

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

На правах рукописи
УДК 59:599:551.793/794

КОСИНЦЕВ ПАВЕЛ АНДРЕЕВИЧ

КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ УРАЛА
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

03.00.08-зоология

KCS

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск, 1991

Работа выполнена в лаборатории исторической и популяционной экологии животных Института экологии растений и животных Уральского Отделения Академии наук СССР

Научный руководитель – академик АН СССР, докт.биол.наук,
профессор В.Н.Большаков

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент,
А.Г.Малеева

кандидат биологических наук,
научный сотрудник И.А.Васильева

Ведущая организация: Зоологический Институт АН СССР

Защита состоится "21" МАЯ 1991 г. в
"16" часов на заседании специализированного совета
Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени
доктора биологических наук при Институте экологии растений и
животных УрО АН СССР по адресу: 620219, Свердловск, ГСП-511,
ул. 8 Марта, 202.

библиотеке Института

ЕНА 1991 г.

М.Г.Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Влияние хозяйственной деятельности человека на природную среду по своим масштабам давно вышло за рамки отдельных биогеоценозов или их групп. Ее воздействие, особенно в последние десятилетия, сказывается на биомах природных зон и целых материков. При глобальном характере изменений, все более актуальной становится проблема устойчивости биологических систем разного ранга, прежде всего надорганизменного уровня. Сложность решения этой проблемы связана с тем, что время существования этих систем значительно превосходит время наблюдений за ними. Помочь в этом может исторический подход. История природы Земли знает целый ряд изменений, часто кризисного характера. Поэтому перспективным направлением является изучение исторического развития биологических систем и их "поведения" в кризисах, вызванных естественными причинами. Одним из наиболее ярких по проявлению и близких к нам по времени, является переход от последней ледниковой, плейстоценовой эпохи к современному межледниковью (голоцену). Этот переход сопровождается разрушением своеобразных экосистем и вымиранием целого ряда видов (Обзоры: Пучков, 1989а,б; *Pleistocene extinctions, 1967; Quaternary extinctions, 1984*).

Понимание важности исследования этой проблемы нашло отражение в "Плане научных исследований по естественным и общественным наукам на 1986-1990 годы АН СССР", где есть тема "Преобразование органического мира в плейстоцене и формирование современной фауны и флоры". Наше исследование выполнено в рамках темы "Общие закономерности формирования и развития сообществ животных" (номер госрегистрации ОI.86.ОIIO494) координационного плана научно-исследовательских работ по проблеме "Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира".

Цель и задачи исследования. Цель исследования заключалась в изучении истории крупных млекопитающих Урала в позднем плейстоцене и голоцене. В соответствии с этой целью было необходимо решить следующие задачи:

1. Выявление пространственно-временной динамики морфологических признаков отдельных видов.
2. Изучение динамики во времени параметров фоссильных популяций.
3. Выявление пространственно-временной динамики структуры

состава

и фауны крупных млекопитающих.

Научная новизна. Впервые описаны ископаемые костные остатки из новых местонахождений: 12 позднплейстоценового и 74 голоценового возраста. Впервые описана морфология ряда видов крупных млекопитающих Урала и выявлено ее изменение в пространстве и во времени. Описан ряд популяционных параметров фосильной популяции и их изменение во времени. Впервые выделены основные этапы в развитии фауны крупных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене и их специфика в разных районах Урала.

Практическое значение. Выделенные фаунистические комплексы позволяют уточнить раздел "Характерные комплексы крупных млекопитающих в "Региональной стратиграфической схеме четвертичных отложений Северного, Среднего и Южного Урала". Полученные результаты использованы в учебном курсе "Проблема вида", читаемого на кафедре зоологии Уральского государственного университета. Они могут быть так же использованы при составлении "Кадастра животного мира" и при оформлении экспозиций краеведческих музеев Урала.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены и обсуждались на VI Международной конференции Международного Союза Археозоологов (Вашингтон, 1990); Международном симпозиуме "Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки - палеоэкологический аспект" (Новосибирск, 1990); III, IV, V Съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1982, 1986, 1990); II Всесоюзном совещании по истории биоценозов СССР в голоцене (Москва, 1980); VI и VII Всесоюзном совещании по грызунам (Ленинград, 1984; Нальчик, 1988); Всесоюзном совещании "Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих" (Пущино, 1983); Всесоюзном координационном совещании по изучению мамонтов и мамонтовой фауны (Ленинград, 1987); Всесоюзном совещании "Экология популяций" (Новосибирск, 1988); Всесоюзном совещании по палеотериологии (Киев, 1989); на 5-ти годичных собраниях Уральского отделения Всесоюзного териологического общества (Свердловск, 1979, 1981, 1983, 1985, 1987); II региональной конференции "Животный мир Южного Урала" (Оренбург, 1990) и 3-х региональных конференциях (Свердловск, 1985, 1987, 1989).

