niculatus M. chrotorrhinus Zapus hudsonius Napaeozapus in- signis Marmota monax Glaucomys sabri- nus

^{* —} обитают в Западной Сибири.

Как и для позднего плейстоцена, вопрос о степени целостности ареала и его ширине в среднем плейстоцене весьма сложен из-за трудностей корреляции возраста северных и южных местонахождений.

Очертить ареал эоплейстоценовых леммингов рода *Dicrostonyx* в Западной Сибири совершенно невозможно, так как их находки известны лишь из нескольких, близких по расположению местонахождений скородумской фауны на р. Иртыш выше г. Тобольска. Кроме них аналогичные по морфологическим признакам зубной системы остатки копытных леммингов известны еще из местонахождений Франции, а также Якутии и Чукотки.

Подводя итог рассмотрению материалов по стадиям изменений во времени географических характеристик ареалов копытных леммингов, последовательно сменяющих друг друга, можно заметить, что надежно устанавливается лишь факт обитания плейстоценовых копытных леммингов примерно на 1000 км южнее современного южного предела их распространения. Вопросы о динамике, степени целостности и площади ареалов на имеющемся материале однозначно решить не удается.

Фаунистическая характеристика ареала современных видов копытных леммингов дается на основании сопоставления карт ареалов грызунов и зайцеобразных (Бобринский и др., 1965; Hall, 1981) с некоторыми уточнениями по другим региональным фаунистическим работам; названия животных приведены в соответствии с Каталогом млекопитающих СССР (1981). При определении степени перекрывания ареалов за 100 % принималась вся площадь ареала изучаемого вида, затем оценивалось, какая его часть совпадает с ареалом других видов.

Таким образом, для составления фаунистической характеристики ареала копытных леммингов описан состав родентиоценозов, в которые входят виды этого рода. В Западной Сибири, где обитает подвид Dicrostonyx torquatus torquatus, достаточно полно представлены родентиоценозы, характерные для вида в целом, хотя для ареала восточного подвида D. t. chionopaes имеется и ряд специфических компонентов — черношапочный сурок, американский суслик, лемминговидная полевка (табл. 1). Специфическим же для D. torquatus является перекрывание ареала с такими видами, как рыжая, темная и водяная полевки, лесная мышовка.

Существенно отличаются фаунистические характеристики разных видов рода копытных леммингов. Понятно, что евразийский лемминг обладает большей спецификой по сравнению с северо-американскими гудзонским и гренландским, однако и между последними существуют заметные различия. Прежде всего, ареалы гудзонского и сибирского леммингов не пересекаются, но зато первый тесно связан с ареалом болотного лемминга. Перечень других видов, с которыми гудзонский лемминг входит в состав одних зооценозов, позволяет считать, что по

Фаунистическая характеристика европейской и западно-сибирской части ареала позднеплейстоценового копытного лемминга Dicrostonyx guilielmi

Степень перекрывания ареала	Виды грызунов и зайцеобразных, ареал которых перекрывается с ареалом <i>D. guilielmi</i>
Полное	*+° Lemmus lemmus
Сильное	*+° Microtus gregalis, *+ Microtus ex gr. midden- dorffii-hyperboreus, *+° Lepus sp.
Значительное	*+° Lagurus lagurus, *+° Microtus oeconomus, *+° Arvicola terrestris, *+ M. agrestis, *+° Ocho- tona sp., *+° Citellus sp., *+ Clethrionomys ru- tilus
Слабое	*+° Cl. glareolus, * Cl. rufocanus, *+° Cricetulus migratorius, *+° M. arvalis, *+° Marmota sp *+ Eolagurus luteus
Ареалы соприкасаются	*+ Allactaga jaculus, +° Apodemus sylvaticus, +° Apodemus flavicollis, *+° Cricetus cricetus, * Miospalax sp., * Cricetus eversmanni, +° Glis glis. ° Eliomys quercinus, * Pitymys subterraneus, + Sicista betulina, + Spalax sp., ° Allocricetulus bursae

 $^{^*}$ — встречается в местонахождениях Западной Сибири, + — Восточной Европы, $^\circ$ — Западной Европы.

сравнению с ними он наиболее успешно сосуществует со многими лесными и луговыми грызунами, ареалы которых уходят далеко к югу от тундр и лесотундр. Наиболее ярким примером таких видов могут служить *Peromyscus maniculatus, Erethizon dorsatum*, ареалы которых доходят на юге до 20 и 25° с. ш.

Сопоставление фаунистических характеристик ареалов разных видов и подвидов копытных леммингов ясно показывает, что внутри ареала современного рода существует заметная доля территорий, где лемминги обитают в окружении бореальных видов. Это обстоятельство вовсе не отрицает того факта, что все виды копытных леммингов отлично приспособлены к арктическим условиям и являются типичными обитателями северных широт. Но оно говорит о том, что копытные лемминги (как и всякие другие млекопитающие) обладают определенной экологической пластичностью, которая в наибольшей степени выражена у гудзонского лемминга, а среди евразийских форм — у D. t. torquatus, обитающих на западной границе ареала вида.

Формы, населяющие Западную Сибирь, занимают в этом ряду некое среднее положение.

О составе и степени изменчивости родентиоценозов, в которые входили позднеплейстоценовые копытные лемминги D. guilielmi в Западной Сибири, можно судить по данным табл. 2. Там же приведены и те виды, остатки которых обнаружены вместе с D. guilielmi в местонахождениях Восточной Европы (Маркова, 1982; Агаджанян, Ербаева, 1983; Рековец, 1985; Nadachowski, 1982) и Западной Европы (Chaline, 1972). Разумеется, оценки степени перекрывания ареалов для плейстоценовых материалов не столь строги, как для современных, но перечень видов родентиоценозов не вызывает особых сомнений, так как даже для видов с соприкасающимися ареалами они основаны не менее чем на двукратных совместных находках остатков этих форм с D. guilielmi.

Если сравнить полученную таким образом фаунистическую характеристику с таковой современного копытного лемминга Евразии, бросается в глаза, что список видов, вместе с которыми позднеплейстоценовый копытный лемминг входил в одни родентиоценозы, почти вдвое больше. Уже один этот факт указывает на большую экологическую пластичность вида. Анализ же качественного состава списка еще больше убеждает в этом. Если в самых северных из известных местонахождений позднего плейстоцена остатки копытных леммингов встречаются лишь вместе с остатками сибирского лемминга, то на самом юго-западе вместе с ними обнаружены даже остатки таких видов, как сони, мыши и выхухоли (последние, как и другие насекомоядные, не включены в табл. 2).

Западносибирская часть ареала *D. guilielmi* представляет особый интерес, так как служит идеальной моделью равнинного варианта ареала. Здесь смена зооценозов с севера на юг прослежена для позднего плейстоцена относительно менее подробно, но зато значительно шире, чем в Европе. В Западной Сибири, в наиболее южных местонахождениях, где присутствуют остатки *D. guilielmi*, наряду с другими видами встречаются такие, как *Lagurus lagurus*, *Allactaga jaculus*, *Miospalax* sp., *Cricetus cricetus*, *Cricetulus migratorius*. Это, безусловно, не артефакт, возникший из-за переотложенности остатков. Не подходят здесь и объяснения большой мозаичностью биотопов, которая бывает в горах,— здесь идеальная равнина. Такой состав сообществ животных, безусловно, указывает на высокую экологическую пластичность позднеплейстоценовых копытных леммингов.

В среднем плейстоцене фаунистическая характеристика ареала $D.\ simplicior - D.\ okaensis$ была принципиально такой же, как позднеплейстоценового ареала $D.\ guilielmi$, но данных для ее реконструкции значительно меньше.

В Западной Сибири обитал и один из самых древних среди

ныне обнаруженных видов изучаемого рода — эоплейстоценовый D. meridionalis, в окружении которого в массе встречены остатки таких форм, как Allophajomys pliocaenicus, Mimomys pusillus, Prolagurus pannonicus, а также сибирского лемминга, нескольких видов рыжих полевок, представителей родов Ochotona, Citellus, Desmana.

Все приведенные факты по динамике географической и фаунистической характеристик ареалов копытных леммингов говорят об изменении во времени экологического статуса филогенетически сменявших друг друга видов, а также о произошедшем на рубеже плейстоцена и голоцена существенном уменьшении экологической пластичности леммингов. Вопрос о конкретных путях и причинах этого процесса может быть решен только при условии накопления новых объективных сведений об изменении климатических, флористических и других параметров ареалов изучаемых форм и выработке приемов их синтеза. Накопление же аналогичных сведений и о других видах и родах животных позволит успешнее решить проблемы изучения исторических преобразований экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамович Д.И., Крылов Г.В., Николаев В.А., Терновский Д.В. Западно-Сибирская низменность. М.: Географгиз, 1963. 260 с. Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 187 с.

Айрапетянц А. Э. Сони. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 189 с. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определи-тель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.

Галкина Л. И., Форонова И. В. Антропогенная териофауна Багатского карьера Кузнецкой котловины.— В кн.: Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск, 1980, с. 176—187. Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дар-

вина до наших дней. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 575 с.

Динесман Л. Г. Палеонтологические методы изучения истории современных биогеоценозов. В кн.: Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М., 1984, с. 4—13. Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л.:

Наука, 1977. 235 с. Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с. Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.

Малеева А. Г. К проблеме становления биогеоценозов современных

ландшафтных зон Западной Сибири. — Экология, 1970, № 1, с. 96—97.

Малеева А. Г. К методике палеоэкологического анализа териофауны позднего кайнозоя.— В кн.: История и эволюция современной фауны грызунов. М., 1983, с. 146—178.

Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука,

Маркова А. К. Микротериофауна как индикатор палеоклиматов.-

В кн.: Методы реконструкции палеоклиматов. М., 1985, с. 60-65.

Мотузко А. Н. Фауна млекопитающих из тобольских отложений в разрезах Томского Приобья и Тобольского материка.— В кн.: Тобольский горизонт сибирского плейстоцена. Новосибирск, 1975, с. 51—56.

Рековец Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита. Киев: Наук. думка, 1985. 167 с. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.:

Мысль, 1975. 221 с.

Bonifay M.-F. Palaeoclimatologie quantitative: méthode fondée sur les grands mammifères quaternaires et première application aux régions sud de la France. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1982, N 38, p. 207—226.

Chaline J. Les Rongeurs du pleistocène moyen et supérieur de France:

Paris, 1972. 410 p.

Hall E. R. The mammals of North America. 2 vol. N.Y.: Jan Wiley &

Sons, 1981. 1181 p.

Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1982, 110 p.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

А. В. БОРОДИН

ИСТОРИЯ ПОЛЕВОК РОДА *CLETHRIONOMYS* ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Полевки лесные — одна из наиболее древних групп среди современных представителей подсемейства Microtinae. Этот род довольно широко распространен в северном полушарии и связан, как правило, с лесными биотопами.

В ископаемых фаунах остатки животных этого рода встречаются начиная с позднего плиоцена. В обзорах, касающихся ископаемых *Clethrionomys* (Громов, Поляков, 1977; Топачевский, Скорик, 1977; Rabeder, 1981; и др.), нам кажется интересным выделить следующие моменты:

- 1. Полевки рода Clethrionomys появляются в конце плиоцена практически одновременно на всей территории Евразии. К концу эоплейстоцена они уже довольно многочисленны и являются фоновыми видами в некоторых фаунах. В течение четвертичного периода распространение и численность полевок колеблются, что объясняется изменением климатических условий и, следовательно,— границ лесной зоны.
- 2. Филогения рода на настоящий момент не разработана. Это связано прежде всего с тем, что не разработана одонтологическая диагностика рецентных полевок этого рода, а поскольку в ископаемом состоянии они представлены преимущественно коренными зубами, возникают трудности с индентификацией и превних форм.

По мнению И. М. Громова (Громов, Поляков, 1977), как все ныне существующие виды, так и ископаемые формы полевок рода Clethrionomys тяготеют к трем основным евразийским видам: Cl. glareolus Schreber, Cl. rufocanus Sundevall, Cl. rutilus Pallas. На протяжении четвертичного периода полевки лесные были широко распространены в пределах современного ареала этого рода. В Евразии они встречаются в составе разных сообществ — от степных до тундровых — как в европейской части, так и на Урале и в Сибири (Агаджанян, Ербаева, 1983; Бородин, 1986; Галкина, 1977; Зажигин, 1980; Маркова, 1982; Мотузко, 1982; Nadachowski, 1982). Однако, как следует соотносить древних Clethrionomys с живущими на этих территориях

современными видами, не вполне ясно. Чаще всего исследователи описывают ископаемые формы полевок лесных по открытой номенклатуре или относят их к какому-нибудь вымершему виду этого рода. В большинстве случаев указывается на сходство ископаемых экземпляров с группой glareolus. Лишь для фаун голоценового, реже плейстоценового, возраста приводятся определения остатков красно-серых и красных полевок (Галкина, 1977; Зажигин, 1980; Сухов, 1978). Это связано прежде всего с чрезвычайной консервативностью рисунка жевательной поверхности коренных зубов полевок лесных и высокой возрастной изменчивостью. Только во второй половине плейстоцена появляются морфотипы с признаками групп современных rutilus и rufocanus.

Вследствие недостатка палеонтологической информации, для воссоздания истории рода Clethrionomys часто привлекаются данные по современному распространению и экологическим особенностям рецентных видов. К настоящему времени практически общепринятым является представление о европейском происхождении рыжей полевки и азиатском — красной и красносерой. Причем считается, что лишь в относительно недавнее время рыжая полевка стала распространяться по лесным биотопам европейского типа — на запад, но менее успешно (Европейская рыжая полевка, 1981; Шварц, Попов, 1983). В последнее время в ходе работ с рецентными формами полевок лесных появляется все большее число методов, которые могут быть использованы при анализе ископаемых моляров и способны повысить возможность дифференцировки древних видов.

Л. И. Галкина (1983) в результате анализа некоторых систематических признаков полевок лесных, обитающих на юговостоке Сибири, считает, несмотря на наличие непрерывного ряда изменчивости по размерам от красно-серой к красной полевке и на ряд переходных морфотипов между Cl. rutilus, Cl. glareolus, Cl. rufocanus, принципиально возможной идентификацию этих трех видов по одонтологическим признакам. Она дает следующую характеристику первых нижних коренных зубов: красная полевка — зубы мелкие, сжатые в передне-заднем направлении; красно-серая полевка — крупные, широкие зубы с дважды усложненным параконидом; рыжая полевка — сравнительно узкие и мелкие зубы.

Если M_1 современных красно-серых полевок довольно специфичны по размерам и морфотипическим характеристикам, то у рыжей и красной полевок они часто не различаются по размерам (особенно в смешанных выборках без учета возраста зверьков), и, по некоторым данным, более 80 % встречаемых вариаций рисунка жевательной поверхности у этих двух видов являются общими (Голикова и др., 1983). Проведенные автором данной статьи исследования (Бородин, 1986; Смирнов и

др., 1986) показали, что анализ рисунка жевательной поверхности зубов полевок рода Clethrionomys должен проводиться с учетом онтогенетической стадии зуба, а еще лучше, с учетом календарного возраста зверьков, так как формирование корней, по степени развитости которых принято определять возраст (Европейская рыжая полевка, 1981), у разных видов пронсходит в разном возрасте. Вероятно, формирование ряда признаков может быть связано и с условиями существования. Для сравнения нужно подбирать выборки зверьков, обитавших в одинаковых условиях. Естественно, что для ископаемого материала мы можем обеспечить только первое, и лишь в ряде случаев последнее условие.

Кроме того, при анализе моляров молодых зверьков было предложено использовать относительную длину переднебуккального трака на M_1 в комплексе с морфотипическим анализом, что повышает точность диагностики. К сожалению, в ископаемых выборках ювенильные зубы составляют, как правило, незначительный процент, большая часть из них при этом представлена лишь фрагментами, а у взрослых зверьков этого рода дентиновый трак уже доходит до жевательной поверхности. Поэтому лишь очень малая часть зубов может быть обработана подобным образом.

В настоящее время отсутствует метод или комплекс методов определения коренных зубов полевок лесных с точностью до вида, работающий в пределах объема всего рода как на древних, так и на современных формах. Поэтому необходим дальнейший поиск признаков и методов, пригодных для видовой диагностики коренных зубов. Надо подчеркнуть, что подобные исследования все шире применяются в фенетических и популяционно-экологических исследованиях на рецентном материале.

Наряду с разработкой методов диагностики не менее важно опубликование исследователями данных по морфотипической изменчивости ископаемых форм, определенных хотя бы по открытой номенклатуре. Это позволило бы быстрее создать общую картину истории становления обсуждаемого рода.

В качестве небольшого отступления следует сказать о незаслуженном пренебрежении зоологов-неонтологов открытой номенклатурой, а в отдельных случаях — об отсутствии культуры ее использования. Зоологам известно, что часто полевое определение вида мелких млекопитающих затруднено, и не только у видов-двойников. Даже более детальные исследования в лаборатории не всегда дают возможность однозначно определить вид полевки из района совместного обитания рыжей и лесной полевок (Европейская рыжая полевка, 1981). Категоричность видового определения (а в ряде случаев в публикацию идут данные только полевых определений) в подобных ситуациях вместо того, чтобы вносить ясность, только искажает реальную картину. Использование открытой номенклатуры, по крайней

мере, давало бы представление о реально существующих трудностях в определении или о существовании переходных форм, а, возможно, и природных гибридов.

В данной статье обобщены имеющиеся данные по ископаемым полевкам рода *Clethrionomys* Западно-Сибирской низменности.

На ее территории в настоящее время обитают три вида полевок лесных: красная, рыжая и красно-серая, распространение которых связано в основном с границами лесной растительности. Но их биотопическая приуроченность отлична друг от друга, что объясняет распределение и численность их на указанной территории. Так, красная полевка считается типичным представителем кустарничково-моховой и травянисто-моховой тайги. Но по зарослям приречных кустарников она заходит как в степную зону (Конева, 1983, так и в зону тундр (см ст. Балахонова и др. в наст. сб.). Рыжая полевка относится к лесным видам и характерна для травянистых лесов или для тайги с травянистыми участками. В тундровую зону она не заходит, хотя распространяется довольно далеко на север (Смирнов и др., 1986). По пойменным лесам она распространяется довольно далеко на юг (Европейская рыжая полевка, 1981). Красносерая полевка, как и красная, является одним из основных фоновых видов таежного фаунистического комплекса, но более требовательна к наличию травянистых растений (Конева, 1983). В целом северная граница этого вида совпадает с границей леса, а на северо-востоке Сибири заходит в тундру. На большей части территории Западно-Сибирской низменности в настоящее время красно-серая полевка практически отсутствует (Бердюгин, 1982) и встречается только на юго-востоке низменности и в некоторых участках, прилегающих к Уралу.

Для того чтобы проследить историю рода полевок лесных на территории Западно-Сибирской низменности, были использованы как оригинальные данные, так и литературные. Как уже упоминалось, видовое определение проводится по первому нижнему (M_1) и третьему верхнему (M^3) коренным зубам на основании изучения морфотипической изменчивости современных полевок лесных, с учетом всех упомянутых методических моментов.

С точки зрения палеонтологии четвертичного периода, территория Западной Сибири изучена очень неравномерно, а Западно-Сибирская низменность до последнего времени была белым пятном.

Плохая изученность территории в совокупности с неизбежной неполнотой палеонтологической летописи позволяет лишь в общих чертах проследить становление рода *Clethrionomys* в указанном регионе и в целом в Голарктике.

Наиболее древние находки приурочены к позднеплиоценовым отложениям Обь-Иртышского междуречья (Зажигин, 1980).

Отсутствие описания этих экземпляров не позволяет сравнить их с синхронными *Clethrionomys* других территорий.

В эоплейстоцене полевки лесные были уже довольно широко распространенным родом в Евразии. На юге Западной Сибири они совместно с животными родов Ellobius, Allophajomys, Prolagurus, Allactaga, Castor, Citellus, Marmota и др. обитали в ландшафтах степного характера, в пределах которых наряду с достаточно развитыми пойменными лесами присутствовали и опустыненные участки (Зажигин, 1980). На территории Западно-Сибирской низменности в районе широтного течения Иртыша фауна приобретает характер перигляциальной в широком понимании этого термина. Здесь еще сохраняются некоторые представители степного териокомплекса, такие как Prolagurus, Citellus, но появляются копытные и настоящие лемминги, которых традиционно относят к тундровому териокомплексу. Процент полевок лесных в фаунах с юга на север понижается, но тем не менее они довольно многочисленны. Большая часть из них может быть описана морфотипами групп glareolus и rutilus. Исходя из одонтологических параметров в пределах этой выборки можно предполагать существование предковых форм Cl. rutilus и одной или двух форм полевок группы glareolus (Смирнов и др., 1986). Кроме них на этих же территориях существовала крупная полевка этого рода, которую, скорее всего, следует рассматривать как предковую форму Cl. rufocanus. Ряд морфотипических особенностей позволяет выделить ее в отдельный вид.

Clethrionomys major sp. nov.

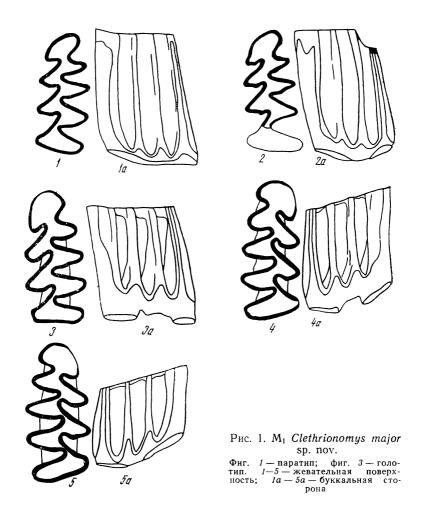
Рис. 1-3

Йаратип. Изолированный M₁ № 266-Cl/28; рис. 1, фиг. 1,

хранится там же.

Дополнительный материал. Три изолированных M_1 , два изолированных M^3 из местонахождения Романово 1с (рис. 1, фиг. 2, 3, 4; рис. 3), один фрагмент правой ветви нижней челюсти с M_1 из местонахождения Скородум c (рис. 2)

Диагноз. Размеры M_1 , мм, крупные, сравнимые с размерами современных Cl. rufocanus (длина голотипа 2,8; ширина 1,2 при высоте коронки 2,95). Четыре входящих угла с лингвальной и три входящих угла с буккальной стороны зуба M_1 . Входящие углы моляров взрослых зверьков заполнены отложениями наружного цемента примерно наполовину. Дептиновый трак на переднебуккальной стороне достигает жевательной



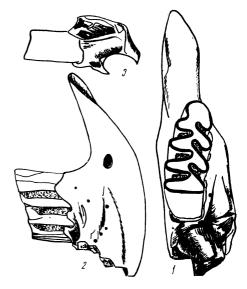
поверхности после замыкания пульпарной полости и формирования корней.

Описание и сравнение. От известных на сегодняшний день ископаемых видов отличается прежде всего крупными размерами (см. таблицу). По сравнению с синхронными формами полевок лесных дентиновый трак на переднебуккальной стороне M_1 более развит (Смирнов и др., 1986). Эмаль немного толще на задних стенках конидов или одинаковой толщины, несколько истончается в вершинах входящих углов. Дентиновые поля зуба с разной степенью слиты на разных онтогенетических стадиях. У зубов взрослых особей наиболее широко слияние между элементами параконидного комплекса, а также между задним и средним основными треугольниками. В целом

Рис. 2. Фрагменты нижней челюсти M_1 Clethrionomys major sp. nov. t—вид со стороны жевательной поверхности: 2— буккальная сторона; 3— поперечный скол.

дентиновые слияния не широкие, но еще не достигают изолированности таковых у современных красно-серых полевок.

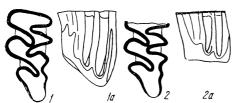
K этому виду мы относим довольно крупные M^3 (см. таблицу) из той же выборки, что и описанные выше M_1 . Рисунок жевательной поверхности этих экземпляров такой же, как у современной красно-серой полевки. С внутренней и внеш-



ней сторон зуба по два входящих угла, в которых отложения наружного цемента довольно заметны и у взрослых экземпляров заполняют их более чем наполовину.

Полевки описываемого вида обнаружены только на территории Сибири и были довольно многочисленны в эоплейстоцене. Границы ареала не установлены.

По морфотипическим характеристикам современные красносерые полевки стоят на существенно более высоком эволюционном уровне, чем полевки групп glareolus и rutilus (Смирнов и др., 1986). На возможность раннего отделения группы rufocanus от других Clethrionomyi указывают некоторые данные по кариосистематике. Известно, что кариотипы современных полевок лесных очень близки (Быкова и др., 1980). Однако, основываясь на анализе данных по дифференциальной окраске хромосом, В. Н. Яценко (1983) предлагает выделить красно-серую и шикотанскую полевки в подрод Craseomys Miller, 1900, поскольку у них сохраняется крупная пара аутосом, имеющаяся у большинства триб полевок, а у Cl. glareolus, Cl. rutilus, Cl. frater и американского вида Cl. gapperi, как и у полевок рода Alticola, она замещена другими аутосомами.



PHC. 3. M³ Clethrionomys major sp. nov.

2 — жевательная поверхность; Іа, 2а — буккальная сторона.

Размеры коренных зубов Clethrionomys major sp. nov.

Промеры	lim	ā	п
	\mathbf{M}_1 (паратип)		
Длина		2,40 1,05 3,0 3,85	1 1 1
	M_1		
Длина	2,70—2,90 1,05—1,33 2,75; 2,95; 3,35	2,80 1,19 3,02	4 4 3
	M^3		
Длина	1,90; 1,90 0,90; 1,05 2,22; 1,80		$\begin{bmatrix} 2\\2\\2\\2 \end{bmatrix}$

В раннем плейстоцене доля полевок лесных в фаунах Западной Сибири по сравнению с эоплейстоценовыми существенно уменьшается. Они представлены остатками полевок группы glareolus — rutilus (Галкина, 1977; Зажигин, 1980). На территории Западно-Сибирской низменности остатки полевок рода Clethrionomys обнаружены только в одном местонахождении — Кошелево I (Смирнов и др., 1986), находящемся в меридиональной части течения Иртыша. По характеристикам коренных зубов они больше соответствуют группе glareolus. Однозначное определение вида невозможно из-за малочисленности остатков.

В среднем плейстоцене на территории Западно-Сибирской низменности доля полевок лесных в фаунистических группировках опять увеличивается. Остатки полевок из группы rufocanus встречаются гораздо реже других. В коллекциях ИЭРиЖ она представлена только одним обломком М³ (местонахождение Чембакчино, меридиональный участок течения Иртыша). На юге Западной Сибири красно-серая полевка более многочисленна (Зажигин, 1980; Галкина, 1977), хотя и здесь основная часть остатков приходится на долю полевок группы glareolus — rutilus. Для остатков из местонахождений первой половины среднего плейстоцена по сравнению с местонахождениями второй половины гораздо большая часть определена по открытой номенклатуре (Зажигин, 1980). Это связано с тем, что к концу среднего плейстоцена более отчетливо оформляются основные морфотипы, сопоставимые с современными группами.

Фауны, в которые входили полевки лесные этого времени, как наиболее северные из обнаруженных, так и южные западносибирские, носили перигляциальный характер. В их состав входили пеструшки, серые полевки, копытные и настоящие лемминги, водяная полевка. К северу доля степных элементов уменьшается и фауны приобретают лесотундровый облик (Смирнов и др., 1986).

На рубеже средний — поздний плейстоцен полевки рода Clethrionomys были довольно обычны для территории Западно-Сибирской низменности, что подтверждается нашими данными по местонахождениям меридионального участка течения Иртыша. Красно-серая полевка имела в это время практически все специфические характеристики моляров современного вида. Доля ее остатков среди общего количества моляров этого рода по-прежнему невысока. Большинство остатков принадлежит более мелким формам. Часть из них можно отнести к группе rutilus, другие — к группе glareolus. Большая часть экземпляров с хорошо оформившимися корнями в равной степени может быть отнесена к одной из этих групп. Видовой состав западносибирских фаун, в которые входили полевки лесные, носит перигляциальный характер (Смирнов и др., 1986).

Для позднего плейстоцена сведения о полевках лесных Западной Сибири очень скудны. Есть данные о том, что все три вида сохраняются на восточном склоне Среднего и Южного Урала (Сухов, 1978; Смирнов, 1979), а также на юге Западной Сибири (Галкина, 1977; Зажигин, 1980). Для территории Западно-Сибирской низменности немногочисленные полевки этого рода обнаружены автором в местонахождении Большой Юган совместно с остатками полевки-экономки и настоящих леммингов. По размерам и морфотипическим характеристикам эти экземпляры должны быть отнесены к группе rufocanus. В настоящее время это наиболее северная точка обнаружения в ископаемом состоянии полевок лесных на территории Западной Сибири. В позднем плейстоцене полевки рода Clethrionomys на территории Западно-Сибирской низменности входят в состав различных фаунистических сообществ, включая перигляциальные фауны, совместно с современными видами млекопитающих.

Для территории Западно-Сибирской низменности пока еще не обнаружено местонахождений мелких млекопитающих голоценового возраста. Но по имеющимся данным, все три современных вида встречены в одних местонахождениях Среднего и Южного Урала, а также на юго-востоке Западной Сибири (Галкина, 1977; Смирнов, 1979; Сухов, 1978). Насколько ими была освоена территория Западно-Сибирской низменности, удастся установить только после обнаружения здесь голоценовых местонахождений.

Подводя итог, следует подчеркнуть следующие моменты:

1. Род *Clethrionomys* появляется в Евразии в позднем плиоцене. Вследствие неравномерной изученности европейской части и сибирской территории, вопрос о центре и времени его происхождения остается открытым.

- 2. Уже в эоплейстоцене наблюдается различие в видовом составе этого рода в европейских и сибирских фаунах. В сибирские фауны входит крупная полевка Clethrionomys major sp. поу., которая рассматривается в данной работе как предковая форма современной красно-серой полевки. Границы ее ареала требуют уточнения, но, скорее всего, он не превышал ареал современной *Cl. rufocanus*. Среди более мелких форм, описываемых морфотипами групп glareolus и rutilus, часть морфотипов можно рассматривать как исходные для современных Cl. rutilus и каких-то полевок группы glareolus. Некоторые морфотипы являются общими с синхронными морфотипами этого рода, описанными для территории Восточной и Западной Европы. Возможно присутствие в этих фаунах остатков видов, не давших филетического продолжения. Существующие методы одонтологической диагностики не позволяют однозначно идентифицировать ископаемые формы этой группы.
- 3. В среднем плейстоцене на территории Западной Сибири обитают полевки с признаками Cl. rufocanus и Cl. rutilus. Coхраняются полевки с морфотипами группы glareolus. Все три формы продолжают существовать на территории Западной Си-

бири вплоть до современности.

4. Если в настоящее время есть палеонтологические доказательства автохтонного происхождения западносибирских Cl. rufocanus и Cl. rutilus, то полевки, представленные в ископаемых фаунах морфотипами группы glareolus, нуждаются в дальнейшем изучении для выяснения их связей с современными и ископаемыми полевками этой группы.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. К., Ербаева М. А. Позднекайнозойские грызуны и

зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 187 с.

Бердюгин К. И. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала. В кн.: Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984, c. 87—102.

Бородин А. В. Антропогеновая история рода лесных полевок севера Западной Сибири.— В кн.: IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М., 1986, т. 1, с. 10.

Быкова Г. В., Гилева Э. А., Большаков В. Н. Кариосистематика Clethrionomys и Alticola (Rodentia, Microtinae). Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость у С. frater, С. glareolus, С. rufocanus, С. rutilus. — В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980, с. 3—11.

Галкина Л. И. Формирование фауны антропогеновых грызунов (Rodentia) юго-востока Западной Сибири. — В кн.: Фауна и систематика позвоночных

Сибири. Новосибирск, 1977, с. 141—156. Галкина Л. И. Оценка некоторых систематических признаков у трудноразличимых видов грызунов.— В кн.: Грызуны: Материалы VI Всесоюз. со-

вещ., Л., 1983, с. 32—35.

Голикова В. Л., Еремина И. В., Скороход И. В. Направления изменчивости серых полевок в разных ландшафтно-климатических зонах.— В кн.: Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1983, с. 79-81.

 Γ ромов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8).

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 325 с.

Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западпой Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с.

Конева И. В. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока.

Повосибирск: Наука, 1983. 216 с. Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М.: Наука, 1982. 184 c.

Мотузко А. Н. Фауна грызунов лихвинского межледниковья Белоруссии и Литвы.— В кн.: XI конгресс ИНКВА: Тез. докл. М., 1982, т. II, с. 191—192.

Смирнов Н. Г. Костные остатки позднеантропогеновых млекопитающих из отложений пещеры Аракаево VIII (предварительное сообщение).— В кн.: 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. 144 с.

Сухов В. Н. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала. В кн.: К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа, 1978, с. 64—85.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф. Грызуны раннетаманской фауны

тилигульского разреза. Киев: Наук. думка, 1977. 250 с.

Шварц Е. А., Попов И. Ю. Структура населения мышевидных грызунов хвойно-широколиственных и таежных лесов европейской части СССР и особенности ее формирования.— В кн.: Грызуны: Материалы VI Всесоюз, совещ. Л., 1983, с. 32—35.

Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок трибы Clethrionomyini по данным дифференциальной окраски хромосом. -- В кн.: Грызуны: Материа-

лы VI Всесоюз, совещ. Л., 1983, с. 135. Nadachowski A. Late quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa; Krakov: Panst-

wowe wydawnictwo naukowe, 1982. 110 p.

Rabeder G. Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Plozän und älteren Pleistozan von Nieder Österreich. Wien, 1981. 373 S. (Beitr. Paläont., Bd 8).

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

П. А. КОСИНЦЕВ

ГОЛОЦЕНОВЫЕ ОСТАТКИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В период голоцена появляется принципиально новый фактор развития природной среды — производящее хозяйство в человеческом обществе. Ранее хозяйство было присваивающим, т. е. человеческие коллективы играли в экосистемах роль всеядных консументов, преимущественно крупных хищников. Поэтому воздействие хозяйственной деятельности было аналогичным воздействию естественных компонентов природных экосистем, например медведей, и не нарушало структурно-функциональных связей внутри них. Ситуация принципиально меняется в начале голоцена, когда появляется производящее хозяйство. Распространение его вело к вторжению доместицированных видов в природные экосистемы. Появление новых, «необычных» видов в экосистемах приводило к разрушению естественных структурно-функциональных связей и формированию других, т. е. трансформация экосистем происходила под влиянием не только естественных, но и антропогенных факторов. На начальных этапах развития и распространения производящего хозяйства его воздействие на природную среду было незначительным и ограничивалось площадью поселения и прилегающими районами выпаса скота и возделываемой пашни. На территории Западной Сибири производящее хозяйство появляется в начале II тыс. до н. э. (Смирнов и др., 1981).

Особый интерес к голоценовой истории развития природной среды вообще и териофауны в частности вызван, с одной стороны, появлением в это время антропогенного фактора, а с другой — тем, что с начала голоцена существуют и развиваются современные типы экосистем, современная териофауна. История териофауны Западной Сибири в голоцене изучена весьма слабо. Специально этой проблеме посвящены работы Н. Г. Смирнова (1975, 1976), в других исследованиях вопрос лишь затрагивается (Цалкин, 1972; Макарова, 1980; Сериков, Кузьмина, 1985). Появившиеся новые материалы позволяют детальнее рассмотреть процесс изменения териофауны этих районов в голоцене.

Нами использованы данные по составу костных остатков из археологических памятников. Памятники одного времени были сгруппированы в соответствии с их географическим положением (Физико-географическое районирование СССР, 1966). Номер в скобках соответствует номеру местонахождения в табл. 1.

Восточный склон Среднего Урала (табл. 1)

Ранний голоцен: Кокшаровско-Юрьинская I (1), Кокшаровско-Юрьинская II (2).

Средний голоцен: Кокшаровско-Юрынская I (3), Кокшаровско-Юрынская II (4), Кокшарово I (5), Шигирский исток I (6), Шигирский торфяник (7), Уфа VI (8), Березки V (9).

Поздний голоцен: Усть-Вагильское (10), Туманское (11), Кокшаровско-Юрьинская (12), Исток II (13), Муринское (14), Шайдурихинское (15), Лая (16), Уралочка (17), Тагильский «могильник» (18), Мелкое (19), Палкинское (20), Думная гора (21), Петрогром (22), Кырман (23), Серный ключ (24), Уфа VI (25), Иткуль I (26), Дальнее Багарякское (27), Ближнее Багарякское (28), Зотинское II (29), Зотинское III (30), Зотинское IV (31), Каменогорское (32), Иртяшское I (33), Красный камень (34), Малый Вишневый I (35), Березки II (36), Березки Va (37), Березки Vb (38), Аргази VII (39).

Степная зона Западной Сибири (табл. 2)

Средний голоцен: Байту (1), Шандаша (2), Ушкатта (3), Мирный III (4), Загаринка (5), Перелески (6), Рымникское (7), Кулевчи III (8), Алексеевское (9), Жар-агач (10).

Лесостепная зона Западной Сибири

Средний голоцен: Черноозерье I (11), Черноозерье IV (12), Чер-Среднии голоцен: Черноозерье I (II), Черноозерье IV (I2), Черноозерье VI (I3), Черноозерье VIII (I4), Калугино I (I5), Саранин II (I6), Крохалевка I (I7), Инберень V (I8), Инберень VI (I9), Инберень VII (20), Инберень X (21), Ново-Троицкое I (22), Сибирская Саргатка I (23), Дуван I7 (24), Черемуховый куст (25), Ново-Шадрино II (26), Ново-Шадрино VII (27), Красногорское (28), Замараевское (29), Сухрино III (30), Камбулат I и II (31), Верхняя Санарка (32), Петровка II (33), Новоникольчие I (24), Сарас I (25), Ново-Емрино (26), ское I (34), Язево I (35), Ново-Бурино (36).

Поздний голоцен: Горносталевское (37), Воробьевское (38), Потчеваш (39), Рафаиловское (40), Гороховское (41), Узловское (42), Кучумгора (43), Носиловское (44), Речкинское I (45), Логиновское (46), Ак-

тау (47).

