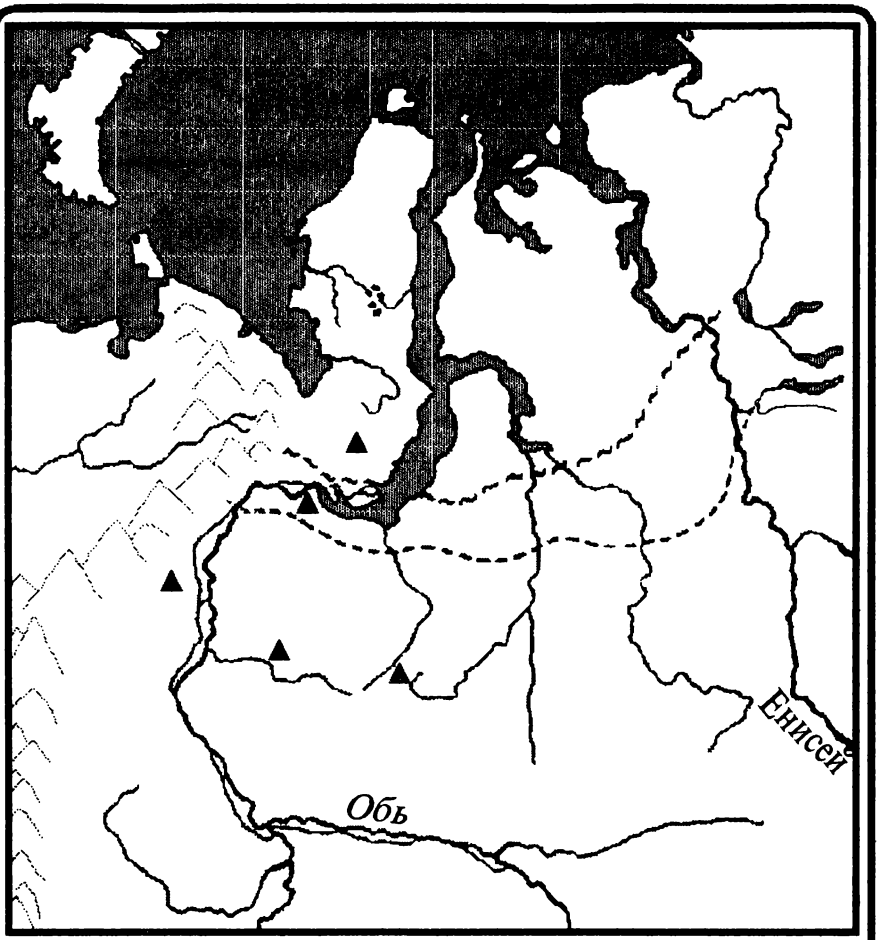


МАТЕРИАЛЫ ПО ИСТОРИИ И СОВРЕМЕННОМУ СОСТОЯНИЮ ФАУНЫ СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Российская академия наук
Уральское отделение
Институт экологии растений и животных

Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири

Сборник научных трудов

Челябинск
1997

Russian Academy of sciences
Institute of Plant and Animal Ecology

Materials of history and modern fauna
from the North of the West Siberian

УДК 56: 591.9 (211)+591.5

Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Сб. научных трудов. - Челябинск: Издательство «Рифей», 1997. - 179с.

ISBN - 88521 - 138 - 8

Приведены новые данные по истории фауны млекопитающих тундры, лесотундры и севера таёжной зоны Западной Сибири в голоцене. Подведены итоги многолетних исследований по фауне жужелиц и по экологии зайца-беляка, полёвок и песца на полуострове Ямал. Даются методические разработки и рекомендации по анализу ископаемых фаун и новые методики определения остатков полёвок из тундровых фаун.

Составитель П.А.Косинцев

Без объявления
ISBN - 88521 - 138 - 8

© ИЭРиЖ УрО РАН, 1997

УДК 599.762.12-19 (571.121)

Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Ямал

Д.Е.Ломакин, Е.В.Зиновьев

Жужелицы являются одним из крупнейших семейств отряда жесткокрылых и только с территории бывшего СССР известно более 3000 видов (Kryzhanovskij et al.,1995). Широкая встречаемость представителей данной группы в наземных экосистемах обусловлена напочвенным образом жизни и слабоспециализированной полифагией, что определяет зависимость их распространения не столько от пищевого фактора, сколько от всей совокупности абиотических и биотических факторов, характерных для того или иного региона или природной зоны. В связи с этим жужелицы часто являются превосходными индикаторами состояния экосистем и при этом легче поддаются сбору и определению, чем многие другие компоненты мезофауны (Гиляров, 1965).

Представители данного семейства считаются одним из самых процветающих семейств жесткокрылых Субарктики, поскольку они наиболее обильны в пределах лесотундровой и тундровой зон. Это относится к такому региону как полуостров Ямал, целиком расположенному за Северным Полярным кругом и занятому исключительно тундровыми ландшафтами. Энтомологические исследования на этой территории, включающие и сбор материалов по семейству Carabidae, начались в прошлом веке и впервые нашли отражение в работе И.Сальберга (Sahlberg,1887). Отдельные материалы по фауне жужелиц Ямала опубликованы в работах В.И.Лучника (1928), К.П.Самко (1930), И.В.Стебаева (1959). Количественные исследования беспозвоночных, в том числе представителей семейства Carabidae, на Среднем Ямале (Мыс Каменный) были проведены Ю.И.Черновым в 1961 году и результаты этих исследований были включены в монографию "Структура животного населения Субарктики" (1978).

С 1970 по 1990 гг. сотрудниками Института экологии растений и животных УО РАН (г. Екатеринбург) проводились многолетние стационарные биогеоценологические исследования насекомых в окрестностях бывшей фактории "Хадыта" (Южный Ямал, среднее течение реки Хадытаяхи), которые

нашли отражение в целом ряде работ (Коробейников,1980, 1987а,1987б; Ольшванг,1990, 1992). Данные 1989-1992 гг., собранные А.В.Рябицевым (1995а,б) на Среднем и Северном Ямале позволили В.Н.Ольшвангу (1995) выявить некоторые общие закономерности изменений состава и структуры энтомоценозов при продвижении с юга на север. Наряду с этими исследованими были продолжены исследования по анализу видового состава жужелиц полуострова (Андреева, Еремин,1989, 1991; Козырев, Зиновьев, 1991), причем авторы последней из перечисленных работ приводят для фауны Ямала 73 вида жужелиц из 21 рода. Помимо изучения современной фауны жужелиц активно исследуется состав ископаемой фауны этих жесткокрылых на территории полуострова (Ерохин,1989, Ерохин, Зиновьев, 1991; Ерохин,Зиновьев,Ломакин,1996). Таким образом, наиболее полно исследованными являются группировки жужелиц южных районов Ямала, в то время как сведения о представителях данной группы центральной и северной частей полуострова носили фрагментарный характер.

Настоящая работа ставит своей задачей обобщение имеющихся данных по видовому составу Carabidae Ямала, как опубликованных ранее, так и полученных в результате собственных исследований, проведённых в южной, центральной и северной частях полуострова: на основе имеющихся данных сделана попытка проследить изменения видового состава жужелиц полуострова в зависимости от широтной зональности.

В работу включены сведения, полученные в результате сборов авторов, проведенных в 1992-1996 годах в четырех географических точках Ямальского полуострова: Бованенково (10-14.07.92, С.П.Арефьев и Д.Е.Ломакин; 11-16.07.95, С.П.Арефьев и С.Н.Гашев), Юрибей (20 км восточнее фактории Усть-Юрибей, сборы Е.И.Кочегова, 26.07-11.08.95), пос. Харасавэй (6.08.93, С.П.Арефьев и П.С.Ситников; 16-19.07.95, С.П.Арефьев и С.Н.Гашев) и р. Ядаяходыяха с притоком Ерятыятарка (12-28.07.96., Е.В.Зиновьев). Кроме того, используются сведения по отловам жужелиц в плакорных и интразональных сообществах р.Хадытаяхи, проведенных в 1985-1986 годах сотрудником Института экологии растений и животных УрО РАН Н.Г.Ерохиным. Всего собрано 318 экземпляров жужелиц, принадлежащих к 18 видам из 8 родов. Для фауны Ямала впервые приводятся 7 видов, существенно дополнены сведения о распространении некоторых видов по территории полуострова. Таким образом, к настоящему времени с Ямала известно 84 вида жужелиц, относящихся к 23 родам (табл.1), из которых наиболее представительны следующие: Pterostichus - 18 видов, Bembidion - 15, Carabus - 8 и Amara - 6 видов.

В соответствии с данными В.Г.Мордковича (1994), рассматривавшего широтно-зональный порядок изменения параметров биоразнообразия Западно-Сибирской равнины, фауну жужелиц Ямала следует считать обедненной по сравнению с другими природными зонами, в частности таежной. При этом видовое разнообразие жужелиц в пределах полуострова четко связывается именно с широтной зональностью.

Территорию полуострова Ямал можно подразделить на южную часть, занятую кустарниковыми (южными) тундрами с наличием элементов древесной растительности (экстразональные лиственничные леса вдоль берегов рек); центральную и северную части, где более четко выражены особенности именно тундровых формаций и развиты ландшафты типичных и арктических тундр (Магомедова, Морозова,1995; Андреяшкина, Пешкова, 1995).

Южный Ямал характеризуется значительным разнообразием растительных формаций. Для плакорных участков характерны различные типы тундровых формаций: ерниковых, моховых и др., тогда как в поймах и по берегам рек, озер, ручьев распространены заросли кустарников - ольхи, ивы, а в поймах крупных рек, таких как Хадытаяха и Ядаяходыяха существуют лиственничные леса.

Относительно высокая степень биотопического разнообразия территории Южного Ямала способствовала формированию здесь относительно богатой фауны жужелиц представленной 72 видами (см. табл.). Ее ядро составляют элементы различных зональных группировок: арктические (обитающие к северу от Полярного круга) - 31%, бореальные (таежные) - 25%, температные (виды умеренного надпояса, состоящего из бореального и суббореального поясов) - 24%. Для подавляющего большинства бореальных и температных видов Южный Ямал является северным пределом их распространения. В южноямальской фауне жужелиц присутствуют и полизональные виды (10%), широко распространенные от субтропических районов до тундровой зоны. С Полярного Урала в южную часть полуострова проникают отдельные горные виды жужелиц (Pterostichus montanus Motsch., P. kokeili Mill.). Очень интересной является находка в пределах южных тундр представителей степного подрода Trachycarabus рода Carabus - C.sibiricus F.-W. и C.kolosovi E.Zin., описанного по материалам с Южного Предуралья (Зиновьев, 1997а). Присутствие данных жуков является следствием их широкого распространения на территории Западно-Сибирской равнины в плейстоцене, показанного на палеоэнтомологическом материале (Киселев, 1988; Бородин и др.,1994; Зиновьев, 1997б).

Среди жужелиц доминируют голарктические виды (распространенные во внетропической части Северного полушария: циркумполярные и сибиро-американские) - 52%. Отмечено присутствие транспалеарктических видов (10%), ареалы которых охватывают всю Евразию от Атлантического океана до Тихого. Примечательны находки западнопалеарктических видов (4%), характерных для умеренных широт Европы, которые имеют на Южном Ямале северную и восточную границы своего распространения. В то же время западнее полуострова уже не встречаются некоторые сибирские таежные виды (например, Pterostichus maurusiacus Mnnh.).

Таким образом, фауна жужелиц Южного Ямала по своему происхождению является гетерогенной, превосходя по видовому обилию аналогичные по характеру растительности природные комплексы прилегающих территорий, в частности Полярного Урала.

Для населения жужелиц южных тундр характерно четкое разделение на биотопические группы, то есть многие виды населяют ограниченное число местообитаний с наиболее подходящими для них почвенно-микроклиматическими условиями. При этом наиболее стенотопными являются те формы, которые находятся на границах своих видовых ареалов. В связи с этим детальная характеристика населения Carabidae южных тундр позволяет говорить о существовании двух крупных биотопических комплексов в соответствии с двумя типами местообитаний: плакорными и интразональными (пойменными, околоводными, болотными). Отдельно следует рассмотреть видовой состав экстразональных сообществ - кустарниковых зарослей (ивы, ольхи) и пойменных лиственничников.

На видовой состав жужелиц плакорных местообитаний оказывает наибольшая степень выраженности в этих типах биотопов климатических особенностей данной местности, включая перепады температуры, низкую влажность, сильные ветра. Соответственно, здесь преобладают насекомые, наиболее адаптированные к неблагоприятным условиям внешней среды, большую часть составляют именно арктические (тундровые) виды. Среди них наиболее многочисленны Carabus odoratus Motsch., Patrobus septentrionis Dej., Pterostichus brevicornis Kirby., P. vermiculosus Men., P. haematopus Dej., Amara quenseli Schoenh., Curtonotus alpinus Payk. и др. К этим же стациям приурочены находки Carabus kolosovi E.Zin. На участках открытого грунта (песчаные выдувы) отмечены некоторые жуки, более характерные для околоводных местообитаний, в частности Bembidion obscurellum Motsch. и Amara glacialis Mnnh. Кроме того, в ерниках отмечены Pelophila borealis Pk., Paradromius linearis Ol. и Amara brunnea Gyll., причем первый вид имел самую высокую динамическую плотность 0,33 экз/сут. (Коробейников,1987). В целом же для тундровых местообитаний показана относительно низкая плотность жужелиц. Так для окрестностей р.Хадытаяха отмечено лишь несколько видов, превышающих плотность 1 экз/кв.м - Diacheila polita Fald., Pterostichus vermiculosus Men., виды подрода Cryobius рода Pterostichus (Ольшванг,1992). В соответствии с данными Ю.И.Коробейникова (1987), в моховой тундре долины реки Хадытаяха жуки имели динамическую плотность 0,04-0,01 экз/сут., тогда как в околоводных биотопах отмечены виды с плотностью от 0,2 до 2,8 экз/сут. Низкая активность жуков была установлена и в плакорных местообитаниях долины реки Ядаяходыяха в 1996 году.

К интразональным местообитаниям отнесены луговые, болотные и приречные биотопы. Для них характерны более мягкие микроклиматические условия, определяемые степенью развитости растительного покрова, повышенной влажностью и так далее. Среди жужелиц, связанных с интразональными биотопами, большую часть занимают полизональные, бореальные и темперантные виды.

При этом население Carabidae луговых сообществ характеризуется бедным видовым составом, при этом виды могут достигать относительно высокой динамической плотности, в частности Carabus henningi F.-W. и Pterostichus dilutipes Motsch. - по 0.33 экз/сут. (Коробейников,1987). В

прибрежной части аллювиального луга высокой численности достигала Amara brunnea Gyll. - 0.55 экз/сут. (Ольшванг,1992).

В приречных местообитаниях отмечено наибольшее число полизональных видов жужелиц, при этом многие из них могут достигать высокой численности. По нашим наблюдениям, на песчаных берегах реки Ядаяходыяха самыми массовыми являются Nebria nivalis Pk., Bembidion fellmanni Mnnh., B.difficile Motsch., а на песчаных косах - Bembidion umiatense Lindr., B.foveum Motsch., B. lapponicum Zett., B. litorale Ol., B. velox L., Amara glacialis Mnnh. Для песчаной косы в пойме реки Хадытаяха также доминировали виды рода Bembidion - 2.8 экз/сут., кроме того, на отмели этой реки по данным Н.Г.Ерохина многочисленным был Elaphrus riparius L. Кроме того, в приречных биотопах встречаются Elaphrus angusticollis R.F.Sahlb., Bembidion obliquum Sturm, Nebria rufescens Stroem., Pelophila borealis Pk., Asaphidion pallipes Duft. и другие.

Население Carabidae экстразональных лесных сообществ по своему видовому составу оказалось мало специфичным, причем в большей степени это относится к пойменным лиственничникам. В этих типах местообитаний отмечены те же виды, которые встречаются в тундрах и пойменных биотопах. В пойме реки Хадытаяха это Carabus henningi F.-W., Diacheila polita Fald., Patrobus septentrionis Dej., Pterostichus brevicornis Kirby., P.montanus Motsch. (Коробейников,1987); в долине реки Ядаяходыяха - Pterostichus haematopus Dej., Amara glacialis Mnnh., A.brunnea Gyll., A.quenseli Schoenh. В пойменных кустарниковых зарослях (ольха, ива) были отмечены Pterostichus dilutipes Motsch., Agonum alpinum Motsch., Amara brunnea Gyll. Наиболее характерным лесным видом можно считать жужелицу Pterostichus adstrictus Esch., найденную в пойменных ольховниках на р. Ядаяходыяхе.

Полученные данные позволяют говорить о существовании двух типов комплексов, связанных с плакорными и интразональными местообитаниями, причем каждый из них характеризуется не только особенностями видового состава, но и характером плотности жужелиц - в тундровых биотопах плотность ниже в сравнении с интразональными сообществами. При этом население экстразональных биотопов может быть отнесено к первому комплексу (пойменные лиственничники) или ко второму (заросли ольхи и ивы) и, соответственно, не является сколько-нибудь специфичным. В качестве видов, которых можно считать индикаторными для лесных местообитаний, являются лишь Pterostichus adstrictus Esch. и Amara brunnea Gyll., причем последний может встречаться как на лугах, так и в поймах рек, заходя в тундровые биотопы.

Типичные тундры Среднего и арктические Северного Ямала отличаются более суровыми климатическими условиями по сравнению с южной частью полуострова. Под их влиянием на данной территории сформировался однообразный тундровый ландшафт. Жужелицы в этих районах по прежнему многочисленны, но структура их населения на фоне общего обеднения (20 видов отмечено для Среднего Ямала и 11 - для Северного) претерпевает серьезные качественные изменения (см. Табл.). Доля арктических, аркто-бореальных и аркто-температных видов составляет 95% в фауне жужелиц

центральной части полуострова и 100% - в фауне северной. Одновременно с этим показателем существенно возрастает процент голарктических видов (75% и 82% соответственно). Ю.И.Чернов (1978) отмечает следующие факторы, объясняющие эту закономерность: 1) относительная молодость тундровой фауны (общеизвестны большая экспансивность молодых видов и затухание темпов расселения и сокращение ареалов древних); 2) относительно невысокое видовое разнообразие фауны полярных районов, что ослабляет конкурентные отношения и тем самым не препятствует процессам расселения и освоения новых районов и биотопов; 3) меньшая меридиональная протяженность (вследствие шарообразности Земли) полярных районов по сравнению с расположенными южнее.

Из родов жужелиц, известных с территории Среднего и Северного Ямала, подавляющее большинство (7 из 8) представлены 1-2 видами. Исключение составляет огромный род Pterostichus - 13 видов, из них 8 принадлежат к подроду Cryobius, виды которого могут рассматриваться как довольно древние автохтоны тундрового ландшафта (Крыжановский, 1983). Поэтому необходимо иметь в виду, что говорить о богатстве и биологическом процветании в Субарктике крупных групп (ранга семейства и выше) можно лишь весьма условно, так как большинство их сильно обеднено и представлено относительно небольшим количеством таксонов низшего ранга (Чернов, 1978).

Характерной особенностью типичных и арктических тундр Северного и Среднего Ямала является тяга видов к эвритопности, то есть заселению различных типов местообитаний, как плакорных, так и околоводных. В частности, виды, которые в южных тундрах встречаются преимущественно по берегам рек (Elaphrus tuberculatus Maekl., Bembidion umiatense Lindr.). По нашим наблюдениям, Bembidion umiatense Lindr., активно заселяя нарушенные участки тундры, входит в состав первичных звеньев сукцессии. В состав жужелиц, населяющих плакорные местообитания, входят как полизональные (Notiophilus aquaticus L., Pterostichus brevicornis Kirby.), так и арктические формы (Pterostichus pinguedineus Eschsch., Curtonotus alpinus Pk., Carabus truncaticollis Eschsch.). А.В.Рябицев указывает на присутствие в плакорных местообитаниях Северного Ямала жужелицы Pterostichus costatus Men. Следует отметить, что для жужелицы Carabus truncaticollis Eschsch. отмечается широкий диапазон внутривидовой изменчивости, выражающийся в наличии цветовой вариабельности: от черного до ярко-медного. Для приводных биотопов отмечены такие массовые виды, как Bembidion fellmanni Mnnh. (песчаный берег реки Сеяха) и Elaphrus tuberculatus Maekl. (овраг возле п. Бованенково). Ряд эврибионтных тундровых видов склонны к использованию в качестве укрытий разнообразного строительного мусора, разбросанного вокруг поселков.

Анализ материала из погадок хищных птиц (мохноногий канюк) позволил несколько дополнить сведения о видовом составе жужелиц Среднего и Северного Ямала. Так, в образце, собранном В.Б.Федоровым вблизи пос. Харасавэй наряду с обилием остатков Carabus truncaticollis Esch. было обнаружено надкрылье жужелицы Pterostichus agonus Horn., не отмеченной

для территории полуострова. В погадочных материалах с реки Юрибей (вблизи факт. Усть-Юрибей), предоставленных П.А.Косинцевым, отмечено значительное число остатков жужелиц Carabus kolosovi E.Zin., а также единичные фрагменты C. zherichini Shil.

Обобщение имеющихся материалов показывает, что при продвижении с юга на север фауна жужелиц претерпевает следующие изменения: 1) происходит обеднение видового состава в типичных и арктических тундрах по сравнению с южными; 2) в северных районах жужелицы становятся более эвритопными, заселяя различные, подчас нехарактерные для них типы местообитаний; 3) у ряда видов увеличивается степень внутривидовой изменчивости. Подобные особенности были отмечены на примере населения Carabidae других районов Субарктики (Чернов,1978, 1980).

При сравнении видового богатства фауны жужелиц Ямала с сопредельными территориями необходимо рассмотреть изменения видового разнообразия Carabidae с запада на восток. Известно, что зональные европейские тундры заселены видами сибирского и берингийского происхождения (Городков, 1979), однако под влиянием Гольфстрима для многих арктических видов, особенно высокоарктических сложились неблагоприятные условия (Городков, 1984). В свою очередь, фауна жужелиц типичных и арктических тундр Ямала существенно обеднена по сравнению с Гыданским полуостровом и Таймыром, но богаче фауны тундр европейской части России, поскольку некоторые сибирские и сибиро-американские тундровые виды распространены на запад только до Ямала (Pterostichus argutoriformes Popp., P. costatus Men.). В то же время отмечено, что в европейской Субарктике южные формы проникают в тундры дальше, чем на Таймыре. На Югорском полуострове значительно больше бореальных насекомых по сравнению со сходными по зональной принадлежности районами Сибири (Чернов, 1978), а для северной оконечности полуострова Канин отмечена находка бореальной жужелицы Cychrus caraboides L. (Poppius, 1909). Однако, исходя из примеров, приведенных Ю.И.Черновым, очевидно, что эта закономерность слабо проявляется в типичных и арктических тундрах, в то время как обеднение этой зоны в западном направлении типично тундровыми видами достаточно ярко выражено.

Обобщение полученных данных позволяет выделить следующие характеристики фауны жужелиц полуострова Ямал:

1)естественное обеднение видового состава по сравнению с южнее расположенной таежной зоной;

2)повышенная степень биоразнообразия фауны жужелиц южной части полуострова по сравнению с соседними районами Субарктики;

3)четкая связь видового разнообразия с широтной зональностью, определяющая значительное обеднение фауны жужелиц центрального и северного Ямала по сравнению с южным.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, номер проекта 96-04-50038.

Таблица
Видовой состав и распространение жужелиц Ямала

Nп/п	Вид	Ямал		
		Южный	Средний	Северный
1.	Pelophila borealis Pk	+	(+)	(+)
2.	Nebria nivalis Pk	+	-	-
3.	N. rufescens Stroem	+	-	-
4.	Notiophilus aquaticus L	+	(+)	+
5.	N. biguttatus F	+	-	-
6.	N. reitteri Spaeth	+	-	-
7.	Carabus henningi F.-W	+	-	-
8.	C. odoratus Motsch	+	-	-
9.	C. sibiricus F.-W	[+]	-	-
10.	C. kolosovi E.Zin	+	(+)	-
11.	C. nitens L.	+	-	-
12.	C. truncaticollis Eschsch.	+	(+)	+
13.	C. ermaki Lutshn	+	-	-
14.	C. zherichini Shil	-	(+)	-
15.	Diacheila arctica Gyll.	+	-	-
16.	D. polita Fald.	+	-	-
17.	Blethisa catenaria Brown.	+	-	-
18.	B. multipunctata L.	+	-	-
19.	Elaphrus lapponicus Gyll.	+	-	-
20.	E. riparius L.	+	-	-
21.	E. tuberculatus Maekl.	-	(+)	-
22.	E. angusticollis R.F.Sahlb.	+	-	-
23.	Loricera pilicornis F.	+	-	-
24.	Clivina fossor L.	+	-	-
25.	Dyschirius obscurus Gyll.	+	-	-
26.	Dyschirioides sp 1.	(+)	-	-
27.	D. sp 2.	(+)	-	-
28.	Miscodera arctica Pk.	+	-	-
29.	Asaphidion pallipes Duft.	(+)	-	-
30.	Bembidion argenteolum Ahr.	+	-	-
31.	B. foveum Motsch.	+	-	-
32.	B. lapponicum Zett.	+	-	-
33.	B. litorale Ol.	+	-	-
34.	B. velox L.	+	-	-
35.	B. semipunctatum Don.	+	-	-
36.	B. obliquum Sturm.	(+)	-	-
37.	B. dentellum Thunb.	+	-	-
38.	B. tinctum Zett.	+	-	-
39.	B. quadrimaculatum L.	+	-	-
40	B. fellmanni Mnnh.	+	(+)	-

Таблица
Продолжение

Nп/п	Вид	Ямал		
		Южный	Средний	Северный
41.	B. difficile Motsch.	(+)	-	-
42.	B. andreae F.	+	-	-
43.	B. obscurellum Motsch.	+	-	-
44	B. umiatense Lindr.	(+)	(+)	-
45.	Patrobus septentrionis Dej.	+	(+)	-
46.	P. assimilis Chd.	(+)	-	-
47	Poecilus lepidus Leske.	+	-	-
48.	Pterostichus sublaevis J.Sahlb.	+	(+)	-
49.	P. argutoriformes Popp	+	(+)	-
50.	P. brevicornis Kirby.	+	(+)	+
51.	P. middendorffi J.Sahlb.	+	+	-
52.	P. ochoticus R.F.Sahlb.	+	+	+
53.	P. pinguedineus Eschsch.	+	+	+
54.	P. tareumiut Ball.	-	-	+
55.	P. ventricosus Eschsch.	+	+	+
56.	P. (Cryobius) sp.	-	-	(+)
57.	P. maurusiacus Mnnh.	+	-	-
58.	P. costatus Men.	+	+	+
59.	P. vermiculosus Men.	+	(+)	-
60.	P. agonus Horn.	-	(+)	-
61.	P. dilutipes Motsch.	+	+	-
62.	P. kokeili Mill.	+	-	-
63.	P. montanus Motsch.	+	-	-
64.	P. adstrictus Eschsch	(+)	(+)	-
65.	P. haematopus Dej.	+	-	-
66.	P. rubripes Motsch.	+	(+)	-
67.	Calathus melanocephalus L.	+	-	-
68.	Agonum dolens C.R.Sahlb.	+	-	-
69.	A. alpinum Motsch.	+	-	-
70.	A. consimile Gyll.	+	-	-
71.	A. micans Nic.	+	-	-
72.	Amara bifrons Gyll.	+	-	-
73.	A. brunnea Gyll.	+	-	-
74.	A. erratica Duft.	+	-	-
75.	A. interstitialis Dej.	+	-	-
76.	A. quenseli Schoenh.	+	-	-
77.	A. glacialis Mnnh.	+	-	-
78.	Curtonotus alpinus Pk.	+	(+)	+
79.	C. bokori Csiki.	[+]	-	-
80.	C. torridus Pz.	+	(+)	-

Таблица
Продолжение

Nп/п	Вид	Ямал		
		Южный	Средний	Северный
81.	C. hyperboreus Dej.	(+)	-	-
82.	Paradromius linearis Ol.	+	-	-
83.	P. ruficollis Motsch.	+	-	-
84.	Cymindis macularis F.-W.	+	-	-
85.	C. vaporariorum L.	+	-	-
Всего по зонам		72	20	11

Обозначения:
+ - вид указан для данного района Ямала по литературным данным и сборам авторов;
(+) - вид указан только по сборам авторов;
[+] - вид указан только по литературным данным.

Литература

Андреева Т.Р., Еремин П.К. Эколого-фаунистическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Насекомые в биогеоценозах Урала: Информ. материалы. - Свердловск, 1989. - С. 4-5.

Андреева Т.Р., Еремин П.К. Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала: Сб. науч. тр. - Свердловск, 1991. - С. 3-17.

Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Субарктические тундры // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С.188-200.

Бойко В.А. Полуостров Ямал: история путешествий и исследований (XVI - начало XX вв.) // Западная Сибирь : пробл. развития. - Тюмень, 1994. - С. 61-69.

Бородин А.В., Зиновьев Е.В., Быкова Г.В., Корона О.М. Материалы и характеристика наземных экосистем бассейна р. Аган, Аганского и Сибирских увалов в позднечетвертичное время. РАН. УрО. Ин-т экологии растений и животных. - Екатеринбург, 1994. - 198 с. - Деп. в ВИНИТИ 11.01.94, № 83-В94.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. - М.: Наука, 1965. - 278 с.

Городков К.Б. Фаунистические связи между Сибирью и Центральной Европой // Материалы 7 Междунар. симпоз. по энтомофауне Сред. Европы, Ленинград, 19-24 сент. 1977 г. - Л., 1979. - С. 30-33.

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР: Атлас. Карты 179-221 - Л., 1984. - С. 3-20.

Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera): Материалы 5 Всесоюз. диптеролог. симпоз., Новосибирск, 13-17 авг. 1990 г. - СПб., 1992. - С. 45-56.

Ерохин Н.Г. Плейстоценовые комплексы жуков с территории Южного Ямала // Насекомые в биогеоценозах Урала: Информ. материалы. - Свердловск, 1989. - С. 19-20.

Ерохин Н.Г., Зиновьев Е.В. Позднеплейстоценовые комплексы ископаемых насекомых из местонахождений Среднего и Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала: Сб. науч. тр. - Свердловск, 1991. - С. 18-22.

Зиновьев Е.В. Новый вид жужелиц рода Carabus (Coleoptera, Carabidae) с Южного Урала // Успехи энтомологии на Урале. - Екатеринбург, 1997а. - С.27-30.

Зиновьев Е.В. История фаунистических комплексов таежной зоны Западно-Сибирской равнины в четвертичное время: Автореф. дис... канд. биол. наук. - Екатеринбург, 1997б. - 17 с.

Зиновьев Е.В., Ерохин Н.Г., Ломакин Д.Е. К изучению истории формирования современной энтомофауны полуострова Ямал // Проблемы общей и прикладной экологии: Материалы молодеж. конф. - Екатеринбург, 1996. - С.61-69.

.Козырев А.В., Зиновьев Е.В. Аннотированный список жужелиц (Coleoptera, Carabidae) северо-запада Тюменской области / Ин-т зоологии АН Беларуси. - Минск, 1994. - 20с. - Деп. в ОНП ИПЭЦ "Верас-Эко" 22.06.94, N 423.

Коробейников Ю.И. Материалы по фауне жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Приобского Севера: Препр. - Свердловск, 1980. - С. 38-44.

Коробейников Ю.И. Эколого-фаунистическая характеристика жужелиц Южного Ямала // Фауна и экология насекомых Урала: Сб. науч. тр. - Свердловск, 1987. - С. 33-44.

Крыжановский О.Л. Жуки подотряда Adephaga: семейства Rhysodidae, Trachyppachidae; семейство Carabidae: (Ввод. часть, обзор фауны СССР). - Л.: Наука, 1983. - 341с. - (Фауна СССР. Жесткокрылые; Т. 1, вып. 2).

Лучник В.Н. К фауне жужелиц (Carabidae) Ямала // Изв. Перм. биол. науч.-исслед. ин-та. - 1928. - Т. 6, N 1. - С. 27-29.

Магомедова М.А., Морозова Л.М. Арктические тундры // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С.177-187.

Мордкович В.Г. Фиксация, учет, структурный анализ и использование биоразнообразия - основные направления деятельности Сибирского зоологического музея // Сиб. экол. журн. - 1994. - Т. 1, N 4. - С. 291-302.

Ольшванг В.Н. Факторы, определяющие динамику населения жужелиц южной Субарктики // 3 Всесоюз. карабидологическое совещ. "Фауна и экология жужелиц": Тез. докл., окт., 1990 г. - Кишинев, 1990. - С. 53-54.

Ольшванг В.Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. - Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1992. - 104с.

Ольшванг В.Н. Беспозвочные животные // Природа Ямала. - Екатеринбург, 1995. - С.325-337.

Рябицев А.В. Некоторые результаты индивидуального мечения жужелицы Carabus truncaticollis на Северном Ямале // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. - Екатеринбург, 1995а. - С. 127.

Рябицев А.В. Видовой состав жесткокрылых Северного Ямала и их сезонная активность // Там же 1995б. - С. 127-128.

Самко К.П. Рец. на статью В.Н. Лучника "К фауне жужелиц (Carabidae) Ямала" (Изв. Перм. биол. науч.-исслед. ин-та. 1928. - Т. 6, N 1. - С. 27-29) // Бюл. о-ва изучения края при Музее Тобол. Севера. - 1928. - N 3(4). - С. 19-20.

Самко К.П. Заметки о скакунах и жужелицах Тобольской фауны. Ч. I // Бюл. о-ва изучения края при Музее Тобол. Севера. - 1930. - N 2. - С. 23-25.

Ситников П.С. К созданию регионального кадастра редких насекомых Тюменской области // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея. - Тюмень, 1992. - С. 200-228.

Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. - М.: Наука, 1978. - 167с.

O.L.Kryzhanovskij, I.A.Belousov, I.I.Kabak, B.M.Kataev, K.V.Makarov, V.G.Shilenkov A Checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) . - Sofia; Moskow: Pensoft Publishers, 1995. - 271p.

Poppius B. R. Die Coleopteren Fauna der Halbinsel Kanin. - Helsingfors, 1909. 58 p.- (Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica; V.31, N 8).

Poppius B. Die Coleopteren des arctischen Gebietes // Fauna Arctica. - Jena, 1910. - Bd 5. - P. 291-447.

Sahlberg J. Bidgar till Tschuksch halfoens insect-fauna. Coleoptera och Hemiptera insamlade under "Vega"-expeditionen vid halfoens norra och oestra kust. 1878-1879 // Vega-Exped. Vetensk. Iakttag. - Stockholm, 1887. - Vol. 4. - P. 1-42.

Thiele H.-U. Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. - Berlin; Heidelberg; New York, 1977. - 367p.

Summary

The ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Yamal peninsula

D.E.Lomakin, E.V.Zinovjev

The article represents a review of ground-beetles of the Yamal peninsula, based on literature and original data obtained by authors during 1995-1996, including list of Yamal carabids (85 species). On the basis of these data authors

pick out the following features of Yamal ground-beetle fauna: 1) impoverishment of the specific staff of carabids in tundra zone in comparison with taiga faunas; 2) high degree of biodiversity of south Yamal carabid fauna in comparison with other regions of the Subarctic; 3) carabid biodiversity is related to latitude zonality which defines the impoverishment of specific staff of central and northern Jamal carabid faunas in comparision with south Yamal carabids.

Table. Species list and distribution of Yamal carabids.

УДК 599.742.1-15 (571.121)

Экология песца (Alopex lagopus L.,1758) Ямала

В.Г.Штро

Песец - необходимый компонент тундровой экосистемы, который оказывает сильное влияние на динамику популяций большинства видов наземных позвоночных Субарктики. Он является носителем вирусного энцефаломиелита (Сюзюмова, 1965; 1967). В то же время песец - важнейший объект пушного промысла Ямало-Ненецкого автономного округа. Этот район издавна является основным поставщиком шкурок песца как на внутренний, так и на внешний рынок (Рахманин, 1959). Промысел песца имеет важное значение в экономике коренного населения. В отдельные годы в округе заготавливали до 35 тыс. шкурок, из них до 65 % приходилось на Ямальский район. В последние годы, в связи с промышленным освоением Севера и возросшим числом охотников-любителей, наблюдается резкое снижение заготовок песца в данном регионе (Ермаков, 1987; и др.).

Известно, что каждая локальная популяция животных экологически специфична (Шварц, 1967) и хорошо приспособлена к местным условиям. Поэтому разумное использование ресурсов песца, а также поддержание численности популяции на высоком уровне невозможны без глубоких знаний экологии эксплуатируемого вида (Шварц, 1970).

Территориальная группировка песца Ямала, исходя из результатов кольцевания (Сдобников, 1940; Смирнов, 1965, 1967), особенностей изменения численности (Рахманин, 1959; Шиляева, 1967; Сосин, Штро, 1977, 1978; Назаров, 1981), морфологических особенностей (Чиркова и др., 1959; Якушкин, 1970, 1985; Раменский, Ефимов, 1979), генетических отличий (Шиляева, 1974; Пичугин, 1974) и пассивности мигрантов в размножении (Шиляева, 1967), в самостоятельную популяцию. Её существованию способствует относительная географическая изоляция, т.к. в период наиболее активного расселения молодняка (август-ноябрь) Карское море ещё не замёрзло. Косвенным подтверждением незначительного обмена между соседними популяциями песца могут служить промысловые выборки в годы депрессий численности грызунов. Они показывают наличие молодняка (0,4 - 7 %), несмотря на поголовную гибель щенков на полуострове. Вероятно, эта маленькая доля сеголетков и представляет собой мигрантов с Гыдана или

Таймыра. Не исключено, что некоторым парам удается выкормить потомство в стациях переживания грызунов и, следовательно, обмен между популяциями еще меньше.

Сбор материала начат в 1975 г. Очень многим я обязан к.б.н. Сосину В.Ф., под руководством которого проводились исследования.

Климатическая характеристика полуострова Ямал

Ямал целиком лежит за Полярным кругом и омывается водами Карского моря, что и определяет его климат. Практически весь полуостров покрыт различными типами тундр, болотами и озёрами и только на самом юге, в долинах рек, имеются леса северотаежного типа (Аврамчик М.Н., 1969). Одной из важнейших особенностей Ямала, характеризующей весь природный комплекс, является многолетняя мерзлота (Трофимов и др., 1975).

Сезонный цикл жизни песца

Зимой песцы ведут одиночный образ жизни, кочуя в поисках грызунов по просторам тундр. При обилии леммингов продолжают занимать те норы, в которых вывелись, а их отсутствие вынуждает песцов кочевать. Обладая хорошим чутьем и слухом, песец энергично обследует пространство, способен пробежать десятки километров, выкапывая из-под наста грызунов. Не брезгует в голодный год и падалью, обнаруживая ее даже под полуметровой толщей снега. В такой сезон резко увеличивается добычливость охотников.

С увеличением светового дня численность леммингов возрастает за счет подснежного размножения. В этот период песцы начинают концентрироваться в местах размножения. Кочевки песца, связанные с поиском пищи и подходящих для размножения условий, приводят к перемешиванию популяции и неравномерному распределению особей по территории полуострова.

В марте начинается формирование пар. Образовавшаяся пара начинает посещать норы, расчищать и метить их. Норы песца располагаются обязательно на какой-либо возвышенности, будь-то холм, мыс плакора или бровка берега речки, озера, где не образуется больших отложений снега и где норы не заливаются талыми водами (Скробов, 1966; наши набл.). Заняв территорию, пара активно ее охраняет. По нашим наблюдениям, при высокой численности грызунов, выводки разделяет расстояние не менее 2-2,5 км. Выводков становится меньше и расстояние между ними увеличивается с уменьшением численности леммингов. При этом увеличивается число прохолостовавших самок, а плодовитость размножающихся снижается. Отсутствие грызунов в весенне-летний период вызывает массовую гибель щенков в норах.

Короткое лето отдано заботам о многочисленном потомстве. В выводке мы насчитывали до 15 щенков, но обычно гораздо меньше. Самка в основном находится при выводке. Самец занят добычей .Он способен принести в пасти

сразу 6 крупных леммингов. В отнорках некоторых норовищ находили до нескольких десятков леммингов и остатки рыб и водоплавающих птиц.

Постепенно щенки начинают выходить на поверхность, где греются на солнце или играют. Уже в начале июля родители могут перевести выводок или его часть в другие, близлежащие норы (Овсяников, 1982; наши данные). Взрослеющие щенки начинают обследовать ближайшие пространства, что обычно связано с нехваткой пищи, и в конце концов покидают территорию, давая тем самым начало кочевкам. По мере того, как к кочевкам присоединяется все больше особей, их перемещения принимают облик миграций. Они идут в основном по долинам рек, т.к. здесь наибольшая концентрация кормов. Преобладающие в зимний период южные и северо-западные ветры также влияют на выбор направления миграций хищников, ориентирующихся при поиске добычи с помощью обоняния.

Размножение

Среди хищных млекопитающих песец выделяется высоким потенциалом воспроизводства, являющемся компенсацией за высокую смертность молодняка в жестких условиях среды.

Установлена связь интенсивности размножения песца с обилием леммингов. При численности леммингов менее одной особи на 100 ловушко-суток песцы практически не размножаются, занятость нор выводками менее 10 %. С повышением численности леммингов занятость нор также повышается. Для успешного размножения песца необходима численность леммингов 10 и более особей на 100 ловушко-суток (Штро, 1986). Характерным показателем обилия грызунов в приморских тундрах является средний поморник, который, по нашим наблюдениям, при меньшей численности не гнездится.

Известно, что даже в годы с хорошим размножением песца от 25 до 80 % молодняка по разным причинам не доживает до промыслового возраста (Цецевинский, 1940; Тавровский, 1946; Смирнов, 1963; Шиляева, 1974; и др.). Установлено также, что увеличение маточного поголовья на 1000 голов, вызывает увеличение гибели щенков на 5 %, r = 0,908 (Смирнов, 1967; Якушкин, 1969). При анализе выживаемости щенков обращает на себя внимание тот факт, что уменьшение доли прохолоставших самок является важнейшим фактором увеличения прироста популяции, r = - 0,89.

В годы высокой численности леммингов (1976,1979,1985 гг.) размножается наибольшее число самок (87,5; 85,7; 85,7 % - объём промысловых проб, соответственно n = 32, 21, 14), с наибольшей средней плодовитостью (12,97 ± 0,8; 13,97 ±0,6; 17,87 ± 0,7 пятен на матку соответственно); молодняк в промысловой пробе составляет соответственно 95,2; 92,4; 92,5 %. Наибольшая потенциальная плодовитость за период исследований составляла 24 плацентарных пятна. Ямальские песцы сохраняют потенциал размножения до 10 лет (самка в этом возрасте имела 13 пятен).

В годы депрессий численности леммингов (1974, 1977, 1986) доля размножающихся самок наименьшая за весь период (32,3; 42,8; 31,1 %, соответственно, n = 34, 56, 147), щенки при учетах практически не встречаются и в промысловой пробе их доля составляет 0-7 %.

На выживаемость сеголеток негативное влияние оказывает эпизоотия "дикование". По нашим подсчетам, в сезон 1985/1986 гг. от неё погибло 35,5 % от общей численности молодых. "Дикование"- вирусный энцефаломиелит (Строгов, 1971) оказывает огромное влияние и на интенсивность размножения песца (Оленев, 1965; Смирнов, 1967). По нашим данным, после эпидемии (1986/87 гг.) в размножении не участвует абсолютное большинство (80 %) молодых самок в возрасте 1+, а доля более взрослых самок, участвующих в размножении, составляет 45,5 %. Таким образом, подтверждается массовое прохолостание самок младших возрастов после эпидемии "дикования", возможно, как следствие инфицированности (Смирнов, 1967). Особенность дикования 1986/86 гг. заключается в том, что она проходила на фоне высокой численности леммингов. Гон протекал в благоприятных кормовых условиях и все показатели интенсивности размножения должны были быть высокими.

Питание

Общепризнано, что основную роль в питании песца во все сезоны года играют лемминги (Корзинкина, 1946; Дунаева, Осмоловская, 1948; Чиркова и др., 1959; Геллер, 1969; Якушкин, 1985; и др.). В летний период в питании может доминировать узкочерепная полевка (Шиляева, Колпащиков, 1970; Ермаков, 1987 б). Вероятность добычи хищником того или иного вида грызуна определяется не только его численностью, но и особенностями экологии, поведения и подвижности, поэтому доступность копытного лемминга и узкочерепной полевки значительно ниже, чем сибирского лемминга.

В годы депрессий численности мышевидных грызунов взрослые песцы способны прокормиться, уничтожая гнезда и выводки птиц (Рябицев и др., 1976; Сыроечковский, Кречмар, 1981; и др.), однако выкормить выводок не в состоянии. В зимний период грызуны остаются практически единственными доступными песцу обитателями тундры. Считается, что значительный уровень встречаемости песцов с пустыми желудками в зимний период связан с сидением зверя в капкане до замерзания или прихода охотника (Шиляева, Колпащиков, 1970). Однако, анализ желудков добытых загоном песцов показал, что уровень встречаемости песцов с пустыми желудками практически одинаков с добытыми в это же время капканным способом. В большинстве случаев малое число песцов с пищей в желудках обусловлено низкой численностью грызунов в зимний период. В периоды подснежного размножения мышевидных или их высокой зимней численности, число встреч песцов с грызунами в желудках составляет 50-60 %, тогда как обычно едва достигает 25 %.

Несмотря на то, что основные жировые запасы у песцов закладываются в осенний период (Корытин, Азбукина, 1969), упитанность песцов находится в

тесной связи с частотой встреч песцов с грызунами в желудках в зимний период (r = 0,87). В хороших кормовых условиях (1976,1979,1983,1985 гг.) упитанность составляет 1,2-2,3 балла по 4-х бальной шкале (Перелешин, 1943). При депрессиях численности леммингов (1975,1977,1981,1986 гг.) упитанность в среднем 0,5-1,9 балла.

Такой вид корма, как белая куропатка и заяц-беляк встречаются чаще в кормовом спектре песца в годы низкой численности грызунов. В такие сезоны белая куропатка может служить основным кормом песца в зимний период, особенно в лесотундровых районах (Перелешин, 1943; Сосин, Штро, 1978). Олень, рыба, водоплавающие птицы, морской зверь встречаются в желудках песцов, как правило, в результате поедания привады.

Линька

При высокой численности мышевидных весенняя линька протекает быстро. Наилучшего качества мех достигает в январе-феврале в первую очередь у взрослых животных (Поляков, 1972; Штро, 1989). В годы низкой численности мышевидных грызунов отмечается запаздывание весенней линьки, растянутость сроков гона и размножения (Якушкин, 1970; Поляков, 1972; наши данные). Совершенно белые, невылинявшие взрослые песцы встречаются вплоть до июля. Вследствие большой разницы в сроках размножения возраст и размеры щенков сильно варьируют. Встречаются сеголетки, у которых еще в ноябре происходит смена молочных зубов. В годы депрессии численности грызунов популяция состоит из взрослых животных, линька которых проходит быстрее и качество пушнины в общем объеме заготовок повышается (Штро, 1989).

Структура популяции

На наш взгляд, в тундрах Ямала нет недостатка мест, пригодных для размещения нор, поэтому плотность их является показателем пригодности территории для размножения песца, прежде всего неодинаковым состоянием кормовой базы в разных подзонах. Наивысшая плотность нор отмечена в типичных тундрах, особенно на северо-западе Ямала. В арктических тундрах, а также на водораздельных участках типичных тундр плотность нор ниже и сопоставима с плотностью нор в кустарниковых тундрах. Плотность нор на водораздельных участках (n=9) составляет, в среднем 2,0 ± 0,69 нор на 1000 га, в бассейнах рек кустарниковых тундр (n=9) - 1,63 ± 0,46, в бассейнах рек типичных тундр (n=9) - 3,13 ± 0,99. Видимо, оптимум обитания песца находится в типичных тундрах. Здесь колебания численности маточного поголовья, по данным учетов, в два раза меньше по сравнению с соседними подзонами.

Песец стремится полнее использовать кормовую базу, в связи с чем норы рассредоточены по территории более или менее равномерно. Пространственная структура популяции выражается в частоте занятости нор и отражает реакцию популяции на изменения численности леммингов. В годы

пика численности грызунов практически все крупные норы бывают заняты выводками, причем чем нора крупнее, тем чаще в ней наблюдаются успешное размножение и тяготение песцов именно к таким норам в последующие годы (Штро, 1990). Наблюдения показали, что некоторые норовища, находящиеся, очевидно, в наилучших биотопах, занимаются песцами ежегодно, независимо от хода динамики численности грызунов в подзонах, и, вероятно, служат в качестве очагов переживания. Наличие "очагов размножения" (Геллер, 1967) способствовало, в свою очередь, закреплению стратегии оседлости и охраны территории. Очаговость, возможно, связана с асинхронностью пиков численности у полевок и леммингов, а также с различной цикличностью динамики их численности в каждой подзоне (Бахмутов, и др., 1985; Балахонов и др., 1988).

Вероятно, в ходе эволюции у песца выработалась потребность в определенном размере охотничьей территории, которая удовлетворяла бы его всем необходимым (питание, укрытие и пр.). Размеры индивидуальных охотничьих территорий зависят от качества биотопа, в котором они располагаются и находятся в тесной зависимости от численности мышевидных грызунов на этой территории. Так, в годы депрессий численности мышевидных грызунов (1981, 1984, 1986) выводки песцов практически не встречались. При пиках численности леммингов (1979, 1983, 1985 гг.) число выводков на отдельных площадках достигало 8-9, и соответственно, на выводок приходилось 4,4-5,3 кв.км., что почти не отличается от условий размножения на о.Врангеля (Соколов, Овсяников, 1984).

Половая структура

Соотношение полов оказывает определенное влияние на динамику численности популяции, и может значительно изменяться в зависимости от различных факторов, а также на разных этапах жизненного цикла (Корытин, 1971; Большаков, Кубанцев, 1984). В целом, за период исследований в промысловых пробах число самцов-сеголеток достоверно превышает число самок (1:1,19), тогда как среди взрослых животных преобладают самки (1:1,48). В годы высокой численности леммингов на одного отловленного взрослого самца приходится 1,5-2,5 самки соответствующего возраста, а при депрессии численности грызунов соотношение может выравняться до 1:1, что, видимо, свидетельствует о большей осторожности, или меньшей миграционной подвижности самок.

Анализ возрастной структуры показывает преобладание в популяции особей до одного года жизни только в годы высокой численности мышевидных грызунов. При депрессиях в популяции преобладают взрослые животные (до 99,9 %) из-за поголовной гибели щенков.

Миграции

Возможность песца преодолевать огромные пространства (Рутилевский, Успенский, 1957; и др.) определяется, на наш взгляд, комплексом морфо-физиологических особенностей. В частности, благодаря значительным запасам жира, достигающим 35 % веса тела.

Наиболее дальние заходы песца отмечались вплоть до г. Тобольска (Дубровский, 1940; Перелешин, 1943; и др.). Доля мигрирующих по разным направлениям песцов может меняться с течением времени. В какой бы форме не проявлялись миграции, они захватывают не всю популяцию, некоторая часть, иногда весьма незначительная, держится более или менее осёдло (Дементьев, 1955; Сдобников, 1967; наши набл.). Результаты кольцевания в конце 30-ых годов показали, что песцы в основном мигрируют на запад, северо-запад, юго-запад. На месте кольцевания осталось около 67 %, ушло на запад около 18 %, в бассейн Оби - около 15 % меченных песцов (Сдобников, 1940). Восточнее не поймано ни одного меченного песца. Кольцевание в начале 60-ых показало, что на месте отлавливается 15 % животных. Зарегистрированы уходы песцов как на запад, так и на восток (Смирнов, 1967). Результаты мечения характеризуют лишь интенсивность эмиграции, но не дают информации о числе вернувшихся на места рождения животных. Миграции на запад песцов Обдорского кряжа составляли 12 - 45 % заготовок в Большеземельской тундре (Шиляева, 1967), но число реально оседающих на новых местах незначительно. В середине 70-ых заготовки мигрирующих в лесотундру песцов составляли 12 % (Сосин, Штро, 1978). В последние десятилетия интенсивность миграций значительно снизилась.

Основной причиной возникновения миграций, на наш взгляд, является отсутствие корма. После весенне-летнего пика численности грызунов, как правило, наступает депрессия. В такие зимы многочисленная молодежь отмечается вдали от мест размножения (1976/77; 1979/80 гг.), например, на юг вплоть до железной дороги Ивдель-Обь. Наличие мышевидных грызунов может ограничить сроки наступления миграций и район распространения. Так, в 1985/86 гг., высокая летняя численность леммингов (в давилки попадало в среднем 10 особей на 100 ловушко-суток) не снижалась под снегом до самой весны. Песец не покидал норы всю зиму и промысел его велся в основном загонным методом, причем за один загон добывали до 100 зверьков. Только после начала гибели грызунов были отмечены местные перекочевки животных. Видимо количество песцов, живущих на данной территории, лимитируется количеством корма в самый неблагоприятный период года и, следовательно, обилие леммингов определяет плотность населения песцов во все сезоны года.

Динамика численности

Разные методы относительного учета мышевидных грызунов - давилками и с лайкой - показали схожесть оценок обилия грызунов. Коэффициент корреляции между успешностью охоты лайки и результатами

отлова грызунов ловушками r = 0,85, при p = 0,01. Видимо, сходным образом на обилие жертвы реагирует песец. На основании полученных разными методами данных о численности песца (учет на норах и данные промысловых проб), можно утверждать, что динамика численности песца определяется, в основном, уровнем численности леммингов.

Одним из методов слежения за флуктуациями численности являются данные заготовок. Они являлись составным элементом подсчета абсолютной численности популяции (Смирнов, 1967). Считается, что заготовки отражают колебания численности популяции, изымая определенную часть прироста популяции. Продолжительность циклов динамики численности песца колеблется по данным разных авторов и в разных частях ареала (Формозов, 1935; Поляков, 1976; и др.) и, очевидно, строгой периодичности в колебаниях численности песца нет (Тавровский, 1946; Поляков, 1976).

В действительности выявить цикличность колебаний численности по данным заготовок довольно сложно. Специфической стороной заготовок являются экономическая ситуация и организационные мероприятия, которые оказывают порой значительное влияние на динамику заготовок. Так цены на пушнину, предлагаемые в середине 70-ых годов на "черном рынке" вызвали снижение заготовок на 50 % (Краев, 1980; Чесноков, 1982; и др.). Повышение закупочных цен на пушнину в начале 80-ых подняли уровень заготовок многих видов полевой пушнины почти на 50-100 %. Сходная ситуация сложилась и в начале 90-ых. По нашим расчетам, в сезон 1994/95 гг. можно было бы заготовить в округе около 20 тыс. шкурок песца. Абсолютное большинство заготовленных в это время шкурок было продано на рынках населенных пунктов Ямало-Ненецкого автономного округа, миновав заготовительные организации. К тому же не учитывается, что в годы высокой численности мышевидных грызунов песец плохо идет на приманку и отлавливается в значительно меньшем количестве, а добывается, в основном, загонным способом (в тех районах, где есть оленеводство и где возможна организация такой охоты). И наоборот, уровень заготовок высок в годы депрессий численности грызунов.