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 научная

работа.

Содержание работы. Введение содержит обоснование выбора темы, ее целей, задач и актуальности. Здесь же дается краткая историография исследований по позднплейстоценовым и голоценовым крупным млекопитающим Урала.

Глава I. Материал и методика

Работа велась в 1980-90 гг. на территории Урала и прилегающих районов. В качестве объекта исследований выбраны местонахождения пещерного типа и археологические памятники. Это связано с тем, что эти два типа местонахождений, в отличие от аллювиального, имеют более четкую стратиграфию, гораздо более ясную тафономию и позволяют использовать археологический метод датирования. Все это облегчает интерпретацию ископаемых фаун и их корреляцию из разных местонахождений.

Сбор и датирование материала проводились по стандартным методикам, в зависимости от специфики исследовавшихся местонахождений. Весь материал группировался исходя из принципа тафономической однородности, хронологии и природно-зональной приуроченности. Все местонахождения отнесены к 4 тафономическим типам: горизонтальные пещеры (25 местонахождений), древние поселения (97 местонахождений), культовый (?) комплекс (1 местонахождение) и площадки под писаницами (3 местонахождения). Основой для отнесения местонахождения к какому-либо типу служили: месторасположение, видовой состав костных остатков, качественный и количественный состав элементов скелета каждого вида, сохранность костных остатков, наличие или отсутствие артефактов, характеристика артефактов (последние два пункта характеризовались археологами). Местонахождения указываются при обсуждении материала (см. ниже).

При изучении пространственно-временной изменчивости размеров костей для анализа были взяты морфометрические признаки, используемые другими исследователями. При обработке полученных результатов использовались стандартные методы биометрии: анализ распределений, корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы. Пространственно-временное изменение состава териофауны анализировалось по общему количеству костных остатков.

Глава П. Изменчивость крупных млекопитающих Урала

В этой главе дается характеристика пространственно-временной изменчивости морфометрических признаков у видов, по которым имеется достаточный материал. Эти виды имеют разную эволюционную судьбу: одни являются определенным этапом в фенетическом развитии форм, другие вымерли, третьи без существенных изменений дожили до настоящего.

Изучены остатки: рода *Lepus* L., 1758; *Marmota bobac* Müller, 1776; *Canis lupus* L., 1758; *Alorex lagopus* L., 1758; *Vulpes vulpes* L., 1758; *Ursus rossicus* Borissiak, 1930; ПОДРОДА *Equus* L., 1758; *Capreolus pygargus* Pallas, 1771 и *Rangifer tarandus* L., 1758.

Остатки зайцев из позднеплейстоценовых отложений принадлежат *L. tanaiticus* Gurtev, 1964 и, единичные экземпляры *L. cf. europaeus*; из голоценовых - *L. timidus* L., 1758. Размеры костей сурка меняются на протяжении: поздний плейстоцен - голоцен - современность, но коэффициенты корреляции и регрессии для ряда признаков нижней челюсти и зубов не различаются и изменяются согласованно во времени.

Волк, вероятно, был представлен в позднем плейстоцене Южного Урала двумя аллохронными формами: мелкой (ранней) и крупной (поздней); при переходе к голоцену изменились пропорции M_1 . На Урале в позднем плейстоцене было две формы ^{ПЕСЦА} крупной на Северном и мелкая на Южном; современные песцы Ямала идентичны южноуральским и достоверно меньше североуральских. Позднеплейстоценовые лисицы Северного Урала значительно крупнее южноуральских лисиц; при переходе к голоцену произошла грацилизация тела нижней челюсти. Малый пещерный медведь имеет другие пропорции αP^4 , чем большой пещерный медведь.

Большой пещерный медведь. Изучено 10282 кости плейстоценового возраста. Материал собран в пещерах одного района (максимальное удаление местонахождений друг от друга - 40 км), что позволяет считать его выборкой из одной фоссильной популяции. На основании абсолютного и относительного датирования она разделена на три разновременные части: раннюю, среднюю и позднюю. Последняя датируется временем 13-14 тысяч лет назад и соответствует периоду вымирания этого вида. Весь материал анализировался в со-

ответствии со стратиграфическим положением. Изученные остатки происходят примерно от 350 особей разного пола и возраста. Анализировался материал по следующим выборкам: Аша I (ранний этап существования популяции); Игнатиевская пещера, раскоп У, слои 2-7, слой 8 и раскоп I-II, слои 3-4 (основной или средний этап); Игнатиевская пещера, раскоп I-II, слой 2 (поздний или финальный этап).