Южнотаежная зона Западной Сибири

Поздний голоцен: Мурлинка I (48), Кипы (49), Ипкуль XV (50).

Данные по определению костных остатков из большей части позднеголоценовых местонахождений южнотаежной и среднетаежной зон Западной Сибири приводятся в статье П. A. Koсинцева с соавторами (см. наст. сб.). Костный материал из некоторой части местонахождений определен не автором. Так, в табл. 1 И. Е. Кузьминой определен материал из местонахождения 1 (Сериков, Кузьмина, 1985); В. И. Цалкиным — из местонахождений 26 (частично) и 33 (Сальников, 1962; Цалкин, 1972); Н. Г. Смирновым (частично) — из местонахождений 27 и 29. В табл. 2 В. И. Цалкиным определен материал из местонахож-

Состав костных остатков из местонахождений Среднего Урала

									Место	нахо	Местонахождение	a)								
Внд	-	62		4	25	9	7		6	10	11 12		13	14	15	16	17		19	20
Волк	16/2		15/4	3/1			2/1		:			1/1				5/1				
Лисица	5/1	1/1	7/1				6/3		1/1		1/1									
Хорь черный	8/1		2/1																	
Martes sp	1/1		5/1							•							1/1			
Выдра	\	5					2/2		1/1	1/1 1/1 1/1	1/1		1/1							
Белка		1/1			•		ì								1/1					
	1/9/	76/7 15/2			10/3	2/1/	2/1 48/15		3/2							2/1				
Қабан						3/1	$3/1 \begin{vmatrix} 1/1 \\ 1/1 \end{vmatrix} 3/1$	3/1	61/8	,		6/1			10/2			<u></u>	38/3	
Благородный олень Лось	9/86	12/1	93/6 12/1 348/14 3/1 33/5 22/2 86/4	3/1	33/2	22/28	36/4		71/5	3/1		6/1	4/1 2	9/2	7/15	4/1 29/2 7/1 598/19 8/2 2/1	3/2	-1/2	5/2	5/2 2/1
олень	4/1	4/1	4/1 4/1 31/3		10/2 1/1 16/2	1/	16/2						22/3/2		22/3 26/3 2/1 93/6	9/86	<u></u>	3/2		1/1
Собака	8/2						1/1		3/1 238/26						1/1	<u> </u>	2/1		1/1	4/2
Коза и овца									$\begin{vmatrix} 31/5 & 1/1 \\ 212/12 & 3/1 \end{vmatrix} 3/1$	1/1 3/1	3/1	1/1	4/1	4/1 1/1 14/2	4/2	6/1		2/1		2/1
	_	_			_	_	_	_	_	_	_	_	_	-	_		-	-	-	

						1			X	Местонахождение	ожде	ние							
Вид	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Волк	1/1 19/3 19/3 27/3 20/2	1/1 19/3 14/3 1/1 63/4 37/3 20/2 50/4 6/9	1/1 9/3 14/3 2/1 6/1 1/1 63/4 24/2 1/1 37/3 18/2 1/1 7/3 6/2	2/16/1 ³ 24/2 1/1 18/2 1/1	23/4	1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 3/1 1/1 3/1 1/1 3/1 1/1 3/2 3/1 1/1 3/3 1/1 1/1	1/1 2/1 1/1 2/2 15/3 1/1 6/1 11/3 15/3 5/2	2/1 1/1 15/3 5/2		3/2 4/4 58/5 12/3 5/2 21/3 2/11 1/1 1/1 19/3 01/6199/8 5/2	2/1	2/1 1/1 1/1 5/1	3/2 4/4 58/5 12/3 314/33 10/2 5/2 21/3 2/1 2/1 26/2 7/1 1/1 19/3 68/6 61/6 199/8 5/25/1351/7 68/6	1/1 10/2 7/1 7/1 68/6 1	2/1	1/1 12/1 6/2 1 14/3 2 10/3 42/44	1/1 1/1 1/1 2/1 28/2 28/2 40/3	1 1 6 1 1 1 1 1 1 1	1/1 10/1 4/1 9/2 5/2 28/3
	``) }			-	 ` i	_												

Примечание. Здесь и в табл. 2 в числителе — количество костных остатков, в знаменателе -- минимальное количество особей.

Состав костных остатков из местонахождений Западной Сибири

							. Circipii			
E S					Местона	Местонахождение				
Mad	1	2	3	4	5	9	2	&	6	10
Волк			2/2					7/2	:	
Лисица							6/4	5/3	1/1	
Медведь бурый			2/1				-			
Куница										
Росомаха				2/1			1/1			
Выдра Заяц-русак			3/1				•	4/1 1/1		
Заяц-беляк					1/1		1/1	2/1	2/1	
Сурок Кабан Косуля	2/1	2/2	1/1	2/1			133/12	65/11	2/1	5/1
Благородный олень Лось					1/1	3/1	3/1	1/1		1/1
Северный олень			2/1				28/5			1/1
Bison sp			9/1						3/1	
лучан Собака Бык домашний Овца и коза Лошадь	$\frac{1}{30/2}$ $\frac{30/2}{3/1}$ $\frac{7}{2}$	4/2 324/15 186/38 36/6	2/1 19/4 366/19 348/34 129/12	1/1 500/29 271/33 50/3	92/8 65/8 140/5	4/2 132/6 96/11 116/5	1/1 573/37 790/31 102/6	25/7 2536/83 1994/169 553/18	14/3 302/12 468/23 409/8	2/2 169/8 271/17 173/6
_		_	-	_			_	_		

Продолжение табл. 1

					Местона	Местонахождение				
Вид	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Волк		1/1	6/1 13/6			1/1		2/1	7/2 8/3	3/1
Корсак Медведь бурый	4/1	2/1	64/5		1/1	13/3	12/2			
лорь светлый Куница <i>Martes</i> sp.			1/1				1/1		1/1	
Росомаха									5/2	2/1
Заяц-русак Заяц-беляк Бобр		2/1	1/1	1/1			13/3	1/1	3/1 7/3	4/1
Сурок Кабан Косуля			5/1 6/1	1/1	1/1			$\frac{1/1}{40/6}$	243/22	10/2
Благородный олень	3/1		44/3		15/2	26/3	73/4	20/5	15/3 4/1	16/2 1/1
Cařra					2/1	19/2				
Кулан Собака Бык домашний Овца и коза Лошадь	181/7 138/8 30/3	25/2 356/21 82/3	1/1 475/10 4258/178 1106/36	43/6 45/7 124/9	1/1 6/2 1/1 13/2	36/5 35/3 84/5	3/3 18/3 17/3	27/3 3/2 3/2 45/4	59/5 22/3 65/6	3/2 1/1 1/1

					Местона	Местонахождение				
Вид	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Волк		4/2 17/4 10/1 1/1	3/1 1/1		4/2	1/1	2/1 3/2 10/3	2/1	2/1	2/1 1/1
Xopь светлый		1/11	-				1/1			1/1
Барсук		6/2	3/1		6/5			-		2/1
Заяц-русак Заяц-беляк Бобр		46/3 3/1	1/1		2/1		4/2 8/2	1/1		1/1
Сурок Кабан Косуля	2/1	1116/33	$\frac{4/2}{3/1}$	4/1	2/2 15/6	1/1	95/15	5/3	3/1	$\frac{2}{1}$
Благородный олень	57/5	$\frac{25/2}{2/1}$ 205/18	24/3	8/1 2/2	8/22	9/1	10/2 402/32 2/2	42/3	2/1	6/2
Тур Кулан Собака Бык домашний Овца и коза	31/3 20/4 53/5	23/3 11/3 104/5	239/15 103/10 429/14	5/1 194/18 25/6 33/4	1/1 2158/79 879/43 467/18	39/3 3/! 24/2	1/1 572/32 256/23 622/31	9/4 $131/16$ $2/1$ $422/12$	1/1 63/13 40/3 21/12	2/2 1865/98 652/75 205/30

					Местона	Местонахождение				
Вид	31	32	33	34	35	36	37	38	96 68	40
Волк Лисица Корсак Медведь бурый Хорь светлый Куница Матез sp. Росомаха Барсук Выдра Заяц-русак Заяц-есляк Бобр Сурок Кабан Кабан Косуля Благородный олень Лось Сайта Візоп sp. Тур Куран Куран Куран Собака Бых домашний Тобака Кобака Візоп sp. Тур Собака Пошадь	1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 89/8	1/1 1/1 1/1 1/1 12/2 6/2 6/2 6/2 3/2 3/2 3/7/18	13/4 1/1 9/3 2/2 2/2 61/13 3/1 6/2 1/1 1/1 68/9 1359/143 1227/44	1/1 1/1 1/1 5/2 5/2 1/1 1/1 3/1 20/4 602/29	2/1 1/1 11/2 21/6 21/6 325/27	5/1 1/1 5/1 48/7 25/3	8/3 2/1 59/7	3/1 1/1 1/1 65/3 4/1	1/1 2/1 4/1 4/2 22/2	3/2 8/4 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1/1 1

					Местона	Местонахождение				
Вид	41	42	43.	44	45	46	47	48	49	50
Волк	5/1 1/1 7/2 8/2 1/1 1/1 604/19 285/15 1332/28	1/1 3/1 8/3 8/3 1/1 3/1 47/2 14/4 226/6 36/3 194/5	1/1 154/11 182/8 1/1 3/1 67/2	1/1 1/1 3/1 2/1 2/1 1/1 157/7	5/2 1/1 1/1 99/10 6/1	16/7 3/1 6/2 22/3 6/1 49/5	9/2 6/2 3/1 3/1 1/1 1/1 8/3 81/5	2/1 21/6 10/3 3/2 2/1 1/1 12/2 49/6 91/5 43/18 167/7 12/5 702/21	1/1 2/1 1/1 1/1 1/1 104/8 18/3 18/3 18/3 18/3 18/3 18/3	3/1 4/1

дений 1—3 (Цалкин, 1972), 36 (Сальников, 1959), 42—46 (Смирнов, 1975); В. И. Громовой — из местонахождения 9 (Кривцова-Гракова, 1948); В. П. Дальниченко — из местонахождения 35 (Потемкина, 1985); Л. А. Макаровой — из местонахождений 33 (частично) и 34 (Макарова, 1980); Н. Г. Смирновым — из местонахождений 4—7, 11, 12 полностью и 13, 14, 18—20, 31, 33, 41, 46 частично (Смирнов, 1975).

Результаты определения костных остатков из могильников мы не приводим, так как кости попадали в них выборочно и не отражают адекватно соотношения видов в природе. Но данные измерения этих костей считаем возможным использовать для морфологической характеристики видов.

Цель работы — кратко охарактеризовать голоценовую териофауну Западной Сибири, по возможности выяснить причины изменения ареалов некоторых видов. Для четырех из них — лисицы, зайца-беляка, бобра и косули приводится краткое описание ряда морфологических признаков. К сожалению, данные об изменении морфологических признаков современных видов на территории Западной Сибири отсутствуют. По этой причине мы не рассматриваем подробно подвидовую структуру и ее динамику в пространстве и во времени даже у тех видов, для которых есть достаточно большой ископаемый материал.

Современная териофауна Западной Сибири сформировалась в результате нескольких одновременно протекавших процессов: вымирания, миграции, истребления и акклиматизации. Рассмотрим динамику отдельных видов.

Волк (Canis lupus L.). Остатки этого вида немногочисленны на археологических памятниках (см. табл. 1, 2), так как он, видимо, не представлял интереса как промысловый вид. Все местонахождения расположены внутри его современного ареала (Млекопитающие Советского Союза, 1967). Ограниченный материал не позволяет дать морфологическую характеристику этого вида.

Лисица (Vulpes vulpes L.). Кости наиболее многочисленны среди остатков хищных как одного из основных промысловых видов среди пушных зверей. Больше всего лисиц добывалось средневековым населением таежной зоны (см. табл. 1, 2). Позднеголоценовые лисицы среднетаежной подзоны таежной зоны были крупнее современных из того же района (табл. 3). (Эти различия по альвеолярной длине зубного ряда достоверны на 5%-ном уровне значимости, а по длине M_1 — на 1%-ном уровне значимости. Различия по остальным признакам недостоверны.) Различия между позднеголоценовыми лисицами среднетаежной и южнотаежной подзон недостоверны, хотя животные последней крупнее (см. табл. 3). Среднеголоценовая лисица лесостепной зоны по размерам нижней челюсти (см. табл. 3) была несколько крупнее среднеголоценовых лисиц Прибалтики (Паавер, 1965) и Молдавии (Давид, 1982). Возможно, на тер-

Таблица 3 Размеры нижней челюсти лисицы Западной Сибири, мм

Признак	n	1im	$M\pm m$	σ
Среднетаез	кная подз	она (совр	еменност	ь)
Альвеолярная длина зуб-				
ного ряда	9	55,9—60,9	$58,71 \pm 0,49$	1,48
То же премоляров	10	31,7—35,3	$33,29 \pm 0,41$	1,31
То же моляров	9	24,0—28,2	$25,97\pm0,41$	1,23
Высота тела у M_1	10	12,1—15,2	$13,34\pm0,31$	0,97
Длина М ₁	10	14,4—15,9		0,46
Ширина M_1	10	5,8—7,0	$6,28\pm0,13$	0,40
Среднетаеж	ная подзо	на (поздн	ий голоц	е н)
Альвеолярная длина зуб-			1	
ного ряда	19	55,1—69,5	$61,46 \pm 1,01$	4,39
То же премоляров	19	30,2—37,8	$33,95 \pm 0,56$	2,29
То же моляров	19	23,8—28,0	$26,52\pm0,31$	1,19
Высота тела у M_1	22	1,1,6—15,9	$14,04\pm0,25$	1,17
Длина М ₁	21	13,5—18,1	16,00±0,21	0,97
Ширина М ₁	22	5,1—7,7	$6,28\pm0,12$	0,58
10		,	_	
Южнотаежн	ая подзо:	на (поздн	ий голоце	н)
Альвеолярная длина зуб-				
ного ряда	14	58,9—66,5	$62,74\pm0,66$	2,48
То же премоляров	17	31,6—39,3	$35,44 \pm 0,49$	2,04
То же моляров	21	26,2—29,6	$27,66 \pm 0,21$	0,95
Высота тела у М ₁	23	12,0—20,1	$14,72\pm0,30$	1,73
Длина M ₁	14	15,0—17,4	$16,36 \pm 0,18$	0,68
Ширина M_1	16	5,8—6,9	$6,34\pm0,08$	0,30
П		l , .		
Лесостеп	ная зона	(средний	голоцен)	•
Альвеолярная длина зуб-	10	F7.0 05.0	61.14 : 0.07	0.10
ного ряда	10	57,2—65,3	$61,14\pm0,67$	2,13
То же премоляров	14	32,7—36,6	$35,15\pm0,44$	1,66
То же моляров	13	24,8—29,0	27,04±0,33	1,18
Высота тела у M_1	15	12,1—15,7	$13,50\pm0,24$	0,91
Длина M_1	13	14,8—18,0	16,39±0,27	0,99
Ширина М ₁	13	5,9—7,0	6,44±0,10	0,38
		l	{	

ритории таежной зоны Западной Сибири в позднем голоцене обитал другой подвид лисицы, чем сейчас.

Песец (Alopex lagopus L.). Единичные кости встречены на памятниках среднетаежной подзоны (см. табл. 1, 2). Несмотря на то, что основной район обитания песца — тундра и лесотундра, его заходы отмечены до лесостепной зоны (Млекопитающие Советского Союза, 1967).

Корсак (*Vulpes corsac* L.). Немногочисленные костные остатки определены из археологических памятников степной и юга лесостепной зоны (см. табл. 1, 2).

Бурый медведь (*Ursus arctos* L.). Костные остатки особенно многочисленны на памятниках таежной зоны. В меньшем количестве они найдены на памятниках лесостепной зоны (см. табл. 1, 2).

Соболь (*Martes zibellina* L.). Достоверно определимые кости (по методу Паавера, 1965) известны только из памятников тасжной зоны. Видимо, в голоцене ареал соболя не выходил за пределы лесной зоны.

Куница (Martes martes L.). Наиболее многочисленны кости на позднеголоценовых памятниках таежной зоны, единичные найдены на среднеголоценовых памятниках лесостепной зоны (см. табл. 1, 2).

Росомаха (*Gulo gulo* L.). Сравнительно многочисленны остатки на позднеголоценовых памятниках среднетаежной подзоны. Единичные кости найдены на среднеголоценовых памятниках лесостепной зоны, причем одна находка сделана на границе лесостепной и степной зон (см. табл. 1, 2).

Барсук (Meles meles L.). Наиболее многочисленны находки на памятниках лесостепной зоны. Часть из них представлена полными скелетами. Это звери, погибшие в своих норах, сделанных в насыпях над курганами. Менее многочисленны остатки на памятниках степной зоны, единичные кости найдены на памятниках таежной зоны (см. табл. 1, 2).

Выдра (*Lutra lutra* L.). Қостные остатки определены из памятников всех природных зон, но самое большое их количество найдено в таежной зоне.

Черный хорь (*Mustela putorius* L.). Остатки пока найдены только на памятнике раннего голоцена Урала — Кокшаровско-Юрьинской стоянке (Сериков, Кузьмина, 1985).

Светлый хорь (Mustela eversmanni Less.). Единичные остатки найдены на среднеголоценовых памятниках степной зоны (см. табл. 1, 2). Кроме указанных в таблице местонахождений, светлый хорь найден в погребении могильника Ермак IV на юге Омской области.

Горностай (*Mustela erminea* L.). Несколько костей найдено на памятниках таежной зоны (см. табл. 1, 2).

Рысь (Lynx lynx L.). Единственная кость — пяточная, найдена в погребении могильника Богдановский (поздний голоцен), расположенного в лесостепной зоне (Омская область, Горь-

ковский район).

Бобр (Castor fiber L.). Кости встречены на памятниках всех зон: таежной, лесостепной, степной. Особенно многочисленны они на позднеголоценовых памятниках среднетаежной подзоны (см. табл. 1, 2). Сейчас в таежной зоне Западной Сибири обитает западносибирский подвид C. f. pohlei Serebr. (Лавров, 1981). Его численность очень мала, и поэтому в коллекциях музеев он представлен весьма ограниченным количеством экземпляров. А. В. Гальченко любезно предоставил нам данные из своей дипломной работы об альвеолярной длине зубного ряда пяти нижчелюстей этого подвида (мм): предел изменчивости — 33,0—36,5; среднее значение — 34,6. По этому признаку вид очень близок к позднеголоценовому бобру (табл. 4). Весьма вероятно, что это один подвид. В позднем голоцене в лесостепной зоне обитал более крупный бобр (см. табл. 4). Так, по альвеолярной длине зубного ряда и ряда моляров лесостепной бобр был крупнее таежного. Эти различия достоверны на 1 %-ном уровне значимости. Видимо, в лесостепной зоне обитал другой подвид. Позднеголоценовый бобр южнотаежной подзоны был несколько крупнее, чем среднетаежный, но эти различия недостоверны (см. табл. 4). Позднеголоценовый бобр таежной зоны Западной Сибири (см. табл. 4) весьма близок по альвеолярной длине зубного ряда к позднеголоценовому бобру Среднего Урала (табл. 5) и голоценовому бобру Северного Урала (Қузьмина, 1971). Из таежной зоны Восточной Европы известны два местонахождения позднеголоценовых остатков бобров (Формозов, 1951; Андреева, 1977). По альвеолярной длине зубного ряда нижней челюсти позднеголоценовые бобры таежной зоны Западной Сибири и Восточной Европы не различаются, очень сходны у них и размеры костей конечностей. Исходя из этого, можно полагать, что в таежной зоне Восточной Европы и Западной Сибири в позднем голоцене обитал один подвид речного бобра, сходный по размеру с современным западносибирским подвидом.

Среднеголоценовый бобр Среднего Урала по размерам нижней челюсти (см. табл. 5) достоверно не отличается от среднеголоценового бобра Прибалтики (Паавер, 1965) и очень близок к позднеголоценовому бобру Среднего Урала (см. табл. 5).

Костные остатки бобра из степной зоны очень малочисленны. Те немногие кости, что имеются в нашем распоряжении, говорят о его крупных размерах.

Следует отметить относительную малочисленность костных остатков бобра на позднеголоценовых памятниках южнотаежной подзоны по сравнению с памятниками среднетаежной подзоны (см. табл. 1, 2).

На первой группе памятников кости бобра среди остатков пушных видов составляют примерно 18 %, а на второй — 64 %.

Таблица 4 Размеры костей бобра Западной Сибири, мм (поздний голоцен)

Признак	п	lim	$M\pm m$	σ
Ср	еднетаеж	ная подзо	на	
Альвеолярная длина зубного ряда	31 35 13 12 44 46	21,3—24,3	34,00±0,25 24,40±0,20 24,32±0,59 23,02±0,27 23,21±0,15 18,63±0,13	1,35 1,13 2,14 0,94 0,99
Ю	ı жнотаежі	і н <mark>ая под</mark> зо	на	l
Длина таранной кости . Ширина блока таранной кости	8 8	22,1—25,3 18,2—19,7	23,89±0,41 19,11±0,20	1,15 0,55
	Лесостег	иная зона		
Альвеолярная длина зубного ряда	4 4 2 2	35,3—38,0 25,8—27,2 23,9—25,9 22,7—23,1		1,11 0,64 — —

Таблица 5

Размеры нижней челюсти бобра Среднего Урала, мм

Признак	п	lim	$M\pm m$	σ
	Средний	голоцен		
Альвеолярная длина зубного ряда	11 12 10 8		$34,60\pm0,32$ $24,98\pm0,29$ $25,21\pm0,37$ $23,08\pm0,28$	1,06 1,00 1,17 0,78
	Поздний	голоцен		
Альвеолярная длина зубного ряда	3 4 3	34,4—35,7 23,9—25,6 23,8—24,7	34,9 24,70±0,35 24,2	0,70 —

Размеры нижней челюсти зайца-беляка Западной Сибири, мм

Признак	п	lim	$M \pm m$	ਰ
Среднетаеж	кная подз	она (совр	еменност	ь)
Альвеолярная длина зубного ряда Длина диастемы Высота тела у pm_3 Высота тела у M_1	26 26 25 8	18,6—21,7 19,1—22,6 12,2—15,2 16,0—17,2		0,77 0,82 0,71 0,44
Среднетаежн	ная подзо	на (поздн	ний голоц	е н)
Альвеолярная длина зубного ряда Длина диастемы Высота тела у pm_3 Высота тела у M_1	20 21 23 23	18,0—23,7	19,90±0,19 20,99±0,33 14,32±0,23 15,82±0,20	0,85 1,52 1,10 0,96
Южнотаежн	ая подзо	на (поздн	ий голоце	н)
Альвеолярная длина зубного ряда Длина диастемы Высота тела у m_3 Высота тела у m_1	14 14 16 16	19,5—22,1 20,4—23,8 13,0—15,0 15,5—17,3	20,48±0,21 21,93±0,32 14,13±0,16 16,47±0,15	0,78 1,19 0,66 0,60
Лесостеп	ная зона	(средний	голоцен)	
Альвеолярная длина зубного ряда Длина диастемы Высота тела у pm_3 Высота тела у M_1	5 3 5 5	19,5—21,2 20,6—21,9 12,8—16,1 15,6—17,6	$20,26\pm0,30$ $21,33$ $14,52\pm0,64$ $16,22\pm0,35$	0,68 1,42 0,79

На наш взгляд, это отражает относительную малочисленность бобра на юге таежной зоны.

Белка (Sciurus vulgaris L.). Немногочисленные кости этого вида определены из позднеголоценовых памятников таежной зоны (см. табл. 1, 2).

Заяц-русак (Lepus europaeus Pall.). На наличие вида среди костных остатков из среднеголоценовых памятников степной зоны указывает В. И. Цалкин (1972). Это пока единственное свидетельство обитания в голоцене русака за Уралом. Среди наших материалов достоверно определимых остатков зайца-русака пока не обнаружено.

Заяц-беляк (Lepus timidus L.). Қостные остатки многочисленны, особенно на позднеголоценовых памятниках таежной зоны. По размерам нижней челюсти позднеголоценовый заяц

среднетаежной подзоны был мельче современного, но только по высоте у M_1 эти различия достоверны на 5 %-ном уровне значимости. Зайцы южнотаежной подзоны в позднем голоцене по размерам нижней челюсти были крупнее зайцев среднетаежной подзоны. По длине диастемы и высоте тела нижней челюсти у M_1 эти две выборки различаются достоверно на 5 %-ном уровне значимости (табл. 6). Позднеголоценовые зайцы Прибалтики (Паавер, 1965) и южнотаежной подзоны (см. табл. 6) статистически не различаются. Среднеголоценовый заяц-беляк лесостепной зоны был сравнительно крупных размеров (см. табл. 6).

Кабан (Sus scrofa L.). Немногочисленные остатки определены из памятников лесостепной и степной зон. Подавляющее большинство костей принадлежит молодым особям, поэтому, возможно, среди них есть кости домашней свиньи. Все кости

взрослых особей принадлежат дикой форме.

Лось (Alces alces L.). Кости наиболее многочисленны среди костей диких видов. Наибольшее их количество происходит из позднеголоценовых памятников таежной и лесостепной зон. Далеко лось заходил и в степную зону. Лось был одним из основных промысловых видов копытных в прошлом (см. табл. 1, 2).

Благородный олень (Cervus elaphus L.). Единичные кости этого вида обнаружены на средне- и позднеголоценовых памятниках лесостепной зоны и восточного склона Среднего Урала

(см. табл. 1, 2).

Косуля (Capreolus capreolus L.). Костные остатки этого вида по численности занимают второе место после остатков лося. Колебания величины признаков ни в одном случае не достигают достоверных значений (табл. 7, 8). Видимо, косули Урала и Западной Сибири не изменялись в течение среднего и позднего голоцена.

Северный олень (Rangifer tarandus L.). Количество костных остатков этого вида прогрессивно убывает с севера на юг. Судя по находкам костей, северный олень обитал в голоцене по всей лесостепной зоне (см. табл. 1, 2).

Сайга (Saiga tatarica L.). Немногочисленные кости найдены на средне- и позднеголоценовых памятниках южной части лесостепной зоны. Исключительно богато костями сайги среднеголоценовое поселение Ново-Троицкое I (см. табл. 1, 2).

Typ (Bos primigenius Boj.). Единичные кости определены В. И. Громовой из материалов среднеголоценового поселения Алексеевское (Кривцова-Гракова, 1948). Кости мелкой формы тура найдены на поселении этого же времени Ботай (Зайберт, 1983).

Зубр (Bison sp). Несколько костей из среднеголоценовых памятников Приишимской лесостепи отнесены нами к зубру. Точное видовое определение затруднено из-за фрагментарности материала. Зубр входит в список с поселения Ботай (Зайберт, 1983).

Таблица 7 Размеры костей косули Среднего Урала, мм

Признак	n	lim	$M\pm m$	σ
	Средний	голоцен		
Длина М₃	5	18,1—22,1	19,56±0,67	1,51
ранной кости Ширина таранной кости	7 6	34,1—39,7 2,1,9—25,2	$36,20\pm0,70 \ 22,83\pm0,50$	1,85 1,22
	Поздний	голоцен		
Альвеолярная длина зубного ряда	5 10 7 13	75,4—82,9 30,2—35,6 43,3—48,1 17,0—20,3	$78,00\pm1,45$ $32,44\pm0,50$ $45,64\pm0,71$ $18,52\pm0,29$	3,23 1,57 1,89 1,04
ранной кости Ширина таранной кости	1,17 118	32,1—40,3 19,8—24,5	$36,03\pm0,12$ $22,72\pm0,09$	1,28 1,00

Таблица 8 Размеры костей косули Западной Сибири, мм

Признак	n	lim	$M\pm m$	σ
Лесостеп	ная зона	(средний	голоцен)	
Альвеолярная длина зубного ряда	25 33 32 39 66 59	20,1—25,7	19,16±0,23 35,92±0,19 22,62±0,15	3,53 1,89 2,40 1,41 1,56 1,18
Альвеолярная длина зубного ряда	4 4 6 5 26 26	79,6—81,1 31,4—33,8 45,8—48,2 18,8—20,0 32,9—39,5 20,5—25,5	$80,20\pm0,37$ $32,80\pm0,50$ $46,98\pm0,39$ $19,20\pm0,23$ $36,22\pm0,32$ $22,65\pm0,22$	0,73 1,01 0,96 0,50 1,65 1,14

Кулан (*Equus hemionus* Pall.). Несколько костей определены В. И. Цалкиным (1972) из среднеголоценовых памятников Южного Зауралья.

Дикая лошадь (Equus sp.). Достоверной методики различения фрагментарных костных остатков дикой и домашней форм лошади нет. Из тех местонахождений, тде имеется весь набор домашних животных (крупный и мелкий рогатый скот), кости лошади были отнесены к домашней форме. На уже упоминавшемся энеолитическом поселении Ботай найдены сотни тысяч костей лошади, а из домашних животных только собака (Зайберт, 1983). По всей видимости, все эти кости принадлежат дикой форме — тарпану.

Сейчас известно значительное количество местонахождений голоценовой териофауны в Западной Сибири (см. табл. 1, 2). Но только на местонахождениях таежной зоны кости диких видов многочисленны, так как в хозяйстве древнего населения этих районов охота имела главенствующее значение. Почти на всех памятниках лесостепной и степной зон найдены немногочисленные остатки диких видов. Это связано с тем, что основным занятием древнего населения этих территорий было скотоводство. Незначительная роль охоты в хозяйстве объясняется не малочисленностью диких видов, прежде всего копытных, а тем, что разведение домашних животных было экономически выгоднее. Подтверждением может служить ситуация, сложившаяся в Приишимской лесостепи на рубеже эпохи бронзы и раннего железного века. В то время призошла миграция из таежной зоны населения с устойчивыми охотничьими традициями. На поселениях, оставленных этим населением (см. табл. 2. № 18—20. 22), значительно преобладают кости диких видов, особенно косули. В то же время на указанной территории жило местное население, занимавшееся скотоводством. На поселениях этой части людей кости диких животных очень немногочисленны (см. табл. 2, № 14, 23). Таким образом, численность копытных, особенно косули, была высокой в Приишимской лесостепи в конце среднего голоцена. (Но это нашло отражение в материале только из тех поселений, которые оставлены охотничьими племенами.) Спустя короткое время, в раннем железном веке, все население западносибирской лесостепи занималось в основном скотоводством.

Высокая численность копытных в лесостепной и степной зонах Западной Сибири, как свидетельствуют письменные источники (Кириков, 1966), сохранилась в 18 и 19 вв. Видимо, она оставалась высокой на протяжении всего голоцена, вплоть до конца 19 в., когда интенсивная распашка земель и рост народонаселения привели к сокращению численности и ареалов многих видов. Находки костей указывают на более обширные ареалы ряда видов по сравнению с так называемыми «восстановленными» ареалами.

Как уже отмечалось, формирование современной териофауны Западной Сибири шло под влиянием нескольких факторов. Для некоторых видов с большой степенью вероятности можно указать один фактор. Так, сокращение ареалов кулана, лося, косули, сайги, северного оленя, кабана, соболя, куницы, бобра, медведя и вымирание дикой лошади произошло под влиянием антропогенного фактора. Исчезновение плейстоценовых реликтов тура и зубра, а также благородного оленя связано, вероятно, с воздействием двух факторов: ухудшение климата в начале позднего голоцена вызвало сокращение ареалов, а охота привела к их исчезновению. В среднем голоцене на территории Западной Сибири человеком были интродуцированы четыре новых вида — крупный рогатый скот, овца, коза и домашняя лошадь. Два из них — овца и коза — не имели аналогов в аборигенной фауне. Крупный рогатый скот и домашняя лошадь имели природные аналоги в териофауне лесостепной и степной зон — тура и дикую лошадь. Повлияла ли эта интродукция на териофауну и если повлияла, то как, -- пока не ясно.

Анализ изменчивости морфологических признаков показал, что у разных видов она выражена по-разному. Если у лисицы в период поздний голоцен — современность произошли заметные изменения в размерах нижней челюсти, то у зайца-беляка они существенно меньшие. Весьма стабильны размеры косули в среднем — позднем голоцене Урала и Западной Сибири и позднеголоценового бобра таежной зоны Евразии. Такая неодинаковая степень морфологической изменчивости разных видов в пространстве и во времени отражает разную морфологическую пластичность видов.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Е. Г. Фауна поселения «Крутик» по костным остаткам из раскопок Белозерской экспедиции. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 5, с. 75—84.

Давид А. И. Формирование териофауны Молдавии в антропогене. Ки-

шинев: Штиинца, 1982. 152 с.

Зайберт В. Ф. Сложение энеолитической ботайской культуры в Урало-Прииртышском междуречье. — В кн.: Использование методов естественных и точных наук при изучении древней истории Западной Сибири. Барнаул, 1983, c. 88-90.

Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.

Кривцова-Гракова О. А. Алексеевское поселение и могильник.— Тр. Гос. истор. музея, 1948, т. XVII, с. 100—102. Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позд-

нем антропогене.— Тр. ЗИН АН СССР, 1971, т. 49, с. 44—122. Лавров Л. С. Бобры палеарктики. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос.

ун-та, 1981. 270 с.

Макарова Л. А. Қости животных из двух поселений эпохи бронзы в Северном Казахстане.— В кн.: Археологические исследования древнего и средневекового Казахстана. Алма-Ата, 1980, с. 141—151.

Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. школа, 1961. Т. II. 1004 с.

Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Кн. изд-во, 1965. 494 с.

Потемкина Т. М. Бронзовый век лесостепного Притоболья. М.: Нау-

ка, 1985. 376 с.

Сальников К. В. Раскопки у села Ново-Бурино.— Сов. археология, 1959, т. XXIX/XXX, с. 184.

Сальников К. В. Иткульская культура. В кн.: Краеведческие запи-

ски. Челябинск, 1962, вып. 1, с. 23-47.

Сериков Ю. Б., Кузьмина И. Е. Мезолитическая Кокшаровско-Юрьинская стоянка в Среднем Зауралье.— Тр. ЗИН АН СССР, 1985, т. 131, с. 89—92.

Смирнов Н. Г. Ландшафтная интерпретация новых данных по фауне андроновских памятников Зауралья.— В кн.: Вопросы археологии Урала. Свердловск, 1975, вып. 13, с. 32—41.

Смирнов Н. Г. Некоторые особенности голоценового этапа развития териофауны Урала. — В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М.,

1976, c. 213—220.

Смирнов Н. Г., Қосинцев П. А., Бородин А. В. Влияние хозяйственной деятельности древнего населения на экосистемы Западной Сибири.—В кн.: Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981, с. 166—178.

Физико-географическое районирование СССР. М.: Изд-во МГУ, 1966. 576 с. Формозов А. Н. Материалы к истории фауны Приветлужья.— В кн.: Материалы и исследования по археологии СССР. М., 1951, с. 181—191.

Цалкин В. И. Фауна из раскопок андроновских памятников в Приуралье.— В кн.: Основные проблемы териологии. М., 1972, с. 66—81.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

П. А. КОСИНЦЕВ, В. М. МОРОЗОВ, Л. М. ТЕРЕХОВА

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В СИСТЕМЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ СРЕДНЕВЕКОВОГО НАСЕЛЕНИЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Млекопитающие представляют собой один из основных компонентов природной среды, без использования которого трудно представить жизнь человеческого коллектива. Попытаемся выяснить, какую роль играли млекопитающие в хозяйстве средневекового населения таежной зоны Западной Сибири. Основными источниками исследования послужили костные остатки и археологические находки из средневековых поселений, могильников и культовых мест 1, причем, если археологические источники еще использовались для реконструкции хозяйства (Чернецов, 1957; Мошинская, 1979; Мошинская, Лукина, 1982), то археозоологические материалы привлекаются впервые. Памятники № 1—18 по нашей нумерации (табл. 1) расположены в среднетаежной подзоне таежной зоны, памятники № 19—21 — в южнотаежной подзоне той же зоны (Физико-географическое районирование СССР, 1966). Почти все памятники, давшие материал для реконструкции хозяйства, датируются 10—12 вв. н. э., т. е. они существовали в сухую и теплую (третью) фазу субатлантического периода (Турков, 1980).

Прежде чем приступить к обсуждению материала, необходимо сделать несколько замечаний. Так, мы не имеем археозоологических материалов из сезонных стоянок. Все дальнейшие рассуждения строятся на особенностях хозяйства населения долговременных поселений. Другое замечание касается оценки роли в хозяйстве охоты на пушных зверей. На поселения попадали в основном шкурки убитых пушных зверей, поэтому роль пушного промысла следует признать более высокой, чем показывает непосредственно анализ костного материала. Содержимое святилищ для характеристики хозяйства не привлекалось.

В работе использован археозоологический материал из следующих археологических памятников².

2 Весь материал, кроме специально оговоренного, определен П. А. Ко-

синцевым. Номер в списке соответствует номеру в табл. 1.

¹ Авторы благодарят сотрудников Уральской археологической экспедиции А. П. Зыкова и С. Г. Пархимовича за предоставленные неопубликованные материалы.

Памятники кинтусовского этапа нижнеобской культуры:

1. Рачевское І, производственная площадка; Тюменская обл., Тобольский р-н; 11—12 вв., раскопки Л. М. Тереховой, 1981—1982 гг.

2. Рачевское II, городище; там же; 11—12 вв.; раскопки Л. М. Терехо-

вой, 1981-1982 гг. и А. П. Зыкова, 1984 г.

3. Гришкино II, городище; Тюменская обл., Ханты-Мансийский р-н; 11-12 вв.; разведка Л. М. Тереховой, 1985 г.

4. Барсов городок з 1/31, городище; Тюменская обл., Сургутский р-н; 11-12 вв.; смешанный комплекс городища и святилища; раскопки Н. В. Федоровой, 1975 г.; определение П. А. Косинцева и Н. Г. Смирнова.

5. Б. г. I/32, городище; там же; 11—12 вв.; сборы с поверхности разру-

шенного памятника.