На основе результатов учета занятости нор, маточного поголовья и количества щенков в помёте определялась ежегодная численность в каждой природной подзоне (Скробов, 1963; 1966). Не абсолютизируя полученные цифры (учитывая погрешность оценок), отмечаем большое сходство с данными промысловых проб. Совпадение доли размножающихся самок в промысловой пробе и рассчитанной по занятости нор (r=0,95), а также синхронность изменения соотношения сеголетков в предпромысловом поголовье по данным учетов и в промысловой пробе (r=0,92), свидетельствует о возможности использования учетов в слежении за динамикой численности песца и тесной ее связи с динамикой численности леммингов.

Сравнивая наши расчетные данные по численности маточного поголовья, полученные в результате учетов с 1979 по 1986 гг., с данными В.С.Смирнова с 1955 по 1962гг. (1964), приходим к выводу, что динамика

колебаний численности маточного поголовья сохранилась на чуть более низком уровне - 2,1 - 24,3 тыс. против 3,8 - 27,1 тысяч особей.

Морфофизиологические реакции

Любой вид животных характеризуется определенными морфофизиологическими особенностями, которые в совокупности определяют его биологическую специфику (Шварц и др., 1968). Одной из особенностей песца, демонстрирующих высокую приспособленность к суровым условиям среды, является способность при одинаковой длине тела изменять вес вдвое-втрое, в основном за счет изменения запасов жира.

Вес самцов и их внутренних органов достоверно выше, чем самок при любой кормовой ситуации (Дубравина, Смирнов, 1976; наши данные). Анализ хода сезонных изменений веса внутренних органов песцов показывает, что наименьшей амплитудой изменчивости обладают сердце и печень взрослых самок. Сеголетки, рожденные в годы высокой численности леммингов, достоверно тяжелее своих сверстников, рожденных в условиях нехватки кормов, на 15-20 %. Вес тела, сердца, печени изменяется синхронно у всех молодых песцов; колебания среднего веса почек сходны с изменениями веса надпочечников и находятся в обратной зависимости к весу тела, сердца и печени. В годы низкой численности леммингов вес тела песцов снижается за зиму, в среднем, более чем на 10 %. В благоприятной кормовой обстановке в зимний период падение веса происходит менеие интенсивно. Мозаичность зимнего распределения грызунов и различный ход цикличности на разных участках тундр может создать в одних районах более благоприятные кормовые условия, чем в других, что, вероятно, и выявилось при сравнении двух проб песцов из несмежных участков Ямала (Раменский, Ефимов, 1979).

Паразиты

Отмечено, что колебания зараженности песца гельминтами находятся в тесной связи с динамикой его численности. В годы "урожая" песцов, когда отмечаются наивысшие показатели численности мышевидных грызунов, наблюдается и повышенная инвазированность зверей всеми основными видами гельминтов, достигая 93-95 % (Чиркова и др., 1959; Шиляева, 1968). В литературе указывается, что инвазированность упитанных зверей несколько выше, чем тощих, также выше зараженность паразитами размножающихся самок (Шиляева, 1968). Наши данные говорят о том, что существует тенденция снижения доли зараженных гельминтами песцов с увеличением их упитанности, однако различий между зараженными песцами и свободными от них по весу тела нет (Штро, 1973).

Промысел и хозяйственное освоение тундры

В зависимости от хода динамики численности леммингов промысел оказывает разное воздействие на половую и возрастную структуры

популяции песца. При падении численности леммингов и нехватке пищи в зимний период капканный промысел протекает активно, и в первую половину зимы отлавливаются, в основном, молодые самцы, доля которых может достигать 65-70 % (Чиркова, 1955; Смирнов, 1963, 1967; наши данные). Вероятность добычи молодых песцов в среднем в 4 раза выше, чем взрослых (Смирнов, Корытин, 1979). В дальнейшем, за счет втягивания в миграции самок, соотношение полов в промысле выравнивается. Очевидно, это связано также с тем, что голод снимает избирательность (Корытин, 1971). При пиках численности леммингов молодняк в пробах составляет 95-97 %, при отсутствии леммингов - 0-7 %. В конце сезона в промысле возрастает доля взрослых самок, очевидно, вследствие отлова на норах, обычно практикуемого в этот период.

В сезоны высокой подснежной численности леммингов песец практически оседл. Резко снижается добычливость капканного промысла, основным способом промысла становится загон (таларава), особенно в кустарниковых тундрах. И в этом случае наблюдается перепромысел молодых самцов, как наиболее активной части популяции. С внедрением техники, широко и с большой эффективностью применяется также тропление по свежему следу на снегоходах "Буран", с последующей добычей из ружья. Отрицательное влияние охотничьего пресса на песца сказывается на расстоянии десятков километров вокруг населённых пунктов (Лобанов, 1979; Ермаков, 1987).

Наблюдения по влиянию промышленного освоения территории на популяцию песца проводились в низовьях р.Се-яха (Мутная), в районе газоконденсатного месторождения Бованенково. На площадке, обследованной в 1979-83 гг., когда начиналась разведочное бурение, было выявлено 18 норовищ. Обследование в 1992-95 гг. показало, что 20 % нор разрушено при разработке карьеров и прокладке дорог. Из-за нарушения целостности растительного покрова активизировались термоэрозионные процессы. В результате обширных оползневых явлений в жаркие 1988-90 гг. на участке уничтожено еще 20 % нор. На остальных норах установлены капканы и петли, несмотря на то, что в результате многолетнего пустования они пришли в упадок. Даже за пределами месторождения, на удалении в несколько километров от его южных границ негативное влияние на популяцию выражается в непосредственном преследовании зверьков и установке на норах разного рода ловушек. Таким образом, в результате промышленного освоения территории, кроме прямого разрушения нор наблюдается усиление пресса охоты и увеличение фактора беспокойства не только на путях миграций, но и на местах размножения (Добринский, Сосин, 1995; наши данные). Наиболее пагубным последствием промышленного освоения тундры является промысел на местах норения, когда готовые к размножению звери отлавливаются на норах.

Работа выполнена по проекту РФФИ № 96-04-50990.

Литература

Аврамчик М.Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности // Ботан. журн. - 1969. - Т. 54, N 3. - С. 410-420.

Балахонов В.С., Лобанова Н.А., Павлинин В.В., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. - С. 133-148.

Бахмутов В.А., Сосин В.Ф., Штро В.Г.. Распределение и численность некоторых наземных позвоночных в северной тундре Ямала в летний период // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. - Свердловск, 1985. С.39-66.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. - М.: Наука, 1984. - 232 с.

Геллер М.Х. О явлениях очаговости в размножении песца и леммингов на Таймыре // Тр. НИИ с. - х. Крайнего Севера. - 1969. - Т. 17 - С. 164-169.

Дементьев А.С. К биологии песца Большеземельской тундры // Тр. ВНИИО. - 1955. - Вып. 14. - С. 123-136.

Добринский Н.Л., Сосин В.Ф. Опыт оценки влияния обустройства Бованенковского газоконденсатного месторождения в районе среднего Ямала на динамику численности песца // Экология. - 1995. - N3.- С. 229-234.

Дубравина Н.Б., Смирнов В.С. Некоторые интерьерные особенности песцов Ямала на подъеме и спаде их численности // Биологические проблемы Севера. - Петрозаводск, 1976. - С. 114-115.

Дубровский А.Н. Пушные звери Ямальского национального округа // Тр. НИИ поляр. земледелия. - 1940. - Вып. 13. - С. 3-21.

Дунаева Т.Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал // Тр. Ин-та географии АН СССР - 1948. - Вып. 41. - С. 78-143.

Дунаева Т.Н., Осмоловская В.И. Материалы по питанию песца Ямала // Там же. - С. 144-155.

Ермаков А.А. Влияние антропогенных факторов на популяцию белого песца Большеземельской тундры // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. - М., 1987а. - Ч. I. - С. 236-237.

Ермаков А.А. Роль структуры кормовой базы в динамике популяции песца // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах Европейского северо-востока СССР. - Сыктывкар, 1987б. - С. 69-75.

Корзинкина Е.М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала // Тр. Аркт. ин-та ГУСМП. - 1946. - Т. 194. - С. 77-112.

Корытин С.А.. Об избирательности промысла по полу и соотношению самцов и самок хищных млекопитающих // Вопросы пушного хозяйства и товароведения. - М., 1971. - С. 92-131.

Корытин С.А., Азбукина М.Д. Сезонная и половая изменчивость реакции песцов на запахи // Сб. тр. ВНИИ живот. сырья и пушнины. - 1969. - Вып. 22. - С. 223-234.

Краев Н.В. О размерах оседания шкурок пушных зверей // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. - Киров, 1980. - Т. 2 - С. 227-228.

Лобанов В.А. Зимнее распределение песца и мелких куньих в окрестностях г.Воркуты // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: Материалы всесоюз. совещ. - М., 1979. - С 153.

Оленев В.Г. К вопросу о прямом и косвенном влиянии дикования на численность песцов // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. - 1965. - Вып. 38. - С. 29-30.

Перелешин С.Д. Зимнее питание песца в Ямальском округе // Зоол. журн. - 1943. - Т. 22, вып. 5. - С. 299-313.

Пичугин Ю.В. Географическая изменчивость шкурок белого песца // Охота, пушнина, дичь. - Киров, 1974. - Вып. 46. - С. 49-55.

Поляков А.В. О причинах, оказывающих влияние на качество меха белого песца // Сб. науч. - техн. информации ВНИИ охот. хоз-ва и звероводства. - 1972. - Вып. 37-39. - С. 149-156.

Поляков А.В. Основные принципы и опыт прогнозирования "урожая" песца в Якутии // Численность животных и ее прогнозирование. - Киров, 1976. - С. 206-208.

Рахманин Г.Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. - Тюмень, 1959. - С. 101-176.

Раменский С.Е., Ефимов В.М. Весовые и размерные особенности песцов, добытых на двух участках территории Приобского Севера // Млекопитающие Уральских гор: Информ. материалы. - Свердловск, 1979. - С. 62-64.

Рутилевский Г.Л., Успенский С.М. Позвоночные Арктики //Тр. Аркт. НИИ ГУСМП. - 1957. - Т. 205. - С. 5-17.

Рябицев В.К., Рыжановский В.Н., Шутов С.В. Влияние хищников на эфективность размножения птиц на Ямале при депрессии грызунов // Экология. - 1976. - N 4. - С. 103-104.

Сдобников В.М. Опыты массового мечения песцов // Пробл. Арктики. 1940. - N 12. - С. 106-110.

Сдобников В.М. Некоторые особенности распределения и численности песца в азиатских тундрах // Зоол. журн. - 1967. - Т. 46, вып.9. - С. 1378-1382.

Скробов В.Д. Учет численности песцов на Ямале в связи с оценкой пушных ресурсов этой территории // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. - М., 1963. - С. 168-175.

Скробов В.Д. Песцовые норы полуострова Ямал // Тр.НИИ с. - х. Крайнего Севера. - 1966. - Т. 14. - С. 33-47.

Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих. - Свердловск, 1964. - 86 с.

Смирнов В.С. Мечение животных с помощью самокольцующих петель // Тр. Ин-та биологии УФАН АН СССР. - 1965. - Вып. 38. - С. 21-27.

Смирнов В.С. О механизмах, регулирующих численность естественных популяций животных // Экологические основы адаптации животных. - М., 1967. - С. 13-32.

Смирнов В.С. Анализ динамики численности песца на Ямале и пути интенсификации его промысла // Пробл. Севера. - 1967. - Вып. 11. - С. 70-90.

Смирнов В.С. Хвостатые землепроходцы // Охота и охот. хоз-во. - 1967. - N 9. - С. 16-17.

Смирнов В.С., Корытин Н.С. Избирательность отлова животных и возможности ее использования в экологических исследованиях. - Свердловск, 1979. - 78 с.

Соколов В.Е., Овсяников Н.Г. Динамика локального населения песцов в условиях отсутствия промысла // Докл. АН СССР. - 1984. - Т.279, N 3. - С. 762-765.

Сосин В.Ф., Штро В.Г. О динамике заготовок песца на Ямале и Гыдане // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. - Свердловск, 1977. - С. 20.

Сосин В.Ф., Штро В.Г. Распределение и численность песца на п-ве Ямал // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. - Свердловск, 1978. - С.78-84.

Строгов А.К. "Дикование" (вирусный энцефаломиелит) тундровых животных. - Иркутск, 1971. - 192 с.

Сыроечковский Е.В., Кречмар А.В. Основные факторы, определяющие численность белого гуся // Экология млекопитающих и птиц о.Врангеля. - Владивосток, 1981. С. 3-36.

Сюзюмова Л.М. К изучению эпизоотии бешенства песца на Ямале // Пробл. Севера. - 1967. - N 11. - С. 99-106.

Сюзюмова Л.М. К вопросу эндемичности тундрового бешенства песцов на Ямале // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. - 1965. - Вып.38. - С.3-18.

Тавровский В.А. Особенности размножения песца в связи с проблемой динамики его численности // Тр. Аркт. НИИ ГУСМП. - 1946. - Т. 194. - С. 5-75.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.. Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973. - 275 с.

Трофимов В.Т., Баду Ю.Б., Кудряшов В.Г., Фирсов Н.Г. Полуостров Ямал: (Инж.-геол. очерк). - М.: Изд-во МГУ, 1975. - 273 с.

Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. - М.,Л.: КОИЗ, 1935. - 108с.

Цецевинский Л.М. Материалы по экологии песца Северного Ямала // Зоол. журн. - 1940. - Т. 19, вып. 1. - С. 183-191.

Чесноков Н.И. Использование пушных ресурсов северной части Западной Сибири // Бюл. МОИП. - 1982. - Т. 87, вып. 1. - С. 3-6.

Чиркова А.Ф. Опыты массовой глазомерной оценки численности и прогнозы "урожая" песца // Вопросы биологии пушных зверей. - М., 1955. - С. 74-122.

Чиркова А.Ф., Костяев Л.М., Рыбалкин Ю.В.. Особенности промысла и биологии песца на юго-западном побережье Карского моря зимой 1956/57 гг. // Тр. ВНИИ живот. сырья и пушнины. - 1959. - Вып. 18. - С. 88-112.

Шварц С.С. Экологические аспекты рационализации использования запасов промысловых животных Крайнего Севера // Пробл. Севера. - 1967. - Вып. 11. - С. 5-19.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных.- Свердловск, 1968. - 368 с.

Шварц С.С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства // Тр. 9 Междунар. конгр. биологов-охотоведов, 1969. - М., 1970. - С.74-77.

Шиляева Л.М.. К проблеме изучения миграции песца // Пробл. Севера. - 1967. - Вып. 11. - С. 91-98.

Шиляева Л.М. Гельминты песца и их воздействие на популяцию хозяина в Ненецком национальном округе // Зоол. журн. - 1968. - Т.47, вып. 3. - С.331-335.

Шиляева Л.М., Колпащиков Л.А. Питание песца в Ненецком национальном округе // Тр. Киров. с.-х. ин-та. - 1970. - Т.22, N 52. - С. 152-162.

Шиляева Л.М. К вопросу о популяционной структуре материкового песца // Экология. - 1974. - N 1. - С. 54-61.

Шиляева Л.М. Европейский Север // Песец, лисица, енотовидная собака. - М., 1985. - С. 5-18.

Штро В.Г. Зависимость веса песца от упитанности и зараженности гельминтами // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. - Свердловск, 1978. - С. 73.

Штро В.Г. Экологические условия норения песца на Ямале // Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл., 2 Всесоюз. симпоз. "Биол. пробл. Севера". - Якутск, 1986. - Вып. 3. - С. 84-85.

Штро В.Г. О факторах, влияющих на качество шкурок песца // Наземные позвоночные естественных и антропогенных ландшафтов Северного Приобья. - Свердловск, 1989. - С. 47-51.

Штро В.Г. Характер заселения песцом нор на Ямале. // 5 съезд Всесоюз. териол. о-ва. - М., 1990. - Т. 2. - С.124-125.

Якушкин Г.Д. О плодовитости Таймырских песцов // Тр. НИИ с.-х. Крайнего Севера. - 1969. - Т.17. - С. 170-175.

Якушкин Г.Д. Некоторые сведения по морфологии Таймырских песцов // Там же. - 1970. - Т.18. - С.169-181.

Якушкин Г.Д. Таймыр // Песец, лисица, енотовидная собака. - М., 1985. - С. 37-46.

Summary

Ecology of Yamal polar fox (Alopex lagopus L.,1758)

V.G.Shtro

Now the Yamal polar fox is considered as a separate population. Population structure of the species and its dynamics depend on dynamics of collared lemming (Dicrostonyx torquatus Pallas, 1779) and Siberian lemming (Lemmus sibiricus Kerr, 1792). Reproduction success, numbers, age structure, direction and character of migrations, dispersion, allocation throughout the peninsula are constrained by numbers of small rodents. The polar fox reproduction may be successful only when lemming numbers reach ten and more individuals per 100 trap-days. When the rodent numbers are lower, the time of molt, heat and reproduction become longer. Numbers increase is correlated to the decline of barren female amount. Survival of the young depends on food availability and encephalitis infection level. Density of burrows is higher at the sites of typical tundra and it is low at the watershed sites and at the river basin ones. In typical tundra, the fluctuation of numbers of the polar fox reproducing females live-stock is twice as low as that in the neighbouring dwarf shrub and barren-grounds tundras.

There are lairs occupied yearly which make outliving places for the polar fox in the years of rodent numbers depression. In the Yamal population, males are dominant among subadults (1:1.19), and the females dominate among adult animals (1:1.48). Subadults of polar fox dominate in the years of high lemming numbers. On the contrary, in the years of low lemming numbers, adult polar foxes amount to 99.9%.

Estimates of the polar fox numbers from hunting samples show practically the same results as those calculated by the quantity of occupied burrows, or based on the reproducing females live-stock, or by the number of cubs per a brood.

The highest seasonal variability of adult internals was determined in the heart and liver masses of females. Variance in the body, heart and liver masses of the young occurs synchronous. Kidney and adrenal masses also change synchronously, but by inverse ratio of body, heart and liver masses.

Helminthiasis is the most developed in the years of highest numbers and it does not depend on an animal body weight. Effect of hunting upon age and sex population structure depends on the species dynamics phase, the latter being related to the lemming numbers dynamics.

The most pernicious result of the expansion of Yamal exploitation is hunting at the places of reproduction when pregnant females are shot.

УДК 599.325.1-15 (571.121) +591.4

Особенности экологии зайца-беляка (Lepus timidus L., 1758) на Ямале.

В.В.Павлинин

Согласно современным представлениям о подвидовой структуре зайца-беляка (Колюшев, 1936; Огнев, 1940; Виноградов, Громов, 1952; Павлинин, 1971) в тундровой зоне полуострова Ямал обитает "беляк Бегичева", или таймырский беляк - L. t. begitschevi Koljuschev, 1936. По описанию И.И. Колюшева это очень крупный заяц с массивным черепом и широко расставленными скуловыми дугами. У добытых нами зайцев такие размерные показатели, как лимиты длины тела (550 - 710 мм), хвоста (55 - 95 мм), ступни (140 - 170 мм), уха (65 - 92 мм) совпадают с таковыми, приведенными И.И. Колюшевым (1936). Отличия наблюдаются по максимальной кондилобазальной длине черепа, которая у зайцев Ямала составляет 97,4 мм против 84 мм. у таймырского беляка. Данные В.Н. Павлинина (1971) показывают, что беляк, живущий в тундрах Ямала крупнее номинативного подвида L. t. timidus L., обитающего на Полярном Урале. Сравнительный анализ морфологических особенностей зайцев Ямала и Зауралья (табл. 1) подтверждает это положение, хотя различий по длине тела (промер брался по спине) у них не отмечено. Ямальские зайцы имеют большую длину хвоста, меньшие показатели длины уха и длины задней ступни.

Обращает на себя внимание тот факт, что средний вес тушек без внутренних органов и головы у зайцев сравниваемых популяций практически одинаков и составляет 2,3 кг. Таким образом больший вес ямальских зайцев обусловлен большим весом внутренних органов. Длина кишечника зауральских зайцев почти на метр длиннее, чем у ямальских. Такая сравнительно небольшая разница в длине кишечника и больший вес его у зайцев Ямала, по-видимому, вызваны постоянным его наполнением. Это может быть обусловлено тем, что на Ямале зайцы добывались главным образом во время кормежки или сразу после нее, а в Зауралье - после поднятия с лежки. Размер слепого отдела кишечника у зайцев Ямала и Зауралья одинаков. Понятно, что индекс длины слепого отдела кишечника у северных зайцев будет больше. На это указывалось ранее, как на приспособление к необходимости питаться качественно обедненным кормом

(Шварц и др., 1965). Однако учитывая, что длина слепого отдела кишечника одинакова, а также, по всей вероятности, одинакова и общая длина кишечника, то в качестве приспособления, способствующего поддержанию нормальной жизнедеятельности зайцев на качественно обедненной кормовой базе при внешне суровых погодных условиях следует считать постоянную наполненность пищеварительного тракта кормом за счёт более продолжительного времени кормления.

Таблица 1
Морфо-метрические показатели зайцев Ямала и лесо-степного Зауралья.

Показатели	Самки		Самцы	
	Ямал	Зауралье	Ямал	Зауралье
Вес тела(кг)	4.29 ± 0.06 n=11	3.96 ± 0.05 n= 35	4.00 ± 0.09 n = 14	3.75 ± 0.06 n = 24
Длина хвоста (мм)	62.4 ± 1.2 n = 11	55.6 ± 1.2 n = 33	66.2 ± 2.4 n = 14	53.6 ± 1.8 n = 22
Длина уха (мм)	84.8 ± 0.6 n = 125	88.9 ± 0.6 n = 34	83.9 ± 0.8 n = 80	89.6 ± 0.9 n = 21
Длина задней ступни (мм)	151.1 ± 1.7 n = 11	156.5 ± 1.1 n = 33	150.6 ± 1.0 n = 14	155.5 ± 1.2 n = 26

По индексам остальных внутренних органов наблюдается следующая картина Между самками обеих популяций наблюдается большое сходство по индексу сердца и почек, индексы печени и слепого отдела кишечника достоверно выше в северной популяции, а индекс кишечника - в южной популяции. У самцов северной популяции индексы сердца и печени достоверно выше чем у самцов южной, а различие индексов почек и кишечника статистически не достоверны (табл.2).

Заяц-беляк Ямала живет в условиях очень продолжительного зимнего периода. В южной части полуострова зима длится около 190 дней. Преобладают значительно и сильно морозные погоды с ветром (60-70 % из всех классов морозной погоды). Велика доля жестоко морозной погоды (13-16 %). Из-за наличия полярной ночи и высокой отражательной способности снежного покрова происходит интенсивное выхолаживание приземного слоя воздуха (Природа Ямала, 1995). В таких условиях одной из адаптивных особенностей является накопление резервных питательных веществ. Наши данные говорят о значительной величине запасов жира у ямальских беляков: до 142 г. Жировые депо, как правило, всегда бывают заполнены даже зимой, тогда как у зауральских зайцев наблюдаются только следы жира. Накоплением питательных веществ в быстро мобилизуемой форме (гликоген) объясняется и больший индекс печени у северных зайцев (Шварц и др., 1965).

Таблица 2
Индексы внутренних органов зайца-беляка Ямала и лесо-степного Зауралья.

Органы	Самцы		Самки	
	Ямал	Зауралье	Ямал	Зауралье
Сердце	9.4 ± 0.1 n = 21	8.7 ± 0.2 n = 21	9.0 ± 0.2 n = 25	9.0 ± 0.2 n = 28
Печень	35.0 ± 1.9 n = 19	27.2 ± 1.8 n = 21	35.4 ± 1.5 n = 25	27.6 ± 1.7 n = 31
Почки	3.4 ± 0.2 n = 20	3.0 ± 0.1 n = 20	3.0 ± 0.1 n = 25	2.9 ± 0.1 n = 30
Кишечник	25.9 ± 0.9 n = 13	29.4 ± 2.3 n = 12	26.3 ± 0.9 n = 8	33.6 ± 1.1 n = 10
Слепой отдел кишечника	8.0 ± 0.2 n = 13	4.5 ± 0.3 n = 12	8.3 ± 0.2 n = 8	4.3 ± 0.2 n = 10

Как и в других частях ареала распространение зайца-беляка на Ямале зависит от степени и характера развития древесно-кустарниковой растительности, которая в свою очередь связаны с особенностями рельефа, температурного и почвенно-гидрологического режима. На Ямале обилие кустарников к северу постепенно уменьшается до подзоны субарктических тундр. Здесь по склонам и в поймах рек низкорослые ивняки встречаются вдоль побережья Байдарацкой губы до рек Сеяхи-Мутной и Мордыяхи, а на восточном побережье - несколько севернее пос. Яптиксале. Лесная растительность имеет островное распространение и представлена двумя типам: лиственничники восточного склона Урала и прилегающей более или менее расчлененной возвышенной равнины на юго-западе Ямала и леса северотаежного типа в долинах равнинных рек Южного Ямала (Природа Ямала, 1995). Наиболее крупный лесной массив расположен в долине реки Хадытаяхи.

Хадытинский лесной остров представляет собой полноценный северотаежный лес, состоящий из высокопродуктивных процветающих сообществ (Пешкова, 1977). Лесные сообщества представлены главным образом ельниками - лиственничниками, обычно с примесью березы. Сомкнутость крон, как правило, невысока. Во всех случаях лесные полосы тяготеют либо к современному руслу рек, либо к старицам. Во внешних зонах долины лесная растительность практически отсутствует. В среднем лесистость долины реки достигает 15 % (Плотников, 1984). Соотношение групп растительных сообществ и состав древостоев существенно меняются на разных отрезках течения рек и их притоков. В низовьях леса составляют очень незначительный процент (табл. 3) и состоят в основном из березы с примесью ели и лиственницы. В верховьях лес представлен исключительно лиственничниками и располагается узкими и разрозненными гривами. В среднем течении лиственница, ель и береза представлены примерно в

равном соотношении. Благодаря чересполосному чередованию гряд, покрытых лесом, и ложбин, занятых другими типами растительности, формируется высокая мозаичность ландшафта поймы (Плотников, 1984). Узкими полосами по периметру практически всех водоемов в долине (включая русло) распространены луговые сообщества. Самая распространенная растительная формация в долине реки, даже превышающая по площади леса - кустарниковые заросли. В прирусловой части наиболее выражены ольшаники с хвощово-злаковым травостоем. На влажных участках по берегам озер и стариц, в понижениях рельефа распространены пушицево-осоковые и злаковые ивняки, ерники-зеленомошники. Значительные участки по площади занимают также болота - своеобразный конгломерат болотной, топяной и тундровой растительности на периодически переувлажненных местах. Своеобразной особенностью островных лесов Ямала является то, что здесь на лес со всех сторон как бы "наплывает" тундра.

Понятно, что эти лесистые долины рек Южного Ямала оказываются наиболее благоприятными для зайца. Здесь он встречается круглый год и численность его наиболее высока (в среднем 2,6 особей на кв. км). По мере продвижения на север и уменьшения доли кустарников в растительном покрове численность зайцев снижается. По результатам маршрутных учетов, проведенных В.Г. Штро (устное сообщение) на Среднем Ямале (реки Юрибей, Мордыяха, Сеяха), средняя плотность беляков здесь составляет 0,01 особи на кв. км. Севернее полосы распространения ивняков, в субарктической тундре, заяц практически отсутствует.

Таблица 3

Лесная растительность долины реки Хадытаяха (по Плотникову, 1984).

Характеристики	Верховья реки	Среднее течение	Низовья реки
Лесистость (%)	16.8	32.9	5.4
Средняя ширина лесной полосы в долине (м)	263	1312	651
Отношение полной ширины лесной полосы к ширине долины	0.16	0.33	0.05

В своем распределении по местообитаниям заяц-беляк приурочен к участкам леса, зарослям кустарников и различным типам луговых сообществ в долинах рек и по их склонам. В открытой тундре встречается редко. Его появление здесь связано либо с накоплением зимой в речных долинах глубоких снегов, затрудняющих передвижение и добывание корма, либо с весенним половодьем и затоплением поймы, либо с переходами во время миграций. Во всех случаях он старается не удаляться от долины реки и обширных зарослей кустарников по оврагам.

Зимние стации зайца-беляка обусловлены характером залегания снежного покрова и изменением в связи с этим доступности корма. На Ямале снег в основном накапливается в первой половине зимы при частом прохождении циклонов в это время. В дальнейшем высота снежного покрова меняется незначительно. Максимальные значения ее в окрестностях Нового Порта наблюдаются в первой декаде мая, а в окрестностях Салехарда - в первой декаде апреля. Мощность снежного покрова увеличивается с севера на юг от 40 до 70 см (Природа Ямала, 1995). Снег залегает крайне неравномерно: с повышенных и открытых участков он сдувается в понижения и долины рек и ручьев. Здесь он отлагается в виде мощных сугробов.

Увеличение высоты снежного покрова в зависимости от конкретного распределения корма может оказывать как положительное, так и отрицательное влияние на условия питания зайца-беляка. При максимальном обилии кормов в самых нижних ярусах растительности повышение глубины снега затрудняет кормодобывание. В густых молодняках и зарослях кустарников, где количество побегов с увеличением высоты над землей возрастает, повышение глубины снега, наоборот, увеличивает доступность корма (Владышевский, 1980). В связи с этим зимнее распределение зайцев носит двоякий характер. Они сосредотачиваются либо вблизи выдувов (участки, имеющие положительные формы рельефа: береговые косы, луговые участки, края обрывов, бугры в тундре), где питаются травянистыми растениями, кустарничками и низкорослыми кустарниками, либо в зарослях высоких кустарников (ивняки и ольшаники по берегам водоемов и на склонах речных долин), побегами которых они кормятся. Первое более характерно для зайцев Полярного Урала, где они концентрируются вблизи обширных, оголенных от снега площадей над границей леса (В.Н. Павлинин, 1971). В долинах рек Южного Ямала складывается несколько иная обстановка. Количество выдувов здесь сравнительно не велико и зайцы сосредотачиваются преимущественно в зарослях высоких кустарников. Так, на р. Хадытаяхе часто встречаются зимние погрызы ив зайцами на высоте более 2 м.

В течение зимы, по мере накопления снежного покрова, происходит смена мест обитания. В начале зимы, когда снежный покров не велик, беляки кормятся в основном в нижнем ярусе и встречаются вблизи обдуваемых ветром участков. Особенностью кормовой базы северных растительноядных животных, в том числе и зайцев, является своеобразная консервация ранними морозами травянистых растений, таких как осоки, некоторые злаки, хвощи, которые надолго сохраняются в зеленом виде, а ягоды в спелом состоянии. Эти растения обладают сравнительно высокой зольностью, концентрацией протеина, важнейших биогенов и поэтому являются очень привлекательным кормом. Поедание зелени по берегам рек, стариц и других пойменных водоемов становится характерной чертой питания и, соответственно, распределения зайцев в начале зимы. В связи с этим наблюдаются даже скопления зайцев в низовьях рек, в соровой части поймы Оби. После выпадения глубокого снежного покрова зайцы переходят в заросли кустарников. При этом на островах обской поймы скопления зайцев

сохраняются, т. к. здесь имеются достаточно обильные запасы веточного корма.

Для животных, поедающих малопитательные корма, положительный энергобаланс кормодобывания обеспечивается за счёт малых затрат времени и энергии на перемещение от одного кормового участка к другому (Владышевский, 1980), особенно в условиях, когда животное вынуждено тратить много энергии для поддержания температурного баланса . Поэтому зимняя стратегия кормодобывания у зайца-беляка выглядит следующим образом: зверек питается на одном месте некоторое время, а затем переходит на другое подходящее кормное место. При этом одновременно можно встретить как группировки зайцев на ограниченных по площади участках и никуда не перемещающихся, так и особей, которые направленно передвигаются и суточный ход которых достаточно велик. У первых места кормежек и дневок располагаются в одном месте. У вторых - значительно отдалены. Время от времени наблюдается обновление троп зайцев на местах жировок, что свидетельствует о появлении новой "партии" зверьков. Это происходит с частотой один раз в 8 - 12 дней.

Особенностью поведения северного зайца-беляка является также отсутствие характерных для него сдвоек перед залеганием. Заяц спрыгивает с тропы и вскоре ложится. Лежки почти всегда устраиваются в снежных норах или в пустотах, образовавшихся в зарослях кустарников. Прямо на снегу или в небольшом углублении заяц лишь затаивается при преследовании. В южных частях ареала, например в Зауралье, лежки в снежных норах явление гораздо более редкое. Залегание в пустотах под камнями характерно для беляков горной части Урала.

Ранней весной из зимних стаций начинается расселение зайцев в места размножения. При этом зайцы совершают значительные перемещения. Часто отмечаются очень характерные парные следы самца и самки, тянущиеся на расстояние до 8 км. В районах, где места размножения и зимовки совпадают, например, в поймах рек Южного Ямала, таких значительных перемещений не наблюдается. Меняются лишь стации обитания зайцев.

С началом весны зверьки сосредотачиваются на обтаявших участках вдоль берегов рек, как правило, у песчаных кос, где появляется первая зелень. В этот период можно встретить до 25 - 30 особей на 10 км береговой полосы (М. Г. Головатин, устное сообщение). Из-за особенностей микрорельефа (за относительно высоким береговым валом находятся пониженные участки) во время половодья зайцы оказываются отрезанными от основной части поймы. На типично равнинных реках Ямала после продолжительного холодного периода с полным или почти полным прекращением стока наступает резкий и интенсивный подъем уровня воды, сопровождающийся значительным затоплением поймы. Полное ее затопление наблюдается здесь чаще, чем на равнинных реках других регионов. Так пойма р. Хадытаяхи в зависимости от высоты снежного покрова и характера весны затопляется половодьями на 50 - 90 %. Ширина русла этой реки в среднем течении летом 40 - 70 м, а весной увеличивается до 100 - 130 м. Наступление половодья тесно связано со временем ледохода, который

наблюдается 5 - 25 июня, но обычно в середине месяца. В этот период на незатопленных участках нередки встречи 3 - 6 зверьков вместе, а на отдельных крупных островках в низовьях рек попадаются группы до 20 - 35 особей. По мере спада воды зайцы проникают вглубь поймы. В небольшом числе зайцы появляются и в припойменных участках тундры.

Половодье приходится на период беременности самок. Они становятся менее активными. Если во время брачных игр самки, в отличие от самцов, первые замечали опасность и убегали, то теперь, при опасности, они чаще затаиваются, тогда как самцы, напротив, стараются покинуть открытый участок. Во время жировки самец как правило держится в непосредственной близости от зарослей кустарника, либо внутри их, самка - на удалении от кустов, по крайней мере она чаще оказывается обнаруженной. Интересно, что несмотря на беременность, самка держится вместе с самцом. Из 40 зверьков, встреченных в это время, 70% были парами. Отмечаются даже элементы брачных игр. Лежки самца и самки располагаются на расстоянии всего 0,8 - 1,5 м друг от друга. Все это говорит о существовании у зайца-беляка в период размножения устойчивых пар, которые сохраняются вплоть до появления молодых. После этого самец занимает отдельный индивидуальный участок.

Самки на Южном Ямале начинают спариваться в конце апреля - начале мая. Окончание сезона размножения, судя по встрече 27 июля беременной самки с пятью эмбрионами, приходится на начало второй декады августа.

Наши полевые наблюдения и анализ состояния репродуктивных органов животных показывают, что в размножении зайца-беляка на Южном Ямале существуют три ярко выраженных момента появления молодых: в середине июня, в конце июня - начале июля и в первой декаде августа. В середине июня приносят помет от 5 до 20 % самок, в начале июля - основная их часть, 60 - 80 % и в августе - 15 - 20 %. До 15 % самок могут приносить два помета в течение сезона, соответственно в середине июня и в первой декаде августа. Число зайчат в пометах в разные годы различно: в один год более крупные пометы отмечены в начале сезона размножения, в другой - в конце или в середине (табл. 4). За двенадцатилетний период исследования населения зайцев р. Хадытаяхи среднее число эмбрионов на каждую размножающуюся самку колебалось от 4,7 до 8,9 в разные годы. Средняя за все годы составила 6,55, т.е. 6 - 7 эмбрионов на самку. Это выше имеющихся в литературе данных. Первые самки вступают в размножение в возрасте одного года. В процессе размножения участвует подавляющее большинство самок, доля пропустовавших не превышает 10 %.

Интересной особенностью ямальских зайчих является своеобразная анатомическая "аномалия", связанная с количеством сосков. По Огневу (1940) у беляка имеется 4 пары сосков. Нами же были встречены самки в период лактации с 9 и 10 сосками. Вероятно это связано со сравнительно крупными пометами у субарктических зайцев и необходимостью максимального сокращения сроков постнатального развития новорожденных. Следует напомнить, что средняя продолжительность безморозного периода на Южном Ямале около 86 дней (Справочник..., 1965), а длительность

периода со средней температурой воздуха выше 10° С составляет всего около 40 дней (Природа Ямала, 1995).

Таблица 4
Средняя численность помётов зайца-беляка Южного Ямала.

Помёты	Годы			
	1979	1980	1981	1982
Первый помет	6.0 n = 3	5.5 n = 5	5.3 n = 4	6.1 n = 9
Второй помет	6.1 n = 34	6.1 n = 15	4.9 n = 9	6.9 n = 9
Третий помет	5.2 n = 5	8.0 n = 4	не учитывался	7.8 n = 5

Когда рождаются первые зайчата, только-только появляются всходы злаков, но местами еще лежит снег. Основной период рождения молодых почти совпадает с массовым вылетом кровососущих насекомых. Сильного влияния их на поведение зайчат мы не обнаружили. За сорок дней наблюдения за двумя выводками (15 зайчат) никаких следов укусов, не говоря уже о смертности от комаров, мы не нашли. Зайчата легко спасались от гнуса в траве и под пологом кустарников. На них нападали только те комары, которые роились вокруг нас. Таким образом активность кровососущих насекомых не является фактором смертности молодняка, несмотря на очень высокую численность комаров, которая в пойменном лесу может достигать четырех - пяти десятков тысяч на 1 га, а активность нападения самок колеблется от 25 до 250 экз. на 100 взмахов сачком (Николаева, 1976, 1990).

На поведение же взрослых животных летом кровососущие насекомые оказывают сильное влияние. К этому времени зайцы уже занимают индивидуальные участки и вынуждены спасаться от гнуса в их пределах. Они выбирают обдуваемые ветром и обогреваемые солнцем открытые места, такие как берега рек, бровки оврагов, мыски с низкой травой. Очень часто на береговых песчаных косах зайцы роют наклонные норы такой длины и глубины, что у лежащего в ней зверька снаружи видна лишь голова. Наблюдателя они подпускают на 20 - 35 м, а вспугнутые быстро возвращаются. Моторную лодку подпускают еще ближе. Некоторые из них, вскочив, долго бегут вдоль реки по открытым местам, а не скрываются, как следовало ожидать, в ближайших кустах, боясь, видимо, днюющих там комаров. Защищаясь от насекомых, зверьки, по наблюдениям В. А. Бахмутова (Павлинин, 1971), отряхиваются, совершают резкие перебежки, прыжки, валяются на песке. Тем или иным способом зайцам удается спастись от назойливых насекомых, так как мы не обнаружили многочисленных следов укусов на шкурках добытых животных. Сильные кровоподтеки на спине, боках и тыльной стороне задних лап, о которых

упоминалось ранее (Павлинин, 1971) и которые действительно имеют место, связаны с комариными покусами только что добытых и еще не остывших зверьков, которые прежде, чем были обработаны, лежали некоторое время на воздухе.

Процесс размножения у зайцев на Ямале совпадает с линькой. К началу третьей декады июня, как правило, заканчивается линька у самцов. Но у большинства самок она задерживается. В результате попадаются особи с различным соотношением зимних и летних волос, вплоть до преобладания белой окраски. В это время по состоянию шкуры можно визуально определить количественное соотношение полов в популяции, во всяком случае - количество беременных самок.

Возраст определялся по слоистым структурам кости нижней челюсти (Клевезаль, Клейненберг, 1967) и по сухому весу хрусталика глаза, что дало возможность полностью исключить ошибку в диагностике возраста животных, перезимовавших впервые. Разделение на возрастные группы происходило таким образом: особи от 10 мес. до 1 года, затем - от 1 года и 10 мес. до 2 лет, от 2 лет и 10 мес. до 3 лет и т.д. Анализ ввыборки (n = 325) показывает следующую структуру населения зайца-беляка на Южном Ямале: около 60 % (в среднем 59,6 %) составляют животные, возрастом до одного года, животные остальных групп составляют соответственно 27,8 %, 8,3 % и 4,3 %. Долгожителем оказался самец в возрасте 5+ лет. Очень интересно, что такая возрастная структура сохранялось практически неизменным в течение ряда лет. В 1979 - 1982 годы происходил непрерывный подъем численности беляка на Южном Ямале. На следующий после пика численности, 1983 год, было зафиксировано практически полное отсутствие годовалых животных. То есть снижение численности произошло в первую очередь за счет этой возрастной группы.

О колебаниях численности зайца-беляка известно, что они имеют широкую амплитуду порядка 8 - 15 лет (Томилова, 1976). На Ямале по данным заготовок снижение численности зайца продолжалось в течение 14 лет, с 1954 г. до 1967 г., (Павлинин, 1971). Нами на р. Хадытаяхе проводились лодочные учеты зайцев, которые в достаточной степени отражают изменение численности зайцев в данном районе (табл. 5). За годы наших наблюдений подъем численности продолжался в течение пяти лет, с 1979 по 1983 г., во время которого наблюдался пик численности. После этого наступил период постепенного спада, который также продолжался пять лет, до 1988 г. Таким образом, весь цикл численности составил 10 лет. В весенне-летний период мы не обнаружили фактора, играющего какую-нибудь практически ощутимую роль в регуляции численности зайцев. Часть животных несомненно гибнет во время половодья и от хищников, но доля их не велика.

Интересно отметить некоторые изменения в качественном составе населения зайцев Южного Ямала, отражением чего являются изменения такого морфометрического показателя, как длина уха (табл. 6). За годы наблюдений у самцов и самок значения этого признака менялись по-разному. У самцов после года преобладания “длинноухих” особей наступал период, в

течение которого средняя длина уха постепенного снижалась. Затем этот показатель резко увеличивался и вновь наступал период постепенного снижения. У самок наблюдалась другая картина: в один год преобладали "длинноухие" животные, на следующий - "короткоухие" и т. д.

Таблица 5
Число зайцев на 10 км маршрута по реке Хадытаяхе (по учетам с лодки).

Год	Количество
1979 - 1980	9.7 ± 1.0
1981 - 1982	16.0 ± 0.7
1983 - 1984	18.0 ± 1.5
1985 - 1986	12.1 ± 0.8
1987 - 1988	8.2 ± 1.3

Таблица 6
Длина уха зайца-беляка Южного Ямала в разные годы.

Год	Самцы	Самки
1977	87.5 ± 1.8 (n = 2)	83.6 ± 3.8 (n = 3)
1978	86.9 ± 1.2 (n = 12)	86.2 ± 0.9 (n = 17)
1979	84.9 ± 1.2 (n = 17)	82.4 ± 0.8 (n = 24)
1980	84.0 ± 1.5 (n = 7)	86.5 ± 1.2 (n = 11)
1981	нет данных	81.3 ± 1.2 (n = 15)
1982	81.7 ± 2.0 (n = 6)	86.0 ± 1.9 (n = 9)
1983	87.4 ± 3.3 (n = 5)	83.0 ± 4.8 (n = 13)
1985	84.3 ± 3.2 (n = 6)	87.0 ± 2.1 (n = 5)
1986	83.0 ± 2.8 (n = 5)	84.0 ± 4.2 (n = 3)
1987	82.9 ± 3.5 (n = 8)	87.8 ± 3.8 (n = 6)
1988	82.4 ± 3.1 (n = 6)	82.5 ± 6.6 (n = 7)
1989	85.3 ± 4.2 (n = 6)	85.0 ± 6.0 (n = 12)

Можно предположить, что эти изменения качественного состава связаны с иммиграцией особей из соседних областей. Известно (Макридин, 1956; Павлинин, 1971), что белякам тундровой зоны свойственны миграции на большие расстояния, в отличие от лесных и лесостепных зайцев, которые совершают перемещения чисто локального характера в пределах нескольких километров. Однако по длине уха зайцы с реки Хадытаяха и из прилегающих районов Полярного Урала (реки Щучья и Собь) достоверно не различаются.

По всей вероятности мы имеем дело с колебаниями качества популяции в меняющихся условиях среды (Шварц, 1980). Так, у зайцев горной части Среднего Урала мы тоже обнаружили слабые изменения в разные годы средней длины уха (табл.7). Более резкие изменения условий существования в Субарктике приводят и к более резкому изменению качественного состава популяции.

Таблица 7
Длина уха зайца-беляка горной части Среднего Урала

Годы	Самцы	Самки
1990	84.1 ± 5.1 (n = 18)	82.2 ± 5.7 (n = 17)
1991	88.5 ± 3.5 (n = 48)	88.4 ± 3.6 (n = 34)
1992	86.9 ± 3.3 (n = 15)	88.0 ± 5.0 (n = 14)
1993	79.0 ± 3.9 (n = 4)	85.6 ± 3.7 (n = 8)
1994	85.9 ± 3.3 (n = 18)	87.8 ± 3.5 (n = 6)

Работа выполнена по проекту РФФИ № 96-04-50990.

Литература.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. - М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1952. - 296 с.

Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей: (Кормодобывание и его биоценот. значение). - Новосибирск: Наука, 1980. - 263 с.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. - М.: Наука, 1967. - 144 с.

Колюшев И.И. Млекопитающие Крайнего Севера Западной Сибири // Тр. биол. НИИ при Том. гос. ун-те. - 1936. - Т. 2. - С. 229-327.

Макридин В.П. Стаи беляков в тундре // Охота и охот. хоз-во. - 1956. - № 10. - С. 12-14.

Николаева Н.В. Сезонные изменения численности кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на Южном Ямале // Зоология позвоночных, паразитология, физиология и биохимия. - Петрозаводск, 1976. - С. 54-56.

Николаева Н.В Сезонная динамика активности самок кровососущих комаров в южной тундре // Пространственно-временная организация энтокомплексов Субарктики. - Свердловск, 1990. - С. 31-44.

Огнев С.И. Грызуны. - М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 615 с. - (Звери СССР и прилежащих стран; Т.4).

Павлинин В.Н. Заяц-беляк Lepus timidus L. (1758) // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. - 1971. - Вып.80. - С. 75-106.

Пешкова Н.В. Продуктивность растительных сообществ стационара "Хадыта" и влияние грызунов на травянистый покров полигонов // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. - Свердловск, 1977. - С.134-145.

Плотников В.В. Динамика лесных экосистем Субарктики: (На прим. бас. р. Хадытаяхи). - Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1984. - 128 с.

Природа Ямала. - Екатеринбург: УИФ "Наука", 1995. - 435 с.

Справочник по климату СССР. - Л.: Гидрометеоиздат, 1965. - Вып.17. - 212 с.

Томилова Т.П. Биологические основы эксплуатации зайцев в охотничьем хозяйстве // Биологические предпосылки рационального использования наземных позвоночных. - М., 1976. - С. 116-166. - (Итоги науки и техники. Зоология позвоночных; Т.8).

Шварц С.С., Павлинин В.Н., Добринский Л.Н., Гашев Н.С., Бойков В.Н., Бойкова Ф.И. Морфо-физиологические особенности тундровых популяций зайца-беляка в связи с сезонной цикличностью их жизнедеятельности // Охотничье-промысловые звери: Биология и хоз. использ. М., 1965. - Вып.1. - С. 197-209.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. - 278с.

Summary

Ecology specialities of Yamal alpine hare (Lepus timidus L., 1758)

V.N.Pavlinin

The article represents data on ecology of the Alpine hare in the Yamal peninsular based on many-year observations. Features of the species biology are compared to those of the animals from other parts of the area, in particular, the hares from the Trans Urals forest-steppes and from the elevated regions of the Middle and Polar Urals. Significant differences in morphological and interior indices have been revealed.

Authors describe the spatial and age structure of the Alpine hares in the South Yamal, peculiarities of reproduction and behaviour. Comparison of morphological peculiarities between the Yamal and the Trans Urals hares showed that animals from Yamal tundra were bigger than those of the nominal subspecies. The Yamal hares had longer tails, and the lower indices of the hind foot length and of the ear length, the latter varying between years.

During the 12-years period of observations, the average number of embryos per each breeding female was 6,55. Almost all sex-mature females participate in reproduction, some of them (up to 15 %) may have 2 litters in a season.

Table 1. Morphometric indices of Alpine hares from the Yamal and the Trans Urals forest steppes.

Table 2. Inner organ indices of the Alpine hares from the Yamal and the Trans Urals forest steppes.

Table 3. Forest cover percentage in the Khadyta flood-plain (from: Plotnikov, 1984).

Table 4. Average number of the young in the Alpine hare litters from the South Yamal in different years.

Table 5. Number of hares per 10 km of the route on the Khadyta-yakha river (records from the boat).

Table 6. Ear length of the Yamal Alpine hares in different years.

Table 7. Ear length of the Alpine hares from the mountain part of the Middle Urals, different years.

УДК 591.526:599 (571.121)

Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала

В.С.Балахонов., А.Н.Данилов., Н.А.Лобанова., М.В.Чибиряк

Изучение динамики численности мелких млекопитающих проводилось нами в южной части полуострова Ямал, на Полярном Урале и в низовьях р.Обь, в основном на четырех постоянных участках отлова. Продолжительность наблюдений составляет от 10 до 25 лет.

Первый участок расположен в низовьях р. Оби, вблизи п. Шурышкары (в дальнейшем на всех иллюстрациях он обозначен номером 1). Отловы мелких млекопитающих проводились в 1974-1976, 1979 и 1983-1993 гг. Растительные сообщества располагаются на этом участке на нескольких экологических уровнях. Верхний уровнь занимают останцы, сходные с фитоценозами коренных берегов, в период паводков они являются стациями переживания для мелких млекопитающих. Затем следуют парковые ивняки и злаковые луга в сочетании с кустарниково-ивняковыми зарослями. Эти сообщества могут заливаться водой на непродолжительное время. На склонах соровых понижений располагаются канареечниковые и осоковые луга. Последние обычно переувлажнены и сильно закочкарены.

Вторая постоянная учетная площадка расположена на Полярном Урале, в окрестностях п. Красный Камень (на графиках - № 2). Отловы зверьков велись с 1975 по 1993 гг. Этот участок отличается от других большим разнообразием растительного покрова. Подножья гор занимает типичная северная тайга в сочетании с отдельными участками кустарниковых тундр. В пойме р. Собь встречаются заросли ивы и ольхи, заливные злаково-разнотравные луга. Хорошо выражена высотная поясность растительности. Горно-лесной пояс сменяется подгольцовым поясом с березовым криволесьем, лиственничным редколесьем и зарослями ольхи кустарниковой, за которыми простирается гольцовый пояс. Между гольцами и подгольцовым поясом встречаются участки горных тундр.

Третий участок расположен в низовьях р. Лонгот-еган (на графиках - № 3), в зоне лесотундры. Исследования в этом районе проводились с 1984 по 1993 гг. Растительные сообщества в этом районе представлены елово-

лиственничными редколесьями в сочетании с различными типами кустарничковых тундр.

Четвертый участок отлова находится на территории стационара "Хадыта", в бассейне р. Хадытаяха и расположен в южной части подзоны кустарниковых тундр (на графиках - № 4). Своеобразие этого участка заключается в наличие леса, поднимающегося узкой полосой вдоль реки на север, что способствует существованию многих животных, связанных с лесо-таежным комплексом.

Основные методические особенности учета численности мелких млекопитающих на исследуемых территориях уже рассматривались ранее (Балахонов и др., 1982; Балахонов и др., 1988; Данилов, 1988; "Природа поймы Нижней Оби", 1992; Сосин и др, 1985;Тупикова, Емельянова, 1975), поэтому мы не будем подробно на них останавливаться. Зверьков отлавливали давилками , живоловками, линиями конусов а также канавками с конусами. На участке № 1 (в низовьях р. Обь) было отработано 4300 ловушко-суток и 114 канавко-суток (для этого и других участков данные о численности мелких млекопитающих по результатам отловов конусами и канавками расчитаны в экземплярах на 10 конусо-суток). На Полярном Урале (№ 2) - 9500 ловушко-суток, 460 конусо-суток и 570 канавко-суток. В лесотундре (на участке № 3) учеты проводились канавками с конусами в течение 248 канавко-суток.. На стационаре "Хадыта" (№ 4) на картированном участке площадью около 80 га места обитания тундровых грызунов отмечались в течение всего периода наблюдений. Применялись маршрутные учеты в 1973 и 1981 -1994 гг., во время которых, зверьков учитывали с собакой (спаниэлем или лайкой). Кроме того нами были использованы опубликованные сведения о динамике численности тундровых грызунов в районе бывшей фактории Щучья (Калякин, 1985; на графиках - № 5), также находящейся в южной части подзоны кустарниковых тундр, и данные об отловах мелких млекопитающих в бассейне р. Юрибей , вблизи от северной границы распространения кустарниковых тундр Ямала (на графиках - № 6), уже обсуждавшиеся ранее (Балахонов и др., 1988).

Общий характер динамики численности мелких млекопитающих

По южной части Ямала проходит северная граница распространения мелких млекопитающих, обитающих в лесной зоне и южная граница ареалов типично тундровых зверьков. Совместное обитание столь различных видов животных, а также разнообразие растительности в районах наших исследований отражается на динамике населения мелких млекопитающих (Рис. 1). По данным различных методов отлова (*а, б* и *в* на рисунке 1) мы можем сказать, что общий характер изменений численности зверьков (как грызунов, так и насекомоядных) для всех участков был довольно сходным. Увеличение количества мелких млекопитающих происходило, в среднем, раз в три-четыре года. Наиболее четко тенденция к трехлетним циклам прослеживается у зверьков, обитающих в тундре (участки № 4 и 5). Хотя их численность , в разные годы, не всегда достигает "пиковых" значений.