Накопление костных остатков во внутренних частях пещер шло в результате их гибели во время зимней спячки. Хотя смертность на месте зимовки не характеризует всесторонне смертность в популяции (Коли, 1980), но она все же является одним из экологических параметров, характеризующих популяцию. Описание возрастной структуры смертности проводилось на \mathcal{J}_{I-2}^{I-2} . По степени стертости они были разделены на 7 классов (класс I - самые молодые; класс 7 - самые старые), отражающих относительный возраст погибших. В таблице I в графе "точки" представлены конкретные выборки. Из таблицы 3 видно, что возрастная структура выборок среднего периода существования популяции не различалась между собой ("точки" 2, 3, 4). От них всех достоверно отличается выборка раннего периода существования популяции ("точка" 5) и позднего ("точка" I). Рассматривая в целом возрастную структуру, видно, что во времени происходит постепенное увеличение смертности молодых особей во время зимней спячки (таб. I).

Соотношение среди погибших самцов и самок изучалось на основании анализа вариационного ряда поперечного диаметра C_T (Kurtén, 1955). Установлено, что ближе к концу существования популяции самки погибали чаще, чем самцы (на 5% уровне значимости). В размерах молочных зубов половой диморфизм не проявлялся.

Анализировалось изменение во времени абсолютных размеров (длина и ширина) на $P_4^4 - M_{I-3}^{I-2}$ и dP_4^4 . Изменение размеров и пропорций зубов не имело выраженного тренда во времени.

Анализ географической изменчивости на основании литературных (Барышников, 1987; Ehrenberg, 1935a, б; Musil 1959; Racovec, 1958; Torres, 1984) и оригинальных данных позволяет предполагать для вида в целом отсутствие четкой связи между изменением климата и изменением размеров зубов и существование видовой нормы реакции для них.

Таблица I

Распределение I_{1-2}^{I-2}
разной степени стертости по слоям Игнатиевской пещеры
и в Аме I

Точки	Классы						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
I.p.I-II, сл.2	<i>n</i> 43	17	6	10	6	8	1
	% 47,2	18,7	6,6	11,0	6,6	8,8	1,1
2.p.I-II, сл.3-4	<i>n</i> 63	57	23	31	14	23	14
	% 27,9	25,2	10,2	13,7	6,2	10,2	6,2
3.p. V, сл.2-7	<i>n</i> 15	21	11	12	8	4	9
	% 18,8	26,3	13,8	15,0	11,0	5,0	11,3
4.p. V, сл.8	<i>n</i> 18	16	12	7	11	3	5
	% 25,0	22,2	16,7	9,7	15,3	4,2	6,9
3. Ама I	<i>n</i> 6	25	32	36	15	9	6
	% 5,0	21,0	26,9	30,3	12,6	7,6	5,0

Таблица 2

Значения χ^2 ($d.f. = 6$) для распределений таблицы I

Точки	I	2	3	4	5
I	-				
2	<u>13,43</u>	-			
3	<u>23,00</u>	7,68	-		
4	<u>17,24</u>	10,66	3,66	-	
5	<u>64,80</u>	<u>48,30</u>	<u>20,77</u>	<u>26,28</u>	-

I - значения, подчеркнутые одной чертой отражают различия на 5% уровне значимости; двумя чертами - на 1% уровне значимости.

В методическом плане наибольший интерес представляет выявление наиболее и наименее изменчивых признаков. На нашем материале установлено, что среди молочных премоляров наиболее изменчивы ширина dP_4 и длина лингвального выступа на dP^4 , наименее изменчива длина P_4 ; среди постоянных зубов наиболее изменчивы ширина P^4 и P_4 ; наименее изменчивы длина M^2 , M^I и ширина M_1 .