6. Кучиминское IX, городище; там же; 12-13 вв.; А — комплекс святилища, Б — смешанный комплекс святилища и городища; раскопки Л. М. Тереховой, 1982—1983 гг.

7. Ермаково XI, селище; там же; 10—12 вв.; раскопки В. М. Морозова,

1975 и 1977 гг.; определение П. А. Косинцева и Н. Г. Смирнова.

Памятники разных культур:

8. Каменные пески, городище; там же; конец I — середина II тыс. н. э.;

раскопки В. М. Семеновой, 1982.

- 9. Б. г. IV/1, 3 комплекса: А городище, 13—14 вв.; Б селище, 13— 14 вв.; В — святилище; 2-я четверть ІІ тыс. н.э.; раскопки Ю. П. Чемякина, 1980.
- 10. Кучиминское V, святилище; там же; 9-11 вв.; раскопки Л. М. Тереховой, 1983.
- 11. Ермаково I, святилище; там же; 18-20 вв.; раскопки В. М. Морозова, 1980.
- 12. Б. г. І/6, святилище; там же; 14—18 вв.; раскопки Ю. П. Чемякина, 1973—1974 гг.; определение П. А. Қосинцева и Н. Г. Смирнова.
- 13. Низямы IV, городище; Тюменская обл., Октябрьский р-н; 1-я половина І тыс. н. э.; нижнеобская культура; раскопки В. М. Морозова, 1983— 1984 гг.
- 14. Перегребное І, городище; там же; культура вымская 11-12 вв.; раскопки В. М. Морозова и С. Г. Пархимовича, 1979—1982 гг.
- 15. Шеркалы І-1, городище; там же; местное и приуральское население (смешанный комплекс); 2—3-я четверть II тыс. н.э.; раскопки В. М. Морозова, 1978—1979 и 1983 гг.; определение А. В. Бородина и П. А. Косинцева.
- 16. Шеркалы І-2, городище; там же; 3 слоя: А святилище и вымская культура (смешанный комплекс), 1-я четверть II тыс. н. э., Б — нижнеобская культура, оронтурский этап, 2-я половина I тыс. н. э., В — смешанный слой; раскопки В. М. Морозова и С. Г. Пархимовича, 1979, 1983—1984 гг.

 17. Лозьвинский городок; Свердловская обл., Ивдельский р-н; 16 в.;

раскопки С. Г. Пархимовича, 1981-1983 гг.

18. Карачин остров, русское поселение; Тюменская обл., Тобольский р-н; 17 в.; раскопки С. Г. Пархимовича, 1980—1982 гг.

- 19. Кипо-Куларское, А городище, Б святилище; Омская обл., Тевризский р-н; 10—12 вв.; раскопки Б. А. Коникова, 1979—1983 гг.
- 20. Белый Яр, городище; там же; 10-12 вв.; раскопки Б. А. Коникова, 1978 г.
- 21. Верхнее Аксеново II, поселение; Омская обл., Усть-Ишимский р-н; 10—12 вв.; раскопки Б. А. Коникова, 1983 и 1985 гг.

Костные остатки крупного рогатого скота определены в материале из поселений первой четверти II тыс. н. э. на Нижней Оби, оставленных местным и пришедшим из Приуралья населением. Скорее всего, крупный рогатый скот был приведен из Приуралья.

³ Далее Б. г.

Видовой состав костных остатков

					Па	Памятник						
Внд	1	2	8	4	z.	6A	6B	7	8	9A	98	9B
Меткий погатый скот	1	1/1	ı	1		1]	1	1	j	1	ì
Лошадь	83/5	42/4	19/3	66/4	228/8	4/2	21/3	7/1	4/1	369/14	13/2	98/4
Собака	+5	1/1	1/1	8/3	31/5	+1	4/1	1/1	+1	12/3	8/1	.
Северный олень	4/1	24/3	22/3	88/2	439/19	21/3	213/10	130/6	46/3	42/5	12/2]
Лось	36/4	30/2	11/2	5/1	9/201	12/2	64/4	1/1	2/1	1	1/1	İ
Косуля	3/2]		i	1	l	ı	1/1	1/1		1	1
Медведь	1	1/1	2/1	3/2	8/2	129/3	8/1	19/2	2/1	2/1	ı	1
Волк	ļ	1	1	1	1/1	1	2/1	1	1	1	1	I
Лисица	ł	ı	1/1	1/1	12/2	. 1	8/2	1	5/1	3/1	1	I
Песец	1	1	l	1/1	I	ļ	4/1	1	I	1	1	ł
Куница	i	1	ı	ı	ł			ı	1/1	1	1	١
Соболь	1	ı	1	1	1/1	ı	١	1	1/1	ı	1	-
Martes sp	2/1	ı	2/2	İ	2/1	1/1	2/2	3/2	3/1	ı	1	1
Росомаха	I	1	1	1	ı	l	1	1/1	١	1	ı	1
Выдра	I	1	1	ì	1	ı	3/1	4/1	2/1	1	1	١
Заяц	+1	3/2	ı	ı	1	ı	1/1	17/4	2/1	1	1	1
Бобр	5/1+1	3/2	6/2	5/2	8/2	19/5	9/09	46/10	11/2	8/2	4/1	İ
Белка		1	!	J	1	ı	1/1	1	1	j	I	1
Птицы	1	-	7		4	2	22	ഹ	7	1	}	I
Рыбы	Много	ı	56	1	Много	1	Много	33	11	20	i	-
_	_	_	_		_		_	_	_	_	_	

						.i	Памятник	ник						
Вид	10	11	12	13	14	15	16A	165	16B	12	-8	19	20	21
Крупный рогатый скот		1	117/8	-	2/1	1/1	7/2	1	1/1	28/4	65/4	7/2	l	6/2
Мелкий рогатый скот		ı	۱	3/2	1/1	2/1	.	ı	İ	1/1	36/3	4/1	1	12/3
	1	i	1	1	12/3	1	1	j	1	1	34/4	12/7	ì	6/2
Коза		1	1		1/1	l	1	1	1	I,	1	1	1	I
Свинья	1	1	j	1	I	2/2	ı		1	37/8	11/1	I	ı	1
Лошаль	24/3	3/1	2059/52	2/1	263/12	106/2	425/13		72/4	2/3	12/2	1996/97	49/46	939/40
Собака	1	١	1/1	4/2	168/18	83/11+1	16/2		6/2	T	ı	78/6+1	ı	60/10
Северный олень	12/2	53/6	794/33	3/1	167/12	9/28	901/43		69/2	3/2	i	58/2	1/1	27/3
Jocb	!	-	9/201	2/1	9/901	106/6 32/3	129/5	92/2	26/3	7/2	١	1289/61	9//8	297/13
Косуля	1	1	ı	1	1	1		1	1	1	1	38/7		23/11
Мелвель	6/3	1	8/2	1/1	3/1	2/1	279/12	15/2	19/2	1		31/5	1	13/2
Волк	1		1	1	1/1	1/1	2/1		١	I		7/2	1	12/4
Лисица	1	I	ı	1	9/19	16/2	13/2	21/4	3/1	1		9/61	1/1	9/2
Куница	1	1	ſ	1		ı	١		ı	1	ı	2/2	ı	2/2
Соболь	I	I	i	ŀ	4/4	1	l	ł	[I	1	7/3	ı	16/9
Martes sp		1	ı		21/4	8/4	1	1/1	4/2	1		1/1		3/5
Горностай	1	1	1	ı	4/2	1/1	1	1	ĺ	1	ı	l	[١
Росомаха	1	ı	1		2/1	3/2	10/2	3/1	l	1	1	1/1	İ	1 3
Барсук	1	I	1	1	l	١	I		1	Ī	1	;	1	1/1
Выдра]	1	i		4/2	1/1	1		1	I	1	9/3	I	
Заяц	1			ı	13/4	21/5	22/3	8/5	41/6	i	1/1	25/4		$\frac{21}{5}$
Бобр	I	1	11/4	-	319/31	40/7	10/2	56/2	13/3	ı	1	12/4	1	2/2
Белка	i	1	1		10/2	1	ı	١	3/2	1	1		1	1
Птицы	1	1	2	1	62	13	21	46	6	1	24	œ	ı	7
	Много	1	1	Много	Много Много	Много	Много	1	1	-	Много	91	1	15

Примечание. В числителе — количество костинх остатков, в знаменателе — минимальное количество особей, «+» — количество пол-ных скелетов или крупных частей.

Размеры костей домашних животных, мм

Признак	n	lim	$M\pm m$	σ
	Южная	тайга		
Лошадь]	
Длина таранной кости . Длина пяточной кости . Ширина нижнего конца	78 17	52,8—62,7 99,5—112,8	57,4±0,25 106,7±0,91	2,18 3,74
плюсны	19	44,3—51,1	48,1±0,37	1,63
Овца				
Длина таранной кости .	9	30,5—36,0	$33,0\pm0,53$	1,60
	Северна	я тайга		
Лошадь			!	
Длина таранной кости .	11	53,7—63,0	57,4±0,81	2,70

Его единичные кости принадлежали некрупным взрослым особям. Обычно крупный и мелкий рогатый скот разводился древним населением совместно. Мелкий же рогатый скот появляется на данной территории в середине I тыс. н. э., видимо, уместно предположить, что и крупный рогатый скот появляется в Нижнем Приобье в это же время. В Сургутском Приобье на средневековых памятниках костей крупного рогатого скота не встречено, но в могильниках найдены бронзовые изображения голов быка. На памятниках южнотаежной зоны остатки крупного рогатого скота более многочисленны, но и здесь он не играл заметной роли в хозяйстве.

Наиболее ранние находки костей мелкого рогатого скота сделаны на поселениях Нижней Оби, датируемых серединой І тыс. н. э. Скорее всего, проникал он сюда с юга. На поселениях первой четверти II тыс. н. э., оставленных местным и приуральским населением, разводился мелкий рогатый скот, имевший, видимо, западное происхождение. На памятниках среднетаежной подзоны найдены единичные кости некрупных, в основном взрослых особей (старше 2 лет). На памятниках южнотаежной подзоны кости мелкого рогатого скота более многочисленны, но он не играл заметной роли в хозяйстве из-за малочисленности в стаде. Большая часть костей принадлежала молодым особям. Кости, которые можно определить до вида, — в основном кости круппых овец. Так, высота в холке, определенная по длине тарашных костей (табл. 2), составила в среднем 75 см. Из средневсковых овец Восточной Европы такие крупные размеры имели только золотоордынские овцы (Цалкин, 1958). Находок костей мелкого рогатого скота на памятниках Сургутского Приобья нет.

Свинья появляется в Нижнем Приобье вместе с приуральским населением в очень небольшом количестве. На поселениях, оставленных русскими, ее кости более многочисленны (см. табл. 1). Размеры их не отличаются от размеров костей свиньи из древнерусских городов (Цалкин, 1955). На поселениях Сургутского Приобья и южнотаежной подзоны остатков свиней не обнаружено.

Лошадь известна в таежной зоне с эпохи бронзы (Кирюшин, Малолетко, 1979). Ее остатки наиболее многочисленны среди остатков домашних животных и представлены всеми элементами скелета. Большинство составляют изолированные зубы, пяточная и таранная кости, метаподии и первые фаланги. Плохая сохранность костного материала из среднетаежной подзоны не позволяет дать полную морфологическую характеристику лошадей этой территории. Небольшая выборка таранных костей (см. табл. 2) по размерам не отличается от аналогичных материалов из южнотаежной подзоны и золотоордынских поселений (Цалкин, 1958). Кости лошадей из памятников южнотаежной подзоны также сильно раздроблены. Имеется две целых пястных кости (наибольшая длина и наименьшая ширина диафиза соответственно 223,5 и 34,6 мм; 226,5 и 37,0 мм), которые принадлежали средним по росту (высота в холке 136— 144 см) лошадям, и одна плюсневая кость (максимальная длина и минимальная ширина диафиза — 267,5 и 30,9 мм), которая принадлежала тоже средней по росту лошади. Большую часть составляют костные остатки взрослых и старых особей. Наличие на поселениях средне- и южнотаежной подзон остатков молодых особей (до 1 года) указывает на разведение лошадей местным населением. Весьма вероятно, что в таежную зону лошади поступали из Приуралья и южных районов Западной Сибири, но в каком объеме — трудно оценить. Существование развитого коневодства у средневекового населения таежной зоны Западной Сибири исторически и биологически обусловлено. Первое связано с влиянием южного компонента на формирование таежного населения (Чернецов, 1953) и прогрессирующим воздействием приуральского населения со скотоводческими традициями, а второе — со способностью лошади к тебеневке (Цалкин, 1966).

Собака появляется в таежной зоне задолго до средневековья (Кузьмина, Сериков, 1982). Судя по костным остаткам, которые имеют хорошую сохранность, собаки из поселений Сургутского Приобья и южнотаежной подзоны были средней величины, имели черепа сходного морфологического облика. Собаки из поселений Нижнего Приобья разнообразнее по величине и морфологии черепа, среди них было много крупных особей. Находки элементов собачьей упряжи (например, вертлюгов из городища Шеркалы I) свидетельствуют о существовании здесь упряжного собаководства. Косвенным свидетельством этого же является большое количество остатков крупных собак.

Северный олень по количеству костных остатков занимает первое место на поселениях среднетаежной подзоны. Подавляющее большинство из них принадлежало взрослым особям. Кости сильно раздроблены, поэтому различить дикую и домашнюю формы невозможно. Этнографические наблюдения показывают, что население таежной зоны имело незначительное количество домашних оленей (Шатилов, 1931), исходя из чего, по-видимому, можно полагать, что существенная часть костных остатков принадлежит дикой форме. Домашние олени использовались как транспортные животные, на что указывают находки элементов оленьей упряжи на памятниках первой четверти ІІ тыс. н. э. Нижнего Приобья. Вопрос о времени одомашнивания северного оленя в этих районах остается открытым.

Имеющийся материал позволяет наиболее подробно охарактеризовать кинтусовский этап нижнеобской культуры. О хозяйстве предшествующего ему этапа — оронтурского — мы можем судить только по одному памятнику — слою Б на городище Шеркалы I-2. Костные остатки лошади среди остатков копытных животных составляют 13, лося — 54 %. Кости пушных зверей составляют 30 % всех костных остатков (без учета костей собаки). Насколько адекватно эти цифры отражают реальное хозяйство всего этапа, пока сказать трудно.

На кинтусовском этапе хозяйство населения Сургутского Приобья характеризовалось значительным развитием скотоводства и незначительным — пушного промысла. На памятниках этого (первая четверть II тыс. н. э.) и чуть более позднего времени (13-14 вв. н. э.) кости лошади составляют 39 %, северного оленя — 42, лося — 7, собаки — 3 и пушных зверей — 9%. Материалов с памятников Нижнего Приобья этого времени, оставленных местным населением, у нас нет, есть материал, оставленный местным и пришлым из Приуралья населением (Перегребное І, Шеркалы І-1). На этих городищах среди остатков копытных животных кости лошади соответственно составляют по 48%, северного оленя — 31 и 38%, лося — 20 и 14%; остатки собак на них — 15 и 21 %, а пушных видов — 40 и 23 % от всех костных остатков. Имеются единичные кости крупного и мелкого рогатого скота и свиньи. Увеличение количества домашних животных связано с появлением приуральского населения с его устойчивыми скотоводческими традициями (Андреева, Петренко, 1976), приводившего и разводившего домашних животных для своих нужд, что способствовало их распространению среди местного населения. С другой стороны, вовлечение местного населения в товарный обмен побуждало его увеличивать добычу пушнины. Следствием этого был рост поголовья собак на поселениях. Другая причина большой численности собак — развитое ездовое собаководство. Подтверждение высокий процент костей собак и пушных видов.

Хозяйство средневекового населения южнотаежной подзоны

принципиально отличалось от хозяйства среднетаежной подзоны. Оно было по своему характеру производящим с существенной ролью присваивающего сектора. Имелся крупный и мелкий рогатый скот. Остатки лошади составляют 61,5 %, лося — 30,5, северного оленя — 1,8, пушных видов — 2,2, собаки — 2,8 %. Основным промысловым видом был лось, из пушных добывали главным образом соболя и куницу, тогда как в северных районах — бобра. Малое количество костей северного оленя и собаки, отсутствие элементов оленьей и собачьей упряжи на памятниках южнотаежной зоны свидетельствуют, что ездового собаководства и оленеводства не было и, видимо, северный олень не был одомашнен. Его как транспортное и мясное животное полпостью заменяла лошадь. Такой тип хозяйства сформировался и существовал по двум причинам: во-первых, из-за более благоприятных природных условий для скотоводства; во-вторых, из-за близкого соседства со скотоводческим населением лесостепной зоны.

Анализ археологического материала дает картину многосторонней утилизации добытых (диких) или забитых (домашних) животных. Мясо многих видов употреблялось в пищу. Костяные и железные скребки для обработки шкур (городища Рачево II, Шеркалы I-1, Кучиминское IX), а также находки в погребениях Сайгатинских могильников кожаных, замшевых и меховых изделий, сшитых сухожилиями, свидетельствуют о полной утилизации шкур. Из костей млекопитающих изготовлялись проколки, игольники, рукоятки для ножей, ложки, наконечники стрел, накладки для луков, колодки для стружков, ножи для чистки рыбы, элементы оленьей и собачьей упряжи. Из рогов оленя и лося изготовлялись скребки для обработки шкур, пряслица, клинья и тесла для обработки дерева и панцирные пластины, пряжки и гребни. Эти изделия в больших количествах найдены на средневековых поселениях таежной зоны Западной Сибири.

Хозяйственная деятельность средневекового населения находила отражение и в прикладном искусстве, в частности, в материалах бронзового литья (отдельные фигурки животных и изображения их на украшениях и деталях костюма). Однако использовать эти данные для определения удельного веса некоторых видов животных в хозяйстве необходимо осторожно, учитывая специфическую культовую и художественно-декоративную паправленность данной категории изделий.

Чаще всего встречаются мелкие металлические пластинки с сюжетом лошади. Известно довольно много полых подвесок в виде отдельных фигурок лошадей (Чернецов, 1957; Викторова, 1973; неопубликованные материалы из раскопок Тереховой — рис. 1, фиг. 5, 7). Кроме того, нередки изображения всадников (рис. 1, фиг. 5), что в совокупности с находками конской упряжи в погребениях позволяет судить об использовании лошади в качестве верхового животного.

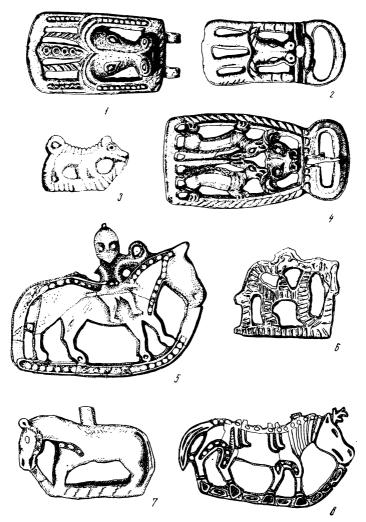


Рис. 1. Изображения домашних животных на бронзовом литье из Сургутского Приобья.

Пояснения в тексте.

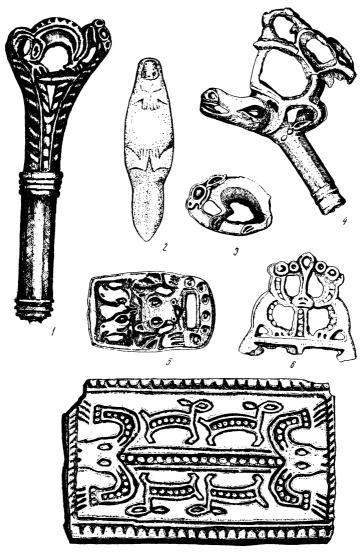


Рис. 2. Изображения диких животных на бронзовом литье из Сургутского Приобья. Пояснения в тексте.

Изображения голов быка на бронзовых пряжках, выполненные в реалистической манере (рис. 1, фиг. 1, 2, 4), дополняя материалы по костным остаткам, также свидетельствуют о том, что местному населению был известен крупный рогатый скот.

Бронзовых изображений собак в наших материалах всего три. Это фигурка лайки из культового комплекса на Сайгатинском III могильнике (рис. 1, фиг. 3) и изображения собак на уже упоминавшихся пряжках с головой быка из погребения Сайгатинского I могильника (рис. 1, фиг. 4) и Ликинского могильника (Викторова, 1973). На наш взгляд, на пряжках изображены именно собаки в упряжи. Если это действительно так, то интересно, что на одном предмете встречены изображения только домашних животных, а на других подобных предметах только диких (Чернецов, 1957).

Многочисленность изображений взрослых оленей и оленят на поделках из бронзы, возможно, отражает значение этого животного в хозяйственной жизни средневекового населения. Гравированные рисунки оленят встречены на бронзовых браслетах (рис. 2, фиг. 7), бронзовые навершия жезлов украшены головами оленей (рис. 2, фиг. 4). В погребении № 130 могильника Барсов городок была обнаружена фрагментированная пластина с изображением двух всадников на олене (рис. 1, фиг. 8). Верхняя часть ее (фигурки людей) не сохранилась. Пластина выполнена в той же манере, что и пластина из погребения № 119 фигура всадника на коне (рис. 1, фиг. 5). Не вдаваясь в подробности многолетних дискуссий о происхождении оленеводства у обских угров (Лукина, 1984), отметим, что правы, видимо, те исследователи, которые считают, что имевшие многовековые навыки в коневодстве обские угры приняли непосредственное участие в формировании таежного оленеводства.

Единичные изображения овец (Arne, 1935) и козлов (Викторова, 1973) свидетельствуют о том, что эти виды почти не встречались в хозяйстве средневекового населения таежной зоны Западной Сибири.

Имеется огромное количество изображений диких животных в литье, но никакой информации о их роли в хозяйстве средневекового населения нет. Чаще всего среди находок встречаются изображения головы медведя в жертвенной позе (рис. 2, фиг. 7). Очень тщательно выполнены изображения соболя (рис. 2, фиг. 1, 6) и бобра (рис. 2, фиг. 2). При этом подчеркнуты их основные достоинства — мех. Часто встречаются фигурки зайцев (рис. 2, фиг. 3), реже — гравированные изображения лосиных голов (рис. 2, фиг. 5).

Интерпретация материалов со святилищ практически невозможна из-за неопределенности их функционального назначения. Анализ костных остатков показывает, что в качестве жертвенных животных выступали любые виды, наиболее распространенными были лошадь, северный олень, медведь, лось, бобр. На

отдельных святилищах встречаются кости собаки, коровы, волка, лисицы, росомахи, зайца. Есть ряд особенностей, которые необходимо отметить: у мелких животных для жертвоприношений использовались почти исключительно одни головы, у крупных — головы, реже — другие части туши. Общей закономерностью является относительно большое количество остатков черепов и нижних челюстей, меньшая раздробленность костных остатков. Неоднородность видового состава жертвенных животных на разных святилищах связана, видимо, с разным функциональным назначением и временем их существования.

Анализ всего комплекса источников, отражающих роль млекопитающих в жизни средневекового населения таежной зоны Западной Сибири, позволяет сделать следующие выводы.

В 10—12 вв. на территории таежной зоны существовало два типа хозяйства: в среднетаежной подзоне — присваивающий со значительной ролью производящего, в южнотаежной — производящий со значительной ролью присваивающего. Существенное развитие производящего сектора на севере и его доминирование на юге привело к интенсивному развитию общества, которое в это время вплотную подошло к этапу классообразования и формирования государства (Косарев, 1985).

В среднетаежной подзоне внутри присваивающе производящего ареала выделяется две области хозяйствования: западная (Нижнее Приобье) и восточная (Сургутское Приобье). Западная область характеризуется развитым упряжным собаководством и оленеводством, интенсивным промыслом пушных зверей (прежде всего бобра), наличием всех форм домашних животных. Восточной области присущи слабое развитие собаководства и пушного промысла, наличие верхового оленеводства, существенная роль северного оленя (как дикого, так и домашнего) в хозяйстве, использование лошади как верхового животного. Вполне вероятно, что в западной области северный олень использовался как верховое животное, а в восточной — как упряжное. Так же возможно, что и в западной области лошадь была верховым животным. Доказательства этого пока не найдены, но хозяйственная и историческая ситуации этому не противоречат. А вот наличие упряжного собаководства в восточной области весьма маловероятно.

Производяще-присваивающая экономика средневековых племен южнотаежной подзоны характеризуется развитым коневодством, наличием крупного и мелкого рогатого скота в заметных количествах, интенсивным промыслом лося, слабым пушным промыслом. Наличие в хозяйстве домашнего северного оленя маловероятно.

Несмотря на интенсивный промысел в средневековье, численность всех охотничьих видов оставалась на высоком уровнееще в начале освоения русскими Западной Сибири, она начала сокращаться в 17—18 вв. (Кириков, 1966). Это свидетельствует

о рациональном природопользовании, существовавшем у средневекового населения таежной зоны Западной Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Е. Г., Петренко А. Г. Древние млекопитающие по археологическим материалам Среднего Поволжья и Верхнего Прикамья — В кн.: Из археологии Волго-Камья. Казань, 1976, с. 137—189. Викторова В. Д. Ликинский могильник X—XIII вв.— В кн.: Вопросы

археологии Урала. Свердловск, 1973, вып. 12, с. 137—174. Кириков С. В. Промысловые животные, природная среда и человек.

М.: Наука, 1966. 348 с.

Кирюшин Ю. Ф., Малолетко А. М. Бронзовый век Васюганья. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. 181 с.

Косарев М. Ф. Западная Сибирь в древности. М.: Наука, 1985. 278 с. Кузьмина И. Е., Сериков Ю. Б. Новые находки остатков голоценовых млекопитающих в Среднем Зауралье. В кн.: Экология горных млекопитающих. Свердловск, 1982, с. 60-61.

Лукина Н. В. Некоторые вопросы происхождения оленеводства хантов. — В кн.: Этнография народов Сибири. Новосибирск, 1984, с. 10—18. Мошинская В. И. Некоторые данные о роли лошади в культе населе-

ния Крайнето Севера Западной Сибири. — В кн.: История, археология и этнография Сибири. Томск, 1979, с. 34-45.

Мошинская В. И., Лукина Н. В. О некоторых особенностях в отношении к собаке у обских угров. — В кн.: Археология и этнография Приобья. Томск, 1982, с. 46—59.
Турков В. Г. Динамика биогеоценотического покрова. Свердловск, 1980.

Физико-географическое районирование СССР. М.: Изд-во МГУ, 1966. 576 c.

Цалкин В. И. Охота и скотоводство в Древней Руси. М.: Изд-во АН CCCP, 1955. 248 c.

Цалкин В. И. Фауна из раскопок археологических памятников Среднего Поволжья. — В кн.: Материалы и исследования по археологии СССР. М., 1958, № 61, c. 221-281.

Цалкин В. И. Древнее животноводство племен Восточной Европы и

Средней Азии. М.: Наука, 1966. 162 с.

Чернецов В. Н. Усть-полуйское время в Приобье.— В кн.: Древняя история Нижнего Приобья. М., 1953, с. 221—241. (Материалы и исследования по археологии СССР; № 53).

Чернецов В. Н. Нижнее Приобье в І тысячелетии нашей эры. — В кн.: Культура древних племен Приуралья и Западной Сибири. М., 1957, с. 136-

245 (Материалы и исследования по археологии СССР; № 58).

Шатилов М. Б. Ваховские остяки. Томск, 1931. 185 с. (Тр. Томск. краевед. музея; Т. IV).

Arne T. J. Barsoff gorodok. Stokholm, 1935. 137 p.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

Н. К. ПАНОВА, Н. Г. СМИРНОВ, Г. В. БЫКОВА

ИСКОПАЕМЫЙ ПОМЕТ ПОЛЕВОК КАК ИСТОЧНИК ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Среди разнообразных вопросов палеоэкологии плейстоценовых млекопитающих особенно важна разработка методов реконструкции таких существенных экологических признаков вида, как биотопическая приуроченность и пищевые спектры, являющихся ключевыми при решении проблемы устойчивости либо, наоборот, динамичности экологических свойств вида, вопроса о скоростях и направлениях процессов его изменения в течение плейстоцена и голоцена (см. ст. Н. Г. Смирнова в наст. сб.). Такая постановка задач палеоэкологических исследований заставляет перейти от реконструкции условий среды какого-то большого района, т. е. зональных типов растительности, климатических характеристик, состава фауны и т. д., к реконструкциям более частного порядка, например, среды обитания конкретного вида. Новые задачи исследования требуют и поиска новых методов, приемов, а иногда и объектов.

Одним из самых удобных объектов для получения сведений о биотопической приуроченности и пищевых спектрах плейстоценовых и голоценовых млекопитающих является их помет (Сполдинг и др., 1986). Исследование его, как и анализ содержимого желудочно-кишечного тракта, давно практикуется при изучении трупов крупных млекопитающих, которые время от времени извлекаются из мерзлых грунтов Сибири (Сукачев, 1914; Украинцева, 1977; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Метельцева, 1979). Однако такие редкие «подарки природы», как замороженные трупы ископаемых животных,— не тот материал, на который можно рассчитывать при решении обсуждаемой проблемы в целом.

При поисках и сборах костных остатков мелких млекопитающих в четвертичных отложениях северной части Западной Сибири мы регулярно в разнообразных по возрасту и составу породах находили в массовом количестве помет ископаемых полевок. На основе изучения его, а также специально собранного современного материала в данной статье обсуждаются следующие вопросы.

- 1. Каким образом формируются спорово-пыльцевые спектры помета полевок и отражением чего (пищевого спектра, локальной, региональной или зональной растительности) они являются?
- 2. Различаются ли спорово-пыльцевые спектры помета разных полевок из одного местонахождения?
- 3. Каково соответствие между спорово-пыльцевыми спектрами помета и вмещающей его породы?

Материал и методика

Для того чтобы показать степень распространенности ископаемого помета полевок, приведем обзор искоторых наиболее характерных местонахождений этого своеобразного палеонтологического материала на севере Западной Сибири.

Наиболее массовый и подробно изученный материал был собран в местонахождении 430а км, расположенном на правом берегу р. Оби в 5 км ниже пос. Хашгорт Ямало-Ненецкого автономного округа, за устьем безымянной реки, впадающей в р. Обь у столба 430 км, в 190 м ниже по течению. Описание местонахождения приведено в книге Н. Г. Смирнова и соавт. (1986). Возраст отложений предположительно зырянский. Костные остатки грызунов здесь представлены копытным и сибирским леммингами, узкочерепной полевкой и единичными экземплярами полевки Миддендорфа. Характеристика сохранности костных остатков вмещающей породы весьма определенно свидетельствуют об очень мягком режиме осадконакопления и незначительной транспортировке костных остатков. Помет полевок отмывался вместе с костными остатками. Из породы объемом 125 ведер после промывки и просушки был получен «концентрат», из которого выбирали кости и зубы млекопитающих, остатки хитина, помет. Масса выбранного помета составила около 200 см³, она была разделена на три образца для дальнейшего исследования: 1) крупный помет темно-бурого, почти черного цвета, явно принадлежащий леммингам; 2) помет той же крупной фракции, но светло-желтого цвета, несколько напоминающего цвет высохшей травы; 3) мелкий помет, принадлежащий, скорее всего, серым полевкам (см. таблицу). Вероятно, скопления помета в породе образовались в результате весеннего смыва с поверхности либо, возможно, частичного размыва нор грызунов. Многие зоологи, работавшие в тундре, в том числе и мы, наблюдали на поверхности большие скопления помета леммингов, оставшиеся от «зимних уборных», которые эти зверьки устраивают в толще снега недалеко от подснежного гнезда. В летних подземных норах также имеются особые отнорки, где концентрируется помет. Особенно большие скопления помета на поверхности бывают в пониженных местах с большой толщиной снежного покрова, где лемминги концентрируются на зимовках. Весной зверьки покидают такие места из-за обилия воды, а помет полностью или частично смывается временными водотоками.

Местонахождения на р. Вах обнаружены нами в 1983 г. совместно с сотрудником ЗапсибНИГНИ Е. П. Козловым. Вах — крупный правый приток среднего течения р. Оби, впадающий в нее у г. Нижневартовска. Местонахождения расположены в верхнем течении, почти на границе подзон северной и средней тайги, и названы по ближайшим притокам (перечисление идет в последовательности по течению р. Вах сверху вниз).

Местонахождение Асес-Еган расположено в 12 км по прямой на запад-северо-запад от устья р. Асес-Еган в обнажении правого берега р. Вах длиной около 2 км и высотой обрыва 10—12 м. Возраст террасы зырянский. Сверху вниз в обнажении просле-

живаются слои:

1) пески мелко- и разнозернистые, пылеватые, в разной степени глинистые, желто-бурые; мощность около 2 м;

2) глины иловатые, внизу с гумусом, грязно-серые, с песком мелкозернистым; мощность около 2 м;

3) пески мелко- и среднезернистые, светло-серые, буроватые, хорошо промытые; видимая мощность около 6 м, уходят под урез воды, в средней части имеются прослойки иловатого суглинка.

Во втором слое, в разных его частях, встречаются хорошо видимые на свежих зачистках копролиты полевок, как единичные, так и в виде скоплений разного размера (до размытых, горизонтально вытянутых линзочек длиной около 20 см).

Похожее местонахождение, названное Комсес-Еган, обнаружено на правом берегу р. Вах, в 8,4 км выше устья р. Комсес-Еган. Длина обнажения 800 м, высота обрыва 11 м. Разрез сверху вниз представлен следующими слоями:

1) под дерниной песок мелкозернистый, белый, кварцевый,

мучнистый; мощность 0,2 м;

- 2) супесь серая, зеленоватая, горизонтально-слоистая, с полосчатой окраской за счет гидроокислов железа; местами прослойки крупнозернистого песка с мелким гравием; мощность 2.7 м;
- 3) глина песчанистая, серая, зеленоватая, с бурыми пятнами и илом; мощность 0,4 м;
- 4) пески среднезернистые серые, с прослойками глинистого песка, а в нижней части зеленоватой глины; мощность 2,8 м;
 - 5) глина темно-серая, иловатая, липкая; мощность 0,6 м;

6) песок серый, среднезернистый, с горизонтальными прослойками глины; видимая мощность 2,5 м, уходит под урез воды.

Здесь, в третьем и пятом слоях глины, обнаружено много отдельных частичек помета и их скоплений, даже несколько хорошо сохранившихся камер размером примерно 10×15 см, заполненных пометом. При отмывке содержимого одной из таких камер были обнаружены костные остатки особи молодого копытного лемминга. Все это, безусловно, остатки нор.

Местонахождение Коляльки находится на правом берегу

Содержание зерен пыльцы или спор в ископаемом и современном помете полевок и синхронных осадочных породах (в знаменателе— % сохержания)

	-	2	3	4	5	9	2	œ	6
Состав пыльцы и спор	35	36	73	009	123	8		5	4
Пыльца деревьев	6/5 100/95 1 14 3 3 3 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4	6/5,5 6/5,5 100/91 2 2 100/91 100/91		124/21 20 18 14 2 64 64 676/13 50 27 27 27 8 8 12 300/51 50 14 42 42 8 14 14 42 8 13 13 13	74,20 188 88 88 10 10 10 10 10 10 10 10 10 10	8/8 1 1 1 2 7/17 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2	10/9 10/9	3/5 1 1 2 22/37 6 6 6 7 15 15 16 17 17 18 18 19 19 19 19 19 19 19 19 19 19	12/30 9 13/30 13/32,5 15/37,5 15/37,5
-		-		_	_	_			

	-	2	3	4	5	9	7	8	6
Состав пыльцы и спор	35	36	73	009	123	8	11	5	4
Rubus chamaemorus Polygonaceae Leguminosae Umbelliferae Onagraceae Cruciferae Cruciferae Liliaceae Oxalidaceae Primulaceae Polemoniaceae Polemoniaceae Urticaceae Urticaceae Sphagnales Boyhse Cnoph Chops Chops Liliaceae Lycopodiaceae		3 2 2 	9 	2 2 2 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 1 1 2 1 2	74/20 	1 1 1 1 1 1 1 60/50 8 8 42 100/100	5 1 1 1 110/100	1	

Примечание. 1—9—номера образцов: 1, 2— ископаемый помет лемминга темный (1) и светлый (2), местонахождение 430а км; 3— ископаемый помет серых полевом, местонахождение то же; 4— вмещающая порода (аллювий), местонахождение то же; 5— образец дер-нины из тундры, район стационара «Хадыта» (Южный Ямал); 6—9— помет лемминга, питавшегося: смесью растений тундры (6), ивой (7), голубнкой (8), пушицей (9), опыт. 35...4— кол-во единиц пыльшы и спор на один предврат.

р. Вах, в 7,5 км ниже устья. Яр там имеет длину более 1 км и высоту около 10 м. В разрезе представлены:

1) слой чередующихся песков и суглинков; мощность 2 м;

- 2) глина песчанистая, липкая, илистая, вверху с песчанистыми прослойками, ниже сизая, гумусированная, серая; мощность 1,6 м;
- 3) песок желтоватый, местами буроватый, горизонтально- и волнисто-слоистый; мощность около 3 м;

4) глина сизая, зеленоватая, илистая, с песчанистыми прослойками; видимая мощность около 1 м, уходит под урез воды.

В этом обнажении, на контакте третьего и четвертого слоев местами наблюдается прослой глины, сильно обогащенный крупнозернистым песком и мелким гравием, под которым находится железистая корка. Линия контакта этих слоев с прослоем очень неровная, с перепадом более 1 м. Там в отмывках обнаружены немногочисленные костные остатки грызунов и хитин жуков, а в четвертом слое — рассеянные копролиты полевок и небольшие их скопления.

Обнажение Белая гора I находится на левом берегу р. Вах, выше пос. Корлики. Нижние 10 м обрыва заняты отложениями корликовской свиты олигоценового возраста; выше лежат разнообразные породы. Из последних опишем лишь самые верхние суглинки, имеющие мощность около 5 м и завершающие разрез. Суглинки более или менее песчанистые, плотные, массивные, в разной степени иловатые, серо-сизые. В разных местах в них обнаружены отдельные рассеянные копролиты и небольшие их скопления.