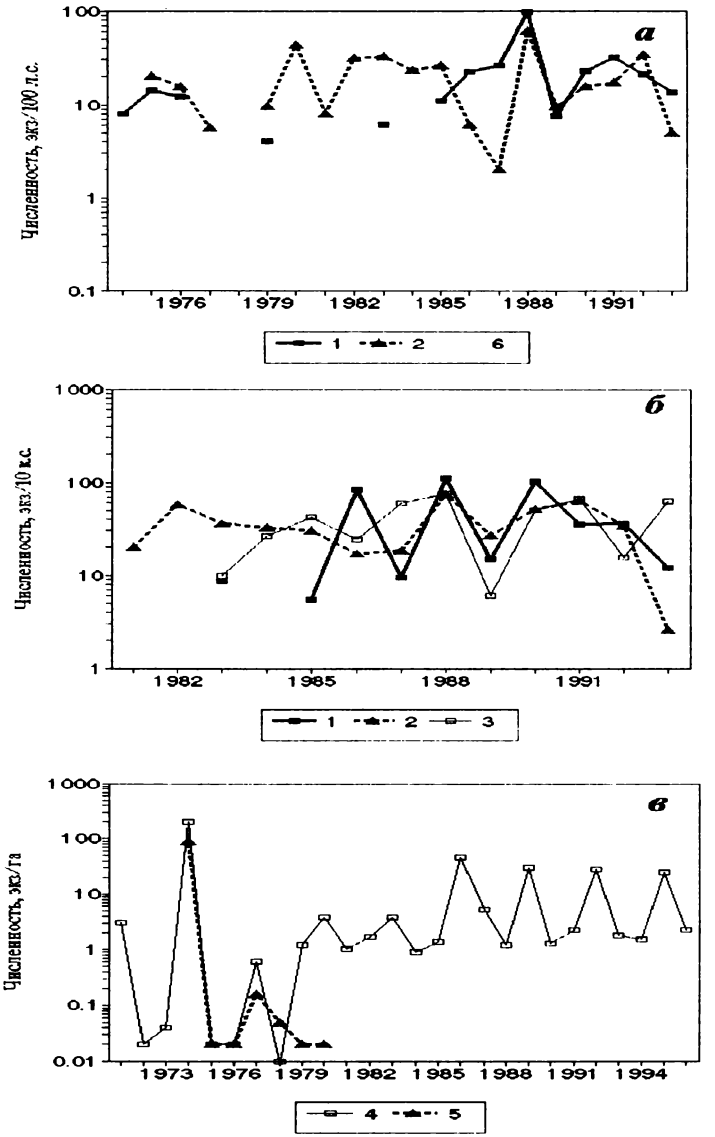


Рис. 1.

Динамика численности мелких млекопитающих на юге Ямала (по учетам давилками - а, конусами- б, отловам с собакой - в).

На характер динамики численности животных в низовьях Оби (участок № 1) в значительной степени влияют особенности паводков (Природа поймы Нижней Оби, 1992). Если резкие падения числа зверьков в тундре можно объяснить внутрипопуляционными или биоценотическими причинами, то в данном случае к ним добавляется еще и гибель зверьков в результате затопления большей части местообитаний. На Полярном Урале и в лесотундре (участки № 2 и 3) колебания численности более сглажены, по-видимому из-за разнообразия или пограничности условий обитания различных видов мелких млекопитающих. Следует также обратить внимание на то, что на данных участках отлавливалось значительное количество землероек (ниже мы остановимся на них более подробно), динамика численности которых не всегда совпадает с таковой у грызунов. Кроме того относительные учеты численности животных могут отражать их активность в период отлова (Тупикова, Емельянова, 1983).

Как можно видеть на всех графиках, в период наших исследований наблюдались три значительных увеличения количества мелких млекопитающих - в 1973, 1985 и 1988 гг. Причем эти ярко выраженные пики численности происходили на всем Ямале и прилежащих территориях. В 1973 и 1988 после "пиков" численности происходил ее резкий спад, причинами которого могли быть как внутрипопуляционные факторы, так и распространение эпизоотий, в первую очередь - туляремии и лептоспироза (Дунаева, 1985; Карасева и др., 1976; Калякин, 1985; Кучерук и др,1976). Депрессия численности мелких млекопитающих в 1974 и 1989 гг. наблюдалась на обширных территориях. После "краха" в 1973 .г на некоторое время изменился даже ареал обитания отдельных видов грызунов. Однако на антропогенно нарушенных территориях в 1989 г. население зверьков уменьшилось незначительно, возможные причины этого уже рассматривались ранее (Данилов, 1991).

Перейдем к рассмотрению динамики численности отдельных видов мелких млекопитающих.

Сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr.).

Сибирский лемминг распространен по всей территории Ямала. В годы низкой или умеренной численности он более многочисленен на севере полуострова (Бахмутов и.др., 1985; Дунаева, 1948; Житков, 1913; Природа Ямала, 1995; Сосин и др., 1985). Однако в годы высокой численности этот вид широко расселяется по Ямалу и прилежащим территориям, занимая практически любые пригодные для жизни грызунов биотопы. Интенсивное размножение сибирских леммингов в южной части Ямала отмечено в 1973, 1985 и 1988 гг., (Рис. 2). Но если копытный лемминг встречался на исследуемой территории в течение всего периода наблюдений, то постоянные поселения сибирского лемминга после "краха" популяции в 1973 г., до очередного подъема численности в 1985 г., обнаружить не удавалось. Единичные находки сибирских леммингов относятся к 1976, 1979 и 1982 гг.

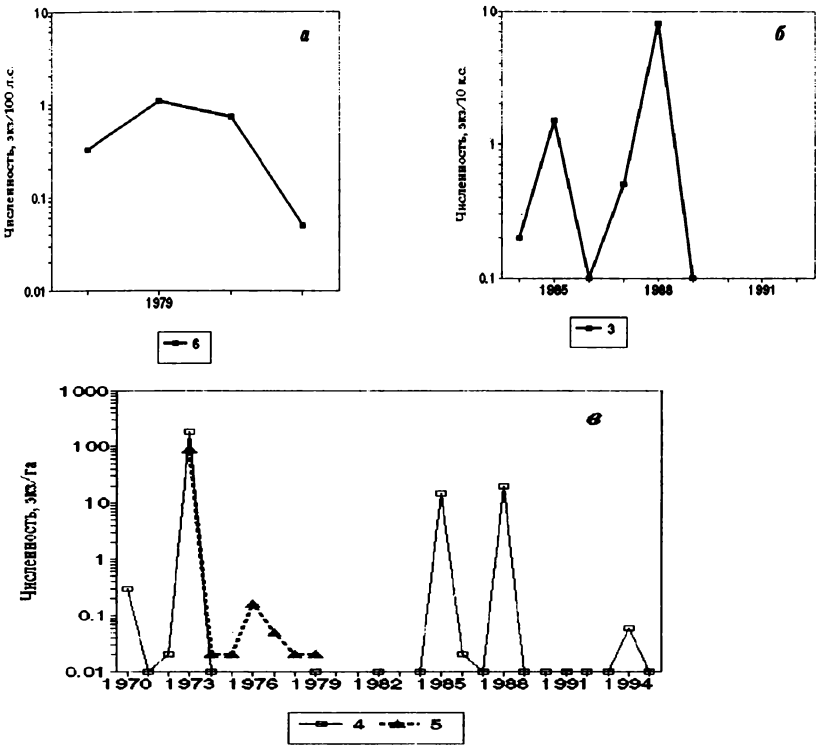


Рис. 2.
Динамика численности сибирского лемминга (по учетам давилками -а, конусами -б, отловам с собакой -в)

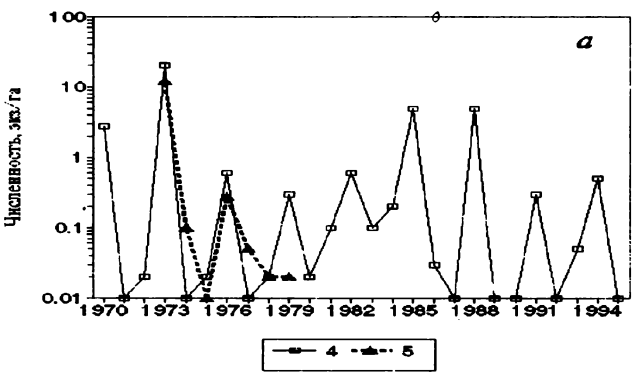
В эти годы более заметные подъемы численности наблюдались в северных и арктических тундрах (Калякин, 1985; Сосин и др., 1985).

Максимальная численность сибирского лемминга отмечена в 1973 г. на территории стационара "Хадыта". По результатам учета с западно-сибирской лайкой она составила около 180 экз./га. В последствии был проведен подсчет трупиков погибших в результате эпизоотии зверьков, который подтвердил полученный результат. В районе фактории Щучья максимальная численность сибирских леммингов в этом же году составила 89 экз./га. В 1985 г. средняя численность была ниже и составляла 15 экз./га. В 1988 г. она примерно равнялась 18-20 экз./га. В последующие годы нами отлавливались лишь отдельные особи сибирских леммингов и их численность не превышала 0.1 экз./га. Небольшие подъемы численности отмечались в 1991 и 1994 гг. На р. Лонгот-еган, в лесотундре, численность сибирских леммингов была не очень велика в течение всего периода

наблюдений, т.к. этот участок находится практически на южной границе распространения вида. А в период работы в бассейне р. Юрибей численность всех мелких млекопитающих была не очень высока (Рис. 1).

Копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus* Pallas).

Наиболее подробно прослежена динамика численности копытного лемминга на стационаре "Хадыта". Кустарниковые тундры - это типичные места обитания этих зверьков, однако в годы массового размножения встречались отдельные поселения этого вида в самых разнообразных биотопах, в том числе и в разнотравно-злаковых березняках лесной полосы на р. Хадытаяха.



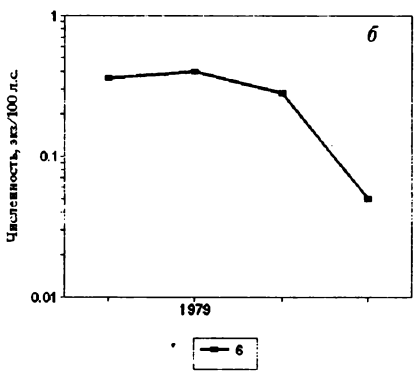


Рис. 3.
Динамика численности копытного лемминга (отловы с собакой -а, учеты давилками - б).

Значительные подъемы численности наблюдались трижды: в 1973, 1985 и 1988 гг. (Рис. 3).. Колебания плотности популяций происходили достаточно синхронно с пиками численности в северной части полуострова (Данилов, 1988; Природа Ямала, 1995). Наиболее ярко выраженное массовое размножение копытных леммингов наблюдалось в 1973 г. Максимальная численность составляла около 20 экз./га на стационаре "Хадыта" и 12 экз./га в районе среднего течения р. Щучья. Все данные абсолютных учетов 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 1985 и 1988 гг. средняя плотность популяции копытных леммингов была ниже и равнялась, примерно, 5 экз./га. В 1979 и 1991 гг. средняя численность копытных леммингов составляла 0.3 экз./га, в 1976 и 1982 гг. - примерно 0.6 экз./га., а в 1994 г. - 0.83 экз./га. Таким образом, хотя эти подъемы не носили "пикового" характера, плотность популяции леммингов изменялась в несколько десятков раз.

Во время депрессии численность копытных леммингов в местах их постоянного обитания была примерно равной в течение всего периода наблюдений и составляла 0.01-0.02 экз./га.

Как можно видеть на рисунке 3, плотность населения и характер динамики численности на р. Щучьей и на р. Хадытаяха были практически одинаковыми. Отловы зверьков давилками свидетельствуют о том, что число их в период проведения работ сравнительно не велико.

Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis major* Ognev)

В южной половине Ямала это один из многочисленных видов грызунов, который может доминировать на определенных участках (Балахонов и др., 1988; Дунаева, 1948; Житков, 1913; Природа Ямала, 1995).

Узкочерепная полевка в районах своего обитания занимает резко ограниченные участки тундры, придерживаясь в основном речных долин, поскольку из всех субарктических грызунов наиболее требовательна к условиям норения (Балахонов и др., 1988; Бахмутов и др., 1985; Дунаева, 1948; Природа Ямала, 1995). Эти зверьки отлавливались нами лишь на двух участках - рр. Лонгот-еган и Юрибей (Рис. 4). Изменения численности в период наших исследований на этих территориях были сравнительно невелики.

На участке "Хадыта", в тундре, узкочерепные полевки не встречаются, однако они отлавливались в лесной полосе вдоль реки Ю.М. Малафеевым (к сожалению сведения об учетах зверьков находятся в стадии обработки и мы не можем их привести). По его наблюдениям узкочерепная полевка после "краха" популяции в 1973 г. не смогла восстановить свою численность длительное время. Отдельны особи встречались до 1977 г и затем эти зверьки практически исчезли на юго-востоке Ямала. Отдельные поселения

узкочерепных полевок в лесной полосе вдоль реки были обнаружены в 1988 г., в период массового размножения всех тундровых

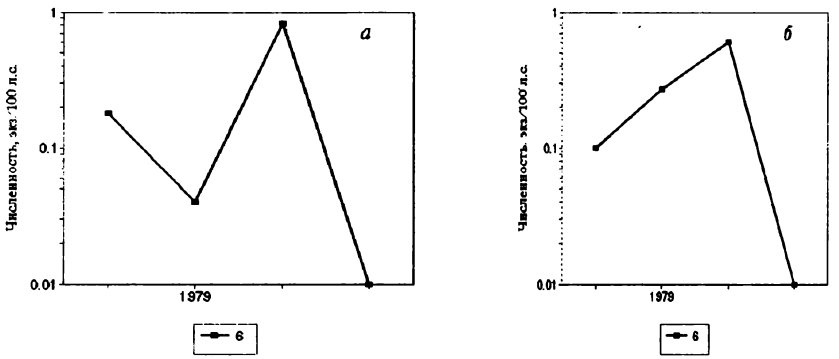


Рис. 4.
Динамика численности узкочерепной полевки (учеты конусами -а, давилками - б).

грызунов. В последующие годы узкочерепная полевка регулярно встречалась в лесной зоне р.Хадытаяха

Полевка Миддендорфа (*Microtus middendorfii* Poljakov)

Полевка Миддендорфа - один из доминирующих видов грызунов подзоны кустарниковых тундр Ямала. Наши данные по динамике численности этих зверьков свидетельствуют о колебаниях плотности популяции этих полевок с периодом около 3 лет, сходных с динамикой численности леммингов (Рис. 5).

Плотность поселений полевок Миддендорфа остается довольно высокой даже в годы низкой численности других тундровых грызунов. Так минимальная численность в районе р. Хадытаяха в 1986 г. составила 0.6 экз./га , а в 1983 - 0.8 экз./га.

В годы интенсивного размножения леммингов полевки Миддендорфа также были довольно многочисленны: в 1979 г. - 3.5 экз./га , в 1982 г. - 3.2 экз./га, в 1985 г.- 5.5 экз./га, а в 1988 г.- 4.7 экз./га. В 1985 и 1988 гг. после снижения численности леммингов в конце осени полевки ловились на участках, которые перед этим занимали лемминги, и даже в их норах.

В отсутствие массового размножения леммингов, как в 1991 и 1994 гг., полевки интенсивно расселялись по всей тундре, занимая биотопы, в которых прежде не встречались - ерниковые и другие кустарниковые сообщества, достигнув численности, соответственно 28.1 экз./га и 24.3 экз./га. И на следующий год их численность продолжала оставаться сравнительно высокой.

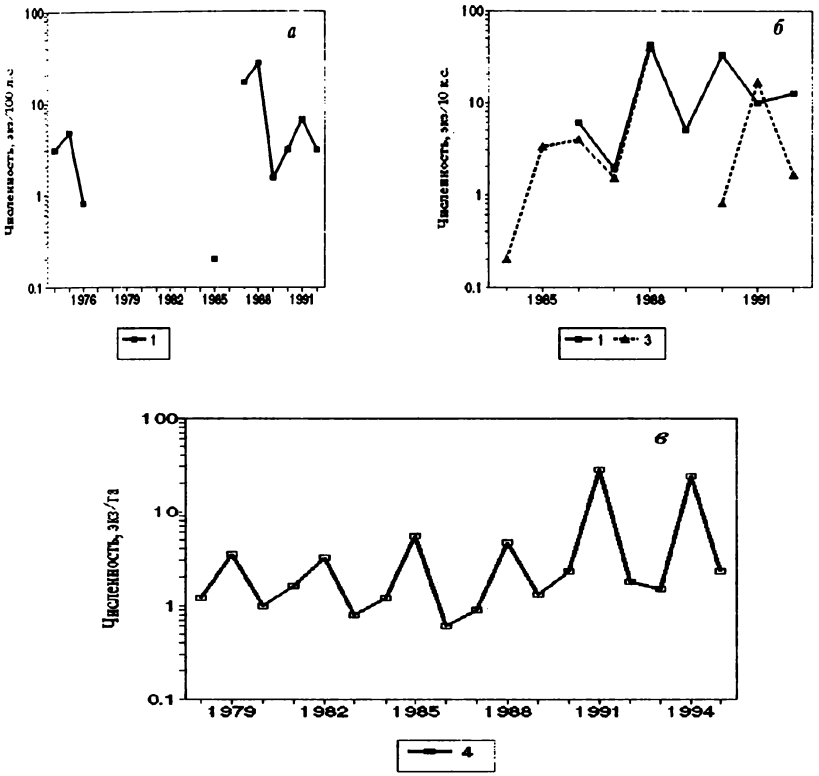


Рис. 5.
Динамика численности полевки Миддендорфа (учеты давилками - а, конусами - б , отловы с собакой - в).

В лесотундре, на р.Лонгот-еган, высокая численность полевок Миддендорфа также наблюдалась в 1991 г. и достигала 2.8 экз./10 конусо-суток.

Полевка экономка (*Microtus oeconomus* Pall.)

Полевка-экономка обитает в районе работ в основном по берегам рек, стариц, пойменных озер и болот с хорошо развитым травостоем. В период массового размножения может занимать типично тундровые биотопы. Динамика численности на юге Ямала отличается неустойчивостью и большой

амплитудой колебаний, определяемой, во многом, климатическими факторами (Шварц, 1963;Природа поймы Нижней Оби, 1992;

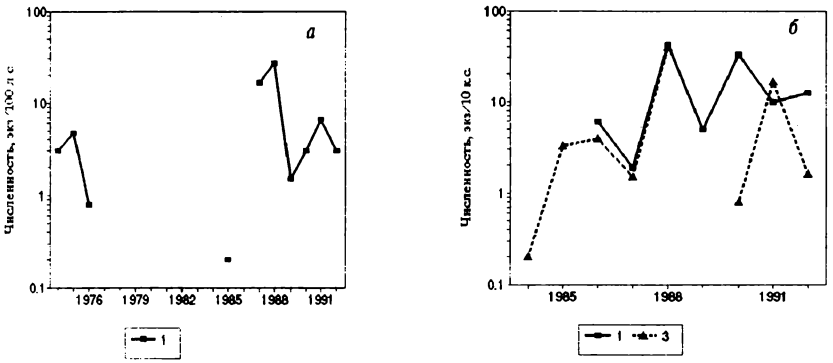


Рис. 6.
Динамика численности полевки-экономки (учеты давилками-а, конусами-б)

Природа Ямала, 1995). На участках у п. Шурышкары (№ 1) и на р. Лонгот-еган (№ 3) полевки -экономки являются одним из доминирующих видов. Как видно из рисунка 6, численность зверьков была максимальной в 1988 г. В районе п. Шурышкары (участок № 1) результаты отлова давилками - 27 экз./100 ловушко-суток, а конусами - 42.5 экз./10 конусо-суток, в лесотундре (участок № 3) - 39.6 экз./10 конусо-суток. В пойме р. Хадытаяха, где проводились абсолютные учеты численности, максимальная плотность полевок-экономок в 1979, 1985 и 1988 гг. достигала 150 экз./га (Природа Ямала, 1995). В тундре (участок № 4) отдельные поселения полевок -экономок встречались в 1979 г. по берегам тундровых озер с плотностью населения 1.3-2.1 экз./га. В 1985, 1988, 1991 и 1992 гг. колонии этих полевок располагались в густых ивняках по берегам тундровых ручьев, а также в зарослях осоки вдоль озер. Численность полевок была сравнительно невелика и составляла от 2.7 до 3.3 экз./га.

Темная полевка (*Microtus agrestis* L.)

По южному Ямалу проходит северная граница распространения данного вида, поэтому численность этих грызунов в районе наших исследований невелика и ее динамика не отличается стабильностью (Рис. 7). Максимальная численность в районе п. Шурышкары (участок № 1) по результатам отлова давилками в 1975 г. составила 5.3 экз./100 ловушко-суток, а по отловам конусами на р.Лонгот-еган (участок № 3) в 1985 и 1991 гг. - 2.5 экз./10 конусо-суток. В отдельные годы темные полевки практически не встречались в местах наших исследований.

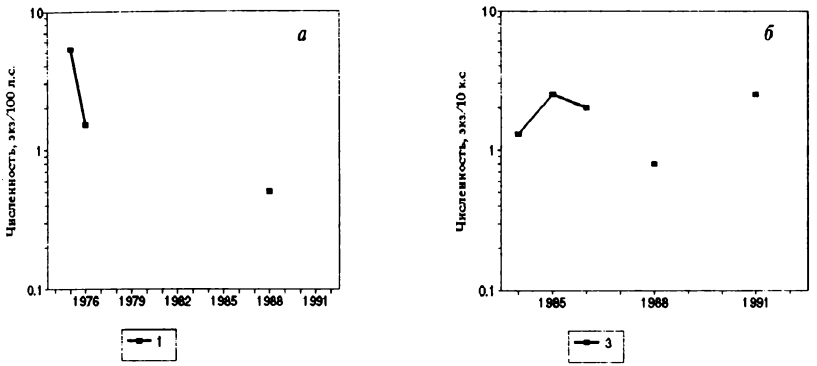


Рис. 7.
Динамика численности темной полевки (учеты давилками -а. конусами -б)

Красная полевка (*Cletrionomis rutilus* Pall.)

Красная полевка в районе наших исследований распространена повсеместно, вплоть до северной границы кустарниковых тундр (Балахонов и др., 1988, Природа Ямала, 1995), являясь на многих территориях доминирующим видом. Наиболее многочисленны эти зверьки в пойменных и горных лесах, а также в кустарниковых зарослях вдоль крупных рек (участки №№ 1, 2, 3). Динамика численности красной полевки не всегда совпадает с таковой у других видов грызунов и на каждом участке отлова имеет свои особенности (Рис. 8). Самая низкая численность населения красных полевок наблюдается на северной границе распространения вида в бассейне р. Юрибей (участок № 6). Но в подзоне кустарниковых тундр подъемы и спады численности происходят синхронно с другими тундровыми грызунами (Бахмутов и др.,1985; Балахонов и др.,1988; Природа Ямала, 1995). В лесотундре, на р. Лонгот-еган (участок № 3), также можно отметить хорошо выраженные трехлетние циклы. На Полярном Урале (участок № 2) динамика численности красной полевки более сглажена, периоды увеличения количества зверьков полностью совпали с "пиками" грызунов на Ямале лишь в 1975 и 1988 гг.., и в большей степени соответствовали изменениям численности в пойме Оби (участок № 1). Максимальная численность наблюдалась у п. Шурышкары в 1988 г. по результатам отлова отлова давилками-30 экз./100 ловушко-суток, и на Полярном Урале - 39.5 экз./100 ловушко-суток. В лесотундре максимальная численность зарегистрирована в 1991 г. - 23.5 экз./10 конусо-суток.

Красные полевки на стационаре "Хадыта" отмечались нами в тундре в 1985, 1986 , 1991 и 1994 гг. В конце лета 1985 г. численность красных полевок достигла 21 экз./га и они заселили практически все тундровые

биотопы, даже сухую лишайниковую тундру. В 1986 г. поселения красных полевок в тундре сохранились, средняя плотность составляла 1.4 экз./га, а

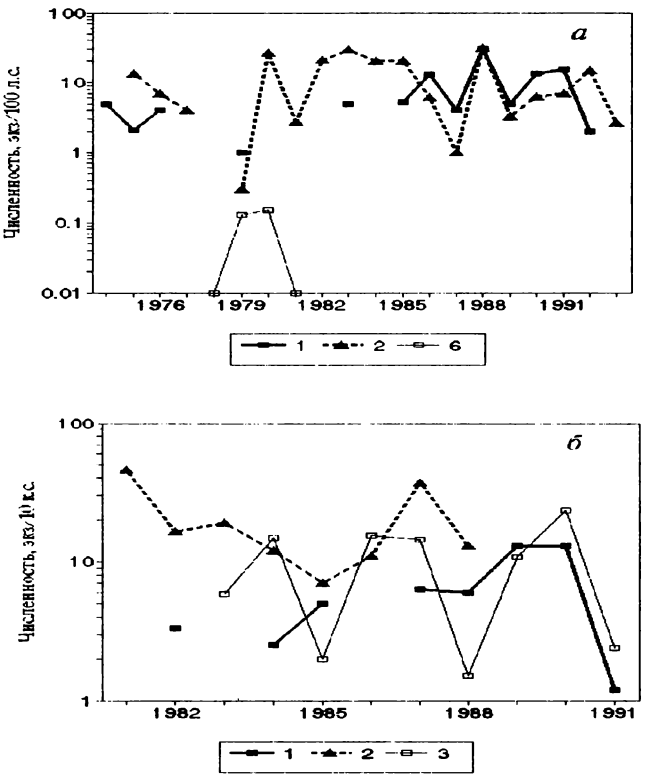


Рис. 8.
Динамика численности красной полевки (учеты давилками -а, конусами -б)

на одном из участков даже 4.7 экз./га. В 1991 г., в отсутствие леммингов, нами вновь были обнаружены поселения красных полевок в тундровых сообществах со средней численностью 7.8 экз./га. Следует отметить, что в пойменном лесу вдоль р.Хадытаяха плотность поселений красной полевки может достигать 90 экз./га (Природа Ямала, 1995).

Другие виды грызунов

В районе наших исследований нами отлавливались также такие широко распространенные виды грызунов как водяная полевка (*Arvicola terrestris* L.) и мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.).

Поскольку водяная полевка занимает весьма специфические места обитания и для ее отлова требуются другие методы, чем те, что применяли мы, этот вид нами не учитывался, хотя его численность бывает довольно высока (Природа Ямала, 1995). Отдельных особей водяной полевки отлавливали конусами у п.Шурышкары в 1983, 1987,1988,1990 гг., а на р. Лонгот-еган в 1986 и 1989 гг.

В низовьях Оби проходит северная граница распространения мыши-малютки и численность ее в этом районе невелика. По данным отловов конусами она составляла в 1983 г. - 1.2 экз./10 конусо-суток, в 1988 г. - 2.5 экз/10 к.с., в 1989 г.- 1 экз./10 к.с., 1990 г.- 2 экз./10 к.с. и в 1992 г. - 1.2 экз./10 к.с. .

Насекомоядные

На юге Ямала встречается 9 видов насекомоядных (Природа поймы Нижней Оби, 1992; Природа Ямала, 1995, Шварц, 1963), из которых большинство встречается только в низовьях Оби и на Полярном Урале, а в

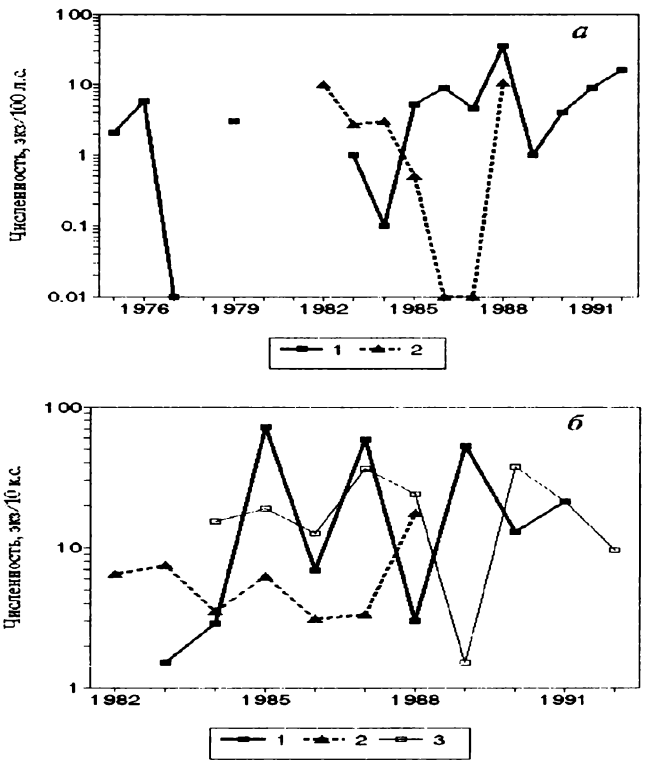
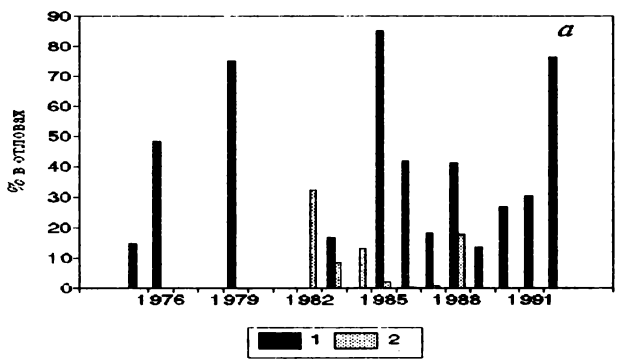


Рис. 9

Динамика численности насекомоядных (учеты давилками а, конусами -б).

тундру проникает только два вида. Особенности динамики численности отдельных видов насекомоядных в районе п. Шурышкары уже рассматривались ранее (Природа поймы Нижней Оби, 1992), а в сборах с других участков образцы не всегда определялись, поэтому мы считаем возможным рассмотреть общую динамику численности всех насекомоядных. не выделяя отдельные виды бурозубок(Рис. 9). Как видно из рисунка динамика численности зверьков на каждом из рассматриваемых участков отличается друг от друга, и количество бурозубок определяется, по-видимому, обилием корма на данной территории. т.е. динамикой численности беспозвоночных (Чернявский, 1984; Шварц, 1963). Кроме того, в низовьях р. Обь огромное влияние на бурозубок оказывает характер половодья (Природа поймы Нижней Оби, 1992). Обращает на себя внимание то обстоятельство, что именно в этом районе динамика численности насекомоядных практически полностью совпадает с изменениями



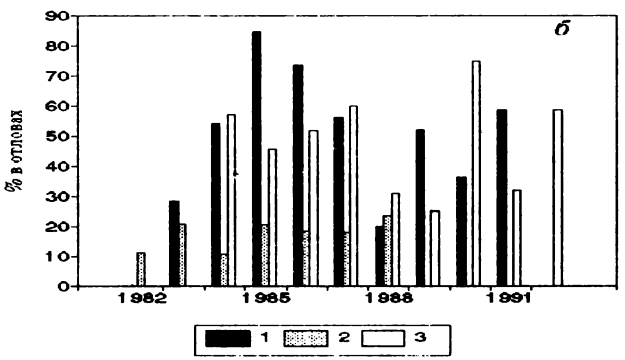


Рис. 10

Численность насекомоядных в отловах, % (учеты давилками-а, конусами-б)

количества грызунов. На Полярном Урале (участок №2) и в лесотундре (№ 3) подъемы и спады численности бурозубок происходят без синхронизации с динамикой числа грызунов. Может быть по этой причине в отдельные годы бурозубки отлавливаются в больших количествах, чем грызуны (Рис. 10). Так при отлове конусами в 1986 г. они составили 84,5 % всех отловленных зверьков.

Заключение

Район наших исследований, с точки зрения особенностей динамики численности мелких млекопитающих можно примерно разделить на две подзоны по границе тундры и лесотундры.

Для типично тундровых зверьков на юге Ямала, также как и на всем полуострове характерны трехлетние циклы динамики численности. Следует отметить, что косвенным подтверждением такой периодичности изменений количества мелких млекопитающих могут служить данные о заготовках песца (Чернявский, 1984), в том числе и на Ямале, по которым можно судить о динамике его кормовой базы, т.е., в первую очередь, грызунов. По данным о заготовках шкурок (Природа Ямала, 1995; Шиляева, 1982), у песцов на Ямале также преобладают трехлетние циклы. Некоторые различия в структуре циклов и в плотности популяций у различных грызунов по-видимому можно объяснить особенностями экологии, и, в первую очередь, размножения каждого вида. Наиболее четко проявляется динамика численности у копытного лемминга. Вместе с тем сибирский лемминг, в период пика, достигает наибольшей плотности популяции среди всех остальных грызунов. В отсутствие массового размножения леммингов все тундровые биотопы занимаются полевками, в особенности полевкой Миддендорфа, а также красной полевкой.

В низовьях Оби, на Полярном Урале и в лесотундре, где обитают, преимущественно, широко распространенные виды грызунов, а также значительное количество насекомоядных, динамика численности мелких млекопитающих, на наш взгляд, не имеет четко прослеживающейся периодичности, хотя значительные увеличения количества зверьков случаются раз в 3-4 года. В этих районах изменения населения зверьков не всегда синхронны с пиками численности на Ямале, что , по-видимому, можно объяснить влиянием локально действующих факторов, например паводком в низовьях Оби, а также большим разнообразием условий обитания мелких млекопитающих.

Работа выполнена по проекту РФФИ №96-04-50990.

Литература

Балахонов В.С., Бахмутов В.А., Сосин В.Ф., Штро В.Г. К динамике населения грызунов Ямала // Вопросы экологии животных. - Свердловск, - 1982. С.4.

Балахонов В.С., Лобанова Н.А., Павлинин В.В., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. - Свердловск, 1988. - С. 133-148.

Бахмутов В.А., Сосин В.Ф., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых наземных позвоночных в северной тундре Ямала в летний период // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. - Свердловск, 1985 - С. 39-66.

Данилов А.Н. Динамика численности тундровых грызунов на Южном Ямале // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности.- Свердловск, 1988,- С. 127-132.

Данилов А.Н. Изменение пространственного распределения тундровых грызунов в антропогенных условиях //Очерки по экологической диагностике.- Свердловск, 1991. - С. 55-59.

Дунаева Т.Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок п-ва Ямал // Тр. Ин-та географии АН СССР.- 1948-Т.41, вып.41.-С.78-143.

Дунаева Т.Н. - Природноочаговые болезни на Крайнем Севере// Сообщества Крайнего Севера и человек. - М., 1985. -С.134-169

Житков Б.М. Полуостров Ямал.- СПб., 1913, - 349с.

Калякин В.Н. Млекопитающие в экосистемах Южного Ямала // Млекопитающие в наземных экосистемах. -М, 1985.- С.67-99.

Карасева Е.В., Чернуха Ю.Г., Телицын Ю.М., Бокштейн Ф.М., Дервиз Д.Г., Пичугин В.Б. - К изучению биологии обских леммингов и полевок-экономок и их роли в природных очагах лептоспироза на Ямале// Бюл.МОИП. Отд.биол. -1976. - Вып.81, N 6. - С.32-39.

Кучерук В.В., Доброхотов Б.П., Мещерякова И.С., Некрасова Л.М. // Тундровой тип природных очагов туляремии на Ямале и Югорском полуострове // Зоол. журн. -1976. - Т.55, Вып.3. - С.412-425.

Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы./ Под. ред. Л.Н. Добринского. Екатеринбург.-1992.- 213 с.

Природа Ямала. /Под. ред. Добринского. Екатеринбург: УИФ "Наука".- 1995.-435 с.

Сосин В.Ф., Пасхальный С.П., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых видов позвоночных арктической тундры Ямала в летний период. // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. - Свердловск, -1985.- С.3-33.

Тупикова Н.В., Емельянова Л.Е. 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 // Фауна и экология грызунов.- М.,-1983. - вып. 15. - С. 83-105.

Чернявский Ф.Б. -Млекопитающие северо-востока Сибири. - М.: Наука, 1984. - 387с.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. -Свердловск, 1963. - Т.1.: Млекопитающие. - 132с.

Шиляева Л.М., Худолеев Ф.И. Численность и структура популяций песца на Обском Севере в 60-е гг. // Обогащение фауны и разведение охотничьих животных Материалы Всесоюз. науч.-произв.конф., посвящ.100-летию со дня рождения П.А.Мантейфеля. -Киров, 1982. - С.162.

Summary

Dynamics of small mammal populations at the southern Yamal

V.S.Balahonov, A.N.Danilov, N.A.Lobanova, M.V.Chibirjak

The population dynamics of small mammals was studied in asouthern part of Yamal peninsula: at the "Chadita" reseach station, located in a subzone southern tundra, in the Polar Ural at northern mountain taiga, at the Longot-egan river, in forest-tundra, as well as near Shurishkary-vilige at the river Ob. In all these sites the duration of supervision makes from 10 till 25 years.

The long period of supervisions permits to register about three-year, predominary, population cycles of small mammals on southern Yamal. The increase of number of animals in different parts of a peninsula occured practically in the same years, though the character of changes of population density on each of sites has specific character.

Some changes of borders of distribution small mammalls on Yamal was observed in years of supervision.

Fig. 1. Population dynamics of small mammals on Southern Yamal (by snap traps, individuals per 100 trap-days - *а*, by pitfalls, ind./10 trap-days- *б*, caught by dogs, ind/ha - *в*).

Fig. 2.Population dynamics of brown lemming (by snap traps-*а*, by pitfall, caughts by dog -*в*).

Fig. 3. Population dynamics of collared lemmings (caughts by dog -*а*, by snap traps - *б*).

Fig. 4. Populatoin dynamics of narrow-skulled vole (by pitfalls - *а*, by snap traps - *б*).

Fig. 5.Population dynamics of Middendorff vole (by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*, caughts by dog - *в*).

Fig. 6. Population dynamics of tundra vole (by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*).

Fig. 7. Population dynamics of field vole (by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*).

Fig. 8. Population dynamics of red-backed vole (by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*).

Fig. 9. Population dynamics of *Sorex sp.*(by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*).

Fig. 10. Persentage of *Sorex sp* in catches (by snap traps - *а*, by pitfalls - *б*).

УДК 56.07: 569.32 (211.7): 551.79

Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии

Н.Г. Смирнов, И.Б. Головачев, О.П. Бачура, И.А. Кузнецова, М.И. Чепраков

Введение

Исследование многих аспектов истории биоты зависит от качества определений остатков, по которым составляются списки таксонов, для характеристики фаун тех или иных районов и хроносрезов. Одной из особенностей населения мелких млекопитающих северных территорий является относительно малое количество входящих в них видов. В таких условиях утверждение о присутствии каждого вида становится особенно ответственным. Для современных субарктических районов Северо-Восточной Европы и Западной Сибири характерны следующие виды грызунов: копытный и сибирский лемминги, узкочерепная полевка, полевка-экономка, водяная полевка, полевка Миддендорфа, северо-сибирская полевка, рыжая полевка. Реже встречаются лесной лемминг, лесная мышовка, темная (пашенная), красная и красно-серая полевки. При работе с современным живым или хорошо документированным коллекционным материалом (тушки, шкурки, промеры тела, черепа) определение большинства перечисленных видов не представляет особых сложностей. Однако когда исследователь имеет дело с ископаемыми или субфоссильными остатками, разные виды поддаются определению с разной степенью надежности. Так, водяная полевка легко определяется по любому щечному зубу. Определение узкочерепной полевки и экономки возможно только по первому нижнему коренному зубу. Темная полевка надежно отличается от всех других серых полевок по дополнительному элементу на втором верхнем моляре, тогда как по

первому нижнему зубу ее легко спутать с полевками из группы M. middendorffii-hyperboreus. Последние два вида настолько близки между собой по строению зубной системы, что различить их ископаемые остатки пока вообще не удается. Внутри рода лесных полевок хорошо морфологически обособлена, в том числе и по размерам и строению зубов, красно-серая полевка. Рыжая и красная полевки имеют между собой ряд достаточно тонких отличий, которые могут быть установлены с помощью специальной методики (Бородин, 1995). Особую сложность представляет видовое определение по зубам представителей трибы Lemmini, где трудно установить даже принадлежность к роду Lemmus или Myopus. Копытные лемминги отличаются от всех остальных полевок по любому зубу настолько значительно, что диагностика рода не представляет никаких сложностей (благодаря отсутствию цемента и сильно дифференцированной эмали). На материковой части Евразии этот род представлен единственным видом Dicrostonyx torquatus, поэтому любые субфоссильные находки здесь относят к этому виду. Для плейстоцена известны ряд видовых форм рода, сменяющих друг друга во времени. Диагностика этих форм базируется на признаках зубной системы, причем не является очевидным, где следует проводить грань между разными видами.

В общем виде, все эти сложности диагностики связаны с явлением неравномерности темпов морфологической и таксономической эволюции. Особенно значимой проблема диагностики ископаемых остатков становится в тех случаях, когда дело касается форм, имеющих разную биотопическую и зональную приуроченность. Именно поэтому в статье основное внимание уделено трем вопросам:

Дифференцированию первых нижних зубов темной полевки (представителя лесной биоты) от полевок группы M. middendorffii-hyperboreus, обитающих в тундрах.

Разработке методики определения третьих верхних моляров родов Myopus и Lemmus, с учетом меж- и внутривидовой изменчивости.

Выделению морфологических стадий эволюционного развития зубной системы рода Dicrostonyx и соотнесению этих стадий с таксономией внутри рода.

Благодарности: Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 96-04-50038 и № 97-04-49154. Авторы выражают признательность за обсуждение данной работы сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН Э.А. Гилевой, А.Г. Васильеву, А.В. Бородину. А.В. Бородин также любезно предоставил ряд рисунков, которые используются в статье. За предоставление материалов для обработки благодарность выражается В.Б. Федорову, В.С. Балахонову.

Методика определения по M_1 M. agrestis и M. middendorffii.

В зубной системе большинства видов серых полевок (род Microtus) наибольшее значение для диагностики имеет структура эмалевых петель первых нижних моляров M_1. Редкое исключение представляет темная (пашенная) полевка (M. agrestis), для которой более надежным диагностическим признаком является наличие дополнительной петли на вторых верхних молярах M^2, а нередко и на первых верхних молярах M^1. В северной части ареала эта дополнительная петля встречается в 100% случаев на обоих названных зубах (Громов, Поляков, 1977). В ископаемом материале дополнительные петли часто обламываются, а вероятность диагностировать M. agrestis по форме петель первого нижнего зуба мала. Оба этих обстоятельства осложняют возможность зафиксировать в фауне этот относительно редкий для Субарктики вид. Наиболее сходны первые нижние зубы темной полевки с зубами полевок из группы M. middendorffii-hyperboreus. Методика, позволяющая различать эти зубы пашенной полевки от похожих по строению зубов M. arvalis, была предложена А. Надаховским (Nadachowski, 1984). В качестве дискриминирующего признака он использовал большую асимметрию первых нижних зубов M. agrestis по сравнению с M. arvalis, у которой лингвальные и буккальные петли примерно равны. Просмотрев серии зубов полевок M. middendorffii и M. agrestis, мы пришли к выводу, что этот методический прием может быть использован и для их различения, так как в типичном случае они также сильно отличаются по степени асимметрии (рис. 1).

Однако практика показала, что визуальные оценки не всегда надежны, поскольку у каждого вида достаточно велика возрастная и индивидуальная изменчивость по этому признаку.

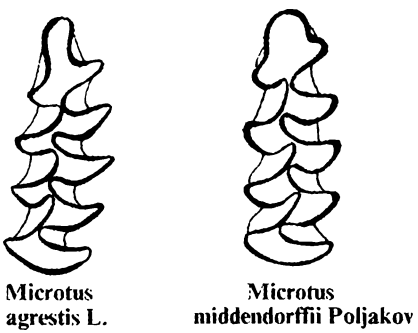


Рис. 1.
Первые нижние коренные зубы M. agrestis и M. middendorffii.

Была опробована методика разделения первых нижних моляров M. agrestis и M. middendorffii с помощью промеров, показанных на рисунке 2. Измеряли длину зуба L и расстояния FB и AB, рассчитывали отношение BF/AB. Для оценки точности методики были измерены M_1 обоих видов из коллекций музея ИЭРиЖ, собранных В.С. Балахоновым на Приполярном, Полярном Урале и полуострове Ямал.

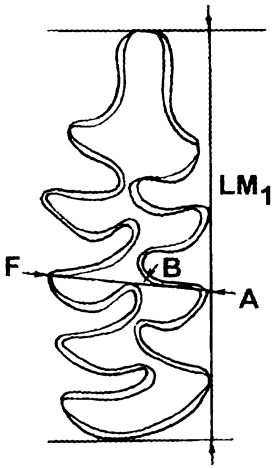


Рис. 2.
Схема промеров первого нижнего коренного зуба.

Были измерены правые нижние коренные зубы 24 особей M. middendorffii, отловленных в районе горы Красный Камень (Приполярный Урал), а также в районе реки Юрибей на полуострове Ямал. Выборка включала животных разного возраста и пола. Изученные особи M. agrestis (35 экземпляров) были добыты в трех точках на Полярным Урале.

Полученные значения были нанесены на график, где по оси ординат отношение BF/AB, а по оси абсцисс длина M_1 (рис. 3). Можно видеть, что полигоны точек для разных видов практически не перекрываются.

Кроме графического метода разделения зубов темной полевки и полевки Миддендорфа, можно использовать также метод дискриминантного анализа. В качестве обучающих групп были использованы те же выборки современных надежно диагностированных полевок. В общий массив данных дискриминантного анализа были включены измерения зубов из ряда голоценовых местонахождений, среди которых предполагалось наличие обоих этих видов. В результате расчетов ископаемые остатки неясной видовой принадлежности оказались отнесенными к

одной из групп, При этом «переопределенными» оказались и по одному зубу из каждой обучающей группы. Это означает, что ошибка метода составляет в этом случае 4%.

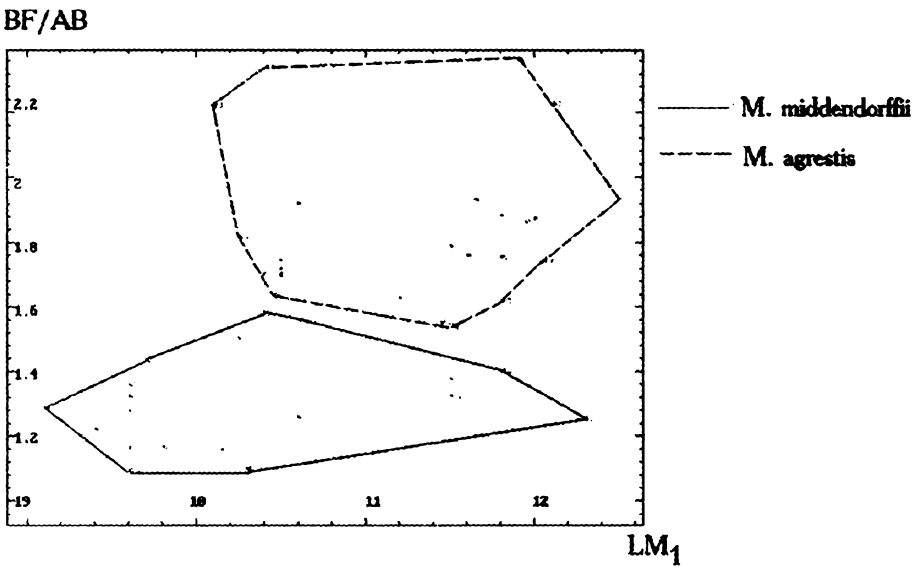
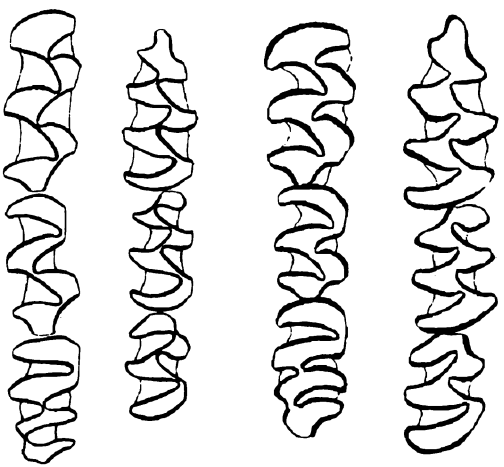


Рис. 3.
График, характеризующий степень асимметрии первого нижнего коренного зуба M. agrestis и M. middendorffii.

Представляется достаточно важным, что предлагаемый метод дает еще одну возможность оценивать наличие и долю остатков темной полевки в ископаемых фаунах, где она сосуществует с другими серыми полевками. Преимущество данного метода по сравнению с определением темной полевки по вторым верхним зубам состоит в том, что он облегчает расчеты долей видов в сообществах, которые теперь могут проводиться по одноименным зубам, наиболее часто встречаемым в сборах.

Родовая диагностика в трибе Lemmini Евразии с учетом внутривидовой изменчивости одонтологических признаков

В позднем плейстоцене и голоцене на территории Евразии существуют два рода трибы Lemmini - настоящие лемминги (Lemmus) с рядом видов и лесные лемминги (Myopus) с одним видом M. schisticolor Lill. (Громов, Поляков, 1977). Эти два рода различаются по числу хромосом, окраске и ряду морфологических признаков (Громов, Поляков, 1977; Гилева и др., 1984; Чернявский и др., 1993). Систематика рода Lemmus запутана, для Евразии выделяют от 4 до 6 видов (Покровский и др., 1984; Чернявский и др., 1993; Кузнецова, 1993).Среди представителей трибы есть виды с разной зональной приуроченностью. M. schisticolor - обитатель тайги, представители рода Lemmus - тундровые, с одним исключением - амурский лемминг, L. amurensis, который также обитает в лесной зоне (Федоров, Чепраков, 1989, 1990; Чернявский и др., 1993). Это дает возможность использовать ископаемые остатки Lemmini в качестве индикатора климатических условий и типа зональной растительности, если их остатки уметь надежно диагностировать. Основной диагностический признак для определения ископаемых грызунов - форма жевательной поверхности коренных зубов - в данном случае оказывается малоэффективным (Рис. 4), так как все представители трибы имеют очень сходное строение зубов.



Myopus schisticolor **Lemmus sibiricus**

Рис. 4.

Жевательная поверхность щечных зубов у двух родов трибы Lemmini.

Хотя два рода даже визуально различаются по соотношению длины и ширины жевательной поверхности третьего верхнего коренного m^3 ("леммусный" тип длиннее и уже, "миопусный" - короче и шире), однако, четких различий по этому признаку нет вследствие широкого размаха внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости. (Рис. 5)

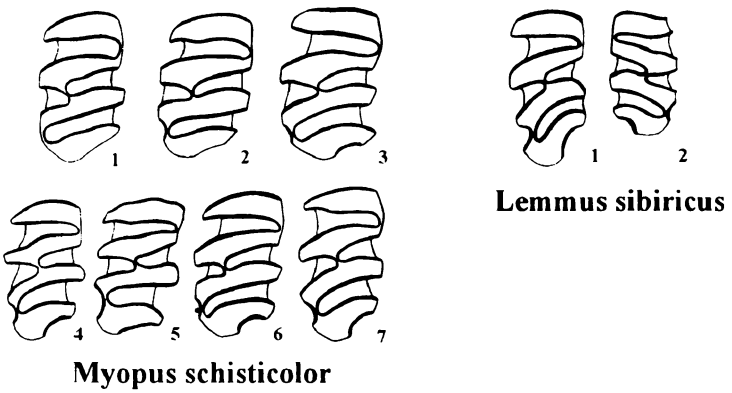


Рис. 5.
Варианты жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба у двух родов трибы Lemmini.

На этом рисунке зуб настоящего лемминга под номером 2 и зубы лесного лемминга под номерами 4 и 7 малоотличимы. Были предприняты попытки родовой диагностики ископаемых остатков леммингов Европы по размерам и пропорциям коренных зубов (Агаджанян, 1972; Chaline J. et al.,1989). Упомянутые исследования охватывают европейскую часть Палеарктики и основаны на достаточно ограниченном материале. Предложенный Ж. Шалином (Chaline J. et al.,1989) метод определения родовой принадлежности леммингов плейстоцена Франции по коренным зубам основан на серии промеров каждого из трех верхних и нижних зубов, которые после умножения на некоторые специальным образом вычисленные константы (специфичные для каждого зуба) и суммирования дают различающий линейный признак. Это позволяет с высокой степенью достоверности производить определение (128 зубов из 7 отложений гротов Франции разного плейстоценового возраста отнесено к роду Myopus либо Lemmus). Существенным недостатком метода можно считать его трудоемкость: большое количество промеров для каждого зуба. Он мало применим для выборок, в которых количество зубов составляет тысячи штук из каждого стратиграфического уровня. Наша работа продолжает попытки разработать

метод определения родовой принадлежности костных остатков леммингов Евразии. Основанием для нее послужило то, что в типичном случае различие третьих верхних коренных зубов этих двух родов по пропорциям существует.

Цель данной работы - предложить метод определения третьих верхних моляров двух родов трибы Lemmini и оценить ошибку метода с учетом внутривидовой и возрастной изменчивости размеров и пропорций этого зуба.

Были поставлены следующие задачи:

1. Оценить возрастные изменения длины (L), ширины (d) третьего верхнего моляра, отношения (L/d) и влияние этих изменений на точность определения родовой принадлежности исследуемых объектов (Рис. 6).

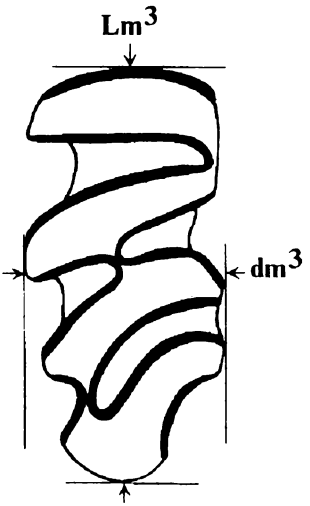


Рис. 6.
Схема промеров третьего верхнего моляра леммингов.

2. Оценить масштабы внутривидовой изменчивости изучаемых диагностических признаков у некоторых представителей трибы и сопоставить их с масштабами межродовых различий по этим признакам.

3. По перечисленным промерам третьего верхнего моляра с помощью метода дискриминантного анализа диагностировать род леммингов, используя обучающие группы с достоверно установленной таксономической принадлежностью объектов и оценивая долю ошибочных определений.

В работе использован рецентный материал из 11 точек (Табл. 1), определенный до вида. Для ряда видов изучено несколько выборок (1-3, 9-12).

Для четырех выборок (1, 6, 7, 11) известны возрастные группы животных. Материал собран и предоставлен к обработке сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН. Измерена длина и ширина третьего верхнего коренного зуба (Lm^3 и dm^3), а также их отношение (Lm^3 / dm^3). Проведен статистический анализ различий по этим признакам методами дисперсионного, дискриминантного и кластерного анализа в статистическом пакете "Stadia - 5.0 Pro.

Таблица 1.
Использованный рецентный материал и ошибка его определения методом дискриминантного анализа.