Лошади - *Equus (Equus) L.*, 1758. Изучено 494 костных остатка позднеплейстоценового возраста. Установлено существование на Урале двух аллохронных форм лошади: *E. aff. latipes* и *E. uralensis Kuzmina, 1975*. Первая отличается более крупными размерами и более массивными метаподиями. У типичной *E. latipes Gromova* (Кузьмина, 1980) пясть имеет среднюю длину 235 мм, ширину диафиза - 39 мм, индекс ширины диафиза - 16,6%; то же у плюсны: 278 мм, 36 мм, 12,8%. У типичной *E. uralensis Kuzm.* (Кузьмина, 1985) пясть соответственно: 216 мм, 36 мм, 16,6%; плюсна: 263,5 мм, 33,9 мм и 12,8%. То у *E. aff. latipes* пясть: 227 мм, 39 мм и 17,1%; плюсна: 367 мм, 34,8 мм и 13,0%. Таким образом, лошадь с Урала ближе по размерам и массивности костей к широкопалой лошади, но некоторые отличия в индексах и отсутствие краниологического материала не позволяют бесспорно отнести ее к последней. Все остатки этой формы найдены на Северном и Южном Урале в комплексе с благородным оленем и датируются каргинским интерстадиалом. Остатки типичной *E. uralensis Kuzm.* найдены в отложениях, имеющих абсолютную (по C^{14}) дату 13-15 тысяч лет назад, т.е. она характерна для полярноуральского времени.

Косуля в среднем-позднем голоцене имела одинаковые размеры нижней челюсти и костей посткраниального скелета на юге Среднего и севере Южного Урала; в Южном Зауралье при переходе от позднего голоцена к современности значительно уменьшились размеры нижней челюсти и изменились пропорции M_3 . Северный олень Урала относился к тундровой группе форм и имел относительно крупные размеры костей, за исключением оленя западного склона Северного Урала; голоценовые олени имели еще более крупные размеры и принадлежали к лесной группе форм.

Глава III. Фаунистические комплексы Урала в позднем плейстоцене и голоцене

История населения крупных млекопитающих Урала рассматрива-

ется на основании комплексов костных остатков из местонахождений пещерного типа и археологических памятников. Последние в подавляющем большинстве характеризуют голоценовые комплексы. Описание, сравнение, объединение фаун из отдельных местонахождений проводится исходя из принципа тафономической однородности. Основанием для интерпретации результатов анализа пространственно-временной динамики структуры фауны были общеэкологические представления о связи структуры сообществ животных с природными условиями (Одум, 1975) и принцип актуализма применительно к экологическим параметрам видов.

В результате анализа соотношения костных остатков диких копытных на древних поселениях охотников и скотоводов в западно-сибирской лесостепи и современного соотношения копытных в ней было установлено, что соотношение остатков на поселениях охотников соответствует соотношению копытных в условиях лесостепи: доминирует косуля, а лось и других видов копытных немного. На поселениях скотоводов совершенно иная картина - доминирует лось, косули и других - немного, т.е. они вели выборочную охоту. На основании этого можно считать, что соотношение видов по костным остаткам из поселений племен с охотничьими традициями сравнительно адекватно отражает соотношение видов в природе.

I. Позднеплейстоценовые фаунистические комплексы

Пространственно-временная динамика позднеплейстоценового териокомплекса рассматривается на фаунах из однотипных месторождений (скальные гроты и предвходовые гроты пещер) тафонически однородных (логова четвероногих хищников). Все фауны по видовому составу и морфологии составляющих их видов относятся к верхнепалеолитическому фаунистическому комплексу (Громов, 1948). Была проанализирована пространственно-временная динамика структуры фаун копытных и соотношение остатков в группах "заяц-сурок", "лисица-песец". В группы включены виды близких размеров; выполняющие сходные функции в биоценозах и в то же время их экологические свойства заметно различаются; первые две группы, являясь фитофагами, могут служить индикаторами изменения растительности.

Этапы развития позднеплейстоценового комплекса крупных млекопитающих на Урале выделены в основном по материалам Южно-Урала. Это связано с тем, что комплексное изучение местона-

хождение этого района позволило получить абсолютные (по C¹⁴) и относительные (по фаунам грызунов, палинологии и археологии) даты для фаун крупных млекопитающих. Самая ранняя фауна отнесена к концу микулинского-началу валдайского времени и характеризуется наличием малого пещерного медведя, который в более позднее время не найден; благородного оленя; мелких форм волка и россомахи. Следующий этап относится к ранним периодам каргинского времени (древнее 33 тыс. лет) и характеризуется присутствием крупных форм лошади (*Equus aff. latipes*) и благородного оленя, большого пещерного медведя (он и крупный волк представлены во всех следующих комплексах). На Южном Урале представлен двумя географическими вариантами: из горных районов и с границы "горы-равнина". Только в местонахождениях этого времени на Южном Урале найдены: рысь, бобр, выдра. Одновозрастная фауна известна с восточного склона Северного Урала. Фаунистический комплекс конца каргинского времени характеризуется: на Южном Урале наличием мелкого благородного оленя; на восточном склоне Северного Урала представлен уже *E. uralensis kuzmina* (Кузьмина, 1985).