Эти наблюдения ясно показывают, что в зырянских отложениях, в иловатых глинах, находки ископаемого помета совсем не редкость. Местонахождения образовались, скорее всего, в условиях переменного режима обводнения и временного пересыхания стариц или подобных им водоемов. В периоды пересыхания прямо в этих понижениях грызуны устраивали норы, в которых концентрировался помет; при затоплении норы размывались и помет рассеивался в толще формирующегося осадка вместе с илистыми частицами.

Другой тип местонахождений ископаемого помета наблюдается на р. Малый Юган, притоке р. Большой Юган, впадающей в р. Обь недалеко от г. Сургут. Там в серии обнажений первой надпойменной террасы 5—7-метровой высоты в базальных горизонтах вместе с костными остатками грызунов (среди которых преобладают лемминги) и хитином жуков в отмывках обнаружен помет полевок. Эти базальные горизонты представлены сизо-голубыми разнозернистыми песками с гравием.

Нередко копролиты полевок обнаруживаются в отмывках при поисках костных остатков в песчаных отложениях с прослойками намывного торфа. Местонахождение такого типа рас-

положено на протоке Мега (правобережье р. Оби, в 20 км к северо-западу от г. Нижневартовска, в 200 м ниже пос. Мега). Разрез этого обнажения неоднократно описывался в литературе. Ископаемые остатки насекомых и млекопитающих, в том числе помет полевок, получены из слоя супеси легкой, коричневато-серой со слоями торфа, в 16-18 м от верха 20-метрового обрыва. Слои датируются по радиоуглероду в 33100 ± 2300 лет (МГУ, ИОАН, 132; Архипов, Панычев, 1980) или в 26825 ± 590 лет (СОАН, 982; Волков, 1980). Спорово-пыльцевой анализ этих толщ (Левина, 1979) отражает господство безлесной перигляциальной растительности.

В большинстве обследованных нами отложений аллювия на Иртыше, где при отмывке из глинистых гравелитов или косослоистых песков удавалось получить богатые сборы костных остатков, копролиты полевок встречались в ничтожном количестве либо их не было совсем.

Копролиты полевок разной степени древности можно обнаружить не только в озерно-аллювиальных отложениях, но и в пещерах, скальных нишах и глубоких трещинах, которые зверьки часто используют в качестве убежищ. Из известных нам работ, выполненных на таком материале, наиболее подробна работа А. В. Князева (1982). В уральских пещерах мы неоднократно находили скопления помета полевок даже в дальних их частях. Иногда удавалось наблюдать и живых зверьков, которые регулярно проникали в глубь пещер на несколько сот метров.

Таким образом, ископаемый помет полевок — вполне массовый материал, обнаружить который можно в разнообразных как по возрасту, так и по составу отложениях. Для того чтобы оценить его интерпретационные возможности, была выполнена специальная работа на стационаре «Хадыта» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Южный Ямал, исполнитель А. Н. Данилов). Методика опыта сводилась к следующему. Содержавшиеся в неволе копытные лемминги в течение некоторого времени получали один из четырех вариантов кормового рациона: 1) случайный набор растений, образующих дернину в тундре; 2) растения голубики; 3) веточки ивы; 4) пушицу. Следует отметить, что опыты проводили во второй половине июля, когда в этих местах ни одно из использованных растений уже не цвело. На вторые сутки после смены корма проводили сбор помета (чтобы исключить содержание в нем остатков всякого другого корма, кроме опытного).

Образцы помета из опыта были использованы нами для спорово-пыльцевого анализа (см. таблицу, образцы 6—9). Для сравнения изучен образец дернины из мелкобугристой ерниковой тундры в районе стационара (5) и вмещающей породы из местонахождения 430а км, а также копролиты полевок. Все образцы обрабатывались щелочным методом Л. Поста. Обра-

зец вмещающей породы, кроме того, обогащался сепарационным методом В. П. Гричука.

Н. В. Пешкова (1977), изучавшая растительность стационара «Хадыта», характеризует тундровые сообщества как осоково-кустарничково-багульниковые лишайниково-зеленомошные. В составе кустарников кроме багульника — ивы и кустарниковые березки; в кустарничковом ярусе — голубика, брусника, водяника, толокнянка (кустарнички порядка верескоцветных), морошка; в травяном — осоки, пушицы, злаки, единично — разнотравье. В пойме среднего течения р. Хадыта-яха растут леса, по составу и структуре близкие северотаежным. Основные лесообразующие породы в них — лиственница сибирская, ель сибирская, береза извилистая. В пойме — различные типы лугов и травяно-сфагновые болота.

Анализ образца дернины (5) показал, что спорово-пыльцевой спектр довольно хорошо отражает состав окружающей растительности. Наибольшее количество пыльцы принадлежит кустарникам (березки, ольховник, ивы); на втором месте кустарнички порядка верескоцветных; из трав присутствуют осоки, злаки, полыни, единично — разнотравье. Споры представлены зелеными и сфагновыми мхами. Пыльцы древесных относительно немного — 20 %, она принадлежит в основном породам, произрастающим в долине реки (береза, ель, лиственница), а также сосне обыкновенной и сибирской, пыльца которых способна переноситься на большие расстояния и обычно присутствует в поверхностных спектрах тундровой и арктической зон (Куприянова, 1951; и др.). Пыльца березы, которая производится в больших, чем у ели и лиственницы, количествах, в группе древесных преобладает.

Помет леммингов гораздо беднее пыльцой и спорами, чем образец дернины (различие по количеству зерен на одном препарате более чем на порядок величин). По качественному составу спектры поверхностного образца (5) и помета лемминга, питавшегося смесью растений из этого же района (6), близки (за исключением того, что в помете не встречена пыльца лиственницы). Последняя, как известно, малолетуча и обладает плохой сохранностью (Дылис, 1948; и др.), а потому вообще редко встречается в ископаемом состоянии, мало представлена даже в субфоссильных спектрах и там, где лиственница— основная лесообразующая порода (Васьковский, 1957; Гитерман, 1963; Шахова, Колпаков, 1966; Пьявченко, 1968; и др.). Кроме того, попавшие в желудок зверьков пылинки могли разрушаться и под действием пищеварительных ферментов.

При анализе помета животных, подвергнутых избирательному кормлению, не установлено прямой зависимости между составом пищи и содержанием соответствующей пыльцы в помете. Так, в помете лемминга, которого кормили голубикой (8), относительно много пыльцы, принадлежащей растениям этого

порядка (верескоцветных). А в помете животных, питавшихся ивой (7) и пушицей (9), превалирования пыльцы поедаемых растений не наблюдалось. Очевидно, здесь имеет значение и то, что растения для кормления были взяты в нецветущем состоянии. В образце 7 отмечено несколько повышенное количество пыльцы розоцветных. Спектры образцов 7, 8, 9 составляет в основном пыльца тех же родов и семейств, что и образца 6, но они еще беднее. При этом можно отметить, что спектр тем беднее, чем меньше размеры поедаемого растения (т. е. меньше поверхность, на которую оседает пыльца из воздуха); в данном случае по степени обеднения спектра — это ряд ива — голубика — пушица.

В формировании спектра помета, очевидно, имеется значительный элемент случайности. В отличие от осадочного материала в помете присутствует в основном пыльца одного сезона, т. е. тех растений, которые цвели к моменту кормления. Тем не менее спорово-пыльцевые спектры проанализированных нами образцов помета (при всей их бедности) закономерно отражают тундровую растительность района исследований, причем, судя по аномальному содержанию пыльцы некоторых травянистых растений в отдельных образцах, они в большей степени зависят от локальной растительности.

Таким образом, пыльцевой анализ помета животных может дать представление о растительности их местообитания, но менее общее, чем анализ осадочного материала. С одной стороны, вследствие зависимости спорово-пыльцевого спектра помета от сезона его происхождения и большего влияния локальных элементов такой анализ может сузить представление о растительности, с другой, при круглогодичном накоплении помета материал служит достаточно хорошим индикатором региональных особенностей растительности и может давать представление о локальных различиях условий обитания животных.

Обратимся далее к образцам из местонахождения 430а км для выяснения того, в каком соотношении находятся споровопыльцевые спектры ископаемого помета и вмещающей породы.

В образце вмещающей породы выявлен довольно богатый и разнообразный спорово-пыльцевой спектр. Его основу образует пыльца трав и кустарничков — 51 %, кустарников — 13, древесных — 21, спор — 15 %. В группе древесных более половины составляет пыльца березы, есть также пыльца сосны, сибирского кедра, ели, ольхи, единично — пихты. Пыльца лиственницы пе встречена. Кустарники представлены пыльцой ив, берез, ольховника. В группе кустарничков и трав пыльцы осоковых 17 %, злаков 9, полыней 14, маревых 5 и 56 % разнотравья, среди которого большое количество пыльцы гвоздичных — 18 %. Пыльцы вересковых мало. Споры представлены сфагновыми и зелеными мхами, довольно много папоротников, несколько видов плаунов, в том числе альпийский и лесной.

Спорово-пыльцевые спектры копролитов гораздо беднее. В них также преобладает пыльца травянистых растений, но относительное содержание ее значительно больше — свыше 90 %. Основная масса пыльцы относится к роду полыней и семейству гвоздичных, 3—5 % составляет пыльца кустарниковых берез и ив, единично встречаются споры сфагновых и зеленых мхов. Пыльцы древесных нет. Не обнаружено различий между спорово-пыльцевыми спектрами копролитов темного и светлого цвета (хотя пища леммингов, безусловно, была различной). Спектр копролитов серых полевок содержит большее количество пыльцы и более разнообразен по составу (см. таблицу, образцы 1—3).

По соотношению основных групп компонентов спорово-пыльцевой спектр вмещающей породы трудно сопоставить с какимлибо из типичных средних спектров современных растительных зон (Гричук, Заклинская, 1948; Гричук, 1950). Преобладание в нем пыльцы трав, кустарничков и кустарников говорит о господстве открытых, безлесных ландшафтов. Однако от тундрового и лесотундрового типов спектров его отличает значительно большее количество пыльцы трав, особенно полыней и разнотравья, а от степного и лесостепного — большая доля пыльцы кустарниковых берез, ольховника, ив. Сравнение спорово-пыльцевых спектров вмещающей породы и поверхностного из Ямальской тундры показало, что по относительному содержанию пыльцы древесных растений (21 и 20 %) и спор (15 и 20 %) они близки. В обоих спектрах превалирует сумма пыльцы кустарников и травяно-кустарничковых растений: 64 и 60 %. Но соотношение между последними различно. В современных тундрах преобладает кустарниковая и кустарничковая растительность на фоне мохово-лишайникового покрова, что отражается и в субфоссильном спектре. Спектр образца вмещающей породы отражает господство травянистых фитоценозов при участии тундровых и болотных кустарников. Состав пыльцы древесных растений в нем также отличается от субрецентного спектра Ямальской тундры отсутствием пыльцы лиственницы, наличием пыльцы пихты, гораздо большим участием пыльцы древовидной березы и ели.

По-видимому, условия обитания ископаемых животных были близки к тундровым, но по характеру растительности они очень отличны от зоны современных тундр Западной Сибири. Большое количество пыльцы полыней (а в спектрах помета абсолютное преобладание ее) и гвоздичных, значительное участие пыльцы маревых в спектре аллювия свидетельствуют о распространении ксерофитных травянистых сообществ и, следовательно, о достаточно сухом климате. Холодный, сухой климат и тундростепная растительность были характерны для перигляциальной зоны периодов наибольшего развития оледенений в позднем плейстоцене (Сукачев и др., 1959; М. П. Гричук,

В. П. Гричук, 1960; и др.). Приближенным современным аналогом тундростепного комплекса может служить растительность некоторых внутренних районов крайнего Северо-Востока СССР (Шелудякова, 1938; Караваев, 1957; Петровский, 1967; Юрцев, 1974; и др.). Спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб из тундр и тундростепей этих районов отличаются большим количеством пыльцы полыней, осок, злаков, разнотравья; пыльцы кустарников и спор сфагновых мхов мало; пыльца лиственницы и споры зеленых мхов отсутствуют совсем; заносная пыльца древесных может составлять до 20% спектра (Васьковский, 1957; Карташова, 1973; Ложкин, Прохорова, 1982; и др.). По-видимому, полученные нами ископаемые спорово-пыльцевые спектры характеризуют подобную тундростепную растительность.

В отличие от Северо-Востока СССР район нижней Оби — типично равнинный. Тем не менее растительность и здесь могла быть достаточно сложно дифференцирована. Преобладали остепненные травянистые сообщества, которые, по всей вероятности, занимали плакорные экотопы и склоны речных террас, возможно, сочетаясь с сухими тундрами. Эти экотопы, по-видимому, предпочитали лемминги, судя по пыльцевым спектрам их помета, в которых преобладала пыльца полыней. Пониженные места с дополнительным поступлением влаги занимали заросли ив, ольховника, ерника, луговые травы. Более разнообразный пыльцевой спектр травяно-кустарничковых растений в помете полевок, наличие в нем пыльцы водных растений дает основание полагать, что местообитания этих животных были приурочены к поймам рек с луговой растительностью.

чены к поимам рек с луговои растительностью.

Флористически более богатый спорово-пыльцевой ископаемого аллювия (вмещающей породы) отражает растительность более обширного региона, носит зональный характер. Однако состав пыльцы травянистых растений и спор в нем характеризует также лугово-степную и болотную растительность поймы. Судя по пыльце древесных пород и наличию спор лесных плаунов и папоротников в спектре аллювия, в долине реки произрастала и лесная растительность. Значительное количество пыльцы древовидной березы (32 %) и ели (7 %) говорит о том, что она не может быть полностью заносной. Вероятно, елово-березовые (возможно, с лиственницей) леса произрастали по долине реки в окружении тундростепных ландшафтов (подобно тому, как это наблюдается в настоящее время в долине р. Хадыта-яха, в тундровой зоне п-ова Ямал). Пыльца ольхи, сосны, кедра и пихты, видимо, занесена из более южных районов. Но если летучая пыльца сосен обычно присутствует в спектрах тундровой зоны, то малолетучая пыльца пихты в данном случае явно занесена водным путем, поскольку в настоящее время пихта севернее подзоны средней тайги не произрастает. В. П. Гричук (1950) относит пыльцевые спектры аллювия крупных рек к типу смешанных. Пересекая различные

ландшафтные зоны, крупные реки могут приносить с собой и откладывать в аллювии пыльцу из разных областей, что подтверждается и специальными исследованиями (Федорова, 1952). Этот фактор необходимо учитывать при интерпретации подобных спектров. В данном случае результаты пыльцевого анализа помета в какой-то мере могут быть использованы в виде «контроля»: они отражают растительность более ограниченного региона, в основном ту, которая имеет наибольшее распространение.

Сравнение полученных нами результатов с данными спорово-пыльцевых анализов зырянских отложений р. Оби, имеющимися в литературе, показало их большое сходство (Голубева, 1960, 1968; Лазуков, 1970). В отложениях, отнесенных к зырянскому горизонту у с. Горки (правый берег Оби, несколько южнее пос. Хашгорт), преобладает пыльца травянистых растений и карликовой березки, причем первой значительно больше. Среди пыльцы трав много злаков, разнотравья, полыней, лебедовых, встречаются осоки и водные растения. В составе разнотравья отмечено до 45 % пыльцы гвоздичных. Виды древесных представлены в основном пыльцой берез, меньше — ели, сосны, сибирского кедра. Среди спор отмечены папоротники, плауны, зеленые и сфагновые мхи. В развитии растительности Сибири зырянского времени Л. В. Голубева (1968) выделяет три природно-климатические фазы: І — начала оледенения; II — наибольшего развития оледенения; III — деградации ледника. I и III фазы характеризуются как холодные и достаточно влажные (криомезофильные), ІІ — холодная и сухая (криоксерофильная). Охарактеризованные выше отложения у с. Горки отнесены автором к І фазе. Согласно опубликованным ею картосхемам растительности Сибири в зырянское время, в исследуемом нами районе в I и III фазы была зона лесотундры, а во II — перигляциальная тундростепь. По-видимому, полученные нами ископаемые спектры относятся ко II фазе зырянского времени.

Спорово-пыльцевому анализу были подвергнуты также образцы ископаемого помета полевок, вмещающих его осадков и

поверхностного слоя почвы из местонахождения Мега.

Район исследований расположен в современной подзоне среднетаежных темнохвойно-кедрово-сосново-березовых лесов (Смолоногов и др., 1970), массивы которых приурочены к долинам рек и прилегающим участкам коренных берегов, почти на границе с северной тайгой. Водоразделы обычно заболочены.

В образце поверхностного слоя почвы в ходе предварительного анализа насчитано с одного препарата около 400 зерен пыльцы и спор. Из них 76 % составляет пыльца древесных растений (с преобладанием сосны и кедра — свыше 80 %), 17 % от суммы древесных составляет пыльца берез, единично встречается пыльца ели, пихты, ольхи, ив. Пыльцы трав и кустарнич-

ков очень мало, всего 2 % от общей суммы пыльцы и спор; в ее составе отмечены полыни, маревые, вересковые кустарнички. В группе спор преобладают споры папоротников семейства многоножковых, есть споры плаунов, сфагновых и зеленых мхов. Таким образом, спорово-пыльцевой спектр поверхностного образца почвы соответствует современной лесной растительности с преобладанием сосны и кедра. Именно эти лесообразующие виды произрастают по песчаным гривам среди заболоченной тайги в исследуемом районе в настоящее время.

В образце вмещающей породы насчитано с двух препаратов 265 зерен пыльцы и спор. В группе древесных преобладает пыльца сосен и берез, в меньшем количестве присутствует пыльца ели, ольхи, ив. В группе трав и кустарничков основное место принадлежит пыльце разнотравья, в том числе сложноцветных и гвоздичных, в меньшем количестве встречается пыльца злаков, полыней, вересковых кустарничков, единично — маревых. Споровые растения представлены многоножковыми папоротниками, зелеными и сфагновыми мхами. По соотношению групп пыльцы деревьев и кустарников, травяно-кустарничковых растений и спор, которые содержатся примерно в равных количествах (1:1:1), спорово-пыльцевой спектр вмещающей породы следует отнести к тундровому типу (Гричук, 1950). Состав пыльцы трав и спор отражает растительность зеленомошно-травянистых тундр. Пыльца деревьев в данном спектре, по-видимому, заносная из лесной зоны, располагавшейся южнее.

Это подтверждается и спорово-пыльцевым анализом ископаемого помета, в обоих образцах которого господствуют пыльца и споры травянистых растений. Пыльцы древесных видов в них нет, единично встречена пыльца кустарников (ив, берез, ольховника). Из группы трав и кустарничков в обоих образцах преобладает пыльца разнотравья, в том числе гвоздичных, сложноцветных, а также злаков, полыней, маревых. Споры в основном принадлежат зеленым, меньше — сфагновым мхам и папоротникам. Существенной разницы в спорово-пыльцевых спектрах крупного и мелкого помета не обнаружено.

Таким образом, результаты палинологического анализа трех различных образцов из одного слоя отложений свидетельствуют о преобладании перигляциальной тундровой (тундростепной) растительности. При этом, если в образце минеральных отложений (вмещающей породе) присутствует заносная пыльца древесных пород, то спорово-пыльцевой спектр помета, по-видимому, отражает растительность in situ, т. е. непосредственно местообитания животных.

Заключение

Факты несоответствия кормового рациона животных и спорово-пыльцевого спектра остатков пищи (содержимого желу-

дочно-кишечного тракта) не раз отмечались исследователями. Так, Е. П. Метельцева (1979) обращает на это внимание при обсуждении результатов анализа содержимого желудков селериканской лошади и березовского мамонта. После проведения наших исследований становится ясным, что такое несоответствие, безусловно, будет наблюдаться в тех случаях, когда животные питаются нецветущими растениями. При питании цветущими растениями в пыльцевом спектре помета, разумеется, резко доминирует пыльца поедаемых видов (Савинецкий, Соколовская. 1984). Это особенно важно учитывать при интерпретации данных спорово-пыльцевого анализа помета животных из таких районов, как тундра, степь и пустыня, где сроки цветения сжаты, и в течение большей части даже летне-осеннего времени в корм животных попадает разнообразная пыльца, на листья поедаемых растений. Это заставляет с осторожностью относиться к предложениям использовать пыльцевые спектры помета для выявления консортных связей животных с определенными растениями (Метельцева, 1982). Для характеристики же региональных особенностей растительности такой материал следует считать удачным, тем более что при достаточно длительном накоплении он может дать весьма полное представление о местной растительности, к тому же значительно менее обобщенное, чем при анализе спорово-пыльцевых спектров образцов субаквальной фации. Именно эта особенность важна для целей стратиграфии и палеогеографии, а не только палеоэкологии. Широкое распространение этого материала в природе, в разнообразных по возрасту и составу поролах, позволяет рекомендовать его для использования в исслепованиях проблем истории плейстоцена и голоцена.

ЛИТЕРАТУРА

Архипов С. А., Панычев В. А. Террасы долины Оби. — В ки.: Палеогеография Западной-Сибирской равнины в максимум позднезырянского оледе-

нения. Новосибирск, 1980, с. 42-64.

Васьковский А. П. Спорово-пыльцевые спектры современной растительности сообществ Крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности.— В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан, 1957, вып. 11, c. 130—178.

Волков И. А. Ландшафтно-подпрудные озерные бассейны.— В ки.: Палеогеография Западно-Сибирской равнины в максимум позднезырянского оле-

денения. Новосибирск, 1980, с. 32—42. Гитерман Р. Е. Этапы развития четвертичной растительности Якутин и их значение для стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 192 с. (Тр. ГИН

АН СССР. Вып. 78).

Голубева Л. В. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений северо-западной части Западно-Сибирской низменности. В ки.: Споровопыльцевые спектры четвертичных отложений Западной и Центральной Сибири и их стратиграфическое значение. М., 1960, с. 5-41.

Голубева Л. В. Растительность позднего плейстоцена. В ки.: Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропотене М., 1968,

c. 203-230.

Гричук В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время.— Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1950, вып. 46, с. 5—202. (Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР, № 3).

Гричук В. П., Заклинская Е. Д. Анализ ископаемых пыльцы и

спор и его применение в палеогеографии. М.: Географгиз, 1948. 223 с.

Гричук М. П., Гричук В. П. О приледниковой растительности на территории СССР.—В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М., 1960, с. 66—100.

Дылис Н. В. О самоопылении и разносе пыльцы у лиственниц. — Докл.

AH CCCP, 1948, т. 60, № 4, с. 673—676.

Караваев М. Н. Опыт дробного геоботанического районирования восточной части Центрально-Якутской равнины.— Вестн. МГУ, 1957, № 2, с. 39—46.

Карташова Г. Г. Спорово-пыльцевые спектры современных отложений тундровой зоны восточной Якутии.— Вестн. МГУ. Сер. 5, География, 1973, № 5, с. 108—111.

Князев А. В. О вековых изменениях численности мелких растительноядных млекопитающих степей Дариганги (Монголия).— Зоол. журн., 1982,

т. 61, № 12, с. 1846—1855.

Куприянова Л. А. Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики.— Ботан. журн., 1951, т. 36, № 3, с. 258—269.

Лазуков Г. И. Антропоген северной половины Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1970. 322 с.

Левина Т. П. Палинологическая характеристика отложений позднечетвертичной ледниковой эпохи.— В кн.: Стратиграфия и палинология мезозоя и кайиологи Субиру Норосибирск 1979 с 74 98

и кайнозоя Сибири. Новосибирск, 1979, с. 74—98. Ложкин А. В., Прохорова Г. П. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры бассейна р. Б. Куропаточья (Колымская низменность).— В кн.: Палинологические методы в стратиграфии и палеогеографии: Материалы III межведомственного семинара по палинологическим исследованиям. Магадан, 1982, с. 65—71.

Метельцева Е. П. Исследование растительных остатков пищи ископаемых животных.— В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М., 1979, с. 239—251.

Метельцева Е. П. Опыт пыльцевого анализа содержимого желудков тушканчиков.— В кн.: Млекопитающие СССР. III съезд ВТО: Тез. докл. М., 1982, т. 1, с. 250.

Петровский В. В. Очерк растительных сообществ центральной части

острова Врангеля. — Ботан. журн., 1967, т. 52, № 1, с. 332—343.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов.— В кн.: Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977, с. 134—145.

Пьявченко Н. И. Отражение современного состава лесов в рецентных

пыльцевых спектрах.— Ботан. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 174—189.

Савинецкий А. Б., Соколовская В. Т. Формирование пыльцевых спектров экскрементов пищух.—В кн.: Проблемы изучения истории современных биогеоцепозов. М., 1984, с. 24—28.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. П. Плейстоцено-

вые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Смолоногов Е. П., Вегерин А. М., Колесников Б. П. Лесорастительное районпрование Тюмейской области.— В кн.: Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1970, с. 34—58. (Зап. Свердловского отд. ВБО. Вып. 5).

Солоневич II. Г., Вихирева-Василькова В. В. Растительные остатки содержимого желудочно-кишечного тракта ископаемой селериканской лошади (Якутия).— Тр. ЗИН АН СССР, 1977, т. 63, с. 203—217.

Сполдинг У. Дж., Леополд Э. Б., Ван Девендер Т. Р. Палеоэкология юго-западной части США в позднем висконсине. — В ки.: Природные условия США в позднечетвертичное время. Поздний плейстоцен, Л., 1986, c. 199—227.

Сукачев В. Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовке Якутской области. В кн.: Научные труды экспедиции, снаряженной Императорской Академией наук для раскопки мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г. СПб., 1914, т. ІІІ, с. 1—18.

Сукачев В. Н., Горлова Р. Н., Недоссева А. К., Метельцева Е. П. О растительности перигляциальных зон центральной части Русской

равнины.— Докл. АН СССР, 1959, т. 125, № 2, с. 393—396. Украинцева (Культина) В. В. Реконструкция флоры и растительности времени жизни и времени гибели селериканской лошади по палинологическим данным.— Тр. ЗИН АН СССР, 1977, т. 63, с. 223—253.

Федорова Р. В. Распространение пыльцы и спор текучими водами.—

Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1952, вып. 52, с. 46-72.

Шахова О. В., Колпаков В. В. Сопоставление спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб с растительностью севера Якутии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, № 6, с. 92—102. Шелудякова В. А. Растительность бассейна реки Индигирки.— Сов.

ботаника, 1938, № 4—5, с. 43—79.

Юрцев Б. А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь». — Ботан, журн., 1974, т. 59, № 4, с. 484—501.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАЛНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

А. Г. МАЛЕЕВА, В. В. СТЕФАНОВСКИЙ

ФАУНА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА УРАЛА И ЗАУРАЛЬЯ

Формирование современной фауны млекопитающих связано с ее становлением в течение плейстоцена. В этом плане особенный интерес имеет изучение фаун позднего плейстоцена, в состав которых уже входили современные виды, сохранявшие, однако, некоторые черты своих предковых форм — представителей фаун разных отрезков среднего плейстоцена. Особенности биологии и экологии современных видов связаны прежде всего с историей их распространения в позднем плейстоцене.

Изучению позднеплейстоценовых крупных и мелких млекопитающих Урала и прилежащих территорий посвящены исследования ряда авторов (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1966, 1971, 1975, 1979; Малеева, 1970, 1982; Стефановский, 1975; Стефановский, Малеева, 1976; Сухов, 1978; Смирнов, 1979; Бородин, Смирнов, 1984; и др.). В настоящей работе приводятся новые данные по фауне мелких млекопитающих из отложений второй надпойменной (камышловской) террасы рек восточного склона Урала 1. В работе анализируется материал, собранный в местонахождениях Южного (Верхняя Алабуга, Введенка, Стрелецк, Миасское I) и Среднего Зауралья (Колчеданка, Речкаловка, Меркушино, Лебедкино). Местонахождения расположены между 54—58° с. ш. и 60—66° в. д. (см. рисунок). Именно эта часть территории Зауралья менее изучена в отношении истории формирования фауны млекопитающих позднего плейстоцена.

Все местонахождения относятся к аллювиальному типу. Среди аллювиальных отложений рек восточного склона Урала разрез камышловской террасы хорошо известен и довольно неплохо биостратиграфически изучен. Геоморфологическая позиция ее, литологическое строение, находки ископаемых остатков фау-

¹ В поисках местонахождений и сборах ископаемых остатков принимали участие кроме авторов геологи В. А. Лидер и Е. С. Синицких, а также студенты-зоологи Уральского государственного университета.

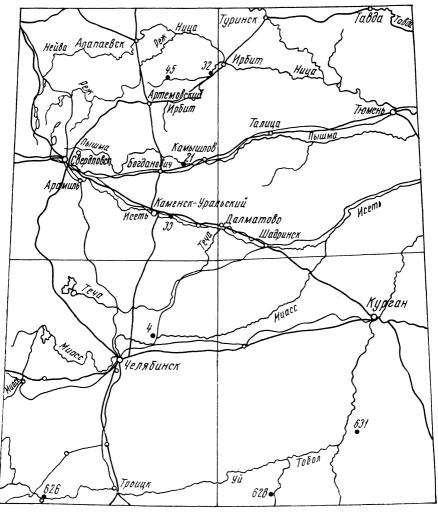


Схема расположения местонахождений ископаемых остатков: 631— Верхняя Алабуга, 628— Введенка, 626— Стрелецк, 4— Миасское I, 33— Колчеданка, 32— Речкаловка, 21— Меркушино, 45— Лебедкино.

ны и флоры приводятся во многих работах исследователей Урала (Громов, 1948а, б; Никифорова, 1948; Сигов, 1948; Гуслицер, 1960; Лидер, 1960; Стефановский, 1965; Сухоруков, 1965а, б; и др.). Новые находки микротериофауны в отложениях террасы пополняют биостратиграфический материал и позволяют более дробно стратифицировать литологические горизонты ее разреза, реконструировать палеогеографические условия их формирования.

Терраса преимущественно аккумулятивная, поверхность ее ровная или слабо наклоненная в сторону реки, относительная высота бровки составляет 5—7 м, к тыловому шву она возрастает до 10—12, реже — до 15 м. Ширина поверхности террасы на разных реках довольно изменчива, особенно развита в среднем и нижнем течении рек, где составляет от 2—3 до 5 км. В геологическом разрезе террасы выделяются следующие литологические слои (сверху вниз):

1. Лессовидные суглинки светло-бурого и бурого цвета, пористые, известковистые, со столбчатой отдельностью, постепенно переходящие в нижней части в пылеватые горизонтально- или волнисто-слоистые полимиктовые пески. Нижний контакт нередко со следами мерзлотных деформаций (мелкие клинья, инволюции, смятия). Мощность от 1—3 до 5 м.

2. Алевриты серые и зеленовато-серые однородные или горизонтальнои волнисто-слоистые, с тонкими линзочками и прослойками серого пылеватого песка, реже — гравия, участками известковистые, с железистыми «трубочками» по корням растений. Нижний контакт обычно четкий, резкий, с гравием и галькой полимиктового состава, нередко подчеркнут ожелезнением. Мощность 3—4 м.

3. Глины, или пелитолиты, синевато-серые, илистые, с растительным детритом, нередко с узловатой или горизонтальной слоистостью, с охристыми налетами на плоскостях наслоения, с тонкими линзами или гнездами мелкозернистого слюдистого песка, с редкими раковинами пресноводных моллюсков. Обычно залегают близ уреза воды. Мощность 1—2 м.

4. Пески полимиктовые серые с гравием и галькой, или галечники, с косой диагональной слоистостью, пятнами и прослоями, сильно ожелезненные или омарганцованные. Они уходят под урез воды и залегают с размывом на дочетвертичных породах (цоколь). Мощность от 1—3 до 5 м.

По генезису лессовидные суглинки (слой 1) являются часто делювиальными, особенно в разрезах, расположенных ближе к коренному склону. Нижняя часть относится к пойменной фации. Резкий контакт с подстилающей толщей, вероятно, соответствует временному внутриформационному перерыву в осадконакоплении. Форма контакта — криогенные деформации и клинья — свидетельствует о проникновении ледяных жил в аллювиальную толщу. Климатические условия во время формирования этого слоя были близки к арктическим, т. е. слои отлагались в период оледенения.

Алевриты (слой 2) — образования пойменной фации. Нижняя часть слоя, где преобладают линзы песков и гравия, может быть осадками периферийно-русловой фации или фации береговой отмели. По характеру слоистости и литологическому составу

вся пачка очень близка к перигляциальному аллювию, т. е. осадкам, образующимся в водном потоке с большим количеством взвешенного мелкозема, поступающего со склонов с разреженным почвенным покровом в периоды затяжных дождей и с талыми водами. Резкий контакт в основании слоя также может соответствовать внутриформационному перерыву в осадконакоплении, связанному с изменением водного режима потока как следствием изменения климата (влажности).

Глины, или пелитолиты (слой 3),— осадки старичной фации, формирующиеся в брошенных или отшнурованных рукавах прежнего русла в условиях стоячего или слабопроточного водоема.

Пески и галечники с косой слоистостью (слой 4) являются, несомненно, осадками русловой фации. Хорошая сортированность обломочного материала и крупный его размер (галька, отдельные валунчики) могут указывать на мощную силу водного потока, т. е. многоводную реку со значительным водосборным пространством и малым количеством твердого стока.

Фациальный анализ строения разреза террасы дает возможность говорить о перстративном типе формирования аллювия при относительно стабильном положении базиса эрозии в начальные этапы аккумуляции с незначительным переходом в констративный тип на завершающей фазе седиментации, так как заметную роль в верхней части разреза играют пойменные фации. Вероятно, это не связано с изменением базиса эрозии и тектоническими подвижками, а является отражением смены климатических условий.

Возраст аллювия камышловской террасы большинством исследователей считается верхнеплейстоценовым на основании многочисленных находок ископаемых остатков фауны крупных млекопитающих, входящих в верхнепалеолитический комплекс (Громов, 1948а, б). Новые находки ископаемых остатков крупных и мелких млекопитающих, моллюсков, остракод, споровопыльцевых спектров, а также данные коллагенового метода определения возраста костных остатков позволяют значительно уточнить возраст камышловской террасы и воссоздать климатические условия формирования аллювия. Ниже приводится описание нескольких опорных разрезов камышловской террасы рек восточного склона Урала и Зауралья.

В Южном Зауралье (бассейн р. Тобол, в 1,5 км выше деревни Верхняя Алабуга) был описан следующий разрез:

1. Почва. Мощность 0,3 м.

2. Суглинок бурый, макропористый, известковистый, с хорошо выражен-

ной столбчатой отдельностью. Мощность 1—1,2 м.

3. Толща переслаивающихся светло-бурых и буровато-серых пылеватых полимиктовых горизонтально-волнисто-слоистых песков, преимущественно мелко- и среднезернистых с тонкими линзовидными прослойками гравия (до 10—15 см), косослоистого. Нижняя граница четкая, резкая, со следами размыва. Общая мощность 3,5—4 м.

4. Погребенная почва — суглинок темно-серый, макропористый, сильно известковый, со структурой «орешек». В подошве слоя наблюдаются трещины и мелкие клинья усыхания, выполненные песком слоя 3. Мощность 0,4 м.

5. Алевриты зеленовато-серые, слюдистые, тонко-горизонтально-слоистые, с высыпками тонкозернистого песка, слюдистого по плоскостям наслоения, с пятнами ожелезнения, с растительным детритом п раковинами пресноводных моллюсков (старичная фация). Мощность 0,7—1,0 м.

6. Глины синевато-серые, комковатые, плотные, полутвердые, с редким гравием кварца и гнездами песка. Мощность до уреза воды 2,5 м.

Разрез аллювия сложен преимущественно старичными и пойменными фациями. Глины (слой 6) отлагались в слабопроточном мутном потоке со слабой дифференциацией обломочного материала, о чем свидетельствуют редкая галька, гравий и гнезда неотсортированного песка. Вероятно, это были холодные условия, так как отсутствуют органические ископаемые остатки. Алевриты (слой 5) накапливались в старичном водоеме, неглубоком, достаточно теплом, с богатой подводной растительностью. В этом слое нами собраны и Л. И. Крыловой определены пресноводные моллюски: Lymnea peregra (Müll.)— 23 экз., L. truncatula (Müll.) — 2, L. bolontensis Mozl.— 13, Valvata alpestris Kust.—50, V. sibirica Midd.—24, Bithynia leachi inflata Hans.—80, Musculium lacustris Müll.—15, Phyza fontinalis (L.) -6, Planorbis planorbis (L.) -18, Anisus vortex (L.) -8, A. leucostoma (Müll.) -3, A. strauchianus (Cless.) -4, Gyraulus rossmaessleri Auersw.—20, G. albus var. stelmachoetius Bouvg. — 5, Planorbarius corneus (L.) — 4, Succinea putris (L.) — 16, Galileja casertana Pol.—41, G. obtusalis Jen.—6 экз. Приведенные виды моллюсков являются обитателями стоячих и слабопроточных водоемов с умеренной температурой воды, живут как на грунте, так и на растительности в прогретых водоемах. Фоссилизация незначительная, многие формы сохранили прижизненную окраску. Такие виды, как Anisus A. acronicus (Fer.), Euglesa hitida Ten., E. obtusale Ten., xapakтерны для вюрм-голоценовых отложений. Из этого слоя Э. Л. Яскевич определены остракоды: Ilyocypris bradyi Sars, Cyclocypris laevis Müll., C. cf. globosa Sars, C. longus Neg., Candona neglecta Sars, C. arcina Liep., C. sarsi Harw., Eucypris grassa (Müll.), Cypria deplanata Jask. Ассоциация характерна также для вюрм-голоценового времени, а последний вид в слоях древнее верхнего плейстоцена встречен не был. По сборам А. Г. Малеевой, в этом слое найдены фрагменты костей мамонта, носорога, бизона, сайгака и мелкого волка (определение И. Е. Кузьминой, ЗИН АН СССР). Мелкие млекопитающие представлены многочисленными остатками, экз:

Insectivora

Soricidae

Sorex sp. 1

Lagomorpha Leporidae Lepus sp. 2

Lagomyidae

Ochotona cf. pusilla Pall. 72

Rodentia

Sciuridae

Citellus ex gr. pygmaeus Pall. 26

Marmota cf. bobac Müll. 29

Dipodidae

Allactaga ex gr. jaculus Pall. 9

Allactagulus sp. 5

Cricetidae

Cricetulus ex gr. migratorius Pall. 5 Ellobius ex gr. tancrei Blas. 14 Lagurus cf. lagurus Pall. 751 Eolagurus cf. luteus Eversm. 483

Mimomys sp. 5

Arvicola cf. terrestris L. 76

Microtus (Stenocranius) cf. gregalis Pall. 70 Microtinae бесцементные некорнезубые 1139 Microtinae цементные некорнезубые 198 Microtinae ближе не определимые 81

Microtinae ближе не определимые 81 Rodentia ближе не определимые 7573

Carnivora

Canidae

Canis lupus L. мелкая форма 1
Carnivora ближе не определимые 3

Соотношение видов свидетельствует о наличии открытых степных пространств, переходящих в полупустыню в период седиментации этого слоя аллювиальных отложений. На теплый сухой климат указывают также трещины (клинья) усыхания с четкими резкими границами без следов деформаций, которые развиты в кровле этого слоя и выполнены вышележащими песками и суглинками погребенной почвы. Водоем полностью пересыхал. Погребенная почва (слой 4) формировалась при незначительном похолодании и увлажнении климата, что соответствует, вероятно, термогигротической фазе межледниковой эпохи. Толща песков (слой 3) откладывалась уже при существенной обводненности реки с непостоянным режимом — это преимущественно пойменные фации с прослоями и линзами гравийных песков. Значительная пылеватость материала, выдержанная горизонтально-волнистая слоистость и общий констративный тип накопления приближают их к перигляциальному аллювию, широко распространенному и изученному в долинах рек Русской равнины (Васильев, 1980), т. е. к осадкам, формировавшимся в условиях криогигротической фазы оледенения. Разрез террасы венчают лессовидные суглинки (слой 2) субаэрально-элювиального генезиса, являющиеся преобразованными породами пойменной фации аллювия. Клинья в основании их имеют криогенную природу и указывают на глубину длительного промерзания, а также на холодные и сухие условия, сопо-

ставляемые с криоксеротической фазой оледенения.