№	Вид	Выборки	Кол-во экземпл.	Ошибка (%) определения
1	Lemmus sibiricus	п-ов Ямал, р. Юрибей	109	1
2		о. Белый	33	24
3		п-ов Таймыр, р. Пура	58	5
4	Lemmus portenkoi	о. Врангеля	56	9
5	Lemmus chrysogaster	Сев. Побережье Чукотки, окр. г. Певек	14	0
6	Lemmus lemmus	Кольский п-ов, Лапландский з-к	127	7
7	Lemmus amurensis	Якутия, окр. пос. Чульман	64	54
8	Lemmus flavescens	п-ов Камчатка, Кроноцкий з-к, кольдера вулкана Узон	115	14
9	Myopus schisticolor	Сев. Урал, окр. пос. Кытлым	11	18
10		Сев. Зауралье, з-к Малая Сосьва	50	10
11		Южн. Урал, гора Иремель	72	4
12		р. Мезень,	6	17
Всего			715	12

Использование зубов животных с достоверно известным систематическим положением позволило провести учет погрешности определения методом дискриминантного анализа. Использовались абсолютные значения длины и ширины жевательной поверхности (Lm^3 и dm^3). Промеры зубов представителей рода Lemmus в обучающей группе кодировались цифрой 1, а рода Myopus - цифрой 2. Зубы ископаемых животных (т.е. неизвестной родовой принадлежности) маркировались цифрой 0. В ходе анализа, при построении дискриминирующей функции, они оказываются либо в области 1, либо в области 2. Часть зубов, помеченных как 1 или 2, но имеющая значения признаков,

отклоняющиеся от стандартных, переопределялась автоматически. Процент неверно определенных с помощью метода зубов учитывался в качестве ошибки метода.

Возрастные различия.

Для оценки влияния возраста на изменчивость изучаемых признаков были использованы промеры зубов из 4 выборок, принадлежащих разным видам леммингов (1, 6, 7, 11). Очевидно, что с возрастом абсолютные размеры зубов должны меняться - не только за счет роста животного, но и из-за стирания зубов, которое часто происходит неравномерно и ведет к увеличению площади жевательной поверхности. Зависят ли изучаемые признаки от возраста животного и равноценны ли абсолютные и относительные размеры с этой точки зрения? Дисперсионный анализ возрастных различий подтвердил предположение о тенденции увеличения абсолютных размеров жевательной поверхности с увеличением возраста животного, в то же время, не обнаружено достоверной зависимости отношения Lm^3 / dm^3 от возраста. Картину нарушают ювенильные зубы с не до конца сформированной поверхностью, так как соотношение длины и ширины ювенильных m^3 зубов зависит от того, насколько развились режущие грани. Визуально зубы, имеющие недоразвитую жевательную поверхность, хорошо отличаются от нормально развитых: их форма ближе к конусу, чем к параллелепипеду. Использование относительных размеров при определении родовой принадлежности снимает влияние возрастной изменчивости на родовую диагностику ископаемых остатков плейстоцен-голоценовых леммингов. В результате для анализа становятся пригодными все третьи верхние коренные зубы, имеющие полностью сформированную жевательную поверхность, без учета возраста.

Внутривидовая изменчивость.

Внутривидовая изменчивость диагностических признаков изучена на трех выборках сибирского лемминга (1-3) и четырех выборках лесного лемминга (9-12) (Табл. 1). Дисперсионный анализ (с использованием метода парных сравнений Шеффе) показал, что выборка с острова Белый (2) достоверно отличается по изучаемым признакам третьего верхнего моляра от двух других (1,3), тогда как между собой ямальская и таймырская выборки существенных различий не имеют. Подобная картина наблюдается и при анализе четырех выборок лесного лемминга: обособляется выборка с горы Иремель (11), тогда как все остальные (9,10,12), от нее отличаясь, не имеют между собой достоверных различий. Можно предположить, что и в том, и в другом случае различия обусловлены относительной обособленностью данных точек (островная изоляция для L.

sibiricus; популяция Myopus с Иремеля также является географическим изолятом). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что вклад внутривидовой изменчивости в общую изменчивость изучаемых признаков может быть существенным.

Межвидовая изменчивость.

Все выборки, представленные в таблице, были использованы в многомерном кластерном анализе для учета влияния межвидовых и межродовых различий на изменчивость исследуемых диагностических признаков (Рис. 7).

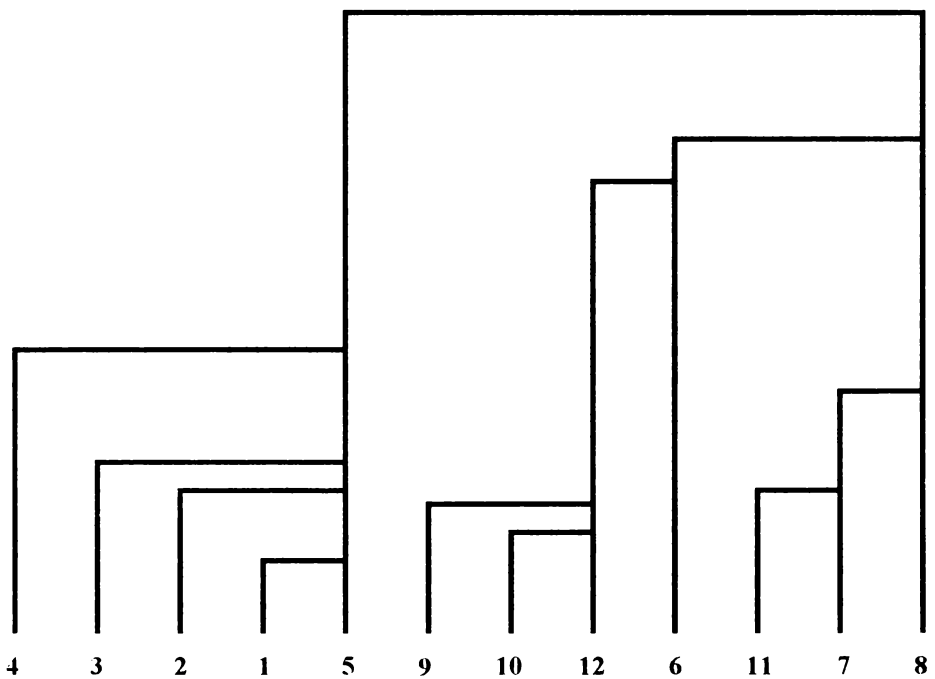


Рис. 7.
Влияние межвидовых и межродовых различий на изменчивость исследуемых диагностических признаков (номера выборок соответствуют Таблице 1).

Кластерный анализ межвидовых и межродовых различий по исследуемым признакам разделил все выборки на две группы. При этом в одну попали все типично тундровые настоящие лемминги (1-5), в другую - виды из лесной зоны (все лесные лемминги (9-12), камчатский лемминг (8), его биология практически не изучена, амурский лемминг (7) и норвежский лемминг (6), который по биотопической приуроченности занимает промежуточное положение между двумя экологическими группами. Среди типично тундровых настоящих леммингов наиболее обособлена выборка с о. Врангеля (4), среди лесных леммингов дальше всего от других отстоят представители южноуральской выборки с горы Иремель (11). Можно предположить, что специфика среды обитания больше, чем таксономическая принадлежность, влияет на величину изучаемых диагностических признаков. Это осложняет родовую диагностику в трибе, но не является ограничением для реконструкции типов растительности и Теоретически, если длина, ширина и их отношение для третьего верхнего коренного зуба достоверно различаются у двух родов, то мы имеем дело с двумя кластерами, в один из которых должны попасть все настоящие лемминги (выборки 1-8), а в другой - лесные лемминги (выборки 9-12). Если же не существует достоверной разницы по данным параметрам на родовом уровне, то принцип, по которому выборки объединятся в группы, их родовой принадлежности соответствовать не будет. Межвидовые различия будут соответствовать степени удаленности видов друг от друга. климатических условий при изучении ископаемых остатков представителей трибы Lemmini Евразии в позднем плейстоцене-голоцене.

Родовая диагностика.

В качестве способа определения родовой принадлежности представителей трибы Lemmini был применен метод дискриминантного анализа исследуемых диагностических признаков с задаваемыми обучающими группами. Часть зубов статистически достоверно была отнесена к противоположной группе; в разных выборках ошибка определения составила от 0 до 54% (Табл. 1). Максимальное количество ошибочно определенных зубов отмечено в выборке амурского лемминга (7). Общая ошибка, суммарно для всех выборок, составила 12%. Исключение из анализа амурского лемминга снижает этот процент. Разграничение сибирского и лесного леммингов методом дискриминантного анализа возможно с ошибкой 6,8 %. При использовании метода дискриминантного анализа для родовой диагностики ископаемых остатков леммингов позднего плейстоцена и голоцена Евразии, эти величины необходимо учитывать в качестве поправок к результатам определения.

1. Существует два типа m^3 - «леммусный» и «миопусный». Первый типичен для большинства настоящих леммингов, второй - для большинства лесных леммингов. Но оба они в том или ином количестве присутствуют у всех

исследуемых форм.

2. В дискриминантном анализе можно использовать все m^3 зубы без учета возраста, при условии завершенности их формирования.

3 Для двух видов (L. sibiricus и M. schisticolor) показано существование внутривидовых различий как по абсолютным размерам третьего верхнего моляра, так и по их пропорциям.

4. В выборках из разных частей ареалов наблюдается разный процент ошибочных определений родовой принадлежности.

5. Наибольшие ошибки в определении родовой принадлежности наблюдаются у L. amurensis (54 %). Это соответствует результатам кластерного анализа, показавшего близость по одонтологическим параметрам к роду Myopus амурского и норвежского леммингов, не являющихся типично тундровыми представителями рода Lemmus.

6. Высказывается предположение, что размеры и пропорции m^3 коррелируют не столько с родовой принадлежностью леммингов, сколько со спецификой среды обитания.

7. Определение родовой принадлежности зубов ископаемых представителей трибы Lemmini в позднем плейстоцене - голоцене Евразии методом дискриминантного анализа ограничено возможностью присутствия форм, дающих большую ошибку определения. В среднем, по нашим данным, ошибка составляет 12 %.

Для практики палеонтологических работ все это означает, что возможно проводить родовую диагностику леммингов по ископаемому материалу с определенной степенью достоверности, хотя в разных регионах доля неверно определенных зубов будет достаточно специфичной. Для Урала и Западной Сибири можно считать эту величину равной 6,8 %. Для Европы, где вероятно наличие норвежского лемминга, ошибка увеличивается. Для Восточной Сибири, где вероятно обнаружение амурского лемминга, данная методика практически неприменима.

Эволюционные стадии развития зубной системы рода Dicrostonyx и их соотношение с таксонами внутри рода

Из отложений позднего плейстоцена и голоцена Северной Евразии известны остатки нескольких видов рода Dicrostonyx. Современные виды представлены здесь D. vinogradovi Ognev, 1948 с острова Врангеля и D. torquatus Pallas, 1779 с двумя подвидами, обитающими на материке, - D. torquatus torquatus Pallas, 1779 (тундры к западу от Енисея), D. torquatus chionopaes G.Allen, 1914 (тундры к востоку от Енисея) и одним островным - D. torquatus ungulatus Baer, 1841 (о. Новая Земля) (Громов, Ербаева,1995). Видовая самостоятельность копытных леммингов, обитающих на острове Врангеля, не вызывает сомнений прежде всего

по кариологическим и гибридологическим показателям. Этот вид по ряду характеристик ближе к североамериканским формам, чем к евразийским (Громов, Ербаева, 1995). В Северной Америке и на островах известно несколько морфологически близких форм, которые считаются разными видами из-за хромосомных различий, но один вид существенно обособлен от всех современных представителей рода - это D. hudsonius. Таким образом, встает вопрос о том, насколько формы, имеющие разный таксономический статус, различаются по интересующим нас признакам, то есть таким, которые доступны для изучения на палеонтологическом материале. Нам уже приходилось обсуждать его в ряде работ (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986), и было сделано заключение о том, что если бы исследователи современных копытных леммингов располагали только разрозненными остатками, как палеонтологи, то различия видового ранга были бы признаны только между D. hudsonius с одной стороны и всеми остальными копытными леммингами (относимыми к D. vinogradovi, D. torquatus с подвидами, D. groenlandicus) - с другой, так как последние три вида очень слабо различаются по строению зубной системы. В этой статье вопрос о географических различиях в строении зубов современных представителей рода обсуждается еще раз с привлечением новых материалов.

В позднем плейстоцене копытные лемминги - одна из самых многочисленных форм грызунов на обширных территориях. В местонахождениях начала позднего плейстоцена копытных леммингов иногда относят к виду D. simplicior, который был типичен для среднего плейстоцена. Специфической формой позднего плейстоцена является D. guilielmi (выделение D. henseli в качестве самостоятельного таксона сейчас не признается практически никем). Однако видоспецифичность этих позднеплейстоценовых форм признана далеко не всеми исследователями из-за большой морфологической близости к современному D. torquatus. Эта близость становится все большей по мере приближения возраста изучаемых выборок к современности. Уже давно исследователям стало ясно, что эволюция зубной системы в пределах рода копытных леммингов идет по линии надстройки новых элементов на коренных зубах (Агаджанян, 1976, Зажигин, 1976). Функциональный смысл этого процесса совершенно ясен: новые элементы служат дополнительным «инструментом» для перетирания корма. Он связан с развитием пищевой специализации к грубым растительным кормам. Ныне основу кормов копытных леммингов, особенно в зимний период, составляют карликовые березка и ива. Насколько же стадии усложнения зубов связаны с таксономической эволюцией - остается не ясно. Однако практика палеонтологических работ заставляет относить ископаемые остатки к определенным таксонам. Делаются попытки определять возраст вмещающих отложений по положению зубов в ряду усложнения. Для облегчения этой процедуры В.А. Кочевым (1993) были описаны подвиды ископаемых видов, диагностика которых основана на соотношении частот тех или иных вариантов

строения зубов. На наш взгляд, не только подвидовая, но даже видовая идентификация зубов плейстоценовых леммингов вызывает сложности. Эти сложности в диагностике происходят потому, что видовые диагнозы, основанные на характеристиках зубов, неприменимы к единичным зубам, а "работают" только на сериях. Надежность установления различий между полиморфными выборками зависит не только от объема этих выборок, но и от четкости самих диагнозов. В приводимых в литературе видовых диагнозах D. guilielmi присутствуют частотные характеристики зубной системы с довольно нечеткими критериями отнесения тех или иных выборок к D. guilielmi, D. simplicior или D. torquatus. В данной работе мы постарались преодолеть эту неоднозначность за счет уточнения видовых диагнозов и выделения переходных форм, обозначаемых с помощью открытой номенклатуры.

Для того, чтобы решить вопрос об обоснованности выделения тех или иных таксонов в ряду ископаемых копытных леммингов по строению зубной системы необходимо рассмотреть, насколько непрерывным и постепенным был процесс ее изменения. Ясно, что чем ближе процесс окажется к модели прерывистого равновесия, тем более естественным окажется выделение таксонов. В условиях непрерывного и постепенного развития невозможно найти естественные границы между предковым видом и видом-потомком.

В этой работе обсуждается не весь комплекс вопросов эволюции зубной системы копытных леммингов, а лишь те моменты, которые помогут определению таксономической принадлежности зубов из отложений позднего плейстоцена и голоцена. К таким вопросам относятся:

1. Методика описания формы отдельных зубов.
2. Методика описания зубной системы.
3. Типология вариантов строения зубной системы и видовые диагнозы.
4. Географическая изменчивость зубной системы современных копытных леммингов.
5. Степень соответствия одонтологических и таксономических различий у современных копытных леммингов.

Методика описания формы отдельных зубов.

Среди большого разнообразия вариантов формы зубов копытных леммингов остановимся лишь на тех, частоты которых заметно изменяются во времени. Общее направление исторических преобразований формы первого и второго верхних коренных зубов у представителей рода Dicrostonyx описано в ряде работ (Громов, Поляков, 1977 и др.). На проксимальных частях дентиновых треугольников (шестом для первого моляра и пятом для второго) формируется новая эмалевая режущая грань. На рисунке 8 показаны M^2 с разной степенью развития этого элемента.

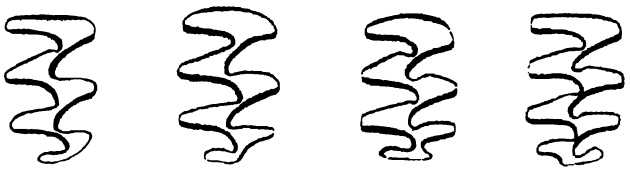


Рис. 8.
Морфотипы второго верхнего коренного зуба копытных леммингов (слева направо: simplicior, henseli, torquatus, beringicus по Смирнов, Большаков, Бородин, 1986).

В этом процессе можно выделить: первый этап - нарастание нового треугольника и второй этап - образование и формирование на нем режущей эмалевой грани. Для отнесения каждого отдельного зуба к определенному этапу или стадии роста внутри этапа разные исследователи используют два основных метода. Первый - это качественное выделение морфотипов по степени развития дополнительных структур, при котором конкретные зубы относят к тому или иному морфотипу на основе сходства с типовым экземпляром. Этот метод широко использовался на первых этапах исследований и позволил показать общие тенденции процесса, но для описания тонких различий и переходных стадий он непригоден. Второй способ подразумевает количественную оценку

На первом этапе у самых ранних представителей рода задние отделы этих зубов (для первого моляра это шестой треугольник, для второго - пятый) существенно меньше предыдущих, нормально сформированных, а главное - они еще не имеют выемок с режущими эмалевыми гранями. Суть процесса развития на этом первом этапе составляет рост размеров треугольников

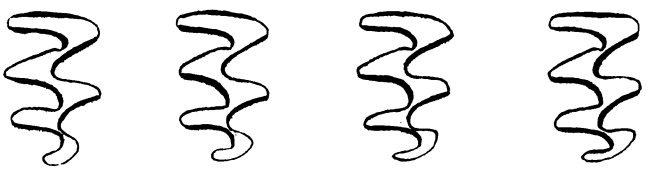


Рис. 9.
Стадии развития дополнительного треугольника на M^2 в пределах морфотипа simplicior.

При достижении размеров, сопоставимых с предыдущими треугольниками, на проксимальной части задних отделов появляется выемка, что и фиксирует

переход ко второму этапу развития. Зубы, находящиеся на первом этапе развития, относятся к морфотипу "simplicior". В наших прежних работах в пределах этого качественного морфотипа не выделялось каких-либо количественных градаций степени развития (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986). В работах В.А. Кочева (1993 и др.) зубы на этом этапе развития делились на два качественных класса: имеющие двухслойную эмаль и не имеющие таковой. Такая классификация, безусловно, полезна и информативна, но, во-первых, провести ее крайне сложно технически, а во-вторых, выделение всего двух классов в пределах этого этапа представляется недостаточным. Для определения типа эмали зубы необходимо пришлифовывать, что далеко не всегда возможно. Определение того, какое положение каждый изучаемый зуб занимает в ряду развития на этапе "simplicior", представляется более удобным путем сравнения размера нарастающего треугольника с предыдущим, нормально развитым. Для такой процедуры применялись измерения, показанные на рисунке 10.

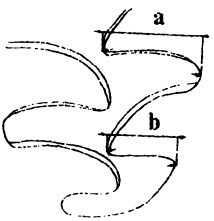


Рис. 10.

Схема измерений ширины треугольников на первом и втором верхних молярах, применяемая для определения стадии развития дополнительного элемента в пределах морфотипа simplicior.

Цифровое выражение степени развития получалось при делении ширины «b» на ширину «a» (рис.10). Это отношение равно единице, когда треугольники имеют равную ширину, и оно тем меньше, чем менее развит новый треугольник. Практика таких измерений показала, что достаточно использовать четыре стадии степени выраженности "прироста" нового треугольника. В числовом выражении эти стадии выглядят следующим образом: 1) 0,59 и менее; 2) 0,6-0,69; 3) 0,7-0,79; 4) 0,8 и больше. На рисунке 9 показаны зубы со средней для каждой стадии степенью выраженности дополнительного треугольника внутри морфотипа "simplicior" В дальнейшем на рисунках 12, 13, 14 эти стадии обозначены как s1, s2, s3 и s4.

Второй этап развития зубов характеризуются образованием и нарастанием новой режущей эмалевой грани. Начальные стадии образования фиксируются по

едва заметной выемке, подчеркнутой эмалевой полоской. Далее эта выемка углубляется, что приводит к образованию крючковидного выступа - будущего нового треугольника. Завершением этого этапа можно считать такую стадию, когда новая эмалевая режущая грань не уступает в своем развитии предыдущей, а лингвальная часть крючковидного выступа превращается в новый треугольник. На нем появляется выемка с зарождающейся новой эмалевой гранью. Такой вариант строения назван нами «морфотип beringicus». Он выходит за рамки второго этапа и его следует отнести к третьему. Он знаменует собой образование еще одной дополнительной грани на стадии, аналогичной "henseli" для предыдущего конида (рис.8).

Внутри второго этапа развития зубы можно классифицировать по степени развития дополнительных структур. Ранее были рассмотрены вопросы о том, насколько непрерывен и постепенен ряд варьирования степени развития внутри этого второго этапа (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986). Для оценки степени развития дополнительных элементов мы использовали схему измерений углов, предложенную В.А. Кочевым (1983); она показана на рисунке 11.

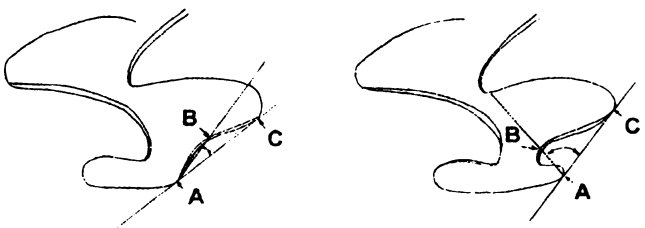


Рис. 11.
Схема измерения угла BAC для оценки степени развития дополнительных элементов на M^1 и M^2 в пределах морфотипов henseli и torquatus.

Величина угла BAC измерялась с точностью до 5°. На этом этапе развития она варьировала от 5 до 120 градусов. Измерение углов у ныне живущих копытных леммингов из разных частей ареала и у поздневалдайских представителей рода показало, что варьирование имеет непрерывный характер, но оно неравномерно (Смирнов, Большаков, Бородин, 1986). Два устойчивых пика в кривых распределения свидетельствуют о том, что, скорее всего, мы имеем дело со смесью двух одновершинных распределений (рис.12, 13), отражающих варьирование значений углов внутри двух морфотипов (henseli - в области меньших величин углов, torquatus - в области больших значений). Значения углов менее и равные 50 градусам, мы считаем относящимися к морфотипу henseli, а 55 и больше определяем как принадлежащие к морфотипу

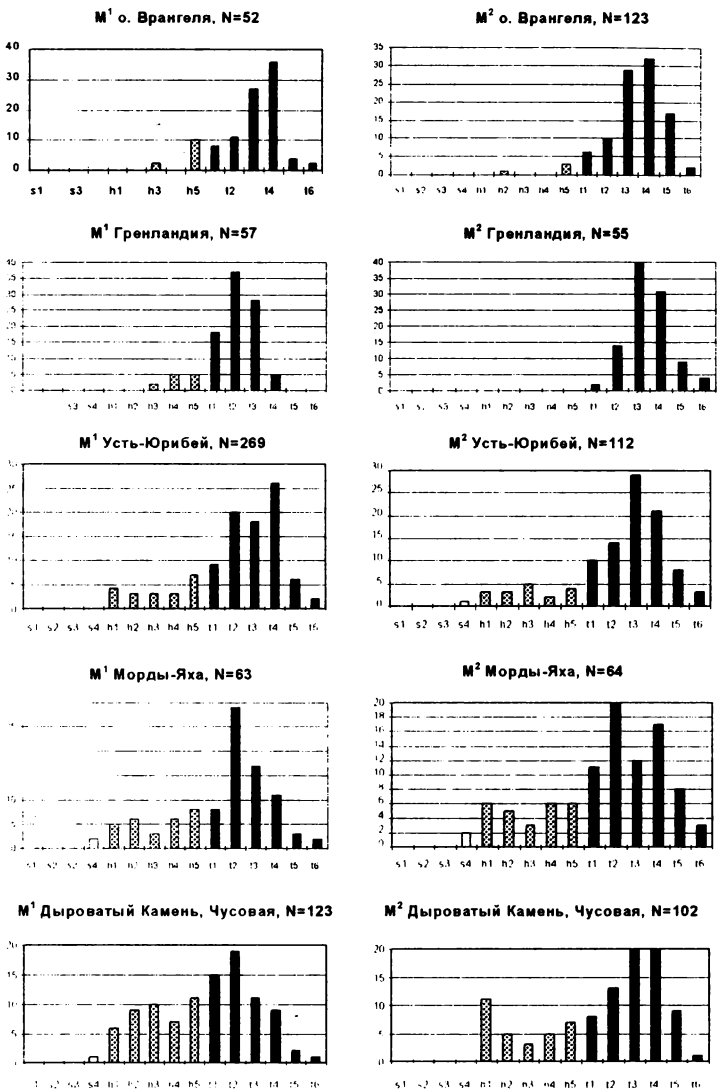


Рис. 12. *Частоты морфотипических классов в выборках D. torquatus, D. vinogradovi, D. groenlandicus (обозначения в тексте и на рис. 15).*

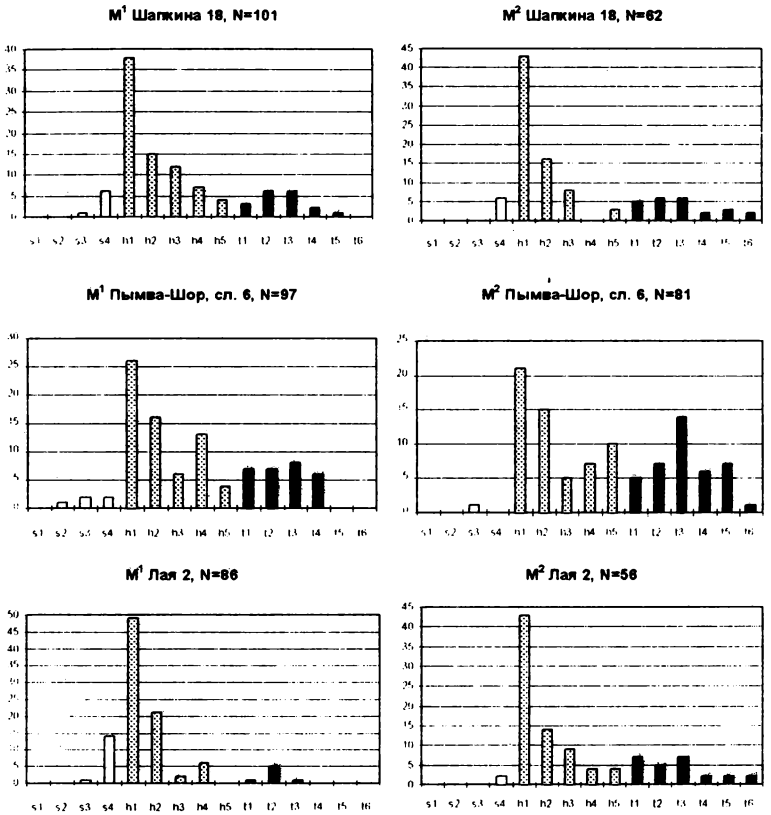


Рис. 13.

Частоты морфотипических классов в выборках D. guilielmi (обозначения в тексте и на рис. 15).

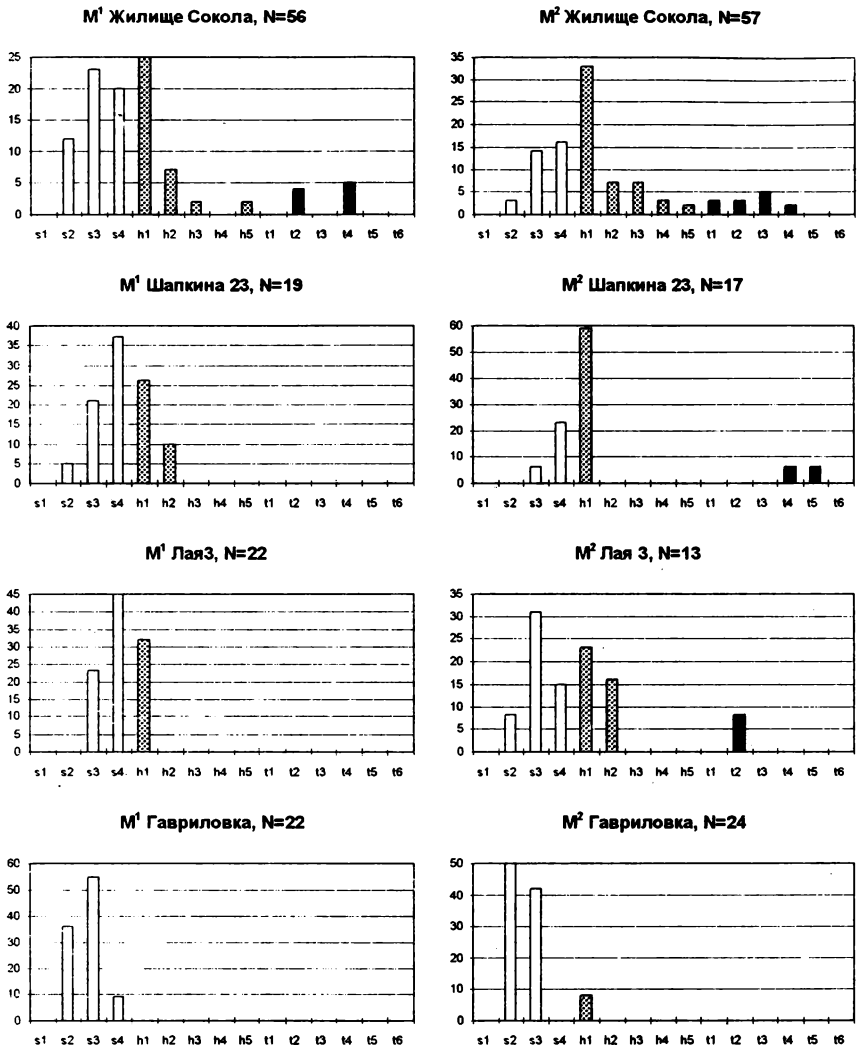


Рис. 14.

Частоты морфотипических классов в выборках D. guilielmi-simplicior и D. simplicior (обозначения в тексте и на рис. 15).

torquatus. Количество классов варьирования внутри морфотипов зависит от объема выборки. Практика показывает, что при больших объемах выборки (порядка 50-100 экз.)наиболее удобны следующие классовые интервалы, показанные и обозначенные на рисунках 12, 13, 14). Морфотип henseli делится на 5 классов (h1 - h5) с соответствующими значениями углов: 5 и 10°, 15 и 20°, 25 и 30°, 35 и 40°, 45 и 50°. Морфотип torquatus может быть представлен шестью классами, соответственно t1 - t6 (55 и 60°; 65 и 70°; 75 и 80°; 85 и 90°; 95 и 100°;105 и более градусов).

Таким образом, общее число классов варьирования может достигать 15 (4 simplicior, 5 henseli, 6 torquatus). При небольших объемах выборок или для грубых оценок классовые интервалы можно увеличивать; как крайний случай рассматриваются просто доли трех морфотипов simplicior, henseli, torquatus. Для необходимой воспроизводимости результатов важно лишь выдерживать методику выделения морфотипов и классов.

Типология зубных систем и видовые диагнозы.

Переход от типологии отдельных зубов к типологии зубных систем основан на том факте, что историческое развитие формы разных зубов идет с неодинаковой скоростью. Успешность применения предлагаемой типологии зависит от того, насколько строго выдержана методика оценки долей отдельных морфотипов на каждом из зубов, так как здесь обсуждаются достаточно тонкие различия в частотах отдельных морфотипов, которые можно не уловить если пользоваться грубыми качественными описаниями. Различия в скоростях развития дополнительных структур на разных зубах создают в разных выборках своеобразие сочетаний наборов морфотипов на разных зубах. Наиболее высокие скорости развития дополнительных элементов наблюдаются на втором верхнем зубе, несколько меньшие - на первом. Скорости изменения остальных зубов существенно уступают этим двум, и в данной работе не обсуждаются.

Опережение развития второго верхнего зуба по отношению к первому можно показать следующими наблюдениями. Из 15 выборок D. simplicior и отнесенных к переходным к D. guilielmi, морфотип simplicior имел меньшую частоту на M^2 по сравнению с M^1 в 11 выборках, в трех равную и только в одной большую. Из 25 выборок D. guilielmi, форм, переходных к D. torquatus, и собственно D. torquatus, морфотип torquatus составлял больший процент на M^2 по сравнению с M^1 в 23 выборках, в одной выборке доли были равны, и в одной - частота его для второго зуба была меньше.

Предлагаемая типология зубных систем основана на отнесении выборок к одному из трех известных видов: D. simplicior, D. guilielmi, D. torquatus, в тех случаях когда типичный для данного вида морфотип преобладает в выборке как на M^1, так и на M^2. В пределах каждого вида выделяются по три морфы по

степени доминирования «продвинутых» и «архаичных» морфотипов на первых и вторых зубах. Кроме этих видовых форм, предлагается выделять переходные, у которых на первом месте в названии стоит название того вида, к которому данная выборка ближе, а на втором название следующего по близости вида. Предложенная типология в схематическом виде представлена на рисунке 15.

Для **D. simplicior** характерно преобладание разных вариантов морфотипа simplicior над всеми прочими морфотипами, как на первом, так и на втором зубе. Внутри этого вида выделены три морфы, но описание их выходит за рамки данной статьи, так как оно невозможно без привлечения материалов по еще более древним видам, предковым по отношению к D. simplicior.

Переходная форма **D. ex. gr. simplicior - guilielmi.** На первом месте по частоте среди M^1 идет морфотип simplicior, на втором морфотип henseli, а среди M^2 - на первом месте морфотип henseli, а simplicior на втором. Морфотип torquatus и на том, и на другом зубе может отсутствовать, или его доля минимальна; при этом сумма частот первого и второго зубов морфотипа simplicior больше, чем всех зубов морфотипов henseli и torquatus вместе.

Переходная форма **D. ex. gr. guilielmi - simplicior** . Преобладают первые зубы морфотипа simplicior, а среди M^2 на первом месте идет морфотип henseli; при этом сумма частот первого и второго зубов морфотипа simplicior меньше, чем всех зубов морфотипов henseli и torquatus вместе.

D. guilielmi. На первом месте как среди M^1, так и среди M^2 находится морфотип henseli, на втором - simplicior и на третьем - torquatus. В пределах этого вида может встретиться три морфы, у каждой из которых на первом месте по численности стоит морфотип henseli. Первая морфа имеет на втором месте (и на M^1 ,и на M^2) морфотип simplicior, а на третьем torquatus. Вторая морфа: на M^1 по прежнему на втором месте идет морфотип simplicior, а на M^2 второе место переходит к морфотипу torquatus. Третья морфа имеет одинаковый порядок частот как на M^1, так и M^2: на первом месте морфотип henseli, на втором - torquatus, а на третьем - simplicior.

Переходная форма **D. ex. gr. guilielmi - torquatus** имеет на первом месте среди M^1 морфотип henseli, на втором - torquatus, на третьем - simplicior. Среди M^2 на первом месте идет уже морфотип torquatus, морфотип henseli отходит на второе место, simplicior на третье. При этом сумма M^1 и M^2 морфотипа torquatus меньше, чем других морфотипов.

Переходная форма **D. ex. gr. torquatus - guilielmi** имеет тот же порядок частот всех морфотипов (на первом месте среди M^1 морфотип henseli, на втором - torquatus, на третьем simplicior; среди M^2: на первом месте морфотип torquatus, морфотип henseli на втором, simplicior на третьем), но сумма частот M^1 и M^2 морфотипа torquatus превышает сумму прочих морфотипов на этих зубах.

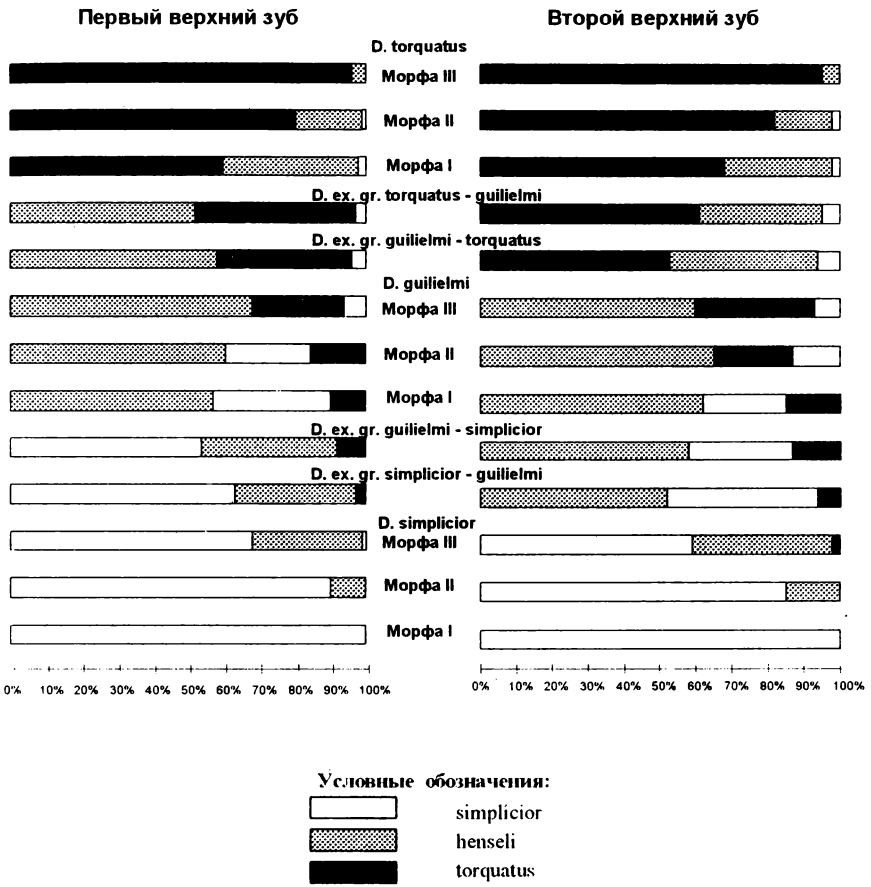


Рис. 15.

Соотношение морфотипов simplicior, henseli, torquatus в разных таксонах копытных леммингов.

D. torquatus .Для этого и других современных видов рода, кроме D. hudsonius можно выделить три морфы. Все они характеризуется преобладанием морфотипа torquatus на M^1 и M^2, на втором месте морфотип henseli, а на третьем simplicior. При этом у первой морфы сумма частот морфотипа torquatus M^1 и M^2 не превосходит 140 процентов (из 200). Для второй морфы преобладание

морфотипа torquatus становится еще заметнее (суммарная доля на M^1 и M^2 около 150 - 170%), а доля морфотипа simplicior совсем мала (рис.15). У третьей морфы наблюдается абсолютное преобладание морфотипа torquatus над henseli (доля первого составляет на M^1 и M^2 175 - 190 процентов), морфотип simplicior практически исчезает; появляется морфотип beringicus.

Таблица 2.
Доли морфотипов первого и второго верхних зубов у современных копытных леммингов.

Таксон, место взятия выборки, кол-во экземпляров	Sim M^1	Hen M^1	Tor M^1	Sim M^2	Hen M^2	Tor M^2
D. groenlandicus, Гренландия (112)	0	12	88	0	0	100
D. vinogradovi, о. Врангеля (177)	0	12	88	0	4	96
D. t. chionopaes, Чаунская губа (142)	0	5	95	0	5	95
D. t. chionopaes, Устье р. Лены (83)	2	19	79	3	13	85
D. t. torquatus, п-ов Канин (100)	0	4	96	0	6	94
D. t. torquatus, Большеземельская тундра (114)	5	11	84	0	10	90
D. t. torquatus, Ямал, р. Юрибей уч.7-1, (86)	0	21	79	0	14	86
D. t. torquatus ,Ямал, р. Юрибей уч.7. (247)	0	23	77	1	15	84
D. t. torquatus, Ямал, р. Морды-Яха (127)	2	29	70	2	27	72
D. t. torquatus, Ямал, оз. Сюмбанто (218)	0	29	71	0	25	75

Современные копытные лемминги дают замечательную возможность рассмотреть вопрос о том, насколько выделенные типы зубной системы соответствуют реальным зоологическим таксономическим категориям видового или подвидового ранга. Для этого были использованы характеристики первого и второго верхних моляров трех видов - D. groenlandicus из Гренландии, D. vinogradovi, с острова Врангеля и D. torquatus из разных частей его обширного ареала. Две точки: побережье Чаунской губы на арктическом побережье Чукотки и устье р. Лены - характеризуют подвид D. t. chionopaes, а остальные подвид D. t. torquatus. Последние распадаются на две территориальные группы - с полуострова Ямал (район оз. Сюмбан-то, р. Морды-Яха, две выборки из района устья р. Юрибей) и Европейского Севера (п-ов Канин и Большеземельская тундра). Весь этот материал представляет собой черепа и разрозненные зубы из погадок хищных птиц (зимняков и полярных сов). Измерению подвергались

погадок хищных птиц (зимняков и полярных сов). Измерению подвергались только правые зубы (всего 1406 штук). Распределение долей трех морфотипов приведено в таблице 2, а распределение частот внутри морфотипов для некоторых выборок - на рисунке 12.

Эти данные позволяют считать, что все выборки можно отнести либо к второй, либо к третьей морфе. Для исключения субъективизма при классификации был применен кластерный анализ. Расчеты проводились для M^1 и M^2 отдельно с разбиением вариационного ряда на 10 морфотипических классов. Разные варианты процедур кластерного анализа дали близкие результаты. В один кластер попадали выборки D. t. torquatus с полуострова Ямал, а в другой представители этого же подвида с Европейского Севера, вместе со всеми остальными выборками, представляющими D. t. chionopaes, D. vinogradovi и D. groenlandicus. В некоторых вариантах расчетов при использовании дивизивной стратегии происходило разделение на три кластера. В отдельный кластер обособлялись D. vinogradovi и D. groenlandicus, а разные выборки D. torquatus распределялись по двум другим кластерам, но вне зависимости от подвидовой принадлежности. Все это приводит к заключению о том, что копытные лемминги полуострова Ямал имеют наиболее архаичное строение зубов по сравнению с обитающими в Гренландии, на острове Врангеля и на Чукотском полуострове. Лемминги с Европейского севера, как это ни странно, ближе к американским и берингийским формам; а обитающие в районе устья р. Лены занимают промежуточное положение.

Совершенно особое место среди современных копытных леммингов по строению зубной системы занимает D. hudsonius обитающий в Северной Америке на полуострове Лабрадор. По строению верхних зубов он аналогичен D. simplicior, но считать их идентичными нельзя из-за того, что третьи нижние зубы у D. hudsonius еще более примитивны, чем у типичных D. simplicior.

Проведенный анализ географической изменчивости строения зубной системы современных копытных леммингов еще раз показал, что степень морфологических различий между разными выборками далеко не всегда совпадает с рангом таксономических различий между ними. Для палеонтологов отсюда следует неутешительный вывод о том, что разные подвиды и тем более виды Dicrostonyx могут иметь одинаковые характеристики зубной системы; и наоборот, внутри одного и того же таксона, даже подвидового ранга, эти характеристики могут быть различными.

Эти результаты приводят к заключению о том, что выделенные морфы являются скорее стадиями развития зубной системы, чем основой для выделения таксономических единиц подвидового или видового ранга, аналогичного зоологическим таксонам. Степень соответствия морфологической и таксономической эволюции нуждается в более подробном обсуждении, которое должно включать вопросы о скоростях эволюции морфологических признаков, о

степени соответствия геологического возраста выборок и стадий морфологического развития, а также рассмотрение связи эволюции зубов с динамикой структуры ареала.

В качестве первого шага на этом пути приведем ряд местонахождений Севера-Востока Европы, Урала и Западной Сибири, зубы леммингов из которых были измерены нами и упорядочены в соответствии с выделенными таксонами и морфами. При попытке анализа полученной схемы первым возникает вопрос о том, насколько положение выборок в ряду стадий морфологического развития соответствует их хронологической последовательности. Подробное рассмотрение этого вопроса - задача будущих работ, но в целом можно отметить, что при большом масштабе рассмотрения возраст выборок хорошо соответствует стадии морфологического развития. Исключения, безусловно встречаются, и о некоторых из них мы уже писали (Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов, 1994). Важно, что применяемый в данной роботе подход позволяет независимо рассматривать возраст морфологию зубной системы, а не определять одно через другое, как это предлагалось рядом исследователей (Кочев,1984).

Стадия 1. D. torquatus морфа 3: современные D. torquatus Европейского Севера, Чукотки, D. vinogradovi острова Врангеля, D. groenlandicus.

Стадия 1а. D. torquatus морфа 2: современные D. torquatus полуострова Ямал и, возможно, арктического побережья Средней Сибири.

Стадия 2. D. torquatus морфа 1: пещ. Аракаево 8 (сл.1), пещ. Дыроватый Камень на р. Чусовой.

Стадия 3. D. torquatus-guilielmi: Шапкина 1, Медвежья пещера (бурый суглинок А).

Стадия 4. D. guilielmi-torquatus: пока не обнаружена на изучаемой территории.

Стадия 5. D. guilielmi морфа 3: Шапкина 18, Пымва-Шор сл.6, Медвежья пещера (бурый суглинок Б), пещ. Бобылек (сл. 10), пещ. Прижим 2, местонахождение 430-ый км от устья р. Оби.

Стадия 6. D. guilielmi морфа 2: Лая 2, Серчей-Ю 3, Чембакчино, Кипиево (верхний горизонт).

Стадия 7. D. guilielmi морфа 1: пока не обнаружена на изучаемой территории.

Стадия 8. D. guilielmi-simplicior: Шапкина 23, пещера Жилище Сокола.

Стадия 9. D. simplicior-guilielmi: Кипиево (нижний горизонт).

Стадия 10. D. simplicior морфа 3: Лая 4, Лая 3, Серчей-Ю 1.

Стадия 11. D. simplicior морфа 2: Акись, Гавриловка, Б. Слуда, Хашгорт, Игнатиевская пещера (сл.9).

Стадия 12. D. simplicior морфа 1: современный D. hudsonius, ископаемые представители на изучаемой территории пока не обнаружены.

В процессе такого упорядочения выяснилось, что некоторые морфы и соответствующие им стадии пока совсем не обнаружены на изучаемой территории, другие, наоборот, встречены во многих местонахождениях. Представляется, что это не случайно, так как в анализ включались данные из тех местонахождений, где остатков копытных леммингов было много. Такие местонахождения образовывались в условиях сухих и холодных ландшафтов, которые благоприятны именно для копытных леммингов. Такие ландшафты имели максимальное распространение в позднем валдае. Именно к этой эпохе относятся наиболее многочисленные сборы (как по количеству местонахождений, так и по количеству остатков), отнесенные нами к стадии 5, представленной D. guilielmi морфа 3,. Исходя из этих же соображений, наиболее редкие находки следует ожидать для периода микулинского межледниковья, когда большая часть исследуемой территории не входила в ареал копытных леммингов. Именно в это время, вероятно, лемминги проходили развитие зубной системы на стадии 7, вовсе не представленной в сборах. Кажется наиболее вероятным, что самые высокие темпы морфологической эволюции были характерны для периодов перехода от холодных и сухих эпох к межледниковым. Таких периодов на изученном временном интервале было два: переход от московского оледенения к микулинскому межледниковью и переход от позднего валдая к голоцену. В эти критические для копытных леммингов периоды происходило резкое сокращение их ареала и численности популяций, что, скорее всего, сопровождалось возникновением изолятов и большой неравномерностью темпов морфологических преобразований. Современная структура ареала и распределение популяций с разным типом строения зубной системы является продуктом сложной истории преобразования ландшафтов на протяжении позднего плейстоцена и голоцена.

Литература

Абрамсон Н.И. Род Lemmus в позднем кайнозое Евразии // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. - СПб., 1993. - С. 146-157.

Агаджанян А.К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы // Териофауна плейстоцена. - М., 1972. - С. 24-69.

Агаджанян А.К. История становления копытных леммингов в плейстоцене // Берингия в Кайнозое: Материалы Всесоюз. симпоз. «Берингийская суша и ее значение для развития голаркт. флор и фаун в Кайнозое», Хабаровск, 10-15 мая 1973. - Владивосток, 1976. - С.289-295.

Бородин А.В. Полевки рода Clethrionomys из голоценовых отложений Лобвинской пещеры // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала: (Сб. науч. тр.). - Екатеринбург, 1995. - С.103-119.

Гилева Э.А., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов (Lemmus) // Зоол. журн. - 1984. - Т.63, вып. 1. - С.105-114.

Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). Л.: Наука. 1977. - 504 с. - (Фауна СССР Млекопитающие.; Т.3, вып.8).

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: Зайцеобразные и грызуны. - СПб., 1995. - 521с.

Зажигин В.С. Ранние этапы эволюции копытных леммингов (Dicrostonychini, Microtinae, Rodentia) - характерных представителей субарктической фауны Берингии // Берингия в Кайнозое: Материалы Всесоюз. симпоз. «Берингийская суша и ее значение для развития голаркт. флор и фаун в Кайнозое», Хабаровск, 10-15 мая 1973. - Владивосток, 1976. - С.280-288.

Кочев В.А. Окуляр-транспортир для измерения углов на микрообъектах // Тр. Ин-та геологии Коми фил. АН СССР. - 1983. - Вып. 43. - С. 74-75.

Кочев В.А. Определение возраста четвертичных отложений по ископаемым остаткам копытных леммингов. -Сыктывкар: Коми ФАН СССР, 1984. - 10с.

Кочев В.А. Плейстоценовые грызуны Северо-Востока Европы и их стратиграфическое значение. - СПб., Наука. - 1993. - 112 с.

Кузнецова И.А. Ревизия рода настоящих леммингов (Rodentia, Lemmus): Эксперим. исслед. // Зоология и ландшафтная зоогеография. - М., 1993. - С.85-98.

Покровский А.В., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Гибридологические исследования репродуктивной изоляции палеарктических видов рода Lemmus (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. - 1984. - Т. 63, вып. 6. - С. 904-911.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н. Неравномерность темпов усложнения зубной системы копытных леммингов // Докл. АН СССР. - 1985. - Т. 281, № 4. - С. 1017-1020.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. - М.: Наука, 1986. - 144 с.

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

Смирнов Н.Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов: Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. - Москва, 1992. - С. 17-35.

Смирнов Н.Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис....д-ра биол. наук. - Екатеринбург, 1994. - 58 с.

Федоров В.Б., Чепраков М.И. О пространственной структуре популяции лесного лемминга в период спада и депрессии численности // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Тез. докл. Сыктывкар, 1989. - С. 161-162.

Федоров В.Б., Чепраков М.И. О популяционной экологии лесного лемминга (Myopus schisticolor Lill.) в период спада и депрессии численности // Экология. - 1990. - №3. - С. 81-83.

Чернявский Ф.Б., Абрамсон Н.И., Цветкова А.А., Анбиндер Е.М., Курышева Л.П. О систематике и зоогеографии настоящих леммингов рода Lemmus (Rodentia, Cricetidae) Берингии // Зоол. журн. - 1993. - Т. 72, вып. 8. - С. 111-121.

Chaline J., Brunet-Lecomte P., Brochet G. & Martin F. Les Lemmings Fossiles Du Genre Lemmus (Arvicolidae, Rodentia) Dans Le Plestocene De France // Geobios n°22, fasc. 5. - Lyon, 1989. - P. 613-623.

Nadachowski A. Taxonomic value of anteroconid measurements of M_1 in common and field voles // Acta theriologica. - 1984. - Vol. 29. - P. 123-143.

Summary

Intricate cases of identification of some rodent molars from the Late Pleistocene and Holocene deposits in the tundra regions of North Eurasia

N.G.Smirnov, I.B.Golovachev, O.P.Bachura, I.A.Kuznetsova, M.I.Cheprakov.

New methods are proposed for more accurate identification of molars of several selected vole species represented in the Subarctic faunas.

A simple method is used to discriminate the first lower molars of the short-tailed vole *Microtus agrestis* usually represented in forest ecosystems and those of the tundra-inhabiting voles referred to the group *M.middendorffii-hyperboreus*. The method is based on the registration of different asymmetry characteristics of the lingual and buccal loops of M_1 in the two species; reliability of identifications is statistically estimated.

Another method was developed to distinguish the third upper molars of *Lemmus* and *Myopus* lemmings, with account to inter- and intra-specific variability. Statistical criteria were used to estimate the dimensions and proportions of M^3 crown surfaces in order to discriminate these two genera. Geographical differences are shown to effect the traits studied. The authors discuss the question whether the proposed method might be used for the regions inhabited by several lemming species.

A large part of the article deals with classification of the morphotypes and morphotypical classes in *Dicrostonyx* lemmings. Frequencies of the morphotypes *simplicior, henseli, torquatus* on both M^1 and M^2 have been examined in different forms of the collared lemmings. A theoretical pattern is proposed to describe transformation of the dental system, with regard to unequal rates of changes on different molars. 12 morphological stages are discerned in evolutionary development of the *Dicrostonyx*

dental system, and they are discussed in regard to the taxonomy within the genus. Numerical criteria are proposed to be introduced into the species diagnoses of the collared lemmings. Authors propose a series of intraspecific divisions ranked as morphs and transitional inter-species units. It was shown that rates of morphological evolution in the dental system differ significantly from those of taxonomical evolution in both *Lemmus* and *Dicrostonyx* lemmings.

Fig.1. First lower molars (M_1) of *Microtus agrestis* and *M.middendorffii.*

Fig.2. Pattern of measurements for the first lower molars (M_1).

Fig.3. Characteristics of M_1 asymmetry in *M.agrestis* and *M.middendorffii.*

Fig.4. Crown surface patterns of the cheek teeth in the two *Lemmini* genera.

Fig.5. M^3 crown surface patterns in the two *Lemmini* genera.

Fig.6. Measurements on the third upper molar of the *Lemmini* lemmings.

Fig.7. Influence of inter-species and inter-genera differences upon variability of the examined diagnostical traits (see Table 1 for the sample numbers).

Fig.8. M^2 morphotypes in *Dicrostonyx* lemmings (from the left: simplicior, henseli, torquatus, beringicus; according to: Smirnov, Bolshakov, Borodin, 1986).

Fig.9. Stages of development of an additional triangle on M^2 within the *simplicior* morphotype.

Fig.10. Pattern to measure width of triangles on M^1 and M^2 of the *Dicrostonyx* lemmings in order to determine stages of the additional element development within the *simplicior* morphotype.