Фаунистический комплекс ошашковского (полярноуральского) времени представлен наиболее полно и характеризуется повсеместным наличием *E. uralensis kuzm.* и отсутствием благородного оленя. Представлен рядом географических вариантов: горным и равнинным на Южном Урале; северным и южным на западном склоне Урала; восточным и западным на Среднем Урале.

Структура фаун копытных. Для сравнения качественного и количественного состава был использован критерий сходства Животовского (Животовский, 1979) и на его основе методом УПГМА построена дендрограмма сходства (рис.1). По степени сходства выделилось три группы фаун. В первую группу вошли все фауны западного склона Северного Урала. Это разновременные фауны, характеризующие поздний интерстадиал (каргинский) и гляциал (полярноуральский) позднего плейстоцена (Гуслицер, Канивец, 1965; Кочев, 1985). Это свидетельствует об относительной стабильности природных условий в этом районе на протяжении второй половины позднего плейстоцена. Вторая группа самая многочисленная и разнообразная. В ней вошли все фауны Среднего Урала, которые по наличию в них уральской лошади (Кузьмина, 1982) и по археологическим материалам (Бадер, 1968; Близнецов, 1968) относятся к гляциалу (полярноуральское время); одна фауна восточного склона Северного Урала

Таблица 3

Абсолютное (экз.) и относительное (%) соотношение остатков копытных из позднелейстоценовых местонахождений Южного Урала

В и д ы	Интерстадиал		Гляциал	
	экз.	%	экз.	%
Граница: горные районы западного склона - равнина				
Лошадь	8	9,3		
Шерстистый носорог	9	10,5		
Благородный олень	11	12,8		нет
Большеорогий олень	-	0,0		данных
Северный олень	36	41,9		
Бизон	3	3,5		
Сайга	19	22,1		
Всего	86	100,0		
Горные районы				
Лошадь	93	33,5	74	46,8
Шерстистый носорог	45	16,2	10	6,3
Благородный олень	52	18,7	-	0,0
Большеорогий олень	1	0,4	-	0,0
Северный олень	74	26,6	48	30,4
Бизон	13	4,7	22	13,9
Сайга	9	3,2	4	2,5
Всего	278	100,0	158	100,0
Восточный склон				
Лошадь			12	17,9
Шерстистый носорог			7	10,4
Благородный олень	нет		-	0,0
Большеорогий олень	данных		-	0,0
Северный олень			34	50,7
Бизон			4	6,0
Сайга			10	14,9
Всего			67	100,0

которая по наличию благородного оленя и лошади, близкой к широкопалой, относится к раннему интергляциалу (каргинское время) и две фауны Южного Урала, которые по абсолютным датам (по C¹⁴ - 13-14 тысяч лет назад) относятся к гляциалу (поляр-