Подобное строение разреза камышловской террасы наблюдалось на левом берегу р. Тобол в 1,5 км к югу от г. Кургана, у поселков Ардынка и Введенка. В последнем местонахождении найдены остатки мелких млекопитающих, экз:

Chiroptera

ближе не определимые 1

Lagomorpha

Lagomyidae

Ochotona sp. (мелкая форма) 3

Rodentia

Dipodidae

Allactaga ex. gr. jaculus Pall. 1 Allactaga sp. 1

Cricetidae

Cricetulus ex. gr. migratorius Pall. 1 Lagurus cf. lagurus Pall. 4 Eolagurus cf. luteus Eversm. 7

Microtinae цементные некорнезубые 2
Microtinae бесцементные некорнезубые 1
Microtinae ближе не определимые 4
ближе не определимые 100

В холмисто-увалистой полосе восточного склона Южного Урала разрез камышловской террасы описан на левом берегу р. Уй у пос. Стрелецка:

1. Почва.

2. Суглинок светло-бурый, макропористый, известковистый, со столбчатой отдельностью. Нижний контакт клиновидный с криогенными деформациями. Мощность 1,0 м.

3. Пески буровато-серые, полимиктовые, разнозернистые, пылеватые, с хорошо выраженной горизонтально-волнистой слоистостью, с отдельными хорошо окатанными валунчиками гранитогнейсов и пегматитов. Мощность 1,5—2,0 м.

5. Галечно-гравийный материал с валунчиками и крупными глыбами гранитов, гранитогнейсов, пегматитов размером до $1.5 \times 1.2 \times 0.6$ м. Валуны и глыбы иногда вдавлены в нижележащие глины, и под ними наблюдаются смятия. Мощность 0.4 - 0.6 м.

6. Глины алевритистые, участками песчаные, гидрослюдистые, тугопластичные с зернисто-комковатой структурой, с многочисленными раковинами пресноводных моллюсков. Уходят под урез воды. Видимая мощность 1,7—1,8 м.

В данном разрезе хорошо представлены все основные фации аллювия. Старичная фация (слой 6) по своему литологическому составу и насыщенности раковинами моллюсков легко сопоставляется с таковой из разреза на р. Верхней Алабуге. В этом слое по нашим сборам Л. И. Крылова определила следующий видовой состав моллюсков (более 300 экз.): Lymnea stagnalis (L.), L. peregra (Mull.), L. bolotensis Mozl., L. cf. ventricozella (Dyb.), Bithynia leachi Shepp., Planorbis planorbis

(L.), Anisus leucostoma (Mill.), A. spirorbis (L.), Planorbarius corneus (L.), Succinea putris (L.). Два вида — Lymnaea bolotensis и L. cf. ventricozella — не встречаются на Урале в отложениях древнее верхнего плейстоцена. Остракоды (определение Э. Д. Яскевич) представлены следующими видами: Ilyocypris bradyi Sars, Il. cf. gibba (Ramdohr), Cyclocypris laevis Mull., C. cf. globosa Sars., C. longus Neg., Candona neglecta Sars, C. rostrata Brady et Norm., C. rectangulata Alm., Candoniella subellipsoida Schar., C. ablicans (Brady), C. lunata (Jask.), Cypris aff. pubera (Mull.), Cypria deplanata (Jask.), Lymnocythere originalis Neg.

Русловые отложения представлены базальной (слой 5) и стрежневой (слой 4) фациями. Они прослежены по простиранию уступа террасы на 800 м. Накопление аллювия происходило перстративным образом при смещении русла и незначительном врезе (размыве) подстилающих глин, ибо кровля последних неровная и нередко уходит под урез воды. Валуны и глыбы привнесены в осадки плавающими льдами в периоды половодий, так как фиксируются следы смятия пород под ними от падения их на дно потока. Из песков отмыты и определены

остатки грызунов:

Rodentia

Cricetidae

Folagurus sp. 2 Microtus cf. gragalis Pall. 2

Microtinae цементные некорнезубые 1 Microtinae ближе не определимые 1 Rodentia ближе не определимые 13

По этим остаткам можно судить, что климат в период фор-

мирования фаций был теплым.

Пойменные фации (слои 2, 3) отличаются от ранее описанного разреза более грубым гранулометрическим составом, что объясняется близостью горного Урала, значительной расчлененностью (контрастностью) рельефа и более активными процессами плоскостного смыва. Широкое развитие мерзлотных структур позволяет предполагать формирование их в холодное дедниковое время. Осадки облекают неровную поверхность нижележащих пород, нередко «подымаются» вверх по склону и образуют чешуйчатые наклонные тела со слоистостью, субпараллельной коренному склону. Опускаясь в долину, эти тела слагают полностью разрез террасы. Такое положение осадков в поперечном профиле долин позволяет сопоставлять их с аллювием перигляциального типа.

В местонахождении Миасское I из аллювия перигляциального типа собраны остатки грызунов: Rodentia

Cricetidae

Lagurus lagurus Pall. 15

Eolagurus luteus Eversm. 1

Rodentia ближе не определимые 13

В Среднем Зауралье разрез камышловской террасы, включающий остатки микротериофауны, описан Е. С. Синицких в карьере по добыче гравия у пос. Меркушино (р. Пышма):

1. Почва. Мощность 0,3 м.

2. Суглинок бурый, макропористый, известковистый, со столбчатой

отдельностью. Мощность 0,8 м.

3. Пески глинистые, бурого цвета, с редким гравием и галькой полимиктового состава, реже отмечаются линзы гравия с галькой и щебнем опоки (до 10 см). В нижней части песок имеет отчетливо выраженную горизонтально-волнистую слоистость. Мощность 2,0—2,4 м.

4. Песок светло-серый, полимиктовый, гравийный, с большим содержанием гальки и щебня опоки, реже уральских палеозойских пород. Слоистость косая и волнистая. Нижняя граница неровная, со следами размыва. Мощ-

ность до 1,3 м.

5. Песок глиннстый, разнозернистый, полимиктовый, участками иловатый, с обломками раковин моллюсков, хорошо выраженной горизонтально-волнистой слоистостью. Мощность 0,8—1,0 м.

Этот разрез аллювия приходится на неравновесный участок долины р. Пышмы, где преобладают новейшие поднятия. Однако здесь также превалируют пойменные фации (слои 2, 3, 5).

В карьере вскрыта лишь верхняя часть разреза, соответствующая пойменным фациям предыдущих разрезов, формирующихся в холодное время. Начальной криогигротической фазе его, вероятно, соответствуют пески (слой 5), из которых были отмыты ископаемые остатки:

Insectivora

Soricidae

Sorex sp. 4

Rodentia

Cricetidae

Arvicola cf. terrestris L. 26 Microtus oeconomus Pall. 7

цементные некорнезубые 20 Microtinae ближе не определимые 80 Rodentia

На левом берегу р. Исети, в 0,3 км выше р. Колчеданки (местонахождение Колчеданка), из аллювия перигляциального типа собраны остатки Citellis sp. (крупная форма).

В бассейне р. Нейвы, на правом берегу р. Ирбит у с. Речкаловка был описан опорный разрез террасы в уступе берега

высотой 8 м:

1. Почва. Мошность 0.3 м.

2. Суглинок бурый, макропористый, известковистый, со столбчатой отдельностью, с редким гравием и гнездами песка. Нижняя граница посте-

пенная. Мощность 1,7 м.

3. Алевриты серые, слюдистые, пористые, участками глинистые с горизонтально-волнистой слоистостью, с прослойками, линзами и гнездами песка, с редким гравием, галькой и щебнем опоки по всему слою. В нижней части наблюдается прослой пылеватого серого песка (мощность 10-12 см) с редкими раковинами моллюсков и остатков грызунов. Нижний контакт слоя

четкий, резкий. Мощность 3,5-3,8 м.

4. Галечник гравийный, полимиктовый, хорошо окатанный, с преобладанием гальки опоки, кварца и кремня, реже — палеозойских пород, с линзами (до 5 см) глин песчаных, синевато-серых, тугопластичных, с зернами гравия опоки. В нижней части галечник крупный, с редкими валунчиками и щебнем опоки, сильно ожелезнен или омарганцован. Нижний контакт резкий, с размывом. Мощность 1,5—1,8 м.

5. Диатомиты светло-серые (ирбитская свита). Видимая мощность до

0,5 м.

Этот разрез вскрывается рекой у тылового шва трассы. Здесь также доминируют пойменные фации, близкие по облику и строению к перигляциальному аллювию. Основание разреза сложено периферийно-русловой фацией с линзами заиления (слой 4). Пойменная фация (слои 2, 3) обогащена грубым материалом за счет поступления его со склона. В прослое песков были отмыты остатки мелких млекопитающих, экз: Lagomorpha

Lagomyidae

Ochotona sp. (мелкая форма) 2

Rodentia

Cricetidae

Lemmus sp. 1

Lagurus lagurus Pall. 2

Lagurinae gen. 1

Microtinae цементные некорнезубые 1 Microtinae ближе не определимые 3 Rodentia ближе не определимые 14

Совершенно аналогичная пойменная фация была описана на р. Бобровке у с. Лебединского. В основании ее из прослоя песка также были отмыты ископаемые кости грызунов, фрагмент верхней челюсти Ochotona sp. (мелкая форма) и раковины моллюсков: Lymnaea peregra (Müll.), L. palustris (Müll.), Anisus albus (Müll.), Armiger bielzi Kim., Succinea oblonga (Drap.), S. putris (L.), Vallonia luniensis (Gredl.), Euglesa casertana (Poli), E. lubernica (West.), E. nitida (Jen.), E. subtruncata (Malm.), E. tetragona (Norm.). По заключению Л. И. Крыловой, раковины тонкостенные, несколько угнетенные, со следами прижизненной окраски, что не позволяет считать вмещающие их отложения древнее отложений верхней половины верхнего плейстоцена. Аккумуляция происходила в постоянном, сравнительно неглубоком слабопроточном бассейне, заросшем в краевых частях высшими растениями.

Таким образом, фациальный анализ строения аллювия, формирующего вторую надпойменную (камышловскую) террасу современных рек, служит основанием для вывода о преобладании в ее разрезах пойменных фаций, похожих на аллювий перигляциального типа Русской равнины. Криогенные деформации (клинья, инволюции), сингенетические аккумуляции этих слоев

позволяют сопоставлять формирование их с холодными условиями оледенения. Ископаемые остатки крупных млекопитающих из пойменных фаций, собранные исследователями на Урале в различное время, укладываются в верхнепалеолитический комплекс В. И. Громова (19486). В общий список их после тщательной ревизии известных находок входят следующие виды животных: мамонт, шерстистый носорог, бизон короткорогий, лошадь, сайга, северный олень. Возраст некоторых ископаемых остатков, найденных в коренном залегании, был определен с помощью коллагенового метода в лаборатории АН УССР². Все пробы дали сходные показатели прокаливания — 243—309, значит, слой можно датировать ранним постгляциалом и вюрмом II (не древнее полярноуральского горизонта).

Приведенные комплексы мелких млекопитающих из верхней части этих отложений в Среднем Зауралье (местонахождение Речкаловка) подтверждают этот возраст и отражают криогигротические условия начала оледенения. Фауна моллюсков молодого облика, с преобладанием наземных видов, не проти-

воречит этому выводу.

Русловые и периферийно-русловые фации средней части разреза террасы формировались, вероятно, в конце каргинского межледниковья (термогигротическая фаза). Этому времени соответствует микротериофауна бассейна р. Уй (Стрелецкое местонахождение). Спорово-пыльцевые комплексы лесные, с преобладанием пыльцы ели, что характерно для палинологических спектров каргинского межледниковья Западной Сибири (Волков и др., 1973).

Старичные фации, залегающие в основании разреза, включающие многочисленные раковины моллюсков и остракод, формировались в термоксеротическую фазу каргинского или микулинского межледниковья. Их характеризуют микротериокомплекс степного-полупустынного типа (Верхнеалабугское местонахождение), богатая ассоциация моллюсков с теплолюбивыми элементами и своеобразный комплекс остракод без видов лимноцитер («кандоновы» группировки). По мнению С. А. Архипова и др. (1973), такие ассоциации свидетельствуют о периодах иссушения климата. Спорово-пыльцевые комплексы восстанавливают степные ландшафты.

Рассмотренные данные позволяют отметить некоторые различия в составе фаун мелких млекопитающих и в изменении палеогеографической обстановки в течение позднего плейстоцена для территории Южного и Среднего Зауралья (см. таблицу).

В Южном Зауралье фауна мелких млекопитающих позднего плейстоцена описана подробно по материалам из местонахождения Верхняя Алабуга, типичного для внеледниковой зоны, и характеризует позднюю стадию верхнепалеолитического ком-

² Анализ проведен инженером К. В. Капелистом.

плекса (Стефановский, 1975; Стефановский, Малеева, 1976; Малеева, 1982). В изученных новых местонахождениях (Введенка. Стрелецк, Миасское I), где количество ископаемого материала небольшое, новых видов, по сравнению с составом фауны из Верхней Алабуги, не выявлено. На территории Южного Зауралья была широко распространена фауна мелких млекопитающих открытого ландшафта. Фоновая группировка видов, предпочитающих открытые местообитания (Lagurus cf. lagurus Pall., Ochotona cf. pusilla Pall., Marmota cf. bobac Müll., Citellus ex gr. pugmaeus Pall., Eolagurus cf. luteus Eversm.), свидетельствует о преобладании степных пространств и широком распространении полупустынных и пустынных участков, заселенных (наряду с перечисленными видами) также тарбаганчиком (Allactagulus sp.) и слепушонкой (Ellobius ex gr. tancrei Blas.). О существовании увлажненных местообитаний свидетельствует присутствие полевки, сходной с современной водяной Arvicola cf. terrestris L., и, вероятно, Sorex sp. Типичных видов закрытых местообитаний и арктических элементов не установлено.

Таким образом, на территории Южного Зауралья в течение позднего плейстоцена развивается фауна переходного типа от степной к пустынно-степной. Фоновые виды — обыкновенная и желтая пеструшки, пищуха, сходная со степной, мелкий суслик, байбак. В меньшей степени распространена узкочерепная полевка.

В Среднем Зауралье в позднеплейстоценовых местонахождениях отсутствуют 8 видов, отмеченных для Южного Зауралья (см. таблицу). Однако возможно, что часть этих видов не выявилась, так как в местонахождениях количество ископаемого материала небольшое. На основное отличие позднеплейстоценовых фаун этих территорий указывают три вида — Lemmus sp., Microtus cf. oeconomus Pall., Cittellus sp. (крупная форма), которые присутствуют в фаунах Среднего Зауралья и не выявлены на большом ископаемом материале в Южном Зауралье. Кроме того, на территории последнего бесцементные некорнезубые полевки преобладают над цементными некорнезубыми, тогда как в Среднем Зауралье преобладающей группой являются Sorex sp., Ochotona cf. pusilla и Lagurus cf. lagurus. Наличие двух последних видов свидетельствует о широком распространении открытого ландшафта и в Среднем Зауралье, а присутствие Lemmus sp., M. oeconomus и крупного Citellus sp. указывает на большую залесенность территории, хотя типичные лесные формы здесь и не установлены.

Таким образом, если позднеплейстоценовая фауна Южного Зауралья может быть охарактеризована как переходная от степной к пустынно-степной, то фауна Среднего Зауралья несет черты «смешанной» и степной, где, однако, отсутствовали (или, возможно, были редки) типичные тундровые и лесные виды (копытный лемминг, полевки рода Clethrionomys, мыши, род Sicista), а

Таксономический состав мелких млекопитающих в экологических группах позднеплейстоценовой фауны Южного и Среднего Зауралья

Зона		Вид	Южное Зауралье	Среднее Зауралье
Открытые местообитания				
Тундра		Dicrostonyx torquatus Pall.	_	+*
		Lemmus sp.	-	+
Тундра и степь		Microtus (Stenocranius) cf. gregalis Pall.	+	+*
Степь		Ochotona cf. pusilla Pall.	+	• • •
		Ochotona sp.	+	+
		Citellus sp. Marmota cf. bobac; Müll.	+	+ + +*
		Allactaga ex gr. ja- culus Pall.	+	•••
		Allactaga sp.	+ +	• • •
		Cricetulus ex gr. mig- ratorius Pall.	+	• • •
		Lagurus cf. lagurus Pall.	+	+
Степь и полупустыня		Citellus ex gr. pyg-	+	_
		maeus Pall. Ellobius ex gr. tancrei Blas.	+	•••
Полупустыня и пустыня		Allactagulus sp. Eolagurus cf. luteus	+ +	
		Eversm. Eolagurus sp.	+	
I I Закрытые местообитания				
Лес. лесостепь. тундра Sorex sp. + +				
Лес, лесостепь, тундра		Microtus oeconomus Pall.	-	+
Интразональные виды				
Околоводные		Arvicola cf. terrestris L.	+	+
Оптимум ареала	Не степь	Lepus sp.	+	+*
	Не лес	Canis lupus L.	+	+*
	•			

Примечание «+» — вид обнаружен, «—» — не обнаружен, «...» — не обнаружен, но его присутствие вероятно.

* Данные И. Е. Кузьминой (1975).

наличие Lemmus sp., Sorex sp., Arvicola cf. terrestris и Microtus cf. оесопотия свидетельствует о более широком, чем в Южном Зауралье, распространении лесных участков и околоводных биотопов. По данным других авторов (Кузьмина, 1975, 1979; и др.), в позднем плейстоцене на Среднем Урале обитали копытный лемминг, узкочерепная полевка, байбак, большой тушканчик, что свидетельствует о широком распространении открытых пространств тундростепи, лесотундры и лесостепи.

На основании приведенных данных можно сделать заключение, что в позднеплейстоценовом ландшафте Южного и Среднего Зауралья преобладали биотопы открытого типа, а тундровые и лесные виды как зональный элемент отсутствовали. Здесь проходили северные границы позднеплейстоценовых пеструшек (желтой и степной), большого и малого сусликов, байбака, степной пищухи, большого тушканчика, серого хомячка, слепушонки, тарбаганчика и южные границы копытного и обского леммингов. В современной фауне изученной части территории Зауралья отсутствуют степная пищуха, малый суслик, байбак, серый хомячок, оба вида пеструшек и лемминги, т. е. основная часть видов открытого ландшафта позднего плейстоцена. В соответствии с фаунистическим районированием этой территории, проведенным М. Я. Марвиным (1969) по результатам исследования современной фауны млекопитающих, изученные нами местонахождения Среднего Зауралья располагаются в пределах лесного, а местонахождения Южного Зауралья лесостепного зауральских фаунистических участков. Для первого характерны преобладание лесов (70 %) и типичные лесные виды млекопитающих, для второго — осиновые и березовые колки, по долинам рек сосновые боры и лесные и степные виды млекопитающих. Граница между фаунистическими участками, по данным М. Я. Марвина, проходит по 56° с. ш., что совпадает, как показывает расположение изученных местонахождений (см. рисунок), с ландшафтной дифференциацией территории Зауралья в позднем плейстоцене, описанной на основании изучения ископаемых остатков мелких млекопитающих.

Анализ изученных данных показывает, что установленные во времени — от позднего плейстоцена к современности — изменения в распространении видов мелких млекопитающих в Зауралье отражают общие закономерности истории ареалов млекопитающих и ландшафта в Палеарктике (Марков и др., 1968; Величко, 1973; Вангенгейм, 1975, 1976).

ЛИТЕРАТУРА

Архипов С. А., Галкина Л. И., Зудин А. Н., Липагина В. Я. Биостратиграфия и палеомагнетизм плиоцен-четвертичных толщ Приобского плато.— В кн.: Плейстоцен Сибири и смежных областей. М., 1973, с. 95—103.

Бородин А. В., Смирнов Н. Г. Основные этапы развития фауны мелких млекопитающих в экосистемах севера Западной Сибири.— Экология, 1984, № 2, с. 75—77.

Вангенгейм Э. А. О перигляциальной фауне плейстоцена. — В кн.: Палеогеография и перигляциальные явления плейстоцена. М., 1975, с. 37-43.

Вангенгейм Э. А. Перигляциальная зона и формирование фауны млекопитающих СССР в голоцене.— В кн.: История бногеоценозов СССР в голоцене. М., 1976, с. 92—101.

Васильев Ю. М. Отложения перигляциальной зоны Восточной Евро-

пы. М.: Наука, 1980. 172 с.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 c.

Волков И. А., Волкова В. С., Гуртовая Е. Е. О возрасте верхней толщи западной части Обь-Иртышского междуречья.— В кн.: Плейстоцен Сибири и смежных областей. М., 1973, с. 40—46.

Громов В. И. Палеонтолого-стратиграфическое изучение террас в низовьях р. Чусовой (Урал). — Бюл. Комиссии по изучению четвертичного пе-

риода, 1948а, № 11, с. 29—48.

Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. М., 1948 б. 524 с. (Тр. ГИН АН СССР. Сер. геол., вып. 64, № 17).

Гуслицер Б. И. Строение и история развития долин верховий р. Пе-

чоры. Бюл. МОИП. Отд. геол., 1960, т. 35, вып. 3, с. 69—88.

Гуслицер Б. И., Канивец В. И. Палеолитические стоянки на Печоре. — В кн.: Стратиграфия и периодизация палеолита восточной и центральной Европы. М., 1965, с. 47—54.

Кузьмина И. Е. К истории териофауны Северного Урала и Приуралья в верхнем антропогене. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71 (3),

c. 91—102.

Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позд-

нем антропогене. Тр. ЗИН АН СССР, 1971, т. 49, с. 44—122.

Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урав позднем плейстоцене. Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1975, № 43, с. 63—77.

Кузъмина И. Е. Сравнение видового состава позднеплейстоценовых млекопитающих западных и восточных склонов Среднего Урала.— В кн.: Млекопитающие Уральских гор: Информ. матер. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1979, с. 33—35.

Лидер В. А. О соотношении мезозойских и современных структур на восточном склоне Северного Урала. В кн.: Геоморфология, и новейшая тектоника Волго-Уральской области и Южного Урала. Уфа, 1960, с. 301—306.

Малеева А. Г. К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири.— Экология, 1970, № 1, с. 96—97.

Малеева А. Г. Мелкие млекопитающие Верхнеалабугской поздне-плейстоценовой фауны, Южное Зауралье.— В кн.: Плиоцен и плейстоцен Урала: Матер. к XI конгрессу ИНКВА. Свердловск, 1982, ч. 2, с. 9—38. Марвин М. Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Млекопитающие.

Вып. 1. Свердловск, 1969. 155 с.

Марков К. К., Величко А. А., Лазуков Г. И., Николаев В. А.

Плейстоцен. М.: Высш. школа, 1968. 304 с.

Никифорова К. В. Континентальные мезозойские и кайнозойские отложения восточного склона Южного Урала. М., 1948. 104 с. (Тр. ГИН АН СССР. Сер. геол., вып. 45, № 130).

Сигов А. П. Перераспространение гидрографической сети восточного склона Среднего Урала. — В кн.: Материалы по геоморфологии Урала. М.; Л.,

1948, вып. 1, с. 192—197.

Смирнов Н. Г. Костные остатки позднеантропогеновых млекопитающих из отложений пещеры Аракасво VIII (предварительное сообщение).—

В ки.: Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979, с. 70—72.

Стефановский В. В. Четвертичные отложения восточного склона Южного Урала и Зауралья. В ки.: Стратиграфия четвертичных (антропогеновых) отложений Урала. М., 1965, с. 172—190.

Стефановский В. В. Антропоген Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. Свердловск, 1975. 33 с. Стефановский В. В., Малеева А. Г. Палеогеографическая обстановка ранней половины позднеплейстоценового времени на территории Южного Зауралья. — В кн.: Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1976, c. 31—34.

Сухов В. П. Позднеплейстоценовые и голоценовые мелкие позвоночные из пещер западного склона Южного Урала.—В кн.: К истории позднего плейстоцена и голоцена Южного Урала и Предуралья. Уфа, 1978, с. 64—75.

Сухоруков А. М. Речные террасы и возраст слагающего их аллювия на восточном склоне Среднего Урала и в Зауралье.—В кн.: Стратиграфия четвертичных (антропогеновых) отложений Урала. М., 1965 а, с. 142—154.

Сухоруков А. М. Основные черты развития гидросети и аккумуляции аллювия в антропогеновом периоде на восточном склоне Среднего Урала и в Зауралье. В кн.: Основные проблемы изучения четвертичного периода. М., 1965 б, с. 254—262.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАЛНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ 1988

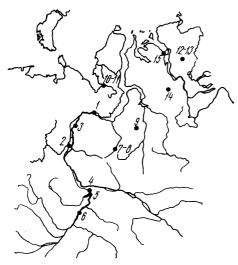
С. В. КИСЕЛЕВ

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ И ГОЛОЦЕНОВЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

За последние годы в нашей стране достигнут большой прогресс в расшифровке особенностей развития биоты Северной Евразии на протяжении позднего кайнозоя. Многое сделано для выяснения видового состава древней фауны в целом и выявления наиболее характерных для разных временных интервалов видов животных, для определения путей формирования фаун отдельных регионов и преобразования, перестройки их в ответ на изменения климата, для познания истории конкретных биоценозов. Были начаты интенсивные работы по изучению ряда «новых» для палеонтологии плейстоцена групп животных, т. е. тех, которые ранее не привлекали сколько-нибудь серьезного внимания исследователей. Одна из таких групп — насекомые, в первую очередь жесткокрылые (Coleoptera). Благодаря своему разнообразию и многочисленности, четким экологическим связям жуки определяют наравне с растениями «лицо» биоценозов.

Палеоэнтомологические исследования позволили сразу получить интересные данные о составе и особенностях развития позднекайнозойских энтомофаун, о динамике природных условий. Было показано, что перестройка фаун насекомых северовостока Сибири (Киселев, 1981) и западных районов СССР (Назаров, 1984) отражала в целом сходные колебания климата (смену холодных и теплых эпох), но шла разными путями. Западная Сибирь в плане палеоэнтомологических исследований являлась весьма обширным «белым пятном». Немногие упоминания о находках остатков насекомых были преимущественно формальными — не более чем простая констатация факта находки (см., например: Зайонц, Крапивнер, 1967; Постникова, 1967; Лазуков, 1970; Крапивнер, 1969б).

Несколько полнее изучены остатки жуков из керна скважины, вскрывающей верхнюю часть останца водораздельной равнины на междуречье Иртыша, Демьянки и Туртаса недалеко от д. Кошелево. Они выделены из отложений салехардской свиты в интервале глубин 7,7—18,2 м. По заключению Л. Н. Медведева, изучавшего этот материал, в интервале 7,7—12,6 м



Местонахождения остатков насекомых на территории Западной Сибири.

Горноказымск;
 2 — Березово;
 3 — 430 км;
 4 — Чембакчино;
 5 — Горноправдинск;
 6 — Кошелево;
 7 — Надым II;
 9 — Уренгой;
 10 — Нямую-Нодо;
 11 — Усть-Юрибей;
 12 — Нижняя Агапа I;
 13 — Нижняя Агапа II;
 14 — Большая Хета;
 15 — Дорофеевский

присутствует фауна хвойного леса (Hylobius abietis, Byrrhus, Pterostichus, Agonum), в интервале 14,0—18,2 м — гигрофильная фауна с элементами как луговых, так и пресноводных форм, типично болотные элементы отсутствуют (Pte-

rostichus, Platysma, Hylobius). На глубине 13,3 м фауна носит переходный характер (Pterostichus, Byrrhus, Limnobaris, Staphylinidae типа Anthobium) (Крапивнер, 1969а, с. 38).

Представительный палеоэнтомологический материал собран в местонахождении Мальково на р. Туре. Эта находка условно датируется зырянским временем (ранний валдай). К сожалению, в опубликованной ранее работе (Киселев, 1973) были приведены результаты изучения только незначительной части коллекции ископаемых остатков.

Благодаря раскопкам трупа юрибейского мамонта на Гыданском полуострове стало известным еще одно местонахождение ископаемых жесткокрылых (Киселев и др., 1982).

Как видно, информация о плейстоценовых и голоценовых насекомых Западной Сибири достаточно скудная. Существующие пробелы восполняются в какой-то мере новыми материалами, результаты изучения которых рассмотрены в данной статье.

Обзор изученных местонахождений

Сейчас на территории Западной Сибири известно более 15 местонахождений ископаемых насекомых (см. рисунок). Большая часть их была обнаружена в последние годы. На данном этапе палеоэнтомологических исследований представляется целесообразным привести данные о составе ископаемых остатков по всем изученным местонахождениям, в том числе и тем, которые пока не имеют точных стратиграфических привязок. На наш взгляд, это позволит составить более полное впечатле-

ние о древней фауне насекомых Западной Сибири и точнее наметить пути дальнейших исследований.

При описании фактического материала используются следующие сокращения морфологических терминов и общеупотребительных слов: гол.— голова; пспк.— переднеспинка; п. пол.— правая половина; л. пол.— левая половина; нкрл.— надкрылье (надкрылья, парн.— парные, л.— левое, пр.— правое, осн.— основание, верш.— вершина); пгрд.— переднегрудь; сгрд.— среднегрудь; згрд.— заднегрудь; брк.— стерниты брюшка (римскими цифрами обозначены порядковые номера сохранившихся стернитов); обл.— обломок (обломки). Арабскими цифрами в скобках обозначено количество обнаруженных фрагментов хитинового экзоскелета жуков. Цифры перед скобками показывают минимальное количество особей того или иного таксона.

Подавляющее большинство просмотренных ископаемых остатков принадлежит жесткокрылым (Coleoptera), лишь единично отмечались остатки перепончатокрылых (Hymenoptera), двукрылых (Diptera), ручейников (Trichoptera); систематическая принадлежность некоторых остатков пока не установлена.

Бассейн р. Оби

Горноказымск. Правый берег р. Оби в 8,5 км ниже пос. Горноказымск. В основании видимой части разреза 12-метровой террасы залегают буро-серые и серые плотные глины мощностью до 3,0 м. На них с резким размывом лежат тонко-и мелкозернистые пески салемальской свиты. Последняя по палеонтологическим и геолого-геоморфологическим данным датируется поздним плейстоценом (? ранний валдай). Немногочисленные остатки жуков происходят из образца, взятого из низов салемальской толщи на высоте 3,0—3,5 м над урезом воды. Сборы экспедиции Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР 1, 1979 г.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. (? sp. sp.) 4 (парн. нкрл. 1, л. нкрл. 3, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)
Pt. (Stereocerus) ? haematopus Dej. 1 (л. нкрл. 1)

Carabidae indet. гол. 3, пгрд. 1

Березово. Правый берег р. Оби вблизи г. Березово. Сборы экспедиции ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1979 г. Остатки жуков обнаружены в образце из толщи горизонтально-слоистых песков в основании 20-метровой террасы.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1) Pt. (Euryperis) ? sublaevis Sahlb. 1 (пр. нкрл. 1)

¹ Далее ИЭРиЖ.

430 км. Правый берег р. Оби примерно в 5 км ниже по течению пос. Хашгорт. Сборы экспедиции ИЭРиЖ, 1979 г. Вскрытый разрез позволяет судить только об осадках, слагающих основное тело ІІ надпойменной террасы Оби (подробнее см. ст. Н. Г. Смирнова и др. в наст. сб.). Остатки жуков обнаружены в образце из горизонта крупнозернистых линзовато-слоистых песков, насыщенных растительными остатками. Эти пески перекрывают мореноподобные суглинки, слагающие как бы цоколь террасы. По геолого-геоморфологическим данным и результатам изучения костей млекопитающих возраст отложений определяется как зырянский (ранний валдай). Поскольку одна часть отобранного образца (430—І) была просмотрена непосредственно на обнажении, а другая (430—ІІ) обрабатывалась в камеральных условиях, то данные по составу встреченных ископаемых остатков приводятся дифференцированно.

Carabidae, жужелицы

Carabus? truncaticollis Esch. 430-I: 10 (гол. 6, пспк. 7, л. пол. пспк. 2, пр. пол. пспк. 3, осн. л. нкрл. 6, верш. л. нкрл. 4, осн. пр. нкрл. 5); 430-II: 2 (гол. 1, пспк. 1, пр. нкрл. 1, верш. пр. нкрл. 1, обл. л. нкрл. 2)

Carabus ? odoratus Motsch. 430-I: 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Carabus ? sibiricus Motsch. 430-I: 2 (гол. 2, пр. пол. пспк. 1); 430-II: 1 (л. пол. пспк. 1, пр. нкрл. 1)

Carabus sp. 430-I: 1 (гол. 1)

Pelophila borealis Payk. 430-I: 1 (л. нкрл. 1)

Diacheila polita Fald. 430-I: 1 (гол. 1, пр. нкрл. 1)

Blethisa catenaria Brown 430-I: 2 (гол. 2, осн. пр. нкрл. 1, осн. л. нкрл. 1)

Elaphrus riparius L. 430-I: 1 (гол. 1); 430-II: 1 (осн. пр. нкрл. 1) Pterostichus (Cryobius)? ventricosus Esch. 430-I: 7 (пспк. 7); 430-II: (пспк. 2)

Pt. (Cryobius) sp. cf. ventricosus Esch. 430-I: 2 (пспк. 2); 430-II: 2 (пспк. 2)

Pt. (Cryobius)? kaninensis Popp. 430-I: 17 (пспк. 17); 430-II: 16 (пспк. 16)

Pt. (Cryobius)? pinguedineus Esch. 430-I: 43 ((пспк. 39, л. пол. пспк. 4, пр. пол. пспк. 3); 430-II: 53 (пспк. 47, л. пол. пспк. 6, пр. пол. пспк. 6)

Pt. (Cryobius)? brevicornis Kirby 430-II: 3 (пспк. 3)

Pt. (Cryobius) sp. sp. indet. 430-I: 243 (парн. нкрл. 165, л. нкрл. 78, пр. нкрл. 82); 430-II: 79 (парн. нкрл. 33, л. нкрл. 46, пр. нкрл. 41)

Pt. (Lyperopherus) ? cancellatus Motsch. 430-I: 1 (пспк. 1)

Pt. (Lyperopherus) vermiculosus Men. 430-I: 4 (пспк. 3, л. нкрл. 2, осн. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 3); 430-II: 1 (л. пол. пспк. 1, осн. пр. нкрл. 1)

- Pt. (Lyperopherus) agonus Horn 430-I: 1 (осн. л. нкрл. 1)
- *Pt.* (Lyperopherus) costatus Men. 430-I: 68 (пспк. 47, л. пол. пспк. 21, пр. пол. пспк. 20, л. нкрл. 54, пр. нкрл. 46); 430-II: 22 (пспк. 11, л. пол. пспк. 7, пр. пол. пспк. 11, л. нкрл. 7, пр. нкрл. 15)

Pt. (Euryperis)? montanus Motsch. 430-I: 1 (пр. нкрл. 1)

Pt. (Euryperis) tundrae Tschitsch. 430-I: 8 (пспк. 7, пр. пол.

пспк. 1); 430-II: 3 (пспк. 2, л. пол. пспк. 1, пр. пол. пспк. 1)

Pt. (Euryperis) sublaevis Sahlb. 430-I: 77 (пспк. 64, л. пол. пспк. 13, пр. пол. пспк. 8); 430-II: 18 (пспк. 12, л. пол. пспк. 6, пр. пол. пспк. 3)

Pt. (? Petrophilus) sp. A 430-I: 1 (пспк. 1)

Pt. (Euryperis+? Petrophilus) sp. sp. indet. 430-I: 54 (л. нкрл. 22, осн. л. нкрл. 32, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 26, осн. пр. нкрл. 25, верш. пр. нкрл. 3); 430-II: 10 (л. нкрл. 8, пр. нкрл. 10)

Pt. (Stereocerus) haematopus Dej. 430-I: 48 (пспк. 41, л. пол. пспк. 6, пр. пол. пспк. 7, обл. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 6); 430-II: 10 пспк. 8, л.пол. пспк. 1, пр. пол. пспк. 3, л. нкрл. 5, пр. нкрл. 5)

Pt. (Stereocerus) haematopus Dej. 430-II: 2 (пспк. 1, л. пол.