Fig.11. Measurements of BAC angle for the estimates of M^1 and M^2 additional elements within the morphotypes *henseli* and *torquatus.*

Fig.12. Frequencies of the morphotype classes in the samples of *D.torquatus, D.vinogradovi, D.groenlandicus* (for the designations see the text and Fig.15).

Fig.13. Frequencies of morphotype classes in the samples of *D.guilielmi* (designations in the text and on Fig.15).

Fig.14. Frequencies of morphotype classes in the samples of *D.guilielmi-simplicior* and *D.simplicior* (designations in the text and on Fig.15).

Fig.15. Proportions of the morphotypes *simplicior, henseli, torquatus* in different *Dicrostonyx* taxa.

Table 1. The recent materials used and reliability of its identifications by means of the discriminant analysis.

Table 2. Percentages of M^1 and M^2 morphotypes in the modern collared lemmings.

УДК 591.526-932 (571.121)

Соотношение численности видов мелких млекопитающих в различных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) по результатам отловов давилками и в пищевом рационе хищных птиц и песца

А.В. Бородин

Введение

Видовой состав и соотношение видов млекопитающих в локальных фаунах четвертичного периода используются для реконструкции особенностей климатических и биотических характеристик времени их существования. Основными источниками материала (ископаемых остатков мелких млекопитающих) являются аллювиальные и озерно-аллювиальные отложения, рыхлые отложения пещер и погребенные норы хищных и колониальных млекопитающих. Процессы формирования отложений и попадания в них костных остатков различны в разных типах местонахождений. Их исследование является составной частью тафономического анализа. В первичных местонахождениях большая часть остатков мелких млекопитающих является результатом охотничей деятельности хищников и частично (если речь идет о норных и колониальных млекопитающих) в результате естественной гибели животных. Наиболее вероятно, что в отложения рек и озер костные остатки попадают в основном в результате сноса в воду погадок хищных птиц и размывания нор хищных млекопитающих таких как песец, лисица. Вторичные местонахождения могут суммировать результат жизнедеятельности разных хищников, и в данном случае важно знать, насколько отличается соотношение видов в диете хищника от соотношения видов в природе и насколько сопоставимы данные по видовому составу добычи разных видов хищников. Таким образом, видовой состав фаун мелких млекопитающих из четвертичных отложений и соотношение долей отдельных видов в них во многом обусловливается спецификой охотничьей деятельности отдельных видов хищников. Исходя из того, что "хищники питаются, прежде всего, массовым и доступными жертвами, следует полагать, что в тафоценозе по сравнению с зооценозом

среди мелких млекопитающих обитатели открытых пространств будут преобладать (по численности?) над обитателями лесных (закрытых) биотопов; доля зимоспящих животных тоже будет занижена" (цит. по Смирнов, 1990, с. 31). С другой стороны, на наш взгляд, в некоторых случаях наиболее многочисленные виды какого-либо региона могут быть недоступны определенным видам хищников. В связи с этим возникает вопрос о подходах к оценке видового состава современных фаун в отдельных регионах.

Целью данной работы является сопоставление результатов отловов мелких млекопитающих давилками в разных биотопах Южного Ямала с численностью видов в добыче хищников тундровой зоны. Для этого в долине реки Хадытаяха были проведены сборы погадок хищных птиц, изучены костные остатки добычи песца и проведены отловы давилками мелких млекопитающих в разных стациях.

В настоящее время наиболее широко для мониторинга видового состава мелких млекопитающих в современных биоценозах используется метод отлова ловушками. Говоря о репрезентативности данных, полученных этим методом, следует отметить, что, по существующим представлениям (Смирнов, 1964; Лукьянов, 1993), в первые сутки отлавливаются доминирующие виды коренного населения данной стации. Следовательно такой подход достаточен для получения информации об основных видах фауны мелких млекопитающих в конкретное время в конкретном месте. Но при обсуждении общих характеристик региональной фауны данные, полученные этим методом (особенно при разовых отловах) требуют корректировок (Балахонов и др., 1988). На результаты отлова влияет то, на какой фазе динамики численности находятся разные виды, в какой сезон проводился отлов, какой тип ловушек использовался и т.д. Повысить точность исследований по выявлению видового состава мелких млекопитающих позволяет интеграция данных по отловам ловушками разных типов с результатами исследований погадок хищных птиц (Luiselli, Capizzi, 1996). Наиболее полная картина получается на основании многолетних стационарных исследований с использованием разнообразных методов изучения численности. Для Южного Ямала таким районом является бассейн р. Хадытаяха, где на протяжении многих лет был полевой стационар ИЭРиЖ УрО РАН.

Характеристика района исследований

Истоки р. Хадытаяха находятся в подзоне типичных тундр, где наибольшее распространение имеют мохово-лишайниковые и дриадовые кустарничковые тундры в сочетании с гипно-травяными сфагновыми болотами (Андреяшкина, Пешкова, 1995). Основная часть течения приходится на подзону южных тундр, отличающихся 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 встречаются 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. Своеобразие ... определяется наличием леса, узкой полосой поднимающегося по долине реки на 150 км к северу и способствующего проникновению на север многих животных, связанных с лесотаежным комплексом "(Данилов, 1988).

Фауна мелких млекопитающих долины реки Хадытаяха

В нижнем течении этой реки отмечены следующие виды мелких млекопитающих: ондатра (Ondatra zibethica), сибирский лемминг (Lemmus sibiricus), копытный лемминг (Dicrostonyx torquatus), узкочерепная полевка (Microtus gregalis major), полевка Миддендорфа (Microtus middendorphi riphaeus), полевка экономка (Microtus oeconomus chachlovi), водяная полевка (Arvicola terrestris pallasii), красная полевка (Clethrionomys rutilus tundrensis), арктическаяр бурозубка (Sorex tundrensis), обыкновенная бурозубка (Sorex araneus). Особенности биологии современных видов мелких млекопитающих полуострова Ямал были обобщены в монографии "Природа Ямала" (Корытин и др., 1995). Судя по положению границ ареалов этих видов, их распространение в настоящее время во многом определяется климатическими факторами. Кроме того, на основании имеющихся данных можно утверждать, что все виды мелких млекопитающих, обитающих в настоящее время на полуострове Ямал, имеют выраженную специфическую приуроченность к определенным стациям. Ниже приведены наиболее характерные особенности стациального распространения вышеперечисленных видов. Из анализа исключена ондатра, так как этот вид появился на территории Ямало-Ненецкого национального округа только в 1952 году (Корытин и др. 1995).

Сибирский лемминг. Основным местообитанием служат различные типы моховых тундр, в летний период сибирские лемминги охотнее всего занимают сырые низменные участки тундры с осокой.

Копытный лемминг. Предпочитает кочкарниковые тундры, склоны холмов и террас с зарослями кустарничков и избегает переувлажненных участков, а также открытые пространства сухой лишайниковой тундры.

Узкочерепная полевка. Заселяет приречные ивняки, склоны коренного берега и лишь изредка встречается в открытой тундре. Это связано с требованиями к условиям норения. Одним из основных компонентов ее питания являются злаки.

Полевка Миддендорфа. Основными стациями обитания полевки Миддендорфа являются заболоченные моховые участки равнинной тундры, низинные осоковые болота, на водоразделах - дерново-пушицевая тундра.

Полевка-экономка. Встречается по берегам водотоков, стариц, озер и болот с хорошо развитым травостоем. Численность ее падает по мере удаления от водоемов.

Водяная полевка. Является околоводным видом, не выходящим за пределы речных долин. Условия существования этого вида на Ямале считаются пессимальными.

Красная полевка. Этот вид приурочен к зоне распространения древесной и кустарниковой растительности вдоль крупных рек. Северная граница ареала не выходит за пределы типичной кустарниковой тундры. За пределами речных долин численность этого вида очень низка.

Бурозубки. Встречаются в южной плакорной ерниковой тундре, в зарослях кустов по склонам плакоров, в пойменных лесах.

По имеющимся в литературе данным, для тундровых грызунов бассейна р. Хадытаяха характерны трехлетние циклы динамики численности. Частота встречаемости вида в тех или иных стациях зависит не только от его численности на данный момент, но и от численности других видов мелких млекопитающих. По данным А.Н. Данилова (1988), в годы пессимальной численности вида отдельные особи встречаются только в типичных местах обитания, тогда как на пике численности они могут заселять и не характерные для них стации. В отсутствие массового размножения леммингов все тундровые биотопы в нижнем течении реки Хадытаяха занимаются полевками, находящимися на пике численности (прежде всего полевкой Миддендорфа и красной полевкой). Отмечены случаи, когда в районе фактории "Хадыта" красная полевка заселяла даже сухую лишайниковую тундру (Данилов, 1988).

Результаты отловов мелких млекопитающих

На протяжении течения р. Хадытаяха было выбрано семь точек сбора материала, начиная с верховьев реки, где представлены только тундровые растительные сообщества, до ее нижнего течения, где в пойме реки широко распространены лесные сообщества. В каждой точке сбора давилки ставились на сутки двумя линиями по 20 штук так, чтобы получить данные в пойме, на склоне террасы и на плакоре. Таким образом, были получены данные о доминирующих видах в долинных биотопах реки Хадытаяха на семи участках. Результаты отловов приведены в таблице 1.

Точка отлова 1. Верховья р. Хадытаяха. В восьми километрах по прямой от оз. Хадыта-то. Долина реки не разработана. Линия 1 поставлена на низком правом берегу (высота от уровня воды в реке около пяти метров) в мохово-кочкарниковой тундре. Первая давилка расположена в трех метрах от зарослей прибрежного кустарника. Линия 2 - левый высокий берег (около двенадцати метров). Давилки поставлены вверх по склону, поросшему кустарником ивы и березки, до плакора, преобладающей растительность на котором являлась морошка. В целом ландшафт типичен для равнинных тудр. Из крупных хищников вблизи места отлова отмечены волк, песец и росомаха.

Таблица 1.
Результаты отловов давилками мелких млекопитающих в долине р. Хадытаяха

Точка отлова	1		2		3		4	5		6		7	
Номер линии давилок	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Виды													
Lemmus sibiricus	3	-	2	-	2	1	-	-	-	-	-	1	-
Dicrostonyx torquatus	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arvicola terrestris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Microtus gregalis	-	-	-	2	-	3	-	-	2	-	-	-	-
Microtus middendorfi	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Microtus oeconomus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5	1
Clethrionomys rutilus	-	6	-	4	-	4	8	10	6	14	8	11	16

Количество зверьков за сутки на двадцать давилок
+ - визуально зафиксированное наличие вида в пределах линии отлова

Точка отлова 2. В шести километрах по прямой от точки отлова 1. Линия 3 на правом низком берегу реки. Ширина долины до одного километра. Высота берега над рекой около трех метров. Присутствуют участки сухих кустарничковых и заболоченных мохово-осоковых тундр. В прибрежных зарослях кустарника единичные кустики ольхи. В двух километрах ниже по течению от линии давилок ольха образует в отдельных местах вдоль берега сплошные заросли. Линия 4 поставлена на левом берегу по склону, поросшему кустарником.

Точка отлова 3. Расположена в семи километрах по прямой от точки отлова 2. Несколько выше по течению от точки отлова 3 отмечены первые отдельно стоящие невысокие лиственницы. Линия 5 расположена на правом берегу, высота берега около трех метров. Берег покрыт зарослями ольхи, ивы и карликовой березки шириной до 30 м. За зарослями кустарника – заболоченная кустарниковая тундра. Линия 6 расположена на другом берегу ближе к плакору.Здесь в растительном сообществе больше ольхи, есть лиственницы.

Точка отлова 4. В восьми с половиной километрах по прямой от точки отлова 3, вблизи устья Тюрсюдояхи. По берегам растут группы высоких лиственниц, присутствует можжевельник. Линия 7 на правом берегу, высота берега два - три метра над рекой. Вдоль берега заросли ольховника около десяти метров шириной, высота кустов до трех метров. За ним заболоченный участок со старицами и группами кустарниковых зарослей с участием можжевельника и отдельными деревьями лиственницы. Следует отметить, что в данной точке встречаются следы лося.

Точка отлова 5. Расположена в девяти с половиной километрах по прямой от точки отлова 4 (примерно в 100 метрах выше по течению от устья Лябтосе). Линия 8 на левом, низком берегу (высота над уровнем реки около трех метров). Вдоль реки - заросли кустарника (ива, ольха, изредка молодые деревца лиственницы) шириной около 50 метров, далее на полосе около 150 метров на заболоченных низких участках произрастает осока и редкий кустарник, далее на более возвышенном сухом месте (гривке) шириной около 30 метров произрастают лиственницы высотой до 7 метров, в подросте тот же кустарник, жимолость. Еще дальше сухая кустарничковая тундра с отдельными лиственницами. Линия 9 на правом берегу начинается на уровне низкой поймы и идет вверх по склону плакора. Вблизи реки заросли кустов, в основном ивы, до двух метров в высоту. По склону она постепенно замещается карликовой березкой. Высота берега около пятнадцати метров. Необходимо отметить, что в этом случае красные полевки отлавливались и в давилки, стоящие на плакоре.

Точка отлова 6. Расположена в тринадцати километрах по прямой от точки отлова 5. Линия 10 на правом берегу. Вдоль берега полоса леса с преобладанием лиственницы. Присутствует ель, в подросте можжевельник, красная смородина, жимолость, ива и карликовая березка. Встречены лисица и лось, следов которого много. Линия 11 на левом берегу. Берег более заболочен, много стариц. Наряду с растительностью лесного типа участки заболоченного луга с кустарниковой порослью.

Точка отлова 7. Расположена в шести с половиной километрах по прямой от точки отлова 6. Линия 12 на левом берегу. Вдоль берега полоса лиственично-елового леса с можжевельником, ольхой, красной смородиной и пр. в подросте. За ним кустарничковая тундра. Линия 13 на правом берегу. В этой точке на берегу были отчетливые следы жизнедеятельности водяной полевки, но в отловах она не зафиксирована.

Из приведенных выше кратких характеристик точек отлова видно, что в составе растительных сообществах долины реки Хадытыяхи увеличивается доля лесных компонентов от верховьев к устью (что в принципе совпадает с направлением север - юг). Это проявляется и видовом составе фауны крупных млекопитающих: ближе к низовьям увеличивается частота встречаемости лося и лисицы. Правда необходимо отметить, что следы лося были зафиксированы нами вместе с появлением первых отдельно стоящих деревец лиственницы, а россомаха, считающийся типично таежным видом, была встречена нами в верховьях реки, на существенном растоянии от растительных сообществ лесного типа. Как следует из литературных данных (Корытин и др. 1995), росмомаха постоянно обитает на всем полуострове Ямал, хотя более многочисленна на юге.

В соответствии с градиентом увеличения лесных компонентов в растительных сообществах можно заметить и изменение в фауне мелких млекопитающих: увеличивается относительное количество красной полевки (от шести зверьков на двадцать давилок за сутки в верховьях до 16 в точке отлова 7), начиная с точки отлова 6 появляется полевка экономка, а в точке отлова 7 зафиксированы следы жизнедеятельности водяной полевки. Общим

для всех точек отлова является то, что по всей долине, где есть заросли кустарников красная полевка может рассматриваться как вид доминант. При этом нами она не зафиксирована на плакорах. Доминирующими видами плакорных стаций являются сибирский и копытный лемминги. По литературным данным, в большинстве тундровых ассоциаций сибирские лемминги количественно преобладают над копытными. Их соотношение колеблется от 5:1 до 10:1 на Ямале, в тазовских и гыданских тундрах и только в сухих лишайниковых водораздельных тундрах численность копытного лемминга может быть выше, чем сибирского (данные приводятся по Корытин и др. 1995).

Таким образом, данные отловов давилками указывают на существенные различия в фаунистическом составе мелких млекопитающих пойменно-долинных и плакорных биотопов и на увеличение видового разнообразия в данном районе исследований с севера на юг.

Результаты изучения видового состава остатков млекопитающих из погадок хищных птиц

Неперевариваемые остатки добычи (кости, шерсть, перья) отрыгиваются хищными птицами в виде плотно скатанных валиков, называемых погадками. Как правило, это происходит в одном и том же месте, используемом птицей для отдыха (так называемые "присады"). В тундре места концентрации погадок приурочены к наиболее высоким участкам рельефа (высокие обрывы, бугры в равнинной тундре, необитаемые норы песца). В отдельных случаях присады функционируют на протяжении как минимум нескольких десятилетий, о чем свидетельствует количество погадок и различная их сохранность. В данной работе использованы материалы с присад, где сохранность погадок была однородной и приблизительно соответствовала погадкам данного или предшествующего сезонов.

Из восьми видов дневных хищников и двух видов сов, встречающихся на Ямале (Природа Ямала, 1995), во время проведения полевых работ нами отмечены орлан-белохвост, мохноногий канюк, полевой лунь, сапсан, белая сова и болотная сова. На наш взгляд, большая часть погадочного материала представлена в наших сборах погадками мохноногого канюка, о чем свидетельствовали как морфология погадок, так и присутствие этих птиц в непосредственной близости от мест сбора материала. Мы не исключаем некоторую примесь погадок белой совы и сапсана. При изучении костей из погадок мы рассматривали только остатки мелких млекопитающих. Более крупные чем водяная полевка млекопитающие (такие, например, как заяц) а также другие группы животных в данном случае нами не рассматривались.

Существующие в литературе данные указывают на то, что, как правило, соотношение видов в добыче хищников может значительно отличаться от соотношения численности видов в природе (Andrews, 1990). На наш взгляд преобладание остатков того или иного вида млекопитающих в погадках птиц связано не только с его абсолютной численностью в наземных экосистемах,

но и прежде всего с тем, насколько легкой добычей он может быть для хищника. Это подтверждается сравнением данных по результатам отлов с изучением остатков из погадок хищных птиц.

В таблице 2 приведены данные анализа видового состава костных остатков из погадок хищных птиц собранных из трех точек, соответствующих верхнему, среднему и нижнему течению р. Хадытаяха. Как видно, точки сбора погадок хорошо сопоставимы по положению с точками отловов мелких млекопитающих ловушками. Это дает нам основание напрямую сопоставлять соотношение видов по результатам отловов ловушками с диетой хищных птиц.

Таблица 2
Видовой состав костных остатков из погадок хищных птиц

Виды	Точка сбора			
	1	2	4	6
Insectivora	+	-	+	+
Lemmus sibiricus	314(76)	106(21)	26(6)	20(6)
Dicrostonyx torquatus	29(5)	72(14)	2(1)	8(2)
Microtus (всего)	101	39	12(2)	12(2)
Microtus gregalis	(4)	(4)	-	
Microtus middendorfi	(30)	(6)	-	-
Microtus oeconomus	-	-	-	-
Clethrionomys rutilus	-	4(2)	-	-

Номера точек сбора соответствуют номерам в таблице 1.
Приведено общее количество коренных зубов; в скобках - количество первых нижних моляров (М/1).
+ - единичные фрагменты челюстей бурозубок

Как было показано выше, на протяжении всего течения р. Хадытаяха по результатам отловов, доминирующим видом в пойменно-долинных стациях являлась рыжая полевка, в то время как на плакоре она практически отсутствовала. Во всех сборах погадок преобладают остатки сибирских леммингов. Доля остатков копытного лемминга может быть даже ниже, чем доля серых полевок, среди которых преобладают остатки полевок Миддендорфа. В целом, в изученных погадках большее количество костей принадлежит видам, которые, как правило, являются обычными для открытых тундр Ямала. Абсолютно доминирующая в прибрежных стациях красная полевка представлена единичными экземплярами в добыче хищных птиц. Подобная картина характерна не только для территории полуострова Ямал, находящегося в тундровой зоне, но и для лесной зоны. Так, по данным А.И.Шепеля (1992), в Пермской области в пределах лесных ландшафтов

около 80 процентов остатков мелких млекопитающих в погадках хищных птиц и сов приходится на виды пойменно-луговых стаций (обыкновенная и полевка экономка). Исключение составляют наиболее мелкие представители сов - мохноногий и воробьиный сычики, в добыче которых доля лесных видов преобладает над долей видов открытых биотопов. Особенности их биологии (возможно, связанные с размерами?) судя по всему позволяют им довольно равномерно облавливать как открытые так и поросшие деревьями и кустами стации. Эти два вида птиц не встречаются в пределах рассматриваемого региона, а типичные для южного Ямала виды хищных птиц и сов в своем рационе явно предпочитают виды в массовом количестве встречающиеся в открытых тундрах.

Предыдущий опыт работы автора с погадочным материалом свидетельствует о том, что чем большее количество материала будет исследовано, чем многочисленнее выборка, тем более подробно будет охарактеризован видовой состав фауны мелких млекопитающих изучаемого региона. Так в погадках, собранных нами ранее в пределах южной тундры, отмечено нахождение наряду с видами, приведенными в таблице, единичные экземпляры землероек, красной полевки, водяной полевки, ондатры. На основании изучения остатков из немногочисленных сборов погадок можно получить представление о соотношении наиболее массовых видов, населяющих открытые стации.

Таким образом массовый погадочный материал может дать представление о видовом разнообразии данной территории, но соотношение видов будет сильно смещено в сторону преобладания остатков видов, предпочитающих открытые стации. С другой стороны, нахождение в погадках остатков видов, считающихся лесными (например, красной полевки), не всегда будет свидетельствовать о наличии в регионе лесных ассоциаций. Для их существования достаточно хорошо выраженных кустарниковых зарослей в низинах. Увеличение доли лесных ассоциаций, на наш взгяд, может проявляется в том, что в добыче хищных птиц и сов снижается доля леммингов среди видов открытых биотопов и увеличивается видовое разнообразие мелких млекопитающих.

Результаты изучения остатков млекопитающих из помёта песца

Песец является основным тундровым хищным млекопитающим, в результате жизнедеятельности которого аккумулируются остатки мелких млекопитающих. Следовательно, от избирательности охоты песца зависит соотношение остатков в отложениях его нор. Работами Ф.Б.Чернявского и И.В. Дорогого (1981) показана прямая зависимость соотношение остатков копытного и сибирского леммингов в экскрементах и остатках добычи песца острова Врангеля от соотношения этих видов в тундровых экосистемах. Больший процент остатков приходится на вид, доминирующий по численности в конкретный год или сезон (Чернявский, Дорогой, 1981).

Фауна мелких млекопитающих тундр Южного Ямала более разнообразна по видовму составу по сравнению с фауной острова Врангеля. Для того, чтобы выяснить насколько соотношение видов в рационе песца на Ямале соответствует численности видов в местах его норения, нами был изучена видовая принадлежность костных остатков в его помете. Сбор экскрементов песца производился на норовище, находящемся в непосредственной близости от точки отлова 1 и места сбора погадок 1 (тундровые биотопы). Это позволяет непосредственно сравнивать полученные результаты по численности видов, полученные разными методами. В таблице 3 приведено количество коренных зубов мелких млекопитающих, обнаруженных в экскрементах песца и погадках хищных птиц. Для сравнения приводится общее количество коренных зубов мелких млекопитающих отловленных давилками как в пойменных так и в плакорных стациях.

Таблица 3
Видовой состав костных остатков из помета песца, погадок хищных птиц и в отловах давилками в верхнем течении р. Хадытаяха

Виды	помет песца	погадки птиц	отловы
Insectivora	+	+	-
Lemmus sibiricus	1527(321)	314(76)	36(6)
Dicrostonyx torquatus	121(16)	29(5)	12(2)
Microtus (всего)	257	101	24(4)
Microtus gregalis	4(2)	(4)	-
Microtus middendorfi	88(59)	(30)	24(4)
Clethrionomys rutilus	12(3)	-	72(12)

Приведено общее количество коренных зубов, из них в скобках – количество первых нижних моляров (M/1).
+ - единичные фрагменты челюстей бурозубок

Отличия в видовом составе остатков мелких млекопитающих из экскрементов песца и из погадок хищных птиц (в погадках из этого образца не встречены остатки рыжей полевки) скорее всего связаны с различием в объеме материала. Мы считаем, что увеличение объема погадочного материала из данной точки позволило бы выявить случаи добывания хищными птицами практически всех видов мелких млекопитающих, обитающих в данном регионе, но это никак бы не повлияло на соотношение видов, являющихся основной их добычей.

Из рисунка 1 и таблицы 3 видно, что соотношение видов в добыче песца и добыче хищных птиц аналогично. И там и там преобладают виды открытых тундровых биотопов, в то время как в отловах давилками преобладают красные полевки, являющиеся видом-доминантом в прибрежных зарослях кустарника. Полученные нами данные хорошо согласуются с литературными

данными о том, что среди мелких млекопитающих лемминги составляют основную долю добычи песца. В исследованных нами образцах доля остатков сибирского лемминга существенно выше доли остатков копытного лемминга, что соответствует литературным данным, основанным на результатах вскрытия желудочно-кишечного тракта песцов. В среднем по Ямалу количество сибирского лемминга в добыче песца в три раза выше количества копытного лемминга (Корытин и др. 1995), что объясняется преобладанием сибирского лемминга в большинстве тундровых угодий Обского Севера.

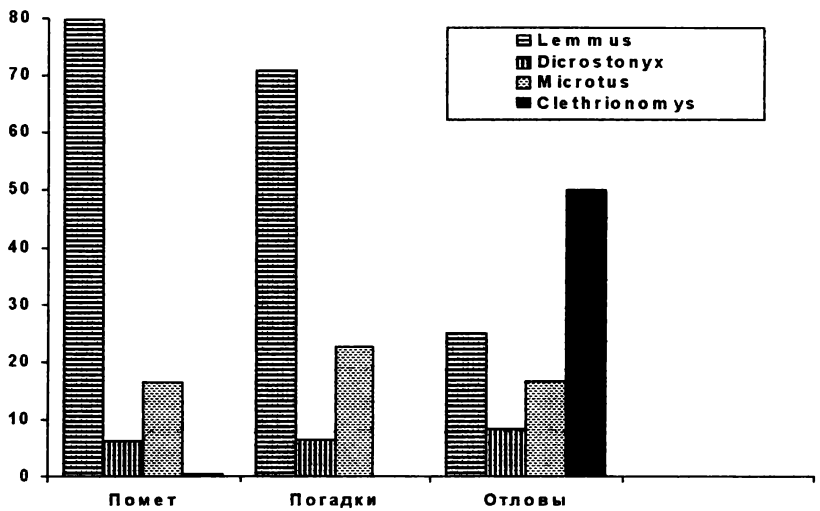


Рис.1.
Соотношение разных родов полёвок в помёте песца, погадках птиц и отловах давилками.

Выше было показано, что хищные птицы, вне зависимости от того, какие растительные ассоциации преобладают в местах их основного ареала, прежде всего, охотятся на виды "открытых пространств". Судя по всему, преобладание в добыче песца леммингов является показателем того, что и наземные хищники в тундре предпочитают охотиться на массовые легкодоступные виды открытых биотопов. Это подтверждается данными по диете других хищных млекопитающих. Имеются результаты изучения видового состава добычи куницы и данные отловов мелких млекопитающих в пределах ее индивидуального участка (в числителе приведена доля видов в добыче куницы, в знаменателе - доля видов по результатам отловов): Microtus agrestis 45/5, Clethrionomys glareolus 3/19, Apodemus sylvaticus 1/25 (Andrews, 1990). В работе того же автора приводятся данные о том, что лисица на территории Великобритании также в большей степени охотится на

виды, предпочитающие открытые биотопы. В пищевом рационе лисицы на Кольском полуострове полевки рода Clethrionomys составляют не более 26%, а самым массовым видом из полевок рода Microtus в ее добыче является полевка экономка (Насимович, 1948; Динесман, 1968). По данным А.И. Шепеля (устное сообщение), в добыче барсука Пермской области среди остатков мелких млекопитающих более 60% приходится на долю M. arvalis а на лесные виды (мышей, рыжую полевку и др.) приходится менее 30%.

Таким образом, как в тундровой, так и в лесной зоне основной добычей хищников, охотящихся на мелких млекопитающих, являются виды, предпочитающие открытые биотопы: в тундровой зоне - стации открытых тундр, в лесной зоне - луговые, пойменно-луговые, болотно-луговые. Естественно, в каждом конкретном случае сохраняется видовая специфика добычи. В рационе различных хищников доля мелких млекопитающих существенно отличается, и не всегда они являются основным кормом. Кроме того, на контактах ландшафтных зон, в условиях мозаичных ландшафтов, где высоко разнообразие открытых стаций, процентное соотношение видов в добыче хищника будет зависить от того, в каких типах открытых биотопах он предпочитает охотиться. Это касается как хищных птиц, так и млекопитающих. Хорошим примером могут служить данные Л.Г. Динесмана (1968) по видовому составу костных остатков мелких млекопитающих из отложений нор песца и лисицы на Кольском полуострове. Хотя эти норы находились на небольшом расстоянии друг от друга и их хозяевам в равной степени были доступны различные типы биотопов, в добыче песца преобладали лемминги, а в добыче лисицы - серые полевки.

Особого рассмотрения заслуживает случай, когда в годы депрессии численности леммингов и пика численности красной полевки последние в массе встречаются в открытой тундре. По устному сообщению А.Н.Данилова подобные ситуации в ямальской тундре совпадают с практически полным отсутствием хищников. Таким образом, ситуация расселения красных полевок в открытых тундрах не фиксируется в погадочном материале и добыче песца.

В настоящей работе не рассмотрен еще один потенциальный источник образования первичных захоронений мелких млекопитающих. Это отложения нор колониальных млекопитающих. В Евразии среди колониальных млекопитающих нет хищников. Все виды, которые можно рассматривать как колониальнве, предпочитают открытые биотопы (сурки, суслики, узкочерепные полевки, пищухи и т.д.). Таким образом, и этот источник костного материала отражает, прежде всего, видовой состав открытых пространств в пределах того или иного зонального биоценоза.

Заключение

Основная доля добычи хищников приходится на наиболее многочисленные виды открытых стаций. Это находит отражение в соотношении костных остатков в таких первичных местонахождениях, как места скопления погадок хищных птиц и погребенные части нор наземных

хищников. Подобные местонахождения характеризуют территорию, ограниченную индивидуальным охотничьим участком животного.

В целом видовой состав костных остатков из современных или ископаемых первичных местонахождений коррелирует с региональными растительными ассоциациями и отражает зональные характеристики.

Малочисленный костный материал из погадок или отложений нор хищников дает информацию о наиболее многочисленных видах открытых биотопов. Массовый материал может выявить практически полный видовой состав фауны мелких млекопитающих данного региона, но соотношение видов в нем будет отражать прежде всего численность видов в пределах открытых биотопов.

Избирательность отлова хищниками мелких млекопитающих необходимо учитывать и при анализе фаун из аллювиальных и озерно-аллювиальных местонахождений, поскольку их формирование идет и за счет переотложения костных остатков из мест захоронения погадок и отложений нор наземных хищников.

Благодарности

Автор приносит свою искреннюю благодарность всем тем, кто делил с ним трудности по сбору полевого материала, в первую очередь Н.Г. Ерохину, кроме того, я благодарен Е.А. Марковой за участие в подготовке материала к печати.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 96-04-50990.

Литература

Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. Субарктические тундры // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. С.188-200.

Балахонов В.С., Лобанова Н.А., Павлинин В.В., Штро В.Г., Распространение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. - Свердловск, 1988. - С. 133-148.

Данилов А.Н. Динамика численности тундровых грызунов на Ямале// Там же. - С.127-132.

Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по норам животных. - М.: Наука, 1968. - 99 с.

Дорогой И.В. Экология поморников//Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. - Владивосток; 1981. - С. 38-55

Корытин Н.С., Добринский Л.Н., Данилов А.Н., Кряжимский Ф.В., Малафеев, Ю.М., Павлинин В.В., Сосин В.Ф., Шиляева Л.М. Млекопитающие // Природа Ямала. - Екатеринбург, 1995. - С. 226-270.

Лукьянов О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих// Экология, 1993, N1, С.47-62.

Насимович А.А. Экология лисицы в Лапландском заповеднике // Тр. Лапланд. гос. заповедника. - 1948. - Вып. 3. - С.37-79.

Рябицев В.К., Алексеева Н.С. Птицы // Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. - С.271-298.

Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих - Труды института биологии УФАН, 1964, вып.39.

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

Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В. К экологии песца // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. - Владивосток, 1981. - С. 82-98.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. - Иркутск, Изд-во Иркут. ун-та, 1992. - 296 с.

Andrews P. Owls, Caves and Fossil. /Natural History Miseum Publication. - London, 1990. - 230 p.

Luiselli L., Capizzi D. Composition of a small mammal community by three comparative methods// Acta Theriologica. 1996. - Vol.41, № 4. - P.425-431.

Summary

Proportions of numbers of small mammal species in different biotopes of the Khadyta-yakha river valley (South Yamal) estimated by trapping and by the studies of food rations of predatory birds and the arctic fox.

A.V.Borodin

One of the main sources forming sites of fossil small mammals is the remains of predators' activities. As the species contents and mammal species ratios in local quaternary faunas are often used to reconstruct climatic and biotopes characteristics of the corresponding time periods, it is important to estimate differences between the species lists and proportions in nature and in diets of different predators.

The aim of this work was to compare the species contents and species ratios of small mammals in different biotopes with their numbers in the predators' prey in tundra zone. The pellets of predatory birds were collected and studied together with the remains of small mammals found in the burrows of the polar fox. Trapping was also used in different biotopes of the Khadyta-Yakha river valley (the South Yamal).

The typical zonal and riverside biotopes differed in species contents of small mammals, inhabiting them. The main part of the predator's prey consisted of the most abundant species of an open space. This was reflected in the bone remains ratio in such primary sites as accumulations of pellets of predatory birds and the buried parts of burrows done by terrestrial predators. Such a site characterizes an individual hunting territory of an animal.

On the whole species contents of bone remains from modern and fossil primary sites correlated with the regional plant associations and reflected zonal characteristics. The few bone material from pellets and burrow deposits could give some information about the most abundant species of the open biotopes. The mass material could reveal practically the complete species content of the mammal fauna of the studied region, but the species ratio would reflect, first of all, the numbers of species from the open biotopes.

Selectance of the preyed small mammals by the predators should be also taken into account in the analyses of faunas from the alluvial and limno-alluvial sites, because their formation is connected with redeposition of bone remains from the buried pellet sites and the burrow depositions of terrestrial predators.

Table 1. Small mammals trapped in the Chadyta River valley.

Table 2. Species content of bone remains from the pellets of predatory birds (number of molars). In brackets – the number of the low M/1. The numbers of sites are given in Table 1.

Table 3. Species content of bone remains from the polar fox excrements and birds pellets in the upstreams of the Khadyta-Yakha river in comparison with trapping results. (Numbers are the total amount of molars and the number of low M/1 – in brackets).

Fig. 1. Ratio of different genera of voles found in arctic fox scats, pellets of birds and those caught in traps.

УДК 599.32 (571.121): 591.531.22/29

Остатки мелких млекопитающих из отложений нор песца

А.В. Бородин, Н.Г. Ерохин, Е.А. Маркова (Самохина)

Введение

Работами Л.Г.Динесмана (1968, 1979, 1992) показано, что норы некоторых млекопитающих (в том числе и песца), существуя на протяжении нескольких тысячелетий, являются одним из перспективных объектов исследований при изучении истории экосистем в голоцене. Для территории равнинных тундр норы песца являются если не единственным, то по крайней мере наиболее очевидным и массовым источником информации о голоценовой истории фауны наземных позвоночных. Для оценки перспективности проведения палеотериологических работ на норовищах песца в тундрах полуострова Ямал нами были исследованы несколько нор этого хищника (Рис. 1) в бассейне р. Хадытаяха (Южный Ямал). С поверхности норовищ были собраны костные остатки мелких млекопитающих из выбросов-чисток нор, помет песца и погадки птиц. Также проведены раскопки отложений двух норовищ, что позволило отобрать пробы из отдельных слоев и норных ходов. Работы проводились по согласованию с Территориальным комитетом охраны окружающей среды и природных ресурсов Ямало-Ненецкого автономного округа (разрешение №1204). После завершения работ места отбора проб тщательно консервировались.

В ходе проведения работ основными задачами являлись следующие:

1.Оценить насыщенность костными остатками отложений погребенных участков норовища и трудоемкость проведения работ по их сбору.

2.Выяснить источники формирования первичных захоронений в пределах норовища и оценить степень их влияния на видовой состав и сохранность костей.

3.Провести фаунистические реконструкции на основании изучения костных остатков из нор песца.

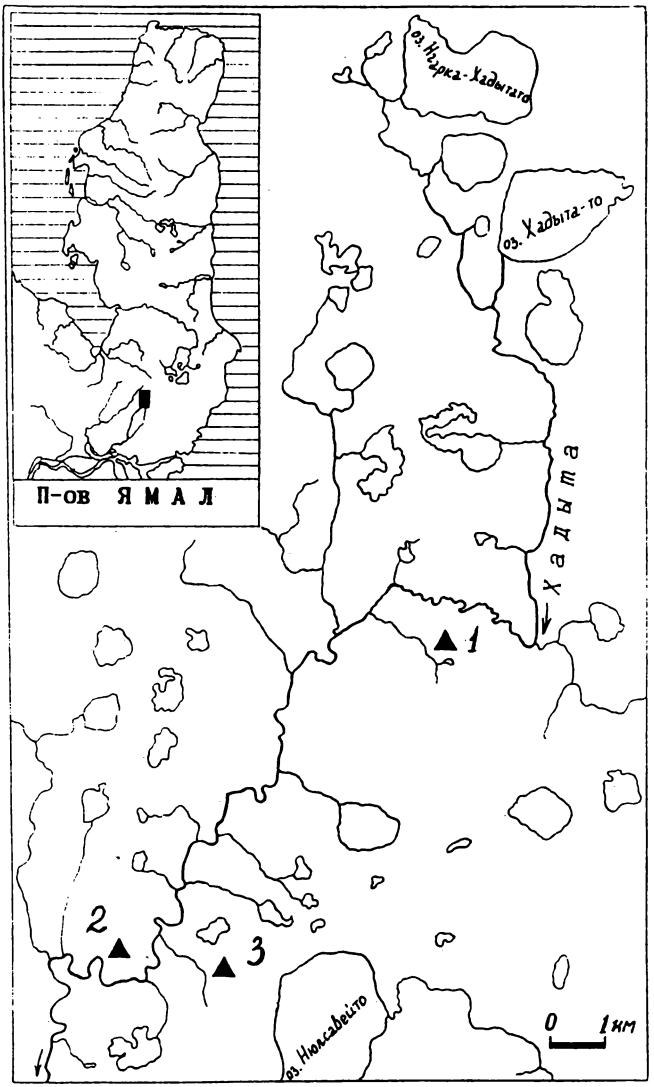


Рис.1

Местоположение исследованных нор песца.

1 - норовище 1, 2 - норовище 3, 3 - норовище 4.

Местоположение и стратиграфия исследованных нор песца

Норовище 1 («Тэва»)

Норовище 1 находится в верховьях реки Хадытаяха, на плакоре, у истоков безымянного левого притока вблизи небольшого термокарстового озера (Рис.1). Песчаная площадка норовища составляет 208 м.кв., сопутствующее растительное обрамление из Betula nana - 116 м.кв. Таким образом, общая площадь составляет 324 м.кв. (Рис.2).

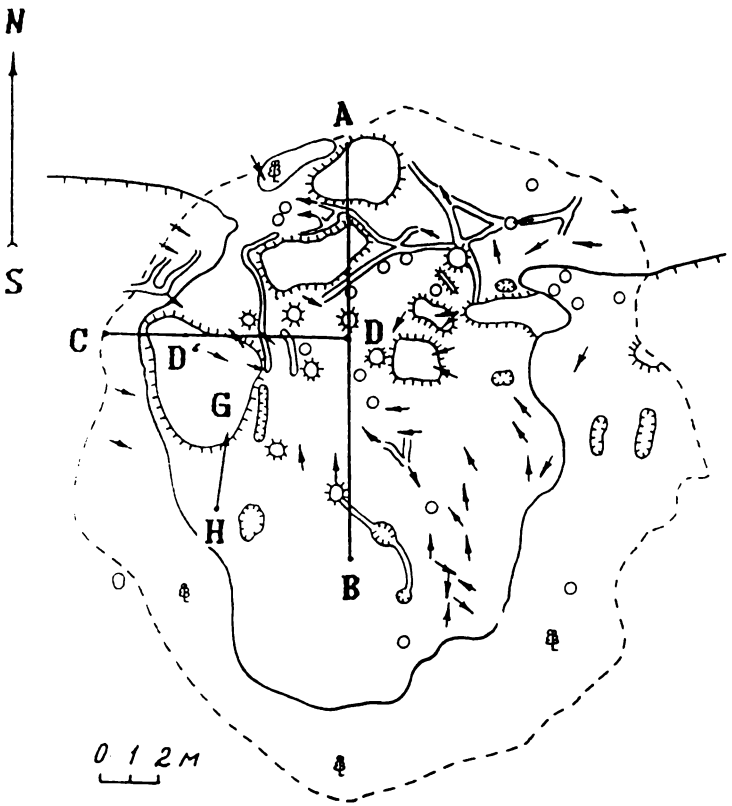


Рис.2.
План - схема норовища 1.
Условные обозначения - см. Рис.3.

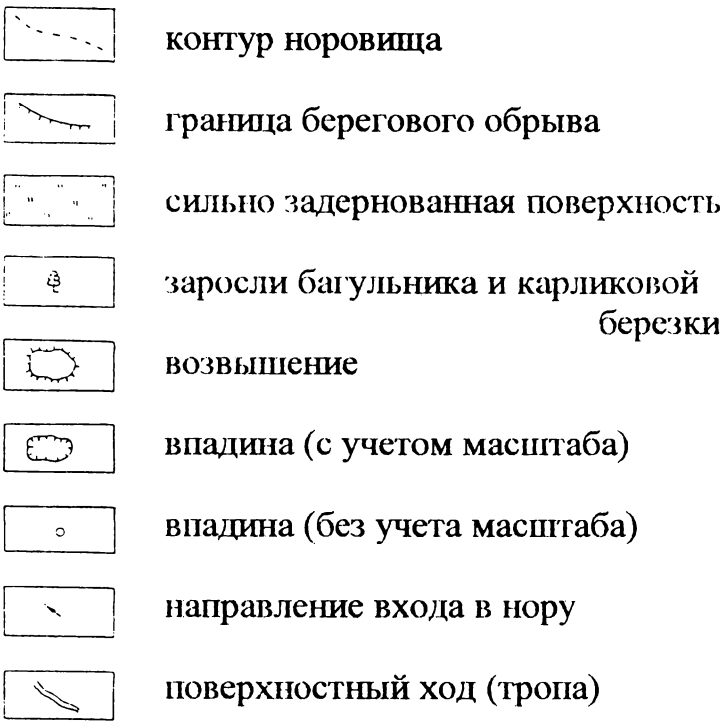


Рис.3.
Условные обозначения к планам норовищ.

Поверхность очень сильно осложнена небольшими впадинами и длинными траншеевидными углублениями, которые используются песцами как надземные ходы, переходящие в норы. Возможно, что эти участки представляют собой впадины, образовавшиеся в результате проседания грунта над старыми подземными ходами.

Всего зафиксировано 45 входных отверстий. 62% входов имеют южную, юго-восточную и восточную экспозицию и открываются на заболоченную низину шириной до нескольких километров, позволяющую солнцу длительное время освещать норовище. В то время как с севера и с запада плакор создает теневую зону.

В момент сбора материала норовище было необитаемым (середина июля). Это позволило не только собрать остатки костей, погадки хищных птиц и экскременты песца с поверхности норовища, но и отобрать пробы из отложений выбросов норовища и его внутренних норных ходов. Отбор проб из отложений внутренних частей норовища осуществлялся по трем траншеям (Рис. 2 - 4), заложенным на глубину 60-80 см; при этом промерзший грунт

начинался с глубины 10-50 см. Несколько отнорков, в основном западных и северных, было забито снегом, на дне почти всех ходов сохранился лед.

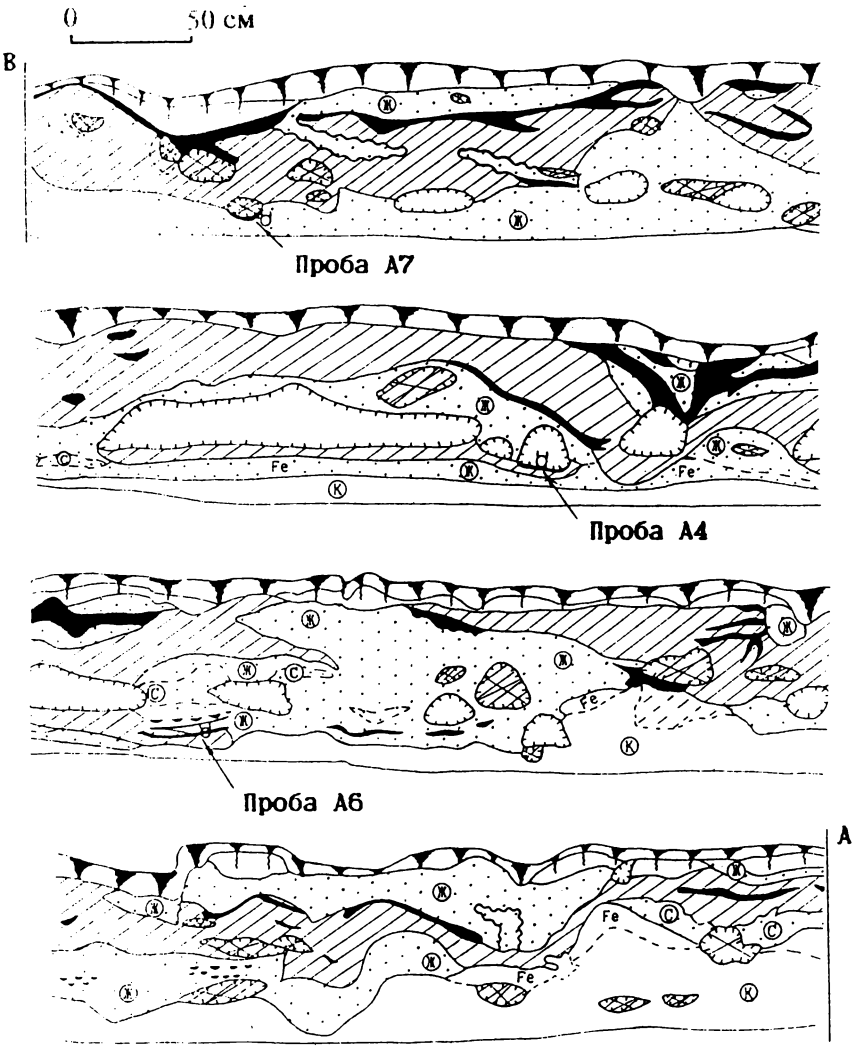


Рис.4.1.
Вертикальный разрез отложений норовища 1 на участке А - В (западная стенка траншеи) и места отбора проб.
Условные обозначения - см. Рис.5.

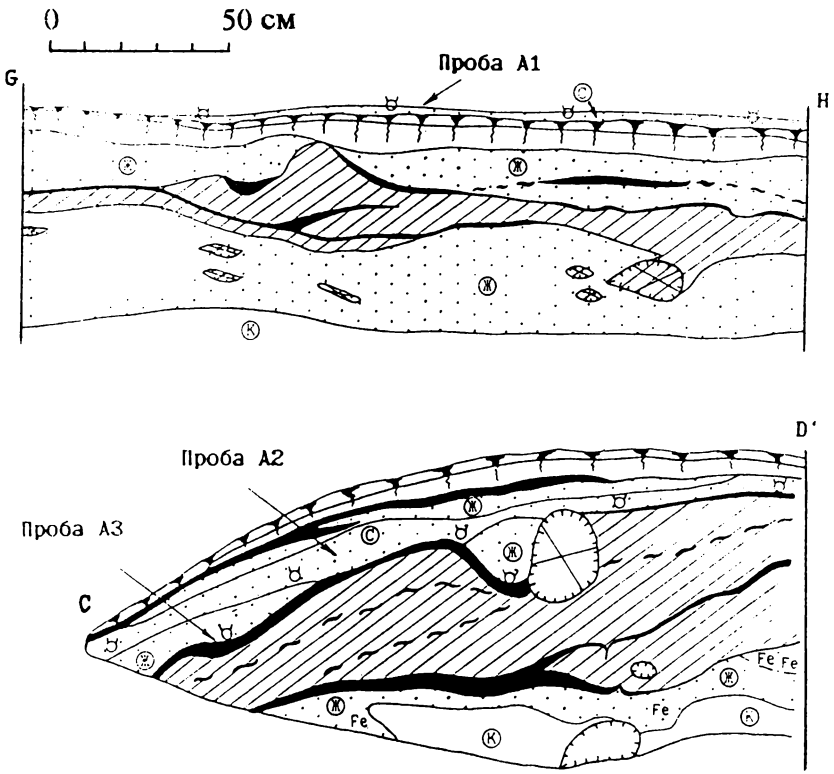


Рис.4.2.
Вертикальный разрез отложений норовища 1 на участках G-H и C-D' и места отбора проб.
Условные обозначения - см.Рис.5.

Разрезы отложений вскрытых участков норовища (Рис. 4) по структуре идентичны тундровым иллювиально - гумусовым оподзоленным почвам океанической фации (Лобова, Хабаров, 1983). Тундровые иллювиально - гумусовые оподзоленные почвы формируются на легких породах под лишайниково-моховым покровом с карликовой березой и багульником. Встречаются в лесотундре, в подзоне кустарниковой лесотундры на террасах рек и водораздельных равнинах (плакорах), образованных делювиальными или флювиогляциальными песками или супесями. В подзоне кустарниковой лесотундры эти отложения полиминеральны, а в лесотундре на 90-97% состоят из остаточного кварца. В пределах кустарниковой тундры почвы развиваются при наличии многолетней мерзлоты при этом выделяются следующие горизонты: до 5 см - из живого лишайниково-мохового покрова с

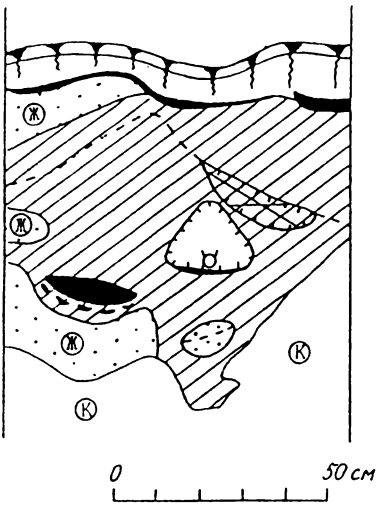
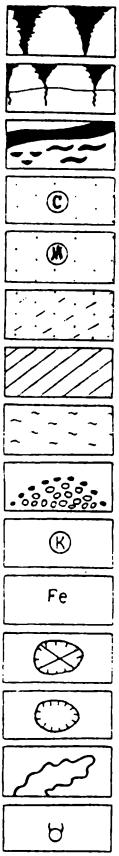


Рис.4.3.
Вертикальный разрез отложений норовища 1 в месте отбора пробы А5 (траншея А-В. восточная стенка, участок напротив места отбора пробы А6).
Условные обозначения - см. Рис.5.

примесью опада листьев и веточек кустарников (дерновина); до 10-15 см - серый или белесоватый с коричневым оттенком, разбит морозобойными трещинами, заполненными гумусными пятнами и прожилками, песчаный или супесчаный; до глубины 20-30 см - коричнево-бурый, с охристыми пятнами и морозобойными трещинами с гумусированным материалом (относительное накопление гумуса до 2-3%); охристо- или ржаво-желтый с включением щебня, имеющего железистые пленки; с глубины 40-70 см – желтовато-охристый с сизоватостью, мерзлый с глубины 100-120 см; со 100-130 см - бурый с сизоватостью, пески или супеси, мерзлый (Лобова, Хабаров, 1983). В рассматриваемом случае проявление тех или иных горизонтов осложнялось жизнедеятельностью песца, поскольку в результате роющей деятельности оказывались погребенными участки живого лишайникового покрова, а микроклимат подземных ходов также влиял на выраженность отдельных горизонтов

Современные и погребенные норные ходы.

На вертикальном разрезе норовища видно, что норные ходы не просто пронизывают отдельные почвенные горизонты: коренные породы и почвенные горизонты вокруг них меняют свою окраску.



дерновина
проникновение дерновины в песок
погребенная дерновина
песок серый
песок желтый
песок слабогумусированный желтый
песок сильногумусированный коричневый
алеврит серый
галечник
мелкозернистый песок коренной толщи
ожелезнение
погребенная нора - поперечное сечение
современная нора (норный ход)
погребенный нора - продольное сечение
места сбора костных остатков

Рис.5.
Условные обозначения к схемам раскопов отложений норовищ.

Наряду с современными действующими ходами нами были обнаружены захороненные старые ходы. Все обнаруженные следы норных ходов мы грубо подразделили на четыре группы:

А. Современные жилые норные ходы - в различной степени используемые ходы, но полость хода выражена.

Б. Неиспользуемые норные ходы. Полость хода выражена слабо.

В. Недавно погребенные норы - полость хода полностью заполнена отложениями, но структура полностью идентична современному ходу.

Г. Давно погребенные норы - ход прослеживается только по слабым цветовым оттенкам его заполнения, отличным от окружающей породы, и по скоплению органических остатков в отложениях пола.

Ниже дана более полная характеристика каждой из этих групп.

А. Современные норные ходы. Вскрыты на глубине 40-50 см и только в краевых частях норовища глубина залегания современных ходов повышается до 20 см. Окраска коренных пород вокруг хода приобретает более темные тона. На стенках хорошо видны следы когтей песцов, иногда самазанные. Пол ходов покрыт отложениями, состоящими из смеси коренных пород с растительными остатками, шерстью, мелкими костями хорошей сохранности в верхней части. В нижней части этих отложений костные остатки химически сильно корродированны, а зубы грызунов разрушены до эмалевых пленок.

Б. Неиспользуемые норные ходы. Норный ход деформирован и большая его часть заполнена сильно гумусированными отложениями. В предвходовых участках иногда наблюдаются началные стадии образования дерновины.

В. Недавно погребенные норы. Они залегают на том же уровне, что и современные норы - 30-50 см. В поперечном разрезе недавно погребенные норы представляют собой пятна округлой формы со слегка гумусированным и пестроцветным песчаным заполнением. В нижней части их отложения более гумусированы, с растительным детритом; коренные породы под ними прокрашены. В продольном разрезе недавно погребенные норы проявляются в виде широких полос пестроцветных песчаных заполнений, равных по ширине современным норным ходам. (Максимальное количество костного материала обнаружено в нижней части погребенных нор.)

Г Давно погребенные норы (глубина залегания - 20-40 см). На вертикальном разрезе норовища поперечные сечения давно погребенных норных ходов проявляются в виде слабо выраженных по прокрашенности, небольших гумусированных линз различной уплощенности. В продольном сечении они почти не отличаются по прокрашенности от окружающих пород и вычленяются по почти горизонтальным, иногда разорванным, удлиненным слойкам погребенного гумуса и сильно разложившихся растительных остатков (костный материал найден в погребенных гумусированных слойках).