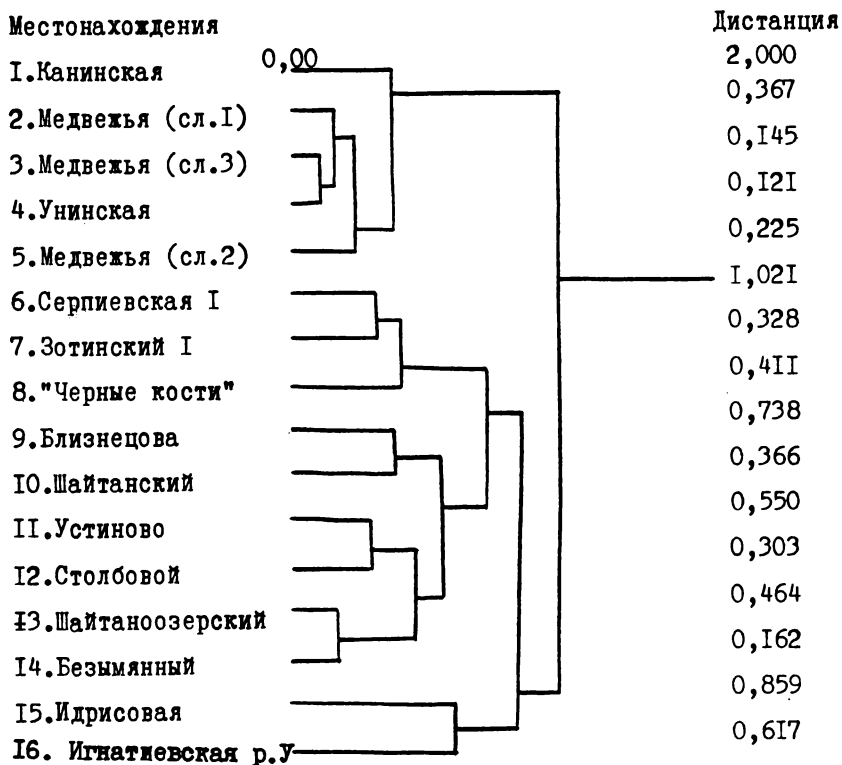


Рис.1. Дендрограмма сходства фаун копытных из поздне-плейстоценовых местонахождений Урала (местонахождения: № 1,2,3,4,5 по Кузьмина, 1971; № 8,9,12 по Кузьмина, 1975; № 7,14 по Петрин, Смирнов, 1977)

ноуральское время). Таким образом, северная фауна относительно теплого времени оказалась в группе более южных фаун холодного времени. Фауны одного времени Среднего и севера Южного Урала оказались вместе, что свидетельствует о сходстве природных условий на этих территориях в последнем гляциале (полярноуральское время). Третью группу составили фауны Южного Урала, характеризующие интергляциал. Об этом свидетельствует наличие в них благородного оленя и лошади, близкой к широкопалой.

Таким образом, в позднем плейстоцене на Урале существовало два значительно различающихся аллохронных комплекса копытных: раннего интерстадиала и позднего гляциала. Структура комплекса позднего интерстадиала, вероятно, была ближе к последним. Различия между географическим и между временными сообществами копытных могут достигать одного масштаба (рис. I). Поэтому при анализе и интерпретации позднелейстоценовых фаун существенное методическое значение приобретает их датирование. Имеющиеся материалы позволяют выделить две индикаторные формы для фаун раннего интерстадиала: крупный благородный олень и лошадь, близкая к широкопалой.

Анализ фаун из близкорасположенных районов Южного Урала (табл. 3) свидетельствует: в одно и то же время в разных районах (гляциал горных районов и восточного склона; интергляциал горных районов и пограничного района горы-равнина) их состав качественно и количественно различался. Это, на наш взгляд, указывает на существенные изменения природной среды не только во времени (гляциал-интергляциал), но и в пространстве (горы-равнина), т.е. на существование здесь природной зональности в позднем плейстоцене. Это подтверждают анализы фаун грызунов и палинологических комплексов из этих же местонахождений (Смирнов, Большаков, Косинцев и др., 1990).

Анализ соотношения остатков в группе "сурок-заяц" из местонахождений восточного и западного склонов Северного, Среднего и Южного Урала показал, что с севера на юг доля сурка возрастает, причем вдоль восточного склона интенсивнее, чем вдоль западного. В местонахождениях интерстадиала доля сурка выше, чем в местонахождениях гляциала этого же района. Аналогично сурку ведет себя лисица при анализе соотношения остатков в группе "лисица-песец". На Южном Урале к ним добавляется корсак.

Анализ пространственно-временных изменений соотношения остатков копытных, зайца-сурка, лисицы-песца-корсака свидетельствует о существовании пространственной природной зональности на Урале (вдоль западного и восточного склонов; в горных и предгорных районах) и ее изменении в течение позднего плейстоцена в результате климатогенных сукцессий.

Анализ структуры фаун копытных (рис. I) позволяет оценить воздействие древнего человека на население копытных. Одна из фаун (Медвежья, слой I) происходит из культурного слоя крупной

стоянки древнего человека (Гуслицер, Канивец, 1965), но ее структура очень похожа на структуру остальных фаун этой группы, сформировавшихся в результате жизнедеятельности только хищников. Это позволяет полагать, что воздействие палеолитического человека на копытных было аналогично воздействию крупных хищников.

Неясным остается вопрос об обитании в позднем плейстоцене на Южном Урале лося, косули и представителей рода *ар а* (Громов, 1948; Карачаровский, 1951), остатки которых в стратифицированных и датированных комплексах нами не встречены. Первые два вида известны только из голоценовых фаун.

2. Голоценовый фаунистический комплекс

При переходе от позднего плейстоцена к голоцену произошла коренная перестройка структуры териофауны Урала. Ряд видов вымерло; сильно сократили свои ареалы и, вероятно, численность следующие виды: степной сурок, песец, светлый хорь, дикая лошадь, сайга и в то же время расширили ареалы и, вероятно, численность речной бобр, бурый медведь, черный хорь, барсук, выдра, рысь, кабан, косуля и лось.