пспк. 1)

Pterostichus sp. indet. 430-I: верш. л. нкрл. 1, обл. пр. нкрл. 1 Curtonotus alpinus Payk. 430-I: 133 (пспк. 111, л. пол. пспк. 11, пр. пол. пспк. 22, пр. нкрл. 66, л. нкрл. 60); 430-II: 28 (пспк. 15, л. пол. пспк. 9, пр. пол. пспк. 13, л. нкрл. 19, пр. нкрл. 19)

Curtonotus sp. A cf. C. torridus III. 430-I: 1 (пспк. 1)

Curtonotus sp. В 430-I: 1 (пспк. 1)

? Curtonotus sp. 430-I: 1 (пр. нкрл. 1)

cf. Curtonotus sp. 430-I: 3 (осн. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 3, осн. пр. нкрл. 2); 430-II: 3 (пр. нкрл. 3)

? Pterostichus sp. 430-1: 2 (пспк. 1, л. пол. пспк. 1, пр. пол. пспк. 1, пр. нкрл. 1)

Carabidae (Pterostichus + Curtonotus) indet. 430-I: гол. 245

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 430-II: 6 (гол. 6, пспк. 1, л. пол. пспк. 1, пр. пол. пспк. 1, осн. л. нкрл. 1)

Hydrophilidae, водолюбы

Helophorus sp. 430-II: 1 (гол. 1)

Staphylinidae, стафилины

Tahinus sp. cf. T. arcticus Motsch. 430-II: 19 (гол. 4, пспк. 5, л. пол. пспк. 2, пр. пол. пспк. 5, л. нкрл. 17, пр. нкрл. 19) ? Philonthus sp. 430-II: 2 (гол. 2, пспк. 1)

Philonthus sp. 430-II: 2 (гол. 2, пспк. 1) Omaliinae gen. sp. 430-II: 1 (пр. нкрл. 1)

Catopidae

Catops sp. 430-II: 1 (пр. нкрл. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

Chrysobyrrhulus aut Morychus 430-II: 2 (осн. пр. нкрл. 2)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysolina sp. cf. Ch. perforata Gebl. 430-I: 4 (пр. нкрл. 3, верш. пр. нкрл. 1); 430-II: 2 (верш. л. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 1, верш. пр. нкрл. 1, обл. пр. нкрл. 1)

Chrysolina sp. cf. Ch; aeruginosa Fald. 430-I: 1 (пр. нкрл. 1,

верш. л. нкрл. 1)

Chrysolina? cavigera Sahlb. 430-I: 13 (л. нкрл. 13, пр. нкрл. 9) Chrysolina? subsulcata MnnH; 430-I: 17 (л. нкрл. 7, пр. нкрл. 17)

Chrysolina septentrionalis Men. 430-I: 2 (л. нкрл. 1, пр.

нкрл. 2)

Chrysolina sp. sp. indet. 430-I: 26 (гол. 10, пспк. 14, л. пол. пспк. 2, пр. пол. пспк. 6, диск пспк. 1, осн. л. нкрл. 16, осн. пр. нкрл. 26, обл.нкрл.1); 430-II: 13 (гол. 6, пспк. 1, л. пол. пспк. 5, пр. пол. пспк. 5, осн. л. нкрл. 12, осн. пр. нкрл. 13)

Chrysomela? taimyrensis L. Medv. 430-I: 1 (пспк. 1) Plagoiodera versicolora Laich. 430-II: 1 (л. нкрл. 1)

Phaedon sp. 430-I: 1 (л. нкрл. 1); 430-II: 1 (осн. л. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Otiorrhynchus? arcticus F. 430-I: 1 (гол. 1)

Sitona? ovipennis Hochh. 430-I: 3 (л. нкрл. 3, пр. нкрл. 2); 430-II: 3 (гол. 1, л. нкрл. 3, пр. нкрл. 2)

Coniocleonus ? ferrugineus Fahr. 430-I: 1 (обл. гол. 1)

Coniocleonus sp. A. 430-I: 1 (пспк. 1) Coniocleonus sp. B. 430-I: 1 (гол. 1)

Trichalophus maklini Faust 430-I: 1 (гол. 1)

Lepyrus? nordenskjoldi Faust 430-I: 27 (гол. 27, пспк. 12, л. нкрл. 10, осн. л. нкрл. 3, верш. л. нкрл. 6, пр. нкрл. 3, верш. пр. нкрл. 2, обл. нкрл. 2); 430-II: 5 (гол. 3, пспк. 4, л. нкрл. 3, осн. л. нкрл. 2, верш. л. нкрл. 6, пр. нкрл. 3, верл. пр. нкрл. 2, обл. нкрл. 2)

Phytonomus? ornatus Cap. 430-I: 9 (гол. 1, пспк. 2, л. нкрл. 9, пр. нкрл. 7); 430-II: 4 (гол. 2, пспк. 2, л. нкрл. 4, пр. нкрл. 4)

Phytobius sp. cf. Ph. velaris Gyll. 430-II: 1 (пр. нкрл. 1)

Rhynchaenus sp. sp. 430-II: 6 (парн. нкрл. 2, л. нкрл. 4, пр. 14крл. 2)

Apion sp. sp. 430-II: 12 (парн. нкрл. 3, л. нкрл. 9, пр. нкрл. 8)

Бассейн р. Иртыша

Чембакчино. Правый берег р. Иртыша около д. Чембакчино. Сборы экспедиции ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1979 г. Ос-

татки жуков происходят из прослоя глинистого гравелита с раковинами моллюсков, вскрывающегося на глубине 38,0—38,3 в разрезе 60-метровой террасы.

Carabidae жужелицы

Bembidion sp. 1 (л. нкрл. 1)

Patrobus sp. 1 (гол. 1)

Blethisa catenaria Brown 1 (пспк. 1)

Diaheila polita Fald. 1 (гол. 1, л. нкрл. 1)

Pterostichus (Steropus)? aethiops Panz. 1 (пспк. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. sp. 8 (пспк. 8)

Pt. (Euryperis) tundrae Tschitsch. 1 (пспк. 1)

Pt. (Lyperopherus) vermiculosus Men. 2 (пспк. 2, осн. пр. нкрл. 1)

Pt. (lyperopherus) costatus Men. 1 (обл. пспк. 1)

Curtonotus alpinus Payk. 1 (пспк. 1)

Carabidae (*Pterostichus* + *Curtonotus*) indet. гол., обл. нкрл., брк.

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 1 (гол. 1, пспк. 1)? Colymbetes sp. 1 (згрд. 1)

Hydrophilidae, водолюбы

Hydrobius fuscipes F. 1 (л. нкрл. 1) Cercyon sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

Chrysobyrrhulus aut Morychus 1 (осн. л. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Phytonomus? ornatus Cap. 1 (пспк. 1)

Notaris bimaculatus F. 2 (пспк. 2, осн. пр. нкрл. 1)

Coleoptera indet. обл. пспк.

Diptera indet. обл. пупария

Горноправдинск. Правый берег р. Иртыша вблизи пос. Горноправдинск. Сборы экспедиции ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1979 г. Немногочисленные остатки жуков происходят из отложений предположительно чембакчинской свиты.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Pterostichus sp. 1 (гол. 1)

Agonum sp. 1 (пспк. 1, л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Notaris? bimaculatus F. 1 (пспк. 1)

Кошелево. Правый берег р. Иртыша около пос. Кошелево. Сборы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1979 г. Единичные остатки жуков обнаружены в двух образцах из нижней части разреза 56-метровой террасы, где рекой вскрываются отложения тобольской свиты.

Первый образец (Кошелево-I) происходит из линзы разнозернистого песка, насыщенного древесной трухой и залегающего на высоте 1,5—2,0 м над урезом реки. Эти пески относятся к отложениям нижней подсвиты тобольской свиты, предположительно датируемой концом плиоцена— началом плейстоцена.

Carabidae, жужелицы

? Carabus sp. бедро и голень

Второй образец (Кошелево-II) был отобран из линзы глинистого гравелита на высоте 12—13 м над урезом. В этой части разреза вскрываются отложения верхней подсвиты тобольской свиты, датируемые ранним — средним плейстоценом.

Carabidae, жужелицы

Patrobus? septentrionis Dej. 1 (пспк. 1) Pterostichus (Euryperis) tundrae Tschitsch. 1 (пспк. 1) Carabidae indet. гол. 1, обл. брк. 1 Incertae sedis (? Insecta) обл. 2.

Бассейн р. Надым

Надым І. Правый берег р. Надым в ее среднем течении. Сборы экспедиции ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1981 г.

Carabidae, жужелицы

Notiophilus ? aquaticus L. 57 (гол. 7, л. пол. пспк. 1, л. нкрл. 46, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 56, осн. пр. нкрл. 1, верш, пр. нкрл. 1)

Diacheila sp. 1 (гол. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. sp. 15 (пспк. 10, л. нкрл. 15, пр. нкрл. 11)

Pt. (Lyperopherus) costatus Men. 2 (л. пол. пспк. 2)

Pt. (Lyperopherus) sp. cf. costatus Men. 1 (л. пол. пспк. 1)

Pterostihus sp. 1 (пр. пол. пспк. 1)

Curtonotus alpinus Payk. 8 (пспк. 5, л. пол. пспк. 3, пр. пол. пспк. 2, л. нкрл. 7, пр. нкрл. 7)

Carabidae (*Pterostihus* + *Curtonotus*) indet. гол. 23, пгрд. 6, сгрд. 3, згрд. 2, брк. I—II. 44, брк. V. 2, бедро 1, мандибула 1

Amara? familiaris Duft. 3 (пспк. 3, л. нкрл. 3, обл. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 3)

Cymindis vaporariorum L. 2 (гол. 2, пр. нкрл. 1)

Silphidae, мертвоеды

Thanatophilus dispar Hbst. 3 (гол. 3, пспк. 2, л. нкрл. 2, пр. нкрл. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

Byrrhus? fasciatus Forst. 3 (гол. 2, обл. гол. 1, пспк. 3, пр. пол. пспк. 1, л. нкрл. 1, пр. нкрл. 3, верш. пр. нкрл. 2, обл. нкрл. 1, згрд. 1)

Curculionidae, долгоносики

Coniocleonus ferrugineus Fahr. 2 (гол. 1, обл. гол. 2)

Phytonomus ? ornatus Cap. 1 (гол. 1, пспк. 1, л. нкрл. 1, пр.

нкрл. 1, брк. I—II)

Lepyrus nordenskjoldi Faust 3 (гол. 2, обл. гол. 2, пспк. 2, обл. пспк. 1, л. нкрл. 2, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 2, верш. пр. нкрл. 1, згрд. 1, брк. I—III. 1)

Notaris? bimaculatus F. 1 (гол. 1, брк. I—II. 1)

Надым II. Правый берег р. Иртыша, ниже по течению местонахождение Надым I. Сборы экспедиции ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1981 г.

Carabidae, жужелицы

Patrobus? septentrionis Dej. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Blethisa? multipunctata L. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Pterostichus (Argutor) sp. sp. 6 (пспк. 4, обл. пгрд. 1, л. нкрл. 6, пр. нкрл. 3)

Agonum sp. 1 (л. нкрл. 1)

Carabidae indet. гол. 1, обл. гол. 2, обл. нкрл. 1

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 2 (гол. 1, пспк. 2, осн. пр. нкрл. 1, згрд. 1)

Staphylinidae, стафилины

Genus sp. 1 (пспк. 1, згрд. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Donacia aut Plateumaris 1 (обл. згрд. 1, обл. брк. 1)

Curculionidae, долгоносики

Notaris? aethiops F. 3 (пспк. 1, осн. л. нкрл. 1, верш. л. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 1, верш. пр. нкрл. 1)

Уренгой. Восточная часть Пур-Надымского водораздела примерно в 100 км к северо-западу от г. Уренгоя. Сборы А. Г. Костяева (МГУ), 1974 г. Остатки жуков происходят из линзы аллохтонного древесно-пушициевого торфа с глубины 2 м от дневной поверхности, залегающей в осадках регрессивной части салехардской свиты (вторая половина среднего плейстоцена).

Carabidae, жужелицы

? Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (пспк. 1, л. нкрл. 1) Pterostichus sp. 1 (обл. пспк. 1)

Dytiscidae, плавунцы

Hydroporus, sp. 1 (пр. нкрл. 1, брк. I—II. 1)

П-ов Ямал

Нямую-Надо. Среднее течение р. Юрибей. Сборы Н. Г. Смирнова (ИЭРиЖ УНЦ АН СССР), 1979 г. Единичные остатки жуков встречены в двух образцах:

Нямую-Надо I

Carabidae, жужелицы

? Pterostichus sp. 1 (пспк. 1). Аналогичная переднеспинка была обнаружена в материале из местонахождения 430 км в низовьях Оби.

Нямую-Надо II

Carabidae, жужелицы: indet. гол. 1, пгрд. 1

Усть-Юрибей. Правый берег р. Юрибей вблизи пос. Усть-Юрибей на западном побережье п-ва Ямал. Сборы Н. Г. Смирнова (ИЭРиЖ УНЦ АН СССР), 1979 г.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (парн. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Lepyrus? nordenskjoldi Faust 1 (пр. нкрл. 1)

Западный Таймыр

Нижняя Агапа I. Правый берег р. Нижней Агапы в ее среднем течении (40 км ниже оз. Ладаннах). Сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1973 г. Остатки жуков происходят из слоя торфа с крупными обломками древесины, залегающего на глубине 6—7 м от бровки обнажения. Предполагаемый возраст — голоцен.

Carabidae, жужелицы

Patrobus septentrionis Dej. 3 (гол. 2, пспк. 1, л. нкрл. 2, пр. нкрл. 2, осн. пр. нкрл. 1, верш. пр. нкрл. 1, сгрд. 1, згрд. 1, брк. I—III. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (парн. нкрл. 1, сгрд.+згрд. 1)

брк. I—III. 1, эдеагус 1)

Agonum sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 1 (л. нкрл. 1, згрд. 1)

Hydroporus sp. A 2 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1, пспк. 1, парн. нкрл. 1, згрд. 1, брк. I—III. 1)

Hydroporus sp. В 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Hydrophilidae, водолюбы

Hydrobius fuscipes F. 1 (пр. нкрл. 1)

Нижняя Агапа II. Левый борт безымянного ручья в 1 км к северу от р. Нижней Агапы (Нижней Агапы I). Сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1973 г. Остатки жуков выделены из насыщенного мелкими древесными обломками бурого торфа. Предполагаемый возраст — голоцен.

Carabidae, жужелицы

Carabus ? truncaticollis Esch. 1 (обл. нкрл. 1) Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (парн. нкрл. 1)

Dytiscidae, плавунцы

? Agabus sp. 1 (осн. л. нкрл. 1) Gaurodytes sp. 1 (верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Lepyrus ? nordenskjoldi Faust 1 (гол. 1)

Бассейн р. Енисея

Большая Хета. Бассейн среднего течения р. Большой Хеты, около 15 км к югу от долины реки вблизи оз. Юрикбуль, скважина 31-БХ (НИИГА). Абсолютная отметка устья 83,7 м. В разрезе скважины представлены осадки большехетской и кочосской трансгрессий, разделенные пачкой континентальных песков и галечников с растительными остатками (Слободин, Суздальский, 1969). Остатки жуков были выделены О. Н. Станищевой (ПГО «Севморгео») из пачки песков в интервале глубин 101—106 м (образец 32). По мнению С. Л. Троицкого (1979), эта пачка относится к отложениям казанцевского времени.

Carabidae, жужелицы

Bembidion sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Notiophilus aquaticus L. 2 (обл. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 2)
Diacheila arctica Payk. 1 (пспк. 1, осн. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1, обл. нкрл. 1)

Patrobus septentrionis Dej. 1 (пспк. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. sp. 14 (пспк. 12, л. пол. пспк. 2, пр. пол. пспк. 1)

Pt. (Argutor) sp. 1 (пспк. 1)

Pt. (? Ārgutor) sp. 2 (пспк. 2)

Pterostichus (Cryobius + Argutor) sp. sp. парн. нкрл., л. нкрл., пр. нкрл., обл. нкрл.

Pt. (Lyperopherus) vermiculosus Men. 1 (верш. пр. нкрл. 1)

Pt. (Stereocerus) haematopus Dej. 1 (л. пол. пспк. 1, обл. пспк. 1)

Pt. (Euryperis) sp. 2 (пр. нкрл. 1, осн. л. нкрл. 2)

Agonum sp. 1 (верш. л. нкрл. 1)

Curtonotus alpinus Payk. 3 (пр. пол. пспк. 1, осн. л. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 3)

Cymindis vaporariorum L. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Carabidae indet. (cf. Pterostichus sp.) 2 (л. пол. пспк. 2, пр. пол, пспк. 1)

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 1 (пспк. 1)

Hydrophilidae, водолюбы

Hydrobius fuscipes F. 1 (л. пол. пспк. 1)

Anisotomidae

Agathidium sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Staphylinidae, стафилины

Tachinus sp. cf. T. arcticus Motsch. 1 (пспк. 1, л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)

Omaliinae gen. sp. 3 (пспк. 3, л. нкрл. 2, пр. нкрл. 1) Cenus sp. 1 (пр. нкрл. 1, сгдр. 1, згрд. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

Simplocaria sp. 2 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1, обл. нкрл. 1) ? Cytilus sp. 1 (обл. нкрл. 1)

Chrysobyrrhulus aut Morychus 1 (згрд. 1)

Scarabaeidae, пластинчатоусые

Psammoporus sabuleti Payk. 4 (пр. нкрл. 3, обл. пр. нкрл. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysolina sp. sp. 8 (пспк. 1, л. пол. пспк. 3, пр. пол. пспк. 1, диск пспк, 1, л. нкрл. 8, пр. нкрл. 3, обл. нкрл. 3, эдеагус 1)

Curculionidae, долгоносики

Lepyrus sp. 1 (обл. пспк. 1, обл. нкрл. 1)

Notaris bimaculatus F. 3 (пспк. 1, осн. пр. нкрл. 3, обл. нкрл. 4, брк. I—II. 2)

Geuthorrhynchinae gen. sp. (2—3 вида) 4 (л. нкрл. 4)

Rhynchaenus sp. 2 (л. нкрл. 2, пр. нкрл. 1)

Apion simile Kirby 1 (пр. нкрл. 1)

Coleoptera indet. осн. пр. нкрл. 1, обл. пр. нкрл. 1

П-ов Гыдан

Дорофеевский. Северо-восточная часть Гыданского полуострова, мыс Дорофеевский. Многочисленные остатки жуков были выделены О. Н. Станищевой (ПГО «Севморгео» НИИГА) из образцов, характеризующих верхнюю часть разреза плейстоценовых отложений.

Скважина 2 (НИИГА) Образец 11

Carabidae, жужелицы

Elaphrus riparius L. 1 (пр. пол. пспк. 1) Pterostichus (Cryobius) sp. 2 (осн. пр. нкрл. 2) Curtonotus alpinus Payk. 1 (пр. пол. пспк. 1) Carabidae indet. обл. нкрл. 2

Byrrhidae, пилюльщики

Simplocaria, sp. 1 (осн. пр. нкрл. 1) Образец 632

Carabidae, жужелицы

Elaphrus lapponicus Gyll. 2 (л. нкрл. 2) Pterostichus (Cryobius) sp. 2 (парн. нкрл. 2)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysomela taimyrensis L. Med. 1 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1) Diptera обл. пупариев Образец 28в Carabidae, жужелицы

Carabus sp. 1 (пгрд. 1)

Bembidion sp. sp. (возможно, 3 вида) 3 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 2)? Pterostichus sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Staphylinidae, стафилины

Tachinus sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Elateridae, щелкуны

Genus sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Phyllobius ? viridiaeris Laich. 1 (обл. нкрл. 1) Rhynchaenus ? arcticus Korot. 1 (л. нкрл. 1) Apion sp. 1 (пр. нкрл. 1) Curculionidae indet. обл. нкрл. 2

Образец 39ак

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (пр. нкрл. 1) Pterostichus sp. 1 (гол. 1) Curtonotus alpinus Payk. 1 (пр. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Phytonomus ornatus Cap. 1 (л. нкрл. 1)
Phynchaenus ? arcticus Korot. 2 (парн. нкрл. 1, л. нкрл. 1)
Apion sp. 1 (парн. нкрл. 1)

Образец 42бк

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1) Curtonotus alpinus Payk. 3 (пр. нкрл. 2, верш. пр. нкрл. 1)

Staphylinidae, стафилины

Omaliinae gen. sp. 1 (л. нкрл. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysolina? cavigera Sahlb. 1 (обл. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Rhynchaenus sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Обнажение 200. Возвышенность Оленьи Рога, вблизи сопки Айвохоноче. Абсолютные отметки высоты поверхности 90 м.

Образец 1.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Euryperis) sp. 1 (обл. нкрл. 1)? Amara sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Scarabaeidae, пластинчатоусые

Psammoporus sabuleti Раук. 1 (верш. л. нкрл.)

Образец 3.

Carabidae, жужелицы

Curtonotus alpinus Payk. 1 (л. пол. пскп. 1) Обнажение 202. Возвышенность Оленьи Рога, р. Янатояхе. Абсолютные отметки высоты поверхности 60 м.

Образец 1.

Carabidae, жужелицы

Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Pt. (Eyperopherus) costatus Men. 1 (пспк. 1)

Pt. (Euryperis) sublaevis Sahlb. 1 (л. пол. пспк. 1)

? Curculionidae indet. обл. нкрл. 1

Обнажение 203. Возвышенность Оленьи Рога, верховья безымянного ручья вблизи высоты 161 м. Абсолютные отметки высоты поверхности 150 м.

Образец 3.

Carabidae, жужелицы

Bembidion (Peryphus) sp. 1 (л. нкрл. 1)

Notiophilus aquaticus L. 1 (пр. нкрл. 1)

Elaphrus lapponicus Gyll. 1 (верш. л. нкрл. 1)

Clivina fossor L. 1 (пр. нкрл. 1)

Chlaenius costulatus Motsch. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Pterostichus (Cryobius aut Argutor) sp. sp. 5 (пспк. 2, пр. пол. пспк. 1, осн. л. нкрл. 5, верш. л. нкрл. 2, осн. пр. нкрл. 3)

Agonum sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Amara? plebeja Gyll. 1 (пр. пол. пспк. 1, осн. пр. нкрл. 1)

Trichocellus mannerheimi Sahlb. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Carabidae indet. обл. нкрл. 4

Hydrophilidae, водолюбы

Hydrobius fuscipes F. 1 (пр. нкрл. 1)

Staphylinidae, стафилины

Tachinus sp. 1 (л. нкрл. 1)

Omaliinae gen. sp. 1 (верш. л. нкрл. 1) Georyssidae Georyssus sp. 1 (л. нкрл. 1)

(ii. impii. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Phaedon sp. 1 (пр. нкрл. 1) Chrysomelinae gen. sp. 1 (л. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Otiorrhynchus? politus Gyll. 1 (обл. пспк. 1, верш. парн. нкрл. 1)

Notaris? acridulus F. 1 (пр. нкрл. 1)

Phytobius sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Geuthorrhynchus sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Apion simile Kirby 1 (пр. нкрл. 1)

Apion sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Обнажение 204. Возвышенность Оленьи Рога, ниже по течению безымянного ручья от обнажения 203. Абсолютные отметки высоты поверхности 130 м.

Образец 1.

Carabidae, жужелицы

Cychrus rostratus L. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Bembidion sp. sp. (2—3 вида) 4 (осн. л. нкрл. 2, пр. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 3)

Asaphidion sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Notiophilus aquaticus L. 1 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)

Elaphrus riparius L. 1 (пр. нкрл. 1)

Diacheila arctica Payk. 1 (обл. пспк. 1, осн. л. нкрл. 1)

Clivina fossor L. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Pterostichus (Cryobius aut Argutor) sp. sp. 21 (пспк. 5, л. нкрл. 8, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 36 осн. пр. нкрл. 19, верш. пр. нкрл. 2)

Pt. (Lyperopherus) costatus Men. 1 (л. пол. пспк. 1)

Pt. (Euryperis) sp. (sp. sp. ?) 7 (л. нкрл. 7)

Agonum sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Carabidae indet. 1 (пр. нкрл. 1)

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. sp. (2 вида) 2 (пспк. 1, пр. нкрл. 1, верш. пр. нкрл. 2)

Hydrophilidae, водолюбы

Helophorus aut Hydrochus 1 (пр. нкрл. 1) Hydrobius fuscipes F. 1 (пр. нкрл. 1)

```
Anisotomidae
```

```
Agathidium sp. 1 (л. нкрл. 1)
```

Staphylinidae, стафилины

Omaliinae gen. sp. 1 (пр. нкрл. 1)

Scarabaeidae, пластинчатоусые

Psammoporus sabuleti Payk. 1 (л. нкрл. 1, обл. л. нкрл. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

Chrysobyrrhulus aut Morychus 2 (осн. л. нкрл. 2, осн. пр. нкрл. 1, брк. I—III. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysolina sp. 1 (обл. нкрл. 2)

Curculionidae, долгоносики

Otiorrhynchus ? politus Gyll. 1 (осн. пр. нкрл. 1, обл. нкрл. 1)

Ot. ? arcticus F. 1 (обл. пр. нкрл. 1)

? Phytonomus sp. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Notaris bimaculatus F. 1 (осн. л. нкрл. 1, обл. л. нкрл. 1, осн. пр. нкрл. 1, обл. пр. нкрл. 1)

Grypus equiseti F. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Lepyrus sp. 1 (обл. нкрл. 1)

Phynchaenus sp. 3 (л. нкрл. 3, пр. нкрл. 1)

Ceuthorrhynchinae gen. sp. A 1 (пр. нкрл. 1)

Ceuthorrhynchinae gen. sp. В 1 (пр. нкрл. 1)

Apion simile Kirby 1 (пр. нкрл. 1)

Apion sp. 1 (л. нкрл.)

Curculionidae indet. 1 (пр. нкрл.)

Образец 3.

Carabidae, жужелицы

Bembidion sp. 1 (л. нкрл. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. sp. 9 (пспк. 3, л. пол. пспк. 1, осн. л. нкрл. 4, верш. л. нкрл. 1, пр. нкрл. 3, осн. пр. нкрл. 6, верш. пр. нкрл. 1)

Pt. (Lyperopherus) vermiculosus Men. 1 (осн. л. нкрл. 1)

Pt. (Lyperopherus) costatus Men. 2 (пспк. 1, л. пол. пспк. 1)

Pt. (Euryperis) sublaevis Sahlb. 1 (осн. л. нкрл.)

Pt. (Euryperis) tundrae Tschitsch. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Pterostichus sp. 1 (обл. л. нкрл. 1)

Curtonotus alpinus Payk. 1 (пр. нкрл. 1)

8 Заказ 354 113

Dytiscidae, плавунцы

Gaurodytes sp. 1 (пспк. 1)

Hydrophilidae, водолюбы

Helophorus sp. 1 (обл. пр. нкрл. 1) Coelostoma orbiculare F. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Scarabaeidae, пластинчатоусые

Psammoporus sabuleti Payk. 1 (обл. л. нкрл. 1)

Byrrhidae, пилюльщики

? Cytilus sp. 1 (пспк. 1)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysolina sp. 1 (обл. нкрл. 2) Chrysomelinae gen. sp. 1 (л. нкрл. 1)

Curculionidae, долгоносики

Grupus equiseti F. 1 (осн. пр. нкрл. 1) Phytobius sp. 2 (л. нкрл. 2) Dorytomus sp. 1 (л. нкрл. 1) Curculionidae indet. обл. л. нкрл. 1

Образец 4

Carabidea, жужелицы

Bembidion sp. 1 (л. нкрл. 1)

Patrobus? septentrionis Dej. 1 (осн. л. нкрл. 1) Pterostichus (Cryobius) sp. 1 (парн. нкрл. 1)

Trichocellus mannerheimi Sahlb. 1 (верш. пр. нкрл. 1)

Обнажение 205. Возвышенность Оленьи Рога, 2 км к востоку от высоты 161 м. Абсолютные отметки поверхности 120 м.

Образец 1.

Carabidae, жужелицы

Notiophilus aquaticus L. 1 (осн. пр. нкрл. 1)

Elaphrus riparius L. 1 (пспк. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. 4 (пспк. 4, парн. нкрл. 1, осн. л. нкрл. 3, осн. пр. нкрл. 3)

Pt. (Lyperopherus) vermiculosus Men. 1 (осн. л. нкрл. 1, обл. нкрл. 1)

Curtonotus alpinus Payk. 1 (пспк. 1)

Carabidae indet. л. пол. пспк. 1, пр. пол. пспк. 1

Curculionidae, долгоносики

Otiorrhynchus? politus Gyll. 1 (обл. нкрл. 1)

? Otiorrhynchus sp. 1 (обл. нкрл. 1)

Sitona? ovipennis Hochh. 1 (гол. 1)

Lepurus nordenskjoldi Faust 1 (пр. нкрл. 1)

Notaris bimaculatus F. 1 (обл. пспк. 1, обл. нкрл. 1)

Notaris arcidulus F. 1 (обл. пр. нкрл. 1)

Tryogenes nereis F. 1 (пр. нкрл. 1)

Coleoptera indet. обл. 1

Обнажение 208. Северное побережье мыса Дорофеевский к западу от пос. Лайда.

Образец 1.

Byrrhidae, пилюльщики

Simplocaria sp. 1 (л. нкрл. 1, пр. нкрл. 1)

Staphylinidae, стафилины

Omaliinae gen. sp. 6 (л. нкрл. 6, пр. нкрл. 2)

Chrysomelidae, листоеды

Chrysomelinae gen. sp. 1 (згрд. 1)

Curculionidae, долгоносики

Ceuthorrynchus sp. 1 (л. нкрл. 1)

Ископаемые жесткокрылые Западной Сибири и среда их обитания.

Рассмотренные местонахождения насекомых не одинаково представительны по количеству ископаемых остатков и числу выявленных видов жуков. Различна также степень охарактеризованности материалом отдельных районов Западной Сибири. Тем не менее уже сейчас можно судить об облике древних фаун жуков и некоторых особенностях природной обстановки времени их существования.

С учетом современного ландшафтно-зонального распространения жуков, встреченных в ископаемом состоянии, представляется возможным выделить три группы, или типа древних колеоптерофаун.

Первую группу образуют фауны местонахождений 430 км и Надым І. Для них характерны прежде всего относительно высокое обилие и разнообразие эварктических и гемиарктических, по терминологии Ю. И. Чернова (1978), жуков. Ареалы гемиарктов, к которым относятся, например, жужелицы *Ptero-*

stichus подродов Lyperopherus и Euryperis (Pt. vermiculosus Men., Pt. costatus Men., Pt. sublaevis Sahlb.), ограничены в основном подзонами типичных и южных (кустарниковых) тундр. Эваркты, имеющие в целом более широкое распространение в тундрах, представлены такими жуками, как жужелица Curtonotus alpinus Payk., листоеды Chrysolina septentrionalis Men., Ch. cavigera, Ch. subsulcata Men. Еще одна показательная для данного типа древних фаун группа видов — гипоаркты, населяющие южнотундровые, лесотундровые и северотаежные (особенно горные) ландшафты. К ним, в частности, относятся жужелицы Carabus truncaticollis Esch., Car. odoratus Motsch., Blethisa caltenaria Brown., Diacheila polita Fald., а также, по-видимому, большинство жужелиц Cryobius.

Важной отличительной чертой ископаемых колеоптерофаун первого типа является присутствие нескольких степных жуков. Это жужелица Carabus sibiricus Motsch., листоед Chrysolina perforata Gebl. и долгоносики Coniocleonus, в том числе Con. ferrugineus Fahr. Жуки живут сейчас в степных и отчасти лесостепных районах Сибири, значительно удаленных от местонахождений ископаемых остатков. Так, Carabus sibiricus Motsch. обитает в степях от Урала на западе до р. Лены на востоке. Chrisolina perforata Gebl., имея в целом сходное ландшафтно-зональное распространение, доходит до Забайкалья и Монголии. Coniocleonus ferrugineus Fahr. населяет преимущественно горно-степные районы юга Сибири от Алтая до Приморья и Центральной Якутии, единично отмечен на Таймыре (Коротяев, Тер-Минасян, 1977).

Следующую, вторую группу образуют фауны местонахождений Большая Хета и Дорофеевский (обр. 203/3, 204/1, 204/3, 205/1). В них фиксируется появление ряда бореальных жуков, таких как жужелицы Pterostichus подрода Argutor, Elaphrus Gyll., Cychrus rostratus L., Clivina fossor L., Chlaenius costulatus Motsch., Patrobus septentrionis Dej. Устойчиво встречается навозник Psammoporus sabuleti Payk. Примечательно также присутствие долгоносика Apion simile Kirby, тесно связанного трофически с березами, в том числе и с кустарниковыми формами. Численность и разнообразие эварктов и гемиарктов здесь заметно снижаются; несколько иным становится состав гипоарктов: вместо Diacheila polita Fald. появляется D. arctica Payk.

Последний, третий тип древних фаун жуков представлен в наших материалах только фауной местонахождения Надым II. Обращает на себя внимание присутствие здесь преимущественно бореальных форм, ограниченных в своем распространении лесной зоной. Таковы, в частности, жужелицы Pterostichus подрода Argutor. К берегам эвтрофных водоемов приурочены местообитания жужелицы Blethisa mültipunctata L. Листоеды подсемейства Donacinae тесно связаны с разнообразной приводной растительностью (питание взрослых жуков, развитие личинок)

и в своем распространении всецело ограничены лесной зоной. По-видимому, лишь немногие виды заходят в южные районы лесотундр.

Таким образом, представляется весьма вероятным, что фауна жуков местонахождения Надым II отражает в целом существование лесных ландшафтов. К сожалению, судить более детально об их конкретном облике пока трудно из-за скудности имеющихся материалов.

Заметное участие бореальных видов в сочетании с тундровыми формами в фаунах второй группы вполне определенно свидетельствует о распространении ландшафтов типа лесотундр. Именно здесь располагаются, с одной стороны, северные пределы распространения бореальных жуков (имеются в виду виды, входящие в состав сообществ лесной зоны), а с другой — крайние южные пределы распространения ряда тундровых (гипоаркты и отчасти гемиаркты) форм.

Сложнее дать палеогеографическую интерпретацию фаун первого типа. Экологические особенности большинства входящих в их состав видов жуков позволяют говорить о распространении открытых ландшафтов, похожих в целом на современные тундры. В то же время заслуживает внимания присутствие здесь отдельных степных жуков. По-видимому, для эпох существования фаун этого типа было характерно широкое развитие скорее не тундр, а своеобразных тундроподобных ландшафтов с участием степных и лугостепных растительных ассоциаций. Подобные ландшафты могли быть аналогом криоксеротических

тундростепей крайнего северо-востока Сибири. Разнообразие природных обстановок в Западной Сибири,

сменявших друг друга на протяжении плейстоцена и голоцена, конечно, не ограничивалось тремя типами сообществ: лесами таежного типа, лиственничными лесотундрами и тундроподобными ландшафтами. Уместно в этой связи упомянуть фауну жуков Мальковского местонахождения. Сколько-нибудь близкие аналоги данной фауны пока не известны: численность тундровых жуков здесь очень велика, а явными доминантами являются обитатели лугов лесной полосы и степей. Но в этой работе мы не стремились дать развернутую интерпретацию ископаемых энтомофаун Западной Сибири. Из-за скудности палеоэнтомологических материалов принадлежность некоторых рассмотренных в данной статье энтомофаун к тому или иному типу пока не может быть установлена либо устанавливается достаточно условно. Так, фауны жуков местонахождений Чембакчино, Дорофеевский (обр. 202/1, 39ак, 2/11, 42бк) следует, по-видимому, включать в первую группу. Сходство этих фаун с фаунами Надыма I и 430 км обусловлено в основном составом тундровых форм. Точно так же фауны местонахождений Горноказымск, Кошелево II, Дорофеевский (обр. 200/1, 204/4, 632, 28а) можно лишь условно отнести ко второй группе.

Несколько обособлены от последних фауны местонахождений Нижняя Агапа I и Нижняя Агапа II. Облик этих энтомофаун дает основание говорить о более суровой климатической обстановке, напоминающей скорее климат южных тундр, чем лесотундр. Нет сомнений, что дальнейшие исследования по ископаемым насекомым позволят получить более детальную картину развития экосистем Западной Сибири в прошлом.

Пользуюсь случаем выразить искреннюю благодарность Н. Г. Смирнову и А. В. Бородину (Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР) и О. Н. Станищевой (ПГО «Севморгео» НИИГА) за любезно предоставленные для изучения коллекции остатков насекомых, Б. А. Коротяеву (Зоологический институт АН СССР) за постоянную помощь в определении остатков жуков-долгоносиков.

ЛИТЕРАТУРА

Зайонц И. Л., Р. Б. Крапивнер. Стратиграфическое расчленение ямальской серии в свете новых данных.— В кн.: Сборник статей по геологии и инженерной геологии. М., 1967, вып. 6, с. 11—20.

К и с е л е в С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые Зауралья.— Пале-

онтол. журн., 1973, № 4, с. 70—73.

Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука, 1981. 116 с.

Киселев С. В., Друк А. Я., Криволуцкий Д. А. О фауне жуков и панцирных клещей из захоронений мамонтов. В кн.: Юрибейский мамонт. M., 1982, c. 44-53.

Коротяев Б. А., Тер-Минасян М. Е. Обзор жуков-долгоносиков рода Coniocleonus Motsch. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Восточной Сибири и Дальнего Востока.— Энтомол. обозрение, 1977, т. 56, № 4, с. 823—832.

Крапивнер Р. Б. Геологическое строение тобольского материка между городами Тобольском и Ханты-Мансийском. В кн.: Материалы к проблемам геологии позднего кайнозоя. Л., 1969а, с. 37-57.

Крапивнер Р. Б. Новые данные о геологическом строении района Самаровского останца.— В кн.: Материалы к проблемам геологии позднего кайнозоя. Л., 1969б, с. 58—73.