Кроме гумусированных прослоев погребенных нор на разрезах достаточно хорошо выделяются погребенные почвы. Наиболее четко они вычленяются в краевых частях норовища.

В пределах заложенных разрезов из разных частей отложений были взяты семь образцов:

Образец А1 - отобран с поверхности норовища (Рис. 4.2) из отложений песка, перекрывающих современную дерновину. Эти отложения, судя по всему, являются результатом чистки внутренних ходов норы (в последние годы).

Образец А2 - взят из отложений погребенного выброса-чистки (Рис. 4.2). Слой, из которого был взят образец, перекрыт погребенной почвой и несколькими слоями песчаных выбросов, на поверхности которых не успевал сформироваться почвенный горизонт.

Образец А3 - отобран из слоя погребенной почвы, стратиграфически расположен под слоем, из которого был взят образец А2 (Рис. 4.2).

Образец А4 - отобран их отложений дна действующего хода (Рис. 4.1).

Образец А5 - отложения дна действующего хода (Рис. 4.1).

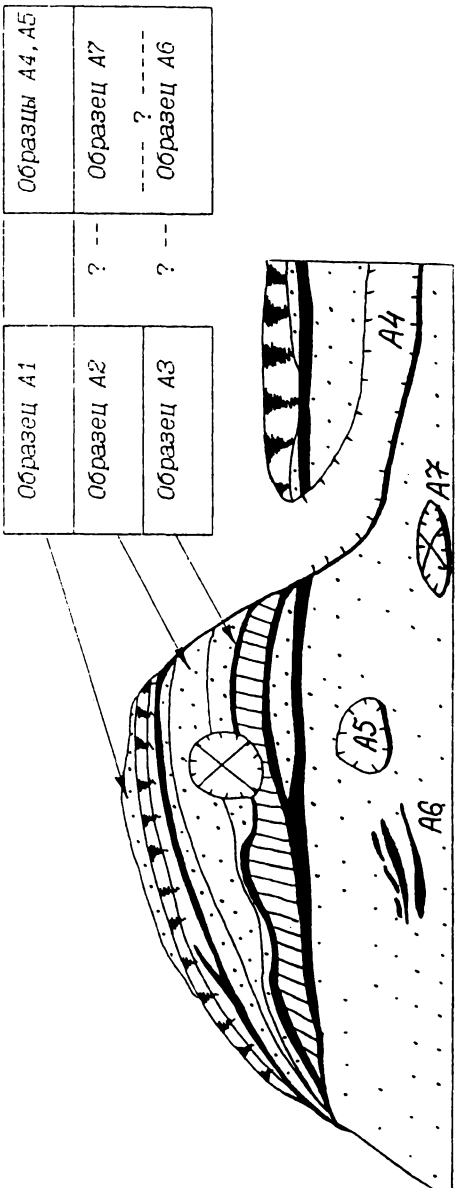


Рис.6.
Принципиальная схема положения образцов в разрезе норовища 1.

Образец А6 - образец из гумусированных отложений давно погребенного хода на одном абсолютном уровне с слоями, из которых был отобран образец А5 и в непосредственной близости от него (Рис. 4.3).

Образец А7 - образец отобран из отложений давно погребенного хода (Рис. 4.1).

Как видно, образцы А1, А2, А3 взяты из отложений, сформированных поверх коренных пород. Образцы А4-А7 относятся к внутренним частям норовища. Принципиальное положение образцов в разрезе относительно друг друга, исходя из наших представлений о стратиграфии норовища 1, приведено на рис. 6.

Наиболее древним в первой группе образцов является образец А3, выше по разрезу лежит образец А2, отделенный от А3 несколькими слоями песка и одной слабо выраженной погребенной почвой. Образец А1 взят из отложений, сформированных, судя по всему, в предшествовавший нашим работам сезон.

В пределах второй группы образцов наиболее древними можно считать образцы А6 и А7, так как они относятся к отложениям погребенных частей норы. Образцы А4 и А5 можно считать синхронными, так как они взяты со дна действующих нор и, скорее всего, их можно считать синхронными образцу А1, взятому из наиболее свежих поверхностных отложений норовища.

Норовище 3

Норовище 3 находится в верховьях реки Хадытаяха (Рис.1), в 1.5 км выше устья безымянного правого притока р.Нгэдалаватосе, на правом коренном берегу долины, в 600 метрах от русла. Песчаная площадка норовища составляет 158 м.кв., сопутствующее растительное обрамление из Betula nana - 357 м.кв. Таким образом, общая площадь составляет 515 м.кв. Поверхность, как и на норовище 1, осложнена небольшими впадинами и длинными траншеевидными углублениями. Всего зафиксировано 30 входных отверстий, основная часть которых имеет юго-западную, южная и юго-восточную экспозиции (83.3% входов), т.е. направления наибольшего освещения (рис.7). Во второй половине июля норовище не было заселено.

Для выяснения стратиграфии и отбора образцов из внутренних ходов были заложены три траншеи (рис.8) глубиной 60-80 см.

Почвенные отложения, погребенные почвы, глубина залегания современных, недавно погребенных и давно погребенных нор аналогичны отложениям норовища 1. Небольшие отклонения в структуре отложений отмечены только на участке АВ (рис. 8.1), расположенном на бровке террасы, где в основании разреза со стороны долины реки вскрыты погребенные намывные алевриты и галечник прибрежной полосы. Были отобраны четыре образца:

Образец В1 - сбор костных остатков с поверхности выбросов.

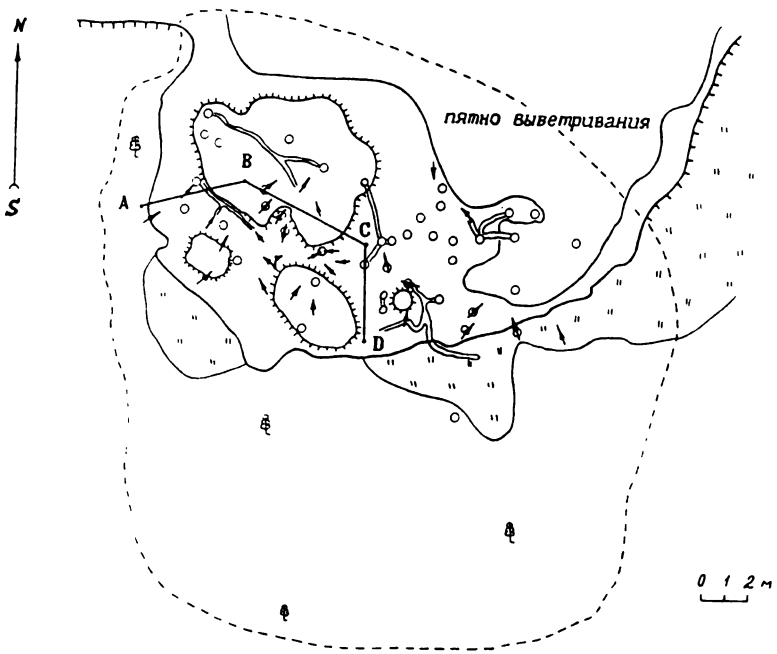


Рис.7.
План-схема норовища 3.
Условные обозначения см. Рис.3.

Образцы В2-В4 - из слабо стратифицированных выбросов чисток (выделение слоев в пределах одного выброса не возможно, хотя не исключается, что толща образована не за один сезон).

Образец В5 - взят из гумусированных отложений полуразрушенного хода (Рис. 8.1).

Образец В6 - отобран из отложений погребенной норы (Рис. 8.2).

Таким образом, образец В1 характеризует наиболее молодые отложения, а образец В6 - наиболее древние в пределах рассматриваемого норовища.

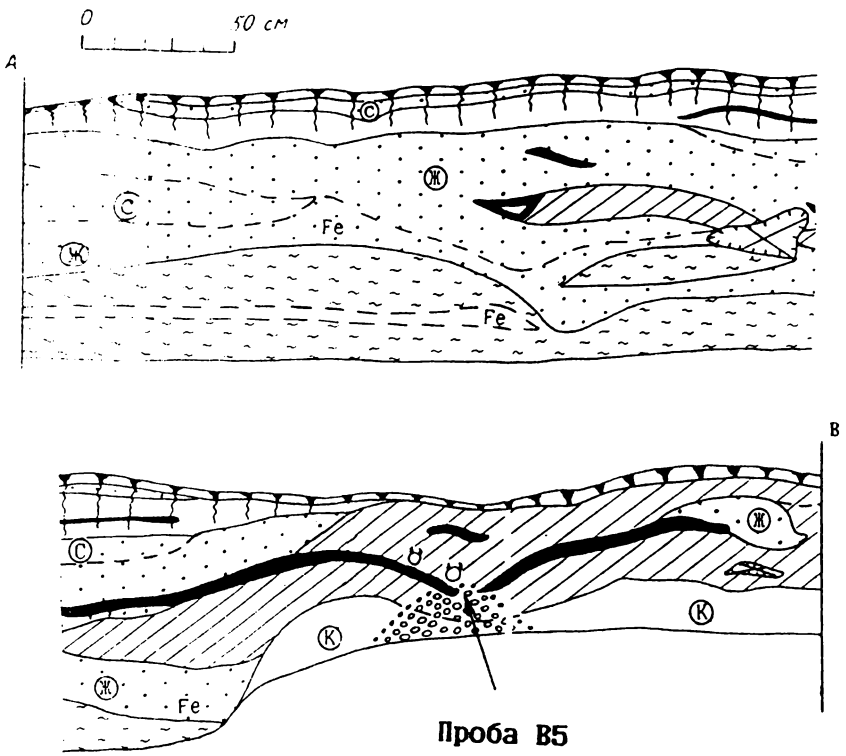


Рис.8.1.
Вертикальный разрез отложений норовища 3 на участке А-В и место отбора пробы.
Условные обозначения - см. Рис.5.

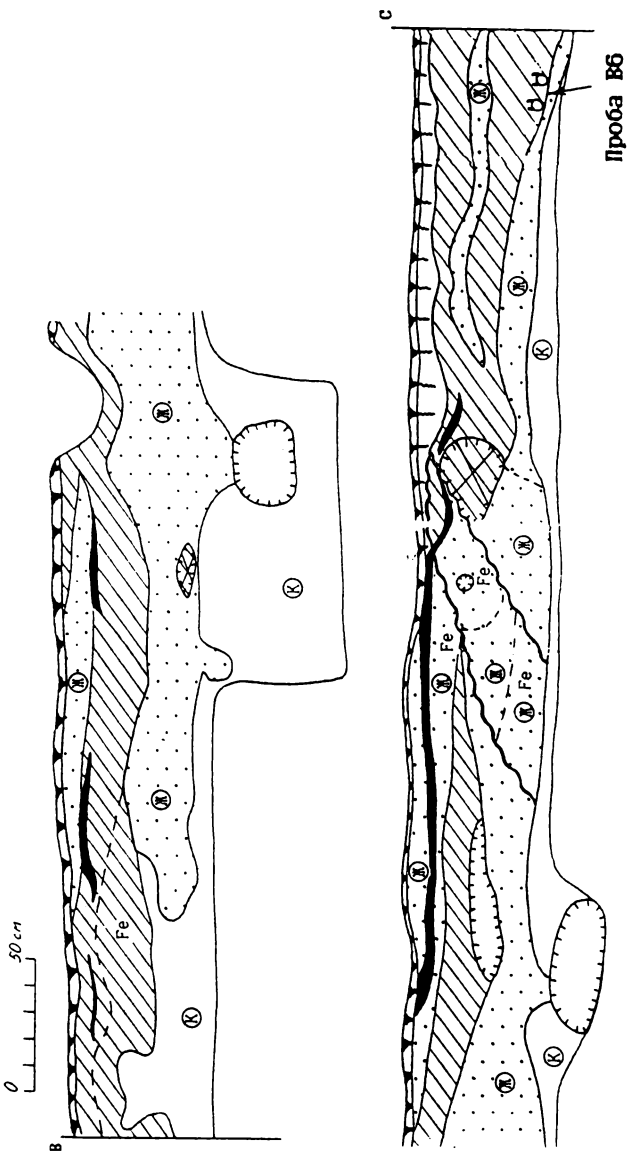


Рис.8.2.
Вертикальный разрез отложений норовища 3 на участке В-С и место отбора пробы.
Условные обозначения - см.Рис.5.

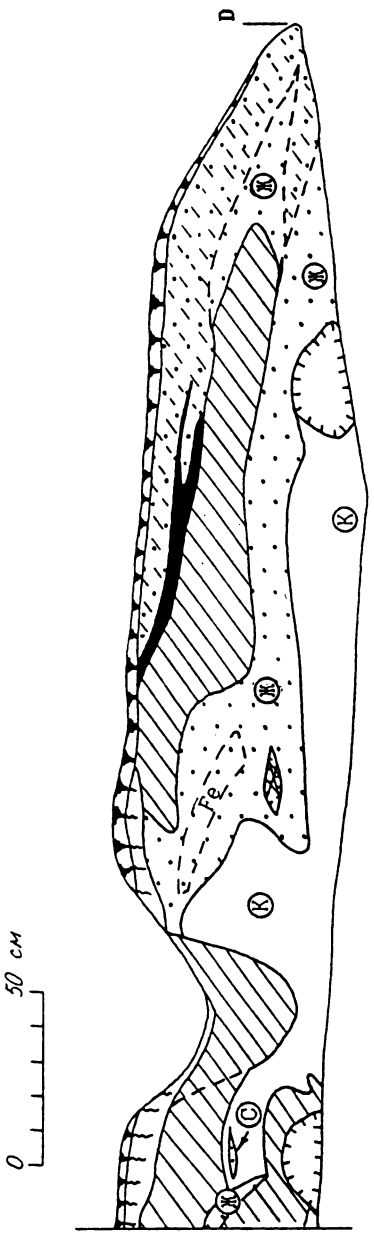


Рис.8.3.
Вертикальный разрез отложений норовища 3 на участке C-D.
Условные обозначения - см. Рис.5.

Норовище 4

Норовище 4 находится на правом берегу безымянного ручья - левого притока р. Хадытаяха - в очень глубокой долине на месте разрушенного бугра пучения, между норовищем 3 и озером Нюлсавейто (долина реки Паеседаяха) (Рис. 1). Песчаное пятно бугра разбито на несколько частей овражками из-за протаивания ледяного ядра. Площадь в 120 кв.м насчитывает 22 отнорка, расположенные четырьмя группами. С поверхности норовища собраны костные остатки (образец С1).

Некоторые особенности сбора костных остатков мелких млекопитающих из отложений нор песца

Во всех случаях работа по сбору материала из внутренних ходов норовищ осложнялась наличием вечной мерзлоты. В середине июля на глубине более 30 см в течение одного дня удавалось углубиться не более чем на 5-7 см. В августе, при максимальном оттаивании грунта, температура воздуха и воды существенно понижается. Это физически осложняет отбор образцов, связанный с промывкой грунта в воде.

Особенности накопления остатков мелких млекопитающих в различных участках норовищ песца

При исследовании насыщенности костными остатками отложений норовищ выяснилось, что кости концентрируются непосредственно на поверхности норовища, в отложениях выбросов из нор, в натопе жилых ходов и в погребенных участках норы. На поверхности нор источниками накопления костных остатков являются погадки птиц, экскременты песца, костные остатки, оказавшиеся на поверхности в результате чистки песцом внутренних частей норы. Кроме остатков мелких млекопитающих попадаются кости птиц: Lagopus ex.gr.lagopus - mutus, Clangula hyemalis , Anas sp. (определение А.Е.Некрасова), зайцев, обнаружен также один довольно крупный фрагмент кости северного оленя. В отложениях выбросов погребенными оказываются костные остатки, находившиеся на поверхности, с примесью материала, выброшенного из внутренних участков норы. Наиболее крупные выбросы хорошо стратифицированы погребенными почвами, что позволяет рассматривать находящийся в пределах каждого слоя материал как самостоятельные разновременные выборки. Происхождение костных остатков из натопа действующих ходов формируется, по нашим наблюдениям, в частях близких к входному отверстию, в том числе и за счет закатывающихся вовнутрь норы погадок птиц. Остатки костей во внутренних частях норы следует рассматривать, скорее всего, как результат жизнедеятельности песца.

Видовая принадлежность остатков костей мелких млекопитающих из отложений нор песца

Для определения видового состава остатков мелких млекопитающих были изучены морфологические характеристики коренных зубов, обнаруженных в образцах. Результаты определения приведены в таблицах 1 и 2. Кроме того из образца С1 (сбор с поверхности норовища 4) определены следующие виды (приведено общее количество определенных коренных зубов, в скобках - количество первых нижних коренных зубов): Lemmus sibiricus - 53(10/М1), Dicrostonyx torquatus - 13(5/М1) Microtus middendorffii - 5(2М/1). Видовой состав костных остатков из отложений норовищ сравнивался с результатами отловов и составом остатков из современных погадок птиц и помета песца. Как видно из таблиц, все костные остатки принадлежат видам, встречающимся в настоящее время на юге полуострова Ямал. В основном это остатки сибирского и копытных леммингов, полевки

Таблица 1.
Видовой состав остатков мелких млекопитающих из отложений норовища 1.

Виды	Образцы						
	А1	А2	А3	А4	А5	А6	А7
Lemmus sibiricus	86 (23)	221 (27)	2	7	77 (29)	308 (53)	37 (8)
Dicrostonyx torquatus	31 (10)	24 (1)	-	-	14 (5)	78 (22)	2
Arvicola terrestris	4 (1)	-	-	-	2	-	-
род Microtus (всего)	4	1	4	3	16	11	3
Из них:							
M. middendorffii	2 (1)	-	2 (1)	1 (1)	7 (4)	9 (5)	-
M. gregalis	2 (1)	-	2 (1)	-	-	-	-

Приведено общее число щечных зубов, в скобках - число М/1.

Таблица 2
Видовой состав остатков мелких млекопитающих из норовища 2.

Виды	Образцы					
	В1	В2	В3	В4	В5	В6
Lemmus sibiricus	71 (25)	92 (23)	39 (7)	8 (2)	8 (1)	11 (3)
Dicrostonyx torquatus	43 (18)	60 (18)	21 (3)	12 (3)	-	5 (3)
род Microtus (всего)	11	3	7	-	-	-
Из них:						
M. middendorffii	+ (5)	-	+ (5)	-	-	-
Cletrionomys sp.	-	-	2	-	-	-
Clethrionomys rutilus	-	-	-	-	6 (1)	-

Приведено общее число щечных зубов, в скобках - число М/1.

Миддендорфа; единичны находки остатков узкочерепной и красной полевок.

В отложениях норовищ не найдены только кости землероек, которые обнаружены в небольшом количестве в пищевых остатках песца и хищных птиц Южного Ямала. Кроме того, следует отметить нахождение в отложениях норовища 1 остатков водяной полевки, граница ареала которой в этом регионе в настоящее время проходит несколько южнее (Корытин и др., 1995).

Как видно из таблиц, количество костных остатков в разных слоях может быть существенно различным. Отличаются рассмотренные образцы и по соотношению видов. Возможными причинами этих различий могут быть как скорость формирования отложений, условия захоронения костных остатков, влияющих на их сохранность, так и изменение численности отдельных видов мелких млекопитающих за время существования норовища.

Сохранность костных остатков мелких млекопитающих из отложений нор песца

Определение насыщенности отложений костным материалом и оценка его сохранности (механические повреждения, прокрашенность, раздробленность и пр.) широко используются при тафономическом анализе как для выяснения условий накопления костного материала, так и для понимания стратиграфии отложений. Чем однозначнее мы можем определить причину отличий в сохранности палеонтологического материала в разных образцах, тем достовернее реконструкции, проводимые при изучении истории фауны данного региона.

Обилие костных остатков в разных участках отложений нор песца может обусловливаться несколькими причинами: мощностью слоя, насыщенностью его материалом, условиями консервации и их влиянием на сохранность костных остатков, особенностями сбора материала (промывка, сухое просеивание, размер ячеи сита). Две первые зависят от скорости формирования отложений и от скорости попадания в них костных остатков (чаще всего в обратной зависимости). В целом они влияют только на "трудозатраты" по получению определенного количества материала. Две последние могут проявляться в разрушении костей, как непосредственно в слое, так и в процессе извлечения материала из грунта. Причем отдельные элементы скелета в разной степени устойчивы к механическому и химическому разрушению. Это может влиять не только на соотношение отдельных элементов скелета, но в некоторой степени и на соотношение отдельных видов (в том случае, когда их определение проводится по одноименному элементу скелета, а его прочность отличается у разных видов). Следовательно, отличия в сохранности костного материала могут служить маркерами для уточнения возраста тафономически аналогичных толщ. В связи с этим следует отметить разную степень декальцинации костей в разных слоях. Наиболее декальцинированы были кости в отложениях, из которых были взяты образцы А5 и А6. Как отмечалось, эти слои относятся к разновозрастным отложениям норовища, но находятся в непосредственной

близости друг от друга. Из этого можно предположить, что на сохранность костей в данном случае больше влияли физико-химические условия в отдельных участках норовища.

Сохранность костей зависит не только от условий их захоронения. Необходимо учитывать, что интенсивному физико-химическому воздействию кости подвергаются в пищеварительной системе хищников (различному у млекопитающих и птиц), а избирательность отлова добычи разными видами хищников определяет видовой состав остатков, попадающих в захоронения. Таким образом, необходимо оценить, насколько существенны отличия в сохранности костных остатков из погадок птиц и помета песца, так как в захоронения попадают как остатки жизнедеятельности песца, так и погадки птиц. Если при сборе современного материала разделить эти два источника костей мелких млекопитающих довольно просто, то в ископаемом состоянии это сделать гораздо сложнее.

В ходе отбора проб из разных типов отложений нор песца мы обращали внимание на характер расположения материала непосредственно в слое. Так, в слое 4 участка CD норовища 1 (образец А2) костные остатки залегали скоплениями, а расположение костей посткраниального и краниального скелета относительно друг друга соответствовало их положению в современном погадочном материале. Аналогичное захоронение костных остатков наблюдалось в слое, из которого был взят образец А6 (участок АВ). В других местах отбора проб при сборе материала не было выявлено каких либо скоплений костных остатков, характер их распределения во вмещающей породе был более равномерным. Как было отмечено выше, в современных ходах наряду с остатками жизнедеятельности песца нами были обнаружены погадки птиц. Это дает основание считать, что образцы А2 и А6 могут содержать остатки захороненных скоплений погадок.

Кроме стратиграфических и органолептических критериев сравнения костного материала при тафономическом анализе могут использоваться количественные методы оценки сохранности материала. Наиболее детальный метод анализа сохранности костных остатков мелких млекопитающих был предложен Н.Г.Смирновым (Смирнов и др., 1986). Разработанная им методика базируется на анализе соотношения отдельных элементов скелета в выборке и их целостности. Эта методика была использована нами для выявления отличий в сохранности костного материала из современных погадок птиц и помета песца и сравнения полученных результатов с образцами, отобранными при раскопках норовищ.

Для всего изученного остеологического материала рассчитаны семь показателей сохранности (Смирнов и др., 1986; Ерохин, Самохина, 1996). Первые три показателя (I-III) характеризуют сохранность зубной системы: показатель I отражает равномерность сохранности (полноту выборки) коренных зубов, а величина показателей II и III определяется долей нижних и верхних зубов, сохранившихся в челюстях от общего числа обнаруженных зубов, то есть, условно, характеризует целостность зубной системы. Показатели IV-VI характеризуют полноту выборки посткраниального скелета. Седьмой показатель оценивает раздробленность резцов. Из анализа мы

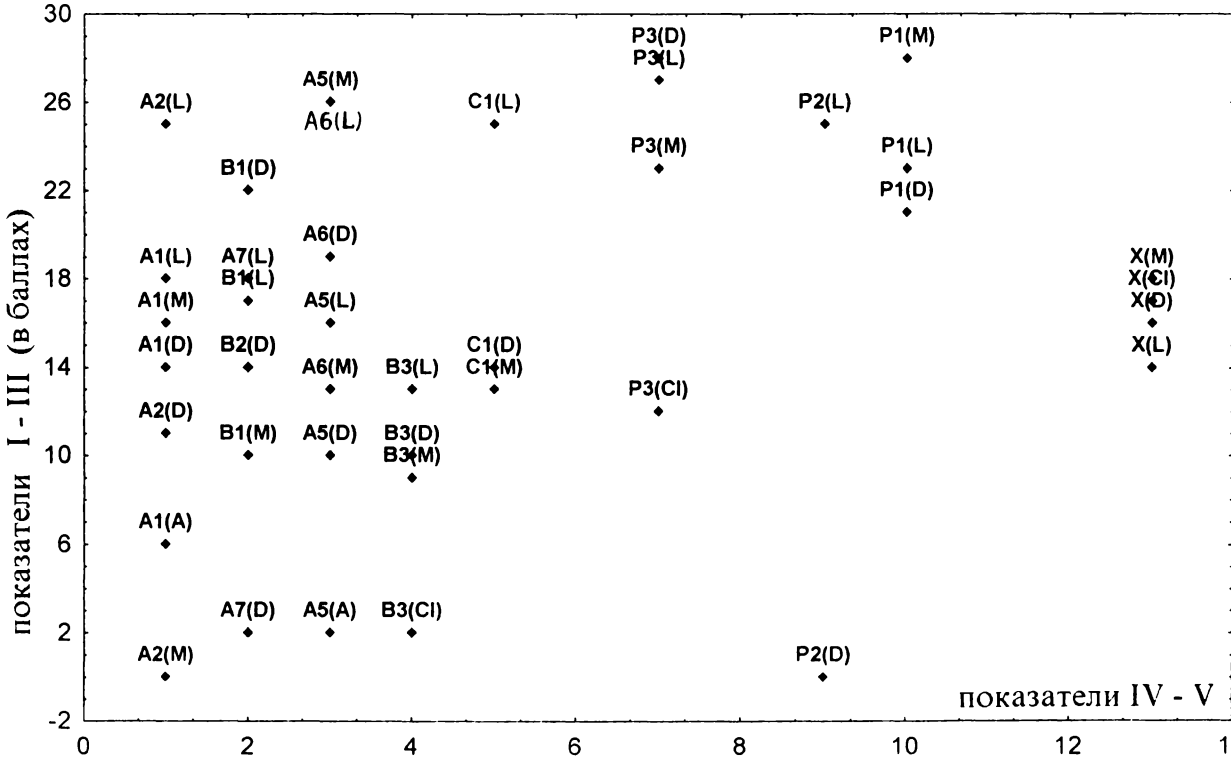


Рис.9.
Соотношение сохранности коренных зубов (показатели I-III) и посткраниального скелета (показатели IV и V) полёвок в погадках птиц (образцы P1, P2, P3), помёте песца (X) и отложениях норовищ (обозначения в тексте); в скобках приведены начальные буквы латинских родовых названий полёвок:
L - Lemmus, D - Dicrostonyx, M - Microtus, A - Arvicola, Cl - Clethrionomys.

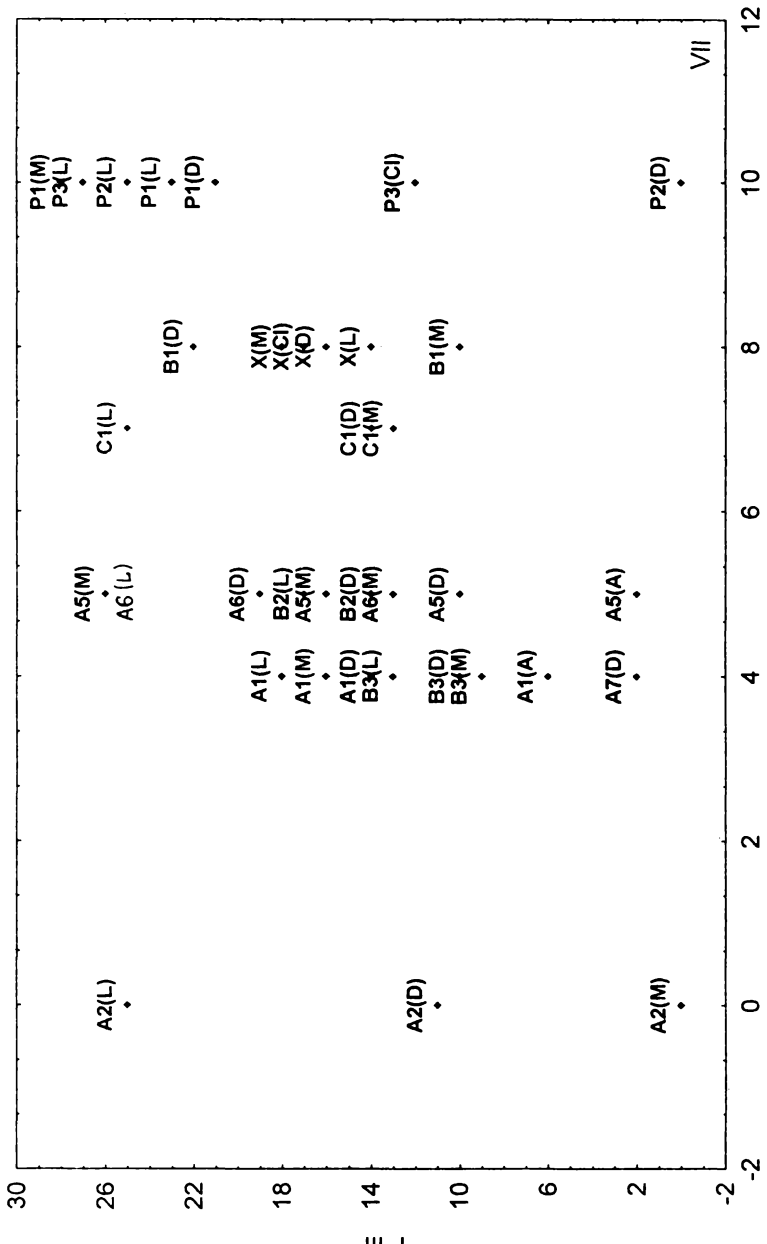


Рис.10.
Соотношение сохранности коренных зубов (показатели I-III) и резцов (показатель VII) полёвок в погадках птиц, помёте песца и отложениях норовищ.
Условные обозначения те же, что и на Рис.9.

исключили показатель VI, который основан на учете количества пяточных костей. Это связано с разными методиками сбора материала из разного типа местонахождений. Естественно, отличия в отборе материала могли сказаться на количестве этой мелкой кости и привести к искусственным отличиям этого показателя для разных выборок.

Сгруппировав показатели, характеризующие зубную систему (I-III) и посткраниальный скелет (IV-V), мы рассмотрели в их координатах сохранность остеологического материала из современных погадок птиц, помета песца и из отложений норовищ.

Как показано на рис.9, остатки грызунов, извлеченные из погадок, отличаются по сохранности от таковых из помета песца. В первую очередь это выражается в величине показателей сохранности зубной системы - в погадках она значительно ближе к максимальному значению, чем в помете. Следует отметить, что величина показателей сохранности зубной системы грызунов в помете песца близка к таковой в пищевых остатках лис (Смирнов, Ерохин, Сосин, 1985). Однако показатели сохранности посткраниального скелета в погадках оказываются ниже, чем в помете. Если учесть, что используемые нами показатели сохранности посткраниального скелета характеризуют полноту выборки отдельных костей, то можно сделать вывод, что в погадках имеет место несколько большая потеря отдельных элементов скелета, чем в помете. Разрушенность (раздробленность) костей все же несколько выше в помете.

Так, на рис.10 показана сохранность резцов - самого прочного из крупных элементов скелета. В погадках практически все резцы оказываются целыми, тогда как в помете доля целых не превышает 80%. Характерно, что почти во всех пробах из норовищ доля целых резцов колеблется от 40 до 50%, то есть по этому признаку костные остатки из различных отложений нор песца не отличаются.

Из рис.9 видно, что и сохранность посткраниального скелета не может быть использована для диагностики источников попадания костных остатков на норовище, поскольку она обусловливается скорее длительностью пребывания костных остатков в пределах норы песца. Так, наиболее низки показатели сохранности посткраниального скелета для проб из раскопов нор, а остатки из сборов с поверхности занимают промежуточное положение между современным и ископаемым материалом.

При изучении сохранности костных остатков в различных пробах, из отложений норовищ, обращают на себя внимание существенные отличия величин показателей сохранности зубной системы грызунов. В ряде случаев первые три показателя сохранности оказываются значительно выше в пробах из раскопов, чем в современном помете, и близки по величине показателей к погадочному материалу. Это дает основание считать такие костные остатки погребенными погадками птиц.

Нельзя не обратить внимание на то, что сохранность зубной системы разных видов грызунов из одной пробы различна. Это может объясняться тем, что строение и, соответственно, прочность зубов полевок родов Lemmus, Dicrostonyx, Arvicola, Microtus и Clethrionomys существенно различна и по

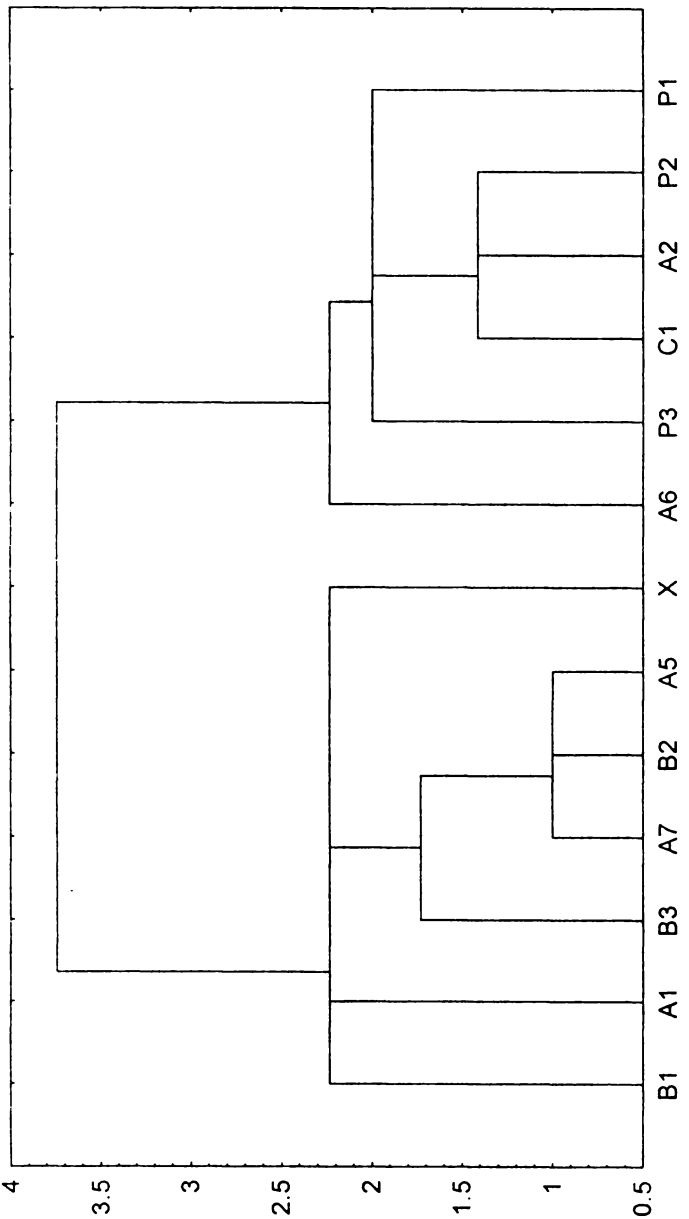


Рис.11.
Результаты кластерного анализа сохранности зубной системы сибирского лемминга из разных образцов (обозначения в тексте).

разному может реагировать на воздействие внешних механических и химических факторов. Для унификации сравнения сохранности материала в разных пробах был выбран наиболее массовый вид - Lemmus sibiricus. Результаты кластерного анализа по евклидовым расстояниям, рассчитанным по показателям сохранности зубной системы (Рис.11), показывают, что в один кластер с погадочным материалом попадают остатки из образца С1, собранного с поверхности норовища 4 и представленного погадками, и образцов А2 и А6, которые, как говорилось выше, могут рассматриваться как погребенные остатки погадок птиц. Отдельный кластер сформирован материалом из отложений выбросов-чисток и отложений внутренних частей норы; сюда же входит и образец из помета песца.

Таким образом, показатели сохранности могут служить для уточнения источников формирования захоронений костных остатков даже в разновозрастных отложениях.

Возможности фаунистических реконструкций на основании изучения костных остатков из отложений нор песца

Итак, в пределах одного норовища существуют отложения, отличающиеся по возрасту формирования. Практически все они содержат костные остатки.

При оценке возможности реконструкций региональных фаун по ископаемым остаткам в первую очередь необходимо оценить, в какой мере фауна из конкретного местонахождения может характеризовать особенности региональной фауны. Как было показано, основными источниками накопления костных остатков в отложениях нор песца является охотничья деятельность хищных млекопитающих и птиц, обитающих в непосредственной близости от норы. Из этого следует, что при больших выборках мы можем выявить практически полный видовой состав, но соотношение видов будет сильно искажено в сторону завышения доли видов, предпочитающих открытые стации (см. статью А.В. Бородина в данном сборнике). Особо следует отметить возможность искажения или неполноты данных по фауне мелких млекопитающих на основании изучения остатков добычи песца из-за избирательности его охотничьей деятельности в регионах, где наряду с типичными тундрами могут быть представлены лесные ассоциации. На это указывают данные Л.Г. Динесмана (1968), из которых следует, что видовой состав костных остатков из норы песца Кольского полуострова отличался от видового состава костных остатков из норы лисы, расположенной относительно недалеко от норы песца. Хотя в обоих случаях остатки мелких млекопитающих в основном были представлены видами открытых стаций, в добыче песца преобладали лемминги, а в добыче лисы серые полевки. Вероятно, в условиях лесотундры песец предпочитает охотиться в открытых тундрах, а лиса предпочитает охотиться в пределах растительных сообществ, близких к луговым.

Следующий момент связан с возможностью получения необходимого для проведения фаунистических исследований объема материала и оценки его сохранности. Выяснено, что костные остатки распределены в отложениях норовища неравномерно, а их плохая сохранность в отдельных слоях приводит к тому, что часть костных остатков разрушается при промывке породы.

Объем полученного нами материала достаточен только для качественной характеристики типа фауны мелких млекопитающих, а не для анализа динамики соотношения отдельных видов во времени. Получение материала, достаточного для изучения соотношения видов в различные этапы голоцена, возможно только при полномасштабных раскопках крупных норовищ.

Как было показано выше на примере норовища 1, наиболее хорошо стратифицированы большие выбросы чисток перед норами. Это позволяет получить серию последовательных разновременных выборок. Хорошо выраженные слои погребенной почвы и многочисленные слойки между ними указывают на довольно существенные перерывы в формировании этих отложений, но для уточнения их возраста необходимо применение радиоуглеродного анализа. Более сложно провести стратификацию внутренних ходов, поскольку все как современные, так и погребенные в разное время ходы находятся на одной глубине. Использование радиоуглеродного датирования позволит облегчить корреляцию отложений внутренних ходов друг с другом и с отложениями выбросов чисток. Дополнительные осложнения при изучении видового состава костных остатков возникают из-за возможности смешения разновозрастных костей в результате роющей деятельности песца. В нашем случае проведенный тафономический анализ позволяет утверждать, что рассматриваемые выборки не содержат сильно различающихся по возрасту остатков. Кроме того, многократное переотложение остатков, по нашему мнению, практически исключается в силу высокой абразивности вмещающей породы.

Из полученного материала видно, что все костные остатки принадлежат видам, встречающимся в пределах южных тундр полуострова Ямал - территории, где находятся обследованные норы. Поскольку источником формирования захоронений послужили остатки добычи песца и хищных птиц, то можно считать, что на разных этапах формирования отложений норовища в захоронения попадали остатки наиболее массовых видов в пределах открытых биотопов. По полученным нами данным исследованные норовища функционировали во время существования на данной территории сообществ, близким к современным. Наиболее существенно по качественному составу выделяются образцы А1 и А5, в которых присутствуют остатки водяной полевки. Эти образцы получены из наиболее молодых отложений норовища 1 и, скорее всего, в данном случае была зафиксирована современная динамика северной границы этого вида.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №96-04-50990.

Литература

Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по норам животных. - М.: Наука, 1968. - 99 с.

Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по норам млекопитающих//Общие методы изучения истории современных экосистем. - М., 1979. - С.76-101.

Динесман Л.Г. Реконструкция истории рецентных биогеоценозов по долговременным убежищам млекопитающих и птиц//Вековая динамика биогеоценозов: Чтения памяти акад. В.Н. Сукачева. - М., 1992. - С. 4-17.

Ерохин Н.Г., Самохина Е.А. Норовище песца как источник информации об истории наземных экосистем Южного Ямала//Проблемы общей и прикладной экологии: Материалы молодеж. конф. - Екатеринбург, 1996. - С. 45-54

Корытин Н.С., Добринский Л.Н., Данилов А.Н., Кряжимский Ф.В., Малафеев, Ю.М., Павлинин В.В., Сосин В.Ф., Шиляева Л.М. Млекопитающие // Природа Ямала. - Екатеринбург, 1995. - С. 226-270.

Лобова Е.В., Хабаров А.В. Почвы. - М.: Мысль, 1983. - 303 с.

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

Смирнов Н.Г., Ерохин Н.Г., Сосин В.Ф. Сохранность костных остатков грызунов в погадках хищных птиц//Исследование мелких млекопитающих на Урале: (Пробл териологии на Урале): Препр. Свердловск, 1985. - С. 34-35.

Summary

Small mammals remains from the deposits of arctic fox burrows.

A.V. Borodin, N.G. Erokhin, E.A. Markova (Samokhina)

Burrows of the arctic fox are considered as the most evident and available source of information about the Holocene history of vertebrate fauna in flat tundra in the south of the Yamal Peninsula. In order to evaluate efficiency of paleontological research in this direction, three burrows of arctic fox were studied.

Faunal remains (mostly bones and teeth of voles) were assembled on surface of the burrows as scats and pellets, on floor of inside passes (both recent and buried), and in different layers formed by digging activity of arctic fox.

Analysis of breakage of bones and completeness of skeletal elements in arctic fox scats and in pellets of birds revealed certain differences that allowed to distinguish them in deposits of the burrows.

Comparison of species composition of bone assemblages showed that basic species of local fauna of small mammals did not change during the time of the burrows existence.

Fig. 1. Study area in the Yamal Peninsula and location map of studied arctic fox burrows 1 - Burrow 1, 2 - Burrow 3, 3 - Burrow 4.

Fig. 2. Plan of the Burrow 1. See Fig. 3. for legend.

Fig. 3. Legend for the plans of burrows.

Fig. 4.1. Profile of the Burrow 1 (section A-B, western wall) and the places where the samples were taken. See Fig. 5 for legend.

Fig. 4.2. Sections G-H and C-D' of the Burrow 1 and the places where the samples were taken. See Fig. 5 for legend.

Fig. 4.3. Deposits of the Burrow 1 in the place where the sample A5 was taken (the part of section A-B (eastern wall) against the placeof the sample A6). See Fig. 5 for legend.

Fig. 5. Legend for the sections of the burrows.

Fig. 6. Principal scheme showing the distribution of the samples in the deposits of the Burrow 1. See Fig. 5 for legend.

Fig. 7. Plan of the Burrow 3. See Fig. 3 for legend.

Fig. 8.1. Section, of the Burrow 3. See Fig. 5 for legend.

Fig. 8.2. Section of the Burrow 3. See Fig. 5 for legend.

Fig. 8.3. Section C-D of the Burrow 3. See Fig. 5 for legend.

Fig. 9. Representation and breakage of teeth (characters I-III) and post-cranial elements (characters IV, V) in pellets (samples P1, P2, P3), arctic fox scats (sample X), and in deposits of the burrows (A1, A2, A5, A6, A7 - samples from deposits of the Burrow 1; B1-B3 samples from surface of the Burrow 3; C1 - sample from the Burrow 4). The capitals L, D, Cl, A, M are the first letters of Latine names Lemmus, Dicrostonyx, Clethrionomys, Arvicola, Microtus).

Fig. 10. Representation and breakage of teeth (characters I-III) and breakage of incisors (character VII) in pellets, scats and in the samples from deposits of the burrows (see Fig.9 for details).

Fig. 11. Dendrogram resulting from cluster analysis of representation and breakage of Lemmus sibiricus teeth in pellets, scats and in samples from deposits of the burrows (see Fig. 9 for details).

Table 1. Small mammals found in the deposits of the Burrow 1 (total number of teeth and number of M/1).

Table 2. Small mammals found in the Burrow 2 (total number of teeth and number of M/1). B1, B2, B3, B4 are the samples from the surface, B5, B6 are from the inside layers.

УДК 569.6/7 (571.1): 551.794

Крупные млекопитающие лесотундровой зоны Западной Сибири в начале позднего голоцена

П.А.Косинцев

Лесотундра и тундра до последнего времени оставались единственными районами Западной Сибири, голоценовая териофауна которых была практически неизвестна. Первые данные о ней появились в последние годы в результате исследования археологических памятников. В 1993 - 1995 годах под руководством Н. В. Федоровой были проведены раскопки на памятнике Усть-Полуй. Он расположен в черте города Салехарда, на высокой террасе коренного берега реки Полуй ($60^0 30'$с.ш., $66^0 38'$в.д.). По мнению его исследователей этот памятник является культовым местом. Время его функционирования определено археологическим и дендрохронологическим методами. Последний выполнен по куску ствола лиственницы и дал 49 год до н. э.(*) Археологический материал дает более широкую дату - конец 1 тыс. до н.э. - начало 1 тыс. н.э., что соответствует первой трети субатлантического периода голоцена. К этому периоду относится более 90% археологических находок. Обе датировки не противоречат друг другу. Рубеж эр характеризуется в целом климатом несколько более теплым, чем современный (Хантемиров, Сурков, 1996). Культурный слой имеет разную мощность и разную окраску по площади раскопов, а также значительные нарушения антропогенной природы. Костные остатки окрашены в коричневато-серые, коричневые и черные цвета с переходами. Часть костей подверглась действию высокой температуры, имеются отдельные кальцинированные кости.

Тафономические особенности.

Все костные остатки, за исключением остатков водяной полёвки, попали в слои местонахождения в результате культовой и хозяйственной

---

* - определение выполнено зав. лабораторией дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН д.б.н. Шиятовым С.Г.

деятельности человека. В связи с этим процесс их накопления может быть в той или иной мере избирательным. Рассмотрение характера раздробленности костей показывает следующее. Остатки северного оленя имеют раздробленность, типичную для кухонных отбросов. К этой же категории могут быть отнесены остатки зайца и бобра, так как по сохранности они аналогичны остаткам этих видов из поселений 1-2 тыс.н.э. в низовьях реки Оби. Кости белки, песца, лисицы, соболя и собаки в большинстве целые и, вероятно, попали в слой в составе частей тушек. Часть костей сразу не захоранивалась и находилась на поверхности, так как многие имеют следы погрызов хищниками или воздействия пищеварительных ферментов. Единственным видом, чьи кости попали в слой естественным путём, является водяная полёвка.

Описание материала

В приведённых таблицах все размеры даны в миллиметрах; слово «фрагмент» дано в сокращении - фр. Все данные, кроме особо оговоренных, относятся к материалам из местонахождения Усть-Полуй.

Заяц-беляк - Lepus timidus L., 1758. Материал: состав элементов скелета приведен в таблице 1. Среди остатков имеется один фр. грудины, который включен в число ребер. Череп представлен 5 крупными частями (возможно в слой попали целые черепа) и 16 мелкими фр.; среди нижних челюстей 1 целый экземпляр, 4 целых зубных ряда и 2 фр.; среди изолированных зубов 8 целых и 1 фр. Позвонки: шейные - 1 целый без эпифизов; грудные - 6 целых, 1 из 6 без эпифиза; поясничные - 11 целых и 2 фр., 3 из 13 без эпифизов; 1 целый крестец. Ребра: 4 целых и 10 фр., 10 из 10 с эпифизами. Лопатка: 2 целых, 3 суставных впадины и 1 фр. Таз: 7 целых, 3 вертлужных впадины, 4 фр.; у 3 из 8 не приросли моклоки. Плечевая: 4 целых, 3 верхних конца, 6 нижних концов; 10 из 10 нижних концов и 7 из 9 верхних концов с эпифизами. Лучевая: 2 целых, 2 верхних конца, 2 диафиза, 3 нижних конца, 1 фр.; 4 из 4 верхних концов и 4 из 5 нижних концов с эпифизами. Локтевая: 6 верхних концов, все с эпифизами. Бедренная: 9 целых, 6 верхних концов и 1 отпавшая головка, 10 нижних концов, 2 фр.; 11 из 16 верхних концов, и 14 из 19 нижних концов имеют приросшие эпифизы. Большая берцовая: 4 целых, 3 верхних конца, 4 нижних конца, 3 диафиза и 3 фр.; 4 из 7 верхних концов и 5 из 8 нижних концов имееют эпифизы. Пяточная: 24 целых, с приросшим бугром. Таранная: 2 целые. Ладьевидная кость: 2 целые. Метаподии: 123 целых и 37 фр.; 1 из 132 не имеет эпифиза. Фаланга1: 32 целых, 1 фр.; 2 из 32 без эпифиза. Фаланга2: 4 целые, с эпифизами. Фаланга3: 1 целая.

Среди отделов скелета сильно преобладают кости дистальных отделов конечностей (таблица 2), прежде всего задних лап (112 метатарсов).

Следы погрызов хищниками имеют 3 кости, и следы пребывания в кишечнике - 2 кости. Следы разделки тушек имеют 9 костей и следы обработки - 4 кости. На основании условий залегания в слое и особенностей сохранности, нередко захоранивались целые части тушек: не менее 5

Таблица 1.
Состав элементов скелета зайца (Lepus timidus), бобра (Castor fiber) и лося (Alces alces).

Кость	Lepus timidus	Castor fiber	Alces alces
Cranium	21	3	(2)
Mandibula	7	8	-
Dentes	9	22	-
Vertebrae	22	49	(1)
Costae	14	11	(2)
Scapula	6	7	-
Clavicula	-	6	-
Coxae	14	5	-
Humerus	13	10	(1)
Ulna	6	13	-
Radius	10	6	(6)
Femur	28	11	(2)
Tibia	17	21	(3)
Fibula	0	2	-
Calcaneus	24	1	(1)
Talus	2	4	1
Os carpi	0	1	1
Os tarsi	2		-
Os secamoidea	0		-
Metacarpus	34		-
Metatarsus	112	-	(3)
Metapodia	14	10	-
Falanx 1	33	2	(2)
Falanx 2	4	1	1
Falanx	1	-	2

В скобках указаны фрагменты, без скобок - целые кости.

черепов, 3 задних лап, 2 тазовых отделов. Добывались в подавляющем большинстве половозрелые особи с приросшими эпифизами.

Систематическое положение зайца-беляка лесотундровой зоны Западной Сибири не совсем ясно. Дело в том, что сейчас в тундровой зоне обитает подвид L. t. begithevi, тогда как на Полярном Урале и в таежной зоне - L. t. timidus (Огнев, 1940; Павлинин, 1971). В позднеголоценовом материале из лесотундры отсутствуют целые черепа, что не позволяет провести полное краниологическое сравнение его с современными подвидами. Возможно сравнение средних значений отдельных признаков. Так позднеголоценовые зайцы из лесотундры по альвеолярной длине P-M достоверно больше современных зайцев из таежной зоны и не отличаются от современных зайцев тундровой зоны (таблица 3). По длине диастемы и костного неба

Таблица 2.

Соотношение отделов скелета зайца (Lepus timidus), бобра (Castor fiber) и северного оленя (Rangifer tarandus).

Отделы скелета	Lepus timidus		Castor fiber		Rangifer tarandus	
	экз.	%%	экз.	%%	экз.	%%
Череп	28	7.7	11	7.2	123*	5.8
Осевой скелет	36	9.9	60	39.2	557	26.3
Проксимальные отделы конечностей	74	20.3	63	41.2	793	37.5
Дистальные отделы конечностей	226	62.1	19	12.4	644	30.4

* - без рогов.

зайцы из лесотундры не отличаются от современных зайцев таежной зоны и мельче зайцев из тундры (таблица 3). По альвеолярной длине P-M нижней челюсти позднеголоценовые зайцы лесотундры и современные зайцы тайги и тундры не различаются, а по длине диастемы и высоте тела перед P/3 первые ближе к зайцам тайги (таблица 4). По высоте тела за M/3 и длине P/3 позднеголоценовые зайцы лесотундры заметно мельче современного тундрового зайца (таблица 4). Таким образом, по средним значениям большей части рассмотренных краниологических признаков позднеголоценовый заяц лесотундры ближе к зайцам таежной зоны, чем к зайцам тундровой зоны. На этом основании позднеголоценовых зайцев лесотундры Западной Сибири можно предварительно отнести к L. t. timidus L., 1758.

Для наиболее многочисленных выборок костей посткраниального скелета (таблица 5, 6) были построены вариационные ряды по отдельным признакам и их индексам. Все они имели хорошо выраженное одновершинное распределение.

В настоящее время заяц-беляк очень многочисленен в лесотундровой зоне Западной Сибири (Рахманин, 1959).

Белка - Sciurus vulgaris L., 1758. Материал: фр. мозговой коробки; целая плечевая кость с эпифизами; пять целых и один верхний конец бедренной кости, все с верхним эпифизом и один из пяти без нижнего эпифиза; три целых больших берцовых кости с эпифизами. Размеры костей приведены в таблице 7. Белка до настоящего времени заселяет всю лесотундровую зону.

Бобр - Castor fiber L., 1758. Материал. Состав элементов скелета приведен в таблице 1. Череп, нижняя челюсть и таз представлены фрагментами. Из 22 зубов 4 щечных зуба, 4 верхних резца и 14 нижних резцов и их фр.; среди 49 позвонков - 1 фр атланта, 7 целых и 5 фр. грудных, 9 целых поясничных, 1 фр. крестца, 26 целых и 1 фр. хвостовых позвонков; среди ребер - 1 целое и 10 фр.; среди лопаток 1 целая, 4 суставных впадины и 2 фр.; среди ключиц 4 целых и 2 фр.; среди плечевых 8 целых и 2 фр.;

Таблица 3.
Размеры черепа зайцев (Lepus timidus) Западной Сибири.