Современная фауна рассматривается по состоянию на конец 18 века (Кириков, 1959, 1960, 1966). Наиболее детально рассмотрена динамика населения копытных. Видовой состав копытных Урала на протяжении голоцена практически не изменился. До современности не дожил единственный вид – тур. На Южном Урале отмечено значительное сокращение в позднем голоцене, по сравнению со средним голоценом, численности благородного оленя и кабана, а в Южном Зауралье – сайги.

На Южном Урале, по частоте встречаемости в местонахождениях, доминирующим видом на протяжении всего голоцена была косуля; далее по численности идут лось, северный олень, кабан, благородный олень. На Среднем Урале последовательность видов следующая: лось, северный олень, косуля, благородный олень, кабан и дикая лошадь (тарпан?). Последние три вида в позднем голоцене, вероятно, исчезли. Установлено изменение численности копытных от среднего до позднего голоцена на восточном склоне юга Среднего и севера Южного Урала.

Изучен материал (1479 костных остатков) из трех групп древних поселений, находящихся в верховьях рек Тагил и Исеть: У1–Ш

тис. до н.э. (7 поселений); IX-VI вв. до н.э. (5 поселений) и VI в. до н.э. - У в.н.э. (7 поселений). Установлено, что остатки косули на них составляют соответственно: I,6%, 21,4%, 24,5% и лося: 87,4%, 58,2%, 54,1% и северного оленя: 10,9%, 20,4% и 21,4%. Таким образом, к концу среднего голоцена уменьшается доля лося и увеличивается доля косули и северного оленя. Из более южных районов изучен материал (2308 костных остатков) из трех групп древних поселений, расположенных в верховьях рек Багаряк и Мюсс: XV-X вв. до н.э. (3 поселения); IX-VI вв. до н.э. (5 поселений) и У-I вв. до н.э. (5 поселений). Остатки косули на них составляют соответственно: 57,1%, 75,5% и 88,9%; лося: 42,9%, 24,5% и 11,1%. В настоящее время в этом районе (Ильменский заповедник) соотношение косули и лося - 93,3% и 6,7% (Дворников, Дворникова, 1984). Таким образом, на протяжении последних 3500 лет и до современности идет уменьшение доли лося и увеличение доли косули. Учитывая, что анализировались тафономически однородные местонахождения (древние поселения охотников или населения с развитыми охотничьими традициями), мы считаем, что эти изменения отражают изменение численности этих копытных в природе.

Видовой состав крупных млекопитающих Северного Урала сформировался в начале голоцена (Кузьмина, 1971) и до современности оставался неизменным.

В ы в о д ы

1. Изучение видового состава фаун и изменчивости морфометрических признаков крупных млекопитающих показало, что в позднем плейстоцене мамонтовый териокомплекс на Урале не был однородным в пространстве и во времени. С юга на север уменьшаются доли сурка и лисицы и увеличивается - песца; среди копытных к северу увеличиваются доли северного оленя и овцебыка и уменьшаются доли остальных видов. Выделено два аллохронных комплекса копытных: раннего интерстадиала, характеризующегося наличием *Equus aff. latipes* и благородного оленя, и позднего гляциала, характеризующегося наличием *Equus uralensis kuzmina* и отсутствием благородного оленя.

2. Изменения структуры фаун копытных во времени (от интерстадиала к гляциалу) и пространстве (с юга на север) имели одинаковое проявление (увеличение доли северного оленя) и одинаковый уровень различий (дистанции между фаунами интерстадиала и гляциала и фаунами Северного и Среднего Урала одного порядка).

3. Установлено, что в течение среднего-позднего голоцена на севере Южного и юге Среднего Урала происходило увеличение отно-

сительной численности косули и уменьшение относительной численности лося.

4. Изучение фоссильной популяции пещерного медведя (массовые сборы из стратифицированных местонахождений одного района) показало: направленное изменение возрастной структуры погибших во время зимней спячки – увеличение доли молодых особей к моменту вымирания популяции; преобладание самок над самцами среди погибших особей; отсутствие временного тренда в изменении размеров и пропорций молочных и постоянных щечных зубов.

5. Географическая изменчивость размеров в позднем плейстоцене выявлена у песца, лисицы (на Северном Урале крупнее, чем на Южном) и северного оленя (на восточном склоне Северного Урала крупнее, чем на западном); у донского зайца и волка она не проявлялась; не выявлена в голоцене и у косули.