Лазуков Г. И. Антропотен северной половины Западной Сибири.

Стратиграфия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 322 с.

Назаров В. И. Антропогеновые насекомые северо-востока Белоруссни и сопредельных районов. М.: Наука, 1984, 115 с.

Постникова Е. В. Материалы к палеоэкологии верхнеплейстоценовых остракод Среднего Приобъя.— В кн.: Сборник статей по геологии и инженерной геологии. М., 1967, вып. 6, с. 21—28.

Слободин В. Я., Суздальский О. В. Стратиграфия плиоцена и плейстоцена северо-востока Западной Сибири.— В кн.: Материалы к пробле-

мам геологии позднего кайнозоя. Л., 1969, с. 115—130.

Троицкий С. Л. Морской плейстоцен сибирских равнин. Стратигра-

фия. Новосибирск: Наука, 1979, 293 с.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 1978. 165 с.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ 1988

Е. Б. ЗИНОВЬЕВ

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ПРОТОКА МЕГА

Местонахождение ископаемых остатков жуков Западной Сибири, не включенное ранее в список, расположено на протоке Мега в 20 км выше пос. Мегион на левобережье р. Оби в среднем ее течении (см. ст. Пановой и др. в наст. сб.). Горизонт с фауной насекомых находится в нижней части 20-метрового обрыва, представляющего собой фрагмент второй надпойменной террасы. Сложен песчаными мелкими линзами среди переслаивания супеси и линз торфа. Возраст толщи по радиоуглероду 33000±2300 лет (Архипов, Паничев, 1980). Из этой же толщи были получены костные остатки следующих видов мелких млекопитающих: Lemmus obensis, Dicrostonyx torqatus, Microtus gregalis, Microtus sp. (Архипов, Паничев, 1980; Смирнов и др., 1986). Материал добавляет новые сведения о плейстоценовых жесткокрылых этого района 1.

Подавляющее большинство остатков насекомых отнесено к жукам Coleoptera, отмечены единичные фрагменты перепончатокрылых Hymenoptera и двукрылых Diptera.

При описании фрагментов насекомых использовались те же обозначения морфологических терминов, что и у С. В. Киселева (см. ст. в наст. сб.).

Сем. Carabidae

Diacheila polita Fald. 19 (пспк. 12, пр. пол. пспк. 5, л. пол. пспк. 7, обл. пр. нкрл. 12, обл. л. нкрл. 16)

Diacheila arctica Payk. 2 (ncnk. 2)

Elaphrus? riparius L. 1 (обл. л. нкрл. 1)

Blethisa catenaria Brown 2 (пр. пол. пспк. 1, пр. нкрл. 1, л. нкрл. 2)

Blethisa multipunctata L. 1 (л. нкрл. 1)

Pterostichus costatus Men. 4 (пр. пол. пспк. 2, л. пол. пспк. 2, пр. нкрл. 2, обл. пр. нкрл. 1, обл. л. нкрл. 3, осн. л. нкрл. 1)

 $^{^1}$ Собран в 1982 г. Н. Г. Смирновым, А. В. Бородиным, П. А. Қосинцевым. При определении материала большая помощь автору оказана С. В. Киселевым.

Pterostichus vermiculosus Men. 9 (пспк. 3, пр. пол. пспк. 6, л. пол. пспк. 4, обл. нкрл. 2)

Pterostichus tundrae Tschitsch. 4 (пспк. 1, л. пол. пспк. 2, обл.

л. пол. пспк. 1, обл. пр. пол. пспк. 1)

Pterostichus (Cryobius) sp. 54 (пспк. 25, пр. пол. пспк. 20, л. пол. пспк. 29, пр. нкрл. 17, л. нкрл. 17, обл. пр. нкрл. 12, обл. л. нкрл. 22)

Pterostichus (Argutor) sp. 14 (пспк. 8, пр. пол. пспк. 3, л. пол.

пспк. 6)

Pterostichus (Cryobius + Argutor) sp. sp. 37 (пр. нкрл. 12, л. нкрл. 11, обл. пр. нкрл. 25, обл. л. нкрл. 21)

Agonum ericeti Pz. 2 (пспк. 2)

Agonum sp. 2 (пспк. 2, пр. нкрл. 1, л. нкрл. 2)

Curtonotus sp. 1 (пр. пол. пспк. 1)

Bembidion sp. 9 (пспк. 6, пр. пол. пспк. 1, л. пол. пспк. 3, обл. пр. нкрл. 2, л. нкрл. 2)

Dyschirius sp. 4 (пр. нкрл. 3, л. нкрл. 3, обл. л. нкрл. 1)

Carabidae indet. 4 (обл. нкрл.)

Сем. Dytiscidae

Gaurodytes sp. 17 (пспк. 9, пр. пол. пспк. 5, л. пол. пспк. 3, обл. нкрл. 5)

Сем. Staphylinidae

Tachinus sp. 50 (пспк. 2, пр. нкрл. 46, л. нкрл. 50)

Genus sp. A. 11 (пр. нкрл. 11, л. нкрл. 8).

Genus sp. В 5 (пр. нкрл. 5, л. нкрл. 3)

Genus sp. C 1 (пр. нкрл. 1) Genus sp. D 1 (л. нкрл. 1)

Сем. Byrridae

Simplocaria sp. 2 (пр. нкрл. 2, л. нкрл. 2)

Сем. Hydrophilidae

Cercyon sp. 4 (пр. нкрл. 2, л. нкрл. 4)

Сем. Anistomidae

Anistoma sp. 4 (пр. нкрл. 2, л. нкрл. 4)

Сем. Curculionidae

Apion sp. 12 (пр. нкрл. 7, л. нкрл. 12)

Phytobius? velaris 1 (пр. нкрл. 1)

Rhynchaenus sp. 1 (пр. нкрл. 1, л. нкрл. 1)
Phytonomus sp. 2 (гол. 1, гол+пспк. 1)

Анализируя состав энтомофауны, необходимо отметить преобладание гипоарктических форм (Diacheila polita, Diacheila arctica, Blethisa catenaria, Pterostichus tundrae, Pterostichus

(Cryobius) sp.), характерных для юга тундры и лесотундры. Наряду с ними встречаются как типичные субаркты (Pterostichus vermiculosus, Pterostichus costatus), так и бореальные таежные формы (Agonum ericeti, Blethisa multipunctata, Pterostichus (Argutor) sp.). Жужелицы Dyschirius и Bembidion также характерны для тайги, однако встречаются в лесотундровой и на юге тундровой зон (Крыжановский, 1983).

По составу исследуемую фауну можно условно отнести ко второй группе четвертичных колеоптерофаун, по классификации, предложенной С. В. Киселевым (энтомофауна ландшафтов, близких к современной лесотундре). Условно потому, что по составу она все же отличается от фауны названной группы, обладая определенными специфическими чертами. Прежде всего — это отсутствие некоторых жесткокрылых, весьма заметных в комплексах данного типа (Cychrus rostratus, Clivina fossor, Chlaenius costulatus, Patrobus septemtriornis), а также наличие бореальных таежных форм (Blethisa multipunctata, Agonum ericeti).

Таким образом, присутствие подобных видов, а также преобладание в исследуемой фауне насекомых-гипоарктов позволяет сделать вывод о господстве ландшафтов, близких к южной тундре и лесотундре с включением элементов таежной растительности.

При характеристике биотопического распределения насекомых необходимо отметить относительно большое число видовгигрофилов и мезофилов, привязанных к местообитаниям с умеренной и высокой степенью увлажнения. Гигрофильные виды Elaphrus? riparius, Pterostichus costatus, Agonum ericeti, Phytobius? velaris населяют хорошо увлажненные, зачастую заболоченные участки. Жужелицы Blethisa multipunctata, B. catenaria приурочены к берегам эвтотрофных водоемов, как и плавунцы Gaurodytes.

Наибольшее число остатков принадлежит к мезофильным формам. К ним относятся достаточно политопные Diacheila polita, D. arctica, Pterostichus vermiculosus, P. (Cryobius) sp., обитающие преимущественно на злаково-кустарниковых и кустарниково-разнотравных луговинах.

Виды-ксерофилы представлены в крайне незначительном количестве. Это экземпляр рода *Curtonotus*, выраженный только одним фрагментом переднеспинки. Долгоносики *Apion*, *Phytonomus* и *Phytobius* могут свидетельствовать о травянистом характере растительного покрова. Виды же рода *Rhynchaenus* преимущественно связаны с кустарниковой растительностью.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что в данном тафоценозе господствовали луговые злаково-разнотравные и кустарничково-разнотравные сообщества с включением достаточно увлажненных, возможно, заболоченных участков и небольших эвтотрофных водоемов.

Заказ 354 121

ЛИТЕРАТУРА

Архипов С. А., Паничев В. А. Террасы долины Оби.— В кн.: Палеогеография Западно-Сибирской равнины в максимум позднезырянского оледенения. Новосибирск, 1980, с. 42—64.

Крыжановский О. Л. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachypacheidae; семейство Carabidae. Л.: Наука, 1983. 341 с. (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т. 1, вып. 2).

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

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

Н. Г. ЕРОХИН

НАХОДКИ ОСТАТКОВ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЮЖНОГО ЯМАЛА

Рассмотрен материал из двух точек на речных обнажениях р. Хадыта-яха Ямало-Ненецкого автономного округа Тюменской области. Проверку и доопределение остатков жужелиц произвел С. В. Киселев (МГУ), долгоносиков — Б. А. Коротяев (ЗИН).

Описание местонахождений

Тэва. Местонахождение представляет собой 5-метровый береговой обрыв в 8 км от истоков р. Хадыта-яха. На ситах 0,5 мм отмыто три пробы грунта. Образец 1 взят из пачки ожелезненных песков (5—150) с глубины 140 см. Образец 2 из слоя погребенной древесины (ель, лиственница) с глубины 160 см. Мощность слоя 25 см (150—175). Образец 3 взят с уровня 190 см из серых супесей, слагающих слои на глубине 175—210 см. Подошва обнажения представлена сизыми глинами, в верхней части перемытыми, в нижней оскольчатыми. Исследуемые слои имеют примерный возраст 6 тыс. лет (Плотников, 1984). Найдено 189 обломков насекомых, относящихся к 109 особям 46 видов. Список ископаемых остатков приведен в табл. 1.

Лябтосё. Береговое обнажение высотой 15 м на левом берегу р. Хадыта-яха в 30 км ниже местонахождения Тэва. Толща берегового обрыва сложена песками (8—760 см) и глинами (760—1500 см). На глубине 600—700 см породы представляют собой резкое переслаивание глин и торфов в песках с прожилками погребенного детрита и слоев намывного торфа. Образец взят с глубины 660 см из слоя со слабоперистой слоистостью и гравийником. Датировки слой не имеет, но по условиям захоронения его можно условно считать плейстоценовым. Всего найдено 15 обломков, относящихся к 1.1 особям 7 видов. Материалы приведены в табл. 2.

Интерпретация фаун

Местонахождение Тэва представляет собой типичный биотоп плакорных кустарничковых зарослей южных тундр (Чернов, 1978) с соответствующими тундровыми энтомокомплексами.

Ископаемые остатки насекомых из обнажения Тэва

	Номер образца/глубина взятия, см			
Вид	1/140	2/160	3/190	
COLEOPTERA CARABIDAE				
? Nebria frigida R. Sahlb. N. gyllenhali Schoenh Diacheila polita Gyll. Elaphrus angusticollis C. Sahlb. Clivina fossor L. Bembidion (Eurytrachelus) sp. Patrobus assimilis Chd. P. septentrionis Dej. P. sp. Pterostichus (Argutor) sp. P. (Cryobius) brevicornis Kby. P. (Cryobius) brevicornis Kby. P. (Cryobius) sp. P. (Euryperis) sublaevis J. Sahlb. P. (Euryperis) sp. P. sp. sp. Agonum (Europhilus) bogemanni Gyll. Calathus melanocephalus L. Amara (Celia) sp. A. (Curtonotus) sp. A. sp1 A. sp2 Harpalus sp. Dromius linearis Ol. Carabidae indet. Carabidae scero	1 1 2 1 4 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 1 1 1 1 1			
DYTISCIDAE Hydroporus sp. Gaurodites sp. Dytiscidae bcero . HYDROPHILIDAE Hydrobius fuscipes L.	1 1 2	2 2 2	_ _ _ _	
Helophorus sp. Hydrophilidae всего STAPHILINIDAE Olophrum rotundicolle C. Sahlb. Olophrum sp. Quedius sp. Staphilinidae всего SCARABAEIDAE	1 1 1 1 1 3	1 - 1 1		
Psammoporus sabuleti Pk BYRRHIDAE Byrrhus pilula L. Simplocaria sp Byrridae <u>Bcero</u> .	3 2 1 3	_ 	_ _ _ _	
ELATERIDAE Hypnoidus riparius F.	3	_		

	Номер образца/глубина взятия, см			
Вид	1/140	2/160	3/190	
Hypnoidus sp Elateridae indet Elateridae всего . CHRYSOMELIDAE Chrysolina sp	2 3 8	_ 		
CURCULIONIDAE ? Phyllobius sp. Lepyrus arcticus Pk. Hylobius albosparsus Boh. ? Phytonomus sp1. ? Phytonomus sp2. Notaris aethiops F. N. bimaculatus F. CURCULIONIDAE indet. Curcutionidae Bcero Coleoptera Bcero LEPIDOPTERA HYMENOPTERA	1 1 1 1 5 2 1 13 74		- - - 1 - 1 7	
FORMICIDAE Camponotus herculeanus L. TRICHOPTERA DIPTERA DIPTERA	1 1	1 2 -	_ 1 _	
INSECTA BCero	77	24	8	

Ископаемая фауна насекомых по видовому составу соответствует современной энтомофауне долинных елово-лиственничных лесов среднего течения р. Хадыта-яха (Коробейников, 1980), находящихся в 50 км южнее. Это подтверждает существование в среднем голоцене в верховьях р. Хадыта-яха лесных массивов (Плотников, 1984), которые были мощнее современных долинных лесов, на что указывает наличие в ископаемом состоянии таких видов, как Agonum bogemanni Gyll., Hylobius albosparsus Boh., Camponotus herculeanus L. Haxoдки Pterostichus (Cryobius), Pt. sublaevis J. Sahlb., Quedius sp., Lepyrus arcticus Pk. показывают на одновременное, параллельное существование тундровых группировок. Поэтому можно сделать вывод, что на Южном Ямале в период голоценового оптимума (6 тыс. лет назад) росли значительные долинные леса, но не мощные леса таежного типа (Плотников, 1984).

Местонахождение Лябтосё находится в северной точке распространения на современном этапе изолированных долинных

Ископаемые остатки насекомых из обнажения Лябтосё

Вид	Всего остатков	Минималь- ное кол-во особей	Внд	Всего остатков	Мини- мальное кол-во особей
COLEOPTERA CARABIDAE Pterostichus (Euryperis) sublaevis J. Sahlb Pterostichus sp	1 1	1 1	Chrysolina spl	2 1 3	1 1 2
Carabidae indet Carabidae Bcero DYTISCIDAE Gaurodytes sp. CHRYSOMELIDAE	3 5 2	2	Fst	2 20 3 23	12 3 15

лиственнично-еловых лесов. Материал ввиду малочисленности не показателен, но наличие в ископаемом состоянии Pterostichus sublaevis J. Sahlb. и Lepyrus nordenskjoldi Fst. указывает на существование тундровых биотопов.

ЛИТЕРАТУРА

Коробейников Ю. И. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала.— В кн.: Фауна и экология насекомых Приобского Севера: Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 38—44.
Плотников В. В. Динамика лесных экосистем субарктики. Сверд-

ловск: УНЦ АН СССР, 1984. 128 с.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978, 165 c.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

А. Н. ДАНИЛОВ

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ТУНДРОВЫХ ГРЫЗУНОВ НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

Изучение динамики численности тундровых грызунов проводилось нами в 1978—1979 и 1981—1986 гг. в районе р. Хадыта-яха на Южном Ямале. В среднем и нижнем течении реки были заложены четыре постоянных участка отлова. Расстояние между двумя ближайшими участками составляло от 25 до 35 км. Кроме того, учеты численности велись при регулярных поездках в верховья р. Хадыта-яха и по ее притокам. При написании работы были использованы материалы Н. Н. Данилова по учету численности леммингов в 1970—1977 и 1980 гг.

До 1981 г. применялись маршрутные учеты. О присутствии зверьков судили по следам их жизнедеятельности и визуальным наблюдениям. Грызуны отлавливались давилками с трапиком, живоловками и линиями конусов с полиэтиленовыми заборчиками. Кроме того, в 1973 г. были проведены учеты численности леммингов с собакой, показавшие высокую эффективность в условиях тундры.

С 1981 г. учеты зверьков велись с помощью собаки (в 1985 г. для отлова тундровых полевок ограниченно применялись живоловки). На учетном участке близ бывшей фактории Хадыта места обитания грызунов картировались в течение всего периода наблюдений.

Основной район работ расположен в подзоне южных тундр и отличается большим разнообразием растительного покрова. На склонах холмов и плакоров встречаются ерниковые тундры в сочетании со сфагновыми болотами. Вдоль многочисленных ручьев преобладают ивняки. Довольно широко распространены осоково-лишайниково-моховые кустарниковые сообщества, а также другие типы кустарниковых тундр. На хорошо дренированных возвышенных участках пойменных террас и вершинах холмов попадаются лишайниковые и мохово-лишайниковые тундры из разряда пятнистых. Широко представлены, особенно на водоразделах, полигональные осоково-пушицевые кочкарные тундры, переходящие в местах избыточного увлажнения в сфагновые болота. Верхнее течение р. Хадыта-яха расположено в

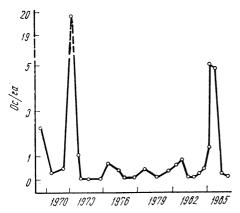


Рис. 1. Динамика численности копытного лемминга.

подзоне типичных тундр, где распространенаибольшее мохово-лишайимеют никовые и дриадовые старничковые тундры в сочетании с гипно-травяными сфагновыми болотами.

Своеобразие условий районе р. Хадыта-яха определяется наличием поднимающегося узкой по-

лосой по долине реки на 150 км к северу и способствующего проникновению на север многих животных, связанных с лесотаежным комплексом. Таким образом, наряду с типично тундровыми видами грызунов — копытным и сибирским леммингами, полевкой Миддендорфа,— в районе наших исследований обитают и такие широко распространенные виды, как полевкаэкономка и красная полевка.

Наиболее подробно изучена динамика численности копытного лемминга. Значительные подъемы численности леммингов (их принято называть пиками) наблюдались дважды: в 1973 и 1985 гг. (рис. 1). Массовые размножения леммингов более характерны для Среднего и Северного Ямала, однако изменения численности копытных леммингов, пусть и не значительные, отмечались нами регулярно. Колебания плотности популяций (за исключением подъема численности в 1982 г.) происходили синхронно с пиками численности в северной части полуострова.

Во время депрессии численность копытных леммингов в местах их постоянного обитания, т. е. наиболее оптимальных биотопах, была примерно равной в течение всего периода наблюдений и составляла 0,01-0,02 ос/га. (Все данные о плотности грызунов приводятся для оптимальных местообитаний, поскольку вследствие большого разнообразия условий, и в первую очередь растительного покрова, их трудно экстраполировать на всю территорию района работ.)

В 1979 г. средняя численность копытных леммингов составляла 0,3 ос/га, а в 1976 и 1982 гг. — примерно 0,6 ос/га. Таким образом, хотя эти подъемы не носили «пикового» характера, плотность популяции леммингов изменялась в несколько десят-

ков раз.

Наиболее ярко выраженное массовое размножение леммингов наблюдалось в 1973 г. Лемминги достигли максимальной численности к началу лета в результате интенсивного подснежного размножения. Плотность копытных леммингов составляла

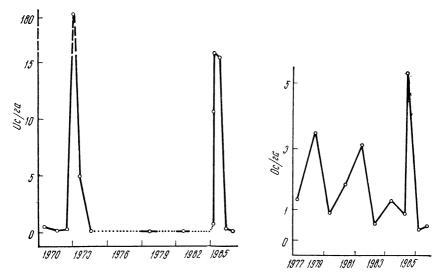


Рис. 2. Динамика численности сибирского лемминга.

Рис. 3. Динамика численности полевки Миддендорфа.

около 20 ос/га. В начале июля наступил резкий спад численности, и к середине месяца плотность копытных леммингов не превышала 1 ос/га. Причиной гибели животных была, по-видимому, эпидемия туляремии. Работавшие в тот год в районе р. Щучьей В. В. Кучерук с сотрудниками (1976) обнаружили интенсивную туляремийную эпизоотию, отмечены случаи заражения людей, работавших с грызунами. О том, что гибель леммингов носила массовый характер, свидетельствовали многочисленные находки трупиков зверьков. К концу лета численность леммингов была крайне низкой.

Подъем численности копытных леммингов в 1985 г. протекал по-другому. В предыдущем году происходило постепенное повышение числа леммингов после депрессии 1983 г. и к концу летнего размножения плотность их достигла 0,5 ос/га. К середине июня 1985 г. средняя численность леммингов составляла 1,2 ос/га. Летнее размножение было интенсивным, и к концу августа она равнялась примерно 5 ос/га. К концу сентября численность зверьков немного снизилась. Спад произошел зимой 1985—1986 гг., и к началу июня 1986 г. плотность копытных леммингов не превышала 0,1—0,2 ос/га, продолжая уменьшаться в течение лета за счет вымирания перезимовавших особей.

Интересные процессы происходят в популяциях сибирского лемминга. Интенсивное размножение вида отмечено в 1973 и 1985 гг., как и копытного лемминга (рис. 2). Но если копытный лемминг встречался на исследуемой территории в течение все-

го периода наблюдений, то сибирского лемминга после «краха» популяции в 1973 г. мы не могли обнаружить до 1985 г., т. е. до очередного подъема численности. Единичные находки сибирских леммингов относятся к 1979 и 1982 гг., но постоянные места обитания в период депрессии не были найдены.

Массовое размножение сибирского лемминга в 1973 г. было во многом сходно с таковым копытного лемминга. К началу июля, времени окончания подснежного размножения, плотность сибирских леммингов составляла около 180 ос/га, а к середине июля в результате эпизоотии сократилась до 5—6 ос/га. В конце лета обнаружить сибирских леммингов уже не удавалось.

В 1985 г. появление сибирских леммингов в районе. р. Хадыта-яха на всех учетных участках в значительном количестве было довольно неожиданным, если учесть, что в предыдущие годы они не встречались. В середине июня средняя плотность леммингов составляла 0,6—0,7 ос/га. В результате интенсивного размножения к концу июля она достигла 10 ос/га, а к середине сентября, когда завершилось летнее размножение,— 15 ос/га. К концу сентября, как и у копытных леммингов, плотность немного снизилась. Спад численности происходил в зимний период, и к началу июня 1986 г. плотность леммингов равнялась 0,1 ос/га, снижаясь в течение лета до 0,01—0,03 ос/га.

Наблюдения за динамикой численности полевки Миддендорфа проводились нами в 1978—1986 гг. попутно с учетом численности леммингов — основного объекта исследования. Поэтому получить подробную картину изменения плотности популяции полевки Миддендорфа не всегда удавалось. Однако наши данные по динамике численности свидетельствуют о колебаниях плотности популяции полевки Миддендорфа с периодом около 3 лет, сходных с динамикой численности леммингов (рис. 3).

Следует отметить, что в годы низкой численности тундровых грызунов плотность поселений полевок Миддендорфа оставалась довольно высокой по сравнению с плотностью леммингов. Наибольшая численность полевок была отмечена в конце сентября 1985 г.— в среднем 5,5 ос/га. В начале июля этого года она составляла всего 0,8 ос/га, но в результате летнего размножения возросла настолько, что полевки стали интенсивно расселяться по всей тундре, занимая биотопы, в которых прежде не встречались,— ерниковые и другие кустарниковые сообщества. После снижения численности леммингов в конце сентября 1985 г. полевки Миддендорфа ловились на участках, которые перед этим занимали лемминги, и даже в их норах. Ничего подобного не отмечалось ни в 1979 г., когда плотность полевок Миддендорфа достигала 3,5 ос/га, ни в 1982 г. при плотности популяции до 3,2 ос/га.

Полевка-экономка и красная полевка, обитающие в районе работ в основном по берегам рек, в периоды массового размножения могут занимать типично тундровые биотопы. В 1979 г.

нами отмечались отдельные поселения полевок-экономок по берегам тундровых озер. В 1985 г. красные полевки и экономки начали интенсивно заселять тундровые участки во второй половине лета. Первые поселения полевок-экономок были обнаружены по берегам тундровых озер в конце июля. В первых числах августа начали мигрировать в тундру и красные полевки. Колонии полевок-экономок располагались по берегам тундровых озер, поросших осокой, в густых ивняках по берегам тундровых ручьев. Красные полевки сначала заселили заболоченные мохово-ерниковые сообщества, затем осоково-пушицевые сфагновые болота, а к концу лета — практически все тундровые биотопы, даже сухую лишайниковую тундру. Численность красных полевок к концу сентября составляла 21 ос/га, а полевок-экономок — 3 ос/га.

В 1986 г. поселения красных полевок в тундре сохранились. В начале лета их средняя численность составляла около 0,2—0,3 ос/га. После летнего размножения плотность красных полевок в тундре возросла до 1,2—1,5 ос/га, а на одном из участков в начале сентября обитало в среднем 4,7 ос/га. В период низкой численности красные полевки предпочитали среднеувлажненные биотопы, избегая сухих участков тундры.

Таким образом, в районе р. Хадыта-яха для тундровых грызунов характерны трехлетние циклы динамики численности. Некоторые различия в структуре циклов, в плотности популяций у разных грызунов (и в первую очередь у леммингов) можно объяснить особенностями размножения каждого вида.

На наш взгляд, основной причиной резкого увеличения численности сибирских леммингов является раннее половое созревание молодых самок при повышении плотности популяции. Как нами установлено, у 92 % молодых самок на фазе подъема численности половое созревание наступало в возрасте 17—25 дней. Эти самки беременеют сразу после выхода из гнезда и расселяются в новые места обитания, являясь зачастую основателями новых поселений. Таким образом, за счет вовлечения большого числа самок в репродуктивный процесс сибирские лемминги достигают высокой численности в короткий срок. У копытного лемминга раннее половое созревание самок наблюдалось лишь при депрессии и было вызвано, по-видимому, недостатком взрослых самок.

У копытного лемминга при возрастании численности происходило изменение соотношения полов. Так, в годы низкой численности (1981, 1983 и 1986) нами отлавливалось равное количество самцов и самок, а в 1984 г. самцы составляли 51,7 % всех отловленных зверьков. В годы высокой численности преобладали самки: в 1973 г. они составляли 66,7 % всех отловленных копытных леммингов, в 1982 г.—61,5 %, в 1985 г. около 60 %. Соотношение полов у сибирского лемминга во все годы было примерно равным. Причины спада численности в 1973 г. обсуждались выше. Нам трудно судить о причинах снижения численности в 1985 г., поскольку в летний период кормовые ресурсы не были истощены, не отмечено перенаселение тундровых биотопов (хотя грызуны расселились по всей тундре), распределение зверьков было довольно равномерным.

Весной 1986 г. при обследовании района визуально не было отмечено значительных потрав кормовых запасов в зимний период, которые свидетельствовали бы о напряженных отношениях

между пищевыми ресурсами и их потребителями.

Особенности пространственного распределения грызунов рассматривались ранее (Данилов, 1984; 1985). В дополнение к опубликованным данным следует отметить, что в 1985 г. нами обнаружены поселения сибирских леммингов в лесу, особенно в ельниках-зеленомошниках. Молодых леммингов встречали на всех участках лесной полосы.

ЛИТЕРАТУРА

Данилов А. Н. Некоторые вопросы экологии леммингов на Южном Ямале.— В кн.: Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск, 1984, с. 28—32.

Данилов А. Н. Динамика пространственной структуры населения копытных леммингов на Южном Ямале.— В кн.: Распределение и численность наземных полюствова Ямал Свердловск 1985 с 77—82

наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск, 1985, с. 77—82. Кучерук В. В., Доброхотов Б. П., Мещерякова И. С., Некрасова Л. И. Тундровый тип природных очагов туляремии на Ямале и Югорском полуострове.— Зоол. журн., 1976, т. 55. вып. 3, с. 421—425.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ · 1988

В. С. БАЛАХОНОВ, Н. А. ЛОБАНОВА, В. В. ПАВЛИНИН, В. Г. ШТРО

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОДЗОНЕ КУСТАРНИКОВЫХ ТУНДР ЯМАЛА

Работа проводилась в течение четырех лет (1978—1981 гг.), в основном в июле, на постоянных площадках (рис. 1) в южной подзоне кустарниковых тундр п-ова Ямал (Сосин и др., 1979). При учете численности грызунов пользовались единой методикой (Сосин и др., 1985), выбранной из-за ее простоты, значительной величины облавливаемой площади (длина линии 250 м); были опробованы такие методы, как ловчие конусы, обычные давилки со стандартной приманкой, учеты с собакой. Результаты учетов приведены в таблицах 1 и 2. Наиболее полное представление о видовом составе дают уловы конусами, но, во-первых, по мнению Н. В. Тупиковой (Тупикова, Емельянова, 1983), конусо-сутки отражают не уровень численности грызунов, а интенсивность двигательной активности, и, во-вторых, установка их в тундре в первых числах июля практически невозможна из-за близкого уровня мерзлоты. Учитывая сказанное, и было решено остановиться на давилках с трапиком, используя в качестве приманки изюм. Как вспомогательный применяли учет относительной численности грызунов с помощью собаки (западносибирская лайка) на маршруте. Интересно сопоставить данные по отлову грызунов с помощью стандартной линии ловушек с трапиком и в добыче собаки, которую можно рассматривать (в приближенном виде) как одного из наземных хищников, хотя бы такого, как песец. Общая добыча собаки в расчете на единицу маршрута в 1980 г. увеличивается по сравнению с предыдущим годом (4,8 против 3,2 экз. на 10 км маршрута). Но если по данным стандартной линии в 1979 г. преобладал сибирский лемминг (1,07 экз. на 100 ловушко-суток, копытный — 0,40 экз.), то в добыче собаки в этот год копытный лемминг составил около 60 % (табл. 3), или 1,9 экз. на 10 км (доля сибирского 0,5 экз. на 10 км). В 1980 г. в период спада численности леммингов добыча собакой обоих видов стала почти одинаковой, т. е. повысилась доля сибирского и значительно снизилась-- копытного лемминга, но при этом возросла доля полевок (0,6 экз. — узкочерепная, 0,3 экз. — полевка Мидден-

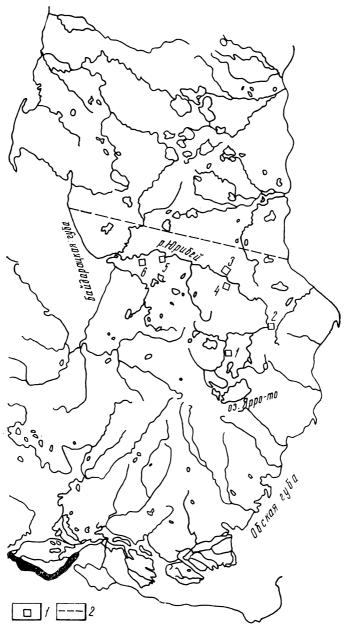


Рис. 1. Расположение учетных площадок (1) в кустарииковых тундрах п-ова Ямал (2— северная граница кустарииковых тундр).

Таблица 1 Соотношение видов грызунов, отловленных разными способами в 1978 г. (экз. на 100 ловушко-суток и на 10 конусо-суток)

	Вид грызунов					, ¥	
Метод отлова	Красная полевка	Қопытный лемминг	Сибирс- кий лем- минг	Узкоче- репная полевка	Полевка Миден- дорфа	Кол-во ло- вушко-суток	n
Давилки с трапиком Давилки обычные Ловчие конусы	9,1 - 8,3	18,2 — 8,3	27,3 17,0 50,0	9,1 66,0 12,5	36,4 17,0 20,8	1150 700 111	11 6 24

Таблица 2 Соотношение видов грызунов в различные годы (давилки с трапиком), %

				В среднем				
Год лову	Год	Кол-во ловушко- суток	Красная по ле вка	Копытный лемминг	Сибирс- кий лемминг	Узкоче- репная полевка	Полевка Мидден- дорфа	за год, экз. на 100 ло- вушко- суток
:	1978 1979 1980 1981	1150 750 1350 1200	9,1 5,7 5,1	18,2 17,6 10,2 50,0	27,3 47,1 28,9 50,0	9,1 11,9 23,0	35,4 17,6 32,8	0,9 2,3 2,6 0,2

Таблица 3 Соотношение видов грызунов в добыче собаки, %

Год		Вид грызунов					
	Протя- женность маршру- та, км	Красная полевка	Копытный лемминг	Сибирс- кий лем- минг	Узкоче- репная полевка	Полевка Мидден- дорфа	Не опре- делен
1979 1980	132 217	42 — 103 0,9	59,5 25,2	14,3 26,5	4,8 12,6		21,4 32,0

Таблица 4 Плотность распределения нор песца в кустарниковых тундрах Ямала (на 10 км²)

Участок	Площадь	Кол-во нор	Плотность
1	100	18	1,8
2	90	12	1,3
3	75	14	1,9
4	70	13	1,9
5	95	23	2,4
6	70	19	2,7

Степень эксплуатации норовищ песцами в подзоне кустарниковых тундр, %

	Норовища				
Год	занятые выводками	посещаемые	пустующие		
1979 1980 1981	17,9 36,5 9,1	17,9 30,8 9,1	64,2 32,7 81,8		

дорфа, 0,05 экз. — красная полевка). Таким образом, и в этом случае также наблюдается несоответствие: узкочеренной полевки в добыче собаки больше, чем полевки Миддендорфа, а по данным стандартной линии — наоборот. Анализируя полученный материал, можно предположить, что доступность того или иного вида грызунов для хищника определяется не только численностью, но и особенностями экологии и состоянием популяции жертвы. Так, имеются предположения о том, что доступность для хищника копытного лемминга с его груптовыми норами значительно ниже, чем сибирского (Сдобников, 1955; Сосин и др., 1985). По нашим наблюдениям, подвижность зверьков в колониях узкочеренной полевки, особенно при повышении плотности их заселения, очень велика. В пределах колонии они интенсивно передвигаются по проторенным дорожкам, издавая при этом громкий писк. Добыча хищника, попадающего в такую колонию, вероятно, должна увеличиваться. Кроме того, именно в летний сезон 1980 г. узкочерепные полевки в обследуемом районе были поражены кожной инфекцией (оголенные участки шкурок), что могло ослабить животных и способствовать увеличению их доли в добыче собаки. В связи с этим предполагаемый метод учета численности тундровых видов грызунов с помощью собаки (Ельшин, 1983), вероятно, не совсем точно будет отражать ее. Следует помнить, что разные по характеру, темпераменту, породам собаки могут дать несравнимый материал. Необходимо иметь в виду также усталость собаки, работающей в течение многих часов маршрута. Более точным, безусловно, является абсолютный отлов на огороженных площадках (Ельшин, 1981) или отлов с помощью большого количества ловушек на неогороженных участках (Тупикова, Емельянова, 1975). Однако тот и другой методы требуют больших затрат энергии и средств, и для подвижных отрядов, способных за короткое время охватить исследованиями значительные территории, оказываются неприемлемыми.

Распределение и численность грызунов

В кустарниковых тундрах Ямала обитает шесть видов мелких млекопитающих: сибирский и копытный лемминги, полевки

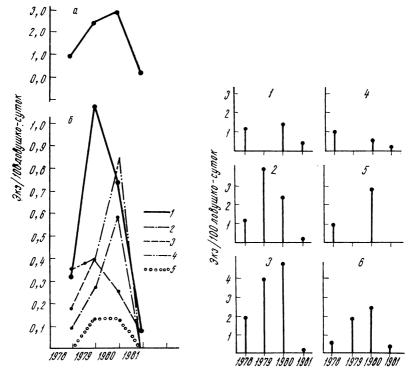


Рис. 2. Динамика численности грызунов в кустарниковых тундрах Ямала в 1978—1981 гг. (а — общая, б — по видам).

1 — сибирский лемминг; 2 — узкочерепная полевка; 3 — копытный лемминг; 4 — полевка Миддендорфа; 5 — красная полевка.

Рис. 3. Динамика численности грызунов на каждой из учетных площадок.

(Миддендорфа, узкочерепная и красная), а также тундряная бурозубка. По учетным данным одних исследователей, фоновым видом грызунов здесь является сибирский лемминг (Тупикова, Емельянова, 1975; Карасева и др., 1976), других — узкочерепная полевка (Ельшин, 1982). По соотношению видов грызунов в погадках хищных птиц и желудках песцов, в кустарниковых тундрах преобладает сибирский лемминг (Дунаева, 1948; Дунаева, Кучерук, 1941; Дунаева, Осмоловская, 1948; Ельшин, Шубин, 1983). Следует однако заметить, что, по последним исследованиям (Yalden D. W., Yalden P. E., 1985), этот метод определения соотношения видов в природных популяциях требует уточнения.