Признаки	n	Lim	M ± m	σ
Лесотундра - поздний голоцен - L.t.ssp				
Зубная длина	2	48.1-49.6	48.9	
Длина os nasale	1		38.2	
Длина os frontale	5	38.1-42.0	40.6	
Альвеолярная длина P-M	8	18.2-20.2	19.6±0.25	0.72
Длина диастемы	2	27.3-27.6	27.5	
Длина костного нёба	7	6.0-8.0	7.2	
Ширина мозговой коробки	1		32.8	
Ширина черепа (по медиальным краям os temporale)	4	27.6-29.8	28.8	
Скуловая ширина оральная	2	46.1-49.7	47.9	
Наибольшая ширина os nasale	1		22.0	
Ширина костного нёба	2	14.3-15.0	14.7	
Ширина перед верхнеглазничным отростком	4	23.5-25.6	24.7	
Ширина за верхнеглазничным отростком	5	15.0-17.6	16.3	
Длина I1/	5	2.7-3.0	2.9	
Ширина I1/	5	3.1-3.5	3.3	
Лесная зона - Современность - L.t.timidus *				
Длина os nasale	12	35.7-41.6	39.6±0.49	1.70
Альвеолярная длина P-M	12	17.2-19.9	18.8±0.21	0.74
Длина диастемы	12	25.0-28.8	26.9±0.32	1.11
Длина костного нёба	12	7.0-8.2	7.5±0.12	0.42
Тундра - Современность - L.t.begitshevi				
Длина os nasale	10	40.7-45.0	42.8±0.39	1.31
Альвеолярная длина P-M	10	18.6-20.5	19.5±0.19	0.61
Длина диастемы	10	27.6-32.0	29.8±0.36	1.15
Длина костного нёба	10	6.6-8.9	8.0±0.24	0.76

* - данные вычислены по: Огнев, 1940.

среди локтевых 10 целых и 3 фр.; среди лучевых 1 целая и 5 фр.; среди бедренных 4 целых и 7 фр.; среди большеберцовых 3 целых и 18 фр.; среди малоберцовых 1 целая и 1 фр.; все пяточные, таранные и тарзальная кости и фаланги целые. Среди метаподий 8 целых и 2 фр.

Возрастные особенности. Среди позвонков 14 с приросшими и 30 с неприросшими дисками. Среди ребер 3 из 6 с неприросшими головками. Среди плечевых 8 из 8 без верхнего эпифиза и 2 отпавших верхних эпифиза. Среди бедренных 7 без верхних и нижних эпифизов, 1 с верхним эпифизом, 2 отпавших головки и 1 отпавший нижний эпифиз. Среди локтевых 7 из 9 без нижнего эпифиза и 4 из 7 без верхнего эпифиза. Среди большеберцовых без

Таблица 4.

Размеры нижней челюсти зайцев (Lepus timidus) Западной сибири.

Признаки	n	Lim	M±m	σ
Лесотундра - Поздний голоцен - L.t.ssp.				
Альвеолярная длина P-M	6	18.3-21.8	20.1	
Длина I/1-M3	4	38.3-44.0	41.7	
Длина диастемы	6	18.3-23.7	21.5	
Высота на уровне подбородочного отверстия	6	8.5-10.2	9.5	
Высота перед P/3	7	12.7-15.2	13.9	
Высота за M/3	5	16.9-19.2	18.0	
Толщина тела под M/1	5	6.0-6.4	6.1	
Длина P/3	7	3.7-4.4	4.1	
Ширина P/3	7	3.0-3.3	3.2	
Длина I/1	5	2.2-2.9	2.5	
Ширина I/1	5	2.6-3.0	2.8	
Средняя тайга - Поздний голоцен - L.t.ssp.				
Альвеолярная длина P-M	20	18.8-21.6	19.9±0.19	0.85
Длина диастемы	21	18.0-23-7	21.0±0.33	1.52
Высота перед P/3	23	12.5-16.2	14.3±0.23	1.10
Тундра - Современность - L.t.begitschvi				
Альвеолярная длина P-M	42	17.1-22.0	20.2±0.15	
Длина диастемы	42	21.6-26.1	23.7±0.19	
Высота перед P/3	42	11.9-15.8	14.3±0.12	
Высота за M/3	42	15.8-20.9	18.6±0.14	
Длина P/3	44	3.7-4.7	4.28±0.04	
Средняя тайга - Современность - L.t.timidus.				
Альвеолярная длина P-M	26	18.6-21.7	20.1±0.15	0.77
Длина диастемы	26	19.1-22.6	20.9±0.16	0.82
Высота перед P/3	25	12.2-15.2	13.9±0.14	0.71

верхнего эпифиза 5 из 7, без нижнего эпифиза 5 из 6 и 3 неприросших верхних эпифиза. Среди метаподий 7 из 9 не имеют нижнего эпифиза.

Кальцинированных костей 4: фрагмент нижней челюсти, фрагмент атланта и два фрагмента большой берцовой кости. Следы погрыза крупных хищников на одной бедренной и 4 локтевых костях. Следы работы орудиями имеются на 1 хвостовом позвонке, 2 фрагментах нижних челюстей, 2 плечевых и 1 большеберцовой костях.

Размеры. Череп (cranium): альвеолярная длина ряда M1-3/ - 22,1. Нижняя челюсть (mandibula): Признаки: высота тела у P/4, длина и высота диастемы. Экземпляр 1 соответственно - 29,1; 24,1 и 24,0; экземпляр 2 соответственно - 29,2; 25,5 и 22,0. Верхний резец (I1/): ширина и поперечник - 7,9 и 8,5. Нижний резец (I/1): ширина и поперечник 6 экземпляров - 8,3 и 8,2; 8,2 и 8,2; 8,2 и 8,3; 8,1 и 8,1; 7,8 и 8,4; 7,5 и 7,9.

Таблица 5.
Размеры костей посткраниального скелета зайца (Lepus timidus).

Признак	n	Lim	M±m	σ
Лопатка - Scapula				
Длина шейки наименьшая	5	6.3-7.5	6.9	
Длина суставного отдела наибольшая	4	12.3-14.5	13.4	
Длина сустава	4	11.8-13.7	12.9	
Ширина сустава	4	10.0-11.8	11.1	
Таз - Os coxae				
Длина наибольшая	2	102.4-102.7	102.6	
Передне-задний диаметр вертлюжной впадины	10	11.5-12.3	12.0±0.08	0.26
Длина запертого отверстия	10	20.5-22.5	21.9±0.20	0.64
Высота запертого отверстия	7	14.0-16.1	15.0	
Высота наименьшая шейки подвздошной кости	11	9.5-11.6	10.5±0.18	0.60
Плечо - Humerus				
Длина наибольшая	2	110.2-111.6	110.9	
Ширина диафиза	3	5.6-5.9	5.7	
Ширина нижнего конца	10	11.1-12.9	12.0±0.21	0.67
Передне-задний диаметр нижнего конца наибольший	10	8.4-10.2	9.3±0.15	0.49
Лучевая - Radius				
Длина наибольшая	2	100.5-105.6	103.1	
Ширина верхнего конца	4	8.4-9.2	8.8	
Поперечник верхнего конца	3	5.2-6.7	5.9	
Ширина нижнего конца	4	9.8-11.2	10.7	
Локтевая - Ulna				
Ширина в суставных отростках	6	8.0-9.0	8.6	
Длина олекранон	5	10.3-12.0	11.0	
Бедро - Femur				
Длина наибольшая	3	127.6-130.6	129.0	
Длина от головки бедра	3	122.5-125.2	123.5	
Передне-задний диаметр головки	10	9.7-11.4	10.4±0.15	0.49
Поперечник верхнего конца	7	24.2-26.4	25.6	
Ширина диафиза минимальная	5	8.5-9.2	9.0	
Толщина диафиза на уровне его минимальной ширины	5	7.3-8.2	7.7	
Ширина нижнего конца	10	19.2-23.1	20.6±0.38	1.20
Пяточная - Calcaneus				
Длина наибольшая	19	32.3-36.1	33.8±0.21	0.91
Ширина наибольшая	18	11.5-14.3	13.0±0.18	0.78
Ширина тела минимальная	21	5.1-6.2	5.6±0.07	0.30

Таблица 5
Продолжение.

Признак	n	Lim	M±m	σ
Большая берцовая - Tibia				
Длина наибольшая	2	132.4-139.5	136.0	
Ширина верхнего конца	4	20.0-21.5	20.8	
Ширина диафиза наименьшая	6	6.4-7.4	6.8	
Толщина диафиза на уровне его минимальной ширины	6	5.3-6.4	5.8	
Ширина нижнего конца	5	15.6-17.4	16.4	
Поперечник нижнего конца	4	9.6-10.5	10.0	
Ширина нижнего сустава	5	13.9-15.7	14.7	
Таранная - Talus				
Длина наибольшая	2	16.8-16.9	16.9	
Ширина блока	2	7.9-8.0	8.0	

Лопатка (scapula). Признаки : 1 - длина наибольшая от бугра; 2 - высота сустава через бугор; 3 - высота сустава; 4 - ширина сустава; 5 - высота шейки. Экземпляр 1: 1 - 88,8; 2 - 19,5; 3 - 17,0; 4 - 12,3; 5 - 13,2. Экземпляр 2: 2 - 18,5; 3 - 18,2; 4 - 11,7; 5 - 11,4. Экземпляр 3 : 4 - 11,5; 5 - 11,6.

Ключица (clavicula) - длина у 4 экземпляров: 57,3; 53,7; 50,0; 42,1 (молодая особь).

Пяточная (calcaneus) - длина; ширина наибольшая; ширина тела - 50,9; 23,1, 10,4.

Таранная (talus). Признаки: 1 - длина и 2 - ширина блока у 4 экземпляров - 23,4 и 18,2; 23,5 и 19,6; 22,9 и 18,6; 22,75 и 18,0.

Большая берцовая (tibia). Кроме приведенных в таблице 8 промеров имеется 2 верхних конца, ширина которых - 35,7 и 35,6.

Рассмотрение состава элементов скелета (табл.2) показывает его особенности. Прежде всего очень мало остатков черепа и дистальных отделов конечностей и относительно большое количество костей проксимальных отделов конечностей. Можно полагать, что шло выборочное накопление костей: в слой относительно мало попадало голов и больше - частей туловища. Малое количество костей дистальных отделов конечностей связано, вероятно, с их мелкими размерами и, соответственно, с избирательностью сбора при раскопках. Следует отметить очень большую долю молодых особей. Так среди бедренных костей особям моложе 30 месяцев принадлежит 87.5% (Piechock;1986). Среди остальных костей доля экземпляров с неприросшими эпифизами колеблется от 57% (локтевая) до 100% (плечевая).

Остеологических данных немного, поэтому оценить положение лесотундровой популяции бобра относительно других затруднительно. Можно только сказать, что по размерам нижней челюсти и таранной кости она ближе всего к позднеголоценовой популяции бобров среднетаежной

Таблица 6.
Размеры метаподий зайца (Lepus timidus).

Промеры	n	Lim	M±m	σ	n	Lim	M±m	σ
	Mc II				Mc III			
1	12	31.6-39.5	35.6±0.54	1.87	10	32.1-41.4	37.4±0.80	2.52
2	12	4.1-4.8	4.5±0.07	0.24	10	3.8-4.7	4.2±0.10	0.30
3	12	4.8-5.8	5.4±0.08	0.27	10	4.1-6.2	5.5±0.20	0.62
4	12	2.9-3.4	3.2±0.05	0.17	10	2.6-3.2	2.9±0.06	0.19
5	12	2.2-3.0	2.6±0.06	0.20	10	2.3-2.8	2.6±0.05	0.15
6	12	4.4-5.1	4.7±0.05	0.17	10	4.1-4.7	4.5±0.07	0.23
7	12	3.4-4.5	4.1±0.08	0.28	10	3.7-4.1	4.0±0.09	0.27
	Mc IV				Mc V			
1	8	27.4-33.9	31.0±0.68	1.92	4	19.9-20.7	20.4	
2	8	3.5-4.0	3.7±0.06	0.18	4	4.4-4.7	4.5	
3	8	4.7-5.4	4.9±0.09	0.24	4	4.0-4.4	4.2	
4	8	2.7-3.3	3.0±0.09	0.26	4	3.1-3.2	3.1	
5	8	2.2-2.6	2.4±0.06	0.17	4	2.0-2.3	2.1	
6	7	4.2-4.7	4.5±0.06	0.17	4	4.3-4.4	4.4	
7	8	3.6-4.4	3.9±0.01	0.28	4	3.5-3.9	3.7	
	Mt II				Mt III			
1	20	56.8-68.3	62.0±0.49	2.21	26	57.0-68.8	62.9±0.45	2.28
2	27	4.6-5.9	5.2±0.06	0.29	29	4.9-6.0	5.4±0.05	0 27
3	26	8.0-9.6	8.6±0.06	0.33	30	8.1-9.6	8.9±0.06	0.32
4	29	3.8-4.5	4.2±0.03	0.18	29	3.4-4.4	3.9±0.04	0.23
5	28	3.9-4.7	4.4±0.04	0.20	29	3.7-4.7	4.0±0.04	0.22
6	18	5.7-6.6	6.2±0.06	0.25	26	5.7-6.7	6.2±0.05	0.24
7	16	5.0-5.5	5.3±0.04	0.16	26	4.9-5.6	5.3±0.04	0.19
	Mt IV				Mt V			
1	22	56.1-67.0	60.9±0.52	2.45	18	51.0-59.4	54.4±0.50	2.13
2	22	5.3-6.9	5.9±0.08	0.35	-	-	-	-
3	22	7.2-9.1	8.0±0.10	0.46	20	7.6-10.8	9.1±0.15	0.69
4	24	3.0-4.0	3.6±0.05	0.23	17	3.1-4.2	3.7±0.06	0.26
5	24	3.5-4.3	3.9±0.05	0.24	17	3.2-4.0	3.5±0.06	0.23
6	21	5.3-6.6	5.9±0.07	0.32	16	5.0-6.0	5.5±0.06	0.25
7	22	4.7-5.5	5.1±0.05	0.22	16	4.3-5.1	4.7±0.05	0.20

1 - длина наибольшая; 2 - ширина верхнего конца; 3 - поперечник верхнего конца; 4 - ширина диафиза по средине; 5 - поперечник диафиза по средине; 6 - ширина нижнего сустава; 7 - поперечник нижнего сустава.

подзоны Западной Сибири (Косинцев,1988) По размерам нижней челюсти и ряда костей скелета она меньше позднеголоценовых популяций Восточной Прибалтики (Паавер,1965) и лесостепи Восточной Европы (Цалкин,1963).

Таблица 7.
Размеры костей скелета белки (Sciurus vulgaris).

Кость	Признаки					
	1	2	3	4	5	6
Humerus	39.5	6.3	2.8	9.1	5.6	
Femur	52.8	52.5	9.2	4.5	3.4	8.1
»	52.0	52.3	9.0	4.5	3.2	8.0
»	-	53.5	9.5	4.7	3.4	8.4
»	-	52.2	-	4.4	3.2	8.1
»	47.6*	47.0	8.9	4.2	3.0	-
»	-	-	9.0	4.3	3.3	-
Tibia	60.3	8.4	2.7	5.2	4.5	
»	58.0	7.8	2.6	5.0	4.4	
»	58.1	7.7	2.4	4.9	4.1	

* - нижний эпифиз не прирос.
Плечевая: 1 - длина наибольшая; 2 - ширина верхнего конца; 3 - ширина диафиза минимальная; 4 - ширина нижнего конца; 5 - ширина нижнего сустава.
Бедренная: 1 - длина вершины большого вертела; 2 - длина головки;
3 - ширина верхнего конца; 4 - передне-задний диаметр головки; 5 - ширина диафиза минимальная; 6 - ширина нижнего конца.
Берцовая: 1-4 - как у плечевой; 5 - поперечник нижнего конца.

В лесотундровой зоне Западной Сибири бобры водились до начала 18 века, на что указывает наличие их шкурок в ясаке обдорских самоедов (Кириков,1966). Вероятно, уже к концу 18 века они были здесь полностью истреблены, так как больше в ясачных сборах не отмечаются.

Водяная полевка - Arvicola terrestris L.,1758. Материал: части трех скелетов, два лицевых отдела черепа, 10 нижних челюстей, 16 костей посткраниального скелета. Все кости, кроме одной нижней челюсти подверглись действию высокой температуры, т.е. оказались погребенными в слое до и (или) во время функционирования памятника. Водяная полевка на зимовку мигрирует из пойм на высокие сухие места. Учитывая, что кости найдены на высоком берегу, можно полагать, что животные погибли во время зимовки.

Песец - Alopex lagopus L., 1758. Материал. Поздний голоцен: череп мозговой - 6 фр.; череп лицевой - 2 фр.; верхняя челюсть - 2 целых и 1 фр. зубного ряда; нижняя челюсть - 2 целых и 1 целый зубной ряд; C1/ - 1; C/1 - 1; атлант - 1 целый; позвонки шейные - 2 целых; позвонки грудные - 13 целых; позвонки поясничные - 11 целых; позвонки хвостовые - 14 целых; ребра - 14 целых; лопатки - 1 целая, 3 целых суставных впадины, 1 фр.; таз - 1 целый, 4 фр.; плечевая - 1 диафиз; бедренная - 1 целая, 2 верхних конца, 1 фр. диафиза; лучевая - 4 целых и 1 диафиз ; локтевая - 3 целых, 2 с обломанными

Таблица 8.
Размеры костей скелета бобра (Castor fiber).

Кость	Признаки					
	1	2	3	4	5	6
Humerus **	80.0	9.5	15.4	33.9	19.3	
»	74.3	8.7	15.5	31.3	19.3	
»	79.3	9.5	15.9	32.2	19.1	
»	70.0	8.8	13.4	-	-	
»	65.5	8.3	14.1	28.2	18.2	
»	62.5	8.2	14.5	29.9	20.0	
Radius ***	83.0	12.4	8.6	6.5	4.9	
» ?	-	12.0	8.4	6.6	4.6	
» ?	-	12.8	8.3	6.8	4.2	
Ulna	-	13.5	-	11.6	18.1	
»	-	-	-	-	17.5	-
» *	96.0	10.9	12.1	10.3	14.6	16.0
» *	87.7	12.6	11.3	9.0	14.8	14.1
» *	75.0	11.5	11.4	8.1	13.0	12.1
» *	-	-	-	8.1	13.2	-
» **	107.4	13.1	11.8	11.4	17.0	22.7
» **	106.6	12.7	12.1	11.5	17.1	22.8
» **	-	13.0	11.9	10.7	15.8	-
» *	-	12.9	-	11.4	15.9	-
Femur *	91.5	17.2	12.1	22.8		
» *	67.5	14.3	10.3	18.1		
Tibia	134.5	32.5	10.7	1.2	20.5	17.8
» *	116.0	-	10.2	10.2	-	-
» *	59.7	-	6.3	6.1	-	-

* - без обоих эпифизов. ** - без верхнего эпифиза. *** - без нижнего эпифиза.
? - нижний конец обломан.
Плечо: 1 - длина; 2 - ширина диафиза минимальная; 3 - минимальная ширина диафиза между верхним концом и дельтовидной бугристостью; 4 - ширина нижнего конца; 5 - ширина нижнего сустава.
Лучевая: 1 - длина; 2 - ширина верхнего конца; 3 - его поперечник;
4 - минимальная ширина диафиза; 5 - его поперечник в этом же месте.
Локтевая: 1 - длина; 2 - ширина блоковой вырезки наибольшая; 3 - высота блоковой вырезки наибольшая; 4 - минимальный поперечник кости на уровне блоковой вырезки; 5 - максимальный поперечник кости от конца венечного отростка; 6 - косая длина олекранон от крючковидного отростка.
Бедренная: 1 - длина; 2 - ширина диафиза минимальная; 3 - поперечник диафиза на уровне минимальной ширины; 4 - минимальная ширина диафиза между нижним концом и третьим вертелом.

Большая берцовая: 1 - длина; 2 - ширина верхнего конца; 3 - ширина диафиза минимальная; 4 - поперечник диафиза в этом месте; 5 - ширина нижнего конца; 6 - поперечник нижнего конца.

Таблица 9.
Размеры верхней и нижней челюсти песца (Alopex lagopus).

Признаки *	Значения				M
Верхняя челюсть - Maxilla					
Длина	C1/-M2/	47.6		-	47.6
Альвеолярная длина	P1/-M2/	46.7	46.5	-	46.6
»	P1/-P4/	36.6	37.3	35.2	36.4
»	M1/-M2/	11.2	11.0	-	11.1
Длина	P4/	13.0	-	-	13.0
Ширина	P4/	7.1	-		7.1
Длина	M1/	-	8.2	-	8.2
Ширина	M1/	-	10.5	-	10.5
Нижняя челюсть - Mandibula					
1. Альвеолярная длина	P/1-M/3	53.3	50.8	48.9	51.0
2. »	P/1-P/4	30.8	28.5	28.0	29.1
3. »	M/1-M/3	22.5	22.8	21.4	22.2
4. Длина диастемы	C/1-P/1	2.1	1.5	1.6	1.7
5. Высота ветви у P/2		11.6	11.0	12.0	11.5
6. Высота ветви у M/1		13.0	12.6	12.9	12.8
7. Длина M/1		14.5	14.3	-	14.4
8. Ширина M/1		5.6	5.4	-	5.5
3:2		73.1	80.0	76.4	76.5
5:2		37.7	38.6	-	38.2
8:7		38.6	37.8	-	38.2

* длина C1/-M2/ измерялась от заднего края альвеолы C1/.

нижними концами; большая берцовая - 1 целая, 2 диафиза с нижними концами; пяточная - 1 целая; таранная - 1 целая; метакарп 4 - 1 целый; метакарп 5 - 1 целый; метатарс 2 - 1 целый; метатарс 3 - 3 целых; метатарс 5 - 1 диафиз с верхним концом; фаланга 1 - 1 целая.

Современность: 18 черепов самцов и 20 черепов самок с Южного Ямала.

Возрастные особенности. У 2 позвонков из 40 не приросли диски; у 1 бедренной кости из 3 не прирос верхний эпифиз. Лучевые, локтевые, берцовые и метаподии имеют приросшие эпифизы.

Явные следы погрызов на костях отсутствуют. Порезы орудиями имеются на медиальной поверхности пластинки седалищной кости 2 тазовых костей; на основании переднего края ости лопатки и на медиальном крае суставной поверхности блоковой вырезки одной локтевой кости. Наличие

костей всех отделов скелета свидетельствует о том, что приносили целые тушки. В двух или трех случаях в слой попали нерасчлененные части тушек - части позвоночника с ребрами, возможно, части конечностей.

Размеры. Атлант (atlas). Признаки. Ширина, длина, высота, длина тела, ширина переднего и заднего суставов - 37,2; 18,6; 6,4; 15,0; 21,6; 17,5.

Лопатка (scapula). Признаки: длина наибольшая(1), длина шейки наименьшая(2), длина суставной головки с суставным бугром(3), высота(4) и ширина(5) суставной впадины. Экземпляр 1: 1 - 78,7; 2 - 13,7; 3 - 16,8; 4 - 15,0; 5 - 9,9. Экземпляр 2: 2 - 13,2; 3 - 15,6; 4 - 14,0; 5 - 9,6. Экземпляр 3: 2 - 12,8; 3 - 14,3; 4 - 12,7; 5 - 9,4. Экземпляр 4: 2 - 13,0; 3 - 15,4; 4 - 14,3.

Таз (сохае). Признаки: расстояние от центра вертлужной впадины до каудального края тела седалищной кости(1), длина(2) и ширина(3) запертого отверстия, кранио-каудальный(4) и дорсо-вентральный(5) диаметры

* - без обоих эпифизов. ** - без верхнего эпифиза. *** - без нижнего эпифиза.

суставной впадины, наименьшая ширина(6) и толщина(7) тела подвздошной кости. Экземпляр 1: 1 - 32,7; 2 -17,6; 3 - 14,1; 4 - 12,7; 5 - 12,3; 6 - 11,4; 7 - 4,6; экземпляр 2 : 2 - 21,3; 4 - 12,7: 5 - 12,2; 6 - 10,7; 7 - 4,3; экземпляр 3: 2 - 17,5; 3 - 12,3; 4 - 11,8; экземпляр 4: 4 - 10,8; 6 - 9,2; 7 - 4,2; экземпляр 5: 6 - 10,7; 7 - 5,0.

Пяточная (calcaneus).Признаки: длина и ширина наибольшие, ширина тела - 25,4 и 10,9; 3,8.

Таранная (talus). Признаки: длина кости и ширина блока - 15,7 и 9,3.

В литературе имеются данные о размерах костей конечностей самцов и самок современного песца совокупной выборки с территории тундр Евразии (Кузьмина, Саблин, 1993). Сравнение их с нашими данными (таблица 11) показывает одну интересную особенность последних. Средние значения размеров атланта, лопатки, локтевой, лучевой, большеберцовой и пяточной костей позднеголоценовой выборки меньше соответствующих средних значений объединенной выборки самцов и самок современного песца Евразии. Причем, за исключением двух признаков, они меньше средних значений признаков в выборке только самок. По критерию знаков эти различия статистически достоверны в первом случае на 1%, а во втором - на 5% уровнях значимости. Такое своеобразие позднеголоценовой выборки можно было бы отнести на счет ее малочисленности и попаданием в нее случайным образом остатков самок. С этим выводом не согласуются результаты сравнения размеров метаподий. Среди них есть как экземпляры меньше средних значений размеров современных самок, так и больше средних значений объединенной выборки современных самок и самцов. Причем, средние размеры Mt3 приближаются или не отличаются от средних значений в выборке самцов. В целом размеры метаподий позднеголоценовых и современных песцов различаются. Это несоответствие результатов сравнения размеров элементов дистальных и проксимальных отделов конечностей может быть объяснено двояко. В слой могли попадать почти исключительно проксимальные отделы конечностей самок и дистальные отделы как самок так и самцов. Такое объяснение по моему мнению маловероятно. Гораздо естественнее это объяснить своеобразным строением

Таблица 10.
Размеры верхней и нижней челюстей современного песца (Alopex lagopus) с Южного Ямала.

Признак	n	Lim	M±m	σ
Верхняя челюсть - Maxilla				
Альвеолярная длина M1/-M2/	38	10.3-12.5	11.3±0.08	0.52
Длина M1/	36	7.6-8.8	8.3±0.05	0.31
Ширина M1/	36	9.2-10.8	9.9±0.07	0.44
Нижняя челюсть - Mandibula				
1.Альвеолярная длина P/1-M/3	32	49.0-54.9	52.1±0.28	1.61
2.» P/1-P/4	36	27.6-31.7	29.8±0.17	1.03
3.» M/1-M/3	33	20.6-24.3	22.6±0.16	0.89
4.Длина C/1-P/1	36	0.9-2.8	1.70±0.08	0.51
5.Высота ветви перед P/2	36	10.3-12.4	11.5±0.12	0.64
6.» перед M/1	37	11.6-15.2	12.9±0.14	0.83
7.Длина M/1	35	12.9-14.9	13.9±0.10	0.58
8.Ширина M/1	37	4.9-6.0	5.4±0.04	0.24
3:2	32	68.0-82.0	73.8±0.54	3.07
5:2	36	34.0-42.0	38.3±0.33	1.98
8:7	35	36.0-42.0	38.5±0.27	1.58

конечностей позднеголоценового песца Ямала - относительно укороченными элементами проксимального отдела и относительно удлиненными элементами дистального отдела. Немногочисленность имеющегося сейчас позднеголоценового материала по песцу не позволяет, однако, с полной уверенностью принять второе объяснение.

Размеры верхней и нижней челюстей позднеголоценового песца приведены в таблице 9. Сравнение их с размерами современных песцов (табл. 10) показывает, что позднеголоценовый песец по рассмотренным признакам не отличается от современного.

Таким образом позднеголоценвый песец севера Западной Сибири, вероятно, не отличается от современного по размерам черепа. Можно предположить, что он имел относительно укороченные проксимальные и относительно удлиненные дистальные отделы конечностей по сравнению с современным.

Лисица Vulpes vulpes L., 1758. Материал. Поздний голоцен: череп мозговой - 5 фр.; Верхняя челюсть - 1 целая; M1/ - 1; нижняя челюсть - 1 целая; позвонки шейные - 3 целых; позвонки грудные - 2 целых; позвонки поясничные - 2 целых; позвонки хвостовые - 1 целый; ребро -1 целый и 1 фр.; таз - 1 целый; плечевая - 1 целая, 2 верхних конца, диафиз и верхний конец с диафизом; бедренная - 2 диафиза с нижним концом; лучевая - 2 целые и 1 нижний конец; локтевая - 1 целая и 2 верхних конца с диафизом; большая берцовая -1 целая и 1 диафиз; пяточная - 2 целые; метакарп 3 - 1 целый и 1 верхний конец с диафизом; метатарс 2 - 1 целый; метатарс 4 - 1 целый;

Таблица 11.
Размеры костей скелета песца (Alopex lagopus).

Кость	Признаки				
	1	2	3	4	5
Femur	-	-	7.2/6.6	17.3/-	-
»	-	-	7.2/6.9*	-	-
»	-	11.1	-	-	-
Radius	92.5	9.6/5.9	6.3/3.9	12.9/7.6	11.0/6.7
»	100.1	10.3/6.1	6.4/4.6	13.0/7.0	11.5/6.5
»	98.0	10.3/6.2	7.1/3.9	13.0/7.7	12.1/6.7
»	95.5	9.9/6.3	6.4/4.2	13.0/7.1	11.3/6.6.
Ulna	108.0	8.0/9.9	6.8/9.9	12.1/15.2	5.5/10.9
»	107.5	7.9/10.2	6.7/9.7	12.1/14.9	5.2/10.4
»	118.0	9.5/10.6	6.9/10.6	12.9/15.7	5.5/11.2
»	ca 114	8.8/10.8	7.0/10.9	13.0/15.5	6.1/11.5
»	ca 107	8.0/10.7	7.2/10.7	12.9/15.7	5.0/11.5
Tibia	123	-	6.5/6.8	12.6/-	-
»	-	-	6.6/6.0	-/8.5	-
»	-	-	6.6/6.2	13.7/8.9	
Mc IV	40.0	4.4/5.6	3.3/2.7	-	5.1/5.6
Mc V	34.1	6.1/5.5	3.8/2.2	-	5.7/5.1
Mt II	50.7	3.4/8.1	3.9/3.7	-	5.7/5.3
Mt III	56.1	5.0/8.6	4.1/2.9	-	5.3/5.9
»	51.2	5.1/-	3.9/3.0	-	5.1/5.6
»	53.8	-	3.9/3.3	-	4.9/5.1
Mt V	-	4.2/6.9	3.5/3.4	-	-

* - верхний эпифиз не прирос.

Признаки: 1 - длина наибольшая; 2 - ширина и поперечник верхнего конца (у бедра - передне-задний диаметр головки); 3 - ширина и поперечник диафиза минимальные; 4 - ширина и поперечник нижнего конца; 5 - то же нижнего сустава.

Локтевая: 1 - длина наибольшая; 2 - ширина и высота боковой вырезки наибольшие; 3 - минимальные поперечники кости на уровне блоковой вырезки и олекранона; 4 - наибольший поперечник кости на уровне крючковидного отростка и косая длиа олекранона от него же; 5 - ширина и поперечник верхнего конца.

метатарс ? - 1 диафиз; фаланга 1 - 3 целых; фаланга 2 - 1 целая.

Современность: 2 черепа самца и 1 неизвестного пола из района устья реки Юрибей (Средний Ямал) и 1 череп самки из района города Салехарда.

Возрастные особенности. Эмаль на зубах не стерта до дентина; все позвонки с эпифизами; у 1 из 1 ребра не приросла головка; на суставной впадине таза виден шов срастания костей; плечевая - 1 из 4 без верхнего

Таблица 12.
Размеры черепа лисиц (Vulpes vulpes) полуострова Ямал.

Признаки	Поздний голоцен		Современность			
Череп - Cranium						
1.Ширина в заглазничных отростках	33.8		34.8	34.1	35.9	34.7
2.Ширина заглазничная	23.8		23.1	23.6	22.2	21.9
3.Ширина в мыщелках	24.9		26.9	25.5	28.3	26.0
4.Длина C1/-M2/	52.2		55.4	53.5	54.8	56.4
5.Длина P1/-M2/	51.5		53.8	52.1	52.3	51.4
6.Длина P1/-P4/	38.2		41.7	40.8	39.8	38.3
7.Длина M1/-M2/	13.4		13.2	14.7	14.1	13.5
8.Длина P4/	13.0		13.7	14.7	13.8	13.3
9.Ширина P4/	7.2		8.0	7.4	7.7	6.7
10.Длина M1/	9.8	9.8	9.5	10.6	10.1	9.5
11.Ширина M1/	11.7	10.8	11.1	12.0	11.6	11.7
7:6	35.1		31.7	36.0	35.4	35.2
9:8	55.4		58.4	50.3	55.8	50.4
10:11	83.8	90.7	85.6	88.3	87.1	81.2
Нижняя челюсть - Mandibula						
1.Длина C/1-M/3	62.6		63.9	62.3	63.6	64.0
2.Длина P/1-M/3	58.8		60.9	59.8	59.7	59.5
3.Длина P/1-P/4	32.5		35.9	32.5	33.8	34.3
4.Длина M/1-M/3	26.5		26.1	27.6	26.5	25.2
5.Высота тела у P/2	12.3		12.4	12.1	12.4	11.6
6.Высота тела у M/1	14.4		14.0	13.1	13.5	13.4
7.Длина M/1	15.0		15.7	16.4	16.0	15.0
8.Ширина M/1	6.0		6.4	6.3	6.3	6.1
4:3	81.5		72.7	84.9	78.4	73.5
5:3	37.8		34.5	37.2	36.7	33.8
8:7	40.0		40.8	38.4	39.4	40.7

эпифиза; бедренная - 2 из 2 без нижнего эпифиза; лучевая - 2 из 3 без нижнего эпифиза; локтевая - 2 из 3 без бугра; берцовая - 1 из 1 без верхнего и нижнего эпифизов; пяточные - 2 из 2 с буграми; метаподии - 1 из 3 без эпифиза; фаланги 1 и 2 - все с эпифизами.

Кальцинированные кости - 1 фрагмент черепа. Погрызены хищниками - 4 кости: крыло таза; верхний конец плечевой; нижний конец бедренной и верхний конец локтевой. Порезы орудиями на 2 костях - под верхним суставом лучевой и в средней части полулунной вырезки локтевой кости. Тератология: порозные изменения на одной целой плечевой кости.

Таблица 13.
Размеры костей скелета лисицы (Vulpes vulpes).

Кость	Признаки				
	1	2	3	4	5
Humerus	-	17.2/25.7	-	-	-
Ulna	117.4	12.9/8.4	8.6/4.6	15.4/8.6	14.2/7.4
»	ca 94*	-	7.5/4.0	16.2/13.5	-
»	-	-	-	14.9/8.8	-
Femur	-	-	8.0/7.1*	-	-
Tibia	122*	-	7.3/7.1	-	-
Mc III	50.0	4.7/6.4**	3.4/2.8	5.9/-	5.2/5.7
»	-	5.9/7.5	4.3/3.5	-	-
Mt II	64.7	4.0/9.5	4.8/3.8	7.0/-	6.5/6.3
Mt IV	57.6***	4.1/8.4	4.2/3.5	6.8/7.3	-

* - верхний и нижний эпифизы не приросли.
** - измеряется без латерального бугорка на дорсальной поверхности.
*** - нижний эпифиз не прирос; признак 2 измеряется без бугорка на медиальной стороне.
Признаки: 1 - длина наибольшая; 2 - ширина и поперечник верхнего конца; 3 - ширина и поперечник диафиза по средине; 4 - ширина и поперечник нижнего конца; 5 - ширина и поперечник нижнего эпифиза.

Наличие элементов всех отделов скелета свидетельствует, что сюда приносили целые тушки, кости молодых особей указывают на то, что часть животных добыта в конце лета - начале осени.

Размеры. Таз (coxae): длина и ширина запертого отверстия - 15,6 и 12,3; диаметр суставной впадины кранио-каудальный и дорсо-вентральный - 12,7 и 12,6; наименьшие ширина и толщина тела подвздошной кости - 10,9 и 4,9.

Плечевая (humerus): наибольшая ширина и поперечник верхнего конца, 2 экземпляра - 19,0 и 25,7; 17,9 и 22,7; ширина нижнего конца - 18,0.

Локтевая (radius). Кость без верхнего и нижнего эпифизов: Высота блоковой вырезки - 12,0; ее ширина минимальная - 4,4; ширина лучевой вырезки - 9,1; минимальный поперечник кости на уровне блоковой вырезки - 7,9. Кость без верхнего эпифиза, те же признаки: 12,2; 5,4; 8,9; 8,3. Кость с эпифизами, те же признаки: 12,5; 5,8; 9,8; 8,6.

Пяточная (calcaneus; dex. и sin.): Длина наибольшая - 31,9 и 31,8; ширина наибольшая - - и 14,3; ширина тела наименьшая - 5,2 и 5,1. Размеры остальных костей приведены в таблице 13.

Имеющийся материал как по позднеголоценовой, так и по рецентной лисице лесотундры и тундры Ямала очень невелик. Сравнение размеров их черепов и нижних челюстей (табл. 12) показывает, что позднеголоценовые остатки принадлежат относительно мелким особям, но в целом их размеры

попадают в пределы изменчивости рецентных особей. Оценить значимость уклоняющихся значений невозможно из-за малочисленности материала.

Лисица в настоящее время заселяет всю территорию лесотундры (Корытин и др., 1995).

Соболь или куница - Martes sp. Материал: череп мозговой - 3 фр.; верхняя челюсть - 1 фр.; нижняя челюсть - 2 целых зубных ряда и 1 фр.; C1/ - 1; атлант - 1 целый; эпистрофей - 1 целый; позвонок поясничный - 2 целых; лопатка - 2 целые; таз - 3 целых и 2 суставных впадины; плечевая - 3 целых и 2 нижних конца с диафизом; лучевая - 2 целых; локтевая - 2 целых и 1 верхний конец с диафизом; бедренная - 3 целых и 2 верхних конца с диафизом; большая берцовая - 3 целых, 1 нижний конец с диафизом и 1 диафиз; малая берцовая - 1 целая; метатарс 3 - 1 целый; метатарс 4 - 1 целый. Найдена часть скелета, состоящая из: 4 фр. черепа; 1 фр. нижней челюсти; 1 шейного, 14 грудных и хвостовых позвонков; 15 ребер; 2 элементов грудины; 2 лопаток, 2 плечевых, 2 лучевых и 2 локтевых костей; 1 бедренной кости; 2 большеберцовых костей; 1 малой берцовой; 2 таранных и 1 пяточной костей; 1 карпальной и 1 тарзальной костей; 1 Mc2, 2 Mc4 и 2 Mc5; 2 Mt1, 2 Mt2, 1 Mt3, 2 Mt4 и 2 Mt5; фаланга 1 - 7; фаланга 3 - 1 экземпляр. Часть костей повреждена в процессе раскопок.

Возрастные особенности. Из изолированных костей среди позвонков - 1 из четырех имеет неприросшие диски; все трубчатые кости имеют приросшие эпифизы. Среди костей части скелета приросли: все головки ребер; все передние диски позвонков; бугры у лопаток, локтевых и пяточных костей; верхний эпифиз лучевых и нижний эпифиз плечевых костей; верхние эпифизы у всех фаланг 1 и у одной фаланги 2; нижние эпифизы у 2 метакарпальных и 2 метатарсальных костей.

Следы погрызов хищниками имеются на одной тазовой, одной плечевой и одной большеберцовой костях. На одной бедренной кости имеется порез орудием вдоль по дну желоба суставного блока и на нижней стороне шейки головки. Одна бедренная кость имеет залощеные гребни суставного блока и порезы на нижней стороне шейки головки. У двух плечевых костей имеется надблоковое отверстие. У особи, которой принадлежала часть скелета, были сломаны два ребра, которые позднее срослись. Судя по сохранности материала, в слой попадали и крупные части (целые ?) тушек, иногда преднамеренно расчлененные.

Методика видового определения соболя и куницы по костям посткраниального скелета не разработана. Видовое определение возможно по черепу (Новиков, 1956) и нижней челюсти (Паавер, 1965). Обе относительно целые нижние челюсти и фрагмент челюсти от части скелета принадлежат соболю. Ему же, судя по строению P4/, принадлежит фрагмент верхней челюсти. В 15-18 веках ареал соболя занимал всю северную тайгу и лесотндру Западной Сибири, в то время как куница здесь отсутствовала (Кириков, 1960). Появление ее здесь произошло в последние 100 лет (Млекопитающие Советского Союза. 1962) Основываясь на этих фактах, я полагаю, что все рассматриваемые остатки рода Martes принадлежат соболю.

Размеры. Череп (cranium). Череп от части скелета: ширина слухового барабана - 14,4; ширина в мыщелках - 20,8. Верхняя челюсть (maxilla): длина P1/ - P4/; длина и ширина P4/ - 18,6; 8,0 и 4,8. Ширина слухового барабана - 12,4.

Нижняя челюсть (mandibula). Признаки: 1 - длина от заднего края альвеолы C/1 до заднего края суставного отростка; 2 - длина P/1 - M/2; 3 - длина P/1 - P/4; 4 - длина M/1 - M/2; 5 - длина основания венечного отростка; 6 - расстояние от альвеолы M/2 до заднечелюстного отверстия; 7 - высота тела между P/2 и P/3; 8 - высота тела за M/1; 9 - длина и ширина M/1. Экземпляр 1: 1 - 49,2; 2 - 29,5; 3 - 17,2; 4 - 12,8; 5 - 16,1; 6 - 10,0; 7 - 8,7; 8 - 9,2; 9,6 и 4,4. Экземпляр 2: 4 - 13,9; 5 - 14,0; 6 - 8,6; 7 - 8,9; 8 - 8,2.

Атлант (atlas). Признаки: ширина, длина, высота, длина тела, ширина переднего и заднего суставов - 28,8; 15,2; 12,4; 4,2; 20,5; 13,4.

Эпистрофей (axis). Признаки: длина тела, ширина тела минимальная, ширина сустава - 20,0; 9,5; 13,0. Малая берцовая (fibula). Признаки: длина - 80,3. Метатарс (metatars). Признаки: длина Mt3 - 33.9; Mt4 -31,2. Размеры костей части скелета. Пяточная (calcaneus): длина - 18.6; ширина наибольшая - 10.1; ширина тела - 2.7. Таранная (talus) правая и левая: Длина - 13.0 и 13.0; ширина блока - 6.0 и 6.0. Метакарп 2: длина - 20.5; Метакарп 4: длина - 24.5; Метатарс 1 : длина - 22.9. Размеры остальных костей приведены в таблице 14.

Размеры черепа позднеголоценового соболя весьма крупные. По ширине в мыщелках он близок к максимальным значениям этого признака у современных соболей из бассейна рек Казым и Назым, а ширина его слуховых барабанов превышает максимальные значения у современных соболей (Монахов, 1995).

Горностай - Mustela erminea L, 1758. Материал: целая нижняя челюсть и целая бедренная кость с диафизами. Размеры. Нижняя челюсть (mandibula): длина наибольшая - 26,2; альвеолярная длина P/2-M/2 - 12,8; высота тела перед P/4 - 4,5; тоже за M/2 - 5,4; высота коронарного отростка -12,7; длина и ширина M/1 - 5,8 и 2,1. Бедренная кость (femur): длина наибольшая - 39,2; передне - задний диаметр головки - 3,9; ширина и поперечник диафиза по средине - 3,0 и 2,7; ширина нижнего конца - 7,3. В настоящее время обитает по всей лесотундровой зоне (Корытин и др., 1995).

Выдра - Lutra lutra L., 1758. Материал: фр. тела левой нижней челюсти. До настоящего времени этот вид в очень небольшом количестве населяет лесотундровую зону Западной Сибири (Рахманин, 1959).

Медведь бурый - Ursus arctos L., 1758. Материал: диафиз с дистальным концом и эпифизом малой берцовой кости. Поперечник нижнего конца - 24,5 мм. Медведь до настоящего времени заселяет всю лесотундровую зону (Корытин, Добринский, Данилов и др., 1995).

Тюлень - Phoca sp. Материал: одна кальцинированная фаланга III. Из видов ластоногих, населяющих в настоящее время Карское море, в опресненных водах Обской губы обитает только нерпа - Phoca hispida (Млекопитающие Советского Союза. 1976). По все видимости, эта фаланга принадлежит данному виду.

Таблица 14.
Размеры костей скелета соболя (Martes zibellina).

Кость	Признаки						
	1	2	3	4	5	6	7
Scapula	43.3	24.0	-	-	-	-	
»	42.8	-	10.7	9.3	6.2	9.0	
» *	-	-	11.4	10.3	6.7	9.4	
Coxae	51.8	-	9.8	8.0	8.0	7.2	3.9
»	56.5	15.9	-	9.1	9.0	8.2	4.0
»	-	-	-	8.7	8.7	7.5	3.7
»	-	-	-	9.0	8.9	7.5	3.8
»	-	-	-	8.8	8.4	-	-
Humerus	60.9	10.5	11.0	4.0	12.6	9.0	
»	65.7	11.4	12.4	4.2	14.0	10.0	
» *	64.1	-	-	4.5	14.7	11.2	
»	ca 67	-	-	4.8	13.4	-	
»	-	-	-	-	16.5	11.6	
»	-	-	-	-	12.7	9.0	
Radius	56.5	6.7	4.4	2.8	8.5	5.5	7.2
»	55.1	6.8	4.7	3.0	8.8	5.8	7.5
» *	49.6	6.5	4.6	3.0	-	-	-
Ulna	68.1	6.9	6.5	4.7	8.3	8.2	6.0
»	65.8	7.0	6.5	5.0	8.6	7.8	6.7
»	-	6.6	7.0	5.0	8.5	8.2	-
» *	58.7	6.9	6.7	4.7	8.1	7.9	-
Femur	67.5	6.5	12.8	4.4	4.0	11.7	-
»	71.9	7.0	13.3	4.8	4.7	12.5	-
»	74.2	7.0	-	4.7	4.6	12.8	-
»	-	6.8	14.2	-	-	-	-
»	-	-	-	5.5	4.6	-	-
» *	65.6	-	-	5.3	4.7	-	-
Tibia	76.3	12.9	4.5	4.7	9.4	6.4	9.1
»	72.5	11.7	3.9	4.7	8.7	6.3	8.7
»	75.5	12.0	4.1	4.5	8.8	6.5	8.8
»	-	-	-	-	10.6	7.0	10.3
»	-	-	4.1	4.7	-	-	-
» *	71.9	-	4.4	4.8	-	-	-

* - кости от части скелета.

Лопатка: 1 - длина; 2 - ширина; 3 - высота суставной впадины с лопаточным бугром; 4 - высота сустава; 5 - ширина сустава; 6 - высота шейки.

Таз: 1 - длина; 2 - длина запертого отверстия; 3 - его ширина; 4 - краниокаудальный диаметр суставной впадины; 5 - ее дорсо-вентральный диаметр;

6 - наименьшая ширина тела подвздошной кости; 7 - его наименьшая толщина.
Плечевая: 1 - длина наибольшая; 2 - ширина верхнего конца; 3 - его поперечник; 4 - ширина диафиза минимальная; 5 - ширина нижнего конца; 6 - ширина нижнего сустава.
Лучевая: 1 - длина; 2 - ширина верхнего конца; 3 - его поперечник; 4 - ширина диафиза посредине; 5 - ширина нижнего конца; 6 - его поперечник; 7 - ширина нижнего сустава.
Локтевая: 1 - длина; 2 - ширина блоковой вырезки; 3 - ее высота; 4 - минимальный поперечник кости на уровне блоковой вырезки; 5 - наибольший поперечник на уровне крючковидного отростка; 6 - высота олекранон; 7 - поперечник нижнего конца от крючковидного отростка до вершины бугра.
Бедренная: 1 - длина; 2 - пере11дне-задний диаметр головки; 3 - поперечник верхнего конца; 4 - минимальный диаметр диафиза; 5 - поперечник на этом же уровне; 6 - ширина нижнего конца.
Большая берцовая: 1 - длина; 2 - ширина верхнего конца; 3 - ширина диафиза минимальная; 4 - поперечник диафиза на том же уровне; 5 - ширина нижнего конца; 6 - поперечник нижнего конца; 7 - ширина нижнего сустава.

Морж - Odobenus rosmarus L.,1758. Материал: обработанный фр. клыка. Морж не обитает в опресненных водах (Млекопитающие Советского Союза, 1976), поэтому он не населял Обскую губу. Кость могла быть доставлена в устье Оби только с западного берега Ямала.

Лось - Alces alces L., 1758. Материал. Состав элементов скелета приведён в таблице 1. Плечевая кость представлена фр. верхнего конца с эпифизом; 1 фр. лучевой имеет верхний эпифиз; 1 фр. берцовой является частью отпавшего верхнего эпифиза; пяточной кости принадлежит фр. отпавшего бугра; 1 фр. плюсневой кости происходит от новорожденной особи; 1 фр. фаланги1 и фаланга2 имеют эпифизы; фаланга2 и 1 фаланга3 являются фалангами бокового пальца. Череп представлен только 2 фр. подъязычных костей. Кости сильно раздроблены, около трети имеют следы погрызов крупных хищников.

Размеры. Задняя фаланга 1 (phalanx 1, post.): длина саггитальная и ширина нижнего конца - 81.2 и 31.3. Задняя фаланга 3 (phalanx 3, post): длина подошвы наибольшая - 91.5; длина саггитальная - 88.5; ширина подошвы наибольшая (по середине) - 26.2; высота - 40.8; высота иширина сустава - 34.0 и 28.9.

Лось в настоящее время распространен по всей зоне лесотундры (Корытин и др., 1995).

Северный олень -Rangifer tarandus L., 1758. Материал. В таблице 15 приведено количество элементов скелета и степень их раздробленности. Выделена категория "целые" кости. К ней отнесены как собственно целые кости, так и их крупные фрагменты. Среди костей лицевого черепа имеется 1 целый зубной ряд верхней челюсти. Среди лопаток к ним отнесены целые (2 экземпляра) и целые суставные впадины (21 экземпляр); среди тазовых

Таблица 15.
Состав элементов скелета северного оленя (Rangifer tarandus).

Кость	Це лая	Фрагмент		Кость	Це-лая	Фрагмент	
		экз.	%%			экз.	%%
Cornu	0	70	100	Tibia: pr.	6	8	57.1
Neurocranium	0	20	100	» dia.	11	184	94.4
Splanchnocranium	0	13	100	» dis.	31	19	38.0
Mandibula	0	14	100	Calcaneus	21	19	47.5
Dentes	5	1	16.7	Talus	28	3	9.7
Vertebrae	30	108	78.3	Carpalia			
Costae	4	392	98.9	Tarsalia			
Sternum	0	23	100	Sesamoidea			
Scapula	24	89	79.0	Phalanx 1,2,3-red.	68	7	9.3
Coxae	9	51	85.0	Metacarpus: pr.	4	5	55.6
Humerus: pr.*	10	18	64.3	» dia.	1	28	96.6
» dia.	18	94	83.9	» dis.	4	1	20
» dis.	27	17	38.6	Metatarsus: pr.	9	16	64.0
Ulna: pr.	10	12	54.5	» dia.	13	257	95.2
» dia.	2	40	95.2	» dis.	18	17	48.6
» dis.	15	5	25.0	Phalanx 1	13	47	78.3
Radius**	11	17	60.7	Phalanx 2	19	18	48.6
Femur: pr.	17	12	41.4	Phalanx 3	11	0	0
» dia.	8	180	95.7	Metapodia***	10	11	100
» dis.	6	15	71.4	Грифельные	3	3	50.0

* - pr. - проксимальный конец; dia - диафиз; dis - дистальный конец;
** - к группе «целые» отнесены проксимальные концы, диафизы и собственно целые кости.
*** - включает неопределимые точнее фрагменты пястной и плюсневой костей

Таблица 16.
Состояние эпифизов костей скелета северного оленя (Rangifer tarandus).

Кость	Прирос	Не прирос		Кость	Прирос	Не прирос	
	экз.	экз.	%%		экз.	экз.	%%
Vertebra	39	34	46.6	Femur**	7	10	58.8
Costae	21	12	36.4	Tibia*	8	7	46.7
Humerus*	14	11	44.0	» **	33	8	19.5
» **	30	3	9.1	Calcaneus	8	10	55.6
Radius*	16	0	0	Metapodia**	26	13	33.3
» **	7	8	53.3	Phalanx 1*	29	5	14.7
Ulna*	4	2	33.3	Phalanx 2*	35	4	10.3
Femur*	14	12	46.2				

* - эпифиз prox. ** - эпифиз dist.

костей все "целые" также представлены целыми суставными впадинами; среди плечевых 1 целая кость, которая отнесена к проксимальному концу; среди локтевых к целым отнесены 1 целая кость и целые верхние концы с суставом; у трубчатых костей и метаподий фрагментарность рассматривается на уровне их частей - верхнего и нижнего концов и диафиза, причем к целым диафизам отнесен любой его фрагмент, у которого стенки замкнуты. Рога представлены только малыми фрагментами. Следует отметить весьма сильную раздробленность, какая бывает у "кухонных отбросов".

По этому показателю можно выделить несколько групп (табл. 15): 1 - все экземпляры целые, куда входит только фаланга 3; 2 - очень слабо раздроблены (до 10%), которую составляют таранная, карпальные, тарзальные, сезамовидные кости и редуцированные фаланги 1-3; 3 - средне раздроблены, куда входят пяточная кость (47.5%) и фаланга 2 (48.6%); 4 - раздроблены выше среднего, которая включает метакарпальную (57.4%), лучевую (58.2%), плечевую (69.3%), локтевую (60.7%), берцовую (63.2%), метатарзальную (63.3%), и бедренную (69.5); 5 - сильно раздробленные, куда входят позвонки (78.3%), фаланга 1 (78.3%) и таз (85.0%); 6 - очень сильно раздробленные, которая включает ребра (98.9%) и 7 - целые экземпляры отсутствуют, куда входит череп (0%).

Анализ соотношения остатков разных отделов скелета показывает, что среди них непропорционально мало костей черепа (табл. 2). Вероятно, черепа захоранивались отдельно. Соотношения правых и левых элементов определено по материалам рскопок 1993 и 1994 годов. Плечевая: правых - 57, левых - 41; лучевая, соответственно - 24 и 10; локтевая - 9 и 5; лопатка - 31 и 30; тазовая - 13 и 16; бедренная - 50 и 41; берцовая - 84 и 79; пяточная - 11 и 9; таранная - 9 и 9; метаподии - 50 и 57 экземпляров. Очевидно, что соотношение элементов очень близко к 1:1, т.е. на поселение доставлялись целые туши и здесь разделывались. При этом головы отделялись и, вероятно, складывались в определенных местах. Остальная часть туши разделывалась и съедалась, а кости выбрасывались в отходы. Об этом свидетельствует тот факт, что более 25% костей погрызены собаками. Часть костей шла на изготовление изделий - примерно 5% костей имеют следы обработки орудиями. На поселении найдены элементы оленьей упряжи ( ), что указывает на наличие у его населения домашних оленей. Таким образом, среди остатков есть кости и дикой и домашней формы. Однако, последних очень немного, так как до 18 в. н.э. на севере Западной Сибири отсутствовало крупнотабунное оленеводство, а оленей держали по нескольку особей на семью для транспортировки грузов (Крупник, 1989).