6. По морфометрическим признакам установлено: уменьшение размеров и изменение пропорций костей у лошади в течение позднего плейстоцена; при переходе от плейстоцена к голоцену изменение пропорций нижней челюсти у лисицы и M_1 у волка; уменьшение размеров в течение позднего голоцена у косули. Установлено, что у зайца, сурка и лисицы при переходе от плейстоцена к голоцену произошла грацилизация нижней челюсти.

Работы, опубликованные по теме диссертации

1. Смирнов Н.Г., Бородин А.В., Косинцев П.А. Роль природных и антропогенных факторов в динамике ареалов некоторых млекопитающих Урала // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Урала, Ч.Ш. Животный мир. Свердловск, 1978. С.19–20.

2. Косинцев П.А., Шорин А.Ф. Новые данные по териофауне из раскопок археологических памятников эпохи бронзы восточного склона Южного Урала // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 31–33.

3. Косинцев П.А. Косуля из археологических памятников Урала и Западной Сибири // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С.39–43.

4. Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Бородин А.В. Влияние хозяйственной деятельности древнего населения на экосистемы Западной Сибири и Зауралья // Антропогенный фактор в истории развития современных экосистем. М., 1981. С.166-178.

5. Косинцев П.А. Костные остатки диких млекопитающих из археологических памятников лесной полосы Урала и Западной Сибири // Млекопитающие СССР: III съезд Всесоюзного териологического об-ва: Тез. докл. Т. I. М., 1982. С.42-43.

6. Косинцев П.А. Предварительное сообщение о фауне поселения Кулевчи III // Использование методов естественных и точных наук при изучении древней истории Западной Сибири. Барнаул, 1983. С.57-58.

7. Косинцев П.А. Динамика внутривидовой структуры бобра в голоцене Восточной Европы и Западной Сибири // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С.92-93.

8. Косинцев П.А. Костные остатки млекопитающих из поселения Малый Вишневый I // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С.34-36.

9. Смирнов Н.Г., Уразова А.В., Косинцев П.А., Бородин А.В., Петрин В.Т. Игнatieвская пещера - новое местонахождение ископаемой териофауны Южного Урала // Там же. - С.85-87.

10. Косинцев П.А. Бобр из археологических памятников Урала и Западной Сибири // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л., 1984. С.45-46.

11. Косинцев П.А., Ражев Д.И. Новые данные по териофауне Южного Урала и Зауралья в голоцене // Млекопитающие в системе природопользования на Урале. Свердловск, 1985, С.17-18.

12. Косинцев П.А., Ражев Д.И. Фауна копытных Зауралья и Западной Сибири в голоцене // Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга в соответствии с решениями XXVI Съезда КПСС. Свердловск, 1985. С.26-27.

13. Косинцев П.А. Териофауна Урала и Западной Сибири в голоцене // Млекопитающие СССР: IV съезд Всесоюз. териол. об-ва: Тез. докл. Т. I. М., 1986, С.16-17.

14. Косинцев П.А. Особенности хозяйства восточного склона Урала в раннем железном веке // Проблемы Урало-Сибирской археологии. Свердловск, 1986. С.79-89.

15. Косинцев П.А. О структуре популяции пещерного медведя Южного Урала // Экология популяций. Ч. I. Новосибирск, 1988. С.120-

121.

16. Косинцев П.А. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С.32-51.

17. Косинцев П.А. Костные остатки грызунов из археологических памятников Урала и Западной Сибири // Грызуны: Материалы VII Всесоюз. совещ. Т. I. Свердловск, 1988. С.4.

18. Косинцев П.А., Бородина Е.Н. Характеристика полового диморфизма зайца-беляка по краниологическим признакам // Актуальные проблемы экологии: эколог. системы в естест. и антропог. условиях среды. Свердловск, 1989. С.53.

19. Косинцев П.А. История фауны крупных млекопитающих гор Южного Урала в позднем антропогене // Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С.74-77.

20. Косинцев П.А. История фауны крупных млекопитающих Урала в позднем антропогене // Млекопитающие СССР: У съезд Всесоюз. териол. об-ва: Тез. докл. Т. I. М., 1990. С.16-17.

21. Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К., Ольшванг В.Н., Коробейников Д.И., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990 - 270 с.

Кос

Подписано к печати 25.03.91 г. Формат 60x84/16
Объем 1,0 п.л. Заказ 941 Тираж 100 экз.
Типолаборатория УрГУ