По нашим данным, соотношение видов грызунов в обследуемом районе в течение четырех лет было различным (рис. 2). В среднем за эти годы сибирский лемминг составил 46,3 %, или 0,85 экз. на 100 ловушко-суток; полевка Миддендорфа — 23,4,

или 0,45; узкочерепная полевка — 17,1, или 0,31; копытный лемминг — 12,2, или 0,22 и красная полевка — 3,6 %, или 0,07 экз. Совершенно ясно, что такое соотношение видов относится к конкретным территориям (обследованная часть подзоны) и времени (четыре года), в течение которого наблюдались пик численности и депрессия грызунов. В каждый отдельный год это соотношение может меняться. Так, в 1978 г. доминировала полевка Миддендорфа, в 1979 — сибирский лемминг, в 1980 — снова полевка Миддендорфа (см. рис. 2, б), но в другие годы и на отдельных участках подзоны может, вероятно, доминировать и узкочерепная полевка (Ельшин, 1982). Численность грызунов за исследуемый период (общая, в сумме по всем видам) была наибольшей в 1980 г. и минимальной — в 1978 и 1981 гг. (рис. 2, а). При анализе динамики численности отдельно по каждому виду (см. рис. 2, б) прослеживается синхронность изменения численности обоих видов леммингов, а также полевок. т. е. лемминги достигли пика численности в 1979 г., а полевки в 1980 г. На трех площадках из шести (рис. 3) совершенно четкий пик численности грызунов пришелся на 1980 г., менее явный пик (с меньшей амплитудой) — на 1-й площадке. На 2-й площадке пик численности падает на 1979 г., а на 4-й все годы численность грызунов была низкой и только в 1978 г. несколько выше. Таким образом, разовые пробы определения численности грызунов на ограниченной территории не могут отражать ее уровень во всем регионе (хотя бы таком, как подзона кустарниковых тундр). Численность грызунов синхронно изменяется на достаточно большой, но ограниченной площади. Исходя из этого, не следует рекомендовать изучение динамики численности грызунов по разовым пробам и в ограниченном районе это может исказить действительную картину.

Изменение численности мышевидных в целом на обследованной территории таково, что она всегда выше в центральной части полуострова, и при депрессии ее амплитуда значительнее в этой части (рис. 4).

Для характеристики популяционных параметров грызунов использовались данные по возрастному и половому составу популяции, успешности размножения в каждом сезоне, соотношению возрастных групп популяции в конкретный период, поскольку известно, что эти показатели в значительной степени отличаются на разных фазах динамики численности (Krebs et al., 1973; Myers, Krebs, 1974). Для анализа брали всех особей, добытых в данный сезон (отловленных в учетные линии давилок, собранных на гнездах канюков, отловленных собакой и т. д.).

Сибирский лемминг (Lemmus sibiricus Kerr., 1792). В 1978 г. (с 30 июня по 25 июля) на шести участках отловлено 17 особей. В выборке преобладали самцы — 71 %. В первой декаде июля в уловах присутствовали две возрастные группы: старые

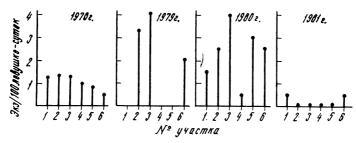


Рис. 4. Распределение грызунов на обследованной территории и уровень их численности по годам.

особи массой от 50 до 60 г и более молодые — от 40 до 43 г. Самцы все половозрелые, самки на разных стадиях беременности, но более крупные имели наряду с мелкими эмбрионами пятна первой беременности. Среднее количество эмбрионов у самок первой группы — 6,3 (n=3). Единственная самка второй группы (масса 43,5 г) имела девять эмбрионов. Таким образом, в первой декаде июля в популяции сибирского лемминга в кустарниковых тундрах Ямала шло интенсивное размножение, начавшееся, вероятно, не менее месяца назад. Возможно, было и зимнее размножение, о чем говорит присутствие в выборке относительно мелких особей (массой около 40 г).

В конце второй декады июля в уловах начали отмечать молодых особей (массой от 18 до 30 г) весенних сроков рождения, которые составили 83 % выборки. Единственная самка этой группы (массой 31,5 г) имела восемь мелких эмбрионов. Анализ материала показывает, что летом 1978 г. у этого вида успешно шло размножение и к концу июля популяция уже на 60-70 % состояла из молодых особей. Средняя плодовитость самок — $7,2\pm0,8$ эмбрионов. Все это свидетельствует о благополучном состоянии популяции, которая находилась в фазе роста численности.

В 1979 г. для анализа использовано 11 особей. В первой декаде июля в выборке присутствовали особи массой 20 и 80—90 г, что говорит о ранневесеннем начале размножения и, вероятно, о незначительном зимнем размножении. Старые особи были значительно крупнее, чем в этот же период 1978 г. Количество эмбрионов у старой самки (массой 90 г) — 11, а у молодой (массой 20 г) — три. Из этого можно заключить, что весной 1979 г. у леммингов интенсивно шло размножение. Отмечается раннее половое созревание особей, что характерно для фазы роста лемминговых популяций (Чернявский, Ткачев, 1982). Кроме того, известно, что у мышевидных грызунов в фазе пика численности особи становятся крупнее (Муегs, Krebs, 1974). Это подтверждает, что в июле 1979 г. популяция леммингов достигла пика численности (см. рис. 1, б).

В третьей декаде июля процент молодых в выборке увели-

чился до 52 %, причем, как и в предыдущем году, сохранились старые размножающиеся особи, но среднее число эмбрионов на самку в обоих группах ниже средней плодовитости 1978 г. (5 против 7,2 эмбриона). Таким образом, несмотря на малое количество материала, очевидно, что популяция леммингов находится в фазе пика численности и только в последней, третьей декаде появляются признаки, характерные для фазы ее спада.

В 1980 г. выборка была несколько больше — 33 экз.: 7 — в первой декаде, 10 — во второй и 16 — в третьей.

В первой декаде июля все отловленные животные половозрелы. Старые особи массой 75—90 г составляли 80 % выборки. Самки на разных стадиях беременности, старые имели в среднем 5,5 эмбриона, молодая самка — 8 эмбрионов.

Во второй декаде июля 50 % отловленных животных — старые особи массой свыше 70 г, из них 60 % — самки. Плодовитость их 6,2 эмбриона. Молодые особи ранневесенних сроков рождения составили 40 % выборки. Из них две особи — самец и самка массой 22 и 25 г — не половозрелы. Самки массой 34 и 38 г имели четыре и восемь эмбрионов. Самцы этой весовой группы не половозрелы.

В третьей декаде только 11 % выборки — старые животные. Особи зимних и ранневесенних генераций составили 61 % выборки, из них большая часть (73 %) — самцы. Из трех самок этой возрастной группы одна была с эмбрионами (7 шт.), вторая имела семь пятен, а третья — утолщенную матку, но без признаков беременности. Молодые особи составляли 22 % выборки, причем из них 50 % самок, и плодовитость их — 4,5 эмбрионов в среднем. Средняя плодовитость самок всех возрастных групп в этот период — 5,7 эмбрионов, что ниже, чем год назад. Таким образом, в популяции сохранялась тенденция к изменениям, связанным с фазой снижения численности: число самцов превышало число самок, последние снижали плодовитость, некоторые из них не вступали в размножение и т. д.

В 1981 г. наблюдалась глубокая депрессия численности грызунов всех видов, поэтому был добыт всего один экземпляр этого вида — самец массой 51 г.

Копытный лемминг (Dicrostonyx torquatus Pallas, 1779). В 1978 г. все копытные лемминги (шесть) отловлены в первой декаде июля, из них две самки. В выборке присутствовали особи массой от 24 до 70,5 г, что свидетельствует об успешности размножения. Возрастной состав таков: молодые особи — 16 %, средневозрастные группы — 68 %, остальное — старые особи. Наличие эмбрионов у молодой самки (6 шт.) и пятен у старой свидетельствует об успешности размножения копытного лемминга, раннем половом созревании самок и вступлении их в размножение, значительной плодовитости и в конечном счете — благополучии популяции.

В 1979 г., по данным учетов стандартной линии давилок, численность копытного лемминга находилась на самом высоком уровне за все четыре года.

Узкочерепная полевка (Microtus gregalis major Ognev, 1918). В кустарниковых тундрах это один из многочисленных видов грызунов, и в некоторые годы, вероятно, может доминировать в численности, по крайней мере, на определенных участках, что и было отмечено С. В. Ельшиным (1982).

В 1978 г. добыто 11 особей этого вида. В первой декаде — четыре, массой от 30 до 54 г. Из них один старый самец имел инволюированные семенники, но два других массой 42 и 48 г были половозрелыми, с развитыми семенниками. Самка массой 30 г с темными пятнами в матке, что, вероятно, говорит о полснежном размножении. Во второй декаде из четырех отловленных особей — три самца разных возрастных групп массой 13, 40 и 60 г. Два последних были половозрелыми, молодой — с недоразвитыми семенниками. Самка массой 11,5 г имела 4 эмбриона средней величины. В третьей декаде размножение продолжалось. Отловлены два старых самца массой около 75 г с хорошо развитыми семенниками, старая самка массой 69 г с 9 крупными эмбрионами, два из которых (по одному в каждом роге матки) резорбирующиеся, и молодой самец массой 38 г с неразвитыми семенниками. Все это подтверждает, во-первых, раннее половое созревание самок узкочерепной полевки, выявленное еще К. И. Копеиным (1958), а также отмеченную нами задержку в половом созревании самцов сеголеток, несмотря на их непрекращающийся рост. Наличие резорбирующихся эмбрионов, низкая плодовитость самок сеголеток (4 эмбриона) говорят о низком воспроизводстве популяции летом 1978 г., однако вступление в размножение самок сеголеток с очень низкой массой — показатель того, что в популяции наметилась тенденция к росту численности.

В 1979 г. отловлено и использовано для анализа пять экземпляров полевки. Самцы массой 50—60 г все половозрелые, самки двух возрастных групп: старая (массой 58 г) имела 8 крупных эмбрионов, а молодая (20 г) — шесть пятен. Несмотря на незначительный материал, хорошо заметно увеличение плодовитости самок (по сравнению с 1978 г.), особенно младших возрастных групп, которые также принимали участие в размножении. Численность узкочерепных полевок в этом году находилась на фазе подъема.

В 1980 г. наблюдался пик численности узкочерепной полевки. Для анализа использовано 195 особей, отловленных в течение июля. В первой декаде из 23 особей молодые неполовозрелые самцы массой от 9,3 до 11,8 г составили 48%, молодые самки этой весовой группы — 8,7%, и все беременные (по 9 эмбрионов). Взрослые самки (группа 30—40 г) также были беременны (от 8 до 11 эмбрионов). Самцы этой группы в уловах

отсутствовали. Старые особи массой свыше 40 г составляли 26 % выборки, из них половина — самки, тоже все беременные (от 10 до 13 эмбрионов). Из этого материала видно, что в начале лета в популяции узкочерепной полевки интенсивно шло размножение, плодовитость самок была выше по сравнению с предыдущим годом, молодые особи принимали участие в размножении, которое, по-видимому, началось рано, так как уже в первой декаде июля в выборке присутствует значительный процент особей весеннего срока рождения, чего не было в предыдущие годы.

Во второй декаде июля в выборке присутствовали все возрастные группы популяции массой от 8 до 68,5 г. Самки составляли 42,4% от всех особей выборки (n=33). Из них группа молодых животных (до 20 г) составила 35,7 % выборки, и только 40 % особей этой группы половозрелые. Их масса — 17,0 и 19,0 г, они имели по семь пятен первой беременности. Половозрелые самки всех возрастных групп составляли 78,6 %, но только часть из них имели эмбрионы (54,5 %), остальные с пятнами (от 7 до 13 шт.). Среднее число эмбрионов беременных самок равно 8,0 (от 3 до 12, n=6). Наибольшей плодовитостью отличались самки старших возрастов, а в группе молодых самок отмечен 21 % неполовозрелых, чего не было в первой декаде месяца. Таким образом, в популяции узкочерепной полевки во второй декаде июля появились признаки включения внутрипопуляционных механизмов регуляции численности, выразившиеся в задержке полового созревания самок-сеголеток и выбывании их из репродукционного цикла.

В третьей декаде июля из 137 особей выборки 8 % составили старые особи свыше 60 г массой, причем большая часть из них (72,2 %) — самцы. Доля молодых особей (до 10 г) — 12 % всей выборки. Среди самок этой группы (31,8 % от всех самок) нет ни одной половозрелой. В более старшей возрастной группе (от 10 до 20 г) также не было ни одной беременной самки, между тем они составили 52 % особей этой группы и 15,3 % всей выборки. Более того, в следующей группе — массой 20 до 30 г — размножавшиеся самки составили только 38,5 %, а средняя плодовитость их — 5,7 эмбриона. Это очень хорошо показывает, что начавшаяся во второй декаде июля задержка полового созревания самок-сеголеток продолжается, самки-сеголетки массой 20—30 г сохраняют тот же процент особей, не участвующих в размножении, что и группа во второй декаде. Вновь родившиеся и подрастающие самки в размножение не вступают, хотя в первой декаде эта возрастная группа (массой 10-20 г) активно участвовала в размножении и все самки были на разных стадиях беременности. Основная часть размножающихся самок в этот период представлена старшей возрастной группой (масса 40—60 г), которая составляет 31 % от всех самок популяции и 64 % от размножающихся самок. Однако в данный период лишь 66,6% самок еще продолжают размножаться, остальные только с пятнами прежних беременностей. Средняя плодовитость в группе составила $9,2\pm0,4$ эмбриона (n=12).

Таким образом, у узкочерепной полевки в 1980 г. уже со второй декады июля заметны признаки вступления в действие внутрипопуляционных механизмов регуляции численности, и, несмотря на то, что самки старших возрастных групп продолжали еще размножаться, в целом воспроизводство популяции резко сократилось за счет выбывания из репродукционного цикла самок младших возрастных групп.

Полевка Миддендорфа (Microtus middendorffii Poljakov, 1881). Это один из доминирующих видов грызунов подзоны кустарниковых тундр Ямала и в некоторые годы может превосходить по численности даже сибирского лемминга (как это было в 1978 и 1981 гг., см. рис. 2, б).

В 1978 г. из семи отловленных в течение июля особей 57 % приходилось на долю самок, которые были на разных стадиях беременности, а среднее количество эмбрионов составило $9.7\pm0.6~(n=4)$. В третьей декаде июля размножались и молодые самки (массой 17,5 г — 8 эмбрионов), а молодой самец этой же возрастной группы (19 г) был неполовозрелым, т. е. наблюдалась такая же картина, как и у узкочерепной полевки: на подъеме численности в размножение вступали самки младших возрастных групп. В 1979 г. отмечался дальнейший рост численности полевки Миддендорфа и в третьей декаде июля в выборке присутствовали молодые особи массой около 10 г. К сожалению, выборка из популяции этого вида в 1979 г. очень мала, и определенных выводов, подтверждающих некоторый рост численности (по данным стандартной линии) сделать не представляется возможным. В 1980 г. отмечен пик численности полевок, в том числе и полевки Миддендорфа. Основная часть выборки приходится на третью декаду июля. Старые особи массой более 50 г составляли около 50 % выборки, из них более половины — размножающиеся самки, имеющие в среднем 7.8 ± 0.3 эмбриона (n=3). Минимальная масса размножающейся самки — 29,5 г. Самки меньшей массы (21—22 г) в размножение не вступают, т. е. происходят те же внутрипопуляционные изменения, связанные с высокой численностью: снижение плодовитости самок (7,8 против 9,7 эмбриона), задержка полового созревания сеголеток и т. д. В 1981 г. этот вид отсутствовал в уловах.

Красная полевка (Clethrionomys rutilus Pallas, 1779). Типичный представитель таежного териокомплекса красная полевка в силу своей экологической пластичности проникает на Ямал до северной границы кустарниковых тундр (Дунаева, 1948) и, котя повсеместно в этой подзоне редка, динамика ее численности синхронна с таковой других видов тундровых полевок—

узкочерепной и Миддендорфа, отличаясь меньшей амплитудой. Красная полевка обитает здесь в сухих незатопляемых кустарниках по берегам рек, на склонах увалов, оврагов, других складок местности с преимущественно южной экспозицией. Занимая эти биотопы, она даже в годы высокой численности не достигает здесь значительной плотности. Анализ возрастного и полового состава популяции в связи с динамикой численности провести не представляется возможным ввиду незначительности материала: в каждый сезон добывались единичные экземпляры, и все они были самцы массой от 18 до 29 г.

Другие растительноядные животные, являющиеся наряду с мышевидными грызунами потребителями растительной массы в тундрах, представлены зайцем-беляком и северным оленем. Последний в диком виде в подзоне не встречается в современное время, а стада домашних оленей при сезонных кочевках дважды в год пересекают бассейн р. Юрибей, оказывая значительное воздействие на наземные биогеоценозы.

Заяц-беляк (Lepus timidus Linnaeus, 1758). В кустарниковых тундрах обычен, встречается здесь круглогодично, обитая по берегам рек и склонам различных элементов ландшафта, покрытых относительно высоким ивняком. Здесь он находит достаточно хорошие убежища и кормовые условия. Часто местами жировок зайца являются участки открытых тундр, непосредственно примыкающих к ивняковым ассоциациям. Дело в том, что в конце зимы и ранней весной зайцы бывают вынуждены кормиться на таких участках, мощность снегового покрова которых в результате выдува минимальна. Здесь ранней весной отмечаются скопления зайцев, практически не реагирующих на приближение человека, скапливается большое количество помета, остающегося после жировок. В долинах относительно крупных рек, таких как р. Юрибей, заяц тяготеет к коренным берегам, пологим склонам распадков, где находит места для лежек, а в летнее время — убежища от гнуса. Такие убежища представляют собой вырытые в грунте норы длиной до 60-80 см и даметром до 16 см, а также углубления в виде открытой лунки с обязательным валиком, прикрывающим заднюю часть зверька.

Время появления молодых зайцев в северной части кустарниковых тундр Ямала задерживается примерно на 15 дней по сравнению с южной частью подзоны, т. е. период спаривания можно отнести на начало июня. Об этом свидетельствует величина эмбрионов самки, добытой 6 июля 1978 г. в среднем течении р. Юрибей. Она имела 8 эмбрионов массой от 56 до 67,3 г, в то время как 7 июля этого же года самка из южной части подзоны (р. Хадыта) имела 5 эмбрионов массой от 111,0 до 124,0 г, что соответствовало примерно двухнедельной разнице в росте эмбрионов.

На пешеходных маршрутах в пределах постоянных площадок в 1978 г. было встречено три зайца, что составило 0,05 экз. на

10 км маршрута, в 1979 г. зайцев не встречали, а в 1980 г. зафиксировано шесть встреч, или 0,16 экз. на 10 км, в 1981 г.— два зайца, или 0,06 экз. Таким образом, по количеству встреч зайцев на маршрутах можно говорить о более высокой их численности в 1980 г.

Песец (Alopex lagopus Linnaeus, 1758). Распространен по всей территории кустарниковых тундр, встречается в отдельные годы в лесотундре и в пойме р. Обь. Учет численности этого вида обычно ведется по степени занятости его нор в летний период, когда песец становится оседлым (Скробов, 1961). Несмотря на то, что для получения надежных данных необходим большой объем работ, особенно в годы слабого размножения (Смирнов, 1960), занятость нор служит одним из главных источников информации о промысловых запасах песца (Скробов, 1963, 1966; Куксов, Павлов, 1977). Количество и качественное состояние нор характеризуют потенциальную пригодность территории для летнего обитания. Различия в качестве нор на единицу площади показывают, вероятно, неравноценность биотопических условий и (соответственно) разную степень их эксплуатации.

Плотность нор увеличивается на западной стороне полуострова и минимальна на 2-м участке, наиболее близко расположенном к Обской губе, т. е. восточной стороне полуострова (табл. 4). В пределах каждой из площадок норы распределены относительно равномерно. Среднее расстояние между ближайшими норами составляет $2 \text{ км} \ (n=121)$. На размерах и состоянии норовища сказывается частота его использования. Некоторые занимаются выводками ежегодно. Вполне возможно и постоянное обитание одних и тех же особей или их потомков в норах, как это отмечено для острова Врангеля (Соколов, Овсянников, 1984) и Аляски (Eberhardt et al., 1983).

Крупные, хорошо разработанные норовища с 25—40 отнорками чаще занимаются выводками, чем мелкие (5—10 отнорков). Последние чаще всего пустуют. Из 21 норы, хотя бы однажды занятой выводком за период работ, лишь две имели по 12 отнорков. Остальные по 15 и более (в среднем — 24). Норы, ни разу за это время не занимавшиеся выводком (16), имели в среднем 13 отнорков. Распределение нор с различной степенью эксплуатации за период обследования представлено в табл. 5.

Известно, что занятость песцами нор сильно зависит от экологических условий, из которых основная роль принадлежит состоянию кормовой базы в данный год. От этого зависит процент занятости нор выводками — важнейший показатель количественного и качественного состояния популяции (Геллер, 1969; Сдобников, 1959; Куксов, Якушкин, 1977; Сосин и др., 1985). Так, наибольшее число нор, занятых выводками, отмечено в кустарниковых тундрах в 1980 г., когда наблюдалась наибольшая численность грызунов, а пустующих норовищ было больше все-

го в 1981 г.— году депрессии численности мышевидных. Необходимо отметить также, что в 1980 г. в значительной степени усилилась роющая деятельность песцов в обследуемом районе. В июле чистились и рылись новые отнорки на больших норовищах, обновлялись старые, в прежние годы не посещаемые норовища, появлялись вновь открытые норы. При этом выбрасывалось на поверхность большое количество грунта, и практически не было норовища или норы, осмотренных нами, которые не были бы затронуты или разрыты песцами.

Ландшафтное расположение и строение нор зависят в основном от особенностей рельефа, характера окружающей местности, наличия водоемов, возможности обзора, глубины сезонного протаивания грунта, мощности снегового покрова в данный гол.

Анализ расположения нор по экспозиции, приуроченности к определенным формам рельефа показал несущественное расхождение с данными В. Д. Скробова (1963). На размер норовища определяющее влияние оказывает количество отнорков. что в свою очередь свидетельствует о продолжительности занятости этой норы в течение ряда лет. В подзоне кустарниковых тундр около 40 % приходится на норовища с количеством отнорков 10 и менее и лишь 3 % — на норы с 40 и более отнорками. Средняя площадь норовища равна 137 м², что почти в два раза меньше площади нор в типичных тундрах (Сосин и др., 1985), а среднее расстояние до воды составило 50 м. Вероятно, из-за малых размеров нор и их малозаметности в первый год обследования (1978) далеко не все из них были учтены. В среднем в 1978 г. на обследуемой площади обнаружено только 7 % нор. Всего же за четыре года маршрутных учетов на тех же участках было выявлено 92 % нор (от общего числа обнаруженных за все годы работы). Следует заметить, что из шести нор, закартированных в последние годы, три могли возникнуть недавно, однако возможно, что были обновлены очень старые обрушившиеся и заросшие норы, как это наблюдалось при высокой роющей деятельности песцов летом 1980 г.

Таким образом, территория кустарниковых тундр 'Ямала не является основным районом норения песца и занимает промежуточное положение между типичными и арктическими тундрами, где плотность нор составляла 2,5 и 1,3 на 1 км² соответственно (Сосин и др., 1985).

Волк (Canis lupus Linnaeus, 1758). За все годы работы в пределах подзоны ни разу не удавалось наблюдать волков, но следы обнаруживались на эоловых обнажениях вершин холмов ежегодно.

Горностай (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758). Обычен для данного района. Остатки часто встречались в погадках хищных птиц, а в 1980 г. одна пара сделала гнездо в старом незанятом норовище песцов.

Тундряная бурозубка (Sorex tundrensis Merriam, 1900). В кустарниковых тундрах обычна. «Еще А. Ф. Миддендорф наблюдал ее под 71° с. ш. и отметил активную деятельность в зимнее время. На полуострове Ямал ее отмечал В. М. Житков в районе озер Ней-то, на р. Юрибей ее нашел Н. Н. Спицин» (Шварц, 1959, с. 256). Нами в 1978 г. при отлове грызунов конусами были добыты 6 экз. этого вида, но в дальнейшем в линии давилок она не попадалась.

К видам, не характерным для кустарниковых тундр, но в некоторые годы проникающим сюда, следует отнести бурого медведя и лося. В 1980 г. мы встречали след медведя на песчаной отмели р. Юрибей в районе р. Юр-яхи, а оленеводы в 1981 г. встречали медведя в районе р. Хуты-яхи. Оленеводы же рассказывали о встречах с лосем в устье р. Морды-яхи, т. е. значительно севернее обследованного нами района.

Таким образом, для подзоны характерны: сибирский и копытный лемминги, полевка Миддендорфа, узкочерепная и красная полевки и тундряная бурозубка, из которых две последние редки, представляя териокомплекс таежной зоны. Из более крупных здесь обычен песец как типичный обитатель тундры, тесно связанный в распространении и численности с мелкими млекопитающими. Остальные виды — горностай, заяц-беляк, волк, хотя и обычны для данного района, принадлежат териокомплексу тайги. Бурый медведь и лось только изредка проникают в эту подзону Ямала.

ЛИТЕРАТУРА

 Γ е л л е р M. X. О явлении очаговости в размножении песцов и леммингов на Таймыре.— Тр. НИИ сел. хоз-ва Крайнего Севера, 1969, т. 17, c. 164-169.

Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок

п-ова Ямал.—Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1948, вып. 41, с. 78—143. Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.—Бюл. МОИП. Нов. сер. Отд. зоол., 1941, вып. 4, с. 5—80. Дунаева Т. Н., Осмоловская В. И. Материалы по питанию песца

Ямала. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1948, т. 41, с. 144—155.

Ельшин С. В. Распределение мелких млекопитающих по основным биотопам тундры Приобского Севера.— В кн.: Биологические проблемы Севера. 9-й симпозиум: Тез. докл. Сыктывкар, 1981, ч. 2, с. 19.

Ельшин С. В. О зональной самостоятельности лесотундровой зоны

по териологическим данным.— В кн.: Млекопитающие СССР: Тез. докл. 3-го съезда ВТО. М., 1982, т. 2, с. 109—110.

Ельшин С. В. Методы оценки абсолютной плотности населения грызунов в тундре.— В кн.: Бюл. МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 1, c. 52-57.

Ельшин С. В., Шубин С. Е. О питании и распределении птиц миофагов в тундрах Ямала при низкой численности леммингов. -- В кн.: Бюл.

МОИП. Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 2, с. 30—36. Карасева Е. В., Чернуха Ю. Г., Телицина Ю. М. и др. К изучению биологии обских леммингов и полевок-экономок и их роли в при-

родных очагах лептоспироза на Ямале. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976,

т. 81, вып. 6, с. 32—39.

Копеин К. И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки. — Бюл. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1958, вып. 1, c. 109—133.

Куксов В. А., Павлов Б. М. Методика учета численности песца.

Норильск, 1977. 10 с.

Куксов В. А., Якушкин Г. Д. Песец. В кн.: Охотничье хозяйст-

во Енисейского Севера. Красноярск, 1977, с. 8—13.

Сдобников В. М. Количественное соотношение популяций обского и копытного леммингов.— Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 6, с. 1424—1428. Сдобников В. М. Динамика численности популяций млекопитающих

и птиц на Северном Таймыре в 1943—1950 гг.— Зоол. журн., 1959, т. 38,

вып. 11, с. 1702—1710.

Скробов В. Д. Учет запасов песца и его размещение по тундрам Ямала. — В кн.: Совещание по вопросам организации и методике учета ресурсов фауны наземных позвоночных. 4—8 марта 1961 г.: Тез. докл. М., 1961, c. 25—26.

Скробов В. Д. Учет численности песцов на Ямале в связи с оценкой пушных ресурсов этой территории. В кн.: Ресурсы фауны промысловых зверей и их учет. М., 1963, с. 168—174.

Скробов В. Д. Песцовые норы полуострова Ямал. Тр. НИИ сел.

хоз-ва Крайнего Севера, 1966, т. 14, с. 33—48. Смирнов В. С. Методы учета численности млекопитающих. Сверд-

ловск: Сред.-Урал. кн. изд-во, 1960. 86 с.

Соколов В. Г., Овсянников А. Г. Динамика локального населения песцов в условиях отсутствия промысла. — Докл. АН СССР, 1984, т. 279, № 3, c. 762—765.

Сосин В. Ф., Балахонов В. С., Штро В. Г. К изучению численности и распределения наземных позвоночных Южного Ямала. В кн.: Информационные материалы Института экологин растений и животных (отчетная сессия зоологической лаборатории). Свердловск, 1979, с. 38.

Сосин В. Ф., Пасхальный С. П., Штро В. Г. Распределение и численность некоторых видов наземных позвоночных арктической тундры Ямала в летний период. В кн.: Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал: Препринт. Свердловск, 1985, с. 3—33.

Тупикова Н. В., Емельянова Л. Н. К методике учета численности леммингов на неогороженных площадках. – Бюл. МОИП. Отд. биол.,

1975, т. 80, вып. 1, с. 65—75.

Тупикова Н. В., Емельянова Л. Е. Летние норы сибирского и копытного леммингов на Южном Ямале. В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1983, вып. 15, с. 83—105.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.

Шварц С. С. Некоторые билогические особенности арктической бурозубки.— В кн.: Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959, с. 255—271 (Тр. Салехард. стационара; Вып. 1). Eberhardt L. E., Garrott R. A., Hanson W. C. Den use by arctic

foxes in Nothern Alaska.—J. Mammology, 1983, v. 64, p. 97—102.

Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L. et al. Population cicles in small rodents.— Sciens, 1973, v. 179, N 4068, p. 35—41.

Myers J. H., Krebs Ch. J. Population cicles in rodents.—J. Scientific

Amer., 1974, v. 230, N 6, p. 38-46.

Yalden D. W., Yalden P. E. An experimental investigation of examining kestrel diet by pellet analysia.—Bird Study, 1985, v. 32, N 1, p. 50-55.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для решения проблем исторической экологии, даже в рамках одного только четвертичного периода, необходимо содружество специалистов разных областей. Только при условии единства теоретических (иделогических) и методологических подходов возникают возможности для создания моделей, отражающих реальные процессы в экосистемах. К настоящему моменту существуют все предпосылки для такого альянса. Статьи данного сборника, с одной стороны, отражают положительные сдвиги в историко-экологических исследованиях, с другой напоминают о необходимости разработки новых, нетрадиционных подходов и методов анализа как современных, так и ископаемых сообществ.

Комплексное исследование экосистем прошлого уже дало положительный результат. Только такой подход позволяет создать непротиворечивую биостратиграфическую шкалу четвертичных отложений Западной Сибири. Большая часть материалов настоящего сборника как раз и является составной частью фактологической базы для нее. Все работы историко-экологической тематики написаны на материалах, собранных в ходе выполнения хоздоговорных тем или договоров о творческом содружестве между научными и практическими учреждениями. Такое содружество жизненно необходимо сейчас, в период интенсивного освоения Западной Сибири. Работы по численности современных видов стали составной частью рекомендаций по ведению рационального природопользования на Ямале. УДК 591.522:599(571.1):551.79

Ареалогический метод в изучении плейстоценовых млекопитающих Западной Сибири. Смирнов Н. Г.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Дан критический анализ современной практики применения ареалогического метода для решения вопросов палеогеографии, палеоклиматологии и палеоэкологии Показано, что материалы по пространственно-временной динамике арсалов млекопитающих не могут дать надежных сведений об изменениях климата, но пригодны для разработки проблем экогенеза на видовом уровне (при условни корректного сочетания исторического метода и метода актуализма). Предложены географические, климатические, флористические и фаунистические признаки ареала, использование которых позволяет решать задачу как описания, так и исторического сравнения состояний ареала вида. Применение географической и фаунистической характеристик в их исторической динамике показано на примере ареалов плейстоценовых и современных копытных леммингов Западной Сибири.

Табл. 2. Библиогр. 22 назв.

УЛК 591.9 + 599.32

История полевок рода Clethrionomys Западно-Сибирской низменности. Бородин А. В.— В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Приводятся данные по истории рода Clethrionomys на территории Западной Сибири. Описан новый вид эоплейстоценовой полевки Cl. major sp. nov., рассматриваемый как предковая форма современной красно-серой полевки.

Ил. 3. Табл. 1. Библиогр. 21 назв.

УДК 569.614: 59.1.95: 930.26

Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири. Косинцев П. А.— В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Приводится и описывается состав костных остатков крупных млекопитающих из археологических памятников голоценового периода Урала и Западной Сибири. Дается описание морфологических признаков лисицы, зайца, бобра, косули.

Табл. 8. Библиогр. 20 назв.

УДК 569.614: 930.26

Млекопитающие в системе природопользования средневекового населения Западной Сибири. Косинцев П. А., Морозов В. М., Терехова Л. М.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской инзменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

По костным остаткам и археологическим находкам из средневековых памятников таежной зоны Западной Сибири рассматривается роль млекопитающих в хозяйстве древнего населения. Приводится описание морфологических признаков лошади и овцы.

Ил. 2. Табл. 2. Библиогр. 18 назв.

УДК 599.323.4: 56.074.6

Ископаемый помет полевок как источник палеоэкологической информации. Панова Н. К., Смирнов Н. Г., Быкова Г. В.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Приведено описание местонахождений, где в четвертичных отложениях Западной Сибири в массовых количествах был найден ископаемый помет полевок. Описаны результаты его палинологического анализа, проведенного параллельно с анализом вмещающих пород. Показано, что пыльцевые спектры отражают состав не столько кормовых растений, сколько окружающей растительности (за исключением случаев питания цветущими растениями). Приведены материалы по характеристике позднеплейстоценовой растительности как среды обитания древних млекопитающих.

Табл. 1. Библиогр. 34 назв.

УДК 591.9:551.79

Фауна мелких млекопитающих из позднеплейстоценовых местонахождений восточного склона Урала и Зауралья. Малеева А. Г., Стефановский В. В.— В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Рассматриваются данные по составу фауны позднеплейстоценовых мелких млекопитающих и палеогеографические условия, при которых формировались аллювиальные отложения камышловской террасы на восточном склоне Урала и в Зауралье.

Ил. 1. Табл. 1. Библиогр. 29 назв.

УДК 595.76(571.1): 551.79

Плейстоценовые и голоценовые жесткокрылые Западной Сибири. К и с е л е в С. В.— В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Впервые серьезно обобщен материал по ископаемым жесткокрылым Западной Сибири. Выделены комплексы энтомофауны, на основе которых обсуждаются возможности реконструкции природной обстановки.

Ил. 1. Библиогр. 13 назв.

УДК 595.76(57,1):551.79

Жесткокрылые местонахождения протока Мега. Зиновые в Е. Б.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Описана фауна жесткокрылых из позднеплейстоценового местонахождения протока Мега, расположенного в средием течении р. Оби. На основании анализа видового состава делается вывод о господстве ландшафтов, близких к южной тундре и лесотундре, с включением элементов таежной растительности. Дана характеристика растительных сообществ того времени.

Библиогр. 3 назв.

УДК 595.76(571.1): 551.79

Находки остатков жесткокрылых в позднечетвертичных отложениях Южного Ямала. Ерохин Н. Г.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Рассмотрены материалы ископаемой фауны насекомых из двух местонахождений на р. Хадыта-яха (Южный Ямал). Табл. 2. Библиогр. 3 назв.

УДК 591.526: 599.323.4(571.121)

Динамика численности тундровых грызунов на Южном Ямале. Данилов А. Н.— В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Рассматривается динамика численности копытного и сибирского леммингов, полевки Миддендорфа и других обитающих в тундре видов грызунов. Отмечено, что в 1970—1986 гг. в районе р. Хадыта-яха на Южном Ямале преобладали трехлетние циклические изменения численности тундровых грызунов. Пики численности наблюдались в 1973 и 1985 гг. Быстрое увеличение плотности популяции сибирского лемминга обусловлено ранним половым созреванием самоксеголеток и включением их в репродуктивный процесс в возрасте 17—25 дней. У копытного лемминга увеличение численности определялось сдвигом соотношения полов в пользу самок.

Ил. 3. Библиогр. 3 назв.

УДК 591.526: 599(571.121)

Распределение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала. Балахонов В. С., Лобанова Н. А., Павлинин В. В., Штро В. Г.—В кн.: Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР, 1988.

Дан анализ распределения по обследованной территории видов млекопитающих, встречающихся в подзоне кустарниковых тундр Ямала, приводятся результаты изучения численности млекопитающих и ее динамики в течение 1978—1981 гг. Подробно разбираются особенности некоторых популяционных параметров на разных уровнях динамики численности. Показано, что интенсивность норения песцов, занятость нор зависят от уровня численности грызунов.

Ил. 4. Табл. 5. Библиогр. 29 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Смирнов Н. Г. Ареалогический метод в изучении плейсто-	
ценовых млекопитающих Западной Сибири	5
Бородин A. B. История полевок рода Clethrionomys	
Западно-Сибирской низменности	21
Косинцев П. А. Голоценовые остатки крупных млеко-	
питающих Западной Сибири	3 2
Косинцев П. А., Морозов В. М., Терехова Л. М.	
Млекопитающие в системе природопользования средне-	
векового населения Запалной Сибири	52
Панова Н. К., Смирнов Н. Г., Быкова Г. В. Иско-	
паемый помет полевок как источник палеоэкологиче-	
ской информации	65
Малеева А. Г., Стефановский В. В. Фауна мелких	
млекопитающих из позднеплейстоценовых местонахож-	
дений восточного склона Урала и Зауралья	81
Киселев С. В. Плейстоценовые и голоценовые жесткокры-	
лые Западной Сибири	97
Зиновьев Е. Б. Жесткокрылые местонахождения протока	
Mera	119
Ерохин Н. Г. Находки остатков жесткокрылых в поздне-	
четвертичных отложениях Южного Ямала	123
Данилов А. Н. Динамика численности тундровых грызу-	
нов на Южном Ямале	127
Балахонов В. С., Лобанова Н. А., Павлинин В. В.,	
Штро В. Г. Распределение и численность некоторых	
видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр	
Ямала	13 3
Заключение	149

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ИСТОРИЯ ЖИВОТНОГО МИРА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОБ

Рекомендовано к изданию Ученым советом Института экологии растений и животных и РИСО УрО АН СССР

Редактор А.И.Пономарева Художник М.Н.Гарипов Технический редактор Н.Р.Рабинович Корректоры Е.М.Бородулина, Г.Н.Старкова

Сдано в набор 20.07.87. Подписано в печать 3.05.88. НС 18135. Формат $60\times90^{\circ}/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературиая. Печать высокая. Усл. печ. д. 9.5 Уч.-изд. д. 10,5. Тираж 600. Заказ 354. Цена 1 р. 60 к

620008. Свердловск ГСП-511, ул. 8 Марта. 202. Институт экологии растений и животных. Типография издательства «Уральский рабочий». Свердловск, пр. Ленина. 49.