Анализ состояния эпифизов (табл. 16) показывает (Млекопитающие Якутии, 1971), что особям в возрасте до 1 года принадлежит 9.1% остатков (доли вычислены отдельно в каждой возрастной группе); до 2 лет - 12.5%; до 3 лет - 26.4%; до 4 лет - 50.9%; до 5 лет - 48.0%. Очевидно, что особей до года добывалось очень немного. Большая часть особей, вероятно не менее 50%, добывалась в возрасте от 2 до 5 лет.

Таблица 17.

Размеры отдельных костей скелета северного оленя (Rangifer tarandus).

Признаки	Экземпляры							
Атлант - Atlas								
Ширина наибольшая	80.5	94.5	135*	93*	92*	100*	100*	100*
Высота наибольшая	45.6	52.0	55.3	46.3	44.0	-	-	-
Длина наибольшая	61*	72.0	100*	69*	65*	78*	-	72*
Ширина краниального сустава	-	71.0	73.7	61.7	63.0	-	-	-
Ширина каудального сустава	52.4	-	64.7	-	53.7	-	-	-
Ширина по for.alare	50.3	43.0	52.2	44.7	47.0	-	-	-
Длина areus	25.5	31.4	35.5	31.5	31.2	33.4	-	-
Аксис - Axis								
Длина тела					-	89.1	74*	
Ширина краниального сустава					64.0	75.4	57.9	
Ширина тела по поперечным отверстиям					36.0	43.7	36.1	
Ширина тела по pr.articularis caudalis					-	50.7	38	
Ширина тела по pr.transversus					-	82.0	-	
Коленная чашечка - Patella								
Ширина суставной поверхности	24.7	25.2	21.3	25.7	-	27.5		
Толщина передне-задняя	22.7	25.7	22.1	24.8	26.7	25.1		
Фаланга 3 передняя - Phalanx 3 anterior								
Длина наибольшая					43.5	40.8	37.3	
Длина саггитальная					41.6	39.0	37.0	
Ширина подошвы					16.9	16.6	13.7	
Ширина сустава					15.5	15.4	14.4	
Высота сустава					19.0	18.7	18.8	

* - не точно определённые значения.

Размеры костей приведены в таблицах 17 и 18. Фрагменты черепа, пригодные для промеров, одиночны. Имеется основание рога с большим и малым диаметром 43 и 42 мм. Альвеолярная длина зубного ряда верхней челюсти - 84.5 мм; премоляров и моляров у нее же - 38.7 и 46.5 мм. Размеры трех фрагментов нижней челюсти: альвеолярная длина зубного ряда, премоляров и моляров одной челюсти - 84.5; 42.0 и 60.0 мм; то же премоляров и моляров у двух фрагментов - 40.0 и 57.6 мм. Коронарная длина и ширина и длина по шейке двух зубов М3/: 16.7; 15.6; 14.7 и 17.1; 15.6; 14.9 мм. То же у двух М/3: 22.0; 10.3; 21.6 и два последних признака - 10.0; 20.3 мм. Среди трубчатых костей полную длину оказалось возможным промерить только у одной пястной кости - 225.5 мм и минимальная ширина диафиза - 24.0 мм.

Таблица 18.
Размеры костей скелета северного оленя (Rangifer tarandus).

Признаки	n	Lim	M±m	σ
Лопатка - Scapula				
Высота сустава через шишковидный бугор	10	43.5-53.1	47.6±0.81	2.55
Высота суставной поверхности	9	36.6-41.1	37.8±0.56	1.67
Ширина сустава	10	29.0-36.4	32.6±0.76	2.40
Высота шейки	15	28.0-42.2	33.9±1.14	4.43
Таз - Coxae				
Диаметр сустава передне-задний	7	29.1-38.3	32.8±1.11	2.93
Наименьшая высота тела подвздошной кости	4	22.7-27.3	24.7	
Ширина тела в этом же месте	4	11.3-14.3	12.8	
Плечевая - Humerus				
Ширина нижнего конца	13	42.0-55.4	48.9±1.18	4.26
Поперечник нижнего конца наибольший	17	45.3-57.9	51.5±0.83	3.40
Диаметр блока наибольший	18	30.4-40.3	35.3±0.63	2.66
Дорсо-вентральный диаметр блока по средине	18	23.3-31.1	26.7±0.44	1.89
Лучевая - Radius				
Ширина верхнего конца	7	42.1-49.0	45.7±1.00	2.64
Ширина верхнего сустава	7	39.8-45.4	42.9±0.78	2.05
Поперечник верхнего конца	8	25.2-30.4	27.1±0.60	1.71
Ширина нижнего конца	7	38.7-47.8	43.7±1.27	3.35
Локтевая - Ulna				
Высота полулунной вырезки	7	23.5-29.0	26.0±0.65	1.72
Ширина сустава полулунной вырезки	7	13.3-15.1	14.4±0.23	0.62
Бедренная - Femur				
Передне-задний диаметр головки	6	29.9-34.9	32.4	
Берцовая - Tibia				
Ширина нижнего конца	22	36.8-46.1	41.0±0.45	2.12
Поперечник нижнего конца	20	31.2-37.9	33.0±0.37	1.64
Пяточная - Calcaneus				
Длина наибольшая	5	89.0-100.5	95.5	
Ширина наибольшая	6	28.5-35.9	32.8	
Ширина тела наименьшая	11	9.6-13.8	11.8±0.44	1.46
Поперечник бокового отростка	11	32.7-40.4	36.2±0.64	2.11
Центральная кость заплюсны - Os tarsi centrale				
Ширина наибольшая	9	31.2-44.1	36.8±1.40	4.19
Поперечник наибольший	10	29.3-39.3	34.1±1.02	3.24

Таблица 18.
Продолжение.

Признаки	n	Lim	M±m	σ
Таранная - Talus				
Длина латеральная	21	43.0-52.9	47.9±0.55	2.50
Длина медиальная	22	34.6-41.9	37.8±0.45	2.13
Длина саггитальная	21	41.8-49.1	44.4±0.48	2.20
Ширина дистальная	20	27.6-34.7	29.9±0.42	1.87
Поперечник латеральный	20	24.4-29.5	26.5±0.30	1.36
Пясть - Metacarpus 3+4				
Ширина верхнего конца	2	36.4;36.4	36.4	
Поперечник верхнего конца	3	25.8;26.6; 27.0	26.5	
Ширина нижнего эпифиза	4	36.7;42.7; 43.4;44.0	41.7	
Плюсна - Metatarsus 3+4				
Ширина верхнего конца	17	29.6-38.5	33.7±0.60	2.47
Ширина нижнего эпифиза	7	41.9-46.5	44.1±0.70	1.86
Фаланга 1 - Phalanx 1				
Ширина нижнего сустава	20	17.1-22.2	18.8±0.29	1.30
Поперечник нижнего сустава	17	11.9-16.2	13.5±0.25	1.04
Фаланга 1 передняя - Phalanx 1 anterior				
Длина наибольшая	2	52.6-53.6	52.1	
Длина саггитальная	5	45.3-50.2	47.8	
Ширина верхнего конца	5	21.9-23.1	22.6	
Поперечник верхнего конца	5	21.8-25.1	23.1	
Ширина диафиза минимальная	5	13.9-16.4	15.3	
Ширина нижнего конца	3	18.2-20.7	19.1	
Поперечник нижнего конца	3	12.7-14.5	13.3	
Фаланга 1 задняя - Phalanx 1 posterior				
Длина наибольшая	5	55.4-58.4	56.8	
Длина саггитальная	7	48.7-52.5	50.8±0.55	1.45
Ширина верхнего конца	9	20.3-24.5	21.8±0.48	1.45
Поперечник верхнего конца	8	21.4-25.5	22.7±0.60	1.69
Ширина диафиза минимальная	6	13.2-15.3	13.9	
Ширина нижнего конца	4	17.6-19.4	18.4	
Поперечник нижнего конца	3	13.0-13.4	13.2	
Фаланга 2 - Phalanx 2				
Ширина верхнего конца	21	17.3-21.7	19.1±0.25	1.15
Ширина нижнего конца	20	18.5-23.8	20.4±0.30	1.32
Фаланга 2 передняя - Phalanx 2 anterior				
Длина общая	4	39.1-42.7	40.8	
Длина саггитальная	4	37.1-41.2	38.8	

Таблица 18.
Продолжение.

Фаланга 2 передняя - Phalanx 2 anterior				
Ширина верхнего конца	4	18.8-20.2	19.5	
Поперечник верхнего конца	4	19.1-21.1	20.5	
Ширина диафиза минимальная	4	13.8-14.3	14.0	
Ширина нижнего конца	4	17.0-18.5	17.6	
Поперечник нижнего конца	4	19.6-21.0	20.3	
Фаланга 2 задняя - Phalanx 2 posterior				
Длина общая	9	38.5-43.3	41.1±0.56	1.69
Длина саггитальная	10	36.7-46.4	40.3±0.86	2.72
Ширина верхнего конца	9	17.3-19.8	18.6±0.33	0.98
Поперечник верхнего конца	8	18.5-21.1	19.8±0.28	0.80
Ширина диафиза минимальная	9	11.1-13.9	12.5±0.28	0.85
Ширина нижнего конца	10	14.7-18.7	16.3±0.38	1.21
Поперечник нижнего конца	9	17.4-21.8	19.4±0.43	1.28
Фаланга 3 задняя - Phalanx 3 posterior				
Длина наибольшая	6	38.8-48.8	43.6	
Длина саггитальная	5	37.2-46.8	41.9	
Ширина подошвы	6	15.7-18.7	16.6	
Ширина сустава	6	15.0-18.0	16.0	
Высота сустава	6	17.7-21.8	19.7	

В литературе имеются немногочисленные данные о размерах костей позднеголоценовых северных оленей из таежной зоны Западной Сибири (Косинцев, 1995) и лесной зоны Восточной Европы (Цалкин, 1962). Их средние и максимальные значения превышают соответствующие размеры костей позднеголоценового северного оленя из лесотундры. Размеры костей современного тундрового подвида - R. t. tarandus L. заметно меньше размеров костей лесного подвида R. t. fennicus Lonnb. (Кузьмина, 1971; Соколов,Чернявский, 1962) и очень близки к размерам костей позднеголоценового северного оленя из лесотундры. Это позволяет считать, что в позднем голоцене в лесотундре обитала тундровая форма северного оленя.

Мамонт - Mammuthus primigenius Blum., 1799. Материал: фрагмент бивня. С древности население Западной Сибири использует мамонтовые бивни для изготовления изделий. Вероятно и этот фрагмент был принесен на поселение с этой целью.

Фаунистический анализ

Видовой состав крупных млекопитающих начала позднего голоцена (таблица 19) свидетельствует, что ядро териофауны лесотундры Западной Сибири того времени и современной - одно и тоже. Имеющиеся отличия связаны с влиянием ряда факторов.

Таблица 19.
Видовой состав костных остатков из местонахождения Усть-Полуй и современной фауны крупных млекопитающих лесотундры Западной Сибири.

Вид	Кол-во костей	
Заяц-беляк - Lepus timidus L., 1758	393/16	+
Белка - Sciurus vulgaris L., 1758	11/4	+
Бобр - Castor fiber L., 1758	193/10	-
Водяная полёвка - Arvicola terrestris L., 1758	28/5+3*	+
Волк - Canius lupus L., 1758	-	+
Песец - Alopex lagopus L., 1758	109/4	+
Лисица - Vulpes vulpes L., 1758	43/3	+
Бурый медведь - Ursus arctos L., 1758	1/1	+
Соболь - Martes zibellina L., 1758	3/2+1	-
Соболь ? - Martes (zibellina ?)	36/3	-
Горностай - Mustela erminea L., 1758	2/1	+
Ласка - Mustela nivalis L., 1758	-	+
Выдра - Lutra lutra L., 1758	1/1	+
Морж - Odobenus rosmarus L., 1758	1/1	-
Нерпа (кольчатая ?) - Phoca (hispida ?)	1/1	+
Лось - Alces alces L., 1758	28/3	+
Северный олень - Rangifer tarandus L., 1758	2290/64	+
Собака - Canis familiaris L., 1758	690/31	+
Мамонт - Mammuthus sp.	1	
Млекопитающие,ближе не определённые -Mammalia indet.	1368	
Птицы, ближе не определённые - Aves indet	1981	
Рыбы, ближе не определённые - Pisces indet	4224	

В числителе - количество остатков; в знаменателе - минимальное количество особей.
+ - вид присутствует в современной фауне.
- - вид отсутствует в современной фауне.
* - крупные части скелетов.

Первый фактор - тафономический, который включает избирательность накопления костей в слое и их сбора при раскопках. Трудно предположить, что в начале позднего голоцена в лесотундре не обитали волк, росомаха и

ласка. Отсутствие остатков первых двух видов, вероятно связано с какими-то особенностями функционирования памятника как святилища, а отсутствие костей ласки может быть связано с ненахождаемостью их из-за мелких размеров. Попадание в слой остатков моржа и мамонта несомненно связано с деятельностью человека.

Второй фактор, определивший различие состава фаун - сокращение ареалов в результате прмысловой деятельности человека. Как уже отмечалось, соболь и бобр были полностью истреблены в 18 веке. Реакклиматизация соболя в северотаежной зоне, которая была проведена в 20 веке, не привела к полному восстановлению ареала. Сейчас он охватывает только южные районы лесотундры (Млекопитающие Советского Союза, 1967).

Анализ подвидового состава териофауны начала позднего голоцена затруднен в связи с малыми выборками по большинству видов. Сейчас, вероятно, уже можно говорить о принадлежности северного оленя к подвиду R. t. tarandus L., 1758; заяц ближе к лесному западносибирскому подвиду L. t. timidus L., 1758; бобр близок к позднеголоценовым бобрам тайги Западной Сибири; соболь имел заметно большие размеры некоторых признаков по сравнению с современным северотаежным, но его подвидовой статус пока определить затруднительно. Вероятно, морфологическим своеобразием отличался от современного и позднеголоценовый песец лесотундры.

Заканчивая рассмотрение фауны крупных млекопитающих лесотундры Западной Сибири в начале позднего голоцена, можно заключить, что она еще не бала тождественна ни типичной позднеголоценовой фауне, которая должна сформироваться в середине этого периода, ни современной, которая сформировалась под влиянием антропогенного фактора в историческое время.

Работа выполнена по проекту № 96-04-50990.

Литература

Кириков С.В. Изменения животного мира в природных зонах СССР: Лесная зона и лесотундра. - М.: Изд-во АН СССР, 1960. - 156 с.

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

Корытин Н.С., Добринский Л.Н., Данилов А.Н., Добринский Н.Л., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Павлинин В.В., Сосин В.Ф., Шиляева Л.М. Млекопитающие // Природа Ямала. - Екатеринбург, 1995. - С.226-270.

Косинцев П.А. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. - Свердловск, 1988. - С.32-51.

Косинцев П.А. Костные остатки из поселений железного века Нарымского Приобья // Тр. Том. гос. объед. историко-архитектур. музея. - 1995. - Т.7. С.65-74.

Крупник И.И. Арктическая этноэкология. - М. Наука, 1989. - 272 с.

Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. - Л., 1971. - С.44-122.

Кузьмина И.Е., Саблин М.В. Песцы позднего плейстоцена верховьев Десны // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. -. СПб., 1993. - С.93-104.

Млекопитающие Советского Союза: Парнокопытные и непарнокопытные. - М.: Высш. шк., 1961. Т.1. - 776 с.

Млекопитающие Советского Союза: Морские коровы и хищные. - М.: Высш. шк., 1967 - Т.2, ч.1. - 1004с.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. - М;Л: Изд-во АН СССР, 1956. - 294 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. - М; Л: Изд-во АН СССР, 1940. - Т.4. - 615 с.

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

Павлинин В.Н. Заяц-беляк Lepus timidus L. (1758) // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. - 1971. - Вып.80. - С.75-106.

Рахманин Г.Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. - Тюмень, 1959. - С.101-176.

Соколов И.И., Чернявский Ф.Б. О систематическом положении Карельского дикого северного оленя // Северный олень в Карельской ССР. - М., 1962. - С.21-40.

Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю. 3243 - летняя древесно-кольцевая реконструкция климатических условий для севера Западной Сибири // Проблемы общей и прикладной экологии. - Екатеринбург, 1996. - С.266-278.

Цалкин В.И. Животноводство и охота в лесной полосе Восточной Европы в раннем железном веке // К истории животноводства и охоты в Восточной Европе. - М., 1962. - С.5-96.

Цалкин В.И. К истории млекопитающих восточноевропейской лесостепи. Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963. Т.68, вып.1. - С.43 - 62.

Drisch A. von den. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites / Peabody Museum of Archaeology and Ethnology Bulletin 1. Harvard University. 1976. - 137 p.

Piechori R. Osteologische Kriterenzur Altersbestimmung des Elbebibers Castor fiber albicus (Mammalia, Rodentia, Castoridae), // Zool. Abhandlungen. - 1986. - Bd.41, h.2. - S.177-183.

Summary

Megamammals of forest-tundra zone of the West Siberia
in the beginning of Late Holocene.

P.A.Kosintcev

A collection of mammalian bone remains from the sanctuary of Ust-Poluy situated at the mouth of Poluy-river is described. According to the tree-ring dating, the sanctuary existed in the middle of the 1st century B.C. By archeological data, it could be dated the end of the 1st century A.D. Bone remains of all the species except the ground vole appeared in to this layer due to human activities. The vole bones probably resulted from the animals which perished during wintering.

Mammals species composition in the Late Holocene beginning and in the modern forest-tundra fauna are almost similar. Differences are determined by a few factors. Due to speciality of religious worship, wolf and glutton bones are absent but there are a walrus bone and a fossil bone of mammoth. During the Late Holocene the climate became colder, and as a result of it the boar disappeared from fauna. The hunting press made the beaver and the sable had disappeared from forest-tundra fauna by the XVIII century.

Reindeer remains were identified as the subspecies Rangifer tarandus tarandus L.,1758. The hare remains are similar to the subspecies Lepus timidus timidus L.,1758. The beaver remains had the dimensions like those of the beaver of the Late Holocene taiga zone. The sable skull was bigger than that of the modern sable in the north taiga zone.

Thus in the Late Holocene beginning, mammalian fauna of the forest-tundra zone not differed from both the typical Late Holocene fauna and the modern fauna of mammals.

Table 1. Skeleton element compositions of the hare (Lepus timidus), of the beaver (Castor fiber) and of the elk (Alces alces).

Table 2. Relationship among the skeleton parts of the hare (Lepus timidus), of the beaver (Castor fiber) and of the reindeer (Rangifer tarandus).

Table 3. Measurements of skulls of the hare (Lepus timidus) from West Siberian.

Table 4. Measurements of mandibles of the hare (Lepus timidus) from West Siberian.

Table 5. Measurements of postcranial bones of the hare (Lepus timidus).

Table 6. Measurements of metapodials of the hare (Lepus timidus).

Table 7. Measurements of bones of the squirrel (Sciurus vulgaris).

Table 8. Measurements of bones of the beaver (Castor fiber).

Table 9. Measurements of mandible and maxilla of the polar fox (Alopex lagopus).

Table 10. Measurements of mandible and maxilla of the modern polar fox (Alopex lagopus) from South Yamal.

Table 11. Measurements of bones of the polar fox (Alopex lagopus).

Table 12. Measurements skulls of the fox (Vulpes vulpes).

Table 13. Measurements of bones of the fox (Vulpes vulpes).

Table 14. Measurements of bones of the sable (Martes zibellina).

Table 15. Composition of skeleton elements of the reindeer (Rangifer tarandus).

Table 16. Condition of skeleton bone epiphyses of the reindeer (Rangifer tarandus).

Table 17. Measurements of separate skeleton bones of the reindeer (Rangifer tarandus).

Table 18. Measurements of bones of the reindeer (Rangifer tarandus).

Table 19. Species composition of bone remains from site Ust-Poluy and modern fauna of forest tundra big mammals from West Siberian.

УДК 569.6/7 (571.1): 551.794+639.1: 551.794

Крупные млекопитающие и охота населения севера таёжной зоны Западной Сибири в голоцене

П.А.Косинцев

Северная тайга Западной Сибири характеризуется относительно суровыми природными условиями, изменения которых должны заметно сказываться и на териофауне района и на хозяйстве его населения. В последние годы из раскопок поселений человека были получены археозоологические материалы, которые несмотря на свою относительную малочисленность, позволяют в общих чертах осветить вопросы истории промысловой териофауны и хозяйства населения региона в голоцене. Имеющийся материал охватывает временной интервал с IV-III тыс. до н.э. до XVIII-XIX вв.н.э. За этот период здесь происходили заметные колебания климата, которые выявлены по данным дендроклиматологии (Хантемиров, Сурков, 1996). Характеризуются только те периоды, для которых есть также относительно точно датированные данные о хозяйстве. Выделяется три типа изменений климата относительно его среднего состояния за последние 3250 лет: теплее среднего, близко к среднему и холоднее среднего. В интересующий нас период с 5 в.н.э. до 20 в.н.э. выделяются интервалы с тёплым климатом: вторая половина 5 века; 8 в.; 12-14 вв.; вторая половина 16 - первая половина 17 вв., вторая половина 18 . Период с климатом близким к среднему состоянию был в 6 в. Периоды, имевшие климат холоднее среднего были: начало 5 в.; первая половина 7 в.; 9 - первая половина 10 в.; 11 в.; конец 15 - первая половина 16 вв.; вторая половина 17 в.; конец 18 - первая половина 19 вв.

Для каждого поселения в таблице 1 приведён видовой состав костных остатков и в таблице 2 - состав элементов скелета с указанием количества целых (в числителе) и фрагментов (в знаменателе). Целыми костями считались собственно целые кости, а также целые диафизы, верхние и нижние концы и целые зубные ряды; к фрагментам отнесены собственно фрагменты отдельных частей кости. В бассейне реки Казым распространены песчаные почвы, в которых костные остатки подверглись сильной химической коррозии и по большей части не пригодны для промеров.

Таблица 1.
Видовой состав костных остатков из местонахождений севера таёжной зоны.

Виды	Поселения				
	Каксинская гора 1				Каксинская гора 5
	6-7 вв.н.э.	15-16 вв.н.э.	18-19 вв.н.э.	Раскоп первого года	
Заяц-беляк Lepus timidus	-	-	-	-	1/1
Бобр Castor fiber	1/1	-	-	-	12/3
Медведь Ursus arctos	1/1	-	-	-	-
Лось Alces alces	42/6	-	12/2	2/1	147/6
Северный олень Rangifer tarandus	40/6	192/6	4/1	1/1	
Лошадь Eguus caballus	-	-	-	1/1	-
Mammalia indet	75	11	-	-	65
Aves indet	2	-	-	-	-

Таблица 1.
Продолжение.

Виды	Поселения					
	Амня1	Амня2	Щематн-лор	Тавгор-лор 2	Вермуль еган 1	Лысая гора
Бобр Castor fiber	1/1	-	-	-	-	-
Песец Alopex Lagopus	-	-	-	-	-	1/1
Лось Alces alces	1/1	3/1	-	3/1	-	
Северный олень Rangifer tarandus	1/1	5/1	12/1	2/1	126/6	
Mammalia indet	45	160	171	-	5	-
Aves indet	-	1	-	-	1	1
Pisces indet	-	1	-	-	35	-

В числителе - количество остатков.
В знаменателе - вероятное количество особей.

Городище Каксинская гора 1 расположено на реке Амне, притоке реки Казым ($63^0 41'$ с.ш., $67^0 21'$ в.д.). Исследовано В.М.Морозовым. На городище выявлено три разновременных слоя: 6-7 вв н.э, зеленогорская культура; 15-16 вв н.э.; 18-начало 19 вв н.э., а также смешанный культурный слой в небольшом раскопе первого года исследований. Слой 6-7 вв н.э. содержит остатки лося и северного оленя примерно в равных количествах. (табл.1). Они представлены всеми элементами скелета (табл.2). Следует отметить, что в раскопе, в ямке у очага, найдены череп с рогами и нижними челюстями от особи в возрасте 16-18 месяцев (М3 не стерт) и целые левые лопатка и пяточная с неприросшим бугром. Бобру принадлжеит крупный фрагмент черепа; медведю - целая локтевая кость с приросшими эпифизами. Степень раздробленности костей (табл.2) лося выше, чем северного оленя (соответственно 88% и 70%). В слое 15-16 веков найдены только кости северного оленя (табл.1) от всех отделов скелета (табл.2). Две верхние и две нижние челюсти имеют сильно стертые постоянные зубы и две верхние и две нижние челюсти имеют слабо стертые М 2/2. Плечевые 2 из 3 имеют верхний эпифиз, 1 отпавший верхний эпифиз и 3 из 3 имеют нижний эпифиз. Лучевые 5 из 5 имеют верхний эпифиз, 3 из 6 имеют нижний эпифиз и 2 отпавших нижних эпифиза. Локтевые 3 из 3 имеют верхний эпифиз. Пястные 4 из 5 не имеют нижнего эпифиза. Бедренные 3 из 4 имеют верхний эпифиз, 2 из 2 имеют нижний эпифиз и 2 отпавших нижних эпифиза. Берцовые 2 из 4 верхних конца имеют эпифиз и 2 отпавших верхних эпифиза, 2 из 4 имеют нижний эпифиз и 1 отпавший нижний эпифиз. Пяточные 3 из 4 имеют бугор и 1 отпавший бугор. Плюсневые 2 из 6 имеют нижний эпифиз. Фаланга 1 представлена 4 экземплярами с эпифизом и 3 отпавшими эпифизами. Фаланга 2 представлена 5 экземплярами с эпифизом. Анализ этих данных (Млекопитающие Якутии,1971) показывает, что среди них нет костей, бесспорно происходящих от особей моложе 1 года. Особям точно моложе 2 лет принадлежит 7 костей и особям старше 2 лет принадлежит 36 из 63 костей, для которых определен возраст, или 57%. Есть кости старых особей. Таким образом, в 16-17 веках население городища использовало в пищу в основном взрослых особей, а не телят северного оленя. Степень раздробленности костей такая же, как и в предыдущем слое (табл.2).

Слой 18-19 веков содержит небольшое количество костей северного оленя и лося (табл. 1). Они происходят от всех отделов скелета и весьма сильно раздроблены (табл.2).

Смешанный культурный слой содержит единичные кости, но он интересен находкой целой первой фаланги лошади (табл.1). Это единственная находка кости лошади в археологических памятниках северотаежной зоны. Лосю принадлежит фрагмент нижней челюсти и лучевой кости; северному оленю - фрагмент лучевой кости.

Все костные остатки, кроме явно жертвенного комплекса у очага, являются кухонными отбросами. На памятнике фиксируется три этапа его заселения. В раннее средневековье (6-7 века) и в этнографическое время (18-19 века) основой хозяйства его населения были лось и северный олень, а в

15-16 веках - северный олень. В один из периодов сюда с юга проникает лошадь.

Поселение Каксинская гора 5 расположено на реке Амне, притоке реки Казым ($63^0 41'$ с.ш., $67^0 21'$ в.д.). Исследовано В.М.Морозовым. Оно существовало в 8-9 вв.н.э. и относится к раннему периоду кучиминского этапа Обь-Иртышской культурно-исторической области. Бобру принадлежат фрагменты нижней челюсти и позвонков, тазовой кости, целая и фрагмент плечевой кости, фрагменты двух локтевых и бедренной кости, одна целая большая берцовая кость без эпифизов. Заяц представлен поясничным позвонком (табл.2). Количество относительно целых костей весьма велико - 52%, что связано с большим количеством целых зубов (табл.2). Если определить долю целых костей без них, то она будет значительно ниже - 39%, но все-таки выше, чем на поселении Каксинская гора 1. Все они являются кухонными отбросами. Почти все кости имеют приросшие эпифизы. Только у берцовой 1 из 5 нижних концов без эпифиза и у метаподий также 1 из 5 нижних концов без эпифиза. Таким образом, основой хозяйства населения этого поселения был промысел лося, в основном взрослых особей.

Городище Тавгор-Лор 2 находится на берегу озера Тавгор-Лор, в районе среднего течения реки Казым ($63^0 48'$ с.ш., $67^0 33'$ в.д.). Исследовано В.М.Морозовым. Среди археологических находок имеется керамика зеленогорской культуры (6-7 вв. н.э.) и кинтусовского этапа Обь-Иртышской КИО (10-12 вв.н.э.). Костные остатки скорее всего относятся к последнему периоду, так как они имеют хорошую сохранность, Если бы они относились к раннему периоду, они были бы сильно выветрелыми, как это имеет место в раннем слое поселения Каксинская гора 1, которое расположено также на песчаных почвах. Лосю принадлежит фрагмент диафиза плечевой, верхний конец пястной и целая фаланга 2 с эпифизом. Северный олень представлен нижним концом с эпифизом плечевой кости и половиной диафиза плюсневой кости. Последний является заготовкой для изготовления какого-то орудия, так как у него были сначала обрублены верхний и нижний концы, а затем полученный диафиз был расколот вдоль. Население этого поселения использовало в пищу лося и северного оленя (табл.1).

Городище Вермульеган 1 находится в низовьях реки Войкар около посёлка Вершина Войкара ($65^0 47'$ с.ш., $64^0 04'$ в.д.). Костные остатки были собраны во время разведочного маршрута Е.И.Кочеговым из верхнего горизонта культурного слоя, относящегося к 15-16 векам н.э. Были отобраны только крупные, относительно целые кости, поэтому степень раздробленности невелика (табл.2). Почти все остатки млекопитающих принадлежат северному оленю (табл.1) и среди них есть кости всех отделов скелета (табл.2). Отсутствие костей лося не связано с избирательностью сбора, так как они крупнее оленьих. Четыре кости имеют следы погрызов собакой; среди позвонков 3 разрублены поперек и 1 вдоль тела; у 13 из 15 ребер отрублены головки, а у 7 из них - нижние концы; разрублены в латеро-медиальном направлении, нижний конец плечевой и верхний конец лучевой костей и в кранио-каудальном - 1 нижний конец бедренной кости; одна

Таблица 2.
Состав элементов скелета северного оленя (Rangifer tarandus) и лося (Alces alces).

Кости	северный олень					лось		
	А	Б	В	Г	Д	А	В	Е
Cornu	-/1	-/2	-/1	-/2	-	-/1	-/1	-/5
Cranium	1/1	3/11	-	-/2	-	-	-	-/3
Mandibula	2/-	4/1	-	-	-	-/2	-	1/10
Dentes	1/-	-	-	-	-/1	1/-	-	30/2
Vertebrae	-/2	2/26	-	21/6	-	-/1	-/2	-/3
Costae	-/3	-/11	-	1/16	-	-/3	-	-/2
Scapula	1/2	3/-	-/1	2/1	-	-/1	-	1/1
Coxae	-/1	-/3	-	2/2	-	1/2	-/1	-/2
Humerus	-/3	5/5	-	-/1	-	1/2	-	2/7
Ulna	-	3/-	-	2/4	-	-/1	-/1	1/3
Radius	-/1	5/12	-	7/4	-/1	-/4	1/1	1/7
Femur	1/5	2/10	-	-/3	-	-/4	-	-/4
Tibia	-/6	7/15	-	3/1	-	-/5	-/3	5/8
Talus	1/-	1/-	-	4/-	-	-	-	9/1
Calcaneus	3/1	-	1/-	4/-	-	-	-	1/3
Carpalia								
Tarsalia	-	7/2	-	3/-	-/2	1/-	-	11/-
Selasmoidea								
Matacarpus	-	3/7	-/1	5/2	-	-/1	-/1	6/1
Metatarsus	1/1	5/10	-	1/9	-	-/3	-	4/3
Matapodia	-	-/8	-	-	-/1	-/2	-	2/1
Phalanx 1	1/1	2/8	-	8/-	-/2	-/2	-	-/4
Phalanx2	-	5/-	-	7/-	-/2	1/3	-/1	2/1
Phalanx 3	-	4/-	-	3/-	-	-	-	-
Итого экз.	12/28	61/131	1/3	73/53	-/12	5/37	1/11	76/71
%%	30/70	32/68	33/77	58/42		12/88	8/92	52/48

А - Каксинская гора 1, слой 6-7 вв.н.э.; Б - Каксинская гора 1, слой 15-16 вв.н.э.; В - Каксинская гора 1, слой 18-19 вв.н.э.; Г - Вермульеган 1; Д - Щематн-лор; Е - Каксинская гора 5.

карпальная кость кость имеет порез сбоку; 1 таранная кость имеет следы воздействия пищеварительных ферментов и три фрагмента плюсневой кости являются расколотыми вдоль диафизами-заготовками; 4 плюсневых, 1 лучевая и локтевая - обработаны заготовками для изделий. При разделке тушки отбивались верхние и нижние концы лучевых, бедренных и берцовых костей и метаподий. Последние иногда раскалывались ударами в саггитальной плоскости по верхним и нижним концам. Первый шейный позвонок, вероятно, отрубался с частью черепа. Ребра отрубались у

позвонков и у грудины. Тазовые кости разрубались по симфизу, суставной впадине или телу подвздошной кости. Дистальные части конечностей отрезались по запястному и скакательному суставам. При подготовке заготовки изделия из диафиза трубчатой (бедренная, лучевая, метаподии) кости у последней подрубался по периметру диафизы около концов и затем они обламывались.

Состояние эпифизов: 14 позвонков из 21 не имеют дисков; 1 из 1 нижний конец плечевой с эпифизом; 2 из 5 верхних концов лучевой без бугра; 1 из 4 верхних концов и 5 из 5 нижних концов лучевой без эпифизов; 1 из 1 верхний конец и 2 из 2 нижних конца бедренной с эпифизами; 3 из 3 нижних концов берцовой с эпифизами; 4 из 4 пяточных с бугром; 1 из 5 нижних концов метаподий без эпифиза; 15 из 15 фаланг 1 и 2 с эпифизами. Среди остатков только 1 кость принадлежит особи моложе 2 лет. Особям заведомо старше 2 лет принадлежат 33 кости из 41, для которых определен возраст, или 80%. Несомненно, что населением этого городища в 15-16 веках использовались в пищу исключительно взрослые особи северного оленя, который был основой его хозяйства.

Песцу принадлежит целая плечевая кость с эпифизами. Весьма велико количество костей рыбы (табл.1), что указывает на интенсивное занятие рыболовством.

Городище Лысая гора расположено в нижнем течении реки Сыня, около поселка Ямгорт ($65^0 10'$ с.ш., $64^0 45'$ в.д.). Материал собран Е.И.Кочеговым из разрушенного слоя эпохи позднего железного века. Лось представлен фрагментом грифельной кости. Северному оленю принадлежат фрагменты ребра, берцовой кости и фаланги 2, а также нижний конец пястной кости с эпифизом.

Городище Амня I находится на правом берегу реки Амня, притока реки Казым ($64^0 41'$ с.ш., $67^0 21'$ в.д.). Исследовано В.И.Стефановым и В.М.Морозовым и по археологическим материалам отнесено к эпохе неолита - конец 4 - начало 3 тысячелетия до н.э. Все кости кальцинированы. Бобр представлен фрагментом плечевой кости, лось - фрагментом фаланги 1 и северный олень - фрагментом фаланги 2.

Городище Амня II находится там же. Оно исследовано В.И.Стефановым и на основании археологических материалов датировано эпохой неолита - 3 тыс. до н.э. Все кости кальцинированы. Лосю принадлежат фрагменты грифельной и двух фаланг 1. Северный олень представлен фрагментами лопатки лучевой, берцовой, грифельной костей и фаланги 2.

Поселение Щемато-лор находится на реке Сугмутен-ягун, притоке реки Пяку-Пур (63^0 $40'$ с.ш., 73^0 $30'$ в.д.). Исследовано Л.Л.Косинской и по находкам гребенчато-ямочной керамики датируется 2 тыс. до н.э. - эпохой развитой бронзы. Все кости кальцинированные и принадлежат только северному оленю (табл. 1 и 2).

Материалы по истории хозяйства населения северотаежной зоны до позднего железного века крайне малочисленен (табл.1). Несомненно, что оно имело присваивающий тип хозяйства, основанный на комплексном использовании природных ресурсов. Для периода позднего железного века

данных значительно больше и они позволяют проследить динамику промысловой деятельности населения в это время. Её динамика проявилась в изменении доли лося и северного оленя в составе добычи. Для бассейна реки Казым выявляется три основных типа специализации охотничье-промыслового хозяйства.

Первый тип характеризуется добычей в разных соотношениях лося и северного оленя. Он известен у населения зеленогорской культуры в 6-7 вв.н.э.; вероятно у населения кинтусовского этапа Обь-Иртышской КИО в начале 10 - середине 12 вв н.э.; и у населения в этнографической современности (18-19 вв н.э.).

Второй тип характеризуется промыслом, по преимуществу северного оленя и был у населения в 15-16 вв н.э.

Третий тип характеризуется промыслом в основном лося и существовал у населения кучиминского этапа Обь-Иртышской КИО 8-9 вв н.э.

Существование этих типов промыслового хозяйства у населения северной тайги в позднем железном веке подтверждают материалы из бассейна реки Войкар. Здесь на одном поселении этого периода найдены кости и лося и северного оленя. На другом в слое 15-16 вв.н.э., только кости северного оленя. В это время в бассейне Казыма был такой же тип охотничье-промыслового хозяйства (табл.1) На основании этого можно полагать, что отмеченные типы существовали по всей северотаежной зоне.

Причиной таких изменений в промысловой деятельности было изменение численности лося и северного оленя. Эти виды по-разному реагируют на изменение климата. При потеплении и увлажнении климата в таёжной зоне заметно сокращается численность северного оленя При похолодании сокращается численность или, даже, отступает к югу северная граница ареала лося.

Так, в Западной Сибири в первой половине 19 века, когда фиксируется очень значительное похолодание (Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., 1996), северная граница ареала проходила на 400-500 км южнее современной (Млекопитающие Советского Союза, 1961). Подобное происходило и в более ранние периоды. Во время похолоданий основным промысловым видом становится северный олень. При значительном потеплении и увлажнении климата таким видом был лось. В период умеренных климатических условий северный олень и лось обитали совместно и оба были объектами охоты. Сопоставление изменений типов промысловой деятельности с динамикой климата (Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., 1996) может быть сделано весьма грубо, так как точность датирования археологическими методами очень сильно уступает дендрохронологическим, да и период существования конкретного населения весьма небольшой. Тем не менее, такое сопоставление показывает корреляции между ними. Так, первый тип был в периоды 6-7 вв.н.э., начала 10- середины 12 в.н.э. Климат в 6 в.н.э., 10-12 вв.н.э. и 18 вв.н.э. был весьма близок к современному или теплее, т.е. позволял, как и сейчас, совместно обитать лосю и северному оленю. В период существования второго типа (15-16 вв.н.э.) , в 15 в.н.э. было одно из

самых сильных похолоданий. И это соответствует практически полному отсутствию лося в это время (табл.1).

Во время существования третьего типа (8-9 вв.н.э.) почти весь 8 век был весьма теплым, что соответствует отсутствию северного оленя. Конечно, на протяжении позднего железного века были еще периоды похолоданий и потеплений, но для них нет данных о хозяйстве населения. Таким образом, есть все основания говорить о зависимости типа специализации охотничье-промысловой деятельности населения северной тайги от изменений климата.

Рассматривая в целом структуру добычи древнего населения реки Казым, следует отметить очень небольшое количество остатков других видов как в качественном, так и в количественном соотношении (табл.1). Особенно это заметно по сравнению с материалами из поселений этого же времени на реке Обь-Шеркалы и Перегребное 1 (Косинцев П.А., Морозов В.М., Терехова Л.М., 1988). Если на первой группе поселений кроме лося и северного оленя есть еще кости 5 видов, которым принадлежит менее 10% остатков, то на последних - 13 видов, которые составляют значительно более 50% остатков. Это не может быть связано с разными методиками сбора материала, так как в обоих случаях раскопки производил один исследователь. Дело в том, что население реки Казым (лесные ненцы) даже в 19-20 веках не участвовало в торгово-обменных операциях (Головнёв А.В.,1995), в отличие от остального населения Нижнего и Среднего Приобья. Оно и ранее не участвовало в них, то есть натуральное хозяйство населения этого района сложилось не позднее начала позднего железного века. Промысел копытных реконструируется следующим образом. Добывались в основном взрослые особи лося и северного оленя. Туши убитых животных целиком доставлялись на поселение и здесь уже происходила их окончательная разделка.

Основой экономики населения севера таежной зоны в позднем железном веке несомненно были присваивающие отрасли: охота, рыболовство и собирательство. Остается открытым вопрос о роли производящего хозяйства. Домашняя лошадь в благоприятные климатические периоды эпизодически проникала в южные районы этой зоны, но, по всей видимости, не закреплялась в хозяйстве. Сложнее вопрос о роли домашнего северного оленя. В позднем железном веке он уже имелся, вероятно, у всего населения таежной зоны Западной Сибири. Но в этих районах, вплоть до этнографической современности, его численность в хозяйствах была невелика (Касум-Ех, 1993). И, соответственно, он не мог играть большую роль в пищевом рационе населения. Поэтому я полагаю, что среди костных остатков с поселений имеются кости домашней формы, но в небольшом количестве и не искажают полученную картину.

Отдельные виды можно охарактеризовать по весьма ограниченному материалу.

Бобр - Castor fiber L., 1758. Этот вид еще в начале 18 века встречался в ясаке коренного населения севера Западной Сибири (Кириков С.В., 1966), но, вероятно, уже к концу 18 века был полностью здесь истреблен.

Песец - Alopex lagopus L., 1758. Имеется одна плечевая кость. Размеры (мм): длина наибольшая - 105,2; длина от головки - 103,0; ширина и

Таблица 3.
Размеры костей северного оленя (Rangifer tarandus) из городища Вермульеган 1.

Признаки	Экземпляры					
Атлант - Atlas						
Ширина наибольшая	103.5	96.2	89.0	-	-	-
Высота наибольшая	47.4	47.5	51.6	48.6	-	-
Длина наибольшая	72.3	67.8	69.0	71.8		
Ширина краниального сустава	67.4	64.4	61.7	63.9	61.7	62.6
Ширина каудального сустава	59.0	52.9	53.9	57.0	-	58.9
Длина дорзальной дужки	-	-	-	35.4	-	-
Длина вентральной дужки	33.3	33.6	32.2	33.9	27.3	30.5
Ширина по крыловым отверстиям с вентральной стороны минимальная	49.8	46.3	39.9	45.7	44.8	48.3
Локтевая - Ulna						
Длина олекранон наибольшая	69.2	73.5	59.0*	45.6*	38.6	
Ширина олекранон наибольшая	46.4	41.3	41.6	39.1	35.7	
То же наименьшая	43.5	38.8	36.2	35.2	33.0	
Тоже через крючковиный отросток	46.5	46.4	39.5	39.4	35.0	
Ширина сустава полулунной вырезки	13.8	14.0	13.7	13.2	11.8	
Высота полулунной вырезки от переднего края pr. coronoideus medialis	25.7	26.9	24.3	25.0	22.9	
Ширина между pr. cornoideus medialis и lateralis	25.6	26.3	27.4	26.6	23.2	
Таранная - Talus						
Длина латеральная	45.9	49.0	49.0			
Длина медиальная	43.0	46.7	45.5			
Ширина дистальная	26.3	31.5	30.0			
Поперечник латеральный	24.8	26.6	27.7			

* бугор не прирос

Таблица 3.
Продолжение.

Признаки	Экземпляры			
Пяточная - Calcaneus				
Длина наибольшая	102.8	95.6	101.2	101.6
Ширина бугра	21.6	19.5	22.3	21.7
Ширина тела минимальная	11.7	11.4	10.7	12.4
Ширина наибольшая	31.9	29.4	32.3	33.0
Поперечник бокового отростка	36.7	33.8	36.8	35.4

поперечность верхнего конца - 15,2 и 22,4; тоже нижнего конца - 16,9 и 13,2; ширина нижнего сустава - 12,1, Песец до настоящего времени населяет северотаежную зону.

Медведь бурый - Ursus Arctos L., 1758. Представлен целой локтевой костью с эпифизами. Типичный вид таёжной зоны.

Лось - Alces alces L., 1758. Численность и северная граница ареала лося в течение позднего голоцена испытывали значительные колебания по причине изменения климата. Последнее отступление границы к югу датируются по письменным источникам первой половиной 19 века (Млекопитающие Советского Союза, 1961). До этого подобное изменение имело место по крайней мере один раз - в 15 веке. Пригодной для примеров является нижний конец лучевой кости из слоя 18-19 веков городища Каксинская гора 1; его ширина - 73,0 мм.

Северный олень - Rangifer tarandus L., 1758. Численность и, вероятно, ареал этого вида в позднем голоцене также флуктуировал. Так в 8 в.н.э. его численность существенно снижалась, а возможно сдвигалась к северу и южная граница его ареала. Различение костей дикой и домашней форм в настоящее время не представляется возможным, поэтому приводятся промеры всех костей, пригодных для измерения. Все они, кроме одной, происходят из слоя 15-16 веков городища Войкар (табл.3). Кроме приведенных в таблице промеров, был промерен еще ряд костей (промеры даны в мм).

Эпистрофей: у первой кости длина тела - 76,2; высота наибольшая - 67,0; ширина краниального сустава - 57,0; ширина каудального сустава - 35,5; ширина тела минимальная - 34,7; ширина в поперечных отростках - 57,3; у второй кости ширина краниального сустава - 59,6 и ширина тела минимальная - 35,7. Лопатка: у первой кости высота через шишковидный бугор и высота шейки - 45,6 и 32,6; у второй кости ширина сустава и высота шейки - 37,5 и 38,1; у третьей кости высота шейки - 29,3. Таз: у первой кости передне-задний диаметр суставной впадины - 35,2; высота минимальная и толщина в этом же месте тела лобковой кости - 13,3 и 8,6; высота минимальная и толщина в этом же месте тела седалищной кости - 28,0 и 8,2;

Таблица 3.
Продолжение.

Признаки	Передняя		Задняя					
Фаланга I - Phalanx I								
Длина наибольшая	56.3	50.5	57.6	57.2	54.2	52.1	61.5	54.6
Длина саггитальная	48.8	44.0	50.9	49.8	48.1	46.2	53.2	48.0
Ширина верхнего конца	21.8	-	21.1	20.5	19.4	19.4	22.6	20.8
Поперечник верхнего конца	21.4	-	22.8	22.3	20.9	20.3	23.6	22.1
Ширина диафиза минимальная	14.8	12.7	12.9	13.4	12.5	12.7	14.8	13.0
Ширина нижнего конца	18.7	17.0	17.6	17.9	17.3	16.7	19.8	17.9
Поперечник нижнего конца	13.4	12.2	13.8	13.2	12.5	12.0	14.7	13.2
Фаланга II - Phalanx II								
Длина наибольшая*	41.3	42.8	42.4	40.1	41.4	-	-	
Длина саггитальная	39.6	40.4	41.2	38.6	38.7	40.0	36.6	
Ширина верхнего конца	19.1	19.6	19.3	18.4	18.8	-	17.5	
Поперечник верхнего конца	21.0	21.2	20.9	20.3	20.4	-	-	
Ширина диафиза минимальная	13.4	13.9	12.8	12.1	13.1	13.4	12.8	
Ширина нижнего конца	17.2	17.7	17.3	16.0	16.6	16.5	-	
Поперечник нижнего конца	20.3	20.7	-	18.7	19.2	-	-	

у второй кости ширина запертого отверстия - 35,6; высота минимальная и толщина в этом же месте тела лобковой кости - 12,6 и 8,3; высота минимальная и толщина в этом же месте тела седалищной кости - 23,6 и 6,2; у третьей кости высота минимальная и толщина в этом же месте повздошной кости - 24,3 и 13,2. Берцовая: ширина и поперечник нижнего конца у трёх костей - 44,1 и 34,9; 40,1 и 31,4; 46,8 и 37,3. Пясть: ширина и поперечник у двух костей - 33,5 и 24,4; 33,5 и 24,0. Бедренная: диаметр головки - 29,1. Лучевая: ширина верхнего конца и ширина верхнего эпифиза - 51,4 и 48,1;

* по A.von Drisch, 1976

ширина нижнего конца и сустава на отпавших эпифизах - 42,3 и 39,3; 40,6 и 37,0. Пясть: длина наибольшая - 199,5; ширина нижнего конца - 38,2; 40,4. Плюсна: ширина нижнего конца - 43,4. Фаланга 3, задняя: длина и ширина сустава - 51,0 и 18,6; 46,0; 19,8; 19,6 и 17,3. Фаланга 3, передняя: длина и ширина подошвы, ширина сустава - 43,7 и 15,9; 15,2. Из поселения Лысая гора имеется одна пригодная для промеров кость - нижний конец пясти, его ширина - 46.1. Размеры костей более близки к размерам костей тундровой формы, чем лесной (Кузьмина И.Е., 1971).

Таким образом, анализ состава промысловых копытных и связанной с этим охотничье-промысловой деятельности населения севера таежной зоны Западной Сибири в позднем железном веке показывает их обусловленность вековыми изменениями климата. Современный облик фауны крупных млекопитающих подзоны северной тайги Западной Сибири сформировался во второй половине 19 века.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 97-04-49154.

Литература

Головнев А.В. Говорящие культуры. - Екатеринбург, 1995. - 606 с.

Касум-Ех. Этнографическое бюро. - Шадринск, 1993. - 109 с.

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

Косинцев П.А., Морозов В.М., Терехова Л.М. Млекопитающие в системе природопользования средневекового населения Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. - Свердловск., 1988. - С.52-64.

Кузьмина И.Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Материалы по фаунам антропогена СССР. - Л., 1971. - С.44-122.

Млекопитающие Советского Союза. - М.: Высш. шк., 1961. - Т.1. - 776 с.

Млекопитающие Якутии. - М.: Наука, 1971. - 583с.

Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю. 3243-летняя древесно-кольцевая реконструкция климатических условий для севера Западной Сибири // Проблемы общей и прикладной экологии. - Екатеринбург, 1966. - С.270-278.

Summary

Hunted mammals and economy of population in the north taiga zone of the West Siberia in Holocene.

P.A.Kosintcev

Species composition and lists of skeleton elements from ten settlements in the north taiga zone were analyzed. The time of the settlements was dated by archeological artifacts: two of those existed during the Neolithic (4-3 millennia

B.C.); one site was dated to the Bronze Age (2 millennia B.C.); and seven settlements lived during the Middle Ages and later (6-7 centuries A.D. and two sites - 8-9 centuries A.D.). All bone remains were kitchen garbage.

It was shown that elk and reindeer numbers correlate to climate fluctuations during the last 2 millennia (tree-ring reconstruction of climate was done by Khantemirov & Surcov, 1996). During the warm and wet periods, the reindeer numbers decreased, while the cold periods the numbers and sometimes the range of the elk decreased. Thus three types of hunting specialization were marked: both elk and reindeer hunting (6-7 centuries A.D. 10-12 centuries A.D. 18-19 centuries A.D.); reindeer hunting (8-9 centuries A.D. and 15-16 centuries A.D.); dominance of elk hunting (one period during the 8-9 centuries A.D.). Other hunted species as Lepus timidus, Castor fiber, Alopex lagopus, Ursus arctos were caught in low numbers. For a short period of the Middle Ages, the horse appeared in the north taiga zone. The most part of reindeer bones comes from the wild form and by the sizes they represent the tundra subspecies.

Modern mammal species composition of the north taiga zone had been formed by the end of the 19 th century A.D.

Table. 1. Species list of bone remains from the sites of north taiga zone.

Table. 2. Reindeer (Rangifer tarandus) and elk (Alces alces) skeleton elements.

Table. 3. Reindeer (Rangifer tarandus) bone measurements, the settlement of Vermul'yegan 1.

СОДЕРЖАНИЕ

Д.Е.Ломакин, Е.В.Зиновьев. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Ямал 3

В.Г.Штро. Экология песца (Alopex lagopus L.,1758) Ямала 16

В.В.Павлинин. Особенности экологии зайца-беляка (Lepus timidus L., 1758) на Ямале.....31

В.С.Балахонов., А.Н.Данилов., Н.А.Лобанова., М.В.Чибиряк. Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала 43

Н.Г. Смирнов, И.Б. Головачев, О.П. Бачура, И.А. Кузнецова, М.И. Чепраков. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии 60

А.В. Бородин. Соотношение численности видов мелких млекопитающих в различных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) по результатам отловов давилками и в пищевом рационе хищных птиц и песца 91

А.В. Бородин, Н.Г. Ерохин, Е.А. Маркова (Самохина). Остатки мелких млекопитающих из отложений нор песца 106

П.А.Косинцев. Крупные млекопитающие лесотундровой зоны Западной Сибири в начале позднего голоцена 133

П.А.Косинцев. Крупные млекопитающие и охота населения севера таёжной зоны Западной Сибири в голоцене 165

CONTENTS

D.E.Lomakin, E.V.Zinovjev. The ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Yamal peninsula 3

V.G.Shtro. Ecology of Yamal polar fox (Alopex lagopus L.,1758) 16

V.N.Pavlinin. Ecology specialities of Yamal alpine hare (Lepus timidus L., 1758) 31

V.S.Balahonov, A.N.Danilov, N.A.Lobanova, M.V.Chibirjak. Dynamics of small mammal populations at the southern Yamal 43

N.G.Smirnov, I.B.Golovachev, O.P.Bachura, I.A.Kuznetsova, M.I.Cheprakov. Intricate cases of identification of some rodent molars from the Late Pleistocene and Holocene deposits in the tundra regions of North Eurasia 60

A.V.Borodin. Proportions of numbers of small mammal species in different biotopes of the Khadyta-yakha river valley (South Yamal) estimated by trapping and by the studies of food rations of predatory birds and the arctic fox 91

A.V. Borodin, N.G. Erokhin, E.A. Markova (Samokhina). Small mammals remains from the deposits of arctic fox burrows 106

P.A.Kosintcev. Large mammals of forest-tundra zone of the West Siberia in the beginning of Late Holocene 133

P.A.Kosintcev. Hunted mammals and economy of population in the north taiga zone of the West Siberia in Holocene 165

Условные обозначения на карте обложки:

Δ - точки сбора субфассильного материала;
≈ ≈ - современная граница тундры и лесотундры;
- - - современная граница лесотундры и тайги.

Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири.

Сб. научных трудов.

Печатается по решению Учёного Совета Института экологии растений и животных УрО РАН

Подписано к печати 17.11.97. Формат 60x84 1/16
Бумага писчая. Печать офсетная. Печ. л. 11,2
Тираж 250 экз. Заказ 634
Цена договорная.

Книга свёрстана в издательстве «Рифей»
454000 г.Челябинск, ул.К.Маркса, 46

ЛР №100020 от 17.09.91.

Заказы направлять по адресу: 620144 г.Екатеринбург, ул.8 Марта, 202.
Институт экологии растений и животных УрО РАН.

Цех № 4 ОАО" Полиграфист" г. Екатеринбург. Тургенева, 20